

ENTWICKLUNGSÄNDERUNGEN AN KEIM- PFLANZEN

EIN BEITRAG ZUR EXPERIMENTELLEN MORPHOLOGIE UND PATHOLOGIE

VON

ADOLF WAGNER

AUS DEM BOTANISCHEN INSTITUTE DER K. K. UNIVERSITÄT IN INNSBRUCK

MIT 3 TAFELN UND 3 TEXTFIGUREN

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 13. NOVEMBER 1916

Über Korrelationen, welche zwischen der Entwicklung der Kotyledonen und Laubblätter zu bestehen scheinen, findet sich bei Göbel¹ folgende Bemerkung: »Bei dem Kleinbleiben der Kotyledonen den Laubblättern gegenüber sind offenbar vielfach auch Korrelationen wirksam. Wir sehen, daß die Kotyledonen bei den Pflanzen am größten werden (*Streptocarpus* etc.), bei welchen der zwischen den Kotyledonen sonst vorhandene Hauptsproß unterdrückt wird, und auch sonst fiel mir auf, daß, wo die Kotyledonen besonders laubblattartig sich ausbilden, sie der Entwicklung der Stammknospe vorausziehen; auch läßt sich — wenigstens in manchen Fällen — durch Entfernung der letzteren eine Vergrößerung der Kotyledonen dem gewöhnlichen Verhalten gegenüber erzielen«.

Durch diese Notiz sowie durch gelegentliche eigene Beobachtungen angeregt, suchte ich in den nachfolgend beschriebenen einfachen Experimenten eine Antwort auf die Frage zu erhalten:

1. Ob die Fähigkeit der Kotyledonen, bei frühzeitiger Entfernung der Stammknospe (sowie allenfalls daraufhin sich entwickelnder Regenerationssprosse) durch abnormales Wachstum sich zu vergrößern, allgemeiner verbreitet ist und ob hiebei vielleicht auch eine Verlängerung ihrer Lebensdauer zu erzielen wäre;

2. ob in diesem Falle morphologische und histologische Veränderungen an solchen Keimblättern zu beobachten sind, und

3. wie lange überhaupt derart behandelte, auf die Keimblätter als Assimilationsorgan beschränkte Pflanzen lebensfähig zu bleiben imstande sind; ferner: ob in dem Streben nach Selbsterhaltung unter

¹ K. Göbel, »Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen«. Jena 1898, 1. Aufl., p. 590.

so beeinträchtigten Lebensbedingungen vielleicht besondere Fähigkeiten zur Entfaltung kommen und ob hiebei im eigentlichen Sinne adaptive Charaktere auftreten oder lediglich bloß unmittelbare Folgeerscheinungen der veränderten Lebensbedingungen.

Diese ausgedehnte Fragestellung schien mir von vornherein durch das Ergebnis eines Versuches mit *Sinapis alba* gerechtfertigt, welcher sowohl eine bedeutende Flächenvergrößerung und Dickenzunahme der Kotyledonen als auch eine sehr bemerkliche Verlängerung ihrer Lebensdauer ergeben hatte.

Experimentelle Versuche über die künstliche Vergrößerung von Kotyledonen scheinen nicht vorzuliegen. Eine einzige, im vorigen Jahre erschienene Arbeit von Rohrer¹ berichtet über Versuche, welche sich teilweise mit dem vorliegenden Gegenstande beschäftigen; der genannte Autor geht aber dabei einerseits von einer anderen, vor allem engeren Fragestellung aus und dehnt andererseits die Versuche auch auf die Primärblätter aus. Rohrer führt einige neuere Arbeiten an, die mir (es sind vorwiegend Dissertationen) unter den gegenwärtigen Verhältnissen nicht zugänglich wurden; er betont aber selbst, daß sie sich wesentlich nur auf die Verhältnisse bei normalen Blättern beziehen, also vermutlich nichts zu der experimentellen Frage und den beobachteten pathologischen Erscheinungen beisteuern. Die von Rohrer mitgeteilten Ergebnisse mögen, soweit sie meine eigenen Untersuchungen berühren, kurz vorausgeschickt werden.

Rohrer verfolgte den Zweck, zu untersuchen, »wie sich die Kotyledonen und Primärblätter auf verschiedenen Stadien der Entwicklung durch Operation und äußere Eingriffe in ihrer Morphologie und Anatomie beeinflussen lassen.« Er ließ von seinen Versuchspflanzen mehrere Exemplare normal wachsen, bei anderen wurden, »sobald sie keimten, nach und nach immer mehr Blätter entfernt. Zuerst wurden nur die Kotyledonen entfernt und darauf das Exemplar ruhig sich selbst überlassen. Bei einigen wurden nun auch das nächste Blatt, beziehungsweise Blattpaar entfernt, sobald das eben darauf folgende Blatt sich eben zu entwickeln begann. Auch von diesen Exemplaren ließ ich einige ungestört weiter wachsen. Einigen anderen nahm ich auch noch das nunmehr unterste (dritte) Blatt als das nächste sich eben entwickelte« usw. Alle Versuchsvarianten Rohrer's hier aufzuzählen, wäre zwecklos. Im Zusammenhange mit meinen eigenen Untersuchungen habe ich nur jene Versuchsreihen Rohrer's zu berücksichtigen, bei denen die Versuchspflanzen gleich über den Kotyledonen geköpft wurden (wobei auch das Austreiben der Achselknospen verhindert wurde), diese allein also auf ihr weiteres Verhalten zur Beobachtung gelangten. Rohrer erzielte bei allen Versuchspflanzen ein bedeutendes, meist das Doppelte der normalen Größe erreichendes Wachstum, desgleichen eine Dickenzunahme, welche je nach den untersuchten Arten von $\frac{1}{5}$ der normalen Dicke bis zum Doppelten, ja selbst $2\frac{1}{2}$ fachen betrug. Verschiedene anatomische Einzelheiten mögen weiterhin in passendem Zusammenhange Erwähnung finden. Ich will nur gleich vorausbemerken, daß meine Befunde, soweit sie sich auf die Veränderungen der anatomischen Struktur beziehen, sich mit denen Rohrer's ziemlich vollständig decken. Rohrer beschränkt sich aber in seiner Mitteilung auf die Registrierung seiner Ergebnisse als Folgen der von ihm vorgenommenen Eingriffe, ohne nach einem weiteren kausalen Zusammenhang zwischen den auftretenden Veränderungen und den durch die Eingriffe geschaffenen Lebensbedingungen zu forschen. Da seine Arbeit mithin nur rein deskriptiven Charakter hat und jedes eigentlich physiologischen Einschlag entbehrt, so glaube ich meine eigenen Ergebnisse auch in jenen Beziehungen noch eingehender mitteilen zu dürfen, in denen sie sich mit den von Rohrer erhaltenen decken. Ich vermisste bei Rohrer auch jede Angabe über die bei den Versuchen sich ergebende Verlängerung der Lebensdauer der Kotyledonen, ein Erfolg, der sich bei seinen Versuchen zweifellos auch eingestellt haben muß.

¹ G. Rohrer, »Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung hypertropher und verzwergter Primärblätter und Kotyledonen.« Beihefte zum Botan. Zentralbl. 1915, Bd. XXXII, 1. Abt., p. 373 bis 430.

Die von mir eingehaltene Versuchsanstellung war eine sehr einfache. Von den verschiedenen Versuchspflanzen wurden stets mehrere Parallelkulturen in Töpfen ausgeführt, und zwar in der Weise, daß in mindestens zwei Töpfen die Pflanzen der normalen Entwicklung überlassen, an den übrigen die beabsichtigten Operationen vorgenommen wurden. Dabei war natürlich darauf geachtet worden daß bei den größeren Pflanzenarten nur wenige, wenn nicht lediglich ein einzelnes Exemplar in jedem Topfe zur Entwicklung kamen, damit keine gegenseitige Schädigung durch Beengung im Raume oder durch die Konkurrenz um die Nahrung eintreten könne. Die Kulturen wurden selbstverständlich unter möglichst gleichartigen Umgebungsbedingungen gehalten. Sämtliche Versuche gelangten in zwei getrennten Reihen zur Ausführung: die erste mit Anbau der Samen in der ersten Hälfte Mai, die zweite mit Anbau Ende Juni oder Anfang Juli; die erste Reihe kam im wesentlichen in einem der Kalthäuser zur Entwicklung, die zweite im südlich gelegenen Versuchshause des botanischen Institutes. Es mag hier gleich vorausbemerkt werden, daß die letztere Versuchsreihe infolge der günstigeren Licht- und vor allem Temperaturverhältnisse einen rascheren Verlauf der Entwicklung erfuhr, ohne daß in den wesentlichen Ergebnissen nennenswerte Verschiedenheiten aufgetreten wären.

Neben diesen Topfkulturen, welche das hauptsächlichste Material für die Untersuchung lieferten wurden auch entsprechende Versuche im Freiland eingeleitet. Teilweise wurden diese Kulturen gleich im Frühsommer durch Hagelschlag zerstört; immerhin erwiesen die übrig gebliebenen Exemplare ein mit den Topfkulturen so weitgehend übereinstimmendes Verhalten, daß für die zunächst vorliegenden Zwecke von einer Wiederholung der Freilandversuche abgesehen werden konnte.

Die an den Versuchsexemplaren vorgenommenen Operationen bestanden darin, daß zunächst, sobald dies ohne Schädigung der jugendlichen Kotyledonen möglich war, die Stammknospe entfernt wurde und desgleichen fernerhin alle nach der Dekapitierung aus den Achseln der Kotyledonen austreibenden Ersatzsprosse, ausgenommen in einigen Fällen, wo letztere zu besonderen Zwecken stehen gelassen wurden. Die Entfernung der Ersatztriebe erfolgte für gewöhnlich so zeitig, daß den Blättern derselben eine nennenswerte Betätigung in der Ernährung nicht zukommen konnte, die Versuchspflanzen für ihre weitere Entwicklung also nur den in den Kotyledonen und im Hypokotyl vorhandenen Chlorophyllapparat zur Verfügung hatten.

Als Versuchspflanzen kamen in Verwendung:

Beta vulgaris var. *rubra*, *Cucurbita*- und *Cucumis*-Arten (nicht näher bestimmtes, in Samenhandlungen erworbenes Saatgut), *Dianthus Caryophyllus* (unbestimmte Gartensorte) *Helianthus annuus*, *Impatiens Balsamina*, *Lactuca sativa*, *Lupinus albus*, *Phaseolus multiflorus* und *vulgaris*, *Ricinus communis* und *Sinapis alba*.

Diese Auswahl erschien mir sowohl hinsichtlich verwandschaftlicher Unterschiede als hinsichtlich der verschiedenartigen Beschaffenheit der Keimpflanzen für die Gewinnung orientierender vergleichender Ergebnisse ausreichend.

Diese Ergebnisse umfassen neben allgemein übereinstimmenden Reaktionen der Versuchspflanzen sehr verschiedenartige Einzelercheinungen, welche in der Darstellung schwer unter eine einheitliche und übersichtliche Form zu bringen sind; eine solche wird am ehesten noch zu erzielen sein, wenn wir das Verhalten der Kotyledonen, der Hypokotyle und die gleichzeitig aufgetretenen Regenerationserscheinungen soweit als möglich getrennt betrachten. Gänzlich wird sich diese Trennung natürlich nicht durchführen lassen und hier und dort eine gleichzeitige Berücksichtigung aller drei Kategorien notwendig sein.

I. Die Kotyledonen.

1. Größenzunahme und Ergrünung.

Erhöhtes Wachstum, das zu einer oft beträchtlichen Vergrößerung der Keimblätter führt war die allgemeinste und zunächst auffälligste Wirkung des operativen Eingriffes. Wie die Abbildungen auf Taf. I und die nachstehenden Textfiguren veranschaulichen, beträgt die Größenzunahme bei den

Fig. 1.

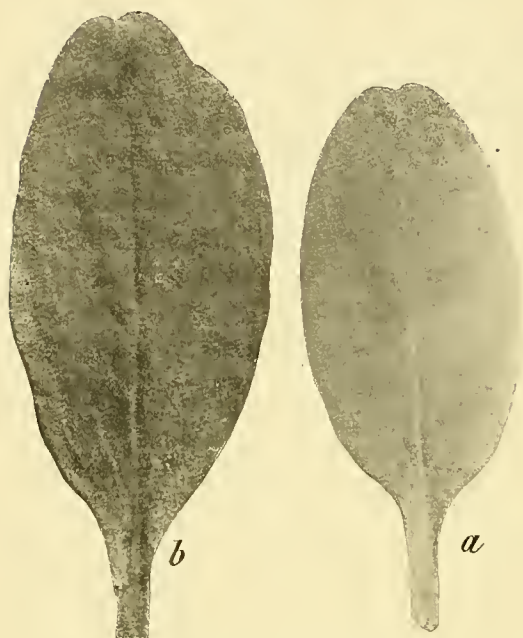
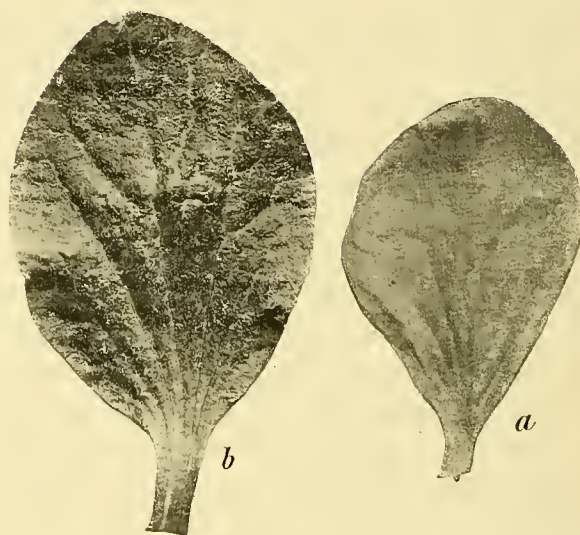
*Cucumis*. Nat. Größe

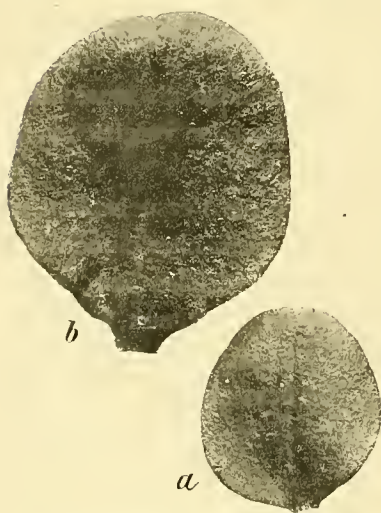
Fig. 2.

*Cucurbita*. 1 : 2.5 der nat. Größe.

Normale (a) und hypertrophierte (b) Kotyledonen gleichen Alters.

stark reagierenden Versuchspflanzen meistens reichlich das Doppelte der normalen Ausdehnung, was zum Teile nicht nur für die Flächen- sondern auch für die Dickenzunahme gilt. Selbstverständlich begegnet

Fig. 3.

*Impaticus Balsamina*. Nat. Größe.

Normale (a) und hypertrophierte (b) Kotyledonen gleichen Alters.

Nat. Größe.

man dabei individuellen Verschiedenheiten, welche vielleicht in verschiedener Ernährung der einzelnen Exemplare, dann aber wohl auch in wechselnden Dispositionen und in der ungleichen Ausbildung der Samen und der davon abhängigen Menge der Reservestoffe ihren Grund haben mögen. Gerade hier, wo die weitere eigene Assimilationstätigkeit auf einen verhältnismäßig sehr geringen Betrag herabgesetzt ist, könnte man dem Unterschiede in den von Anfang an verfügbaren Mengen reaktivierbarer Baustoffe für das gerade im Anfange am regsten verlaufende Wachstum der Kotyledonen eine maßgebende Bedeutung zuschreiben. Andererseits werden wir allerdings weiterhin festzustellen haben, daß dieses Wachstum zweifellos nur sehr geringe Mengen plastischer Substanzen erfordert, nachdem die Größenzunahme zum geringsten Teile oder gar nicht auf Zellneubildung beruht, sondern in der Hauptsache auf gesteigerter Wasseraufnahme und damit verbundener Volumsvergrößerung der einzelnen Zellen. Die dabei auftretenden individuellen Unterschiede in der schließlich erreichten Größe fallen um so weniger ins Gewicht, als ja auch bei den normal sich entwickelnden Pflanzen die Kotyledonengröße um einen bestimmten Mittelwert zu schwanken pflegt.

Die Fähigkeit, auf den operativen Eingriff mit einer Größenzunahme der Kotyledonen zu antworten, erwies sich nicht bei allen Versuchspflanzen als auf gleicher Höhe stehend. Am auffälligsten stellte sich die Vergrößerung ein bei: *Sinapis* (I, 11), *Beta* (I, 9 und 10), *Impatiens* (I, 3 und 4, sowie Textabb. 3), *Helianthus* (I, 1 und 2) und *Lupinus* (I, 5 bis 7), woselbst sie (von den individuellen Schwankungen abgesehen) durchschnittlich das Doppelte und mehr erreichte. Etwas geringer, aber immer noch sehr auffällig, war die Zunahme bei den an sich schon sehr großen Keimblättern von *Cucurbita* (Textfig. 2) und *Ricinus*. Ich gebe zur Erläuterung ein paar der notierten Messungen:

Cucurbita (Längen- und größte Breitendimension): normaler Kotyledo $12.3 \times 8 \text{ cm}$, vergrößerter $17.5 \times 10 \text{ cm}$; soweit bei der Unregelmäßigkeit der Blattgestalt eine Schätzung des Flächeninhaltes vorgenommen werden kann, berechnet sich das Verhältnis der Flächen (die Fläche des normalen Exemplares gleich 1 gesetzt) auf $1:1.8$, woraus sich eine Vergrößerung des Kotyledo der operierten Pflanze um $4/5$ des normalen Betrages ergibt.

Ricinus; die beiden Kotyledonen eines normalen Exemplares zeigten die Maße: 80×70 und $80 \times 68 \text{ mm}$, die beiden Kotyledonen eines dekapitierten Exemplares waren bis auf 104×82 und $110 \times 82 \text{ mm}$ herangewachsen; paarweise verglichen ergeben sich die Verhältnisse von $1:1.6$ und $1:1.8$, also Zuwachsgrößen von $3/5$, beziehungsweise $4/5$. In einem besonderen Falle ließ ich ein Exemplar sich zunächst normal entwickeln; dann, als die Kotyledonen die bei den Vergleichsexemplaren festgestellte normale Größe erreicht hatten, wurde die Pflanze dekapitiert und der eine Kotyledo abgenommen und gemessen ($90 \times 62 \text{ mm}$); der stehengebliebene Kotyledo reagierte nun durch weiteres Wachstum und erreichte schließlich Dimensionen von 110×95 , was wiederum eine Zunahme von ungefähr $4/5$ ergibt.

Nicht ganz so bedeutend, wenn auch immerhin sehr bemerklich, war die Größenzunahme bei *Cucumis* (Textfig. 1) und auch die ungemein zarten Kotyledonen von *Lactuca* (I, 12 und 13) gehören noch zu den ausgiebiger reagierenden. Gering war in allen Versuchen die Flächenzunahme bei *Dianthus*, hingegen wurden die Kotyledonen hier sehr merklich dicker. In sehr geringem Maße reagierten die Kotyledonen von *Phaseolus multiflorus* (auch wenn sie durch Entfernung der Erde dem Lichte ausgesetzt wurden) und gar nicht die von *Phaseolus vulgaris*. Hierüber Einiges noch an späterer Stelle.

Neben der Größenzunahme der Flächenausdehnung findet auch eine Dickenzunahme der Kotyledonen statt, gleichfalls bei den verschiedenen Arten von wechselndem Betrage. Sie war unter den Versuchspflanzen am stärksten (bis zum Doppelten und darüber) bei *Impatiens*, *Lupinus*, *Helianthus*, *Beta*, fast ebenso stark bei *Cucurbita*, schwächer, aber immer noch beträchtlich, bei *Ricinus* (III, 35 und 36), verhältnismäßig stark (gegenüber der geringen Flächenzunahme) bei *Dianthus*, schwächer bei *Lactuca*; keine nachträgliche Verdickung zeigten die *Phaseolus*-Arten.

Schon äußerlich verrieten die meisten Versuchspflanzen durch die tiefere Sättigung des grünen Farbtones eine Steigerung des Chlorophyllgehaltes bei den hypertrophierten Kotyledonen. Dieses gesättigtere Grün kommt auch in den photographischen Aufnahmen durch die dunklere Tönung der betreffenden Keimblätter zum Ausdrucke. (Nur die Abbildung von *Beta*, I, 9 und 10, könnte hier irreführend wirken, da in diesem Falle die dunkle Tönung des großen Kotyledo von dem sehr bedeutenden Anthozyangehalt herrührt, der sich bei allen hypertrophierten Keimblättern dieser Pflanze einstellte, auch wenn sie anfangs nur ganz schwachrot oder völlig anthozyanfrei waren.)

Diese Erhöhung des assimilatorischen Apparates beruht auf einer Vermehrung der Chlorophyllkörner, nicht aber (im allgemeinen) auf einer Vervollkommnung des Assimilationsgewebes selbst. Wie vorausgreifend schon bemerkt wurde, beruht die Flächen- und Dickenzunahme der hypertrophierenden Kotyledonen auf Streckungswachstum der Zellen, nicht auf Neu- oder Umbildungen der Gewebe. Die Vermehrung der Chlorophyllkörner ist sowohl eine absolute wie auch eine relative: absolut, weil die größeren Zellen auch ohne dichtere Drängung der Körner eine größere Zahl fassen; relativ, weil auch

vielfach zugleich eine dichtere Drängung und Häufung der Körner stattfindet, was besonders in jenen Fällen unmittelbar in die Augen springend ist, wo stärkeres Nachergrünen auch ohne gleichzeitige bemerkenswerte Hypertrophie sich einstellte. Diese Vermehrung des Chlorophylls hat natürlich auch Rohrer festgestellt; seine Behauptung, daß häufig auch eine Vergrößerung der Chlorophyllkörner stattfindet, getraue ich mich nicht mit Bestimmtheit zu wiederholen; da und dort macht es ja allerdings derartigen Eindruck, im allgemeinen scheint mir aber die Vervollkommnung des Chlorophyllapparates hauptsächlich auf einer Vermehrung der Chlorophyllkörner zu beruhen. Die Zunahme der Färbung war bei den meisten Versuchsobjekten unverkennbar, wo nicht geradezu auffällig. Sie war hingegen verhältnismäßig gering bei *Lactuca* und *Dianthus* und ganz ausbleibend bei *Phaseolus vulgaris*.

Soviel zur vorläufigen Orientierung; näheres hierüber folgt unter Abschnitt 4, p. 14 ff. [288 ff.]. Wie voraus bemerkt werden möge, erstreckte sich die Zunahme der Grünfärbung bei den operierten Exemplaren vielfach auch auf das Hypokotyl: bei *Helianthus* und *Sinapis* mäßig, stärker bei *Ricinus* sehr auffällig bei *Cucurbita* und *Cucumis*, nicht nennenswert bei *Impatiens* und *Lupinus*.

2. Lebensdauer.

Eine Verlängerung der Lebensdauer der Kotyledonen stellte sich nach der Dekapitierung bei allen Versuchspflanzen ein, mit Ausnahme von *Phaseolus vulgaris*. Der Betrag dieser Verlängerung schwankt nach den Arten. Es ist nicht überraschend, daß diese Erscheinung bei solchen Pflanzen, welche ihre Kotyledonen überhaupt lange erhalten (wie zum Beispiel *Impatiens*) besonders auffällig wird, doch konnte unter den verwendeten Versuchspflanzen eine Regel in dieser Hinsicht nicht festgestellt werden: Während zum Beispiel bei *Sinapis*, deren Kotyledonen an der normalen Pflanze sehr lange ausdauern (bei meinen Versuchen bisweilen bis zur ersten Entwicklung der Schoten bei einer Stengelhöhe von 55 cm), die Lebensverlängerung im Falle der Dekapitierung doch höchstens etwas über 4 Wochen betrug, erstreckte sich bei *Beta*, deren Kotyledonen entschieden hinfalliger sind, die Verlängerung auf weit über 2 Monate. Auch die ursprüngliche histologische Struktur der Kotyledonen — zart oder derb — scheint hiebei keine entscheidende Rolle zu spielen.

