

Über abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern, insbesondere von Blattstecklingen dicotyler Pflanzen.

Von

Otto Mathuse

Berlin.

Mit Tafel X und 14 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Das Vermögen vom mütterlichen Stamm getrennter Laubblätter, sich unter günstigen äußeren Bedingungen zu bewurzeln und Sprosse zu treiben, ist zuerst für *Citrus aurantium* von Mandirola (1652) vor nunmehr zweiundeinhalb Jahrhunderten beschrieben und seitdem auch bei zahlreichen anderen Arten beobachtet worden; namentlich hat die gärtnerische Praxis schon längere Zeit von diesem Verhalten zwecks einer ausgiebigen Vermehrung der Kulturpflanzen Gebrauch gemacht und die Zahl der durch Blattstecklinge vermehrbaren Arten für ihre Zwecke immer mehr zu vergrößern gesucht.

Wenn auch die botanische Wissenschaft erst in den letzten Jahrzehnten in ein eingehenderes Studium der Blattstecklinge eingetreten ist, so hat sie diesen bis heute doch zahlreiche Untersuchungen gewidmet.

Die meisten Forscher zog das Regenerationsvermögen der Blätter besonders an, und so beschäftigten sich ihre Arbeiten größtenteils mit der Fähigkeit gesteckter Blätter, Sprosse zu bilden. Es ergab sich hierbei in Übereinstimmung mit den sonstigen Regenerationserscheinungen, daß Blätter, deren Zellen in den Dauerzustand übergegangen sind, erst zur Regeneration befähigt werden, nachdem ein Teil ihrer Elemente wieder in den embryonalen Zustand übergegangen ist, oder wie sich Goebel (1902) ausdrückt: »es reagiert also nur das „Kleinplasma“, nur nicht direkt, sondern indirekt, weil es in dem Dauerzustand sozusagen in inkrustiertem Zustand vorhanden ist«.

Der größere Teil der Arbeiten, die sich mit dem Regenerationsvermögen der Blätter beschäftigen, faßt besonders den Ort, an dem

sich nach der Bewurzelung des Stecklings am Blatte die Knospen entwickeln, näher ins Auge und sucht die Faktoren zu ermitteln, die die Neubildungen bedingen. Diese Untersuchungen sind also morphologischer bzw. physiologischer Natur. Es kann hier, der Fragestellung in vorliegender Abhandlung entsprechend, natürlich nicht auf all' die Arbeiten von der genannten Natur Bezug genommen werden. Ich verweise hier nur auf die Untersuchungen und Angaben, auch über die weitere Literatur, von Regel (1876), Vöchting (1878), Sorauer (1886), de Vries (1891), Goebel (1898, 1902, 1903, 1904), Winkler (1903) und Kny (1904). Ein historischer Überblick über die Versuche, mit Hilfe von Blättern Pflanzen zu vermehren, findet sich bei Vöchting vor.

Was die Frage anbetrifft, an welchen Stellen des Blattes die Neubildung von Sprossen erfolgt, so möchte ich hierauf mit einigen Worten eingehen, um auch einige von mir gemachte, hierher gehörige Beobachtungen mitzuteilen.

Hinsichtlich des Ortes, an dem sich bei Blattstecklingen Sprosse entwickeln, kann man nach Winkler drei Typen unterscheiden.

Zu dem ersten Typus rechnet Winkler alle die Sprossungen, die an der Basis des Blattstiels oder an der Basis der infolge äußerer Eingriffe, z. B. nach Durchschneidung der Blattnerven geschaffenen Spreitenteile erfolgen. Vöchting ist in seinen Untersuchungen über Organbildung nur auf diesen einen Typus eingegangen. Hierzu gehören die meisten durch Blattstecklinge vermehrbaren Phanerogamen; ich meine nur, um schon hier einige der von mir kultivierten Pflanzen einzuführen, *Peperomia*arten, wie *Peperomia marmorata*, nach Lindemuth (1903₂) die Amarantaceen *Achyranthes Verschaffelti* und *Iresine Lindeni*, die freilich bei mir trotz vieler Versuchspflanzen niemals Sprosse erzeugten, die Labiate *Coleus hybridus* und die fast durchgängig regenerierende Phytolaccacee *Ledenbergia rosea*. Auch die Farne, deren Wedel Knospen erzeugen können, sind hier zu nennen.

Blattstecklinge, an denen Sprosse nicht an der Basis, sondern an einem anderen Punkte des Stieles oder der Spreite entstehen, faßt Winkler zu Typus II gehörig zusammen. Er unterscheidet noch zwei Untertypen: bei Typus IIa gehen die Sprosse am „Stielpunkt“ der Spreite, d. h. aus der *Lamina* an der Insertionsstelle des Blattstiels hervor. Hierzu rechnet nun Winkler die viel beschriebene *Begonia Rex*. Doch ging aus meinen Versuchen mit dieser Pflanze hervor, daß, namentlich dann, wenn am Stielpunkt Sprossung eingetreten ist, aber auch unter Umständen schon vorher, eine solche ebenfalls am Grunde des Blattstiels erfolgen kann. Wir sehen also an diesem Beispiel, daß eine Pflanze durchaus nicht immer nach einem der Winklerschen Typen regeneriert; übrigens hat dieser Autor bereits selbst ein derartiges Beispiel für *Lophospermum erubescens* angegeben, das, umgekehrt wie in dem eben genannten Falle, gelegentlich abweichend von Typus I nach Typus II regenerierte. Ein ganz eigenartiges Verhalten bei der Regeneration konnte ich ferner an einer Versuchspflanze von *Pogostemon Patchouli* beobachten: nachdem hier am Grunde des Blattstieles Sprossung

aufgetreten war, wie das bei dieser Pflanze in der Regel der Fall ist, zeigten sich noch auf der Spreite am Grunde der Hauptblattnerven einige Knospen. Häufiger als an Blattstecklingen findet sich am Stielpunkt der Spreite bereits unter normalen Verhältnissen an Blättern Sprossung vor, z. B. bei gewissen Begonienarten und bei der Saxifragacee *Tolmiea Menziesii*.

Zu Typus IIb würden die Blattstecklinge gehören, bei welchen Sprossung weder am Grunde des Blattstiels, noch am Stielpunkt der Spreite erfolgt. Es sind hier die mannigfachsten Übergänge zwischen normaler Regeneration und derjenigen Regeneration vorhanden, die erst nach der Abtrennung des Blattes von der Mutterpflanze stattfindet. Eine derartige Mittelstellung nehmen z. B. von der Gattung *Bryophyllum* *B. calycinum* und *B. crenatum* ein, bei denen unter günstigen Bedingungen an noch am Stamm sitzenden Blättern Sprossung eintreten kann. Zur zweiten der genannten Gruppen gehört nach Winkler *Torenia asiatica*, bei der aber Lindemuth (1903₁) eine Sprossung immer nur am Grunde des Blattstiels erzielte. Bei den zahlreichen, von mir kultivierten Blättern dieser Scrophulariacee (gegen zwanzig) trat eine Knospung nur einmal auf, und zwar wie bei Winkler nach Typus IIb. Auf dem Hauptblattnerven eines am 3. September 1904 gesteckten Blattes bildete sich am 20. Oktober 1904 ein Sproß, der eine Länge von mehreren Zentimetern erreichte, dann aber noch im Herbst mit dem Mutterblatte einging.

Zu Typus III würde schließlich der von Vöchting (1900, S. 124) beschriebene Fall bei der Cucurbitacee *Thladiantha dubia* gehören, bei der eine Sprossung nicht an dem Blatte selber, sondern aus der durch örtliche Verdickung der Wurzel des Stecklings gebildeten Knolle erfolgte.

Was die mehr physiologische Seite der Regenerationserscheinungen an Blattstecklingen sowie an Blättern überhaupt betrifft, so möchte ich hier besonders die Ergebnisse der Goebelschen Untersuchungen (1902, 1903) kurz erwähnen, da ich auf sie später zurückkommen werde.

Goebel beschäftigte sich in seiner Arbeit über Regeneration im Pflanzenreich (1902) hauptsächlich mit den Faktoren, welche die weitere Entwicklung der meristematischen Anlagen an Blättern von *Bryophyllum*arten bedingen. Goebel kam hierbei zu folgendem Ergebnis: »das Austreiben wird bedingt durch jede Unterbrechung oder größere Störung der Leitungsbahnen und zwar deshalb, weil dadurch (wenn ein Bild gestattet ist) der in diesen nach den normalen Vegetationspunkten (auch denen des Wurzelsystems) fließende Strom unterbrochen, resp. gehemmt wird, so daß jetzt die nur mit schwacher Anziehung begabten blattbürtigen Knospen ihn benützen können« (S. 420). Der von unserem Autor vertretenen Ansicht gemäß kann man eine Entwicklung der Sprosse aus den schlafenden Augen erzielen an normalen Pflanzen, wenn die Hauptnerven der Spreite quer durchschnitten, sämtliche Sproßvegetationspunkte entweder durch Eingipsen in ihrer weiteren Entwicklung gehemmt oder gänzlich beseitigt, die Versuchspflanzen in einem

sehr feuchten Raum kultiviert oder die Blätter in Wasser getaucht werden, ferner wenn die ganze Pflanze ätherisiert wird (1902, S. 420), an als Stammstecklingen kultivierten älteren, verholzten Zweigen, die sich nicht mehr bewurzeln (l. c., S. 417), und schließlich an als Stecklingen kultivierten Blättern.

Auch bei *Begonia Rex* konnte Goebel Sproßbildung am Insertionspunkt des Stiels sowie auf den Blattnerven beobachten, nachdem er sämtliche Sproßvegetationspunkte an seinen Versuchspflanzen beseitigt hatte. Auf Grund dieser Tatsache wendet Goebel den für das Austreiben der Knospen bei *Bryophyllum* gegebenen Erklärungsversuch auch auf die Begonien an, bei denen alte Blätter gelegentlich eine Knospung aufweisen, andererseits auch »für das Verhalten der Arten, welche die Sproßbildung auf den Blättern als „normale“ Erscheinung zeigen«. In beiden Fällen ist nach ihm die Verbindung der Blätter mit den Sproßvegetationspunkten eine von der gewöhnlichen abweichende (1903, S. 137).

Den zahlreichen morphologischen und physiologischen Arbeiten über die Entwicklung der Sprosse und Wurzeln bei Blattstecklingen stehen wenig anatomische Untersuchungen gegenüber; es sind die Angaben von H. Berge über *Bryophyllum calycinum* (1877), von Regel über das Verhalten von *Begonia Rex* (l. c.), von Beinling (1883) über *Peperomia*, von A. Hansen (1881) über Adventivbildungen an Stecklingen, in neuester Zeit endlich eine kurze Notiz in der Winklerschen Arbeit über *Torenia asiatica*. Wegen der allgemeineren Fragestellung und der an den früheren Arbeiten geübten Kritik möchte ich hier kurz die Ergebnisse von Hansens Untersuchungen wiedergeben.

Für die dem wuchernden Callus aufsitzenden Sprosse und Wurzeln ergab sich bei *Begonia*, *Peperomia magnoliaefolia* und *Achimenes grandis*, daß Sprosse und Wurzeln aus dem Callus selbst hervorgehen; die unrichtige Angabe Beinlings, daß *Peperomia* keinen Callus, sondern nur Wundkork an der Schnittfläche des Blattstiels bildet, erklärt sich nach Hansen daraus, daß der genannte Autor die Callushügel, die unter Durchbrechung der die Schnittfläche abgrenzenden Kork- bzw. Borkenschicht aus dieser hervorquellen, für Sproßmeristeme hielt, die sich zum Teil zu Sprossen entwickeln.

Die Sprosse entstehen stets exogen, d. h. infolge von Umwandlung peripherisch gelegener Zellen des Callus in ein Folgermeristem. Bei *Begonia Rex* wie *Torenia asiatica* können die Knospen aber auch aus dem Gewebe des Blattes direkt hervorgehen ohne Vermittlung des Callus. Hansen konnte bei der genannten Begonie die Entstehung der Adventivknospen ausschließlich aus der Epidermis beobachten, in Übereinstimmung mit den Angaben Regels. Hansen verfolgte aber die ersten Stadien der Meristembildung noch genauer und fand, daß eine oder manchmal zwei Epidermiszellen sich zuerst durch eine meist der Außenwand parallel verlaufende Wand teilten. An *Torenia asiatica* konnte Winkler bei den Anfangsstadien der Sproßbildung, die hier in der Epidermis der Blattnerven erster und

zweiter Ordnung und über dem Hauptbündel des Blattstiels auftreten, anfangs nur senkrecht zum Verlauf der Leitstränge orientierte Teilungswände beobachten. Indem nun nach der ersten Teilung später auch noch zahlreiche weitere Wände in der Epidermis und schließlich auch noch in den darunter liegenden Zellen gebildet werden, kommt durchaus dieselbe Art von Vegetationspunkt zustande, wie wir sie sonst an den Phanerogamenscheiteln im allgemeinen beobachten.

Die Anlage der Wurzeln geht an Blattstecklingen, wie das auch sonst der Fall ist, endogen vor sich, d. h. die Wurzelvegetationspunkte entstehen im Innern des Callus, bei *Begonia Rex* seitlich an einem peripherischen Gefäßbündel, um dann bei weiterer Entwicklung die darüber bzw. darunter liegenden Rindenschichten und die Oberhaut zu durchbrechen und nach Berührung mit dem Substrat in Funktion zu treten.

Wir sehen also, um Hansens Worte zu gebrauchen, daß »Sprosse und Wurzeln durch besondere Bedingungen an ungewöhnlichen Orten hervorgerufen werden können, daß aber der Ort ihrer Entstehung keine abweichende Art der Gestaltung bedingt. Beide genannten Glieder sind im fertigen Zustand morphologisch und anatomisch normale und zeigen auch physiologisch kein abnormes Verhalten«.

Die bisher genannten Angaben beziehen sich auf das Regenerationsvermögen des Blattes. Die Forscher, deren Untersuchungen ich bereits angeführt habe, beschäftigte nur das Blatt, sofern ihm die Eigenschaft zukommt, neue Sprosse zu bilden und so zur Verbreitung der Art beizutragen. Das ist aber nur eine Gruppe von Fragen, die sich der Wissenschaft zur Lösung aufdrängen; sie betreffen alle nur eine Seite der Wachstumsvorgänge, die wir an Blattstecklingen beobachten. Die Forschung kann andererseits auch ihr Hauptaugenmerk auf das Blatt selbst mit seinem Stiel und seiner Spreite richten und sich die Frage vorlegen, welche Veränderungen ganz allgemein in gesteckten Blättern nach ihrer Bewurzelung auftreten im Gegensatz zu den normalen, abgesehen von der Sprossung, die ja bei manchen Pflanzen überhaupt noch nicht beobachtet worden ist und bei vielen durch Blattstecklinge vermehrbaren Arten nur in wenigen Fällen erfolgt.

Von den zahlreichen Fragen, die von diesem Gesichtspunkt aus zu einem eingehenderen Studium einladen,¹⁾ nenne ich hier nur die Frage nach der Lebensdauer des Blattes überhaupt. Ist es möglich, die normale Lebensdauer des Laubblattes zu verlängern, wenn man es in andere als die normalen Bedingungen versetzt? Man könnte eine Antwort auf diese Frage von einem näheren Studium der Blattstecklinge erwarten. Von diesem Standpunkt aus hat bereits de Vries 1891 in der schon oben genannten Schrift

¹⁾ In neuester Zeit hat E. Riehm physiologische Versuche über das Wachstum isolierter Blätter angestellt:

Beobachtungen an isolierten Blättern. Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. 77, S. 281—314. 1905.

(in dem Abschnitt über langlebige Blattstiele) die Blattstecklinge behandelt. De Vries kam auf Grund der damals feststehenden Tatsachen zu dem Ergebnis, daß »in gesteckten und bewurzelten Blättern, sowohl wenn sie Knospen bilden, als wenn ihnen solches nicht gelingt, das Leben sich nicht über die normale Dauer ausdehnt«. Im Zusammenhang mit der genannten Frage beschäftigte de Vries auch das Problem, ob mit verlängerter Lebensdauer auch die Entstehung sekundärer Gewebe in den Blattstielen verbunden sei; einen derartigen Fall hatte unter anderen Forschern de Vries für einen Blütenstiel von *Pelargonium zonale*, der in seiner Inflorescenz eine Knospe getrieben und bei weiterer Entwicklung derselben eine abnorm lange Lebensdauer erreicht hatte, in der Tat beobachtet. Der Autor gelangte hinsichtlich dieser Frage für den Blattstiel zu dem Ergebnis, daß in Blattstecklingen »auch keine sekundären Gewebe auftreten, welche wesentlich anders sind als im normalen Leben des Blattes an der Pflanze«. Wir werden später sehen, daß diese Angaben in der allgemeinen Fassung jedenfalls nicht ganz zutreffend sind.

Nach de Vries nahm erst Kny in der ebenfalls bereits zitierten Abhandlung die von dem holländischen Forscher aufgeworfene Frage wieder auf, und zwar für *Begonia Rex*. Indem an den Knyschen Versuchspflanzen die Sprosse, welche sich an der Insertionsstelle des Blattstiels entwickelten, kräftig weiter gediehen, war es gelungen, den Stiel in das Verzweigungssystem der Pflanze einzuschalten. Auch hier ergab sich die Frage, ob in dem Blattstiel abnormale sekundäre Gewebe gebildet worden waren. Kny beschränkte sich aber damals nur auf eine ganz kurze Notiz.

Eine ebenfalls hierher gehörige Erscheinung hat sodann im vergangenen Jahre Lindemuth (1904) beschrieben: der Autor konnte an ausgewachsenen, gesteckten Blättern mancher Arten nach ihrer Bewurzelung ein von neuem erfolgendes Wachstum beobachten, das an den normalen Blättern unterbleibt.

Neben den zitierten Arbeiten finden sich sonst in der Literatur nur ganz vereinzelte Mitteilungen über die genannte, die Anatomie der Blattstecklinge betreffende Frage vor. Die folgende Untersuchung soll vor allem ein weiterer Beitrag zu der Lösung des Problems sein, ob in Laubblättern abnormale sekundäre Gewebe gebildet werden können, wenn man sie unter anderen Bedingungen kultiviert, namentlich unter solchen, wie sie sich an Blattstecklingen vorfinden.

Was die Behandlungsweise meiner Versuchspflanzen anbetrifft, so wurden die Stecklinge, bei denen eine Regeneration nicht auf der Spreite erfolgte, sondern am unteren Teile des Blattstiels, der jungen Sprosse und der bald danach wieder zum Vorschein kommenden neuen Adventivsprosse jedesmal beraubt (*Ledenbergia rosea*, *Peperomia marmorata*, Begoniaarten). Bei den meisten Pflanzen war dieser Eingriff nicht erforderlich, da entweder von den zahlreich kultivierten Blättern der betreffenden Art überhaupt keines oder nur ganz wenige (*Pogostemon Patchouli*) Sprosse entwickelten.

Wenn auch gesteckte Blätter nach der am Grunde des Blattstiels erfolgenden Regeneration sich in den meisten Fällen noch ziemlich lange frisch und lebendig erhalten, so gehen sie doch allmählich zu Grunde (vgl. Kerner, 1898, S. 38). In der eben dargestellten Behandlungsweise meiner Blätter konnte man dagegen vielleicht ein Mittel besitzen, sie länger am Leben zu erhalten und im Zusammenhang damit die Entstehung abnormaler sekundärer Gewebe im Steckling zu erzielen.

