

Beiträge zur Kenntnis der Begoniaceen.

Von Walter Sandt.

Mit 14 Abbildungen im Text.

I. Symmetrieverhältnisse.

Ihren deutschen Namen hat die Familie der Begoniaceen von ihren schiefen Blättern erhalten, die in mehr oder weniger ausgeprägtem Maße bei allen Vertretern der Schiefblätter vorkommen. Die Blätter können in Größe, Ausbildung und Gestalt sehr verschieden gebaut sein. So gibt es ganzrandige, gelappte, gefiederte und handförmig zerteilte, große und kleine, hygrophile und solche mit mächtig entwickeltem Wassergewebe (*Beg. venosa*, *incana*, *angularis* u. a.).

Immer sind sie in zwei Längsreihen übereinander am Stamme angeordnet, und in diesen liegen die schmalen Hälften aller Blätter auf der einen Seite (Minusseite), die breiten auf der anderen Seite (Plusseite). Jedes Blatt ist somit dem nächsten und vorhergehenden gegenwärtig, und die beiden Blattreihen stehen (wenn man von der unterschiedlichen Höhe der Insertion der Blätter absieht) symmetrisch zueinander. Alle Begonien besitzen dorsiventrale Sproßachsen, auch die orthotropen anscheinend radiären. Abgesehen von der gleich zu erörternden Stellung der Blätter, durch die der dorsiventrale Charakter auch dieser Arten augenfällig wird, äußert er sich schon im physiologischen Verhalten der Sprosse. Je nach dem Grad ihrer Asymmetrie wenden sich die Blätter mit ihren Blattspitzen \pm nach einer Seite — immer ist es die Minusseite —, eine Einrichtung, die für die Raum- und Lichtausnutzung der Pflanze zweifellos Vorteile bietet.

Die Dorsiventralität der Sproßachse gibt sich bei einigen Arten auch im anatomischen Bau kund und in der Ausbildung und Anordnung der Gefäße. So besitzen die kletternden Begonien (es sind Wurzelkletterer nach Art des Efeus) mehr oder weniger abgeplattete Sproßachsen. Bei den niederliegenden Arten mit kriechendem Rhizom sind die Gefäße der Unterseite (der Plusseite) kräftiger entwickelt.

Jedes Blatt besitzt zwei Nebenblätter. Das auf der Minusseite wird vor dem der Plusseite gewöhnlich zeitlich früher angelegt und übergreift es dann auch mit beiden Rändern in der Knospe. Allein auch der umgekehrte Fall tritt ein, wie bei *Beg. scandens*, *repens* und *Limminghei*, wo die Stipel der Plusseite die der Minusseite deckt. Ich bezeichne daher die Stipeln einheitlich, Plusstipel mit α , Minusstipel mit β . Goebel¹⁾ hat zuerst darauf hingewiesen, daß die Dorsiventralität des Sprosses sich auch auf die Stipeln erstrecken kann. Doch kommen bei den einzelnen Arten so viele Verschiedenheiten in Größe und Form der Nebenblätter vor, daß sich eine einheitliche Gesetzmäßigkeit daraus nicht ableiten läßt. So ist z. B. α größer als β bei *Beg. hirtella*, *malabarica*, *ulmifolia*, *Sandersii*, *Schmidtiana* u. a.; gleich groß sind beide Stipeln bei *Beg. scandens* und *sanguinea*; bei *Beg. foliosa* und *Poggei* ist die β -Stipel vor der α -Stipel gefördert und größer ausgebildet. Ebensowenig ist ihre Größe zu der der Blätter eine konstante. Kleinblättrige Arten können oft relativ größere Stipeln aufweisen als großblättrige. Bei manchen Arten sind die Nebenblätter fleischig entwickelt (*Beg. angularis*), bei anderen wieder häutig (*Beg. venosa*), hinfällig oder am Stamme bleibend, so daß sie direkt als systematisches Unterscheidungsmerkmal herangezogen werden²⁾. Erwähnen will ich nur noch, daß die Stipeln durch seitliche Auswüchse weitere Modifikationen erfahren können. So ist ihre Rückenseite deutlich gekielt bei *Beg. scandens*, *repens*, *heracleifolia*, *valida*, *macrophylla*, *hydrocotylifolia*. Bei vielen niederliegenden Arten sind die Nebenblätter deutlich asymmetrisch gebaut und stehen schwach säbelförmig vom Stamme nach außen gerichtet (*Beg. Rex*).