Mit dieser Verlängerung der Lebensdauer (das heißt der Zeit, innerhalb welcher die Kotyledonen mehr oder weniger funktionsfähig bleiben), durch welche allein ja die Versuchspflanzen in Stand gesetzt werden, trotz der Beraubung um die Laubblätter durch Monate ihre Existenz weiter zu fristen, tritt auch eine Veränderung in der Art und Weise ein, wie die hypertrophierten Kotyledonen zum Absterben gelangen. Bei den normalen Keimblättern geht nämlich, wie die Beobachtungen zeigten das Absterben innerhalb ziemlich kurzer Zeit vor sich, sobald einmal die ersten Vergilbungserscheinungen auftreten; bei den hypertrophierten Kotyledonen ist hingegen das Absterben durchaus ein sehr langsames; der Prozeß dieses allmählichen Absterbens kann sich unter Umständen durch viele Wochen hinziehen. Auch die Art des Zugrundegehens ist eine andere: die normalen Kotyledonen vergilben in der Regel und welken, die hypertrophierten zeigen niemals ein eigentliches Verwelken, sondern sie trocknen allmählich ein, meist von den Rändern gegen das Innere zu, wobei die von der Vertrocknung noch nicht ergriffenen Teile vollkommen frisch und grün bleiben können, wenn sie auch vielleicht schließlich nur noch den vierten oder fünften Teil der ganzen Blattfläche ausmachen. Dies wurde besonders auffällig und regelmäßig bei *Cucurbita*, *Ricinus*, *Impatiens*, *Lupinus* und größtenteils auch bei *Helianthus* beobachtet. Ein regelrechtes Vergilben trat demnach bei den genannten Pflanzen meistens nicht ein. Die zum Absterben kommenden Teile verraten sich durch ein braunfleckig-Werden, welches kleinere oder größere Partien ergreift und sich dann manchmal rascher, oft aber auch sehr langsam weiterverbreitet. Auch kommt es bei den hypertrophierten Kotyledonen fast niemals zu einem Abgliedern: während die normalen Keimblätter schon zur Zeit des Vergilbens oder nach vollständigem Welken abgeworfen werden, trocknen die hypertrophierten schließlich

an der Pflanze ein, ohne daß es zu einer Ablösung kommt. Dieser Vertrocknungsprozeß kann sich dann zuletzt in manchen Fällen mehr oder weniger über die ganze kümmerliche Pflanze erstrecken, wenn sie nicht schon vorher dem Angriffe von Pilzen unterliegt. Bei *Helianthus* wurde in mehreren Fällen ein schließliches Abfaulen der Kotyledonen beobachtet, welcher Prozeß dann anscheinend jedesmal vom Hypokotyl her seinen Ausgang nahm.

Eine Art des Absterbens, welche mehr an den normalen Vorgang des Vergilbens erinnert, war bei jenen Versuchspflanzen zu beobachten, welche (wie *Lactuca* und *Dianthus*) zarte, überhaupt nur sehr schwachgrüne Kotyledonen besitzen. Besonders verblassen bei *Lactuca* die hypertrophierten Kotyledonen mehr und mehr, wobei aber doch wieder abweichende Charaktere eintreten: nämlich erstens die Langsamkeit des Prozesses und zweitens die besondere Art der Verfärbung, welche über ein helles Weißgelb bis beinahe zu völligem Weiß vorschreiten kann; dabei werden die (hypertrophierten) Kotyledonen gleichfalls allmählich trocken und der Entfärbungsprozeß greift ganz langsam um sich, so daß auch relativ alte Kotyledonen, welche zum größten Teile schon ganz weiß sind, in der Gegend des Mittelnerven und der Basis ganz schön grün gefärbt sein können. Schließlich eintretende Vergilbung im Vereine mit Eintrocknung wurde gleichfalls mehrfach bei *Helianthus* beobachtet.

Zur näheren Erläuterung des hier allgemein Gesagten mögen folgende Angaben dienen:

Impatiens Balsamina. Keimungsbeginn am 18. Mai. An den normalen Versuchspflanzen stellen sich die ersten Vergilbungserscheinungen der Keimblätter um den 24. Juni ein; am 9. Juli waren bei allen Exemplaren die Kotyledonen vollständig vergilbt. Zu diesem selben Zeitpunkte waren sie aber an den dekapitierten Pflanzen, nachdem sie schon am 27. Juni die aus Textfig. 3 ersichtliche Größe erreicht hatten, noch vollständig frisch, ohne Spur von Vergilbung oder Eintrocknung. Der erste Beginn der Alterserscheinungen (man erinnere sich des oben über die Langsamkeit des Absterbens Gesagten) zeigte sich um den 9. August. Von da ab erhielten sich die Kotyledonen jedoch noch bis gegen Ende September, zeigten aber allerdings stellenweise schon größere Vertrocknungsflecke, besonders an den Rändern. Daß auch diese Kotyledonen trotzdem noch funktionstüchtig waren, lehrt die am 21. September aufgenommene Photographie (II, 20), welche zeigt, daß die assimilatorische Tätigkeit der beiden Kotyledonen ausreichte, um an einem Regenerationsprozeß mehrere (allerdings etwas zwerghafte) Blüten und Kapseln zu entwickeln; da dieser Regenerationsprozeß (vgl. darüber p. 33 [307]) vollständig blattlos war, kam seine Ernährung fast ganz auf Rechnung der Assimilationstätigkeit der beiden Kotyledonen. — Wenn man berücksichtigt, daß der letztgenannte Zeitpunkt (21. September) noch durchaus nicht der des endgültigen Absterbens der Keimblätter war, so ergibt sich, im Vergleiche mit der normalen Lebensdauer, für die Kotyledonen der dekapitierten Exemplare eine Verlängerung der Lebensfähigkeit um beinahe drei Monate.

Ricinus communis. Keimungsbeginn am 27. Juni. Die normalen Kotyledonen waren am 24. August vollständig abgestorben, die Vergilbung bereits am 18. August eine sehr weit vorgeschrittene gewesen. Zu letzterem Zeitpunkte erwiesen sich aber die hypertrophierten Kotyledonen der beschnittenen Pflanzen noch als schön dunkelgrün; es stellten sich erst am 28. August die ersten Trockenflecken ein. Am 24. September war die Eintrocknung soweit vorgeschritten, daß die Kotyledonen als abgestorben betrachtet werden konnten. Die Verlängerung der Lebensdauer erstreckt sich also hier immerhin auf 4 bis fünf Wochen.

Helianthus annuus. Die Verlängerung der vollen Lebensfrische beträgt im allgemeinen 4 bis 5 Wochen und wechselt hier stark nach Individuen. Dabei ist zu berücksichtigen, daß *Helianthus* mehr als die übrigen Versuchspflanzen im Topfe schlecht gedeiht und stets eine verhältnismäßig nur kümmerliche Entwicklung erfährt. Die Eintrocknung, beziehungsweise Vergilbung, der hypertrophierten Kotyledonen setzt regelmäßig erst zu einem Zeitpunkt ein, an dem die normalen Kotyledonen bereits abgefallen sind. Das Absterben ist mitunter ein sehr langsames, so daß beispielweise an einem Exemplare, das am 20. Mai gekeimt hatte, ein zum Teile noch frischer, aber schon sehr bleicher Kotyledo-

(der andere war bereits vertrocknet) noch am 2. September erhalten war. Die normalen Vergleichskulturen konnten bereits am 7. Juli wegen vollständigen Absterbens der Keimblätter aufgelassen werden. Eine zweite Versuchsreihe mit Keimungsbeginn am 11. Juni ergab folgendes Verhältnis: am 16. Juli an den normalen Exemplaren alle Kotyledonen vergilbt oder abgefallen, an den beschnittenen noch alle frisch, saftig und grün.

Beta vulgaris var. *rubra*. Anbau am 25. Mai. Bei den normalen Exemplaren nahm der Welkungsprozeß der Kotyledonen am 25. Juni seinen Anfang; am 11. Juli waren die Keimblätter nur an zwei Individuen noch erhalten, nicht vergilbt, aber sehr schlapp und welk; am 14. Juli konnte die Kultur aufgelassen werden. Zu diesem Zeitpunkte waren die hypertrophierten Kotyledonen noch in fortschreitendem Wachstum begriffen. Bis Anfang August zeigten sich bei ihnen noch keinerlei Alterserscheinungen; dann begann (individuell verschieden) bei einzelnen ein langsames Abdorren von der Basis her, namentlich den Stiel des Kotyledo erfassend. Aber dieses Vertrocknen war nur ein äußerliches, wie ja das tatsächliche Frischbleiben des ganzen Kotyledo bewies. Es wurden von diesem Absterben der Blattstiele nur die äußeren Gewebelagen ergriffen und zwar trat Verkorkung der betroffenen Zell-Lagen ein. Daraus erklärt es sich auch, daß diese abgestorbenen Teile dem Angriffe zersetzender Organismen widerstanden und die Kotyledonen noch lange lebensfrisch bleiben konnten. Um diese Zeit (Anfang August) waren die Kotyledonen auch trotz ihrer Größen- und Dickenzunahme (I, 9 und 10) noch weich und biegsam, erst allmählich trat eine, noch näher zu besprechende, große Brüchigkeit auf. Bei der unglaublich großen Regenerationsfähigkeit dieser Pflanze (vgl. p. 32 [306]) waren bis zum Ende der Versuche fast täglich neue Amputationen nötig und auch bei größter Vorsicht ließ es sich dabei nicht vermeiden, daß die bei Berührung fast mit Glassprödigkeit abbrechenden Kotyledonen vielfach geschädigt wurden. Ohne diesen Übelstand wäre es sicherlich bei manchen Individuen gelungen, sie noch beträchtlich länger am Leben zu erhalten, was ohnedies bei der Mehrzahl bis Anfang Oktober erreicht werden konnte. Jedenfalls zeigt diese Pflanze unter allen Versuchsobjekten mit Rücksicht auf die Unscheinbarkeit und Schwächlichkeit ihrer Keimblätter die weitestgehende Befähigung zur Verlängerung der Lebensdauer.

Sinapis alba. Gehört gleichfalls zu jenen Versuchsobjekten, welche eine starke Vergrößerung der Kotyledonen aufweisen (I, 11); hingegen ist die Verlängerung der Lebensdauer eine mäßige: 3 bis 4 Wochen. Der Anbau fand am 16. Mai statt; am 29. Juni hatten an den normalen Exemplaren alle Kotyledonen abgelebt, während wie überall auch hier die hypertrophierten Keimblätter der operierten Pflanzen zu diesem Zeitpunkte noch vollständig frisch und grün waren; erst gegen den 10. Juli mehrten sich die Vergilbungs-, beziehungsweise Vertrocknungserscheinungen, welche bis zum 20. Juli zum Absterben der Kulturen führten.

Lactuca sativa. Diese Pflanze reagierte in jeder Hinsicht am schwächlichsten. Die normalen Exemplare erhielten sich ihre Kotyledonen ungefähr 4 Wochen, dann trat rasche Vergilbung und rasches Absterben ein; die Kotyledonen der operierten Pflanzen wiesen gleichzeitig zwar eine merkliche Vergrößerung auf (I, 12 und 13), aber auch schon Anzeichen beginnender Vergilbung, welche dann im Verlaufe von weiteren 14 Tagen zum vollständigen Eingehen (Vertrocknen) auch dieser Keimblätter führte. Die wenigen Kotyledonen, welche zu dieser Zeit noch lebten, waren fast ganz weiß, nur mit spärlichen grünen Resten in der Mitte und an der Basis.

Cucurbita. Anbau am 16. Juli. Die Kotyledonen der unbeschnittenen Exemplare waren am 16. August vollständig gelb und stark welk, die (bedeutend dunkler grünen) der operierten Pflanzen zu diesem Zeitpunkte vollständig frisch. Die letzteren konnten (unter allmählichem Eintrocknen) bis Anfang Oktober erhalten werden. Eine vorhergängige Kulturreihe, die am 24. Mai angebaut worden war, aber keine ausreichende Grundlage bot, weil nur wenige Exemplare zur Keimung gelangten, wies zunächst ähnliche Verhältnisse auf: Lebensdauer der normalen Keimblätter 1 Monat, die hypertrophierten nach diesem Zeitraume noch lebenskräftig und grün. Bei dem einzigen, zur Dekapitierung gelangten Individuum dieser Reihe war keine so große Lebensdauer zu erzielen; das verfrühte Ein-

gehen war aber hier unzweifelhaft eine Folge starker Schädigung durch Läuse, welche, weil zunächst die Unterseite der Kotyledonen befallend, nicht rechtzeitig bemerkt worden waren. Bei *Cucurbita* ist der Gegensatz in der Art des Absterbens bei den normalen und hypertrophierten Kotyledonen ganz besonders auffällig. Die Keimblätter dieser Pflanze sind ja von Natur aus kräftig und derb. Bei normaler Entwicklung werden sie aber schließlich ganz gelb und schlapp, während sie bei den operierten Pflanzen ungemein hart und spröde werden, allmählich eintrocknen und ohne typische Vergilbung verschiedenartige Mißfärbungen annehmen. Die Oberseite verfällt dem Vertrocknen früher als die Unterseite.

Cucumis. Zeigte im allgemeinen ein ziemlich ähnliches Verhalten, vor allem auch hinsichtlich des Hart- und Sprödeverdens der hypertrophierten Kotyledonen: hingegen verläuft die Verfärbung beim Absterben mehr in Analogie zu normaler Vergilbung, jedoch viel langsamer und auch verbunden mit mancherlei abweichenden Verfärbungen. Die Verlängerung der Lebensdauer weist hier anscheinend geringere Beträge auf wie bei der verwandten *Cucurbita*. Beispielsweise waren bei den am 16. Juli angebauten Pflanzen die normalen Kotyledonen am 26. August vollständig vergilbt und verwelkt, die hypertrophierten noch lebenskräftig, aber in teilweiser Gelbfleckigkeit schon Anzeichen des Verfalles verratend. Am 2. September war die Vergilbung respektive Verfärbung schon weit vorgeschritten, die Konsistenz bereits sehr hart und trocken, aber anscheinend noch längere Zeit Leben vorhanden. Auch hier erfaßt das Trocken- und Hartwerden zunächst die Oberseite.

Dianthus Caryophyllus. Die Vergrößerung der Kotyledonen ist geringfügig, sie werden aber merkbar dicker, fleischiger und etwas dunkler in der Färbung. Dem gegenüber ist die Verlängerung der Lebensdauer sehr beträchtlich. Beispiel: Anbau am 18. Juni; am 12. August bei den meisten normalen Exemplaren beginnende oder schon stark vorgeschrittene Vergilbung; die Kotyledonen der operierten Pflanzen am 12. August noch durchwegs frisch und grün. Am 22. September (also 6 Wochen später) waren einige der hypertrophierten Kotyledonen teilweise abgestorben, die meisten aber noch frisch erhalten, nur etwas in der Färbung verblaßt.

Lupinus albus. Vergrößerung und Dickenzunahme der Kotyledonen bei den operierten Exemplaren beträchtlich, verbunden mit sehr intensiver Grünfärbung und starkem Glänzendwerden der Oberseite (1, 6 und 8). Die Verlängerung der Lebensdauer ist mitunter bedeutend, aber stark nach Individuen schwankend. Es gelangten nur wenige Exemplare zur Beobachtung; bei der Mehrzahl derselben ging der eine Kotyledo früher ein als der andere. Keimung am 6. Mai; am 29. Juni waren die normalen Kotyledonen teils in beginnender, teils in fortgeschrittener Vergilbung, die hypertrophierten noch vollständig frisch. Am 6. Juli waren die normalen Kotyledonen vollständig abgefallen, die anderen noch unverändert und hielten sich (beide oder nur einer) bis Mitte September. Das Absterben erfolgte im Wesentlichen auf dem Wege des Eintrocknens.

Phaseolus multiflorus. Die beiden untersuchten Bohnenarten (*multiflorus* und *vulgaris*) zeigten ein ganz verschiedenartiges Verhalten. *Ph. multiflorus* hat bekanntlich hypogaeische Kotyledonen; diese können zwar bei oberflächlicher Lage der Samen mehr oder weniger über den Erdboden treten, jedoch nur infolge dieser anfänglichen Lage, nicht infolge einer Streckung des Hypokotyls. Da bei einer Entfernung des Sprosses für eine allfällige Weiterentwicklung der Kotyledonen deren eigene Assimilations-tätigkeit auch eine Rolle spielen könnte, so wurden die Versuche in doppelter Weise vorgenommen: einmal mit bedeckten und einmal mit freigelegten Kotyledonen. Die unter der Erde geborgen bleibenden Kotyledonen unterliegen sehr bald der Zersetzung, wenn die Entwicklung des Sprosses verhindert wird. Für allfällige Erhaltung und Weiterentwicklung kommt also nur jene Versuchsanstellung in Betracht, bei welcher die Kotyledonen ober dem Erdboden, am Lichte, gezogen werden. Ich ließ die Samen zunächst in Sägespännen ankeimen bis zur Entwicklung einer mehrere Zentimeter langen Keimwurzel; dann wurden die angekeimten Pflänzchen so in die Töpfe gesetzt, daß die Kotyledonen ganz ober der Erde lagen. Nach genügender Befestigung der Wurzel im Boden wurde die Erde auch unterhalb der Kotyledonen etwa einen Zentimeter tief ausgehoben, so daß sich nunmehr diese Kotyledonen

vollständig in freier Luft befanden. Vorversuche hatten nämlich gelehrt, daß bei irgend welcher Berührung mit der feuchten Erde eine längere Erhaltung der Keimblätter wegen sehr bald eintretenden Abfaulens nicht zu erzielen ist; bei der eben beschriebenen Versuchsanstellung ergaben sich aber ganz befriedigende Resultate.

Bei normaler Entwicklung der Pflanze ist die Lebensdauer der Kotyledonen eine sehr beschränkte; die Entleerung der Reservestoffe erfolgt in ziemlich kurzer Zeit, während welcher die Kotyledonen zusehends schrumpfen und runzelig werden. In beiden normalen Kulturreihen waren sie nach etwa 14 Tagen vollständig entleert und abgefallen. Da sie dem Lichte ausgesetzt waren, zeigten sie anfänglich auch ein schwaches Ergrünen. Ganz anders verhielten sich die Kotyledonen der dekapitierten Exemplare. Zunächst reagiert die Pflanze nach Entfernung des Keimsprosses sehr schnell mit der Bildung von Achsel sprossen aus den Kotyledonen; entfernt man auch diese sowie weiterhin auftretende Ersatztriebe, dann gelingt es, die Kotyledonen mehr als 2 Monate am Leben zu erhalten, allerdings mit teilweisen Ausnahmen. So wurde notiert: Keimung am 2. Juli; am 17. Juli (also zu einer Zeit, da die normalen Kotyledonen der Parallelkulturen schon abgestorben waren) die Kotyledonen aller 6 dekapitierten Individuen frisch, glatt und grün (I, 15); am 24. Juli war nur bei einem Exemplar der eine Kotyledo vertrocknet, alle anderen unverändert erhalten; am 29. Juli war noch an zwei weiteren Exemplaren je ein Kotyledo durch Abfaulen zugrunde gegangen, alle übrigen wohl erhalten. Es wurden dann die meisten Exemplare teils für photographische Aufnahmen teils für anatomische Untersuchung weggenommen und nur noch 1 Individuum stehen gelassen; dieses besaß am 1. September noch beide Kotyledonen allerdings schon stark eingeschrumpft, auch teilweise abgestorben, aber immer noch mit lebendem grünen Gewebe dabei. Auch schwache Regenerationskraft machte sich noch bemerkbar.

Hinsichtlich Größe und Beschaffenheit zeigen die derart in ihrer Lebenserhaltung begünstigten Kotyledonen keine wesentlichen Veränderungen gegenüber den normalen, nur ergrünen sie bedeutend kräftiger und zwar eigentümlicherweise vor allem an der Unterseite, welche bei der beschriebenen Versuchsanstellung zwar dem Lichte zugänglich, aber an quantitativem Lichtgenuß natürlich beeinträchtigt war. Es macht den Eindruck, als ob bei diesen, dem Dunkelleben angepaßten Organen das volle Licht der Chlorophyllentwicklung hinderlich sei. Verändert ist auch die Stellung der Kotyledonen: während sie an der normalen Keimpflanze ungefähr in einem Winkel von 50 Graden zum Hauptsprosse standen (I, 14), lagen sie bei den operierten Individuen fast ganz horizontal (I, 15); es wäre aber zu gewagt und weit hergeholt, diese Lageänderung etwa als phototropische Einstellung deuten zu wollen, sie dürfte vielmehr wohl als eine Folge der reichlichen Achsel sproßentwicklung aufzufassen sein, durch welche Sprosse eben die Keimblätter mechanisch zurückgedrängt und ausgebreitet werden. Eine weitere Folge der Dekapitierung ist eine mäßige knollige Anschwellung des kurzen Hypokotyls (vgl. p. 30 [304]).

Phaseolus vulgaris. Nach diesen Erfahrungen mit der Fähigkeit des Ergrünes und längeren Ausdauerens der hypogaeischen Kotyledonen von *Ph. multiflorus* wäre zu erwarten gewesen, daß *Ph. vulgaris* mit seinen epigaeischen Keimblättern noch viel intensiver reagieren werde. Merkwürdigerweise ist dem nicht so. Es gelang in keinem Falle, dekapitierte Exemplare länger lebensfähig zu erhalten. Auf die Entfernung des Keimsprosses erfolgt zwar auch die Bildung der Achseltriebe, eventuell auch noch weiterer Ersatzpaare, aber es scheint sich ganz gleich zu bleiben, ob man diese Triebe allesamt der Pflanze beläßt oder nicht: in allen Fällen gingen die Kotyledonen unter Einschrumpfung und Eintrocknung so ziemlich in der gleichen Zeit zugrunde, wie an der normalen Keimpflanze. Ich behalte mir vor, hierüber noch weitere Beobachtungen vorzunehmen und beschränke mich hier auf die vorläufige Mitteilung dieses etwas überraschenden Verhaltens.

Es bewirkte mithin die Dekapitierung eine Verlängerung der Lebensdauer der Kotyledonen:

- Bei *Beta vulgaris* bis zu drei Monaten,
 » *Impatiens Balsamina* um 10 bis 12 Wochen,
 » *Lupinus albus* über 2 Monate (individuell verschieden),
 » *Cucurbita* um 6 bis 7 Wochen,
 » *Phaseolus multiflorus* verschiedenartig, in einem Falle gegen 6 Wochen,
 » *Dianthus Caryophyllus* um mindestens 6 Wochen,
 » *Helianthus annuus* um 4 bis 5 Wochen,
 » *Ricinus communis* » 4 » 5 »
 » *Sinapis alba* » 3 » 4 »
 » *Lactuca sativa* » 2 » 3 »
 » *Cucumis* » 2 » 3 »
 » *Phaseolus vulgaris* gar keine.