Meine Beobachtungen beziehen sich auf folgende Familien und Arten:

- Amarantaceae:** *Achyranthes Verschaffelti*, *Amarantus cruentus*, *Iresine Lindenii*.
- Araliaceae:** *Hedera helix*.
- Asclepiadaceae:** *Hoya carnosa*.
- Begoniaceae:** *Begonia Credneri*, *manicata*, *metallica*, *Rex*.
- Celastraceae:** *Evonymus japonica*.
- Cornaceae:** *Aucuba japonica*.
- Crassulaceae:** *Bryophyllum calycinum*, *Sedum spectabile*.
- Gesneriaceae:** *Episcia cupreata*.
- Labiatae:** *Coleus hybridus*, *Plectranthus fruticosus*, *Pogostemon Patchouli*.
- Oenotheraceae:** *Fuchsia hybrida*.
- Phytolaccaceae:** *Ledenbergia rosea*.
- Piperaceae:** *Peperomia marmorata*.
- Saxifragaceae:** *Hydrangea Hortensia*.
- Solanaceae:** *Cestrum spec.*
- Vitaceae:** *Cissus discolor*, *Parthenocissus quinquefolia*, *Vitis vinifera*.

Spezieller Teil.

Wir können an gesteckten Blättern im Vergleich zu normalen sowohl den Blattstiel allein, als außerdem auch die Spreite sich verändern sehen. Es können manche Veränderungen in der Struktur des Blattstiels auf ein abnormales Wachstum der Spreite zurückgeführt werden, und umgekehrt ist dieses Wachstum nur möglich infolge einer inneren Gestaltung des Stiels, wie sie sonst an normalen Blättern nicht beobachtet werden kann. Es soll zunächst auf die Spreite näher eingegangen werden.

I. Die Spreite.

Ein noch am Stamm befindliches junges Laubblatt wächst, nachdem es am Vegetationsscheitel, wie jedes andere jugendliche Organ, angelegt worden ist, eine gewisse Zeit, um dann aber schließlich eine bestimmte Größe anzunehmen. Wir sprechen diese als normal an, da wir sie fast ausnahmslos an unter den gewöhnlichen Wachstumsbedingungen vegetierenden Laubblättern beobachten. Bekanntlich wird die normale Größe durch keine für alle Laubblätter der betreffenden Pflanze gültigen, festen Zahlenwerte dargestellt. Infolge der Wirkung innerer und äußerer, die Blattdimensionen bestimmender Faktoren erreichen manche Blätter nur eine kleinere Größe als andere, so daß wir für eine Pflanze, die an einem bestimmten Ort unter günstigen Verhältnissen gedeiht, von einer maximalen Größe sprechen dürfen; freilich bleibt nicht ausgeschlossen, daß wir an anderen Orten noch größere Blattdimensionen antreffen.

Werden Laubblätter gesteckt, so können nach ihrer Bewurzelung sich mannigfache Veränderungen an ihnen im Vergleich zu normalen Blättern vollziehen.

Bei verschiedenen von mir als Blattstecklingen kultivierten Arten trat nach der Bewurzelung eine recht bemerkenswerte Veränderung ein. Daß noch in jungem Zustand gesteckte Blätter weiterwachsen und größere Dimensionen annahmen, war weiter nicht sehr verwunderlich; sie hätten ja, falls sie am Stamm belassen worden wären, dies auch getan. Dagegen war sehr beachtenswert, daß alte Blätter, von denen am Stamm kein erhebliches Wachstum mehr zu erwarten gewesen wäre, dieses nach dem Stecken wieder aufnahmen und abnorm große Dimensionen annahmen. Die im jugendlichen

Alter gesteckten Blätter setzten in Übereinstimmung hiermit ihr Wachstum über die normale Grenze hinaus fort und brachten es auch zu abnorm großen Spreiten.

Auf diese Tatsache hat Lindemuth (1903₂, S. A., S. 6 und 1904), wie in der Einleitung kurz erwähnt, bereits hingewiesen. Lindemuth konnte an einem gesteckten Blatt von *Begonia Rex* die außergewöhnliche Breite von 32 cm beobachten; ein von ihm am 14. September 1903 gestecktes *Iresine*-Blatt hatte am 9. Februar 1904 eine Breite von 12¹/₂ cm und eine Länge von 15 cm erreicht, wogegen ausgewachsene normale Blätter an den Iresinen des Universitätsgartens zu Berlin nur eine Breite und Länge von 6 bzw. 9 cm aufwiesen. Das gleiche Verhalten konstatierte der Autor an *Althaea rosea* und *Pogostemon Patchouli* — die Blätter der zuletzt genannten Pflanze erreichten bei meinen Versuchen dagegen keine abnorme Größe. Ein starkes, nach dem Stecken eintretendes Wachstum beobachtete auch Klebs an Blättern von *Cardamine pratensis*, die bei ihm über die vierfache Länge gegenüber der normalen erreicht hatten (1903, S. 120). Einen ähnlichen, hierher gehörigen Fall hat auch Vöchting (1878, S. 101) für *Heterocentron diversifolium* im Auge, wenn er in Bezug auf die reichlich mit Wurzeln versehenen Blätter sagt: »es schien außerdem, als ob die Blätter auch an Größe zugenommen hatten; doch kann ich, da weder Messungen, noch Gewichtsbestimmungen angestellt wurden, keine sicheren Angaben darüber machen«.

Außer an der oben erwähnten *Iresine* konnte ich ein abnormes Flächenwachstum der Spreite bei Stecklingen von *Achyranthes Verschaffelti* und der Labiaten *Coleus hybridus* und *Plectranthus fruticosus* feststellen. Alle genannten vier Arten stellen krautartige Pflanzen mit weichen Blättern dar.

1. *Iresine Lindeni*.

Ein *Iresine*-Blatt, das, wie das oben erwähnte, am 14. September 1903 von Lindemuth gesteckt worden war, hatte bis Anfang Juni 1904, also nach etwa dreivierteljähriger Kultur, im Vergleich zu normalen Blättern fast die doppelten Dimensionen angenommen. Eine genaue Messung der Stecklingsspreite habe ich leider nicht vorgenommen. Außer dem ausgiebigen Flächenwachstum wies das gesteckte Blatt eine bedeutendere Dicke als gewöhnliche Spreiten auf; es erschien infolge der eigenartigen Kultur dick und fleischig, hatte also geradezu den Charakter sukkulenter Blätter angenommen. An ausgewachsenen normalen Blättern konnte ich einen zur Blattfläche senkrechten Durchmesser von 300 μ , an dem Steckling dagegen einen von 570 μ beobachten; das Verhältnis zwischen normaler Blattdicke und der des Stecklings war also nahezu 1:2. Eine recht bemerkenswerte Erscheinung bot die Spreite unseres Blattes auch insofern dar, als der obere Teil des Blattstiels sowie der Hauptblattnerv verschiedene bis erbsengroße knollige Gebilde trug, die sich an normalen Blättern niemals vorfinden. Ferner erschien

mir die Stecklingspreite an Lindemuths und auch an älteren, von mir kultivierten Blättern häufig dunkelfarbiger als die normalen.

Für die Anatomie erhebt sich nun die Frage, wie die Vergrößerung und Verdickung der Spreite an unseren Blättern zustande kam. Die nähere, mikroskopische Untersuchung lehrte in Übereinstimmung mit den von Baur gefundenen, in Lindemuths Darstellung (1904) genannten Tatsachen, daß das abnormale sekundäre Wachstum der Spreite einem nachträglichen Wachstum ihrer sämtlichen Elemente, auch der Epidermis zuzuschreiben ist. Teilungen waren nur vereinzelt in der Palisadenschicht an den Stellen zu beobachten, die sich schon äußerlich durch ihre Bräunung von den übrigen Partien abhoben. Es hatten annähernd alle Zellformen der Spreite, also Epidermis, die Palisadenreihe und das Schwammparenchym in gleicher Weise ihr Lumen vergrößert. Eine nachträgliche Streckung der Spaltöffnungen konnte ich, wie das auch Baur angiebt, nicht bemerken.

Eine andere Frage erwächst aus der Tatsache, daß der Hauptblattnerve normaler Blätter selbst an der Spitze unter anderem auch netzförmig verdickte Tracheiden, also Elemente besitzt, die kein nachträgliches Wachstum mehr erfahren können. In gesteckten, ausgewachsenen Blättern würden die Tracheiden demnach ein ferneres Wachstum der Spreite unmöglich machen, wenn nicht die das Wachstum bedingende Kraft den Widerstand der wasserleitenden Elemente überwände und sie zerrisse. In der Tat konnte ich auch zerrissene Tracheiden in der Mitte des Hauptblattnerven nachweisen.

2. *Achyranthes Verschaffelti*.

Während normale Blätter dieser Amarantacee im ausgewachsenen Zustand eine Länge und Breite von etwa 6 cm (im Universitätsgarten zu Berlin) erreichen, wies die Spreite eines am 18. Mai 1904 gesteckten Blattes am 27. Juli 1904, also nach ca. zweimonatlicher Kultur, bereits folgende Dimensionen auf: eine Länge von 8,7 und eine Breite von 6,5 cm. An manchen Stecklingen rollte sich die Spreite mit den Rändern über dem Hauptnerven zusammen, so daß das ganze Blatt ein tütenförmiges Aussehen bekam. Zu gleicher Zeit zeigte sich — allerdings am Grunde des Blattstiels auf dessen Oberseite — wie bei *Iresine* eine knollenförmige Wucherung, die beständig an Umfang zunahm und Anfang November bereits die Größe einer Erbse erreicht hatte. Die Spreite hatte sich etwa um die Hälfte der normalen zur Blattfläche senkrechten Dimension vergrößert. Das abnorme sekundäre Wachstum der Lamina ließ sich wie bei *Iresine* auf eine Vergrößerung der vorhandenen Elemente, in diesem Falle auch auf die der Schließzellen zurückführen.

Auf dünnen Schnitten längs der Spreitenunterseite konnte man deutlich das nachträgliche Flächenwachstum der Epidermis- und der Schließzellen beobachten, wie das in Figur 1 dargestellt ist. Die Länge der Schließzellen des Stecklings verhielt sich zu der normalen etwa wie 2:3. Auch an Breite hatten sie etwas zu-

genommen. Die Zellen der Spreite waren in allen drei Dimensionen ungefähr um den gleichen Betrag gewachsen; das Palisadengewebe, das auch hier von einer einzigen Zelllage gebildet wird, wies im

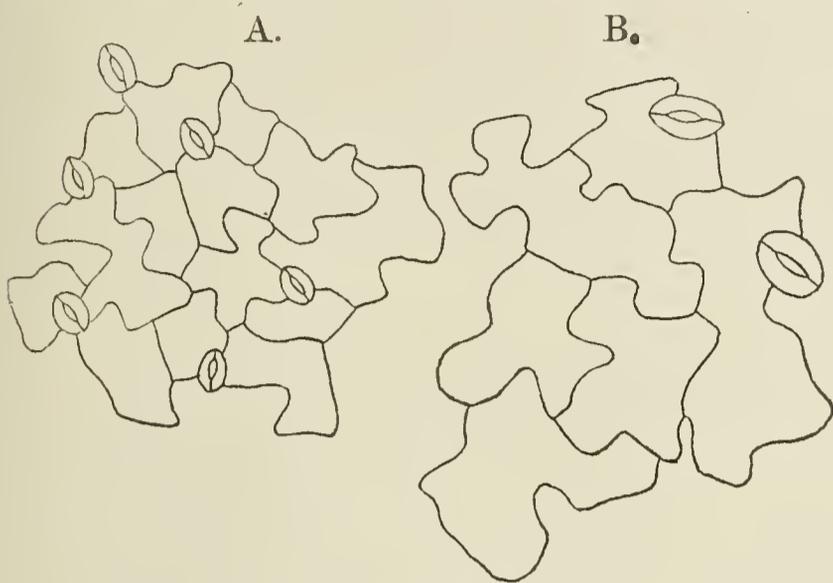


Fig. 1.

Achyranthes Verschaffelti.

Oberflächenansicht der Spreitenunterseite

A. eines normalen Blattes, B. eines Stecklings.

Steckling im Vergleich zu normalen Blättern keine relativ größere Mächtigkeit auf. Vielleicht wäre ein derartiges, stärkeres Wachstum des eigentlichen Assimilationssystems bei noch längerer Kultur unseres Blattes erfolgt. Daß in Wirklichkeit die Palisadenschicht sich so verhalten kann, zeigte mir der Querschnitt durch die Blattspreite einer Pflanze, die auf folgende Art von Lindemuth behandelt worden war: von einer *Achyranthes*-Pflanze wurde der obere, noch jugendliche Teil der Achse sowie die seitlichen Sprosse und die Achsillarknospen entfernt, die ganze Pflanze also entsproßt; ebenso wurden auch die Adventivknospen, sobald sie sich in den Achseln der Blätter gebildet hatten, beseitigt. Unter anderen nun erfolgenden abnormen sekundären Wachstumserscheinungen erreichte auch die Spreite eine Dicke und Größe, wie sie an gewöhnlichen Blättern nicht zu beobachten ist. An vielen Stellen wurden auf der Spreite kleine, wenig ausgedehnte Peridermpartien gebildet; ferner traten am Hauptblattnerven knollige Wucherungen hervor, alles Erscheinungen, die auch am Blattsteckling zu beobachten waren.

In der Spreite der genannten Pflanze hatte sich, wie erwähnt, das Palisadenparenchym nach allen Seiten kräftig entwickelt, manche seiner Elemente hatten in der zur Blattfläche senkrechten Richtung sogar Dimensionen erreicht, wie sie sonst nur das ganze normale Blatt besitzt

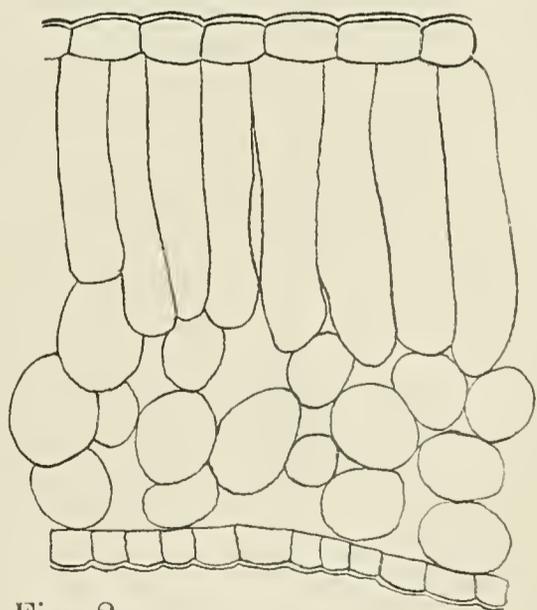
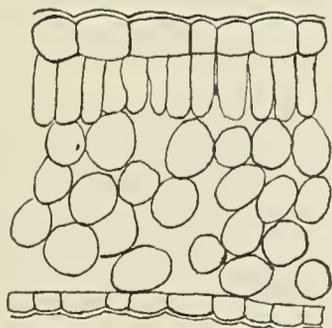


Fig. 2.

Achyranthes Verschaffelti.

Querschnitt durch die Spreite, links eines normalen Blattes, rechts eines Blattes von einer entgipfelten Pflanze.

(vgl. Figur 2). Auch die Epidermis und das Schwammparenchym

hatten ihre Zellen vergrößert, das letztere Gewebe aber durchaus nicht in demselben Maße wie die Palisadenschicht. So kam es, daß diese in unserem Blatte den größeren Teil des Spreitenquerschnitts einnahm, während im normalen Blatte gerade das Schwammparenchym überwiegt. In den mit Periderm bedeckten Partien der Ober- und Unterseite der Spreite waren in der Epidermis Teilungen aufgetreten, stellenweise war sie zerrissen worden; hier vor allem fanden sich auch in der Palisadenschicht und den über der Epidermis der Blattunterseite gelegenen Schwammparenchymzellen reichlich transversale Teilungen vor.

3. *Coleus hybridus*.

Diese Labiate zeigte im Gegensatz zu den beiden vorher genannten Amarantaceenspecies ein viel schneller erfolgendes sekundäres Wachstum. So hatte ein am 30. April 1904 gestecktes Blatt, das an diesem Tage eine Länge und Breite von 16,2 bzw. 9,7 cm besaß, am 1. August bereits die entsprechenden Größen von 21 bzw. 13,6 cm erlangt. Die Blattspreite bot auch sonst ein eigenartiges Aussehen dar: sie hatte sich am Rande in seltsame Falten gelegt, vermutlich weil das Weiterwachsen der Lamina in der ursprünglichen, ebenen Fläche durch die Festigkeit der Blattnerven erschwert wurde. Stellenweise war aber dieser Widerstand überwunden worden; es fanden sich hier Risse quer zu den Blattnerven vor. Ferner wies die Breite des Stecklings eine viel beträchtlichere Dicke auf als das normale Blatt, eine Veränderung, die sich schon beim Befühlen der betreffenden Spreiten deutlich offenbarte. Noch kräftigeres sekundäres Wachstum der Blätter ließ sich an entsproßten Pflanzen erzielen. Lindemuth hatte so Spreiten bis zu einer Länge von 26 und einer Breite von 18 cm gewonnen, von einer Größe also, wie ich sie im Universitätsgarten zu Berlin normal nie beobachten konnte. Die derartig gewachsenen Blätter boten aber, äußerlich betrachtet, schon ein durchaus krankhaftes Aussehen dar. Außer dem Flächenwachstum war an dem von Lindemuth kultivierten Blatte wiederum ein erhebliches Dickenwachstum eingetreten: zeigten ausgewachsene Blätter im Universitätsgarten unter normalen Verhältnissen eine Spreitendicke von 240 μ , so war die entsprechende Größe für das genannte Blatt 390 μ .

Das Wachstum der Spreite beruhte im allgemeinen auf einer für alle Zellen gleichmäßigen Vergrößerung derselben, abgesehen von den Schließzellen. Stellenweise fanden sich in der Palisadenzellreihe auch verschiedene aufeinanderfolgende, tangentielle Teilungen vor.

Das starke abnorme Flächenwachstum konnte auch hier — für *Achyranthes Verschaffelti* gilt übrigens das gleiche — nur infolge Zerreißen der in dem Hauptblattnerve schon normal vorhandenen Netzgefäße¹⁾ erfolgen.

¹⁾ Wo nicht ausdrücklich von Tracheiden gesprochen wird, verstehe ich in dieser Arbeit unter Gefäßen ganz allgemein die wasserleitenden Elemente; es können also auch Tracheiden damit gemeint sein.

4. *Plectranthus fruticosus*.

Die Spreite von *Plectranthus fruticosus* zeigte nach dem Stecken und erfolgter Bewurzelung das gleiche Verhalten wie die früheren Pflanzen: auch hier abnormes Flächen- und Dickenwachstum. Ausgewachsene normale Blätter besaßen im Maximum eine Länge und Breite von 12 cm, ein am 11. Juni 1904 gestecktes Blatt hatte dagegen am 20. September 1904 bereits eine Länge von 18,5 cm und eine Breite von 13 cm erreicht; das entsprechende Dickenverhältnis war 13 : 20.

Der anatomische Befund war derselbe wie bei *Iresine* und *Coleus*. Das abnorme Wachstum der Spreite kam infolge der Vergrößerung von Epidermis- und Mesophyllelementen zustande; auch hier waren die Pneumathoden nicht gewachsen.