Hinsichtlich ihres Wuchses kann man bei den Begonien zwei Typen unterscheiden, den der aufrechtwachsenden, meist orthotropen von dem der niederliegenden, kriechenden, ausgesprochen plagiotropen Arten mit verdickter und gestauchter Sproßachse. Arten mit schräg ansteigender Sproßachse leiten von einer Gruppe zur anderen über. Diese Einteilung deckt sich keineswegs mit der systematischen, können doch plagiotrope Arten wieder orthotrop werden und umgekehrt, sie ist vielmehr eine ökologische, zum Teil durch die Standortverhältnisse bedingte.

Bei den aufrecht wachsenden Arten (z. B. *Beg. semperflorens*, *hirtella*, *venosa*) sind die Blattzeilen am Stamme diametral gegenüber

1) Goebel, Organographie, 2. Aufl., pag. 262.

2) Sektionen *Lepisia*, *Steineria*, *Trendelenburgia*, *Trachelocarpus* u. a. in Engler-Prantl, a. a. O.

insetiert. Die Konvergenz der Blattzeilen (durch Drehung der Spreiten und Blattstiele) findet stets nach der morphologischen Unterseite der Zweige, also der von der Abstammungsachse abgerichteten Seite hin statt; die Zweige sind also epinastisch¹⁾. Bei den niederliegenden Begonien (den *Gireoudia*-artigen der Nomenklatur Klotzsch²⁾) ist eine Seite dem Boden angedrückt und in ihr mit Wurzeln befestigt.

Aufrechtwachsende Begonien.

Achselsprosse stehen hier mitten in der Blattachsel. Die Seitensprosse, deren Hauptschnitt (Symmetrieebene) mit der des Muttersprosses im typischen Falle sich kreuzt, beginnen regelmäßig mit einem Vorblatt auf der Plusseite, das die Knospe einhüllt. Ihm gegenüber kommt das erste Laubblatt des Achselsprosses auf der Minusseite (der Hauptachse) zur Entfaltung.

Bei den kletternden Arten *Beg. repens* und *scandens*, aber auch bei großblättrigen, aufrechten Arten, wie *Beg. vitifolia*, *valida* tritt eine Drehung des Achselsprosses bereits in der Knospelage ein, derart, daß die Symmetrieebenen von Haupt- und Nebensproß zusammenfallen. Das Vorblatt steht dann dem Tragblatt superponiert, das erste Laubblatt ihm gegenüber auf der Seite der Hauptachse. Es wird damit erreicht, daß bei der Entfaltung der Blätter des Achselsprosses ihre Plus- und Minusseiten gleichsinnig mit denen der Mutterpflanze orientiert sind. Vergewärtigt man sich die Tatsache, daß bei den kletternden Arten die Plusseite (die immer die Schattenseite ist), dem Substrat anliegt, so befindet sich der austreibende Sproß von vornherein mit seinen Blättern in der „fixen Lichtlage“.

Bei fast allen von mir untersuchten Begonien von aufrechtem, buschigem Wuchs, bei denen die Blätter mit ihren Minusseiten konvergieren, standen sich die Insertionen der Blattzellen am Stengel annähernd diametral gegenüber. (Eine Ausnahme macht z. B. *Beg. Evansiana*, wo die Blätter schon in der Knospe auf etwa 90° einander genähert sind.) Die Konvergenz der Blattspitzen wurde durch die Krümmung der Blattstiele nach der Minusseite und eine weitere Drehung der Blattspreiten aufeinander zu bewirkt. Das Diagramm von Eichler für *Beg. zebrina* könnte aber den Eindruck erwecken, als wenn die Blattzeilen immer auf der Unterseite des Sprosses entstünden. Wie Schnitte durch Sproßvegetationspunkte zeigten, ist dies aber selbst bei so stark plagiotropen Sprossen wie *Beg. fuchsoides* und *foliosa* nicht

1) Vgl. Eichler, Über Wuchsverhältnisse der Begonien, a. a. O. Goebel, Organographie, pag. 260.

der Fall. Diese einander im Wuchs ähnlichen Arten tragen kurze, gestielte, kleine Blätter, die ihre Spreiten flach auf der Oberseite des Sprosses entfalten, wie die Fiedern eines Fiederblattes. Sie werden bereits in der Knospe mit nach oben gerichteter Spreite angelegt, so daß sie sich bei der Entfaltung nur flach auszubreiten brauchen. Trotzdem die Blätter auf die Stengeloberseite sich wenden, rücken ihre Insertionen nicht aus der $\frac{1}{2}$ -Stellung am Sproß heraus, wie man bei diesem ausgesprochen plagiotrophen Wuchs vielleicht erwarten könnte.