3. Die Wirkung nachträglicher Dekapitierung.

Die geschilderte Wirkung, welche die Entfernung des Keimssprosses auf die Entwicklung der Kotyledonen äußert, regt natürlich auch zu der Frage an, wie es sich denn mit dieser Wirkung verhält, wenn der operative Eingriff nicht schon im ersten Keimungsstadium, sondern erst zu einem späteren Zeitpunkte vorgenommen wird, wenn die Kotyledonen schon weiter ausgebildet oder normal ausgewachsen sind. Daß hiebei die Entfernung des Sprosses einen Erfolg haben werde, solange sich die Kotyledonen noch in der Periode des natürlichen Wachstums befinden, war nach den vorangängigen Erfahrungen zu erwarten. Interessanter gestaltete sich das Verhalten der schon (anscheinend wenigstens) ausgewachsenen oder gar schon Alterserscheinungen aufweisenden Kotyledonen. Derartige Versuche wurden hauptsächlich an *Impatiens*, *Cucurbita* und *Cucumis* vorgenommen.

a) *Impatiens*.

Die verwendeten Pflanzen waren ungefähr ein Monat alt. Die Sprosse hatten eine Höhe von 25 bis 30 cm und trugen bereits 8 bis 10 voll entwickelte Laubblätter (waren also älter als die in Abb. 3 photographierten). Die Kotyledonen waren (der erreichten Größe nach zu schließen) normal ausgewachsen, vollständig lebensfrisch und auch hoch mit reichlichem Chlorophyllgehalt, wenn sich auch da und dort schon Anzeichen beginnender Verblässung zeigten. Es wurden zunächst (am 1. August) 5 Exemplare als Versuchsobjekte ausersehen und bei ihnen der Hauptsproß knapp über den Kotyledonen abgeschnitten. Schon nach wenigen Tagen (am 5. August) war sowohl die Größenzunahme als auch die dunklere Färbung unverkennbar. Beides steigerte sich noch in der nächsten Zeit und am 13. August war der Gegensatz zu den unberührt gelassenen Individuen sowohl hinsichtlich der Größenzunahme als hinsichtlich der Ergrünung bereits sehr auffällig. An den unverändert gelassenen Pflanzen waren die Kotyledonen nicht weitergewachsen und zeigten sich überhaupt schon als auf der absteigenden Lebensseite stehend, indem sie zusehends verblaßten und teilweise schon starke Verfärbung aufwiesen; demgegenüber waren die Kotyledonen der nachträglich beschnittenen Individuen mindestens so grün, wie die normalen bei voller Lebensfrische, in der Mehrzahl jedoch an Vermehrung des Chlorophylls den von Jugend auf dem Experiment unterworfenen gleichwertig. Aus diesen Angaben ist ersichtlich, daß auch die Verlängerung der Lebensdauer sich bei der nachträglichen Dekapitierung in gewohnter Weise einstellte: tatsächlich waren an allen nachträglich geköpften Individuen noch anfangs September alle Kotyledonen erhalten und verhielten sich in jeder Beziehung wie die anderen Versuchsobjekte.

Bemerkenswert verliefen einzelne Versuche mit schon vergilbenden Kotyledonen. Es wurde einerseits ein Exemplar gewählt, dessen Keimblätter noch eine schwache Grünfärbung zeigten, andererseits ein solches, bei dessen Kotyledonen die grüne Färbung schon fast ganz durch gelbliche und

rötliche Töne verdrängt war. Diese Kotyledonen hatten die Fähigkeit, auf den operativen Eingriff hin mit Wachstum zu reagieren, im wesentlichen schon verloren: sie zeigten beim ersteren Exemplare keine Vergrößerung mehr, beim zweiten blieb diese weit hinter dem sonstigen Werte zurück. Hingegen durften sich auch diese Kotyledonen einer verlängerten Lebensdauer erfreuen: sie waren gleich den Keimblättern der übrigen nachträglich beschnittenen Individuen noch anfangs September frisch erhalten und — das ist das Interessanteste an der Sache — an beiden Exemplaren war ein Nachergrünen eingetreten! Nicht nur das stark verblaßte Kotyledonenpaar des ersten Exemplares zeigte eine neuerliche Steigerung seines Chlorophyllgehaltes, sondern auch das schon rot-gelb verfärbte nahm neuerdings eine nicht unbeträchtliche Grünfärbung an, wenn diese auch allerdings an beiden Pflanzen lange nicht mehr den Grad der Normalfärbung erreichte. Ob diese Neubildung von Chlorophyll aus den noch nicht zur Ableitung gelangten Abbauprodukten des ursprünglichen Materiales stattfand oder von neu zuströmenden Baustoffen bestritten wurde, kann ich auch nicht andeutungsweise angeben. Die ganze Frage bedarf einer gesonderten Untersuchung, welche demnächst in Angriff genommen werden soll. Die tägliche Beaufsichtigung und Registrierung so zahlreicher Töpfe erforderte so viel Zeitaufwand und Aufmerksamkeit, daß verschiedene Nebenresultate einstweilen nicht weiter verfolgt werden konnten. Die Tatsache an sich erscheint mir aber genügend interessant, um sie auch in dieser unvollständigen Vereinzelung hier zu erwähnen. Mir ist wenigstens derzeit keine Angabe gegenwärtig, daß bei einer Pflanze schon einmal das Vermögen festgestellt wurde, den bereits eingeleiteten oder gar schon weit vorgeschrittenen Vergilbungsprozeß wieder teilweise rückgängig machen zu können.

b) *Cucurbita* und *Cucumis*.

Auch hier wurden nach dieser Richtung nur vereinzelte Versuche gemacht. Diese bestätigen aber die bei *Impatiens* gemachte Erfahrung, daß die Kotyledonen auch bei spät stattfindender Dekapitierung die Fähigkeit bewahren, auf diesen Eingriff mit Wachstum, Nachergrünen und vor allem mit Verlängerung der Lebensdauer reagieren zu können. Ja es zeigte sich bei *Cucumis* sogar, daß die Kotyledonen dieser später dekapitierten Exemplare etwas länger erhalten blieben als die der gleich anfangs operierten Individuen.

Ein Exemplar von *Cucurbita* (Anbau vom 16. Juli) wurde am 9. August dekapitiert. Der Haupt sproß trug zu diesem Zeitpunkte 1 großes und 3 noch unentwickelte Laubblätter; außerdem war ein Achselsproß mit drei kleinen Blättchen vorhanden. Der eine Kotyledo dieses Individuums wurde gleichzeitig zu Untersuchungszwecken abgenommen, so daß nur ein Keimblatt zu weiterer Beobachtung an der Pflanze blieb. Dieses hatte nun schon am 13. August ein viel dunkleres Grün sowie derbere Konsistenz angenommen (die Kotyledonen der unbeschnittenen Vergleichsexemplare waren an diesem Tage schon weitgehend vergilbt). Tags darauf war die Ergrünung vorgeschritten und auch zugleich Größenzunahme bemerkbar. Für den 15. August wurde die Ergrünung als stark fortschreitend notiert und am 18. war sie vollständig geworden, das heißt gleichwertig mit dem Farbentone an den Kotyledonen der schon anfänglich beschnittenen Pflanzen; hingegen blieb dieser Kotyledo an Größenzunahme beträchtlich hinter den anderen zurück. *Cucumis* verhielt sich ganz ähnlich. Aus einer Kultur vom 16. Juli wurden am 9. und 10. August je ein Exemplar mit schon etwas verblässenden Kotyledonen dekapitiert. Nach 5 Tagen war bereits Vergrößerung und Nachergrünen eingetreten, am 26. August das Wachstum merklich fortgeschritten und die Ergrünung eine vollständige, wenn auch bei dem Exemplare vom 11. August etwas schwächer. Weitere Fortschritte wurden nicht mehr erzielt, es war aber die Beschaffenheit dieser Kotyledonen sowohl hinsichtlich Vergrößerung als auch Ergrünung beinahe gleichwertig mit jener der gleich anfänglich dekapitierten Pflanzen, mit dem Unterschiede, daß die später vorgenommene Dekapitierung die Kotyledonen länger lebensfähig zu erhalten vermochte: während sie bei den von Anfang an beschnittenen Individuen am 2. September schon sehr hart und trocken geworden waren, erschienen sie bei den hier in Rede stehenden zum gleichen Zeitpunkte noch wesentlich frischer und grüner.

4. Zur Histologie und Physiologie der hypertrophierten Kotyledonen.

Ich betonte schon eingangs, daß die histologischen Befunde Rohrer's sich im wesentlichen mit meinen eigenen decken. Meine diesbezüglichen Untersuchungen stellten keine Nachprüfung der Rohrer'schen Ergebnisse dar; vielmehr waren meine Versuchsreihen in der Hauptsache bereits abgeschlossen, als mir die Arbeit Rohrer's zu Gesichte kam. Da nun aber unsere Ergebnisse, soweit sie die deskriptiv-histologische Seite betreffen, ziemlich vollständig übereinstimmen und Rohrer mir hier mit der Veröffentlichung zuvorgekommen ist, kann ich mir ein näheres Eingehen auf die Einzelheiten ersparen und auf seine Mitteilungen verweisen. Die Hauptpunkte unseres gemeinsamen Befundes müssen hier aber nochmals zusammengefaßt werden, weil Rohrer sowohl die physiologische Charakteristik der beobachteten Strukturänderungen wie auch den unverkennbaren und gewiß beachtenswerten Kausalzusammenhang ganz und gar unberücksichtigt gelassen hat.

Die histologische Struktur der hypertrophierten Kotyledonen ist dadurch charakterisiert, daß die bei fast allen Versuchspflanzen auftretende, meist recht bedeutende Flächen- und Dickenzunahme nicht auf entsprechend gesteigerter Neubildung von Zellen, sondern nur auf Vergrößerung der auch normaler Weise zur Ausbildung gelangenden Elemente beruht. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen und läßt sich schwer beurteilen, ob nicht da und dort auch erneute Zellteilungstätigkeit mitwirke, aber ganz im allgemeinen und als Regel kann mit Sicherheit gesagt werden, daß die Hypertrophie der Kotyledonen nicht durch Vermehrung der Zellenzahl, sondern lediglich durch Streckungswachstum der schon angelegten Zellen zustande kommt. Dies gilt nicht bloß für das Mesophyll, sondern selbstverständlich auch für die Epidermiszellen, welche zum Teil höher, vor allem aber in der Flächenausdehnung größer werden. Damit hängt es auch zusammen, daß die Zahl der Spaltöffnungen — gleichgiltig ob sich diese an der Ober- oder Unterseite befinden — keine absolute Zunahme erfährt. In einem bestimmten Gesichtsfelde ist freilich die Zahl der Stomata bei den normalen Kotyledonen größer, weil sie näher beisammenstehen; bei den hypertrophierten werden sie durch die Flächenzunahme der Epidermiszellen eben weiter auseinandergerückt. Vergleichende Zählungen ergeben aber überall, bei normalen wie hypertrophierten Kotyledonen, die gleiche Zahl von Stomata, bezogen auf die Flächeneinheit. Auch das Verhältnis der Spaltöffnungszahl zwischen Ober- und Unterseite erfährt nirgends eine Änderung. Hingegen macht es bei einigen der untersuchten Pflanzen den Eindruck, als ob die Schließzellen selbst in gewissem Grade an Größe zunehmen, allerdings wenig auffällig. Genauere Messungen wurden nicht vorgenommen.

Die Zahl der Zellreihen im Mesophyll bleibt demnach in der Hauptsache unverändert; eine genaue Zählung der Zellreihen ist, namentlich bei den hypertrophierten Kotyledonen, vor allem deswegen nicht immer leicht, weil in erster Linie das Schwammgewebe sich besonders an der Hypertrophie beteiligt und in Folge der dabei eintretenden Verschiebungen die Reihenanzahl vielfach sehr gestört wird. Jedenfalls läßt sich aber mit Bestimmtheit sagen, daß grundsätzlich keine Vermehrung der Zellreihen eintritt. Infolge des Umstandes, daß gerade die Zellen des Schwammgewebes unter Vergrößerung ihrer Ausbuchtungen stark hypertrophieren, sowie infolge des Verhaltens der Epidermiszellen, welche sich häufig mehr vergrößern als die darunter liegenden Mesophyllzellen, erhält der hypertrophierte Kotedo eine viel lockerere Struktur. Die Zellen sind insgesamt sehr wasserreich und hochturgescenzent und somit stimmt also mein Befund mit dem allgemeinen Aussprüche Rohrer's: »Das Gewebe ist überall großzelliger, lockerer, praller und protoplasmareicher« überein — mit Ausnahme des letzten Punktes, welchem gegenüber ich mich skeptisch verhalten möchte. Es ist natürlich von vorneherein nicht ausgeschlossen, daß bei der allgemeinen Vergrößerung der Zellen auch etwas Vermehrung von Protoplasma stattfindet, und unzweifelhaft ist dies mit der oben schon erwähnten Vermehrung des Chlorophylls gegeben; derartiges aber im allgemeinen für diese hypertrophischen Gewebe behaupten zu wollen, ist schon hinsichtlich der Schwierigkeit der Feststellung

gewagt, dann aber auch mit Rücksicht auf den Charakter dieser Hypertrophien: eine nennenswerte Vermehrung der Lebenssubstanz (nicht allfälliger stickstoffhaltiger Speicherstoffe)¹ würde sich hier wohl sicherlich in einer Vermehrung der Zellbildung äußern; sie ist aber sehr unwahrscheinlich bei einem ausschließlichen Streckungswachstum, das mit reichlichster Wasseraufnahme und hoher Steigerung der Turgeszenz verbunden ist.

Es besteht also das Gewebe der hypertrophierten Kotyledonen aus durchwegs größeren, viel wasserreicheren Zellen. Zu dieser mikroskopischen Charakteristik gesellt sich dann noch ein äußerlich auffallendes, bereits vorübergehend erwähntes Moment: die spröde und vielfach geradezu brüchige Konsistenz, welche alle diese Kotyledonen annehmen und zwar entweder schon sehr frühzeitig oder erst im weiteren Verlaufe ihres verlängerten Lebens. Im ausgewachsenen Zustande lassen sich die meisten hypertrophierten Kotyledonen nur wenig biegen; sie brechen vielmehr sehr leicht und zwar mit einer ziemlich glatten Bruchfläche, was die hohe Sprödigkeit beweist, welche die Gewebe angenommen haben. Diese Brüchigkeit ist am auffallendsten bei jenen Kotyledonen, welche eine starke Flächen- und Dickenzunahme erfahren, dabei aber saftige Konsistenz beibehalten (*Impatiens*, *Beta*, *Lupinus*, auch *Helianthus*); bei *Cucurbita* und *Cucumis* werden die Kotyledonen gleichfalls brüchig, aber nicht in so empfindlicher Weise, da sie zugleich hart und lederig werden, zweifellos infolge beträchtlicher Steigerung der Kalkeinlagerungen in die Membranen der Oberseite (besonders die Fußzellen der Haare und die denselben benachbarten Mesophyllzellen werden bei den hypertrophierten Kotyledonen viel dickwandiger und kalkreicher, wie auch Rohrer beobachtet hat). Den höchsten Grad von Brüchigkeit erreichten unter allen Versuchsobjekten die Kotyledonen von *Beta*, welche bei einem gegen die Längsrichtung geführten Stoße sehr leicht abbrechen (trotz ihrer beträchtlichen Dicke) und namentlich an ihrem dünnen Stiele sehr verletzbar sind. Gerade diese Kotyledonen bekommen und bewahren aber eine sehr saftige Konsistenz.

Diese Brüchigkeit weist im Zusammenhange mit dem Wasserreichtum der Gewebe auf einen hohen Zellsaftdruck, auf eine sehr gesteigerte Turgeszenz der Gewebe in den hypertrophierten Kotyledonen hin. Messungen des in den Zellen herrschenden Innendruckes wurden nicht vorgenommen; dies wäre eine Frage, die ihr gesondertes Interesse hat, weil der Grad der Turgeszenzsteigerung als für die den Versuchen vorangestellten Fragen zunächst von untergeordneter Bedeutung erschien, Daß er ein hoher sein müsse, scheint schon aus der geschilderten Beschaffenheit und dem beschriebenen Verhalten der Kotyledonen hervorzugehen. Erwähnt möge werden, daß bei gelegentlichen Versuchen von Plasmolysierung, welche zu anderem Zwecke vorgenommen wurde, sich stets eine ziemlich konzentrierte Salzlösung für raschen Eintritt der Plasmakontraktion als nötig erwies.

Ich muß weiterhin auf diesen wichtigen Umstand noch einmal zurückkommen. Zunächst wären noch einige andere histologische Tatsachen zu berücksichtigen.

Das stärkere Ergrünen der hypertrophierten Kotyledonen wurde im Vorausgehenden schon mehrfach erwähnt; desgleichen wurde bereits hervorgehoben, daß dieses stärkere Ergrünen im wesentlichen nur auf einer Vermehrung der Chlorophyllkörner beruht, ohne daß eine Vervollkommnung des Assimilationsgewebes festgestellt werden konnte. Es gehört dies mit zu dem allgemeinen Ergebnisse, daß keine Vermehrung und histologische Veränderung der Zellen stattfindet, vielmehr diese bei ihrer Hypertrophie die ursprünglichen Charaktere bewahren. Bei den gewählten Versuchspflanzen steht das Palisadengewebe fast durchwegs auf einer ziemlich niedrigen Stufe der Ausbildung, entsprechend den untergeordneten assimilatorischen Aufgaben der Kotyledonen. Eine Vervollkommnung dieses Gewebes ist bei den hypertrophierten Keimblättern nicht zu finden. Eine Ausnahme macht hierin nur *Ricinus*. Hier sind schon die normalen Kotyledonen hinsichtlich Flächenentwicklung, geringer Dicke und stark grüner Färbung mehr laubblattartig als bei den übrigen Versuchspflanzen. Sie sind auch unter diesen

¹ Vermehrung des Eiweißgehaltes einer Zelle muß noch nicht Vermehrung des Protoplasmas bedeuten.

die einzigen, die schon normalerweise ein hochentwickeltes Palisadengewebe (einschichtig) an der Oberseite aufweisen. Diese Palisaden erfahren nun allerdings bei den hypertrophierten Kotyledonen eine beträchtliche Vervollkommnung; sie erhalten eine bedeutende Verlängerung und der Vergleich der Querschnitte (III, 34 und 35) erinnert etwas an den Gegensatz zwischen Schatten- und Sonnenblättern, allerdings mit einer recht bezeichnenden Verschiedenheit: bei den Sonnenblättern handelt es sich um eine Vervollkommnung des Palisadengewebes sowohl in quantitativer als auch in qualitativer Beziehung, so daß dieses im Sonnenblatt über das Schwammgewebe relativ dominierend wird, während in unserem Falle das Verhältnis beider Gewebearten unverändert bleibt, ja sich trotzdem eher zu Gunsten des Schwammgewebes verschiebt; dort haben wir es eben mit einer teilweisen funktionellen Umbildung der Gewebe zu tun, hier nur mit einer hypertrophischen Vergrößerung der gegebenen Elemente. Es ist aber doch lehrreich, daß die durch Hyperhydrie verursachte Vergrößerung bei Zellen, welche, wie hier die Palisadenzellen, von Natur aus ein bevorzugtes Längswachstum besitzen, wieder mit auffälliger Bevorzugung eben dieser Wachstumsrichtung verbunden ist. Die Verlängerung der Palisaden hat hier vielfach eine Krümmung derselben zur Folge (III, 36). Auch Rohrer erwähnt diese Erscheinung. Ihre Erklärung ist wohl naheliegend: Da die übrigen, mehr allseitig sich ausdehnenden Gewebe mit der vornehmlich radialen Längsstreckung der Palisaden nicht entsprechend Schritt halten, werden die letzteren zu solchem seitlichen Ausweichen genötigt.

Daß unter allen an den hypertrophierten Keimblättern beobachteten Veränderungen nur die Chlorophyllvermehrung als funktionelle Vervollkommnung angesehen werden kann, dürfte wohl keinem Widerspruche begegnen. Hinsichtlich der Ätiologie wäre darauf hinzuweisen, daß höherer Lichtgenuß hier nicht als veranlassender Faktor betrachtet werden kann, da zur Zeit dieser Eingriffe die normalen Pflanzen keine solche Entwicklung aufweisen, daß ihre Kotyledonen hinsichtlich Lichtgenusses schlechter daran wären, als die der dekapitierten; hingegen kann man an den Überschuß an Mineralsalzen denken, welcher den operierten Pflanzen mit der erhöhten Wasserzufuhr zur Verfügung stand wobei wohl den Phosphor- und Magnesiumverbindungen eine besondere Bedeutung zukommt.

Mit Vorbehalt gebe ich auch folgender Betrachtung Raum. Stahl¹ hat bekanntlich durch Experimente festgestellt, daß man bei Blättern, welche der Vergilbung entgegengehen, aber noch grün sind durch Abschneiden und Frischhalten derselben die Vergilbung mehr oder weniger lange zurückhalten kann; desgleichen an herausgeschnittenen und feucht gehaltenen Stücken solcher Blätter. Ebenso gelingt es nach Stahl's Angaben bei Durchschneidung der größeren Leitungsbahnen der Blätter verschiedener Pflanzen an den jenseits des Schnittes liegenden Blattteilen die Vergilbung zu verzögern und diese Teile länger grün zu erhalten, während der Prozeß an den diesseits der Schnitte (basalwärts gegen den Blattgrund) liegenden, also mit dem Stamme in ungestörter leitender Verbindung bleibenden Teilen unverändert fortschreitet. Die Vergilbung ist kein einfacher Zerstörungs- sondern ein organischer Abbauprozess, bei welchem es sich um Bergung der wertvollsten Bestandteile des Chlorophylls handelt. Wird die Möglichkeit der Ableitung dieser Abbauprodukte verhindert, so unterbleibt oder verzögert sich auch der Abbau selbst und die Vergilbung bleibt aus oder wird reichlich verlangsamt.² Das Verhalten der normalen und der hypertrophierten Kotyledonen erinnert nun in gewissem

¹ E. Stahl, „Zur Biologie des Chlorophylls; Laubfarbe und Himmelslicht; Vergilbung und Etiollement.“ Jena 1909.

² Wobei hier die zunächst eigentümlich erscheinende Verkettung vorliegt, daß ja die Ableitung dem Abbau nachfolgt, hier aber ihre Verhinderung scheinbar vorauswirkend auftritt. Dieser logischen Schwierigkeit kann man vielleicht durch die Erwägung aus dem Wege gehen, daß zwar zu bestimmtem Zeitpunkte der Abbau des Chlorophylls beginnt, aber sofort wieder eingestellt wird, sobald die Ableitungsmöglichkeit aufgehoben oder beschränkt wird. Es müßte dabei — was nach Analogie anderer Vorgänge keine Schwierigkeiten bereitet — angenommen werden, daß der weitere Abbau des Chlorophylls durch die Ansammlung der nicht zur Ableitung gelangenden Abbauprodukte gehindert wird. Auch die oben mitgeteilte (allerdings bisher vereinzelte) Beobachtung über einen Wiederaufbau bereits zerstörten Chlorophylls würde in diesem Zusammenhange erhöhte Bedeutung gewinnen. Da es sich hierbei aber, wie gesagt, um Erscheinungen handelt, die erst noch auf breiterer experimenteller Basis sichergestellt werden sollen, so wäre es verfrüht, jetzt schon weitere Schlüsse darauf zu bauen.