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Fällen weist die Mehrzahl der von mir gesteckten Blätter überhaupt kein abnorm kräftiges Flächenwachstum auf. Die sich so verhaltenden Pflanzen lassen sich in zwei Kategorien zerlegen: a) bei der ersten erfolgt gar kein sekundäres Wachstum in den Spreiten mehr, b) bei der zweiten tritt nach der Bewurzelung eine abnorme Verdickung der Lamina ein.

a) Die Spreiten der zur ersten Gruppe gehörigen Blattstecklinge unterscheiden sich also von den normalen überhaupt nicht. Ein derartiges Verhalten ließ sich z. B. an den Blättern von *Hoya carnosa* beobachten, die Lindemuth anderthalb Jahr lang als Stecklinge kultiviert hatte, ferner an *Vitis vinifera*, *Fuchsia hybrida*, *Amarantus cruentus* und *Catalpa bignonioides*; zwar ist damit nicht gesagt, daß den ausgewachsenen normalen Spreiten der genannten Arten überhaupt die Fähigkeit mangelt, nachträglich beim Stecken in die Dicke zu wachsen. In der Zeit jedoch, während der ich diese Species als Blattstecklinge zog, trat die fragliche Erscheinung jedenfalls nicht an ihnen ein.

b) Als zur zweiten Kategorie gehörig sind die weichen, z. T. fleischigen Blätter von *Bryophyllum calycinum*, *Sedum spectabile*, *Peperomia marmorata*, *Episcia cupreata* und *Hydrangea Hortensia* sowie die derben, lederartigen Blätter von *Evonymus japonica* und *Hedera helix* zu rechnen.

Von historischem Interesse ist die Tatsache, daß bereits Knight (1816) die gleiche Erscheinung an einem von ihm den Winter hindurch kultivierten Blatte von *Mentha* beobachtet hat.

Hinsichtlich der Art, wie die abnorme Verdickung zustande kommt, kann ich wiederum zwei Typen unterscheiden. α) Bei dem einen ist die Verdickung hauptsächlich auf Rechnung einer annähernd gleichmäßigen Vergrößerung aller Zellen des Mesophylls, des Wasserspeichergewebes, falls ein solches vorhanden ist, und unter Umständen auch der Epidermis zu setzen, β) bei dem anderen dagegen namentlich auf das besonders starke Wachstum eines einzigen Gewebes.

α) Als Beispiel für den ersteren Typus möchte ich zunächst

5. *Bryophyllum calycinum*

anführen.

Bei vier am 30. Juni 1904 mit dem unteren Ende des Blattstiels in feuchten Sand gesteckten Blättern entwickelten sich zuerst die an den Einkerbungen der Spreite gelegenen Knospen; bei zweien von ihnen bewurzelten sich nach etwa drei Wochen die Stiele. Von fünf im November desselben Jahres noch einmal gesteckten Blättern zeigten sogar vier nach einiger Zeit eine Bewurzelung. Ebenso konnte Lindemuth an Blattstecklingen fast immer eine Wurzelbildung am Grunde des Stiels beobachten, nachdem vorher die Knospenanlagen ausgetrieben hatten. Die Bewurzelung des Blattstiels von *Bryophyllum calycinum* ist also eine gewöhnliche Erscheinung.

Die Angaben mehrerer Autoren, von Wakker (1885, S. 46), de Vries (1891, S. 63) und Goebel (1903, S. 133), wonach *Bryophyllum*-Blättern, als Stecklinge kultiviert, die Fähigkeit abgehe, am Blattstiel Wurzeln zu treiben, sind also nicht zutreffend. Nach Goebel besteht zwischen dem Austreiben und der weiteren Entwicklung der blattbürtigen Knospen einerseits und der Wurzelbildung am Blattstiel andererseits ein korrelatives Verhältnis, wonach die Wurzeln erst am Blattstiel entstehen, nachdem die sich auf der Spreite entwickelnden Sprosse beseitigt worden sind. Lindemuths und meine Versuche führten, wie gesagt, zu dem hiervon abweichenden Ergebnis, daß die Wurzelbildung am Stiel unabhängig von der weiteren Entwicklung der blattbürtigen Knospen verläuft.

Von den Ende Juni gesteckten Blättern kultivierte ich eines bis Mitte Dezember. Es gelang mir, unter den am Blattrande sich entwickelnden Sprossen einen, der sich besonders kräftig entfaltete, bis Mitte Oktober auf dem Blatte zu erhalten, indem ich dem Bestreben des jungen Pflänzchens, sich durch Bildung von Wurzeln von dem mütterlichen Blatte unabhängig zu machen, durch Beseitigung derselben entgegenwirkte. Nach der angegebenen Zeit löste sich aber der Sproß, der bereits eine Höhe von 7 cm auf dem Blatte erlangt hatte, von diesem los. Die Spreite des so behandelten Stecklings hatte sich im Vergleich zur normalen bedeutend verdickt. Die gleiche Erscheinung konnte ich auch an dekapitierten *Bryophyllum*-Pflanzen erzielen und Goebel (1903, S. 133—134) an Blattstecklingen, die der blattbürtigen Knospen beraubt worden waren, wahrscheinlich hätten sich aber die Blätter unseres Autors nach dem oben gesagten auch ohne den operativen Eingriff verdickt.

Im übrigen beruhte die Verdickung eines Blattes einer entsproßten *Bryophyllum*-Pflanze — die blattbürtigen Sprosse waren an ihr nicht beseitigt worden —, ebenso wie es Goebel für seinen Fall angibt, hauptsächlich auf einer Streckung der etwa isodiametrischen Mesophyllzellen. Das genannte Blatt hatte fast die doppelte, das von mir weiter oben erwähnte, als Steckling kultivierte Blatt fast die dreifache Dicke gegenüber der normalen erreicht.

6. *Episcia cupreata*.

Die Spreite eines vom 14. Juni 1904 bis zum 1. Oktober desselben Jahres als Steckling gezogenen Blattes verhielt sich hinsichtlich der Dicke zu normalen Blättern wie 8:5.

Auch hier hatten sich die Mesophyllzellen — die Palisadenschicht allerdings kaum merklich — und ebenso die großen, hauptsächlich der Wasserspeicherung dienenden Epidermiszellen der Ober- und Unterseite beträchtlich gestreckt. Teilungen konnte ich nicht wahrnehmen.

β) Die zum zweiten Typus gehörigen Fälle sind, wie erwähnt, dadurch gekennzeichnet, daß bei ihnen die Verdickung hauptsächlich infolge des abnorm ausgiebigen Wachstums eines einzelnen Gewebes erfolgt. Als derartige Gewebe kommen für die jetzt zu besprechenden Blattstecklinge das Wassergewebe und das eigentliche Assimilations-system, die Palisadenzellen, in Betracht.

7. *Peperomia marmorata*.

Ein schönes Beispiel für den ersteren Fall fand ich in einem vom 1. August bis Dezember 1904 kultivierten *Peperomia*-Blatte, bei dem die am Grunde des Blattstiels immer wieder erscheinenden Adventivsprosse stets beseitigt wurden. An der Spreite dieses Blattes war eine bedeutende, schon beim Anfühlen der Pflanze sich kundgebende Verdickung eingetreten.

Der Querschnitt der normalen Blattspreite weist unter der oberen Epidermis, wie das Figur 3 darstellt, ein Wasserspeichergewebe von schwankender Schichtenzahl (2—5 Zelllagen) auf, darunter eine meist aus 1—2 Zellreihen bestehende, stark chlorophyllhaltige Mesophyllschicht, deren einzelne Elemente nur wenig palisadenartig ausgebildet sind. Die Unterseite des Blattes nimmt das Schwammparenchym ein, dessen Schichtenzahl ebenfalls schwankend ist (meist 8—10 Zelllagen).

Sehr beachtenswert war das verschiedenartige Verhalten der genannten Gewebe beim Dickenwachstum in unserem gesteckten Blatt. Während nämlich die Zellen des eigentlichen Assimilationsgewebes sowie des Schwammparenchyms infolge sekundären Wachstums ihr Lumen nicht beträchtlich erweitert hatten, hatte sich das Wasserspeichergewebe reichlich auf das doppelte, wie man aus beistehender Figur ersieht, an manchen Stellen sogar fast auf das vierfache der normalen maximalen Ausdehnung vergrößert. Die normalen *Peperomia*-Pflanzen und die gesteckten Blätter wuchsen dabei in demselben Gewächshaus, also abgesehen von dem wichtigen Faktor, der in der Trennung des Blattes vom wachsenden Sproßsystem beim Steckling gegeben war, unter sonst gleichen Bedingungen: die Luftfeuchtigkeit war also für beide Arten von Blättern die gleiche, wenn auch vielleicht mancher anfangs geneigt sein möchte, die verschiedene Dicke der gezeichneten Spreiten auf einen verschiedenen Feuchtigkeitsgehalt der Luft zurückzuführen, in Hin-

blick auf das Ansehen längerer Zeit in trockner und andererseits in feuchter Atmosphäre kultivierter Blätter. Das genannte Wachstum ist vielmehr lediglich als eine Folge der Loslösung des Blattes vom Sproßsystem zu betrachten.

Eine Vermehrung der Zellen infolge von Teilungen war im Steckling nicht zu beobachten, dagegen hatten sich die einzelnen Elemente des Wasserspeichergewebes in der zur Blattfläche senkrechten Richtung bedeutend gestreckt, manche auf ein Mehrfaches ihrer ursprünglichen Länge.

Bei einer zweiten Gruppe von Blättern übernimmt, wie oben an-

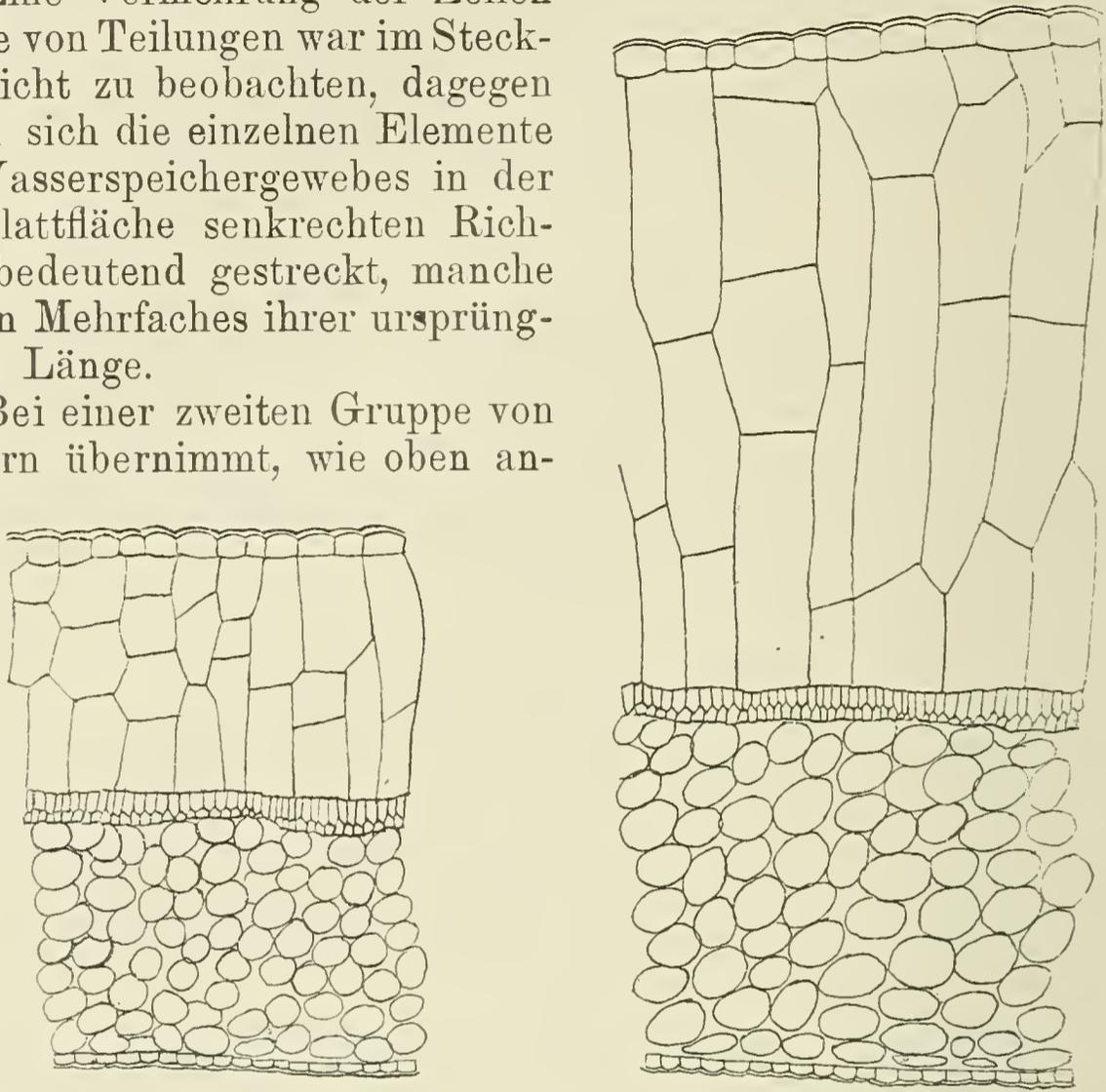


Fig. 3.

Peperomia marmorata.

Querschnitt durch die Spreite, links eines normalen Blattes, rechts eines Stecklings.

gedeutet, ein anderes Gewebe hauptsächlich die Verdickung der Spreite: die Palisadenzellen. Als Beispiele für diesen Wachstumsmodus führe ich die von mir bzw. von Lindemuth kultivierten Blätter von *Evonymus japonica*, *Hedera helix* und *Hydrangea Hortensia* an.

8. *Evonymus japonica*.

Die Spreite weist hier unter der stark verdickten Epidermis ein aus drei Zelllagen bestehendes Palisadengewebe auf, dessen einzelne Elemente aber nicht sonderlich lang gestreckt sind; die der untersten Schicht sind schon mehr als Sammelzellen ausgebildet, und ihre Breite ist kaum geringer als ihre Höhe. Eine Vergrößerung der Spreite hatte vielleicht die derbwandige Oberhaut unmöglich gemacht, dafür war aber im Steckling eine bedeutende Verdickung der Lamina eingetreten: das Verhältnis der zur Spreitenfläche senkrechten Dimension zwischen normalem Blatt und Steckling war 12:21.

Zur Untersuchung diente mir ein von Lindemuth vom Herbst 1903 fast anderthalb Jahr lang kultiviertes Blatt. Bei diesem Steckling war ein so beträchtliches sekundäres Wachstum der Mesophyllzellen, vor allem der Palisaden, senkrecht zur Blattfläche erfolgt, daß manche von ihnen fast die dreifache der gewöhnlichen Länge erreicht hatten; auch die Zellen der dritten Schicht hatten typische Palisadenform angenommen. Ein sehr anschauliches Bild

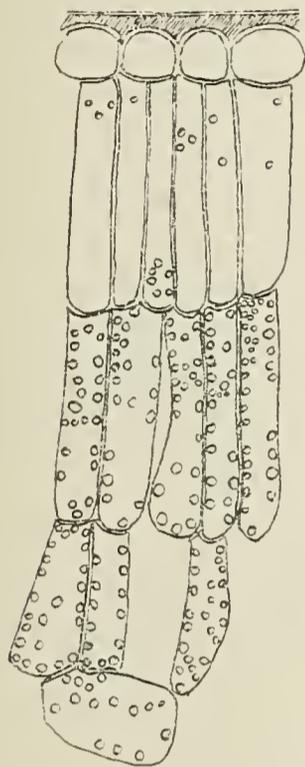


Fig. 4.

Evonymus japonica

Verteilung der Stärke in dem Assimilationsparenchym eines 1¹/₂ Jahr lang kultivierten Blattstecklings.

von dem im Vergleich zum Schwammparenchym starken Wachstum des Palisadengewebes gibt folgendes Zahlenverhältnis. Während in ausgewachsenen normalen Blättern des Universitätsgartens die genannten Schichten nur ein Drittel von der ganzen Dicke der Spreite ausmachen, betrug ihre Mächtigkeit im Steckling fast über die Hälfte der ganzen Blattdicke.

Ernährungsphysiologisch interessant ist ferner die Tatsache, daß in der Stecklingspreite selbst eine bedeutende Anhäufung von Assimilaten eintrat; es hängt das vielleicht mit der bei unserer Pflanze relativ kurzen Länge des Blattstiels zusammen, so daß in diesem nur ein kleiner Teil der gebildeten Kohlehydrate zur Speicherung Unterkunft finden konnte.

In der ersten Palisadenschicht konnte ich nur verhältnismäßig wenig Amylum nachweisen, dafür war aber in den darunter befindlichen Schichten eine so ansehnliche Menge ziemlich grobkörniger Stärke angehäuft worden, daß hier die Zellen neben der ihnen normal hauptsächlich nur zukommenden Funktion der Assimilation auch noch in weitem Maße die der sonst nur vorübergehenden Speicherung übernommen hatten (vgl. Figur 4).

9. *Hedera helix*.

Die normale Spreite von *Hedera helix* besitzt unter der Epidermis eine Lage ziemlich kurzer Palisadenzellen, hieran schließt sich dann nach unten eine Sammelzellenschicht von noch geringerer Höhe. Ihre Elemente sitzen auf den äußersten, fast isodiametrischen Zellen des Schwammparenchyms auf, das sich etwa aus acht Zellschichten zusammensetzt.

In einem von Lindemuth fast anderthalb Jahr lang kultivierten Blattsteckling war eine bedeutende Verdickung der Spreite eingetreten, so daß sich diese in Bezug auf die Dicke zu normalen Blättern wie 37 : 22 verhielt. Das sekundäre Wachstum beruhte auch in diesem Falle vor allem auf einer Streckung der Palisadenzellen.

Im gewöhnlichen Blatt besitzen die beiden Palisadenschichten (die Sammelzellenlage hierbei mitgerechnet) im Vergleich zum Schwammparenchym etwa nur die halb so große, zur Blattfläche

senkrechte Ausdehnung. Eine kräftigere Entwicklung des eigentlichen Assimilationsgewebes konnte ich auch in den unter den besten Beleuchtungsverhältnissen gedeihenden Epheublättern des Universitätsgartens nicht beobachten; desgleichen zeigt das Querschnittsbild eines Sonnenblattes von *Hedera helix*, das Pick (1882) in einer Abhandlung gibt, im Vergleich zu meiner Zeichnung keine bedeutendere Ausbildung des Palisadengewebes. Dagegen hatte dieses, wie man aus Figur 5 ersieht, im Steckling dieselbe Mächtigkeit erreicht wie das Ableitungsgewebe.

Die abnorme Verdickung der Spreite war vor allem dem starken, senkrecht zur Blattfläche gerichteten Wachstum der eigentlichen Palisaden zuzuschreiben; das Längenverhältnis derselben im Steckling zu den normalen war 7 : 3. Schon weniger hatten sich die Sammelzellen gestreckt; das Verhältnis war hier etwa 3 : 2. Die äußerste Schicht des Schwammparenchym

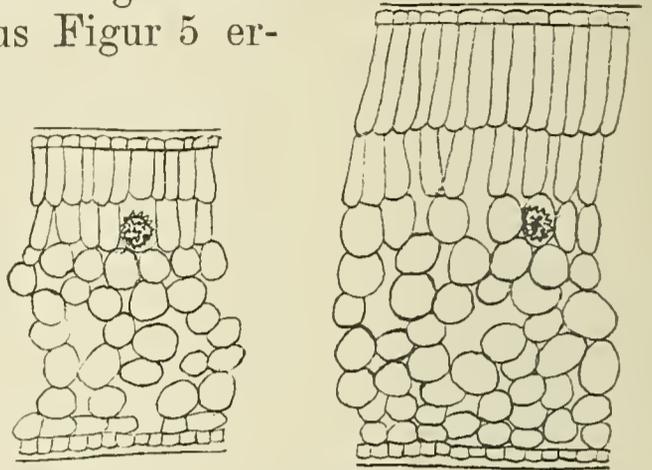


Fig. 5.