Die Infloreszenzen, die bei *Foliosa* nur aus einem Dichasium mit einer männlichen Mittelblüte bestehen, die abfällt, noch ehe die beiden weiblichen Blüten reif werden und sich öffnen, stehen in der Blattachsel bisweilen etwas aus der Mitte nach der Plusseite verschoben. Die männliche Primanblüte ist im Dichasium stets auf die Hauptachse zu gerichtet, ihre beiden fertilen Vorblätter, in deren Achseln die beiden weiblichen Sekundanblüten stehen, konvergieren schwach nach außen, so daß auch die weiblichen Blüten von vornherein eine in bezug auf die Sproßachse abgerichtete Lage in der Infloreszenz einnehmen. Von den drei Ovarflügeln der weiblichen Blüten zeichnet sich einer durch besondere Größe aus. Dieser ist stets auf die männliche Blüte zu gerichtet. Die Infloreszenz wächst schräg aus der Blattachsel nach oben. Dabei dreht sich der Infloreszenzstiel so, daß die männliche Blüte, die bis dahin der Sproßachse zugewandt war, jetzt nach oben schaut. Erst beim Aufblühen richtet sich die männliche Blüte durch eine deutliche Krümmung ihres Blütenstiels vertikal nach oben (wahrscheinlich geotropische Umstimmung), während die noch jungen weiblichen Blüten auch weiterhin unverändert ihre Lage beibehalten.

Die im Wuchs ganz ähnliche *Beg. fuchsioides* Hook. mit größeren Blättern und gleich großen Stipeln hat reichblütigere Infloreszenzen. In Eichlers Diagramm¹⁾ steht die mittlere, männliche Blüte gegenüber den beiden in ihren Vorblättern entstandenen weiblichen Blüten nach außen gerichtet. Es erstreckt sich aber der exotrophe Wuchs der Begonien auch auf die Infloreszenzen, und die früher entstandenen Blüten stehen zu den später angelegten immer relativ nach innen auf die Hauptachse gerichtet. Die großen Ovarflügel sind dabei immer nach ihrer entsprechenden männlichen Medianblüte orientiert. Diese Förderung der Außenseite der Infloreszenzen macht sich sehr häufig schon bei weiterer Verzweigung bemerkbar. So treten Wickel, mit denen dichasiale Infloreszenzen in ihren letzten Verzweigungen oft

1) Eichler, a. a. O

abschließen, zuerst an den von der Sproßachse relativ am weitesten abstehenden Ästen auf. Das gleiche gilt für alle in Wickel auslaufende zymöse Blütenstände der Begonien.

Die Seitensprosse stehen inmitten der Blattachsel und beginnen mit einem Vorblatt auf der Oberseite (Plusseite). Der Achselsproß dreht sich bei der weiteren Entwicklung aus seiner ursprünglich zur Medianebene des Tragblattes gekreuzten Stellung (erstes Laubblatt nach der Unterseite gerichtet) in diese; bei rechtsstehenden Sprossen also nach rechts, bei linksstehenden nach links. Treten in der Achsel des Vorblattes weitere Sprosse auf, so zeigen sie die gleiche Symmetrie wie die Achselknospe. Auch sie drehen sich bei der Entfaltung wie diese und stellen ihre Oberseite parallel zur Oberseite des Hauptsprosses.

Begonia Poggei Warbg. zur afrikanischen Gattung *Fusibegonia* gehörig, besitzt nur schwach asymmetrische Blätter. Die Blattzeilen konvergieren auf der Seite der kleineren Blatthälften. Wie Irmacher¹⁾ für die nahe verwandte *Beg. Eminei* angibt, tritt auch hier eine Verteilung der Geschlechter auf verschiedene Blütenstände ein. Auffallend ist, daß die Achselsprosse nie allein, sondern immer mit Infloreszenzen auftreten. Zuerst wird stets eine männliche Infloreszenz angelegt, die ein Dichasium vorstellt, dessen letzte Verzweigungen in Wickel ausgehen. Die beiden Brakteen der Primanblüte sind meist auf einer oder auf beiden Seiten wenigstens im unteren Teil verwachsen, so daß auf dem Schnitt der Blütenstand oft von einer allseitig geschlossenen Hülle umgeben ist. Zeitlich nur wenig später erscheint neben dieser Infloreszenz auf der nach der $+$ -Stipel des Tragblattes zu gelegenen Seite der Achselsproß, der bei weiterem Wachstum die Infloreszenz, die annähernd in der Mitte der Blattachsel ihre Insertion hatte, nach der Minusseite der Sproßachse abdrängt, so daß bei einer blühenden Pflanze alle männlichen Infloreszenzen auf diese Seite die Achselsprosse auf die Plusseite zu stehen kommen²⁾.