Sinne an diese Erscheinungen: Die Kotyledonen werden im normalen Entwicklungsgange nach bestimmter Zeit preisgegeben, und bevor die Pflanze sich ihrer entledigt, schreitet sie auch hier zum Abbau des Chlorophylls und zur Bergung seiner kostbaren Bestandteile. Durch den Eingriff des Dekapitierens wird aber, wie wir sehen, das Schicksal der Kotyledonen und ihre Lebenstätigkeit nicht unbedeutend verändert, und, wenn auch hier die Ableitungsmöglichkeit von Stoffen aus den Kotyledonen nach wie vor besteht, so läßt sich doch denken, daß sie von der Zeit des Eingriffes an tatsächlich unterbleibt oder doch herabgesetzt wird und daß dadurch, wenn auch in etwas anderem Sinne, ähnliche Verhältnisse geschaffen werden, wie in den Stahl'schen Versuchen. Auch noch eine andere Übereinstimmung wäre vorhanden: Stahl berichtet: »In anderen Fällen, zum Beispiel bei *Robinia viscosa*, wo die Fiederblättchen eines und desselben Blattes der verschiedenen Behandlung unterlagen, unterblieb das Vergilben losgetrennter, in feuchter Kammer liegender Blättchen vollständig. Sie starben schließlich ab unter Bräunung der bis zuletzt tiefgrünen Blattspreiten, während die nicht losgelösten Fiederblättchen erst nach dem Vergilben abstarben.« Ferner bezüglich eines Einknickungsversuches der Blättchen der gleichen Pflanze: »Nach Verlauf von 4 Tagen waren die Spreitenteile unter, oder bei Faltung parallel zur Mittelrippe, seitlich von der Einknickungsstelle meist völlig vergilbt und zum Teil schon im Absterben begriffen. Zur selben Zeit verharrten die von der Ableitung ausgeschlossenen Teile über den Trennungslinien in völlig grüner Färbung oder zeigten doch nur in der Nähe der Rippen beginnende Vergilbung. Der Prozeß schritt aber nicht weiter fort, und die noch grünen Teile begannen vom Rande aus abzusterben, ohne sich weiter zu verfärben. Die grüne Farbe ging zuletzt ganz unvermittelt in das für das tote Blatt charakteristische Braun über.« Dies alles hat große Ähnlichkeit mit der vorangehend beschriebenen Beobachtung, daß die hypertrophierten Kotyledonen sehr häufig nicht den sonst normal verlaufenden Vergilbungsprozeß durchmachen, sondern schließlich unmittelbar unter Braunfärbung, respektive Vertrocknung, absterben.

Daß sich tatsächlich Änderungen in der Art der Stofftranslokation einstellen, beweisen die gleich anschließend näher zu besprechenden Fälle der Speicherung von Assimilaten in den hypertrophierten Kotyledonen. Letztere Erscheinung war vor allem bei solchen Versuchspflanzen zu beobachten, welche über ein verhältnismäßig geringes Regenerationsvermögen verfügen, das heißt nach Entfernung des Hauptsprosses und eines oder zweier Ersatz-Achselssprosse keiner weiteren Neubildungen mehr fähig sind; bei ihnen begreift sich die frühzeitige Einstellung ausgiebigerer Ableitungsvorgänge. Daß aber der mangelnde Anlaß zur Stoffableitung nicht allein Ursache der längeren Lebenserhaltung der Kotyledonen sein kann, beweist wiederum der Fall von *Beta*, woselbst wir es mit einer Pflanze von geradezu unverwüstlicher Regenerationskraft zu tun haben, und bei welcher gerade auch die Lebensverlängerung der Kotyledonen einen so hohen Grad erreicht. Andererseits warnt vor einer, der lebenden Natur gegenüber stets sehr gefährlichen Verallgemeinerung, umgekehrt wieder der Fall von *Lactuca*, einer Pflanze, die gleichfalls durch unermüdliche Regenerationskraft ausgezeichnet ist, bei welcher aber doch auch die hypertrophierten Kotyledonen nach verhältnismäßig kurzer Zeit und gründlichst vergilben. Es ist äußerst schwer, in alle diese wechselnden Erscheinungen einen befriedigenden Einblick zu gewinnen. Jedenfalls erhärten gerade die Kotyledonenversuche wiederum, wie verschieden die Charaktere und Lebensfähigkeiten der Pflanzen sind!

Daß so tiefwirkende experimentelle Eingriffe auch die ganzen Stoffwechselforgänge beeinflussen müssen, ist klar. Die von mir nach dieser Richtung gemachten Beobachtungen sind etwas einseitig. Die Frage würde eine besondere Inangriffnahme erfordern, auch hinsichtlich Veränderung der Untersuchungsmethoden vor allem bei jenen Versuchspflanzen, welche die Assimilationsprodukte nicht in Form von Stärke aufspeichern. Die wenigen bestimmten Angaben, die zu machen ich in der Lage bin, beziehen sich nur auf die Fälle der Stärkespeicherung.

Unter den hierhergehörigen Feststellungen scheint mir — da ja die zuweilen sehr weitgehende Anhäufung von Assimilationsstärke in den Chlorophyllkörnern nichts Überraschendes bietet — nur eine ausführlicher erwähnenswert, nämlich die Heranziehung der Epidermis als Stärke-

Speicherungsgewebe, eine Erscheinung, zu welcher mir kein Gegenstück bekannt ist. Und zwar handelt es sich um das Auftreten reichlicher großkörniger Speicherstärke bei *Impatiens* und *Cucurbita* (III, 30 und 32). Diese Anhäufung stellt sich bei älteren, länger funktionierenden hypertrophischen Kotyledonen ein und kann, besonders bei *Cucurbita*, einen ziemlich beträchtlichen Grad erreichen. Die Beobachtung dieser Umwandlung der Assimilations-Überschüsse an diesem ganz ungewöhnlichen Orte gab erst Veranlassung, in den Epidermen dieser Kotyledonen nach Plastiden zu forschen. Der Nachweis ist nicht immer ganz leicht, da auch an Flächenschnitten immer Täuschungen durch Inhaltskörper, die beim Schneiden aus den Mesophyllzellen herausgerissen werden, vorliegen können. Es wurde deshalb der Nachweis, daß die erkennbaren kleinen Körnchen wirklich der Epidermis angehören, in allen Fällen durch Anwendung von Plasmolyse erbracht (III, 33). Bei *Cucurbita* sind am normalen Kotyledo kleine schwachgrüne Plastiden in den Zellen der unterseitigen Epidermis sicher nachweisbar; vielfach unsicher erschien ihr Vorkommen an der Oberseite; daß sie auch an dieser Seite vorkommen, aber jedenfalls viel kleiner und weniger zahlreich sind, beweist das spätere Auftreten von Stärke auch in diesen Zellen bei den hypertrophierten Kotyledonen. Bei *Impatiens* sind am normalen Kotyledo in beiden Epidermen sehr kleine, wenig zahlreiche, kaum einen wahrnehmbaren grünlichen Stich zeigende Plastiden vorhanden; bei beginnender Stärkebildung werden sie von der Stärke ganz aufgetrieben und sind dann nicht mehr zu entdecken. In den normalen Kotyledonen ist an diesen Plastiden eine Stärkereaktion nicht zu erhalten gewesen; sie funktionieren anscheinend nicht oder ganz verschwindend stärkebildend. Ganz anders verhalten sich die Plastiden in den hypertrophierten Kotyledonen, wie die beigegebenen Abbildungen zeigen. Dabei ist es bemerkenswert, daß die Epidermis der Unterseite in der Heranziehung zu dieser Speicherfunktion bevorzugt wird: bei *Cucurbita* in dem Sinne, daß hier die Speicherung einen bedeutend höheren Grad erreicht, bei *Impatiens* aber derart, daß die Speicherung nur in den Zellen der unterseitigen Epidermis stattfindet (III, 30); wenigstens war dies bei allen zur Untersuchung gelangten Kotyledonen der Fall. Die Plastiden der Oberseite weisen hingegen nur ganz geringe Mengen von Stärke auf (III, 31). Was mag die Ursache dieser eigentümlichen Lokalisierung sein? Bei *Cucurbita*, wo die Speicherung oberseits bloß bedeutend schwächer eintritt, könnte man allenfalls eine geringere Leistungsfähigkeit der dort (siehe oben) viel kleineren und in geringerer Anzahl vorhandenen Plastiden denken; bei *Impatiens* aber, wo beide Epidermen hinsichtlich der Plastiden gleich beschaffen zu sein scheinen, fällt diese Erklärungsmöglichkeit ohneweiters weg. Könnte man nicht vielleicht an die normale Ableitungsrichtung der Assimilate von den Palisaden zu dem als Ableitungsgewebe dienenden Schwammgewebe denken, welche Ableitungsrichtung naturgemäß dazu führen könnte, daß die diesem Ableitungsgewebe anliegende Epidermis zunächst mit den Assimilationsüberschüssen versorgt wird und die Versorgung der Oberseite (also Ableitung in einer ungewohnten Richtung) erst, wenn überhaupt, eintritt, sobald die unterseitige Epidermis nichts mehr aufnimmt und dadurch eine Stauung in der normalen Ableitungsrichtung erfolgt?

Daß diese abnorme Art der Stärkespeicherung durch einen Überschuß an Assimilaten, für welche unter den gegebenen Lebensbedingungen keine Verwendung ist, verursacht wird, dürfte von vorneherein nicht zweifelhaft sein. Bestätigt findet sich dies durch eine zweite Beobachtung. Bei jenen Versuchsexemplaren, denen der letzte Regenerationstrieb gelassen wurde, verschwand die gespeicherte Stärke aus der Epidermis im Verlaufe der Entwicklung dieses Sprosses wieder vollständig; desgleichen zeigten sich auch die Mesophyllzellen der Kotyledonen dann in diesem Falle ganz merklich um ihren Stärkevorrat erleichtert. Andererseits konnte auch bei Vorhandensein von Plastiden in den Epidermen niemals eine Spur von Stärkespeicherung bemerkt werden, wenn es sich um Pflanzen mit andauernder Regenerationskraft handelte. Als solche wären unter den Versuchspflanzen *Beta* und *Dianthus* zu nennen. Die hypertrophierten Kotyledonen beider Pflanzen weisen in den Zellen beider Epidermen kleine schwachgrüne Plastiden auf, und zwar auch wieder in beiden Fällen an der Unterseite etwas größer und zahlreicher. *Beta* sowohl wie *Dianthus* bildeten während der Versuchsdauer unausgesetzt

Regenerationstriebe (vgl. p. 32 [306], und wenn diese auch möglichst bald nach Erscheinen immer wieder entfernt wurden, absorbierte die unausgesetzte Bildungstätigkeit doch so viel plastisches Material, daß wohl deswegen trotz des Vorhandenseins der Plastiden in der Epidermis keine Spur von Stärkeansammlung zustande kam. Man müßte höchstens annehmen, daß hier die Plastiden überhaupt nicht als Stärkebildner funktionieren können. Der Gegenbeweis ist nicht zu erbringen. Daß der Grund nicht in einer überhaupt nachlassenden Assimilationskraft der alten Kotyledonen liegen kann, lehrt, neben der fortdauernden Regenerationstätigkeit, bei *Dianthus* schon der Augenschein mit Rücksicht auf das noch unveränderte Grün der Kotyledonen; bezüglich *Beta*, bei welcher das Grün der hypertrophierten Keimblätter äußerlich durch reichliche Anthozyanbildung verdeckt ist, wurde bei der Untersuchung notiert: Die Kotyledonen eines sehr alten Exemplares, welche in der Stielregion äußerlich anscheinend schon ganz vertrocknet waren (vgl. hiezu p. 8 [282]), enthielten noch reichlich kleine Chlorophyllkörner mit vielen winzigen Stärkeinschlüssen.!

Kehren wir nun zu der allgemeinsten auffälligen Eigenschaft der Gewebe in den hypertrophierten Kotyledonen zurück: zu ihrem abnormen Wasserreichtum und ihrer hohen Turgeszenz.

Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich in dieser gewaltigen Steigerung der Turgeszenz aller Gewebe auch zugleich die unmittelbare Ursache für deren hypertrophisches Wachstum überhaupt erblicke. Es ist ja hinreichend bekannt, daß reichliche Wasserzufuhr bei herabgesetzter Transpiration erstens überhaupt das Zellwachstum steigert, ferner aber die Bildung von Intumescenzen etc. fördert, beziehungsweise hervorruft, desgleichen aerenchymatische Entartung von Rindengewebe usw. Hiefür sind nun in unserem Falle die Bedingungen reichlich vorhanden: durch die Entfernung der Blattorgane, beziehungsweise durch die Verhinderung ihrer Entwicklung, ist bei den Versuchspflanzen die Transpiration außerordentlich herabgedrückt; da sich aber, namentlich in der ersten Zeit, das Wurzelsystem unbehindert entwickelt, so überwiegt die Wurzeldruckarbeit bei weitem den Wasserverlust und somit tritt bei den Kotyledonen der dekapitierten Exemplare eine Wasserversorgung ein, welche weit über das gewöhnliche Maß hinausgeht. Ihre Gewebe haben Gelegenheit zu einer ganz ungewöhnlichen Wasseraufnahme: auf die jugendlichen, im Streckungswachstum begriffenen Zellen wirkt dies mit dem Erfolge einer entsprechenden Vergrößerung des Zellsaftraumes, Steigerung des Turgors und, infolge der dadurch bewirkten starken Dehnung der noch wachsenden Membranen, erhöhtes Flächenwachstum der Zellen. Dadurch stellt sich die Erstarkung der Kotyledonen als wirkliche »Hypertrophie«, das heißt als ein abnormer, wenn man will krankhafter Vorgang dar, nicht als eine funktionelle Anpassung, sondern sozusagen als eine rein »mechanische« Folge der durch das Experiment geschaffenen Bedingungen. Allerdings nur in gewissem Sinne. Denn man darf nicht vergessen, daß unter dem Zwange der veränderten Bedingungen auch eine Aktivität der Pflanze geweckt wird: die Selbstregulation des Protoplasmas hinsichtlich seines osmotischen Verhaltens. Es braucht ja hier nicht weiter daran erinnert zu werden, wie sehr gerade das osmotische Verhalten des lebenden Zell-Leibes der Selbststeuerung in der Anpassung an veränderte Umgebungsverhältnisse und innere Zustände unterworfen ist. Bedingung ist für solche wirksame Selbststeuerung (abgesehen von den spezifischen Fähigkeiten der Gewebe) bekanntlich vor allem, daß die betreffenden Veränderungen der Umgebung sich genügend allmählich einstellen, so daß eine Gewöhnung eintreten kann (man braucht ja nur an das verschiedenartige Reaktionsvermögen von Algen und Pilzen bei plötzlicher oder langsamer Überführung in ein anders konzentriertes Medium zu denken). Für solche Gewöhnung sind nun bei unseren Experimenten gleichfalls die Bedingungen gegeben: Bei normaler Entwicklung der

¹ Eine vergleichende Untersuchung des Laubblattes von *Beta* ergab für die oberseitige Epidermis anscheinend vollständigen Mangel an Plastiden, an der unterseitigen machte es in plasmolysierten Zellen den Eindruck, als ob winzige, ganz schwachgrüne Körnchen (Farbentäuschung hier bei den starken Vergrößerungen sehr leicht möglich, außerdem Kontrastwirkung zum roten Zellsafte!) im Plasmaschlauche lägen. Überdies sind die Epidermiszellen ganz anders beschaffen als am Kotyledon: fast geradwandig und viel kleiner.

Pflanze hält die Zunahme des Transpirationsapparates gleichen Schritt mit der Zunahme des Wurzelsystems: in unserem besonderen Falle ist zwar die Ausbildung des Transpirationsapparates von Anfang an verhindert, das Wurzelsystem entwickelt sich aber doch in allmählicher Zunahme, so daß die jungen Zellen der Kotyledonen genügend Zeit haben, sich an den schrittweise zunehmenden größeren Wasserdruck zu gewöhnen und ihr osmotisches Verhalten entsprechend zu regulieren. In diesem Sinne läge dann doch auch zugleich eine Anpassungserscheinung vor.

Noch auf eine weitere Beobachtung möchte ich hier hinweisen. Daß infolge der veränderten Lebensbedingungen, welche durch das Experiment geschaffen wurden, die physiologischen Fähigkeiten der Kotyledonargewebe in gewissem Umfange andere werden, geht nicht nur aus den bereits angeführten Erscheinungen (verlängerte Lebensdauer, Art des Absterbens) hervor, sondern auch noch daraus, daß die hypertrophierten Kotyledonen ganz merkwürdig empfindlich gegen Welken werden, was jedenfalls wieder mit ihrem hyperhydrischen Charakter zusammenhängt. Während die normalen Kotyledonen ebenso wie die Laubblätter auch aus dem Zustande starken Welkens bei neuerlicher Wasserzufuhr wieder zu voller Turgeszenz zurückkehren und keine Schädigung erfahren, scheint ein einmaliges starkes Welken namentlich den älteren hypertrophierten Kotyledonen ernstlich und dauernd zu schaden, nämlich mit der Wirkung einer sehr raschen Abkürzung ihrer Lebensdauer. Gelegentlich untergelaufene Versäumnisse in der Wasserversorgung bei einzelnen Töpfen hatten diese Einwirkung zutage gebracht: der sonst sehr langsam verlaufende Eintrocknungsprozeß der alternden hypertrophierten Kotyledonen nahm nach solchen Versäumnissen einen sehr beschleunigten, wenn nicht geradezu rapiden Verlauf, dem auch durch die reichlichste Wasserzufuhr nicht mehr Einhalt geboten werden konnte. Durch den einmaligen starken Wasserverlust war das in seiner Struktur und seinen Lebensfähigkeiten infolge der Kulturbedingungen schon veränderte Plasma unrettbar geschädigt worden.

Trotz ihres zweifellos hyperhydrischen Charakters kann man nun aber die hypertrophischen Kotyledonargewebe dennoch nicht ohne weiteres den gewöhnlichen krankhaften hyperhydrischen Geweben gleichstellen. Küster bezeichnet als hyperhydrisch alle jene Gewebe, deren Bildung auf einen Überschuß an Wasser innerhalb der Pflanze zurückzuführen ist. Er charakterisiert sie im allgemeinen entwicklungsgeschichtlich und histologisch folgendermaßen:¹ »Sie kommen vor allem durch abnorm starke Vergrößerung der betroffenen Zellen zustande, die bei diesem Wachstum an plastischen Stoffen meist sehr auffällig verarmen: der Plasmabelag wird meist dünn, die Chloroplasten -- falls solche vorhanden -- schwinden oft völlig. Die Membranen der hyperhydrischen Zellen sind gewöhnlich sehr zart, die von ihnen gebildeten Gewebe sind daher dem Vertrocknungstode besonders stark ausgesetzt. Mit Chlorzinkjod färben sie sich in den von mir untersuchten Fällen blau. Die Kontaktflächen zwischen benachbarten Zellen werden bei der Entstehung hyperhydrischer Gewebe mehr und mehr reduziert, die Interzellularräume werden abnorm groß, so daß das Gewebe durch die in ihnen festgehaltene Luft den für die hyperhydrischen Bildungen charakteristischen schneeigen Glanz bekommt und schließlich kann dieses in seine einzelnen Zellen sich zerlegen. Stehen bei der Produktion eines hyperhydrischen Gewebes besonders reichliche Mengen plastischer Stoffe zur Verfügung, so kann auf das abnorme Wachstum der Zellen auch Zellteilung folgen, die Verarmung des Plasmaleibes hinausgeschoben werden und die Chromatophoren der Zellen sogar eine geringe Vermehrung erfahren. In allen Fällen sind die hyperhydrischen Gewebe hinfallige und kurzlebige Gebilde.«

Vergleicht man mit dieser Charakteristik die im Vorausgehenden gegebene Schilderung, so läßt sich erkennen, daß die Gewebebeschaffenheit der hypertrophierten Kotyledonen zweifellos in Vielem den hyperhydrischen Charakter aufweist, in manchen Punkten jedoch nicht unerhebliche Abweichungen zeigt. Übereinstimmende Merkmale wären: die abnorme Größe der Zellen, ihr Wasserreichtum, die

¹ E. Küster, »Pathologische Pflanzenanatomie«, 2. Aufl. 1916, p. 33.

lockere Struktur der Gewebe und deren Neigung zum Vertrocknen; abweichende Merkmale sind: die Beibehaltung des histologischen Charakters der einzelnen Gewebearten, teilweise Inhaltsvermehrung (Erhöhung des Chlorophyllgehaltes und Speicherung plastischer Stoffe) sowie die erhöhte Dauerfähigkeit gegenüber der normalen Lebenszeit. Wir finden in der oben zitierten Charakteristik als für die hyperhydrischen Gewebe bezeichnend das Verschwinden des Chlorophylls mitangeführt, allerdings mit der im letzten Satze gegebenen Einschränkung, wobei aber höchstens von einer »geringen« Vermehrung gesprochen wird. In unserem Falle bleibt aber das ursprüngliche Chlorophyll nicht nur weit über die normale Dauer erhalten, sondern erfährt auch eine wesentliche Vermehrung. An anderer Stelle sagt Küster: »Bei der Entstehung der hyperhydrischen Gewebe erleben wir den Fall, daß die Bildung abnormer Gewebeformen von Anfang an mit degenerativen Veränderungen des Zellinhaltes sich kombiniert, daß diese das Krankheitsbild wesentlich charakterisieren helfen und die beteiligten Zellen bei hinreichend starker Hypertrophie unrettbar dem Tode verfallen.« Die Gewebe der hypertrophierten Kotyledonen verhalten sich in diesen Punkten wesentlich anders, und wenn einerseits bei ihnen ein unverkennbarer Einfluß der durch die experimentellen Eingriffe herbeigeführten Hyperhydrie sich geltend macht, so wird andererseits dieser Einfluß doch in gewissen Schranken gehalten. Man könnte sagen, es finde ein Ausgleich statt zwischen der rein physikalisch-physiologischen Wirkung des Wasserüberschusses und der Fähigkeit des Organismus, die Kotyledonargewebe nicht eigentlich entarten zu lassen, sondern vielmehr in einer funktionstüchtigen Beschaffenheit zu erhalten: also ein Ausgleich zwischen der direkten Zwangswirkung der unmittelbaren Bedingungsänderungen und der organisatorischen Selbsterhaltungskraft der Pflanze.

Die hierin zum Ausdruck kommende Selbsterhaltungskraft und Anpassungsfähigkeit hat aber, wie man sieht, ihre enge gezogenen Grenzen: Vermehrung des Chlorophylls und Verlängerung der Lebensdauer der Keimblätter, das sind die einzigen Hilfsmittel, welche die Pflanze den schweren Eingriffen gegenüber zu ihrer Fortfristung aufzubringen vermag. Eine histologische Vervollkommnung der Gewebe, eine höhere funktionelle Differenzierung findet absolut nicht statt. Die Kotyledonen sind hiezu offenbar auch unter so starken Anreizen nicht befähigt. Sie sind so starre, in ihrer morphologischen und funktionellen Metamorphose so weitgehend fixierte Organe, daß sie weder ihre äußere Gestalt noch ihre innere Struktur wesentlich zu ändern vermögen. Die durch den Einfluß der Hyperhydrie unter Beibehaltung des jeweiligen Zellcharakters zustandekommende Anschwellung der Gewebeelemente stellt doch gewiß keine Anpassung im eigentlichen Sinne der funktionellen Differenzierung dar.