Hedera helix.

Querschnitt durch die Spreite, links eines normalen Blattes, rechts eines ca. 1½ Jahr lang kultivierten Stecklings.

chymys war stellenweise auch gewachsen. Auf das Vorhandensein von Teilungen in der äußersten Palisadenschicht des Stecklings lege ich bei der Erklärung seines Dickenwachstums weiter kein Gewicht, da sie sich hier schon im ausgewachsenen normalen Blatt vorfinden. Daß aber tatsächlich in der äußersten Palisadenzellschicht zahlreiche Teilungen auftreten können, geht aus den Angaben von Mer (1879, S. 18 und 1886, S. 140) über ein sechs Jahre lang als Steckling kultiviertes Blatt von *Hedera helix* hervor. Mer hatte im Oktober 1876 ein Epheublatt gesteckt, das sich im nächsten Jahr bewurzelte. Nach vierjähriger Kultur konnte der französische Forscher im großen und ganzen auch nur die Veränderungen an der Blattspreite beobachten, die ich oben für das von Lindemuth gezogene Blatt beschrieben habe. Aber später teilten sich die Palisaden der äußersten Schicht mehrfach, an manchen Stellen sogar in so reichlichem Maße, daß man hier geradezu von der Bildung eines Meristems sprechen konnte. Dieses spaltete nach außen fortwährend neue Zellen ab, so daß die Epidermis stellenweise emporgehoben und an manchen Orten auch wohl gesprengt wurde. Auch auf der Blattunterseite war die genannte Erscheinung zuweilen sichtbar.

Als ein weiteres und letztes, zu dieser Gruppe gehöriges Beispiel möchte ich das Verhalten gesteckter Blätter von

10. *Hydrangea Hortensia*

anführen.

Zur mikroskopischen Untersuchung benutzte ich ein von mir Mitte Juli 1904 gestecktes, bis Ende Januar 1905 gezogenes Hortensienblatt. Die Spreite desselben hatte sich im Vergleich

zur normalen nicht bemerkenswert vergrößert, wohl aber ansehnlich verdickt (Verhältnis 5 : 3).

Die Verdickung der Spreite war auch in diesem Falle auf Rechnung des relativ starken Wachstums der beiden Palisadenschichten zu setzen. Im Gegensatz zu *Hedera helix* hatten sich hier gerade die Palisaden der zweiten Schicht am bedeutendsten gestreckt (stellenweise noch ansehnlicher, als es in Figur 6 erscheint). So verhielt sich ihre Länge im Steckling gegenüber dem normalen Blatt wie 3 : 1; die entsprechenden Größen für die erste Schicht waren dagegen nur 15 : 7.

Eine Teilung in den Elementen des Assimilations-systems konnte ich nicht feststellen; also war, wie auch sonst fast überall in den beschriebenen Fällen, die Verdickung der Spreite nur infolge einer Vergrößerung bereits im normalen Blatt vorhandener Zellen zustande gekommen. Es bleibt dabei natürlich nicht ausgeschlossen,

daß die von mir kultivierten

Blätter bei einer noch längeren Kultur in manchen ihrer Elemente auch Teilungen aufweisen können; ihre Zellen haben dann offenbar ein Maximum an Höhe erreicht, über welches hinaus sie nicht mehr wachsen können, ohne sich dabei zu teilen. Als ein hierher gehöriges Beispiel dürfen wir den oben angeführten, von Mer am Epheu studierten Fall betrachten.

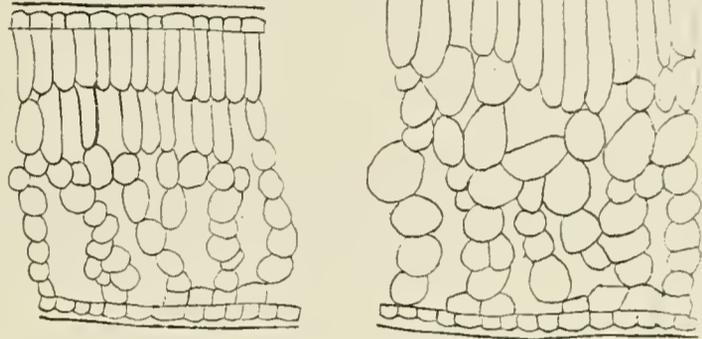


Fig. 6.

Hydrangea hortensia.

Querschnitt durch die Spreite, links eines normalen Blattes, rechts eines Stecklings.

II. Der Blattstiel.

Im Gegensatz zum Stamm besitzt der Blattstiel nur eine begrenzte Lebensdauer. Seine innige Verbindung mit der Spreite bringt es mit sich, daß er häufig infolge des Laubfalls nur ein gewisses, im Vergleich zum Stamm recht unbedeutendes Alter erreicht. So kommt es, daß der Blattstiel — ich denke hierbei besonders an die Holzgewächse — bald seine endgültige histologische Struktur erlangt, die vegetative Achse dagegen von Jahr zu Jahr eine Vermehrung ihrer Elemente erfährt. Während im Blattstiel nämlich das Cambium seine Tätigkeit einstellt, nachdem das Blatt seine definitive Gestalt erreicht hat, bewahrt es in der Achse bis in das hohe Alter hinein im Verein mit dem meist aus den primären Markstrahlen entstehenden Interfascicularcambium seine Funktion. Auf dieses verschiedene Verhalten des Cambiums im Blattstiel und Stamm der Gymnospermen und Dicotyledonen hat bereits van Tieghem (1879) hingewiesen.

Dem starken Wachstum des in der Achse vorhandenen Holzringes kann die Epidermis in den meisten Fällen nicht folgen; sie

wird häufig gesprengt, und an ihre Stelle tritt als das darunter liegende Rindenparenchym schützendes Gewebe der Kork, später auch wohl die Borke. Peridermbildung an Blattstielen ist dagegen eine verhältnismäßig seltene Erscheinung und ist dann meist pathologischer Natur. Gegenüber der Konstanz, die sich in Betreff des Ortes der Korkentwicklung und seiner Ausbildung bei dem Stengel geltend macht, ist nach Sorauer (1886, S. 219—222) bei den Blattkorkwucherungen das Zufällige hervorzuheben. Auch tritt die Peridermbildung am Blatte nur an manchen Stellen und bei einzelnen Pflanzen einer Species, zuweilen, wie es Sorauer für die „Korksucht“ bei *Ribes Grossularia* angiebt, nur in gewissen Jahren auf.

Der Hauptunterschied zwischen der histologischen Struktur des Stammes und der des Blattstiels besteht demnach darin, daß der letztere kein dauernd tätiges, das Dickenwachstum bedingendes Cambium und kein Korkbildungsgewebe besitzt.

Für die experimentelle Anatomie erwächst nun die Frage, ob es nicht möglich ist, unter geeigneten Kulturbedingungen auch im Blattstiel das Fascicularcambium zu erneuter Tätigkeit anzuregen, vielleicht auch die Bildung eines sonst nicht vorhandenen Interfascicularcambiums und Phellogens hervorzurufen. Wir werden später sehen, daß in der Tat die fraglichen Erscheinungen in Blattstecklingen eintreten können.

Das Dickenwachstum der Dicotylen erfolgt bekanntlich auf zweierlei Arten: meist wird der sekundäre Zuwachs nur durch ein Cambium, in wenigen Fällen, die man als anomal bezeichnet, aber außer diesem noch durch sich neu bildende Cambien vermittelt, wie das namentlich bei verschiedenen Familien aus der Reihe der *Centrospermae* der Fall ist.

A. Das Dickenwachstum des Stammes ist abnormal.

Als zur zweiten Abteilung von dicotylen Pflanzen gehörige Beispiele sollen zunächst einige Amarantaceenblattstecklinge in ihrem Verhalten beschrieben werden.

1. Iresine Lindeni.

Der normale Blattstiel weist auf seiner Oberseite bei dieser Pflanze eine Rinne auf, ist also dorsiventral gebaut, wie man aus Figur 1 auf beigefügter Tafel ersieht. Auf der Epidermis erheben sich mehrzellige Trichome. Die Gefäßbündel sind in einer nach oben offenen Sichel angeordnet, die meist aus fünf isolierten Leitsträngen besteht; von diesen zeichnen sich zwei seitlich gelegene vor den anderen durch ihre Größe besonders aus. In den Flügeln verläuft in der Regel noch je ein Bündel. Dem Leptom der Leitstränge sind lang gestreckte, schwach collenchymatisch verdickte Zellen vorgelagert. Abgesehen davon, stellen die Bündel reines Mestom dar.

In dem bereits auf S. 174⁹ genannten Lindemuthschen Blattsteckling traten bedeutende Veränderungen ein, so daß das Aus-

sehen des Stielquerschnittes am Schluß der dreivierteljährigen Kultur ein ganz anderes wie unter normalen Verhältnissen war. Dieser Unterschied sprach sich schon deutlich in der äußeren Gestalt des Stieles aus. Er war zunächst bedeutend dicker geworden als vorher. An ausgewachsenen normalen Stielen konnte ich am Grunde eine maximale Breite und Länge des Querschnittes von 2 bzw. 3 mm wahrnehmen, beim Steckling betragen dagegen die entsprechenden Größen 3,5 resp. 12 mm.

Die auffallendsten Veränderungen bot indessen das mikroskopische Bild dieses Blattstiels dar (vgl. Tafel, Figur 2).

Ganz abweichend vom normalen Stiel war es zu einer wie im Stamm aus der Epidermis heraus erfolgenden Bildung von Periderm gekommen, vor allem an den Fußstücken der Trichome. Das neu entstandene Gewebe erstreckte sich allerdings meist nur auf wenige Zelllagen.

Der Hauptunterschied zwischen dem normalen und unserem Blatte beruhte aber auf dem eigentümlichen Verhalten der Bündel beim Dickenwachstum.

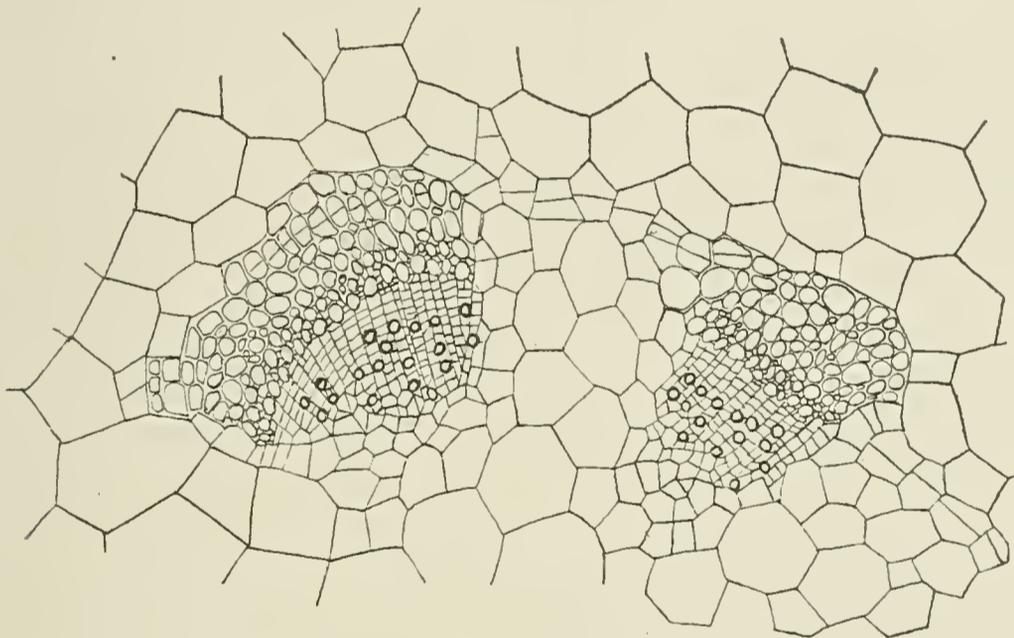


Fig. 7.

Iresine Lindeni.

Querschnitt durch den Blattstiel eines Stecklings. Entstehung des Extrafascicularcambiums. Etwas schematisiert.

Der Blattstiel wächst nämlich nach der Bewurzelung nach demselben Modus in die Dicke wie der Stamm der *Iresine*, wie die Amarantaceen überhaupt; d. h. nicht ein und dasselbe Cambium vermittelt den Zuwachs, sondern verschiedene außerhalb der ursprünglichen Bündel (extrafascicular) nach einander in zentrifugaler Folge angelegte Cambiumzonen. Bei einem am 18. Mai 1904 gesteckten Blatte, das sich am 30. Mai bewurzelt hatte und am 28. Juni der mikroskopischen Untersuchung geopfert wurde, konnte ich die Entstehungsweise des ersten extrafascicularen Cambiums deutlich beobachten.

In den collenchymatisch verdickten Zellen, die das Leptom der größeren Bündel außen umgürten, traten tangentielle Teilungen auf,

die sich zwischen die primären Markstrahlen hindurchzogen. aber nicht immer in derselben Entfernung von den ursprünglichen Bündeln, sondern bald ihnen etwas näher, bald etwas ferner, und zwar zu einer Zeit, wo das Fascicularcambium der Primärstränge das Dickenwachstum noch nicht eingestellt hatte (vgl. Figur 7).

Ein von mir am 30. April 1904 gestecktes Blatt zeigte nach sechswöchentlicher Kultur die extrafascicularen, neben einander liegenden Cambien in Tätigkeit; an mehreren Stellen hatten sich aus ihnen Gefäße und Leptomgruppen herausdifferenziert. Außerhalb der letzteren traten stellenweise schon wieder neue tangentiale Teilungen auf, die vermutlich als die ersten Entwicklungsstadien sekundärer Extrafascicularcambien aufzufassen waren. Infolge einer radialen Streckung der zwischen den primären Bündeln und den ersten extrafascicularen Verdickungszonen gelegenen (früher collenchymatisch verdickten) Zellen war der Abstand beider größer geworden.

Auf Grund dieser entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen konnte ich mir jetzt das Zustandekommen des kompliziert gebauten Holzkörpers im Lindemuthschen Steckling erklären.

Infolge einer bedeutenden Streckung der innerhalb der Bündelsichel gelegenen Parenchymzellen sowie der primären Markstrahlen waren die Gefäßbündel weit nach außen geschoben worden: so war die Entfernung der beiden großen, seitlich an der Sichel gelegenen Stränge über dreimal so groß im Steckling geworden wie im normalen Blatt. Die primären Bündel hatten sich in tangentialer Richtung verbreitert, indem sich die zwischen den Gefäßen des ursprünglichen Hadroms gelegenen Holzparenchymzellen bedeutend, manchmal auf das doppelte ihrer normalen Länge und Breite gestreckt hatten.

Während das Dickenwachstum in den Bündeln des gewöhnlichen Blattstiels bald nach der Produktion von einigen Gefäßen und dazwischen gelagertem Holzparenchym von der Pflanze eingestellt wird, hatte im Steckling das Fascicularcambium von neuem seine Tätigkeit aufgenommen und wie im Stamm außer neuen Gefäßen auch noch mechanisches Gewebe, Libriform, gebildet, daneben in den größeren Bündeln auch Markstrahlen. Indem auch das Leptom durch neue Elemente bedeutend vermehrt worden war, hatten so manche Stränge im Steckling fast die dreifache Dicke gegenüber der normalen erreicht. Zu diesem abnormen sekundären Dickenwachstum war ferner noch der durch die Extrafascicularcambien verursachte Zuwachs hinzugekommen; an manchen Stellen fanden sich in zentrifugaler Folge drei neu gebildete Verdickungszonen vor. Die Cambien waren verschiedentlich noch tätig und spalteten auf der Seite des Xylems weiterhin Gefäße und Libriform ab, während rechts und links von ihnen manche Cambien von gleichem Alter ihr Dickenwachstum bereits eingestellt hatten und sich außerhalb von ihnen wiederum neue zeigten. So kam der kompliziert gebaute Holzkörper im Lindemuthschen Steckling zustande. Die eigenartige Vergrößerung des Leitungs- bzw. mechanischen Systems ließ sich hier bis in die Spreite hinein verfolgen. Die Xylemelemente des sekundären Zuwachses waren verholzt.

Auch das Rindenparenchym hatte ein bedeutendes Wachstum, manchmal auch Teilungen erfahren. So fanden sich im Steckling Parenchymelemente vor, die eine Länge und Breite von 350 bzw. 310 μ besaßen, während die normalen Zellen im Maximum eine Länge von 120 und eine Breite von 110 μ aufwiesen.

Manche Epidermiszellen des Blattstiels hatten, falls nicht Teilungen in ihnen aufgetreten waren, ihre Membranen beträchtlich vergrößert, wie es ja auch in der Spreite der Fall war. Normale Epidermiszellen besaßen im Maximum eine Länge und Breite von 50 μ ; im Steckling fanden sich dagegen Oberhautzellen bis zu einer Länge und Breite von 95 bzw. 68 μ vor.

Die Libriformfasern sowie die parenchymatischen Elemente des Holzkörpers und das Rindenparenchym hatten reichlich Stärke gespeichert und zwar in einer derartigen Fülle, daß sich beim Hineinbringen der Schnitte in Wasser ganze Wolken von Stärke aus den Zellen herauslösten. Das Libriform und das Parenchym wurden also in ausgiebiger Weise zur Stärkespeicherung verwendet. Ganz besonders gilt das aber für die bereits bei der Besprechung der Spreite genannten knolligen Gebilde.

Was die Entwicklungsgeschichte der Gefäßbündel im Stamm und im normalen Blattstiel anbetrifft, so scheiden sich aus den sich vom Urmeristem herausdifferenzierenden Cambiumsträngen auf der Innenseite zunächst einige Gefäße und Holzparenchymzellen, auf der Außenseite dagegen Leptomelemente ab. Nach einiger Zeit beginnt das eigentliche Dickenwachstum der Bündel, indem die an der Grenze von Leptom und Hadrom gelegenen Zellen tangentielle Teilungen eingehen und zu den Hadromelementen neue, wiederum Gefäße und Holzparenchym, hinzufügen. Im Blattstiel stellt, wie wir sahen, die Verdickungszone unter normalen Verhältnissen bald ihre Tätigkeit ein, im Stengel dagegen wirkt sie weiter, nachdem an der Außenseite des Leptoms bereits das Extrafascicularcambium hervorgegangen ist; es wird dann vom Cambium vor allem außer Gefäßen auch noch mechanisches Gewebe, Libriform, entwickelt. Im Blattstiel gesteckter Blätter kann man nun, wie wir gesehen haben, den gleichen Wachstumsmodus beobachten.

Daß aber der Stiel unter den geänderten Bedingungen vollkommen Stammstruktur angenommen habe, darf man nicht erwarten; dazu scheint das Gewebe des normalen Blattstiels bereits viel zu differenziert zu sein. So war es im Steckling nicht zur Bildung eines geschlossenen Holzringes gekommen, wie wir ihn in der Achse vorfinden.

Eine weitere Annäherung des Stecklingsblattstieles an den histologischen Bau des Stammes liegt dagegen ferner darin, daß sich vor den Leptomgruppen, die zuletzt von den äußersten Cambiumstreifen gebildet worden waren, an einigen Stellen Bastfasern vorfanden; im Stamm kann man hier ganze Gruppen von Stereiden wahrnehmen.