Der Achselsproß (s. Fig. 1), dessen Symmetrieebene zu der des Hauptsprosses, wie es der allgemeinen Regel entspricht, gekreuzt ist, beginnt mit einem seitlichen Niederblatt auf der Plusseite (das freilich immer

1) Irmacher, a. a. O. pag. 572.

2) Beide Axillargebilde entstehen unabhängig voneinander; ihre Leitbündel entspringen getrennt aus der Hauptachse und weisen auch vorher keinerlei Verbindung miteinander auf, was etwa darauf schließen ließe, daß der Sproß ein Beisproß der Infloreszenz wäre. Diese wiederum steht außerhalb des Vorblattes des Achselsprosses.

etwas nach dem Tragblatt zu verschoben ist), worauf das erste Laubblatt ihm gegenüber auf die Minusseite zu stehen kommt. Dieser Sproß bringt nun eine Anzahl von weiblichen Infloreszenzen hervor, von denen die erste in der Achsel des Niederblattes (α), die weiteren in den

Achseln der Laubblätter stehen. Sie stellen wie die männlichen Infloreszenzen Dichasien mit Wickelenden vor, sind aber nicht so reichblütig wie diese. Zur besseren Raumausnützung rücken sie etwas in die β -Stipeln ihrer Tragblätter, kommen also auf der Plusseite (des Hauptsprosses) zur Entfaltung.

Zuweilen treten noch Infloreszenzen mit σ und ♀ Blüten auf. Dann schließen letztere wie bei den gewöhnlichen Begonien die Infloreszenzäste ab. Ich fand diese Erscheinung bei mehreren Stücken, und zwar nicht nur bei den einzelstehenden männlichen Infloreszenzen, sondern auch bei den weiblichen der Achselsprosse. Bei ersteren waren dann immer die Endblüten weiblich, bei letzteren die Priman- und Sekundanblüten männlich. Aber auch die männliche Blütengeneration, wenn ich so sagen darf, kann übersprungen werden. Dann treten an Stelle der männlichen Infloreszenzen auf der Minusseite rein weibliche Dichasien auf, wie ich an einem kräftig ernährten Seiten-