Eher kann man in dem rein physiologischen Momente der Lebensverlängerung ein adaptives Verhalten erblicken. Man wird zwar auch hier gerne der landläufigen Auffassung Raum geben, daß auch diese Lebensverlängerung nur eine unmittelbare Folgeerscheinung des vorhandenen Wasserüberflusses sei, während das frühzeitige Verwelken und Absterben der normalen Kotyledonen einfach darauf beruhe, daß ihnen durch die Entwicklung der Laubblätter das nötige Wasser entzogen, beziehungsweise vorenthalten werde. Man könnte auch an eine Benachteiligung hinsichtlich der Versorgung mit den nötigen Betriebsstoffen, gleichfalls infolge der Konkurrenz der übrigen Organe, denken; dies erscheint aber deswegen kaum stichhaltig, weil erstens diese Stoffmengen ganz wohl von den Kotyledonen selbst erzeugt werden könnten und weil zweitens meine Beobachtungen (besonders bei den Cucurbitaceen) festgestellt haben, daß die Kotyledonen zu normaler Zeit ihre Lebenstätigkeit einstellen, obwohl in nächster Nähe im Hypokotyl reichlich Kohlehydrate aufgespeichert werden, ihnen also Stoffe zur Verfügung stehen, die auch von den übrigen Teilen der Pflanze nicht beansprucht werden. Es bliebe demnach nur die Wasserentziehung als allfälliges ätiologisches Moment übrig. Ich habe dieser »Entziehungs«-Theorie gegenüber immer ein logisches Unbehagen empfunden: ich vermag nicht so recht an ihre Zuverlässigkeit zu glauben. Sicherlich reißen die Stätten organischer Neubildung die Hauptmasse der plastischen Stoffe und des Wasserstromes an sich, warum aber bloß deswegen gewisse, an der Bahn dieser Stoffe liegende Organe nun gar nichts mehr bekommen

sollen, ist nicht recht einzusehen. Warum soll gerade den Kotyledonen von einem gewissen Zeitpunkte an alles Wasser »vorenthalten« bleiben, während doch schon die wenig höher gelegenen ersten Laubblätter mehr als genug erhalten? Soll man an eine Benachteiligung der ersteren durch weniger ausgiebigen Leitungsanschluß denken? Aber wenn die Leitungsbahnen der Kotyledonen bis heute zur Wasserversorgung ausreichen, warum dann plötzlich von morgen ab nicht mehr? Und sie reichen doch bei den hypertrophierten Keimblättern aus, ohne (wie die Untersuchung zeigt) eine nennenswerte Fortbildung aufzuweisen. Das Gefäßbündelnetz wird im Sinne der allgemeinen Vergrößerung der Blattfläche entsprechend weitmaschiger, während es bei adaptiver Anpassung zur erhöhten Wasserversorgung doch relativ engmaschiger werden müßte. Wäre es nicht logischer, die primäre Ursache für das normale Absterben der Kotyledonen in ihnen selbst zu suchen, in einer innerlichen Lebensrythmik, die sich mit Rücksicht auf das Überflüssigwerden dieser Organe eingestellt hat? Bei den hypertrophierten Kotyledonen mit ihrer Lebensverlängerung läge dann eine Aufhebung dieser gewohnheitsmäßig fixierten Altersgrenze vor, und da dies nur durch eine Umstimmung des Protoplasmas verständlich werden könnte, so läge in dieser Erscheinung zugleich eine echte Reizwirkung und — soweit der Vorgang als Reaktion auf den Eingriff in die normale Entwicklung erfolgt — auch eine Anpassungserscheinung vor.

Daß das Vergilben und Abfallen der Kotyledonen einfach als Sonderfall des allgemeinen Laubfalles anzusehen ist, dürfte wohl keinem Widerspruche begegnen. Es ist mir aber nicht bekannt, daß Wasserentziehung als Ursache des Laubfalles angesprochen wird (höchstens — in Fällen des Trockenheits-Laubfalles — allgemeiner Wassermangel); vielmehr huldigen wohl alle Biologen der Ansicht, daß es sich um periodische Alterserscheinungen handelt, die nur gegebenen Falles durch allgemeine ökologische Faktoren in eine bestimmte Rythmik gedrängt werden können, wie bei dem jahreszeitlichen Laubfalle. Daß diese Rythmik sich ändern kann, wenn die ökologischen Einflüsse andere werden, wissen wir heute zur Genüge; aber ebenso wissen wir, daß wir die natürliche Altersgrenze der Blätter nicht nach Belieben verändern können: auch unter den gleichmäßigsten Bedingungen schlägt für jedes Laubblatt seine Stunde, da es vom Schauplatze abtritt. Daß durch natürliche oder künstliche Änderungen der Lebensbedingungen die Altersgrenze in positivem oder negativem Sinne verschoben werden kann, sei es für einzelne Laubblätter oder für die gesamte Laubmasse eines Individuums, ändert nichts an der Tatsache, daß auch die günstigsten und gleichmäßigsten Lebensbedingungen den natürlichen Verfall der Organe nicht dauernd aufzuheben vermögen. Und daß gerade das periodische Vergilben und Abfallen der Blätter auf Faktoren innerer Organisation des Plasmas beruht und nicht jeweils durch Zufälligkeiten bedingt ist, geht schon aus dem Umstande hervor, daß beide Vorgänge vorbereitete und für das Individuum zweckmäßig verlaufende sind: mag nun der Eintritt dieser Erscheinungen durch die Umgebungsfaktoren rythmisch geregelt sein oder sich mehr in »wilder« Periodizität äußern, — der Verlauf der Erscheinung ist an dem einzelnen Organe immerderselbe: der Vergilbungsprozeß bedeutet eine Rettung und Erhaltung wichtiger Stoffe, die Abgliederung des Blattes durch eine besondere Trennungsschicht und die Bildung darunterliegenden Periderms macht den Organverlust für die Pflanze gefahrlos. Ich führe diese bekannten Dinge nur deshalb an, um an ihnen die Meinung zu stützen, physiologische Vorgänge, die unter den verschiedensten Variationen der Begleitumstände in so strenger Regelmäßigkeit verlaufen und dabei so wohl vorbereitet erscheinen, müssen ihre Kausalität in tieferen organischen Zusammenhängen innerhalb der Lebenssubstanz des Individuums haben und können schwerlich durch bloße »Konkurrenz« der Organe untereinander um den Wasserbezug etc. erklärt werden. Ich wiederhole in diesem Zusammenhange nochmals, daß kein vernünftiger Grund vorliegt, das Altern, Vergilben und Absterben der Kotyledonen aus einem anderen Gesichtspunkte zu betrachten, als er den gleichen Erscheinungen bei den Laubblättern zuteil wird. Daß einzelne Laubblätter infolge lokal ungünstiger Bedingungen (Lichtmangel etc.) vorzeitig zum Abfallen kommen können, ist allerdings bekannte Tatsache, aber gerade hierin machen die Kotyledonen eine Ausnahme, indem es schwer sein dürfte, Umstände ausfindig zu machen, welche

gerade sie in so ungünstige Verhältnisse bringen. Die Kotyledonen fallen zu einem Zeitpunkte ab, da in den meisten Fällen die Pflanze noch keine solche Entfaltung ihrer Laubmasse aufweist, um dadurch die Kotyledonen in eine so ungünstige Lage zu bringen, daß sie aus äußerlich aufgezwungenem Funktionsmangel zugrunde gehen müßten, zum mindesten in keine ungünstigere Lage, als sie auch den nächsten Laubblättern zuteil wird, die doch in den meisten Fällen ungleich länger ausharren! Daß hinsichtlich Wasserversorgung kein Grund vorliegt, die Kotyledonen als lebensgefährlich benachteiligt anzusehen, wurde schon hervorgehoben. Wir haben es hier also wohl mit viel tieferen Zusammenhängen zu tun, über welche irgend eine Erklärung zu geben, wir uns so lange versagen müssen, als wir nicht einen einigermaßen ausreichenden Einblick in die Faktoren plasmatischer Organisation überhaupt besitzen. Selbstverständlich dränge ich die hier ausgesprochene Ansicht, daß bei dem Absterben der Kotyledonen wie bei demjenigen der Laubblätter die Störungen in der Wasser- und Stoffzufuhr nicht das Primäre sind, sondern vielmehr als Folgeerscheinung der durch innere plasmatische Rythmik bedingten Einstellung der normalen Lebensfunktionen zu betrachten seien, niemandem auf, möchte ihr aber solange das Wort reden, bis zwingendere Gründe gegen sie vorliegen.

Gestützt scheint mir die Auffassung, daß diesen Vorgängen Organisationsänderungen des Plasmas zugrunde liegen, gerade durch das gegensätzliche Verhalten der normalen und der hypertrophierten Kotyledonen zu werden und zwar durch den verschiedenartigen Modus des Absterbens. Ich habe zwar die Kotyledonen auf die Ausbildung einer Trennungsschichte nicht untersucht; es schien mir dies aber auch überflüssig, da das glatte Abfallen dieser Organe noch im vergilbten oder in einem darauf folgenden vertrockneten Zustande genugsam dafür zu sprechen scheint. Beachten wir nun demgegenüber die Tatsache, daß die hypertrophierten Kotyledonen im allgemeinen überhaupt nicht eigentlich abgegliedert werden, sondern schließlich meistens an der verstümmelten Pflanze und mit ihr zugrunde gehen, wobei das schließliche Absterben ebensogut von ihnen selbst wie vom Hypokotyl aus seinen Anfang nehmen kann! Warum unterbleibt hier fast allgemein jeder Anlauf zu der sonst ganz allgemein eintretenden Abgliederung? Doch anscheinend nur deshalb, weil durch die im Experiment geschaffenen extremen Bedingungen auf dem Wege einer Reizwirkung die ganze plasmatische Konstitution sich geändert hat und bei dieser Änderung auch die der normalen Konstitution eigene Lebensrythmik dieser Organe abhanden gekommen ist! Die Kotyledonen repräsentieren jetzt schlechtweg den Ernährungsapparat der Pflanze und sie haben sich in Anpassung an diese ungewöhnliche Inanspruchnahme so in ihrer physiologischen Natur geändert, daß sie solange ausdauern, bis der Individualtod auch sie ergreift, oder bei ihnen seinen Anfang nimmt. An lückenloser »Kausalität« mag diese Auffassung ja einiges zu wünschen übrig lassen; aber derartiges ist leider noch überall der Fall, wo die inneren Plasmaeigenschaften im Spiele sind, und es will mir trotzdem scheinen, daß sie im Zusammenhange der Erscheinungen logischer befriedigt, als der Versuch, dem bloßen Faktor des Wassermangels oder -Überschusses so weitreichende Wirkungen zuzumuten. Zeigt uns ja doch der oben geschilderte Ausfall der Versuche, daß die Pflanze auch anderweitig der sonstigen unmittelbaren Wirkung der Hyperhydrie, krankhaft verbildete, vergängliche Gewebe zu erzeugen, in diesem Falle wirksam entgegenzuarbeiten vermag.

Da wir nun schon an der theoretischen Auswertung der Versuchsergebnisse sind, möchte ich noch darauf hinweisen, daß diese es nahelegen, auch zu der mehrseitig beliebten Auffassung der Kotyledonen als »Hemmungsbildungen« Stellung zu nehmen. Diese, besonders von Göbel verfochtene Anschauung stützt sich bekanntlich in der Hauptsache auf zwei Umstände, nämlich einerseits auf die bei manchen Pflanzen geringen morphologischen Gegensätze zwischen Kotyledonen und primären Laubblättern und andererseits auf die Tatsache, daß bei einzelnen Arten die Keimblätter durch normales nachträgliches Wachstum ausgezeichnet sind und völlige Laubblattnatur annehmen können (bei *Streptocarpus Wendlandi*, *Monophyllaea*). Solche vereinzelt Fälle (wie zum Beispiel auch das nachträgliche interkalare Wachstum der Kotyledonen von manchen Önothereen oder das Heranwachsen der Kotyledonen von *Ampelopsis* zu verhältnismäßig großen Laubblättern) berechtigen aber meines

Erachtens noch nicht, die große Menge der übrigen, funktionell und gestaltlich umgewandelten Keimblätter als »Hemmungsbildungen« von Laubblättern anzusprechen, das heißt als Organe, die nur wegen gewisser unmittelbarer oder korrelativer »Hinderungen« sich nicht zu normalen Laubblättern ausgestalten. Man muß sich über den Begriff der »Hemmung« klar werden und vor allem »Hemmungsbildungen« und »Metamorphosen« auseinanderhalten. Niemand bezeichnet die Blattdornen von *Berberis*, obwohl sie gelegentlich sich laubblattartig entwickeln können, als »Hemmungsbildungen« von Blättern sondern als »Umbildungen«, gleichgültig, was die Ursache und funktionelle Bedeutung dieser Umbildung sein möge. Und ebenso ist die Blattranke eine Umbildung des Laubblattes (das heißt eine anders geartete Ausbildung einer Blattanlage), aber nicht eine »Hemmung« eines solchen. Warum sollen wir bei den Keimblättern eine andere Auffassung eintreten lassen? Bloß deshalb, weil bei einem Teile derselben noch morphologische Ähnlichkeiten mit Laubblättern und eine gewisse assimilatorische Nebenfunktion erhalten sind? Auch die Ranke hat schließlich noch assimilatorische Nebenfunktion, ohne deswegen als »Hemmungsbildung« eines Laubblattes angesehen zu werden. Würde man nur Kotyledonen kennen, die lediglich als Reservestoffbehälter funktionieren und weder durch Gestalt noch durch Ergrünen an Laubblätter erinnern, so würde man bei diesem Organe sicherlich den Begriff der »Umwandlung« nicht durch den der »Hemmung« zu ersetzen versucht sein. Während man aber in den hypogaeischen Kotyledonen, zum Beispiel der Palmen, von *Aesculus*, *Quercus* etc. ein Organ vor sich hat, das im Zusammenhange mit Änderungen der physiologischen Aufgaben eine weitgehende spezifizierte Gestalts- und Beschaffenheits-Umänderung erfahren hat, liegt in den epigäischen Speicherkotyledonen, zum Beispiel der Papilionaceen, Cruciferen etc. eine geringere Stufe spezifisch funktioneller Umbildung vor, indem hier neben der Speicherfunktion auch noch Befähigung zur Assimilation als Nebenfunktion vorhanden ist; den geringsten Grad der Umbildung zeigen dann die Kotyledonen der mit selbständigem Speichergewebe im Samen versehenen Keimpflanzen: hier haben wir kein eigentlich umgebildetes, sondern ein verkümmertes (reduziertes) oder — wenn man den Ausdruck »verkümmert« wegen des mitinbegriffenen hypothetischen phylogenetischen Momentes vermeiden will — ein funktionell minderwertiges Organ vor uns, welches nur bei einigen wenigen Pflanzen eine dem Laubblatte nahe- oder gleichkommende Ausgestaltung erfährt. Im letzteren Falle ist dann aber auch dieses »Laubblatt«, vorübergehend oder dauernd (*Streptocarpus*), der gesamte Assimilationsapparat der Pflanze, und die Natur, welche sich um die Begriffsschemata der Morphologen herzlich wenig kümmert, schafft hier ihren vollkommenen Ernährungsapparat eben einmal ausnahmsweise aus ihren ersten Blattanlagen! Man muß sich davor hüten, rein formalen Begriffen zuliebe allerhand Dinge in die Natur hineinzudeuten. Ein Organ »Blatt« schlechtweg gibt es nicht: die Pflanze hat eine größere oder geringere Zahl seitlicher Ausgliederungen mit beschränktem Wachstum (auch letztere Bestimmung kann Ausnahmen erleiden), welche man als Blätter bezeichnet, die aber in Wirklichkeit eben nur verschiedene, bestimmten Funktionen angepaßte Organe sind. Sogar der (weil auf die Funktion Rücksicht nehmende) bessere Begriff der »Umwandlung« hat hier seine Gefahr, indem er der Meinung Vorschub leistet, als ob hier »eigentlich« ein Laubblatt »sein sollte«. In Wirklichkeit ist eben jeweils ein so oder so beschaffenes bestimmtes Organ vorhanden und sonst nichts. Keinesfalls aber scheint es mir logisch gerechtfertigt, funktionell umgewandelte Organe wie die Keimblätter als »Hemmungsbildungen« hinzustellen, und zwar auch noch aus folgendem Grunde, bei dem nun eben auch die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung mitsprechen.

Der Begriff der »Hemmung« hat einen durchaus realen Sinn: um ihn in einem gegebenen Falle anwenden zu können, müssen wir die Tatsache einer Hemmung nachweisen, das heißt: die Hemmung aufheben können durch Entfernung der hemmenden Ursache. Wenn beispielsweise Knospen erst austreiben, sobald bestimmte andere Organe entfernt werden, dann kann man mit Rücksicht auf die Nichtentfaltung solcher Knospen sicherlich von »Hemmung« sprechen; desgleichen, wenn in der Ontogenie der Pflanze irgendwelche Gewebe infolge besonderer Einwirkungen auf einem unentwickelteren (hypoplastischen) Zustande stehen bleiben. Aber ein Organ, das überhaupt nichts anderes

werden kann, als was es eben ist, als »gehemmt« zu bezeichnen, geht doch wohl nicht an. Und phylogenetisch? Da hat der Begriff der Hemmung überhaupt keinen realen Sinn; in phylogenetischem Zusammenhange kann man meines Erachtens nur von »unverändert gebliebenen«, »umgewandelten« oder »rückgebildeten« Organen sprechen. Wollte man hier auf einzelne Organe den Begriff der Hemmung anwenden, dann müßte man folgerichtig dahin kommen, jede heute noch in (phylogenetisch) ursprünglichen Formen erhaltene Pflanze als »Hemmungsbildung« der fortentwickelten zu betrachten.

Wenn die Anwendung des Begriffes der Hemmung auf die Kotyledonen einen Sinn haben soll, dann könnte es nur der sein, daß sie über dieses »Hemmungsstadium« hinauszubringen sein müssen, wenn die hemmenden Faktoren wegfallen. Was für Hemmungsfaktoren können für die Keimblätter in Betracht kommen? Doch höchstens die normale Entwicklung der auf sie folgenden vollkommeneren Organe, durch welche die Keimblätter infolge der sie schädigenden Konkurrenz um die Nähr- und Baustoffe gehemmt würden. Nun zeigen aber die geschilderten Versuche, daß nur die Lebensdauer der Kotyledonen durch die Entfernung des übrigen oberirdischen Organsystems gefördert wird, weil eben die Kotyledonen durch diesen Eingriff zunächst ernährungsphysiologische Vorteile erfahren, daß hingegen eine Vervollkommnung der Keimblätter in Form und Struktur nicht zu erzielen ist: es kommen keine Neubildungen, keine histologischen Vervollkommnungen zustande, die Kotyledonen bleiben gestaltlich und strukturell die gleichen Organe, die sie vorher waren. Man könnte also höchstens die verhältnismäßig kurze normale Lebensdauer der Kotyledonen als eine Hemmungswirkung auffassen; hingegen sind die Keimblätter hinsichtlich derjenigen Eigenschaften, durch welche sie als besondere Organe erscheinen, keine Hemmungsbildungen, weil sie auch nach Entfernung der einzig in Betracht kommenden Faktoren keine Höherentwicklung in der Richtung zum Laubblatte hin erfahren, obwohl Wachstumsreize tatsächlich wirksam sind und Wachstumsfähigkeit noch vorhanden ist. Die Keimblätter erweisen sich als spezifisch einfachere Organe von bestimmten funktionellen Aufgaben mit sehr geringer adaptiver Variationsbreite und einer derartig erblich fixierten entsprechenden Struktur, daß letztere anscheinend nicht künstlich zur Steigerung gebracht werden kann. Und gerade hier müßten adaptive Änderungen, wenn sie überhaupt im Bereiche der Möglichkeit lägen, erwartet werden, wo doch alle Gewebe (Kotyledonen und Hypokotyl) zur Zeit des Eingriffes noch embryonale Beschaffenheit besitzen.

Wie weit übrigens die Entwicklungsfähigkeit der Kotyledonen nicht »gehemmt« sondern verloren gegangen sein kann, erhärtet auch folgender Fall. Im Anschlusse an die bekannte Tatsache, daß bei *Phaseolus* sich gewöhnlich in den Achseln der Kotyledonen keine Seitentriebe entwickeln, ihr Auftreten aber leicht durch Abschneiden des darüber gelegenen Hauptsprosses herbeigeführt werden kann, erwähnt Göbel in seiner »experimentellen Morphologie« (p. 141) Versuche von Mac Callum, deren Zweck der Nachweis eventueller Ernährungs-korrelationen war. An diesen Versuchen interessiert uns hier nur die Tatsache, daß trotz Abschneidens des Hauptsprosses und der Kotyledonen die Achselsprosse zur Entwicklung kamen.

Die im Hypokotyl vorhandenen Substanzen waren also genügend, um eine Bildung der Achselsprosse zu ermöglichen. Vergleichen wir hiemit das auf p. 10 [284] geschilderte Ergebnis meiner Versuche mit *Phaseolus vulgaris*, wonach es bei dieser Pflanze in keinem Falle gelang, die Kotyledonen auch nur im geringsten zu einer Weiterentwicklung oder auch nur Erhaltung über die normale Lebensdauer zu bringen (und zwar auch dann, wenn nicht nur der Hauptsproß, sondern auch die Achselsprosse wieder entfernt wurden), dann ersehen wir daraus, daß diese Pflanze sich zwar durch Regeneration zu erhalten vermag, wenn auch Hauptsproß und Kotyledonen entfernt werden, daß hingegen die Kotyledonen allein sich nicht zu behaupten vermögen, obgleich sowohl der »hemmende« Faktor fehlte als auch die nötigen Nahrungsstoffe vorhanden waren. Sie sind keine Hemmungsbildungen, sondern haben einfach die Fähigkeit, sich irgendwie anders als normal zu erhalten, vollständig verloren. In solchen Fällen von »Hemmungsbildungen« zu sprechen, würde dem Worte seinen Sinn rauben.

II. Die Hypokotyle.

Die an den Versuchspflanzen vorgenommenen operativen Eingriffe bewirkten auch an den Hypokotylen verschiedene Entwicklungsänderungen, welche aber in mancher Hinsicht einen ganz anderen Charakter aufweisen als die der Kotyledonen. Solche Entwicklungsänderungen machen sich selbstverständlich am auffälligsten bei jenen Versuchspflanzen bemerkbar, welche ein langes und kräftiges Hypokotyl erzeugen.

Die Reaktionen der Hypokotyle wurden in viel höherem Grade variabel befunden und zwar nicht bloß hinsichtlich des generellen Verhaltens der verschiedenen Arten, sondern auch als individuell ziemlich schwankend. Regelmäßigkeiten der Entwicklungsänderungen von so allgemein übereinstimmendem Charakter, daß sie schlechtweg für die Kotyledonen fast aller untersuchter Arten als gültig betont werden konnten, waren hier nicht aufzufinden. Der einzige als allgemein zu bezeichnende Erfolg der Dekapitierung ist ein beträchtliches Zurückbleiben der Entwicklung bei allen Hypokotylen, ein Erfolg, der ohne weiteres verständlich ist, da ja diese Teile für ihre Weiterentwicklung ganz andere Ansprüche an die Ernährung stellen als die zarten und von Natur aus hinfälligen Keimblätter. Dieses Zurückbleiben im Wachstum und in der inneren Differenzierung macht sich um so auffälliger, je vollkommener sich die histologische Differenzierung der Hypokotyle bei normaler Entwicklung gestaltet, am auffälligsten also bei jenen Versuchspflanzen, welche trotz der bloß einjährigen Vegetationsperiode in ihrem Stamme ein sekundäres Dickenwachstum entfalten und einen ansehnlichen Holzring entwickeln, wie *Helianthus* und *Ricinus*.

Zunächst läßt sich, wenigstens bei den hochwüchsigen Keimpflanzen, eine Wachstumsförderung feststellen, welche in einer, allerdings nicht übermäßig auffallenden Verlängerung der Hypokotyle zum Ausdruck kommt. Da natürlich auch die Gewebe der Hypokotyle unter dem Einflusse der zunehmenden Hyperhydrie stehen, so haben wir darin ein Verhalten zu erblicken, das mit dem der Kotyledonen übereinstimmt. Nachdem in den Elementen der Stengelorgane von Anfang an im allgemeinen das Flächenwachstum in der Längsrichtung vorherrscht, ist es auch begreiflich, daß ein durch Hyperhydrie gefördertes Streckungswachstum sich vor allem in einer größeren Längenzunahme des ganzen Organs zeigen wird. Soweit anfänglich vielleicht auch eine Zunahme des Durchmessers eintritt, erreicht sie doch nur einen geringen Grad, und da weiterhin die gewöhnliche Differenzierung und vor allem die Neubildung von Geweben ausbleibt, nehmen die Hypokotyle der dekapitierten Pflanzen gegenüber gleichzeitig sich normal entwickelnden (obwohl auch diese in der Topfkultur weit hinter der Erstarkung im Freilande zurückbleiben) sehr bald den Charakter von Schwächlingen an. Auch die zuerstgenannte Längsstreckung ist niemals eine sehr bedeutende: Überverlängerungen, welche nur angenähert etwa an die Wirkung des Etiolelements erinnern würden, konnten nirgends beobachtet werden. Es läßt sich mithin als alleiniges allgemeines Ergebnis feststellen, daß, im Gegensatze zu den Kotyledonen, welche unter den durch das Experiment geschaffenen Bedingungen eine verhältnismäßig lange währende Förderung ihrer Entwicklung erfahren, solche Förderung bei den Hypokotylen höchstens in den ersten Tagen nach der Dekapitierung in geringem Maße vorhanden ist, dann aber einer dauernden Schädigung und Schwächung Platz macht.