2. *Achyranthes Verschaffelti*.

Der normale Blattstiel weist auf seinem Querschnitt, wie man aus Figur 8a ersieht, fünf in einer Sichel angeordnete Bündel auf, von denen sich wie bei *Iresine* die beiden seitlich gelegenen durch ihre Größe von den anderen unterscheiden. Etwas abseits von dieser Leitbündelgruppe liegt oberhalb in der Nähe der Flügel des wiederum dorsiventral gebauten Blattstiels auf jeder Seite ein kleineres Bündel.

Wie bei *Iresine* trat nach dem Stecken ein starkes abnormes Wachstum ein, und zwar im allgemeinen nach demselben Modus, wie wir ihn bei *Iresine* kennen gelernt haben. Auch hier ging das Extrafascicularcambium aus den dem Leptom vorgelagerten kollenchymatisch verdickten Zellen hervor. In dem sekundären Zuwachs wurde ebenfalls typisch mechanisches Gewebe, Libriform, entwickelt, wenn es auch nicht in dem von mir kultivierten Blatte in derselben Mächtigkeit auftrat wie bei *Iresine*; vielleicht lag das aber nur daran, daß das Blatt nicht genügend lange gezogen worden war.

Besondere Erwähnung aber verdient hier das Verhalten der beiden kleinen, abseits von der Bündelsichel gelegenen Stränge beim Dickenwachstum. Während bei *Iresine* die entsprechenden Bündel über ihre normale Entwicklung im Steckling kaum hinausgingen, trat bei *Achyranthes* ein bedeutendes nachträgliches Wachstum derselben ein. Indem ihre Cambien sich über die anfänglichen, seitlichen Enden immer weiter hinaus um den Holzteil herum erstreckten, waren sie fast hadrozentrisch geworden; außerhalb war wie bei der Hauptgruppe eine hier fast rings um das primäre Bündel herum verlaufende Cambiumzone entstanden, aus der sich bereits sekundäre Leptom- und Hadromgruppen herausdifferenziert hatten. Im Anschluß an das Extrafascicularcambium waren an den

oberen Enden der Sichel im Rindenparenchym zahlreiche antikline und perikline Teilungen eingetreten, so daß es ganz den Anschein hatte, als wäre bei noch längerer Kultur die mittlere Bündelsichel zu einem ganzen Ringe ausgewachsen.

Jedenfalls wies aber der Blattstielquer-

schnitt, wie das Figur 8b darstellen soll, gewissermaßen drei verschiedene Holzkörper auf, die mittlere Gruppe und die seitlich gelegenen Bündel, die sich unabhängig voneinander nach der den Amarantaceen eigenen Weise verdickt hatten.

Wie bei *Iresine* war ein bedeutendes Wachstum der Rinde-

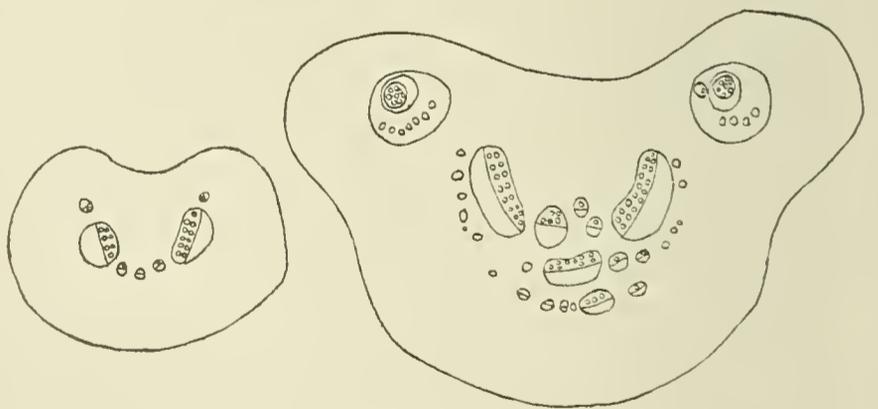


Fig. 8.

Achyranthes Verschaffelti.

Querschnittschemata, links eines normalen Blattes, rechts eines vom 18. Mai 1904 bis Ende 1904 kultivierten Stecklings. Blattstiel.

zellen und der Epidermis eingetreten, vor allem in den die mittlere Sichel von den kleineren Holzkörpern trennenden Markstrahlen. Doch fanden sich im Parenchym auch unregelmäßig verlaufende Teilungen vor.

Die schon normal vorhandenen Calciumoxalat führenden Rindenzellen waren ebenfalls bedeutend gewachsen und in ihrem Innern ganz mit dem Exkret erfüllt. Vor allem aber war das Rindengewebe, wie bei *Iresine*, in hohem Grade zur Speicherung von Stärke herangezogen worden.

Stellenweise hatte sich auch Kork gebildet, dessen Phellogen, wie im Stamm, aus der Epidermis hervorging.

Auf dem Hauptblattnerve einer von Lindemuth entgipfelten *Achyranthes*-Pflanze hatten sich, wie im ersten Teil bereits erwähnt, unterseits Wucherungen entwickelt, und zwar erschien hier der Blattstiel an Stellen von über 1 cm Länge verdickt und verkorkt; verschiedentlich erhoben sich aus dieser Anschwellung noch besondere, kuglige Gebilde, wie ich sie auch an einem meiner Blattstecklinge beobachtet hatte.

Bei der Lindemuthschen Pflanze konnte ich die Entwicklungsgeschichte der eigenartigen Bildungen feststellen.

Aus ganz jungen Stadien ersah ich, daß die Wucherungen hier nicht etwa verkümmerte und zu Knollen umgewandelte Wurzeln darstellen; denn in diesem Falle hätte ich die Anlage eines Wurzelkörpers, der dann später die Rinde durchbricht, beobachten müssen. Vielmehr stellen sie Partien der Nerven dar, die sich aus irgend einem Grunde in stärkerem Grade als die sie umgebenden Teile nach dem

Amarantaceentypus verdicken. Bei den kugligen Gebilden erfolgt die Anlage neuer Cambiumzonen nicht auf der Fläche eines Zylinders, dessen Achse mit der des sich verdickenden Organes zusammenfällt, wie das sonst beim Blattnerve, Stiel oder Stamm der Fall ist, sondern auf Kugelschalen, die in

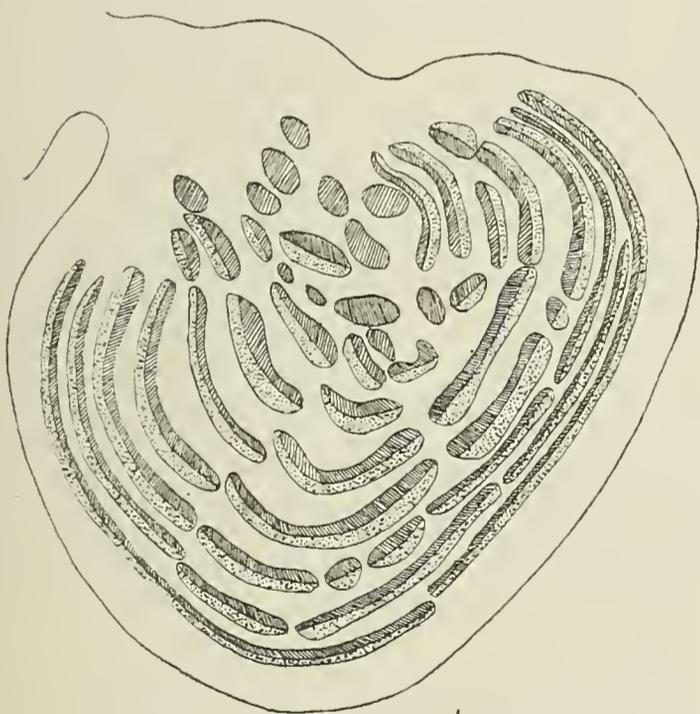


Fig. 9.

Achyranthes Verschaffelti.

Querschnitt durch eine knollenförmige Wucherung am Blattstiel eines Stecklings. Schematisiert.

zentrifugaler Folge auftreten. Indem sich so eine Cambiumzone vor die andere lagert und Phloem und Xylem produziert, kommen die eigenartigen Bildungen zustande (vgl. Figur 9). Im Parenchym derselben fand ich in reichlichem Maße Stärke sowie Calciumoxalat vor. Das Periderm, mit dem die Knollen ganz und gar bedeckt waren, ging aus der Epidermis hervor.

Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß in manchen Fällen die Wucherungen verkümmerte, zu Knollen umgebildete Wurzeln darstellen. So konnte ich an Stecklingen gelegentlich beobachten, daß aus dem unteren Teil des Blattstiels äußerlich als regelrechte Wurzeln anzusprechende Organe hervorbrachen; sie erreichten aber nur eine geringe Länge und gestalteten sich dann, ohne mit der Topferde in Berührung zu kommen, zu Knollen um.

Eine andere Bildung, die man an dem *Achyranthes*-Blattstiel, übrigens ebenso bei *Iresine*, experimentell hervorrufen kann, besteht darin, daß der Grund des Stiels an entsproßten Pflanzen nach einiger Zeit anfängt, sich polsterartig zu verdicken, um schließlich eine recht ansehnliche Größe zu erreichen. So hatte Lindemuth Gebilde erzielt, die eine Länge und Breite von über 1 cm erlangt hatten. In dem oberen Teil des Blattstiels bis hinein in die Spreite war wieder das abnorme Dickenwachstum eingetreten.

Die Vergrößerung des Blattkissens war hauptsächlich auf Rechnung des Grundparenchyms erfolgt, indem dieses sich nach allen Seiten kräftig geteilt hatte. Es war so in der Wucherung zur Bildung von kleinzelligem Parenchym gekommen, in dem überall vielmals größere, Kristallsand speichernde Zellen eingebettet lagen, und zwar war hier das Calciumoxalat in einer Weise angehäuft, wie ich sie weiter oben im Blattstiel nicht beobachten konnte, so daß also das Blattpolster von der Pflanze hauptsächlich zum Exkretbehälter umgebildet worden war. In den kleinen Zellen fand sich wieder reichlich Stärke vor. Die Oberfläche des ganzen, neu entstandenen Organs war mit Periderm bedeckt.

Es handelt sich hier offenbar um die Erzeugung ähnlicher Gebilde, wie sie Vöchting (1902) für Pflanzen von *Brassica oleracea* v. *bullata*, dem Kohlrabi, beschrieben hat, denen er die gerade angelegten Inflorescenzachsen sowie sämtliche Sproßvegetationspunkte genommen hatte, und wo nun »infolge der Ernährungshypertrophie knollenartige Blattkissen erzeugt werden, Organe, die im normalen Entwicklungsgange unserer Pflanze niemals entstehen.« In den genannten Bildungen fiel der außerordentlich reichliche Gehalt an Calciumphosphat auf, das sonst zur Blütenbildung Verwendung gefunden hätte.

Daß das oben ausführlich besprochene abnorme Dickenwachstum durchaus nicht etwa eine allen Amarantaceenblattstielen inhärente Eigenschaft darstellt, die unter günstigen Bedingungen, wie sie sich auch im Steckling vorfinden, in die Erscheinung tritt, zeigte mir das Verhalten von

3. *Amarantus cruentus*.

An den Blattstecklingen dieser Pflanze war nach einvierteljähriger Kultur überhaupt kein nennenswertes abnormes Wachstum zu beobachten.

B. Pflanzen mit normalem Dickenwachstum.

Wir kommen nunmehr zur Besprechung derjenigen Pflanzen, bei denen ein und dasselbe Cambium den Dickenzuwachs vermittelt. Als Einteilungsprinzip für die nun zu beschreibenden Fälle wähle ich hierbei die Anordnung der Gefäßbündel im normalen Blattstiel, wonach dieser schon von vornherein eine mehr oder minder große Ähnlichkeit mit dem histologischen Bau der Achse aufweisen kann. Andererseits kann es dem Blattstiel infolge der eigenartigen Gruppierung der Leitstränge schon von Anfang an unmöglich gemacht sein, eine — in Bezug auf die Anordnung der Gefäßbündel — dem Stamm nahe kommende Struktur anzunehmen. So ist die Bildung eines die einzelnen Bündel verbindenden Cambiumringes kaum in Fällen wie bei *Bryophyllum calycinum* zu erwarten, in dessen Blattstiel neben einem größeren, mittleren Leitstrang noch zahlreiche viel kleinere in ziemlich regelloser Anordnung vorhanden sind.

a) Es findet sich im normalen Blattstiel sowie im Stamm ein die einzelnen Bündel zusammenschließender Holzring bereits vor.

Man wird es in dieser Abteilung im allgemeinen mit Blättern zu tun haben, die eine große Spreite aufweisen, und bei denen infolgedessen obige Anordnung der leitenden und festigenden Elemente im Blattstiel aus mechanischen Gründen als besonders zweckmäßig erscheint.

4. *Vitis vinifera*.

Wie in Teil I kurz erwähnt, hatte die Spreite der von Lindemuth etwa fünfviertel Jahr lang kultivierten Blätter sich nicht verändert. Ganz unabhängig hiervon war aber das Dickenwachstum des Blattstiels vor sich gegangen, das sich besonders stark bei einem Stecklinge offenbarte.

Der normale Blattstiel ist, wie man aus Figur 10 a ersieht, dorsiventral gebaut. Die Gefäßbündel sind in Kreisform angeordnet, und zwar wechseln größere meist mit kleineren ab. Außerhalb dieses Kreises liegen am Grunde der flügelartigen Vorsprünge auf der Oberseite des Stiels zwei weitere Bündel, neben denen in der Regel noch zwei kleinere verlaufen. Die Leitstränge besitzen auf der Seite des Hadroms anfangs nur Parenchym und Gefäße. Durch die Tätigkeit des Cambiums, das später auch interfascicular aus wenigen radialen Zellreihen bestehende, verholzende Markstrahlen, stellenweise wohl auch neue Bündel bildet, werden, wie im Stamm, außerhalb der ursprünglichen Hadromelemente weiterhin Gefäße und vor allem Libriformfasern abgespalten. Das Leptom wird auf der Außenseite von kräftigen Bastsicheln umgürtet. Ein ausgewachsener Blattstiel besitzt demnach, wie der Stamm, einen vollkommen geschlossenen Holzring. Die außerhalb desselben gelegenen kleineren Bündel sind anfangs, wie die des Kreises, collateral; ihr Fascicularcambium greift aber bald mit seinen seitlichen Enden immer weiter um den Hadromteil herum, umschließt ihn dann gänzlich und erzeugt nun im Anschluß an die Primordialgefäße ein paar Zelllagen

Libriform, auch wohl Gefäße. Wir haben somit im ausgewachsenen gewöhnlichen Blattstiel zwei kleinere Bündel und eine weit größere, zu einem Kreise verbundene Gruppe von Leitbündeln, bei denen also das Xylem durchgehends einen geschlossenen, zylindrischen Körper bildet.

In dem Lindemuthschen Stecklinge waren indessen recht erhebliche Veränderungen vor sich gegangen. Wie Figur 10 b deutlich zeigt, war der Durchmesser des Blattstiels ziemlich dreimal so groß wie der normale geworden.

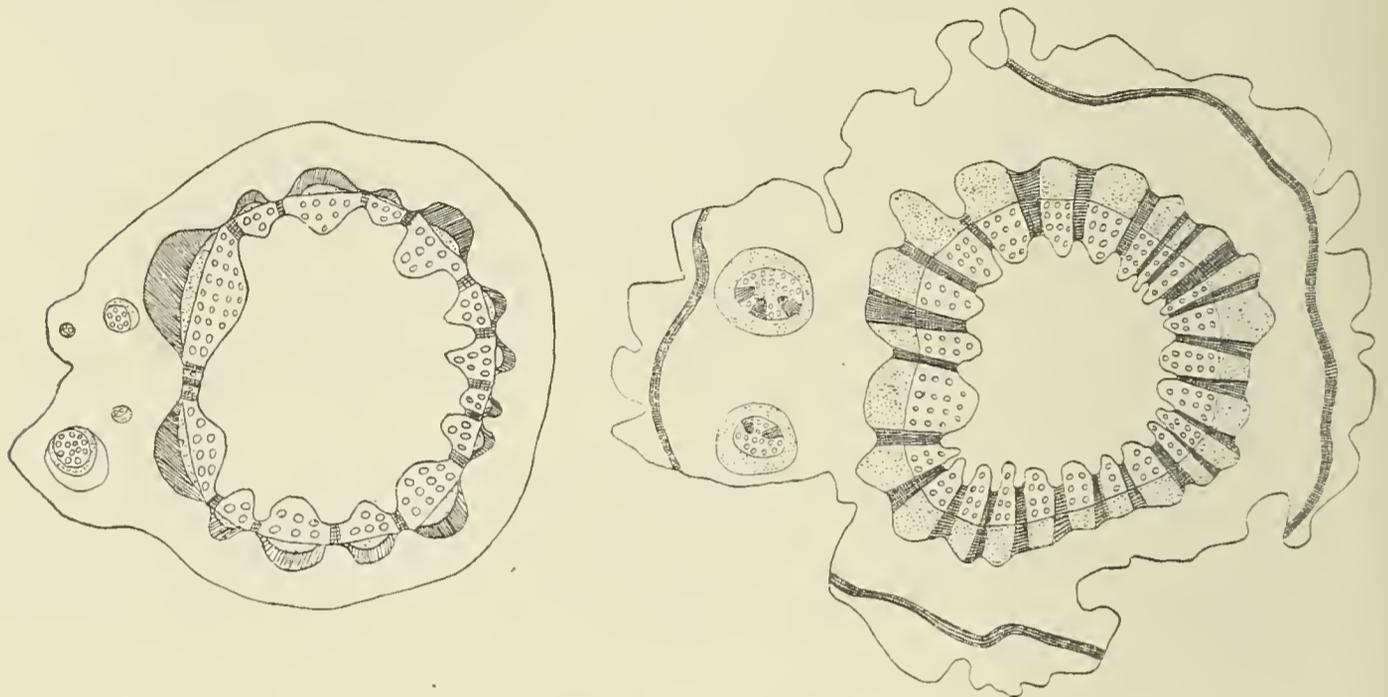


Fig. 10.

Vitis vinifera.

Querschnitt, links eines ausgewachsenen normalen Blattstiels, rechts eines Blattstiels von einem anderthalb Jahr lang kultivierten Blattsteckling. Schematisierte Darstellung.

Das Cambium des großen Gefäßbündelringes hatte das Dickenwachstum wieder aufgenommen und Xylem wie Phloem durch kräftigen Zuwachs verstärkt, so daß manche Bündel im Vergleich zu normalen die doppelte radiale Ausdehnung erlangt hatten. Auf der Seite des Xylems waren neue Gefäße, Libriform und Parenchym zu den ursprünglichen Elementen hinzugekommen. Die primären Markstrahlen waren durch neuen Zuwachs verlängert worden, aber auch sekundäre Markstrahlen waren entstanden. Der Holzkörper des Stecklings wurde so, wie das auch in der Achse der Fall ist, in zahlreiche Lamellen zerlegt. Die kleineren, außerhalb des Bündelringes gelegenen beiden Bündel waren ebenfalls in die Dicke gewachsen, auch unter Bildung breiter Markstrahlen, und hatten so über den doppelten Durchmesser gegenüber ihrer normalen Größe erreicht. Der Querschnitt des Blattstiels wies demnach drei verschiedene Holzkörper auf, einen Bau, der an die Struktur mancher Lianenstämme aus der Familie der Sapindaceen, einiger *Serjania*- und *Paullinia*-Arten, erinnerte; wie bei diesen beruht die eigentümliche Entwicklung des Blattstiels auf der Anordnung der einzelnen Bündel bei ihrer Entstehung (vgl. Solereder, 1899, S. 266).

Dieses Verhalten des Blattstiels von *Vitis vinifera* ist umso bemerkenswerter, als der Stamm der Vitaceen nach Solereder nirgends

den beschriebenen, zusammengesetzten Bau besitzt. Wir können also hier infolge einer geeigneten Kultur der Blätter die auf der eigenartigen Verteilung der Gefäßbündel beruhende Entwicklungsmöglichkeit verwirklichen, die bei den gewöhnlichen Blättern wegen ihrer zu kurzen Lebensdauer und ihrer Verbindung mit dem wachsenden Sproßsystem nicht in die Erscheinung tritt.

Besonders interessant war ferner die Peridermbildung im Steckling. Das zwischen den drei Holzkörpern gelegene Rindenparenchym sowie der größere Teil des Marks war verkorkt und machte sich schon bei der makroskopischen Betrachtung der Stielquerschnitte als eine gebräunte Grundmasse bemerkbar, in der, gleichsam wie Inseln in einem Teiche, die weißlichen Leitstränge eingebettet lagen. Neben unregelmäßig verlaufenden Teilungen war im Rindenparenchym aber auch eine durch regelrechte Phellogene bewirkte Korkentwicklung hervorgerufen worden. Wie aus der Untersuchung jüngerer Stecklinge hervorging, wurden die einzelnen Bündel anfangs von einer subepidermal entstehenden Korkmeristemzone umschlossen. In der Rinde des Lindemuthschen Stecklings bemerkt man dann an der Außengrenze eine Phellogenschicht, die wahrscheinlich innerhalb der primären Bastfasergruppen des großen Holzringes entstanden ist, aber die beiden kleineren Holzkörper noch umschließt. In der Figur ist dieses Phellogen noch stellenweise an der Peripherie des ganzen Querschnittes sichtbar. Innerhalb der sekundären Bastfasergruppen, die das Cambium, wie im Stamm, bildete, wurde schließlich ein neues Korkmeristem angelegt; auch die kleineren Bündel wiesen an der Außenkante ihres Leptoms zahlreiche, rings herumgehende, tangentielle Teilungen auf, die sich ebenfalls als Phellogenbildungen auffassen ließen, so daß also jeder der drei Holzkörper schließlich sein eigenes Phellogen besaß.

5. *Parthenocissus quinquefolia*.

Der normale Blattstiel besitzt einen ähnlichen Bau wie der von *Vitis vinifera*. Auch hier ist ein geschlossener Holzring vorhanden, der auf seiner Innenseite und an der Außengrenze des Leptoms mechanische Elemente aufweist. Der Blattstiel des Stecklings hatte in den zweiundeinhalb Monaten, während der er kultiviert wurde, ein beträchtliches Dickenwachstum erfahren, seine ursprüngliche, dorsiventrale Form aufgegeben und annähernd Kreisform, wie der Stamm, angenommen.

Im allgemeinen hatten die ursprünglich vorhandenen Bündel einen viel kräftigeren Zuwachs erfahren als die sie verbindenden Libriformpartien, so daß also der Holzkörper an seiner Außengrenze nicht kreisförmige Gestalt, wie der Stamm, sondern an den eigentlichen Leitsträngen vorspringende Teile besaß. Das Rindenparenchym war durch kreuz und quer verlaufende Teilungen dem Wachstum des Holzringes gefolgt und hatte so in radialer Richtung stellenweise etwa die doppelte Ausdehnung im Vergleich zur normalen erreicht. Während der gewöhnliche Blattstiel nur an vereinzelten Orten Peridermbildung aufwies, war es am Grund des Stecklings-

stieles zur Entwicklung eines durchgängigen, stellenweise aus zehn Zellschichten bestehenden Korkgewebes gekommen, das, wie im Stamm (vgl. Solereder, S. 255), subepidermaler Entstehung war.

6. *Catalpa bignonioides*.

Bei dieser Bignoniacee zeigt der Blattstiel, wie bei den beiden eben besprochenen Vitaceen, unter normalen Verhältnissen bereits stammähnlichen Bau. Während aber das Cambium in der Achse zu den ursprünglichen Xylemelementen weiterhin Libriformfasern und Gefäße bildet, zwischen denen sich sekundäre Markstrahlen hindurchziehen, erzeugte es im Steckling, den ich vierundeinenhalben Monat lang kultivierte, nur noch parenchymatische, verholzende Zellen; das Vorhandensein typischer, dickwandiger Libriformfasern konnte ich im abnormen sekundären Zuwachs jedenfalls nicht beobachten. Im Stamm erfolgt die Phellogenentwicklung subepidermal; im Steckling konnte dagegen von einem einheitlichen Orte der Korkmeristemabildung nicht die Rede sein. Denn die als Anfangsstadien eines Periderms aufzufassenden Teilungen fanden sich nicht nur in der dritten und vierten Rindenschicht, sondern zuweilen auch unmittelbar unter der Epidermis vor.

Wir kommen nunmehr zur Besprechung der in die Gruppe b gehörigen Fälle.

b) Im normalen Blattstiel sind die Gefäßbündel isoliert, aber in Kreisform angeordnet.

Von den hier zu nennenden Pflanzen sollen diejenigen, bei denen im Stamm ein geschlossener Cambiumring vorhanden ist, in der Untergruppe α zusammengefaßt werden.

In welchem Grade bei den hierher gehörigen gesteckten Blättern eine Annäherung an die eben genannte Struktur der Achse eingetreten ist, werden wir bei jedem einzelnen Beispiel sehen.

7. *Hedera helix*.

Der Querschnitt des gewöhnlichen Blattstiels weist sieben im Kreise angeordnete, aber isolierte Mestombündel auf. Nach dem Stecken trat ein recht bemerkenswertes Dickenwachstum der Leitstränge ein. Es war besonders deutlich an einem von mir kultivierten Blatte wahrzunehmen, das im Vergleich zu dem in Teil I genannten Lindemuthschen Blatt merkwürdigerweise nur halb so lange gezogen worden war.

Ein Interfascicularcambium hatte die einzelnen Bündel zu einem vollständigen Holzringe zusammengesgeschlossen (vgl. Tafel, Figur 3 und 4). In den ursprünglichen Hadromelementen war neben einzelnen Gefäßen ein kräftiger Zuwachs von Libriformfasern gebildet worden, die normalerweise, wie oben angedeutet, im Blattstiel nicht auftreten. Auch Markstrahlen waren vom Cambium neu gebildet worden, besonders breite außerhalb der primären Markstrahlen. Das Leptom war durch neu geschaffene Elemente ebenfalls beträchtlich

verstärkt worden, unter anderem auch durch sekundäre Sekretgänge. An der Außengrenze des Siebteils hatten ursprünglich dünnwandige, prosenchymatische Zellen ihre Membranen bedeutend verdickt und so ganz das Aussehen der auch im Stengel hier gelegenen Bastfasern angenommen.

Der Blattstiel machte demnach auf seinem Querschnitt ganz den Eindruck eines Stammes. Zwar war bei ihm der in der Achse an der Markkrone gelegene Festigungsring nicht vorhanden, auch erschienen die Markstrahlen zwischen den Bündeln, die hier im Vergleich zum Stamm weniger zahlreich sind, breiter als in diesem. Ein weiteres unterscheidendes Merkmal bietet die Phellogenentwicklung dar; im Steckling erfolgt sie epidermal, im Stamm dagegen subepidermal.

In der bereits auf S. 174¹⁸ zitierten Mitteilung Mers über einen Epheublattsteckling finden sich auch ausführliche Angaben hinsichtlich des Blattstiels vor. Der Autor konnte in dem Xylem der in die Dicke gewachsenen Bündel, die sich fast zu einem vollständigen Ring zusammengeschlossen hatten, sogar Jahresringe mit deutlichem Frühjahrs- und Herbstholz unterscheiden. Diese Differenzierung war in meinen Versuchspflanzen nicht wahrzunehmen.

8. *Cissus discolor*.

Der oberseits mit einer Rinne versehene normale Blattstiel läßt auf seinem Querschnitt, den Figur 5 auf beigegebener Tafel veranschaulicht, etwa zehn in Kreisform angeordnete, isolierte Bündel erkennen, die fast reines Mestom darstellen.

Der Blattstiel eines Stecklings, der vier Monate lang kultiviert worden war, hatte zwar nicht wesentlich an Umfang zugenommen, dafür bot aber das mikroskopische Bild viele Veränderungen dar (vgl. Tafel, Figur 6). Es war hier zur Bildung eines geschlossenen Cambiumringes gekommen, der, wie im Stamm, die einzelnen Bündel beträchtlich durch Parenchym, Gefäße und Libriform vergrößert und an den Interfascicularstellen breite Markstrahlen erzeugt hatte. Vor dem Leptom waren wiederum typische Bastfasern entstanden. Am Grunde des Blattstiels hatte sich ein fast rings herumgehendes, mehrschichtiges Periderm gebildet, das, wie im Stamm, subepidermaler Abkunft war. Rinde, Markstrahlen, vor allem aber das Mark waren mit riesigen, exzentrisch geschichteten Stärkekörnern angefüllt, wie man sie sonst in normalen Stielen nicht beobachtet. Wenn auch dem Blattstiel unseres Stecklings der Libriformring fehlte, der in der Achse die einzelnen Bündel früh verbindet, so hatte er doch einen dem Stamm ähnlichen Bau angenommen.

Die Verdickung der Leitstränge ließ sich bis in die Spreite hinein verfolgen.

9. *Begonia metallica* und 10. *B. Credneri*.

Dem Leptom der Gefäßbündel sind bei *Begonia metallica* nur schwach, bei *B. Credneri* dagegen stark verdickte Bastfasern vorgelagert; der Holzteil besteht nur aus leitenden Elementen: Ge-

fäßen und Parenchym. Nur vereinzelt finden sich bei *B. Credneri* in der Nähe der Cambiumzone Librifasern vor.

Die Blattstiele beider Arten wiesen gegen Ende der Kultur (die bei *metallica* zwei, bei *Credneri* fünf Monate betrug) in ihrer histologischen Struktur bedeutende Veränderungen auf.

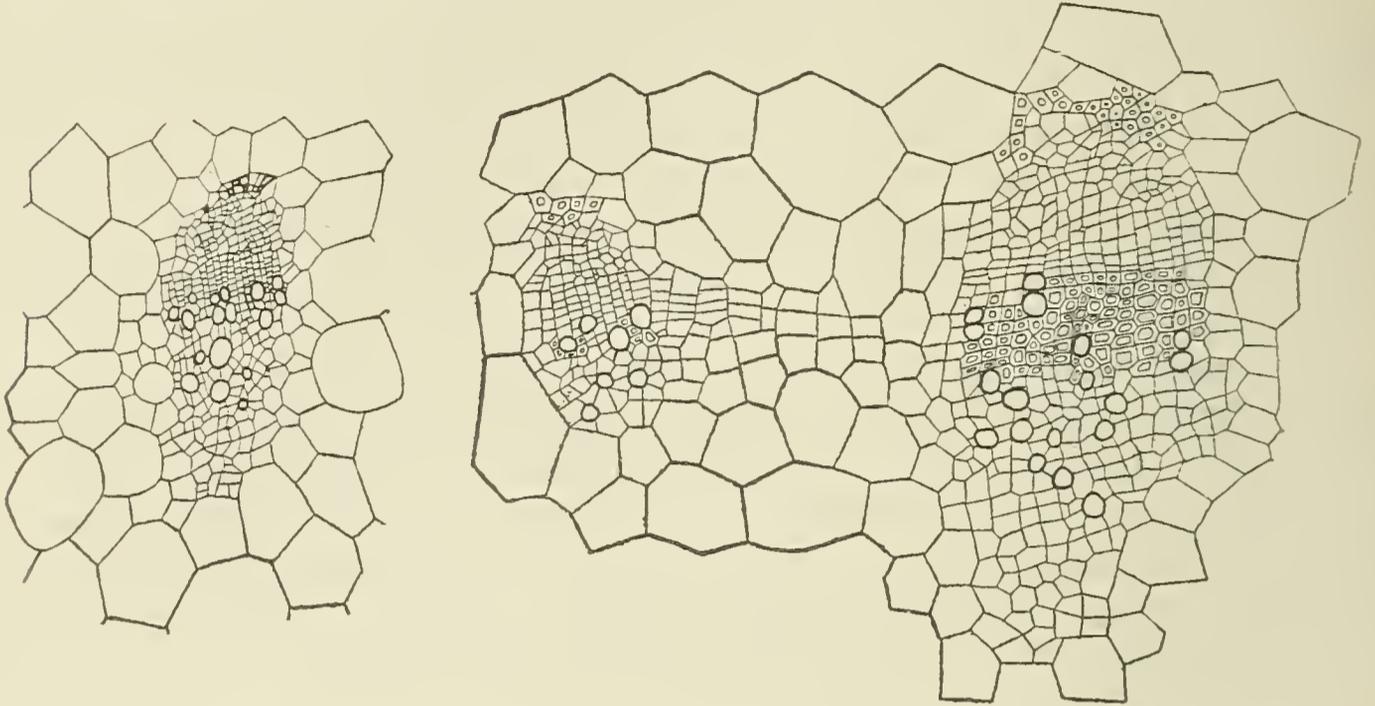


Fig. 11.

Begonia metallica.

Links Querschnitt durch ein peripherisches Gefäßbündel eines ausgewachsenen normalen Blattstiels. Rechts Querschnitt durch den Blattstiel eines Blattstecklings, zwei benachbarte Gefäßbündel zeigend.

Es war ein weiteres Dickenwachstum der Gefäßbündel eingetreten, das hinsichtlich des Zuwachses mit dem des Stammes, vor allem in der Bildung von Librifasern im Xylem, übereinstimmte (vgl. Figur 11). Zwischen den einzelnen Leitsträngen waren infolge von Teilungen des primären Markstrahlparenchyms interfasciculare Verdickungszonen entstanden, die sich an die Fascicularcambien seitlich anlegten. Während aber im Stamm von der Pflanze an diesen Stellen verholzte, prosenchymatische Elemente erzeugt werden, konnte ich im Steckling hier nur die Bildung von kleinzelligem Parenchym beobachten. Doch halten sich bei *B. Credneri* die Bündel auch in tangentialer Richtung verbreitert, so daß vielleicht bei noch längerer Kultur ein geschlossener Holzring entstanden wäre.

Bei *Begonia metallica* hatten die Zellen, die dem Leptom vorgelagert sind, infolge einer kräftigen Verdickung ihrer Membranen das Aussehen typischer Bastfasern erlangt, wie Figur 12 zeigt. In beiden Pflanzen war eine erhebliche Anhäufung grobkörniger Stärke eingetreten, vor allem in der Umgebung der Bündel, während sie sich in normalen Blattstielen nur in den für Schwerkraftreiz empfindlichen Statocysten vorfindet, die den Bastfasern außen

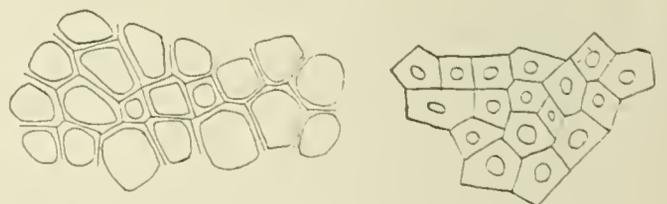


Fig. 12.

Begonia metallica.

Dem Leptom vorgelagerte mechanische Zellen im Querschnitt, links normal, rechts im Blattsteckling.

angrenzen. Den Größenunterschied zwischen normalen und abnorm großen Stärkekörnern mögen für *B. metallica* folgende Zahlenangaben verdeutlichen. Normal besaßen die Körner einen größten Durchmesser von 5—6 μ , im Steckling dagegen einen von 18 μ . Wie in den Statolithenzellen, bedeckten sie hier in einer 2—3 schichtigen Lage die untere Querwand der Parenchymelemente. Im Vergleich zum gewöhnlichen Blattstiel war im gesteckten Blatte von *Begonia metallica* eine Streckung der Parenchymzellen und an den Stellen, denen früher die Haare aufgesessen hatten, eine ausgiebige Peridermbildung zustande gekommen.

Die Untergruppe β soll die Pflanzen umfassen, bei denen im Stamm kein geschlossener Cambiumring vorhanden ist.

Als ein hierher passender Fall möge das Verhalten von

11. *Begonia Rex*

ausführlicher beschrieben werden.

Der normale Blattstiel besitzt dorsiventralen Bau. Auf seiner Epidermis erheben sich, wenigstens bei jüngeren Stielen, vielzellige Trichome. Die zahlreichen Gefäßbündel sind isoliert und die äußeren annähernd in Form eines Kreises gruppiert, in dessen Innern noch einige Stränge verlaufen. Ihr Holzteil besteht aus Gefäßen und Parenchym; an ihrer Außenseite liegen meist einzelne Bastfasern.

Zur näheren, mikroskopischen Untersuchung dienten mir zwei von Lindemuth gesteckte Blätter. Beide hatten nach der Bewurzelung aus der Ansatzstelle des Blattstiels auf der Spreite Sprosse getrieben, so daß der Stiel in das Verzweigungssystem der Pflanze eingeschaltet worden war, ebenso wie es Kny (vgl. Einleitung) für den von ihm untersuchten Fall angiebt. Der eine der Stecklinge wurde von mir nach knapp dreivierteljähriger, der andere nach ziemlich anderthalbjähriger Kultur mikroskopisch untersucht. Bei beiden Stecklingen hatte sich der Blattstiel äußerlich nicht besonders verändert, abgesehen davon, daß der zweite auf seiner Oberfläche am Grunde ganz mit Periderm bedeckt war.

Das Fascicularcambium hatte sein Dickenwachstum, wie das Kny bereits angiebt, fortgesetzt und so manche Leitstränge in radialer Richtung auf das Doppelte vergrößert. Namentlich war das Hadrom durch neue Gefäße mit leiterförmiger Perforation und Holzparenchym vermehrt worden. An den Interfascicularstellen wiesen die Parenchymzellen häufig, aber nicht durchgängig, tangentiale Teilungen auf, eine Erscheinung, auf die Kny auch bereits hingewiesen hat. Im Rhizom finden sich, wie in obiger Gruppenüberschrift schon ausgedrückt, derartige Teilungen nicht vor. Vielleicht läßt sich ihr Zustandekommen am besten auf folgende Art erklären: die an den Interfascicularstellen gelegenen Parenchymzellen konnten dem Wachstum der Gefäßbündel auf die Dauer nicht durch eine einfache Vergrößerung ihres Lumens folgen, sondern sich nur noch durch tangentiale Teilungen in radialer Richtung strecken. Eine Anhäufung von Assimilaten, wie ich sie z. B. bei *Iresine* beobachtet hatte, war im

Grundparenchym nicht aufgetreten, da ja wegen des Wachstums der Sprosse auf der Spreite die Bedingungen hierzu nicht gegeben waren. An den Orten, wo früher die Haare gesessen hatten, war zuerst eine Peridermentwicklung erfolgt, indem am Fuße der Trichome sich tangential Teilungen bildeten, die sich dann in die benachbarten Rindenpartien fortsetzten.

Ein ähnliches Verhalten wie *Begonia Rex* zeigten

12. *Peperomia marmorata* und 13. *B. manicata*.