Stärkeres Ergrünen wurde festgestellt an den Hypokotylen von *Ricinus*, *Cucurbita* (besonders bei einer der verwendeten Sorten), *Cucumis* und in schwächerem Grade auch bei *Helianthus* und *Lupinus*. In allen Fällen wird dieses tiefere Ergrünen durch Vermehrung der Chlorophyllkörner hervorgerufen, ist aber in keinem Falle mit irgend einer histologischen Vervollkommnung des Assimilationsgewebes verbunden. Auch hinsichtlich dieser Vermehrung der Chlorophyllkörner herrschen Verschiedenheiten. Bei *Cucumis* war es ganz zweifellos, daß die (auch schwach vergrößerten) peripheren Stengelzellen viel mehr Körner in dichter Drängung enthalten als die entsprechenden Zellen im normalen Hypokotyl; gleichzeitig war aber auch eine bemerkliche weitere Ausbreitung des Chlorophyll-

gehalten auf andere Gewebepartien festzustellen: So wurde für *Cucumis* notiert: kleinkörniges Chlorophyll in allen Geweben, relativ schwach im Mark, verhältnismäßig sehr stark im gesamten Gefäßbündelparenchym; im normalen Hypokotyl erstreckte sich der Chlorophyllgehalt lange nicht auf so tief gelegene Schichten. Für *Ricinus* lautete der Befund: Viel Chlorophyll von der Rinde bis ins Holz bei den dekapitierten Exemplaren, hingegen beim normalen Hypokotyl merklich geringerer Chlorophyllgehalt schon in der Rinde, im Holz gar kein Chlorophyll oder in verschwindend geringer Menge. Die Hypokotyle der dekapitierten Ricinuspflanzen zeichneten sich außerdem durch sehr beschränkte Anthozyanbildung aus, so daß sie in der Hauptsache eine dunkelgrüne Färbung mit nur gelegentlicher rötlicher Tönung zeigten, während die normalen Hypokotyle so viel Anthozyan enthalten, daß sie äußerlich intensiv rot erscheinen. Die Grünfärbung der Hypokotyle erhält sich ebenso wie die der Kotyledonen bis zum schließlichen Zugrundegehen des Individuums. Hervorgehoben mag auch werden, daß an den genannten Hypokotylen die Chlorophyllzunahme auch bei der erst in viel späterem Stadium vorgenommenen Dekapitierung (p. 11 [285]) gleichfalls sich ebenso prompt einstellte, wie bei den Keimblättern. Es ist also außer Zweifel, daß die Dekapitierung sehr weitgehend die Vermehrung und längere Erhaltung des Chlorophylls begünstigt.¹

Bei jenen Arten, welche eine Vermehrung des Chlorophylls gar nicht oder nur wenig und nach Individuen schwankend aufwiesen (*Impatiens*, teilweise *Helianthus*) war mindestens niemals eine Abnahme feststellbar.

Dieser spezifische Einfluß der durch das Experiment geschaffenen Bedingungen auf die Erhaltung und Ausbildung des Chlorophylls ist deswegen nochmals hervorzuheben, weil auch hier bei den Hypokotylen, und zwar zum Teile in viel höherem Grade, die Ausbildung der Gewebe im übrigen unter der Herrschaft der Hyperhydrie steht. Alle oben angeführten Charaktere hyperhydrischer Gewebe kommen hier, wenigstens bei den stärker veränderten Hypokotylen, viel ausgeprägter zur Geltung, nur das Charakteristikum der Inhaltsarmut des Schwindens von Inhaltsbestandteilen, besonders des Chlorophylls, trifft auch wieder nicht zu; auch Speicherstoffe sind in den hyperhydrisch veränderten Geweben zuweilen sehr reichlich vorhanden, sei es in Form von Stärke, sei es in Form gelöster Substanzen. Wenn auch, wie schon betont, von einer genaueren Feststellung der vorkommenden gelösten Inhaltsstoffe derzeit Abstand genommen wurde, so war doch deren Vorhandensein durch Fällungen im Alkoholmaterial und Lichtbrechungsänderungen bei Anwendung verschiedener Reagentien stets unschwer zu erkennen. So viel läßt sich jedenfalls mit Sicherheit auch ohne eingehendere Untersuchungen sagen, daß das Merkmal der Verarmung an Inhaltsstoffen auch bei sehr weitgehend hyperhydrisch veränderten Geweben dieser Hypokotyle im allgemeinen keineswegs zutrifft, also auch hier wie bei den Kotyledonen, nur wieder in etwas anderer Weise, von einem mehr oder minder wirksamen Ausgleiche zwischen physiologischen, nach verschiedenen Richtungen wirkenden Zusammenhängen gesprochen werden kann.

Im Einzelnen waren, wie schon hervorgehoben wurde, die Veränderungen, denen die Gewebe unterlagen, sehr verschiedenartig. Beobachtet wurde in der Hauptsache (in wechselndem Grade und auch in verschiedener Kombination): Starke hypertrophische Verlängerung speziell der Rindenzellen, vielfach auch der Markstrahlzellen, unregelmäßiges Auseinanderweichen der Zellen und damit in Verbindung die Schaffung großer Interzellularräume, häufiges Auftreten sekundärer Zellteilungen in den solchermaßen vergrößerten Zellen (sowohl in der Region der Rinde als des Markes und der Markstrahlen), geringe Ausbildung der wasserleitenden Elemente besonders hinsichtlich sekundären Zuwachses, was bei *Helianthus* und *Ricinus* zur vollständigen Unter-

¹ Jost erwähnt in seinen »Vorlesungen über Pflanzenphysiologie« unter Hinweis auf Arbeiten von Boirivant und Braun: »Werden die Blätter in dem Maße, als sie sich von der Knospe abheben, entfernt, so treten vielfach Veränderungen anatomischer Art am Stengel auf, die ihm gestatten, die sonst vom Blatte besorgte Assimilation zu übernehmen. Der Stengel entwickelt mehr Chlorophyll und mehr Spaltöffnungen und seine Rindenzellen strecken sich nach Art der Palisaden«.

drückung der sekundären Holzbildung führt, endlich meist ziemlich regelloses Auftreten lokalisierter, mitunter dicht gehäufte neuer Bildungsherde mit gleichzeitigem Unterbleiben einer histologischen Differenzierung der dabei entstehenden Zellmassen und Verharren der letzteren auf einem kleinzelligen unentwickelten Zustande (also teils »Hypoplasien« teils »Hyperplasien« im Sinne der von Küster aus der medizinischen Terminologie für die pflanzlichen pathologischen Bildungen übernommenen Bezeichnung).

Äußerlich machten sich derartige Anomalien in verschiedener Weise bemerkbar in Form örtlich beschränkter oder auf größere Strecken sich ausdehnender Schwellungen. Bei *Helianthus* war an den abnormen Hypokotylen in den meisten Fällen ein Eckigwerden des sonst glatt-rundlichen Querschnittes zu bemerken, eine Erscheinung, welche durch örtlich ungleiche Schwellungen der Rindengewebe verursacht ist, wobei es in den vorgeschritteneren Fällen zur Bildung vorspringender saftiger Rippen kommt, welche an dem Hypokotyl in der Längsrichtung herablaufen. Diese Rippen können sich über die ganze Länge des Hypokotyls erstrecken oder nur über einen Teil desselben; immer jedoch sind sie in der basalen Hälfte stärker hervortretend als in der apikalen. Die Abb. II, 16 und 17 geben Teile des Querschnittes durch ein normales und ein pathologisch verändertes Hypokotyl. Sofort ins Auge springend ist beim Vergleiche der Figuren die Zunahme der Rindenzone, welche durchschnittlich mehr als das Doppelte beträgt, ferner die schwächliche Ausbildung des Verdickungsringes, welcher fast nur an den Stellen der primären Gefäßbündel Leitungselemente aufweist, und außerdem ist sofort die Änderung der Umrißform auffällig, welche beim normalen Hypokotyl glatt-rundlich, beim pathologisch veränderten aber unregelmäßig kantig geworden ist; die beiden oben in der Figur rechts und links eckenartig vorspringenden Partien entsprechen den oben erwähnten Rippen: sie gelangen manchmal noch auffälliger zur Ausbildung. Die hyperhydrische Anschwellung kommt zum Teile schon bei den Markzellen zum Ausdrucke, jedoch finden sich sekundäre Teilungen dieser vergrößerten Elemente nur in den peripheren, dem Verdickungsringe genäherten Zellen, hier allerdings oft in sehr reichlichem Maße. Dagegen ist die weitgehende histologische Veränderung der Rindengewebe schon bei dem geringen Vergrößerungsmaßstabe der Figuren 16 und 17 leicht erkennbar. Die Zellen haben starke Vergrößerung mit Streckung in vorwiegend radialer Richtung erfahren, weisen zahlreiche sekundäre Teilungen auf und die Interzellularräume sind vielfach derartig vergrößert, daß das ganze Rindengewebe eine schwammige Struktur annimmt. Abb. 28, Taf. III, gibt eine Partie solchen Rindengewebes bei stärkerer Vergrößerung: es ist das typische Bild eines hyperhydrischen Gewebes, wie sich aus der Vergleichung mit verschiedenen Abbildungen solcher pathologischen Gewebe bei Vöchting, Küster u. a. ergibt.

Ähnliche Verhältnisse zeigten sich auch bei *Ricinus*. Ältere Hypokotyle der dekapitierten Exemplare hatten stets eine etwas konische Form: vom Basalteil bis gegen die Hälfte stärker angeschwollen, im apikalen Teile weniger. Der Vergleich der mikroskopischen Querschnittsbilder (II, 18 und 19) verrät ein Verhalten, welches dem von *Helianthus* grundsätzlich gleichartig ist mit dem Unterschiede, daß die Zunahme der Rindenzone keinen so extremen Grad erreicht, während die mangelnde Ausbildung von Kambiumprodukten hier noch auffälliger wird.

Bei *Ricinus* sowohl wie bei *Helianthus* bemerkt man, daß auch der Querschnitt durch das normale Hypokotyl in der Rinde vielfach gestreckte vergrößerte Zellen mit sekundären Teilungen aufweist. Ich vermutete anfänglich auch hierin schon eine Wirkung von Hyperhydrie, hervorgerufen durch die Bedingungen der Topfkultur. Wegen der auf Seite 19 [293] erwähnten großen Empfindlichkeit der Kotedonen gegen Welken mußten die Töpfe mit den dekapitierten Pflanzen stets sehr feucht gehalten werden; im Interesse einheitlicher Kulturbedingungen wurden auch die normalen Exemplare der gleichen Behandlung unterworfen, so daß eine, wenn auch offenbar geringfügige Hyperhydrie auch hier als wirksam angenommen werden könnte. Dies erwies sich aber insofern als irrig, da auch die kräftigen Hypokotyle der im Freilande gezogenen Pflanzen dieselbe Erscheinung, sogar noch in gesteigertem Maße zeigten. Auffällig ist jedoch dabei, daß diese Streckung im normalen Hypokotyl

(sowohl bei Freiland- wie bei Topfpflanzen) durchwegs in tangentialer Richtung erfolgt, während in den pathologischen Hypokotylen diese Streckung vorwiegend oder ausschließlich in radialer Richtung auftritt. Es dürfte wohl erlaubt sein, hiebei an die tangential Spannung zu denken, welche in den Rindengewebe durch das Heranwachsen des Holzringes hervorgerufen wird und die Wachstumsrichtung der Rindenzellen beeinflussen dürfte, in den abnormen Hypokotylen aber wegen des Unterbleibens der Holzentwicklung nicht oder nur in geringem Grade sich einstellt.

Bei *Helianthus* trat auch noch eine zweite Art hyperhydrischer Geschwulstbildung auf, nämlich am äußersten apikalen Ende des Hypokotyls, unmittelbar unter der Basis der Kotyledonen, die letztere schließlich mit einbeziehend. Abb. 2, Taf. I, läßt eine derartige knotige Anschwellung erkennen. In einem einzelnen Falle war diese besonders stark entwickelt; von ihr stammt die photographische Aufnahme, Abb. 21, Taf. II. Auf diesem Querschnittsbilde begegnet man wieder den nun schon bekannten Erscheinungen: Zunächst haben wir die starke Auftreibung der Rinde mit Gewebe von typisch hyperhydrischem Charakter mit teils radial teils tangential gestreckten vergrößerten und sekundäre Teilungen aufweisenden Zellen. Die beiden im Bilde stark vorspringenden Gewebehöcker (oben und unten) entsprechen der weiter oben liegenden Ansatzstelle der Kotyledonen; äußerlich verlaufen hier zwei von der Basis der Keimblätter ausgehende Wülste. Ferner bemerkt man wiederum den Mangel des Holzringes, sowie überhaupt eine geringe Ausbildung der Holzteile auch bei den einzelnen Gefäßbündeln (die als schwarze Flecke in der Photographie auftretenden Partien). Zwar läßt sich im ganzen der primäre Gefäßbündelring unterscheiden, doch wird das Bild sehr verwirrt durch verschiedene hier dazukommende vielfach sehr rudimentär ausgebildete mark- und rindenständige Stränge. Das Mark ist sehr großzellig und besteht aus mächtig herangewachsenen, nachträglich vergrößerten Zellen, welche — besonders in der Region der Markstrahlen — sehr reichliche sekundäre Teilungen aufweisen. In Abb. 22, Taf. II, haben wir eine Partie aus solcher Markstrahlengegend: die Umrisse der primären Zellen sind noch deutlich erkennbar, die Zahl der sekundären Teilungen erweist sich als recht bedeutend. Das gesamte Gewebe des Zentralzylinders trägt durch die, wie man füglich sagen kann, ungeheuere Zahl sekundärer Zellteilungen einen stark hyperplastischen, durch die mangelnde Differenzierung aller dieser Teilungsprodukte und deren Verharren auf einem kleinzelligen Zustande jedoch zugleich auch einen stark hypoplastischen Charakter. Abb. 23, Taf. II, kann eine beiläufige Vorstellung von der gewaltigen Zellteilungstätigkeit geben, welche hier infolge pathologischer Entartung der Gewebe platzgegriffen hat! Innerhalb dieser verwirrenden Masse von Zellen lassen sich mehrfach gesonderte Bildungsherde unterscheiden, vor allem in der nächsten Umgebung der Gefäßbündel, welche meist von einem kambiumartigen Bildungsgewebe mehr oder weniger vollständig eingeschlossen erscheinen (auch in Abb. 21, Taf. II, erkennbar). Die Schwierigkeiten hinsichtlich einer topographisch richtigen Deutung des Zusammenhanges der verschiedenen Leitstränge werden nicht nur durch die allgemeinen pathologischen Störungen und durch den Umstand gesteigert, daß viele Stränge auf prokambialem Stadium stecken bleiben, sondern auch noch dadurch, daß die Blattspurstränge der Kotyledonen und die Anschlüsse an die Gefäßbündel der Regenerations-Achselprosse, welche hier regelmäßig auf den operativen Eingriff hin auftreten, dazukommen. Das gesamte histologische Bild, das diese Geschwülste bieten, ist unklar und verworren; es herrscht eine sehr intensive, aber ganz »wilde« Zellbildungstätigkeit. — Nachdem bei diesen Wucherungen so reichliche Zellbildung vorhanden ist, steht ihre Entwicklung, wenn sie auch immerhin von einem Mangel an Differenzierung begleitet ist, selbstverständlich in gewisser Abhängigkeit von der Ernährung. Mindestens konnte festgestellt werden, daß diese Schwellungen des Hypokotyls unterhalb der Kotyledonen bei jenen Exemplaren am größten waren, deren Kotyledonen sich am längsten lebensfähig erhalten hatten.¹

¹ H. Vöchting, »Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers.« — Tübingen 1908. — G. Kraus, »Untersuchungen über innere Wachstumsursachen und deren künstliche Beeinflussung«, II. Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik, herausgegeben von Wolffny. IV. Bd., Heidelberg 1881. — G. Berthold, »Untersuchungen zur

Eigentümlich verhielten sich in einzelnen Fällen die Hypokotyle von *Cucurbita*. Im allgemeinen traten keinerlei äußerlich auffällige Erscheinungen zutage (ausgenommen das stärkere Ergrünen); der histologische Vergleich ergab dann auch meist nur eine zwar unverkennbare aber nicht sehr bedeutende Vergrößerung der Rindenzellen, sowie eine Reduktion des Leitungssystems: die Gefäßbündel zeigten eine viel schwächere Ausbildung, die Gefäße aber, welche zur Ausbildung gelangten, eine geringere Weite; der Gesamtdurchmesser war bei den operierten Pflanzen größer als bei den normalen, das Verhältnis zwischen dem gesamten Durchmesser und dem zentralen Hohlraume zu Gunsten des letzteren verschoben. In zwei Fällen spaltete sich das Hypokotyl der dekapitierten Exemplare an der Seite in einem klaffenden Längsrisse, welcher fast über die ganze Länge des Hypokotyls verlief. Wohl deshalb, weil hier auch die ganze Innenfläche des Hohlraumes bloßgelegt und dadurch eine größere Transpirationsfläche geschaffen wurde, verfielen diese Exemplare etwas rascher dem Austrocknungstode als die übrigen. Weitere Besonderheiten wurden an diesen Hypokotylen nicht wahrgenommen.

In einem einzigen Falle kam es zu einer besonderen, hauptsächlich nach innen gerichteten Wucherung von geschwulstartigem Charakter. Das betreffende Hypokotyl verriet abnorme Wachstumsvorgänge schon äußerlich durch eine einseitige buckelige Auftreibung. Der Längsschnitt durch das ganze Hypokotyl (III, 24) zeigt, daß es sich um eine unregelmäßige Gewebewucherung handelt, welche stellenweise den inneren Hohlraum vollständig ausfüllt. Wie aus den Querschnittsbildern (III, 25 u. 27), welche die Hälfte des ganzen Gebildes umfassen, hervorgeht, ist der normale Stengelbau des Hypokotyls nur an einer ganz beschränkten Partie (im Bilde unten) erhalten; alles übrige stellt einen regellos gebauten Gewebekörper dar, der in der Hauptmasse aus verschiedenartigen großzelligen Parenchymelementen besteht; diese Grundmasse ist vielfach von unregelmäßig gestalteten, teils kräftigen, teils ganz schwachen Leitsträngen durchsetzt. Da man sowohl am Querschnitte solche Stränge gelegentlich im Längsschnittsbilde erhält, als auch umgekehrt am Längsschnitte häufig Querschnittsbilder der Stränge antrifft, handelt es sich um ein mehrfach und unregelmäßig anastomosierendes Netz von Leitsträngen; der typische Parallelverlauf der in einem Kreise gestellten Gefäßbündel ist hier vollkommen verwischt. Die Gefäße der in ganz regellosen Windungen verlaufenden Gefäßbündel scheinen aus auffallend kurzen Gliedern zusammengesetzt zu sein, soweit sie nicht überhaupt mehr tracheidalen Eindruck machen. Das ganze Gebilde verrät schon durch die Großzelligkeit seiner Elemente wiederum hyperhydrischen Charakter. Sekundäre Teilungen innerhalb der vergrößerten Zellen fehlen jedoch oder sind höchstens ganz vereinzelt anzutreffen. Ganz besonders gilt dies für gewisse Züge langgestreckter, jedoch verhältnismäßig derbwandiger parenchymatischer Elemente, welche Zellenzüge in vorwiegend längs- und quer-radial, vielfach aber auch quer-tangential verlaufender Orientierung zwischen den Gefäßbündeln und dem übrigen großzelligen, aber aus mehr isodiametrischen Zellen bestehenden Parenchym

Physiologie der pflanzlichen Organisation. II. Teil. 1. Hälfte. Leipzig 1904. — Aus den vorstehenden Arbeiten ist zu entnehmen, daß Dekapitierungen auch an älteren *Helianthus*-Pflanzen ähnliche Erscheinungen hervorrufen. Kraus stellte fest, daß an seinen Versuchspflanzen (des Blütenstandes beraubte Exemplare) sich stets besonders der obere Teil des Stengels stark verdickte; »er bildete hier unter den Blättern auffallend starke fleischige Rippen.« Berthold beobachtete bei ähnlichen Versuchen, daß die operierten Pflanzen ihre Blätter länger grün erhielten als die normalen. Ferner stellte schon Kraus fest, »daß normales sekundäres Holz ganz fehlt, indem sich an Stelle desselben lauter kleinzelliges saftiges Parenchym entwickelt hat«, sowie daß vielfach »das primäre Rindenparenchym um das Doppelte bis Mehrfache des unversehrten Stengels in die Dicke gewachsen ist, namentlich mit besonderer Ausgiebigkeit in den basalen Blattstielwulsten.« — Vöchting bestätigte diese Ergebnisse und fügte noch eine sehr eingehende anatomische Untersuchung der hypertrophischen Stämme bei. Es handelt sich nach seinen Berichten ganz offenkundig um ähnliche Reaktionen, wie die oben von mir geschilderten, nur mit dem Unterschiede, daß sich bei seinen Versuchen (Entfernung des Blütenstandes) zugleich ein mächtiges Anschwellen des Stammes einstellte im Gegensatze zu dem Schwächerwerden des Hypokotyls, ein Unterschied, der sich leicht aus dem Umstande erklärt, daß Vöchting's Versuchspflanzen als erwachsene, mit reicher Blattmasse versehene Individuen sich unter günstigen Ernährungsbedingungen weiter entwickelten. Die grundsätzlichen pathologischen Veränderungen (Unterdrückung des sekundären Holzes, reichliche Bildung saftigen Parenchyms, kreisförmige Ausbreitung des Kambiums um einzelne Gefäßbündel etc., besonders auch die Vergrößerung der Rinde und die radiale Streckung und Teilung ihrer Elemente) scheinen ganz dieselben zu sein.

verlaufen (II, 25 und 26). Allem Anscheine nach wachsen die Rinden- und Markstrahlzellen zu solchen gestreckten Elementen heran. In der Nähe der Gefäßbündel finden sich meist, bald in geringerer bald in größerer Menge, Gruppen sehr kleiner Zellen von undifferenziertem Charakter. Sie sind aber hier gegenüber den anderen histologischen Bestandteilen weit in der Minderheit.