Bei dieser *Begonie* war im gesteckten Blattstiel, wie ein Stamm, auf seiten des Xylems der Gefäßbündel Libriförmig gebildet worden.

Als zur Gruppe b gehörig möchte ich auch den Blattstiel von

14. *Hydrangea Hortensia*

betrachten. Zwar sind in ihm die Mestombündel der Mehrzahl nach nicht in einem Kreise, sondern in einer der Peripherie des Querschnitts annähernd parallel verlaufenden Kurve angeordnet.

Im Steckling hatten sich die Bündel unter beträchtlichem Dickenwachstum teilweise zusammengeschlossen. Wie im Stamm, hatte das Cambium außer neuen Gefäßen (Netztracheiden) parenchymatische Markstrahlen und Libriförmig gebildet. Zur Korkentwicklung war es noch nicht gekommen; doch ließen sich in den Parenchymzellen, die dem Leptom der größeren Bündel vorgelagert sind, häufig mehrfache tangential Teilungen beobachten. Vielleicht waren diese als Anfangsstadien eines Periderms aufzufassen. Denn auch im Stamm geht der Kork aus der unmittelbar vor dem primären Leptom gelegenen Rindenschicht hervor.

Die Gruppe c vereinige alle die Pflanzen, in deren Blattstielen die Leitstränge in einer offenen Kurve, etwa in einem Halbkreise oder einer Sichel, angeordnet sind.

Es wird demnach hier die Aussicht, im gesteckten Blatt einen geschlossenen Cambiumring zu erzielen; ziemlich gering sein.

15. *Coleus hybridus*.

Im Steckling hatten die normal fast aus reinem Mestom bestehenden Bündel einen bedeutenden sekundären Zuwachs erfahren und im großen und ganzen das Aussehen der im Stamm verlaufenden Stränge erlangt. Es hatten sich, von dem ursprünglich vorhandenen Hadromteil gleichsam nach dem Cambium ausstrahlend, aus Gefäßen, wenig Holzparenchym und Libriförmfasern zusammengesetzte Zellgruppen gebildet, zwischen denen sich, bei den größeren Bündeln wenigstens, aus etwa drei Zellreihen bestehende sekundäre Markstrahlen hindurchzogen. Die normal nur schwach collenchymatisch verdickten Zellen, die das Leptom außen begrenzen, waren infolge einer Verdickung ihrer Membranen ganz zu Bastfasern geworden. Das primäre Markstrahlparenchym hatte sich häufig verschiedene Male hintereinander tangential geteilt, aber von einer Bildung

mechanischer Zellen, wie sie sich im Stamm interfascicular vorfinden, war im Steckling nichts zu bemerken. Das Grundparenchym wies zahlreiche unregelmäßige Teilungen auf. An mehreren Stellen ging, wie im Stamm, aus der subepidermalen Schicht Periderm hervor.

16. *Plectranthus fruticosus*.

Der Blattstiel zeigte nach dem Stecken im allgemeinen das gleiche Verhalten wie bei *Coleus*. Merkwürdigerweise trat hier die Bildung von Libriform nur in einigen Bündeln ein, die an den seitlichen Enden der Sichel gelegen waren, während die übrigen unter weiterer Anlegung von Gefäßen und Holzparenchym in die Dicke wuchsen. Den Größenunterschied zwischen normalen und gesteckten Stielen veranschaulicht Figur 13.

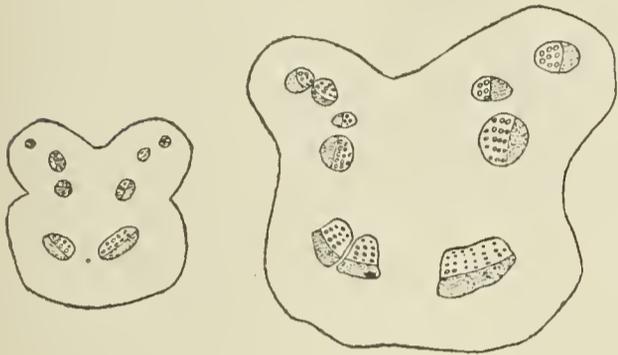


Fig. 13.

Plectranthus fruticosus.

Links normaler Blattstiel, rechts Stiel eines Blattstecklings. Querschnittsschema.

17. *Aucuba japonica*.

Bei dieser Cornacee waren im Blattstiel des Stecklings, der acht Monate lang kultiviert worden war, die Bündel stellenweise ganz miteinander verschmolzen. Im sekundären Zuwachs fanden sich dieselben Elemente wie im Holzring des Stammes vor, auch das normal nicht vorhandene Libriform.

Das Verhalten des Stecklings der Phytolaccacee

18. *Ledenbergia rosea*

liefert uns dagegen einen Beweis dafür, daß im abnormen sekundären Zuwachs der Bündel durchaus nicht immer, wie im Stamm, Libriformfasern gebildet zu werden brauchen.

In der Gruppe d wollen wir endlich die Pflanzen zusammenfassen, deren Blattstiel ein größeres Leitbündel aufweist.

19. *Fuchsia hybrida*.

Der Stiel eines vierundeinenhalben Monat lang als Steckling behandelten Blattes zeigte deutliches sekundäres Wachstum, das sich schon äußerlich an der Verdickung des Stiels kundgab. Er hatte auch seine ursprünglich dorsiventrale Gestalt aufgegeben und eine mehr rundliche Form erlangt (vgl. Tafel, Figur 7 und 8).

Ähnlich wie im Stamm, war es zu einer ausgiebigen Peridermentwicklung gekommen. Von der Epidermis war nichts mehr zu sehen, so daß ich in diesem Falle den Ort der Phellogenentstehung

nicht angeben kann. Das ursprünglich vorhandene bicollaterale Gefäßbündel hatte sich infolge einer Streckung der Holzparenchymzellen etwas in der Breite ausgedehnt. Das Fascicularcambium hatte zu den normal vorhandenen Hadromelementen neue Gefäße, Markstrahlen und mechanische Zellen gebildet. Zwar konnte ich bei diesen keine linksschiefen Tüpfel entdecken, trotzdem möchte ich sie aber als Libriform ansprechen. Merkwürdigerweise war das auf der Oberseite des Stieles befindliche Rindenparenchym zahlreiche tangentielle Teilungen eingegangen. Es hatte so den Anschein, als wäre bei noch längerer Kultur hier ein die oberen Enden der Holzsiegel verbindendes Interfascicularcambium entstanden. Innerhalb derselben war es, wie überall im Parenchym, infolge von Teilungen zu einer bedeutenden Vermehrung der Zellen gekommen, die man auf Längsschnitten wirr neben einander liegen sah. Besondere Erwähnung verdient noch, daß hier die Parenchymzellen nachträglich ihre Membranen verdickt hatten und nun ein ähnliches Aussehen darboten wie Netzgefäße.

20. *Cestrum spec.* und 21. *Pogostemon Patchouli.*

Die Blattstiele und Blattnerven dieser beiden Pflanzen hatten auch ein beträchtliches Wachstum nach dem Stecken erfahren und ließen im allgemeinen ähnliche Veränderungen erkennen wie der Fuchsienstiel.

22. *Evonymus japonica.*

Es mag hier dahingestellt bleiben, ob in dem abnormen Zuwachs des Xylems auch Libriformfasern vorkamen; jedenfalls aber hatte der Blattstiel des Stecklings eine rundlichere Gestalt als vorher angenommen (s. Figur 14).

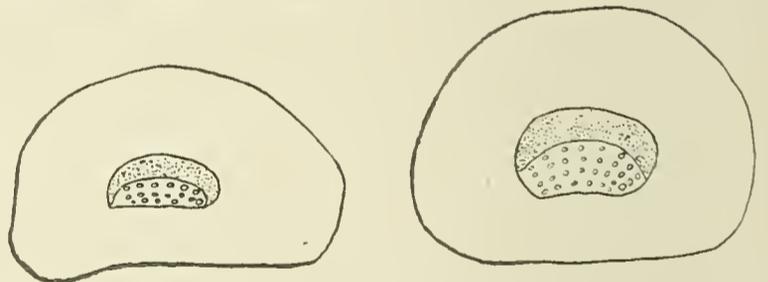


Fig. 14.

Evonymus japonica.

Links ausgewachsener normaler Blattstiel, rechts Stiel eines anderthalb Jahr lang kultivierten Blattstecklings. Querschnittsschema.

23. *Episcia cupreata.*

Im Blattstiel dieser Gesneracee war schon von vornherein eine Bildung von Libriformfasern nach dem Stecken nicht zu erwarten, da auch im Stamm die Leitstränge einfaches Mestom darstellen. In der Tat ließen sich im sekundären Zuwachs des mittleren, großen Gefäßbündels nur weitere Gefäße und Parenchym beobachten. Das Grundparenchym hatte ein immerhin bemerkenswertes Flächenwachstum erfahren (maximale Länge und Breite der Zellen 170:230 μ). An den Ansatzstellen der Trichome war gewöhnlich Peridermbildung erfolgt.

24. *Bryophyllum calycinum*.

Als Untersuchungsobjekt diente mir das schon auf S. 174¹⁴ erwähnte Blatt, an welchem ein Sproß auf der Spreite eine Größe von 7 cm erlangt hatte.

Das mittlere, große Bündel des Blattstiels hatte sich im Vergleich zum normalen beträchtlich verdickt. Das Xylem hatte unter besonders kräftiger Bildung von Gefäßen die dreifache radiale Ausdehnung gegenüber der gewöhnlichen angenommen. Doch auch das Leptom war vermehrt worden.

Dieselben Veränderungen hatte Goebel bereits an dem Blattstiel eines Stecklings wahrnehmen können, der, wie oben mitgeteilt, sämtlicher blattbürtigen Knospen beraubt worden war (1903, S. 134).

Allgemeiner Teil.

Werfen wir einen vergleichenden Rückblick auf die im Hauptteil dieser Arbeit ausführlich beschriebenen Wachstumsvorgänge, so kommen wir zu dem Ergebnis:

Die verschiedenen Gewebeformen, die sich an dem histologischen Aufbau des ausgewachsenen Laubblattes beteiligen, sind im allgemeinen noch nicht vollkommen in den Dauerzustand übergegangen, sondern können unter geeigneten Bedingungen, wie sie sich auch in Blattstecklingen vorfinden, nachträglich mannigfache Veränderungen erfahren.

I. Infolge von Wachstumsvorgängen, die nur auf bestimmte Teile des Blattes beschränkt sind, können geradezu neue Organe gebildet werden. Ein schönes Beispiel hierfür zeigt uns das Verhalten von *Iresine* und *Achyranthes*, bei denen nach geeigneter Behandlungsweise der Grund des Blattstiels zu einem bedeutenden, normal nicht vorhandenen Polster anschwillt, und deren Blattstiele und Nerven sich mit knollenartigen Gebilden bedecken können.

II. Aber auch das Blatt, als Ganzes betrachtet, und die dasselbe zusammensetzenden Gewebeformen können sich in eigenartiger Weise umwandeln.

1. Die Epidermiszellen der Spreite nehmen bei manchen Pflanzen Dimensionen an, wie man sie normal nicht beobachtet. Mit dem Dickenwachstum der Oberhaut kann auch ein Flächenwachstum verbunden sein (*Achyranthes* z. B.); das erstere erfolgt aber bei gewissen Species auch allein (*Episcia*). An der Epidermis der lederartigen Blätter konnte ich schließlich gar keine nennenswerten Veränderungen wahrnehmen. Auch die Stengeloberhaut kann nachträglich das Lumen ihrer Elemente erweitern.

Wie wir an *Achyranthes* sahen, besitzt der Spaltöffnungsapparat ebenfalls das Vermögen, sich noch zu vergrößern.

Bei *Peperomia marmorata* konnten wir ein abnormes sekundäres Wachstum des Wasserspeichergewebes feststellen.

2. Unter den Formen des Grundgewebes zieht das Assimilationsparenchym der Spreite besonders unsere Aufmerksamkeit auf sich. Bei *Achyranthes*, *Hedera*, *Evonymus* und *Hydrangea* machten wir die Beobachtung, daß das eigentliche Assimilationssystem, die Palisadenzellen, in der zur Blattfläche senkrechten Richtung stärker als das Schwammparenchym wachsen kann. Beim Betrachten einiger oben abgebildeter Spreitenquerschnitte gesteckter und normaler Blätter wird man unwillkürlich an die Zeichnungen erinnert, die

zahlreiche Forscher (Pick 1882, Stahl 1883, Dufour 1887, Nordhausen 1903, Haberlandt 1904 u. a.) ihren Untersuchungen über Licht- und Schattenblätter beigegeben haben. Mit anderen Worten: wir können in gesteckten Blättern dasselbe starke Wachstum des typischen Assimilationsgewebes im Vergleich zum Ableitungsgewebe beobachten wie in den noch am mütterlichen Pflanzenstock befindlichen eigentlichen Sonnenblättern gewisser Species.

Übrigens hat Mer (1886) bereits auf diese Erscheinung bei *Hedera helix* hingewiesen.

Es erhebt sich freilich die Frage, ob nicht unter günstigen Bedingungen, etwa bei besonders guter Beleuchtung, auch in den normalen Blättern der oben genannten Arten das gleiche starke Wachstum der Palisaden eintritt; ich möchte sie jedenfalls nicht ganz verneinen. So führt Mer für das Sonnenblatt des Epheus an, daß hier die Palisadenschichten fast die Hälfte des ganzen Spreitenquerschnitts einnehmen. Wie oben mitgeteilt, konnte ich eine derartige Mächtigkeit des eigentlichen Assimilationssystems selbst nicht in den *Hedera*-Blättern des Universitätsgartens feststellen, die unter günstigen Beleuchtungsverhältnissen vegetierten. Für die normalen Blätter der anderen Arten, die die genannte Erscheinung zeigten, möchte ich aber eine stärkere Ausbildung des Palisadengewebes, als ich sie beobachtete, fast für ausgeschlossen halten. Wie dem auch sei, jedenfalls besitzen wir bei gewissen Pflanzen in der Behandlung der Laubblätter als Stecklinge ein Mittel, in ihnen dieselben Wachstumserscheinungen experimentell hervorzurufen, die manche Species (z. B. *Fagus silvatica*) in ihren Sonnenblättern zeigen.

Das Grundgewebe des Blattstiels kann bei einigen Pflanzen (*Iresine*, *Achyranthes*) seine Zellen beträchtlich vergrößern, so beobachteten wir bei *Iresine* Rindenzellen, die dreimal so lang und breit wie gewöhnlich waren. In anderen Fällen geht das Grundparenchym in durcheinander verlaufende Teilungen ein (*Fuchsia*), und seine Membranen können eine nachträgliche netzartige Verdickung erfahren. Neben anderen Gewebeelementen hatte es häufig einen Funktionswechsel erlitten, indem es die ihm normal zukommende Haupttätigkeit der Stoffleitung mit der Stärkespeicherung vertauscht hatte.

3. Das Cambium der Fibrovasalstränge gesteckter Blätter bildet im Verein mit dem Interfascicularcambium, das bei einigen Arten nachträglich entsteht, häufig dieselben Produkte wie im Stamm (*Hedera*, *Cissus*). Es besteht so in Bezug auf den Verdickungsmodus bei manchen Species zwischen dem Teil der Leitstränge, der in der Achse verläuft, und dem sich von hier in das Blatt erstreckenden kein erheblicher Unterschied, wie das ja von vornherein schon zu erwarten ist. Im Blattstiel kann ein Holzkörper erzeugt werden, der normal nicht vorhanden ist und, wie in dem Stamm, außer den bereits im gewöhnlichen Bündel vorhandenen Hadromelementen Libriformfasern und sekundäre Markstrahlen aufweist.

Vor dem primären Leptom gelegene Zellen, die normal schwach verdickt und prosenchymatischer Natur sind, erfahren nicht selten

ein nachträgliches Dickenwachstum ihrer Membranen. Sie können so das Aussehen typischer Bastfasern erlangen, die sich auch im Stamm vorfinden.

Ein Blattsteckling stellt nach seiner Bewurzelung ein selbständiges Individuum dar. Wenn man nunmehr von einem Streben des Blattstiels sprechen könnte, in der neuen Pflanze die verloren gegangene Achse wiederherzustellen, so ist eben dieses Streben nur bei wenigen Arten von Erfolg gekrönt. In manchen Fällen besitzt der Stiel des Stecklings am Ende seiner Kultur sogar einen komplizierteren Bau als der Stamm (*Vitis vinifera*). Jedenfalls möchte ich auf die genannte, rein teleologische Deutung der besprochenen Wachstumsvorgänge weiter kein Gewicht legen.

Aus den Elementen der drei nach topographischen Gesichtspunkten unterschiedenen Gewebesysteme kann ferner im Steckling Periderm entwickelt werden; das Phellogen desselben braucht aber im Orte seiner Entstehung nicht immer mit dem des Stammes übereinzustimmen.

Auf Grund unserer Untersuchungen kommen wir demnach im Gegensatz zu de Vries (vgl. den Schluß der Einleitung) zu dem Ergebnis:

In gesteckten Blättern können sehr wohl sekundäre Gewebe auftreten, die von den normalen abweichen.

Physiologische Schlußbemerkungen.

Zum Schluß möchte ich noch mit einigen Worten auf die Frage zu sprechen kommen, welche Faktoren es wohl in erster Linie sind, die in dem von der Mutterpflanze getrennten, als Steckling kultivierten Blatte die eigenartigen formativen Veränderungen auslösen. Vor allem schien es mir wünschenswert, festzustellen, ob die Gesamtheit der abnormalen Bedingungen, unter denen der Blattsteckling sich befindet, für die beschriebenen Erscheinungen notwendig war, oder ob schon eine oder einige wenige dieser Bedingungen den gleichen Effekt haben.

Die Tatsache, daß im Stiel, sogar in der Spreite (*Evonymus*) vieler Blattstecklinge eine so bedeutende Speicherung von Stärke erfolgt, brachte mich zuerst auf den Gedanken, daß die übermäßige Ernährung der Blätter die abnormen Wachstumsvorgänge ausgelöst habe. Denn die Assimilate, die in den Spreiten meiner Versuchspflanzen erzeugt wurden, fanden ja nur eine geringe Verwendung. Sie konnten nicht neuen Sprossen zu gute kommen, da, wie oben erwähnt, bei zahlreichen Arten überhaupt keine Regeneration erfolgte und bei den wenigen Pflanzen, wo diese am Grunde des Blattstiels eintrat, die Knospen sogleich wieder entfernt wurden. Die Assimilate verblieben also in dem Blatte, so daß eine abnorm reichliche Ernährung desselben ermöglicht wurde; man wird deshalb, glaube ich, mit gutem Grund die beschriebenen Erscheinungen als pathologische betrachten dürfen. Ich fragte mich nun weiter, ob eine übermäßige Ernährung des Blattes nur stattfindet, wenn man

es als Steckling behandelt, oder ob man sie auch noch unter anderen Bedingungen und im Zusammenhang damit die abnormen sekundären Wachstumserscheinungen hervorrufen kann. Zur Lösung dieses Problems unternahm ich an *Iresine*-Pflanzen mehrere Versuche. In dem einen Falle wurden der obere, jugendliche Teil der Achse und sämtliche anderen Sproßvegetationspunkte entfernt und die Bildung der Adventivknospen verhindert. Denselben Versuch hatte für *Achyranthes*, wie im Hauptteil beschrieben, Lindemuth ausgeführt. An anderen Pflanzen wurden die obere, noch wachsende, junge Achse und die Achselknospen belassen, aber an ihrer weiteren Entwicklung durch Eingipsen verhindert. Bei dieser Behandlungsweise gingen die Knospen nicht etwa zu Grunde, wodurch der ganze Versuch auf den ersteren hinausgekommen wäre. Dieses ergab sich daraus, daß von den jungen Sprossen häufig die Gipshülle gesprengt wurde und dann jedesmal erneuert werden mußte. In beiden Fällen bildeten sich nach einiger Zeit die abnorm großen und dicken Spreiten; auch in dem Blattstiel war wieder das abnormale Dickenwachstum zu bemerken. In den normalen Blättern unserer Amarantaceen treten, so möchte ich schließen, all' diese Erscheinungen nicht auf, weil die in ihnen erzeugten Assimilate sogleich wieder abgeführt werden und in den Sproßvegetationspunkten beim Bau neuer Organe Verwendung finden.

Natürlich kann ich die Frage noch nicht entscheiden, ob die übermäßige Ernährung unmittelbar als Reizursache wirkt, oder ob durch sie nur die Reaktionsfähigkeit des Blattes abgeändert wird, so daß dieses nun auf gewisse, mir noch unbekannte Reize (etwa stärkerer Turgor) in der beschriebenen Weise reagiert.

Eine in mancher Hinsicht hiermit recht ähnliche Korrelation hat Goebel (1889, S. 236) für Schlingpflanzen beschrieben, »bei denen die rasche und starke Verlängerung der Internodien eine vorübergehende oder dauernde Hemmung der Blattentwicklung bedingt«.

Die oben S. 174⁴⁰ angeführte, rein teleologische Deutung zahlreicher im Blattstiel beobachteter Tatsachen, der zufolge etwa die Pflanze im Stiel des Blattstecklings die ihr verloren gegangene Achse ihrer Struktur nach wiederherzustellen suche, möchte ich auch auf Grund der genannten, an *Iresine* unternommenen Versuche als nicht allgemein zutreffend zurückweisen.

Was den abnormen sekundären Zuwachs der Gefäßbündel betrifft, so läßt uns hier gerade eine teleologische Erklärung, wonach die fraglichen Zuwachsprodukte als zweckmäßig für die ganze Pflanze aufzufassen wären, soweit ich sehe, häufig im Stich. In den Fällen, wo eine bedeutende Vergrößerung oder Verdickung der Spreite eintrat (z. B. *Iresine*, *Coleus*, *Peperomia*) oder eine Sprossung auf derselben erfolgte (*Begonia Rex*, *Bryophyllum*) können wir allerdings die Anlegung neuer leitender und festigender Elemente im Blattstiel als durchaus zweckentsprechend ansehen. Um aber ein paar Beispiele für eine entschieden unrationelle Struktur des gesteckten Blattstiels zu geben, erinnere ich nur noch einmal an die Produktion weiterer Gefäße im Stiel von *Catalpa*, die zu einer Zeit erfolgte,

wo die grünen Blätter am Stamm noch vollkommen funktionstüchtig waren. Bekanntlich hatte sich die Spreite selbst gar nicht verändert. Bei *Aucuba* ferner wurden vom Cambium, wie wir sahen, unter anderem auch Librifasern erzeugt, für deren Anlegung meines Erachtens ebenfalls kein Grund vorlag, da die Spreite zur Zeit der mikroskopischen Untersuchung durchaus noch nicht irgend eine größere Ausdehnung im Vergleich zu normalen erreicht hatte. Den Grund, den Küster (1903, S. 146) für die von Mer (l. c.) beobachteten Tatsachen angibt, wonach »die infolge der abnorm verlängerten Lebensdauer fortgesetzte Inanspruchnahme bestimmter Gewebeformen ihre hyperplastische Ausbildung veranlaßt hat«, möchte ich in Hinblick auf die eben genannten Vorgänge nicht als allgemein zutreffend betrachten.

Ich glaube, man kommt demnach in Bezug auf die sekundären Wachstumserscheinungen noch am weitesten mit der von mir oben gegebenen Erklärung, wonach das Blatt im Blattsteckling unter Bedingungen gerät, die ausnahmslos die fraglichen Vorgänge nach sich ziehen.

Ein ganz spezielles Ergebnis meiner Arbeit, der Hinweis auf das starke Wachstum des eigentlichen Assimilationssystems in gesteckten Blättern, wie es sich auch in den typischen Sonnenblättern mancher Pflanzen vorfindet, ist vielleicht geeignet, einen weiteren Beitrag zur Lösung des Problems zu geben, welcher Faktor es eigentlich ist, der in normalen, gut beleuchteten Blättern die genannte Erscheinung verursacht. Die heutige botanische Wissenschaft sieht bekanntlich hierin eine direkte Anpassung an die gegebene Beleuchtung; manche Autoren nehmen auch eine unmittelbare Wirkung des Lichts an. Meine Ergebnisse an Blattstecklingen legen dagegen die Vermutung nahe, daß hier eine indirekte Wirkung besteht, indem im typischen Sonnenblatt durch das Licht eine von der normalen abweichende, besonders reichliche Ernährung herbeigeführt wird, die dann einen sehr wesentlichen Faktor bei der Ausgestaltung des Blattes darstellt. Dieselbe Ansicht hat übrigens schon Mer (1883, 1886) vertreten, und Herbst (1895) hat auf die genannte Erklärung auch bereits hingewiesen. Natürlich werden nur zahlreiche weitere Versuche eine endgiltige Entscheidung der Frage herbeiführen können.

Zu einem anderen hierher gehörigen Problem, der Frage nach der Lebensdauer der Blätter, die de Vries (s. Einleitg.) 1891 auf Grund der damals bekannten Tatsachen zu entscheiden versucht hatte, glaube ich auch einen, wenn auch unbedeutenden Beitrag geben zu können. Es gelang Lindemuth und mir, Blätter von *Iresine* und *Achyranthes*, die vom Pflanzenstock getrennt und dann als Stecklinge behandelt wurden, viel länger am Leben zu erhalten, als wenn sie an der Pflanze belassen worden wären. Im Anschluß hieran möchte ich noch auf eine interessante, von Lindemuth an einer wenig zugänglichen Stelle veröffentlichte Beobachtung hinweisen. Blätter von *Vitis vinifera* hielt er noch ein volles Jahr lang am Leben, nachdem er sie im August gesteckt hatte, also zu einer Zeit, wo sie sich doch nach wenigen Monaten vom Stamm losgelöst

haben würden. Steckte er die Blätter dagegen im September, so trat überhaupt keine Bewurzelung mehr an ihnen ein, da »sie den Anstoß zum Absterben schon empfangen« hatten (1903₂, S.-A., S. 5). Es ist diese Tatsache vielleicht geeignet, bei näherem Studium weiteres Licht in das Problem des Laubfalls zu bringen.

Zusammenfassung.

1. In ausgewachsenen gesteckten Laubblättern kann ein abnormes sekundäres Dickenwachstum des Stiels und der Spreite auftreten; die *Lamina* kann auch wohl bei manchen Species nachträglich ein abnormes Flächenwachstum erfahren.

2. An manchen Stecklingen und Blättern entsproßter Pflanzen bilden sich knollenförmige Wucherungen und umfangreiche Blattpolster, also Organe, die normal nicht vorhanden sind.

3. In der verdickten Spreite von Blattstecklingen und Blättern dekapitierter Pflanzen können wir das gleiche starke Wachstum des eigentlichen Assimilationssystems, der Palisaden, im Vergleich zum Schwammparenchym beobachten, wie es sich auch in den Sonnenblättern mancher Arten vorfindet.

4. Im Blattstiel und der Spreite von Blattstecklingen können die Zellen der Epidermis und des Grundparenchyms infolge eines sekundären Flächenwachstums eine abnorme Größe erreichen. Die Membranen des Grundparenchyms können sich eigenartig verdicken und Netzstruktur annehmen.

5. In vielen Fällen kommt im Stiel des Blattstecklings eine Annäherung an die Histologie des Stammes zustande; es wird Periderm gebildet, das Cambium nimmt sein Dickenwachstum wieder auf und erzeugt dieselben Elemente wie in der Achse. Die Amarantaceen können ihre Blattstiele nach demselben anomalen Modus verdicken wie der Stamm.

6. Auf diese Art können im Blattstiel der Stecklinge sehr wohl sekundäre Gewebe gebildet werden, die im normalen nicht vorhanden sind.

7. Die Elemente mancher Gewebesysteme erleiden im Blattsteckling einen Funktionswechsel, indem sie nunmehr in ausgiebiger Weise zur Speicherung der Assimilate herangezogen werden.

8. An den Blättern zweier Amarantaceenarten lassen sich die sub 1—7 genannten Vorgänge auch hervorrufen, wenn sie am Stamm belassen werden: an Blättern von Pflanzen, die entweder, wie schon angedeutet, entsproßt oder deren Sproßvegetationspunkte eingegipst waren.

9. Zwischen den Sproßvegetationspunkten und dem Blatt besteht demnach eine Korrelation, der zufolge in normalen Blättern die beschriebenen Wachstumserscheinungen nicht auftreten, da die Sproßvegetationspunkte und die darunter befindlichen jungen Organe als Anziehungspunkte für die im Blatt erzeugten Assimilate fungieren.

10. Die Lebensdauer des Blattes läßt sich bei einigen Arten wesentlich verlängern, wenn man es vom Stamm trennt und als Steckling behandelt.

Der mikroskopische Teil vorliegender Arbeit wurde von April 1904 bis April 1905 im botanischen Institut der Universität Berlin ausgeführt. Die erforderlichen Versuchspflanzen wurden im Universitätsgarten kultiviert.

Es drängt mich, auch an dieser Stelle für die gütige Unterstützung und die mannigfachen Anregungen meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Regierungsrat Prof. Dr. Schwendener, sowie Herrn Privatdozenten Dr. Baur herzlich Dank zu sagen. Desgleichen bin ich Herrn Königl. Garteninspektor Lindemuth sehr verbunden, der mir längere Zeit von ihm kultivierte Pflanzen zur mikroskopischen Untersuchung freundlichst überließ.

Figurenerklärung zu Tafel X.

Iresine Lindenii.

Querschnitt durch den Blattstiel

Fig. 1 eines normalen Blattes,

Fig. 2 eines Blattes, das vom 14. September 1903 bis Anfang Juni 1904 als Steckling kultiviert wurde. Vergrößerung 18.

Hedera helix.

Querschnitt durch den Blattstiel

Fig. 3 eines normalen Blattes,

Fig. 4 eines Blattstecklings, der fast anderthalb Jahr lang kultiviert worden war. Vergrößerung 00.

Cissus discolor.

Querschnitt durch den Blattstiel

Fig. 5 eines normalen Blattes,

Fig. 6 eines Blattes, das vier Monate lang als Steckling gezogen wurde. Vergrößerung 20.

Fuchsia hybrida.

Querschnittsbild vom Blattstiel

Fig. 7 eines gewöhnlichen Blattes,

Fig. 8 eines Blattstecklings, der vierundeinenhalben Monat lang kultiviert wurde. Vergrößerung 20.

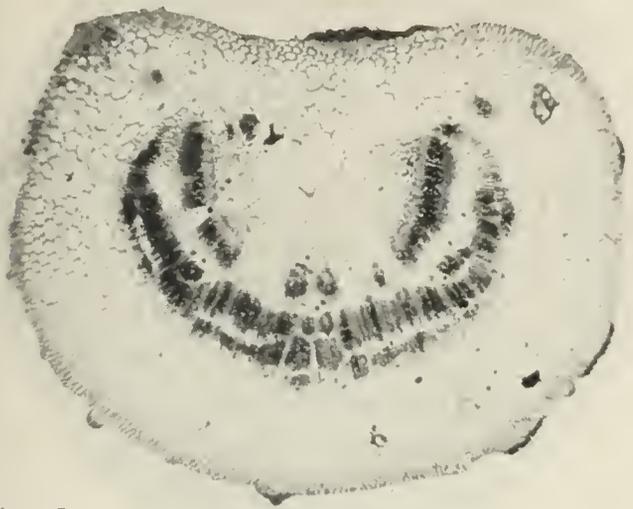


Fig. 2.



Fig. 1.

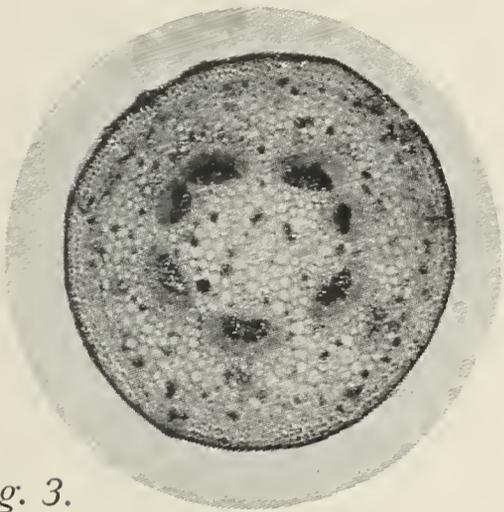


Fig. 3.



Fig. 4.

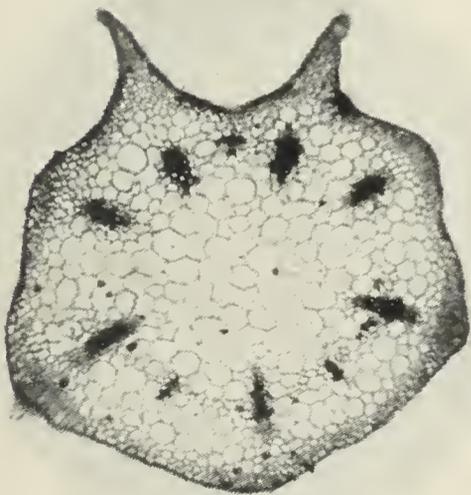


Fig. 5.

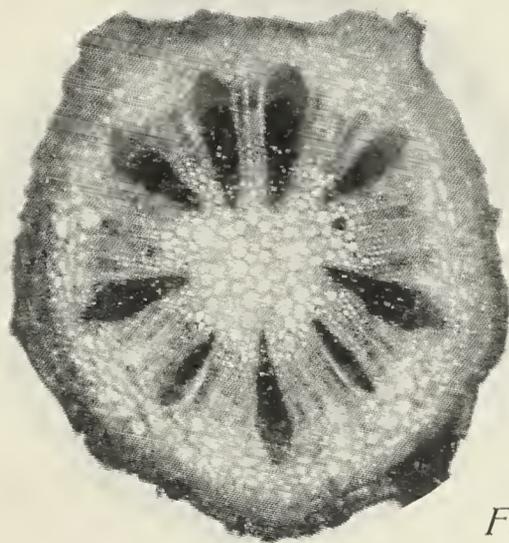


Fig. 6.

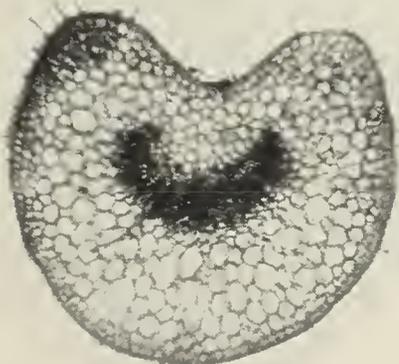


Fig. 7.



Fig. 8.

Literaturverzeichnis.

- E. Beinling, Untersuchungen über die Entstehung der adventiven Wurzeln und Laubknospen an Blattstecklingen von *Peperomia*. (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. III. 1883. S. 25—46.)
- H. Berge, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Bryophyllum calycinum*. Zürich 1877. Zitiert bei de Vries.
- L. Dufour, Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles. (Ann. d. sciences nat. Bot. 7. Série. T. 5. 1887. p. 311—413.)
- Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen I. 1889.
Organographie der Pflanzen. 1898.
Über Regeneration im Pflanzenreich. (Biol. Zentralbl. Bd. XXII. 1902. Nr. 13 bis 17.)
Weitere Studien zur Regeneration. (Flora. Bd. 92. 1903. S. 132—146.)
Über Regeneration bei *Utricularia*. (Flora. Bd. 93. 1904. S. 98—126.)
- Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. 1904.
- Hansen, Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen. (Abhandl., herausgeg. von d. Senckenbergischen Naturforsch. Gesellsch. Bd. XII. 1881. S. 147—198.)
- Herbst, Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. (Biol. Zentralbl. Bd. XV. 1895.)
- A. Kerner von Marilaun, Pflanzenleben, 2. Aufl. Bd. 2. S. 31—39. 1898.
- Klebs, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. 1903.
- Knight, in *Philosophical Transactions*. Part. II. p. 291. Zitiert bei de Vries. 1816.
- L. Kny, Über die Einschaltung des Blattes in das Verzweigungssystem der Pflanze. (Naturwissensch. Wochenschr. Neue Folge. Bd. III. 1904. S. 370 bis 374.)
- Lindemuth, 1. Vorläufige Mitteilungen über regenerative Wurzel- und Sproßbildung . . ., 2. Weitere Mitteilungen über regenerative Wurzel- und Sproßbildung. (Gartenflora. Jahrg. 52. 1903. S. 479 und 619.)
Über Größerwerden isolierter ausgewachsener Blätter nach ihrer Bewurzelung. (Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. XXII. 1904. S. 171—174.)
- Mandirola, *Manuale de giardinieri*. Vicenza 1652. Unter anderem zitiert bei de Vries.
- E. Mer, in *Bulletins de la Soc. Bot. de France*. T. XXVI. 1879. p. 18.
Recherches sur les causes de la structure des feuilles. (Bulletins de la Soc. Bot. de France. T. XXX. 1883. p. 110—129.)
Des modifications de structure subies par une feuille de *Lierre* etc. (Bull. de la Soc. Bot. de France. T. XXXIII. 1886. p. 136—141.)
- M. Nordhausen, Über Sonnen- und Schattenb. (Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. XXI. 1903. S. 30—45.)
- Pick, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und die Orientierung des Assimilationsgewebes. (Bot. Zentralbl. Bd. XI. 1882. Nr. 11 u. 12.)
- F. Regel, Die Vermehrung der *Begoniaceen*. (Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. 10. 1876. S. 447—492.)
- Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen. 1899.
- Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 2. Aufl. 1886.

174⁴⁶ Mathuse, Über abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern usw.

E. Stahl, Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubb. (Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. 16. 1883. S. 162—199.)

Van Tieghem, Sur les formations libéro-ligneuses secondaires des feuilles. (Bull. de la Soc. Bot. de France. T. XXVI. 1879. p. 16—18.)

Vöchting, Über Organbildung im Pflanzenreich. Bd. I. 1878.

Zur Physiologie der Knollengewächse. (Pringsh. Jahrb. Bd. XXXIV. 1900. S. 1—148.)

Zur experimentellen Anatomie. Nachr. von der Königl. Gesellschaft der Wissensch. zu Göttingen. Math.-phys. Klasse. Heft 5. 1902. S. 278—283.

H. de Vries, Über abnormale Entstehung sekundärer Gewebe. (Pringsh. Jahrb. Bd. XXII. 1891. S. 35—72.)

J. H. Wakker, Onderzoekingen over adventieve Knoppen. Amsterdam 1885. Zitiert bei de Vries.

H. Winkler, Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L. (Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. XXI. 1903. S. 96—107.)

Die Jahreszahlen, die sich in vorliegender Abhandlung hinter den Namen der Autoren vorfinden, weisen auf die oben genannten, in dem betreffenden Jahre erschienenen Arbeiten hin.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [BH_20_1](#)

Autor(en)/Author(s): Mathuse Otto

Artikel/Article: [Über abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern, insbesondere von Blattstecklingen dicotyler Pflanzen. 174](#)