Das ganze Gebilde enthielt sehr viel Reservestärke in Form teils kleiner, teils größerer und dann echt zusammengesetzter, aus wenigen bis vielen Teilstücken bestehender Körner. Die Verteilung dieser Stärkespeicherung ist verschieden: ganz und gar vollgepfropft erscheinen sämtliche Parenchymzellen um und zwischen den Gefäßbündeln in den am wenigsten pathologisch veränderten Partien, sowie an diesen Stellen auch im Gefäßbündel selbst, besonders im Siebteile. Das Querschnittsbild, Abb. 27, Taf. III, ist nach einem mit Fuchsin und Pikrinsäure nach der Altmann'schen Methode gefärbten Präparat aufgenommen: die zusammenhängenden schwarzen Massen sind in der Hauptsache die mit den intensiv rot gefärbten Stärkekörnern bis zur Undurchsichtigkeit gefüllten Gewebe. Man sieht aber, daß sich die Stärkeansammlungen auch in den eigentlichen Geschwulstteil hinein erstrecken: alle die zerstreuten schwarzen Punkte in der Photographie sind solche stärkeerfüllte Zellen (in dieser Partie des Bildes sind die dunkelschwarzen Flecke die Holzteile der Leitstränge). Stärkeleer sind die obengenannten langgestreckten Zellenzüge (die ganz weißen Stellen in Abb. 27), hierin mit hyperhydrisch hypertrophierten Zellen übereinstimmend, während sie wiederum durch ihre relative Derbwandigkeit von solchen abweichen.

Das normale Hypokotyl dieser Kürbissorte zeigte nur geringfügige Mengen von Stärke (in der nächsten Umgebung der Gefäßbündel); desgleichen mangelte solche Stärkespeicherung den oben-erwähnten aufgesprungenen Hypokotylen. Dennoch wäre es voreilig, die vorgefundene Stärkespeicherung in direkten Zusammenhang mit der Geschwulstbildung zu bringen. Bei der zweiten zu den Versuchen benützten Kürbissorte wurde nämlich eine solche pathologische Reaktion überhaupt nicht beobachtet und das Verhalten der Hypokotyle hinsichtlich Stärkegehalt war ein gerade umgekehrtes: Das Hypokotyl des dekapitierten Exemplares war stärkeleer, das des normal entwickelten sehr reich an solcher. Gleiches ergab sich bei *Cucumis*. Es wurde ja diese Tatsache schon auf p. 20 [294] zur Stütze für die Ansicht herbeigezogen, daß die kurze Lebensdauer der normalen Kotyledonen nicht auf Mangel an verfügbaren Betriebsstoffen beruhen könne. Es scheint aber im übrigen zweifelhaft, wie weit das Auftreten jener Geschwulst überhaupt in unmittelbarem Zusammenhange mit den Versuchsbedingungen stehe, da ja ein einziger solcher Fall beobachtet werden konnte. Ich behalte mir vor, durch Versuche mit einer großen Zahl von Individuen festzustellen, ob diese Erscheinung in mehrfacher Wiederholung zu erzielen ist.

Bei *Phaseolus multiflorus* endlich wurde an den operierten Exemplaren eine mäßige Anschwellung des hier natürlich sehr kurz bleibenden Hypokotyls beobachtet. Anatomische Untersuchung auf Stärke ergab, daß diese anschwellenden Hypokotyle der dekapitierten Pflanzen anfänglich in allen Geweben, ganz besonders im Mark, vollgestopft mit Stärke waren (im Gegensatz zu der großen Stärkearmut der normalen), während ältere derartige Hypokotyle wieder ganz stärkefrei gefunden wurden. Die Zellen des Markes und der Rinde sind bei den verdickten Hypokotylen größer, die Zone des sekundären Zuwachsrings breiter, aber dessen Differenzierung reduziert, die Gefäße und verholzten Zellen in geringerer Zahl, sporadischer verteilt und reichlich von kleinzelligen parenchymatischen Geweben durchsetzt. Weitere Untersuchungen wurden derzeit an diesem Objekte nicht vorgenommen.

III. Regenerationsvorgänge.

Daß durch Entfernen des Keimstengels die sonst nicht oder nur ausnahmsweise zur Entwicklung gelangenden Kotyledonar-Achselssprosse mit Sicherheit zum Austreiben gebracht werden können, ist bekannt und wurde auch im Vorhergehen mehrfach besprochen. Diese Tatsache bietet also an und für sich in der Bestätigung, welche sie durch meine Versuche findet, nichts bemerkenswertes. Erwähnenswert erscheint mir allenfalls, daß diese Fähigkeit, auf den operativen Eingriff hin Achselssprosse aus den Kotyledonen zu entwickeln, allen untersuchten Pflanzen ausnahmslos zukommt.

Interessanter gestalteten sich die Versuchsergebnisse hinsichtlich der Frage, wie weit sich die Regenerationsfähigkeiten der verschiedenen Versuchspflanzen erstrecken und in welcher Weise sie betätigt werden. Ich muß hiezu aber gleich vorausbemerken, daß es sich vorläufig mit einer einzigen Ausnahme nur um die Feststellung äußerlich wahrnehmbarer Vorgänge handelt und entwicklungs-geschichtliche Studien einstweilen zurückgestellt werden mußten.

Wie schon bei Beschreibung der Versuchsanstellung betont wurde, beschränkte sich der operative Eingriff nicht auf die anfängliche Entfernung des Hauptsprosses, sondern es wurden auch weiterhin auftretende Regenerationssprosse (meist ebenfalls schon in sehr jungem Stadium) regelmäßig abgeschnitten. Es konnte also bei allen Pflanzen beobachtet werden, wie weit ihr Regenerationsvermögen über die einmalige Bildung von Achselsprossen hinausgehe. Hierbei stellte sich, wie zu erwarten war, eine sehr große Verschiedenheit in der Befähigung zu regenerativer Selbsterhaltung des Individuums heraus. Und zwar ergab sich zunächst das etwas überraschende Resultat, daß durchaus nicht die mit großen und inhaltsreichen Kotyledonen versehenen Arten an der Spitze der Reihe stehen, sondern vielmehr gerade Arten mit zarten, zum Teile überhaupt nicht als Reservestoffbehälter funktionierenden Keimblättern an ausdauernder Regenerationsfähigkeit die anderen weit übertreffen, wie *Beta*, *Dianthus* und *Lactuca*.

Die Arten mit großen kräftigen Kotyledonen erwiesen sich, auch bei sehr verlängerter Lebensdauer dieser Organe, als ziemlich träge. In den meisten Fällen kam es regelmäßig nach Entfernung der ersten Kotyledonarsprosse noch zur Entwicklung eines zweiten Sproßpaares, gleichfalls aus der Achsel der Keimblätter, manchmal auch noch eines dritten; damit hatte die Sache aber in der Regel ihr Bewenden. Ungleichmäßig verhielten sich in dieser Beziehung *Helianthus*, *Lupinus* und *Phaseolus*: bei den beiden erstgenannten, besonders bei *Helianthus*, woselbst die Regenerationssprosse anscheinend einen sehr tief liegenden Ursprung haben, kam es, infolge der ungünstigen Raumverhältnisse zwischen der Achse und der sich bald verbreiternden Basis der Kotyledonen, zu Stauungen und Verkrüppelungen der späteren Regenerationssprosse, welche nicht selten unter Spaltung und Durchbrechung des Keimblattgrundes ihren Weg ins Freie suchen. *Impatiens*, *Cucurbita*, *Cucumis* und *Sinapis* verhielten sich ungleich: manchmal blieb es sogar bei dem ersten Ersatzpaare, nicht selten erfolgte die Entwicklung eines zweiten, relativ vereinzelt noch eine weitere Fortsetzung. Es dürfte dies wohl davon mit abhängen, in welcher Tiefe jeweils der die Organe entfernende Schnitt ausgeführt wird. Am trägsten erschienen die Cucurbitaceen und *Ricinus*, welche ihre Regenerationstätigkeit meist schon nach dem zweiten Sproßpaare aufgaben, obwohl gerade hier die Kotyledonen nach der Dekapitierung sehr erstarben und kräftig ergrünen, es also an Baustoffen nicht fehlen kann, wie auch die geschilderten Speichervorgänge in den Kotyledonen (p. 17 [291]) und in den Hypokotylen (p. 30 [304]) beweisen. Jedenfalls handelt es sich um spezifische Unfähigkeit der betreffenden Pflanzen, die Regeneration weiter zu treiben, wobei auch erst durch entwicklungsgeschichtliche Studien festgestellt werden müßte, ob die hier zur Entfaltung kommenden Regenerationssprosse durchwegs von Anfang an vorhandene »schlafende« Anlagen sind oder ob nicht wenigstens die späteren Sprosse ihren Ursprung aus Neuanlagen nehmen, das heißt aus sekundären Bildungsstätten, welche erst durch den Reiz des operativen Eingriffes zur Differenzierung gelangen.

Gegenüber der verhältnismäßig trägen und in ganz bestimmte Grenzen gebannten Regenerationsfähigkeit dieser größtenteils sehr kräftigen Keimpflanzen überrascht nun umsomehr die geradezu unbegrenzte Tätigkeit der zarten Keimpflanzen von *Beta*, *Dianthus* und *Lactuca*. Während sich nach dem Gesagten die operativen Eingriffe bei den oben angeführten Versuchspflanzen auf eine verhältnismäßig kurze Anfangszeit der Kulturen beschränken konnten, war bei den letztgenannten Pflanzen die Scheere sozusagen in Permanenz in Tätigkeit: Unermüdlich und unüberwindlich kamen immer neue Triebe zum Vorschein und selbst noch in den letzten Tagen der Kulturen, wenn auch die langausdauernden Kotyledonen von *Beta* schon dem Verfall nahe schienen, gab die Entfernung der letzten Regenerationssprosse noch Anstoß zur Entfaltung weiterer neuer. Ihr Auftreten schien schließlich ganz regellos zu erfolgen: wurde hier abgeschnitten, traten dort nach wenigen Tagen wieder neue Blättchen zutage, und so ging es in unermüdlichem Wechsel fort. Eine Orientierung über Ursprung und morphologische Stellung dieser kleinen und gedrängt auftretenden Sprosse zu gewinnen, war schließlich ohne besonders darauf gerichtete Versuche und Untersuchungen unmöglich. Sie entsprangen alle dem nur mäßig verdickten und nur ganz wenig über den Boden ragenden Hypokotyl, zeigten im weiteren Verlaufe schon bald keine bestimmte Beziehung mehr zu der Stellung der Kotyledonen, waren bald kräftiger, bald schwächlich. Dabei darf natürlich nicht außer Acht gelassen werden, daß bei der schließlich dichten Drängung dieser regenerativen Neubildungen und ihrer Kleinheit sowie bei dem Umstande, daß die Entfernung immer baldmöglichst bei dem ersten Erscheinen vorgenommen und dabei jede Verletzung der Keimblätter vermieden werden mußte, die Schnitte häufig nicht tief genug gegangen sein werden, um wirklich den ganzen Sproß zu entfernen, so daß nicht selten vielleicht nur die Blätter, nicht aber der tief versteckte Vegetationspunkt, abgeschnitten wurden. Soweit es möglich war, achtete ich natürlich immer darauf, den ganzen Sproß unterhalb des ältesten Blattes abzuschneiden. Aber auch in diesem Falle wurde bei den genannten Pflanzen der Erzeugung neuer Triebe niemals Halt geboten. Es bleibt also unter allen Umständen die Tatsache einer geradezu fabelhaften Selbsterhaltungsfähigkeit. Man kann doch gewiß einer Pflanze nicht übler mitspielen, als es bei diesen unausgesetzten Dekapitierungen der Fall ist; aber man muß sagen, daß die genannten drei Pflanzen auf diesem Wege einfach nicht umzubringen sind. Bis zum letzten Tage vor dem vollständigen Verfall hält die Regenerationskraft an, und man muß auch das Zeugnis anerkennen, welches durch dieses Verhalten der assimilatorischen Tätigkeit der Kotyledonen ausgestellt wird. Wenn diese Pflanzen unter den Kultur- und Versuchsbedingungen schließlich auch vorzeitig zugrunde gehen, so geschieht es, wie man sieht, gewiß nicht infolge Mangels an regenerativer Selbsterhaltungsfähigkeit, sondern sie erliegen eben zuletzt der allgemeinen Erschöpfung, die bei solcher Behandlung nicht wundernehmen kann. Daß aber auch die letzten Regenerationstriebe hier der Pflanze noch die Fortexistenz sichern können, sah ich an *Dianthus*, bei welcher Pflanze Exemplare, die gegen Ende der Versuchszeit nicht mehr beschnitten worden waren, im nächsten Jahre sich zu Individuen entwickelten, welche zwar schwächlich blieben, aber doch ganz normal zur Blüte gelangten.

Daß man in den Kotyledonen und Hypokotylen so unausgesetzt wachsender Pflanzen keine Stoffspeicherung antrifft, ist begreiflich. Es erklärt sich daraus auch, warum trotz der sonst gleichartigen Kulturbedingungen in den Epidermen der Kotyledonen von *Beta* und *Dianthus* keine Stoffansammlung wie bei *Cucurbita* und *Impatiens* auftritt, obwohl sie gleich diesen in den Epidermiszellen Plastiden aufweisen (vgl. p. 17 und 18 [291 und 292]).

Zuweilen kommt es auch bei den als träge bezeichneten, die Regenerationstätigkeit bald einstellenden Versuchspflanzen ab und zu bei einzelnen Exemplaren noch zu einem späteren Nachtriebe. Da für gewöhnlich auch diese Triebe entfernt wurden, kann ich über ihre weitere Entwicklung nichts aussagen. Nur in einem besonderen Falle ließ ich solche Nachtriebe stehen und über diesen einzelnen Fall, der in mehrfacher Hinsicht nicht ganz ohne Interesse sein dürfte, mögen noch einige kurze Angaben folgen.

Es handelt sich um einen der Balsaminen-Töpfe, in welchem an drei Individuen zu ziemlich verspätetem Zeitpunkte noch je ein Achsel sproß aus einem der beiden Kotyledonen zum Vorschein kam. Da genügend andere Exemplare für den ursprünglichen Versuchszweck vorhanden waren, ließ ich diese Regenerationstribe stehen. Der weitere Verlauf war dann der folgende: Zwei dieser Triebe entwickelten sich zu Laubsprossen, an denen allerdings die Größenverhältnisse etwas zurückblieben; der Sproß selbst, der nur geringe Anläufe zu einer Verzweigung aufwies, wurde etwa 12 bis 15 cm hoch, trug eine ziemliche Anzahl kleiner, aber gut entwickelter Laubblätter und brachte es bis zur Bildung von fünf nicht ganz normalgroßen, aber sonst anscheinend schön entwickelten Blüten. Beide Triebe waren stark verbändert und zeichneten sich durch vollständigen Mangel an Anthozyan aus; die Farbe der Blüten war gleichfalls rein weiß.¹ Der dritte dieser Sprosse zeigte ein abweichendes Verhalten: Er blieb sehr klein und entbehrte von Anfang an so gut wie aller Laubblattbildung; nur ein einziges, arg verkrüppeltes kleines Laubblättchen auf kurzem Stiele, rundlich, ganzrandig und von etwa $\frac{1}{2} \text{ cm}^2$ Flächenausdehnung kam zur Ausbildung, im übrigen ging dieser Sproß sofort und unvermittelt zur Blütenbildung über und brachte es auf eine verhältnismäßig große Zahl etwas zwerghafter, gestaltlich jedoch normal aussehender Blüten, aus denen auch einige kleine, relativ kurze und dicke Kapseln hervorgingen; letztere besaßen zwar das charakteristische Schwellgewebe, reagierten aber auch im vergilbten Zustande, also zu einer Zeit, wo normale Kapseln bei der leisesten Berührung aufspringen, nur auf starken Druck und auch dann war die Einrollungsbewegung eine abnorm träge. Die in ihnen enthaltenen gewachsenen Samenanlagen waren etwas gewachsen, aber dann in unentwickeltem Zustande geblieben, während bei den danebenstehenden normalen Pflanzen die meisten Kapseln reife Samen erzeugt hatten. Die Abb. 20, Taf. II, gibt diesen Sproß in natürlicher Größe wieder: Mit dem zwischen den beiden hypertrophierten (und hier schon infolge Alterns an den Rändern eintrocknenden) Kotyledonen stehenden, nur Blüten und Kapseln tragenden eigentümlichen Regenerationssprosse gewährt diese »Keimpflanze« ein sonderbares Bild. Das Austreiben dieses Achsel sprosses erfolgte Anfangs August; die photographische Aufnahme wurde am 21. September vorgenommen. Die ganze Pflanze war zu diesem Zeitpunkte 4 Monate alt, lebte aber noch weit in den Oktober hinein.

Wie der in Abb. 29, Taf. III, wiedergegebene Längsschnitt durch den apikalen Teil des Hypokotyls dieses Exemplares zeigt, handelt es sich um einen Kotyledonar-Achsel sproß zweiter Ordnung. Der Längsschnitt zeigt uns: bei *K* die Basis der Kotyledonen, bei *H* den vernarbten Stumpf des Hauptsprosses, bei *A* rechts und links die Stümpfe der gleich anfangs ausgetriebenen und entfernten Achsel sprosse erster Ordnung und bei *A'* den Basalstumpf des eben beschriebenen Nachtriebes. Die vorhin gewählte Bezeichnung »Achsel sproß zweiter Ordnung« ist cum grano salis zu nehmen: es erscheint fraglich, ob hier von einer Achsel knospe im eigentlichen Sinne die Rede sein kann; vielmehr steht nur fest, daß die Ursprungstelle dieses Sprosses zwischen der Basis des Kotyledo und der Achse des ersten Achsel sprosses gelegen war.

Noch eine Schlußbemerkung erscheint mir geboten. In dem ganzen Berichte über diese Versuche wurde nirgends der Beschaffenheit und Entwicklung des Wurzelsystems der Versuchsobjekte gedacht. Ich kann hierüber derzeit auch nur einige allgemeine Angaben beifügen. Es wäre dies wieder eine Frage, die einer erneuten gesonderten Versuchsreihe überlassen bleiben muß.

¹ Im Stengel von *Inupatiens Balsamina* tritt bekanntlich schon sehr bald Anthozyan auf, welches später wenigstens den älteren Internodien eine sehr stark rote Farbe verleiht. Auch bei allen Versuchspflanzen, gleichgültig ob normale oder dekapitierte, stellte sich die Anthozyanbildung ein. Nur zwei Exemplare unter allen machten eine Ausnahme: sie blieben von Anfang an rein grün. Eines dieser Exemplare gehörte einer Kultur mit normalen, das andere einer mit dekapitierten Pflanzen an. Beide Individuen blieben im Verhältnis zu den übrigen Exemplaren desselben Topfes schwächer, und das normale entwickelte schließlich rein weiße Blüten, während alle anderen zur Blüte gelangten Individuen in verschiedenen Farbentönen von rosa, rot und violett schwankten. Diese beiden anthozyanlosen Exemplare sind auch in den Abb. 3 und 4, Taf. I, erkennbar.

Daß das Wurzelsystem auch bei den dekapitierten Pflanzen zunächst eine ungestörte Entwicklung erfährt, kräftig gedeiht und ausreichend funktioniert, lehrt uns schon die überreiche Wasserversorgung der Versuchspflanzen, auf welche ja die vielen Erscheinungen von Hyperhydrie zurückgehen. Daß die weitere Entwicklung des Wurzelsystems schließlich ernstlich geschädigt sein müsse, läßt sich schon auf Grund der naturgemäß schlechten Ernährung infolge des Mangels des normalen Assimilationsapparates annehmen. Tatsächlich konnte bei verschiedenen Versuchspflanzen ein fast vollständiges Zugrundegehen der Wurzeln festgestellt werden. Bei *Helianthus* zum Beispiel konnten die alten dekapitierten Pflanzen, die dann schon meist auch an den oberirdischen Organen beginnende lokale Fäulnisvorgänge aufwiesen, beinahe ohne jede Anwendung eines kräftigeren Ziehens glatt aus der Erde ausgehoben werden und trugen nur mehr armselige Reste von Wurzeln, während die normalen Vergleichsexemplare einen Wurzelfilz erzeugt hatten, der fast den ganzen Topf ausfüllte. Soweit ich diesen Verhältnissen überhaupt für diesmal Aufmerksamkeit schenken konnte, glaube ich sagen zu können, daß unter den vorliegenden Versuchsbedingungen das Wurzelsystem bei den dekapitierten Pflanzen anfänglich keine merkliche Störung in seiner Entwicklung erfährt, daß dann aber das Ausbleiben der nötigen Nahrungszufuhr ein erst allmähliches, dann jedoch mitunter rasch zunehmendes Eingehen der Wurzeln herbeiführt. Es muß dahingestellt bleiben, wie lange sich die Versuchspflanzen ihre oberirdischen Organe zu erhalten vermöchten, wenn diese Schädigung der Wurzeln vermieden werden könnte. An dem Absterben der Wurzeln dürfte übrigens außer der unzureichenden Ernährung auch noch ein anderer Umstand beteiligt sein: Wie auf p. 27 [301] ausgeführt wurde, mußten gerade die Töpfe mit den dekapitierten Exemplaren wegen der Empfindlichkeit der hypertrophierten Kotyledonen gegen Wasserverlust stets sehr feucht gehalten werden; dieser ständige Überschuß an Wasser, der den Boden nie zu einem Austrocknen kommen ließ, mußte natürlich auf das Wurzelsystem schädlich einwirken. Bei den normalen Exemplaren wurden ja, der Gleichförmigkeit der Kulturbedingungen wegen, die Töpfe auch stets reichlichst mit Wasser versorgt, aber hier schuf doch die im anderen Falle in Wegfall kommende Transpiration das nötige Gegengewicht.

Noch manche andere Frage, die mit den hier beschriebenen Tatsachen zusammenhängt, mußte unerledigt bleiben! Solche Fragen wurden im Vorangehenden teils wenigstens gestreift, teils blieben sie ganz unerwähnt. Ich hoffe Gelegenheit zu haben, nach der einen oder anderen Seite noch ergänzende Versuche anstellen zu können.

Immerhin scheinen mir auch die bereits vorliegenden Ergebnisse wieder ein weiteres Licht auf unsere Erkenntnis zu werfen, wie weit einerseits die »fixiert« erscheinenden Gestalts- und Strukturverhältnisse der Pflanze und deren Entwicklung von den jeweiligen Lebensbedingungen abhängen, wie weit andererseits aber auch doch wieder durch die spezifische Natur der einzelnen Arten sowohl wie der einzelnen Organe bestimmte Bahnen der gestaltlichen Entwicklung vorgezeichnet sind, welche sich einer ausschließlichen und gleichsinnigen Beeinflussung durch die Umgebung entgegenstellen.

Zusammenfassung der wesentlichsten Ergebnisse.

Wird an Keimpflanzen durch frühzeitiges Abschneiden des Hauptssprosses und jedesmaliges Entfernen aller auftretenden Regenerationssprosse die Entfaltung des Sproßsystems verhindert, dann stellen sich an den Kotyledonen sowie an den Hypokotylen eine Reihe von Entwicklungsänderungen ein.

Die Kotyledonen zeigen im allgemeinen folgendes Verhalten:

1. Zunächst erfahren sie eine wesentliche Vergrößerung, sowohl hinsichtlich Flächenausdehnung als auch in Bezug auf Dickenzunahme. Die typische Umrißform erhält dabei keine oder nur ganz unwesentliche Veränderungen. Gleichzeitig findet ein stärkeres Ergrünen statt.

2. tritt eine Verlängerung der Lebensdauer über das normale Maß ein, und zwar, je nach den Arten, im Betrage von einigen Wochen bis zu mehreren Monaten.

3. ändert sich die Art des schließlichen Absterbens der Kotyledonen: sie welken in den meisten Fällen nicht ab, sondern vertrocknen allmählich, zeigen meist nicht die normalen Vergilbungserscheinungen und werden auch nicht abgegliedert, sondern gehen meist an der Keimpflanze und mit den übrigen Teilen zugleich ein.

4. Das durch die Dekapitierung der Pflanzen erzielte Wachstum der Kotyledonen ist lediglich ein Streckungswachstum infolge reichlicher Wasseraufnahme und beruht nicht auf Neubildung von Zellen, sondern nur auf Vergrößerung der von Anbeginn gegebenen. Es treten weder neuartige Gewebe auf, noch erfahren die ursprünglichen Gewebe Änderungen, welche im Sinne einer funktionellen Vervollkommnung gedeutet werden könnten. Eine Ausnahme macht nur die Erhöhung des Chlorophyllgehaltes, welche eine Erhöhung der assimilatorischen Leistungsfähigkeit bedingt und in der Hauptsache auf einer Vermehrung der Chlorophyllkörner beruht.

5. Sowohl das tiefere Ergrünen wie auch das Streckungswachstum können auch dann erzielt werden, wenn die Dekapitierung erst an älteren Keimpflanzen vorgenommen wird. Nur erreicht die Vergrößerung der Kotyledonen dann nicht immer mehr den vollen Wert, während Ergrünung jedesmal eintritt, auch wenn die Kotyledonen schon beginnendes Verblässen zeigten. In einem besonderen Falle wurden auf diesem Wege sogar schon gänzlich verfärbte Kotyledonen zu neuerlichem, wenn auch nicht kräftigem Ergrünen gebracht.

6. Die Vergrößerung der Zellen in den Kotyledonen erscheint als die Wirkung der durch die Versuchsbedingungen herbeigeführten Hyperhydrie. Diese ist bedingt durch die normale Tätigkeit des Wurzelsystems bei gleichzeitig, durch den Wegfall der Laubblätter bedingter, herabgesetzter Transpiration. Dieser hyperhydrische Charakter der Gewebe in den hypertrophierten Kotyledonen tritt zutage: in der das normale Maß überschreitenden Größe der Zellen, ihrem Wasserreichtum der lockeren Struktur der Gewebe und in deren Neigung zum Vertrocknen. Abweichend hingegen von den Charakteren gewöhnlicher hyperhydrischer Gewebe ist: die Beibehaltung der histologischen Charaktere der einzelnen Gewebearten, teilweise Inhaltsvermehrung (Erhöhung des Chlorophyllgehaltes und Speicherung plastischer Stoffe), sowie die erhöhte Dauerfähigkeit.

7. Auf Grund der Assimilationsenergie der Kotyledonen und gleichzeitiger Verhinderung von Organ-Neubildungen kommt es in den Kotyledonen der dekapitierten Pflanzen zu reichlicher Speicherung von Assimilaten. Als Spezialfall ist die Speicherung großkörniger Reservestärke in den Epidermen von *Cucurbita* und *Impatiens* hervorzuheben. Die normalen Kotyledonen dieser Pflanzen enthalten nur kleine, stärkefreie Plastiden in den Epidermiszellen. Im Falle einer unbehinderten Entwicklung nachträglich zur Ausbildung kommender Regenerationssprosse wird diese Speicherstärke zu deren Aufbau verwendet.

8. Es wird auf Grund der beobachteten Tatsachen der Meinung Ausdruck gegeben, daß das normale Vergilben und Abfallen der Kotyledonen den Erscheinungen beim Laubfalle überhaupt gleichzustellen sei und nicht auf Wasser- und Betriebsstoffentziehung durch »Konkurrenz« des Sproßsystems als unmittelbarer Ursache beruhe.

9. Es wird ferner die Anschauung vertreten, daß die erhaltenen Versuchsergebnisse gegen die Auffassung der Kotyledonen als »Hemmungsbildungen« sprechen. Die Kotyledonen erweisen sich als starre, in ihrer morphologischen und funktionellen Metamorphose im allgemeinen so weitgehend fixierte Organe, daß sie weder ihre äußere Gestalt noch ihre innere Struktur wesentlich zu ändern vermögen, auch wenn alle als hemmend in Betracht kommenden Faktoren wegfallen. Sie sind metamorphosierte Organe, aber keine Hemmungsbildungen. Die in den Versuchen zutage tretende Hypertrophie kann nicht als laubblattartige Entwicklung aufgefaßt werden. Nur die kurze Lebensdauer der normalen Keimblätter könnte allenfalls als eine Hemmungserscheinung gelten; die Lebensverlängerung der hypertrophierten Kotyledonen erscheint aber gleich-

falls nicht als unmittelbare Folge einer aufgehobenen Hemmung (»Konkurrenz«), sondern als plasmatisch bedingte physiologische Reizwirkung.

Die Hypokotyle verhalten sich sehr verschieden. Sie unterliegen den Wirkungen der Hyperhydrie in viel höherem Maße und zeigen ein starkes Zurückbleiben im Wachstum und in der inneren Differenzierung. Gleich den Kotyledonen erfahren sie bei einigen der Versuchspflanzen eine Erhöhung ihres Chlorophyllgehaltes durch Vermehrung der Chlorophyllkörner.

Hinsichtlich der pathologischen Veränderung, welche die Gewebe der Hypokotyle erleiden, wurde in der Hauptsache (in wechselndem Grade und in verschiedener Kombination) beobachtet: Starke hypertrophische Verlängerung speziell der Rindenzellen, vielfach auch der Markzellen, die Entstehung größerer, oft bedeutender Interzellularräume, häufiges Auftreten sekundärer Teilungen in den hypertrophisch vergrößerten Zellen, geringe Ausbildung der wasserleitenden Elemente, bei den verholzenden Arten vollständige Unterdrückung der sekundären Holzbildung, lokalisiert auftretende neue Bildungsherde mit gleichzeitigem Unterbleiben einer histologischen Differenzierung der mitunter ungemein zahlreichen Teilungsprodukte, also teils »Hypoplasien« teils »Hyperplasien«.

Äußerlich machen sich diese Veränderungen in verschiedenem Grade als örtlich beschränkte Geschwulstbildungen oder auflängere Strecken sich ausdehnende Schwellungen bemerkbar. Das für hyperhydriche Gewebe sonst geltende Merkmal der Verarmung an Inhaltsstoffen trifft auch hier, wie bei den hypertrophierten Kotyledonen, keineswegs allgemein zu. Es findet im Gegenteil vielfach eine sehr beträchtliche Stoffspeicherung statt.

Regenerationsvorgänge traten bei allen Versuchspflanzen als Folge der Dekapitierung auf. Regelmäßig kamen hiebei die Kotyledonar-Achselsprosse zur Entwicklung. Das weitere Verhalten ist dann nach den Arten verschieden. Bei fortgesetzter Entfernung aller jeweils auftretenden Ersatzsprosse reichte die Regenerationsfähigkeit bei einem Teile der Versuchspflanzen (*Helianthus*, *Ricinus*, *Cucurbita*, *Cucumis*, *Impatiens*, *Sinapis*) selten über die Bildung der ersten und eines oder zweier nachfolgender Ersatzsprosse aus den Achseln der Kotyledonen; bei anderen Arten (*Beta*, *Dianthus*, *Lactuca*) erwies sich die Regenerationsfähigkeit als unbeschränkt und erst mit dem Eingehen der Individuen selbst erlöschend. Das verschiedenartige Verhalten hinsichtlich der Andauer der Regenerationsfähigkeit beruht auf spezifischen Eigentümlichkeiten und kann nicht von den Ernährungsverhältnissen abhängig sein, weil gerade die mit großen und inhaltsreichen Kotyledonen versehenen Arten sich als träge in der Regeneration erwiesen. Ein Sonderfall bei *Impatiens* wird eingehender beschrieben.

Innsbruck, Botanisches Institut, im Oktober 1916.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	1 [275]
I. Die Kotyledonen	4 [278]
1. Größenzunahme und Ergrünung	4 [278]
2. Lebensdauer	6 [280]
3. Die Wirkung nachträglicher Dekapitierung	11 [285]
4. Zur Histologie und Physiologie der hypertrophierten Kotyledonen	13 [287]
II. Die Hypokotyle	25 [299]
III. Regenerationsvorgänge	31 [305]
Schlußbemerkungen	33 [307]
Zusammenfassung der wesentlichsten Ergebnisse	34 [308]

Tafel I.

Tafel I.

1. *Helianthus annuus*, Kotyledonen der normalen Pflanze im Alter von 5 Wochen. Nat. Größe.
 2. — — gleich alte hypertrophierte Kotyledonen. Nat. Größe.
 3. *Impatiens Balsamina*, normale Pflanzen im Alter von 6 Wochen.
 4. — — gleich alte dekapitierte Pflanzen. Abb. 3 u. 4 im gleichen Maßstabe verkleinert. Bezüglich der natürlichen Größe der Kotyledonen vergleiche Textfigur 3, p. 4 [278].
 5. *Lupinus albus*, Kotyledonen der normalen Pflanze, 5 Wochen alt.
 6. — — Kotyledonen der dekapitierten Pflanze, im gleichen Alter.
Beide Aufnahmen etwas unter Naturgröße.
 7. — — Normaler Kotyledo, nat. Größe.
 8. — — Hypertrophierter Kotyledo, nat. Größe.
 9. *Beta vulgaris* var. *rubra*, normale Kotyledonen, 6 Wochen alt, nat. Größe.
 10. — — Hypertrophierter Kotyledo, 6 Wochen alt, nat. Größe.
 11. *Sinapis alba*, *a* normaler, *b* hypertrophierter Kotyledo, 5 Wochen alt, nat. Größe.
 12. *Lactuca saliva*, 4 Wochen alte normale Kotyledonen, nat. Größe.
 13. — — 4 Wochen alte hypertrophierte Kotyledonen, nat. Größe.
 14. *Phascolus multiflorus*, 8 Tage alte Kotyledonen einer normalen Pflanze,
 15. — — 8 Tage alte Kotyledonen einer dekapitierten Pflanze. Beide Abb. schwach verkleinert.
-



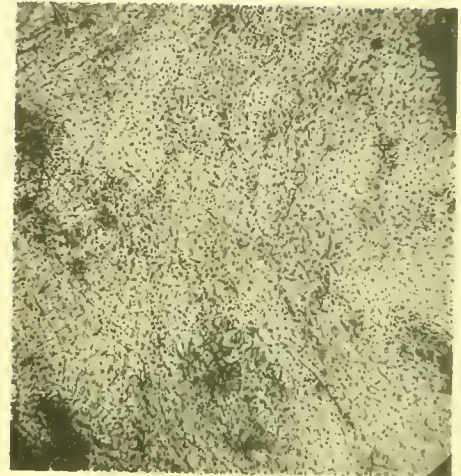
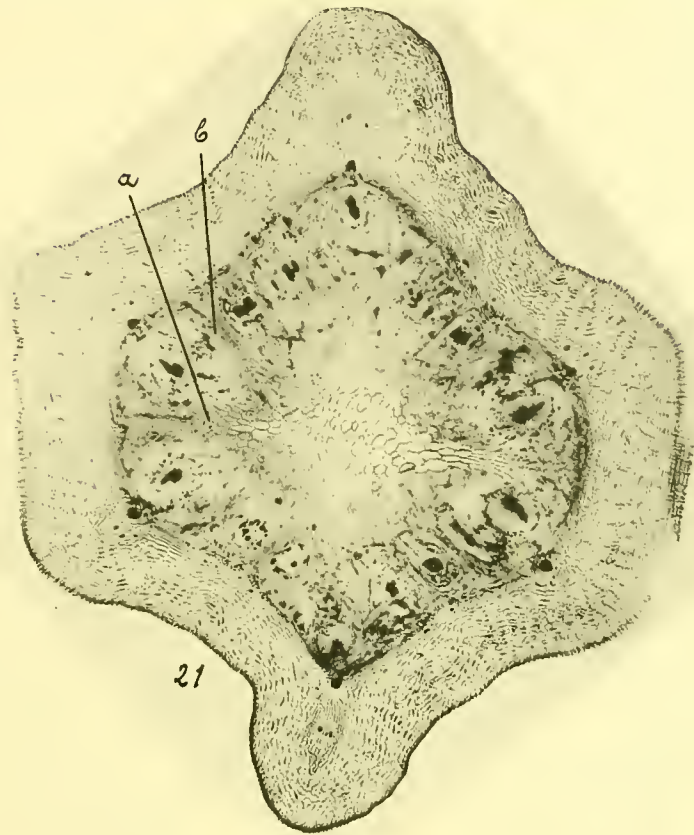
Wagner phot.

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien

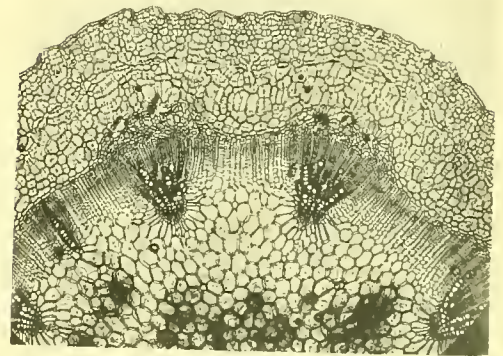
Tafel II.

Tafel II.

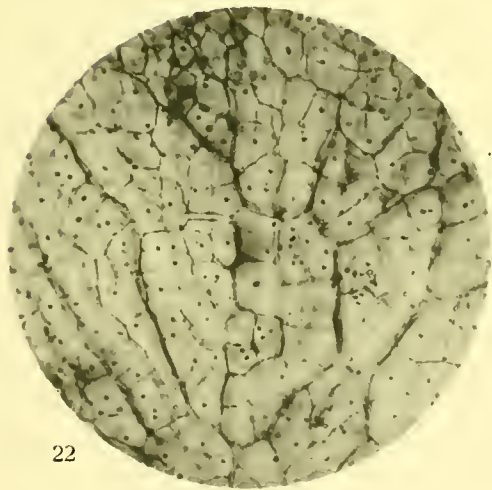
16. *Helianthus annuus*, Querschnitt durch das normale Hypokotyl. Vergrößerung 11 mal.
 17. — — Querschnitt durch das Hypokotyl einer dekapitierten Pflanze. Vergrößerung 11 mal (vergleiche hierzu Abb. 28, Taf. III).
 18. *Ricinus communis*, Querschnitt durch das Hypokotyl einer normalen Pflanze. Vergrößerung 11 mal.
 19. — — Querschnitt durch das Hypokotyl einer dekapitierten Pflanze. Vergrößerung 11 mal.
 20. *Impatiens Balsamina*, später Regenerationstrieb aus der Achsel eines alten, an den Rändern schon beginnende Vertrocknung zeigenden hypertrophierten Kotyledon eines dekapitierten Exemplares. Nat. Größe.
 21. *Helianthus annuus*, Querschnitt durch die Anschwellung des Hypokotyls an der Basis der Kotyledonen eines alten dekapitierten Exemplares. Eine schwächere solche Anschwellung zeigt Abb. 2, Taf. I. Vergrößerung ca. 7 mal.
 22. — — Hyperhydrisch vergrößerte und zahlreiche sekundäre Teilungen aufweisende Zellen aus der Markstrahlregion *a* in Abb. 21. Vergrößerung 95 mal.
 23. — — kleinzelliges undifferenziertes Gewebe aus der Region *b* in Abb. 21. Vergrößerung 50 mal.
-



23



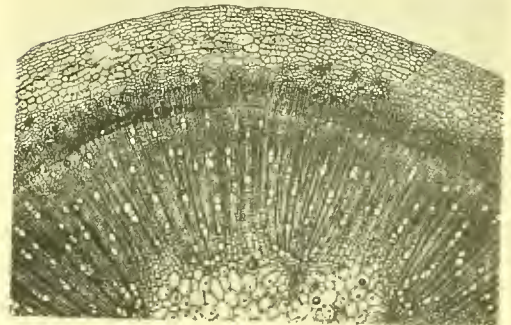
19



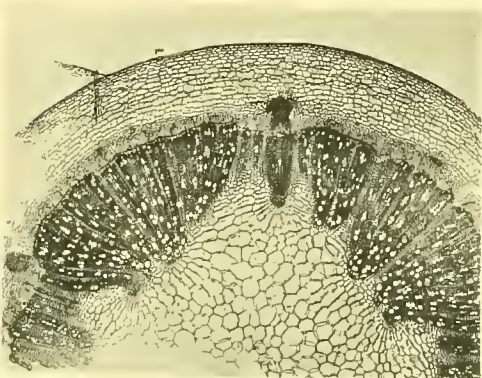
22



20



18



16



17

Wagner phot.

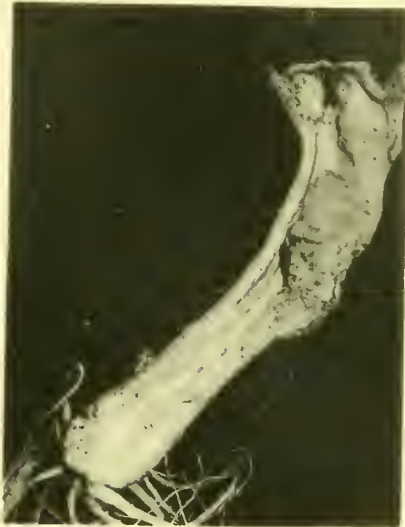
Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.

Tafel III.

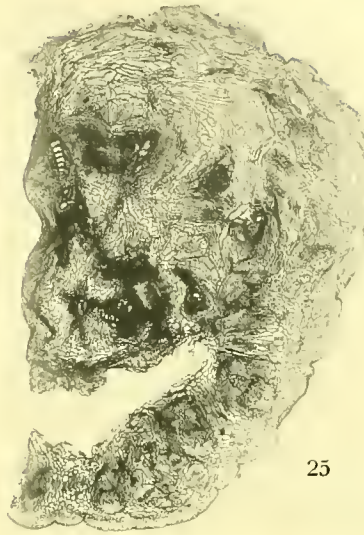


Tafel III.

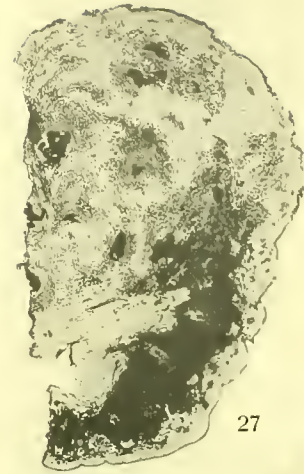
24. *Cucurbita* sp. Innere Wucherung im Hypokotyl einer dekapitierten Pflanze. Alkoholobjekt. Nat. Größe.
 25. — — Die Hälfte des Querschnittes durch diese Wucherung in 6facher Vergrößerung. Nach Hämatoxylin-Präparat.
 26. — — Partie aus dem Querschnitte Abb. 25 bei 12facher Vergrößerung.
 27. Dieselbe Wucherung im Querschnitte bei 4facher Vergrößerung nach einem Fuchsin-Pikrinsäure-Präparat. Die Verteilung der Stärkespeicherung zeigend (p. 30 [304]).
 28. *Helianthus annuus*. Hyperhydrisches Rindengewebe aus dem Hypokotyl einer dekapitierten Pflanze. Vergrößerung 53fach (vergleiche Abb. 17).
 29. *Impatiens Balsamina*. Längsschnitt durch den apikalen Teil des Hypokotyls der in Abb. 20 wiedergegebenen Pflanze. Vergrößerung $3\frac{1}{2}$ mal. Nach Haematoxylin-Präparat.
K Basis der Kotyledonen.
H Stumpf des abgeschnittenen Hauptsprosses.
A die Stümpfe der gleichfalls entfernten Achselprosse.
A' die Basis des in Abb. 20 ersichtlichen, Blüten und Kapseln tragenden Regenerationssprosses (p. 33 [307]).
 30. — — Epidermis der Unterseite der hypertrophierten Kotyledonen mit Stärkespeicherung. Nach Jod-Präparat. Vergrößerung 235fach.
 31. — — Epidermis der Oberseite der hypertrophierten Kotyledonen, nur kleine Plastiden mit geringem Stärkegehalt zeigend. Nach Jod-Präparat. Vergrößerung 235.
 32. *Cucurbita* sp. Epidermis der Unterseite der hypertrophierten Kotyledonen mit reichlicher Ansammlung von Reservestärke. Nach Jod-Präparat. Vergrößerung 210fach.
 33. *Dianthus Caryophyllus*, Plasmolysierte Epidermiszelle der Unterseite eines hypertrophierten Kotyledo mit kleinen, schwachgrünen Plastiden. Vergrößerung 140fach.
 34. *Ricinus communis*, Querschnitt durch den normalen Kotyledo. Nach Haematoxylin-Präparat. Vergrößerung 30fach.
 35. — — Querschnitt durch den hypertrophierten Kotyledo. Nach Hämatoxylin-Präparat. Vergrößerung 30fach.
 36. — — stärker vergrößerte Partie aus dem Querschnitte durch einen hypertrophierten Kotyledo, den typisch dorsiventralen Bau und die Zwangskrümmung der Palisaden zeigend (p. 15 [289]). Nach frischem, luftführendem Schnitte. Vergrößerung 85fach.
-



24



25



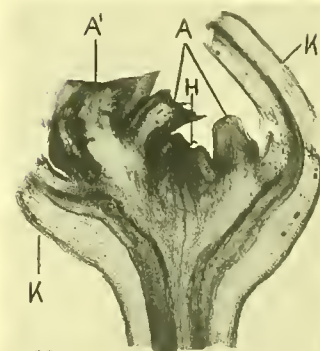
27



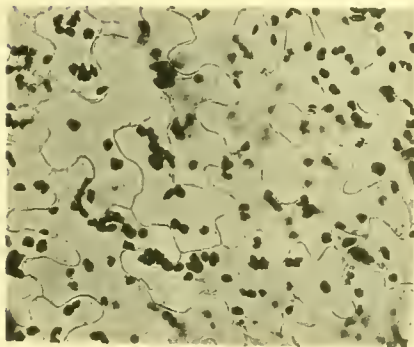
26



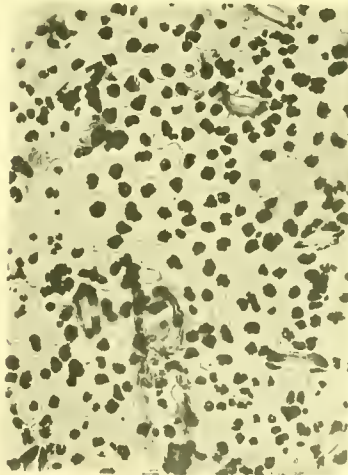
28



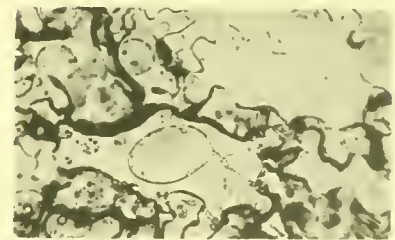
29



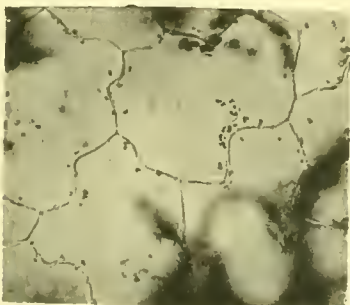
30



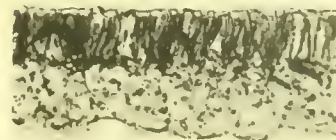
32



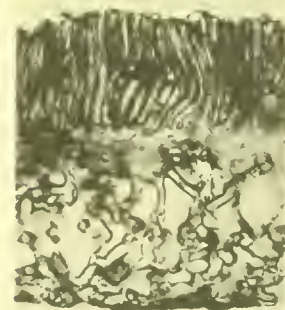
33



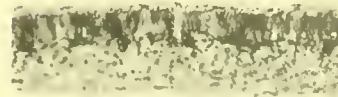
31



35



36



34

Wagner phot.

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denkschriften der Akademie der Wissenschaften.Math.Natw.Kl. Frueher: Denkschr.der Kaiserlichen Akad. der Wissenschaften. Fortgesetzt: Denkschr.oest.Akad.Wiss.Mathem.Naturw.Klasse.](#)

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [94](#)

Autor(en)/Author(s): Wagner Adolf

Artikel/Article: [Entwicklungsänderungen an Keimpflanzen. Ein Beitrag zur experimentellen Morphologie und Pathologie \(mit 3 Tafeln und 3 Textfiguren\). 275-311](#)