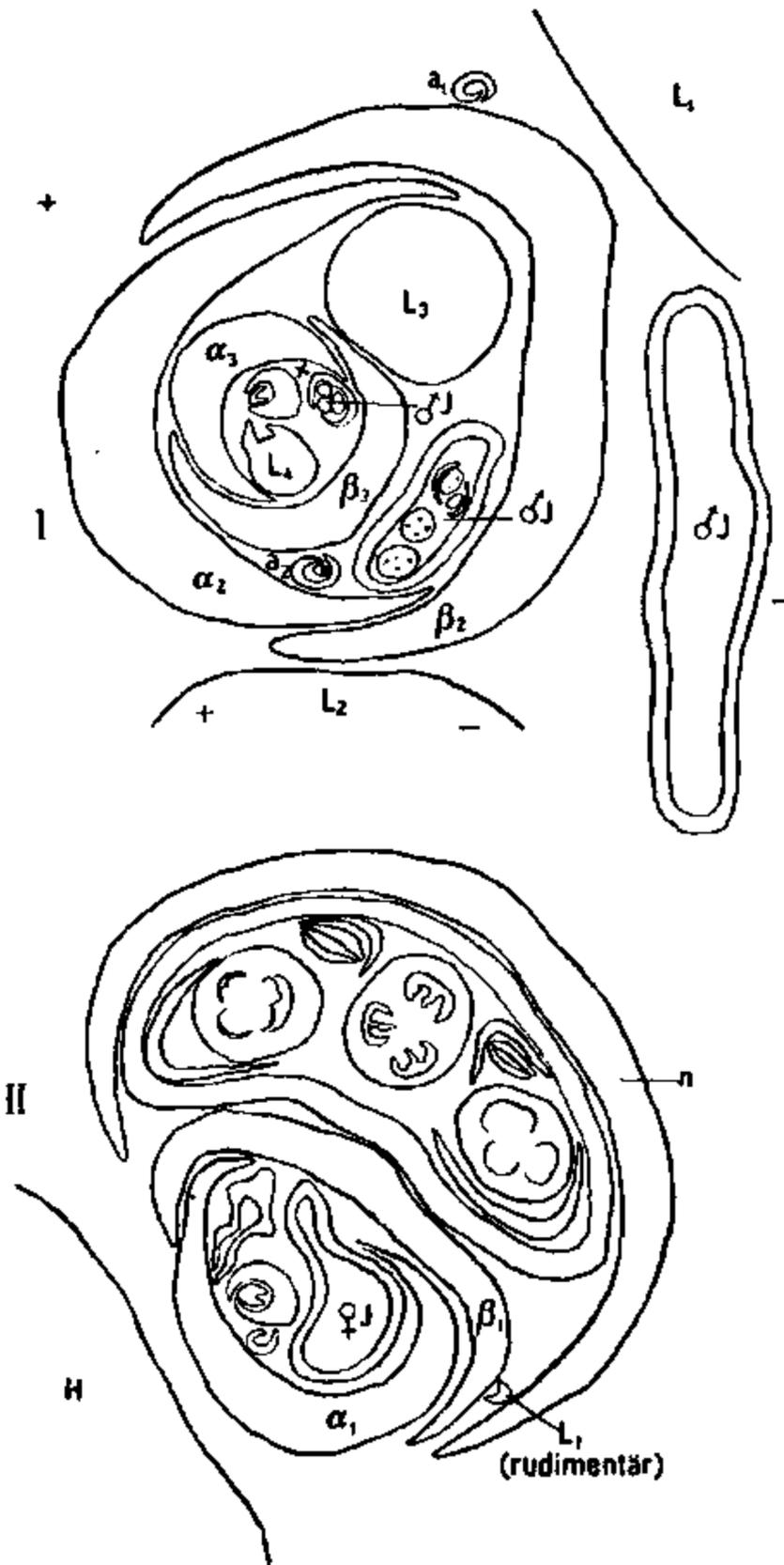


Fig. 1. Beg. Poggei. I Hauptsproß \times Achselsproß von L_2 nicht mehr getroffen. II Achselsproß a_1 von L_1 in derselben Lage wie bei I. „ sein Vorblatt. H Hauptsproß.

sproß eines Stockes sah. Man kann wohl bei den Begonien von einer ausgesprochenen Tendenz, die Geschlechter zeitlich getrennt hervorzubringen, sprechen, die sich bei den meisten Begonien in einer Protandrie äußert (vgl. auch S. 351). Ob dieses Verhalten mit einer

Änderung der für den Blütenaufbau von der Pflanze bereitgestellten Baustoffe zusammenhängt, will ich nicht behaupten. Immerhin scheint es mir so zu sein. Guter Ernährungszustand begünstigt zweifellos das Auftreten von weiblichen Blüten, wenn er auch die Ausbildung von männlichen Blüten natürlich nicht hindert. Bei Hungerpflanzen werden jedenfalls zuerst die weiblichen Infloreszenzen in Mitleidenschaft gezogen. So gelangten bei einer entblätterten Poggei wohl noch reichlich männliche Blüten, aber nur noch zwei kleine weibliche Blüten zur Ausbildung. An Wurzelälchen stark erkrankte Pflanzen trugen zwar noch einzelne männliche Blüten, aber keine weiblichen mehr.

Ein interessantes Gegenstück zu *Beg. Poggei* ist die im Habitus sehr ähnliche *Beg. injoloënsis* D. W.¹⁾, von der zwei junge Exemplare im Sommer 1919 im Münchener Garten blühten. Wie bei *Poggei* erscheint der Achselsproß stets mit einer Infloreszenz in derselben Stellung wie bei *Poggei*. Diese trug aber nur weibliche rotviolette Blüten. Leider fielen die Pflanzen im Herbst 1919 einem Gärtnerstreik zum Opfer.

Beg. Evansiana Andr. (syn. *Beg. discolor*) weicht vom Typus der aufrechten Begonien insofern ab, als die Anlage der Achselknospen statt mit einem regelmäßig mit zwei zur Medianebene des Tragblattes gekreuzten, den Stipeln also superponierten Vorblättern erfolgt. Eine Spaltung des unpaaren (normalerweise bei anderen Begonien auf der Plusseite stehenden Vorblattes) liegt hier nach ihrer ganzen Entstehung und Innervation zu urteilen, nicht vor. Wenn das zweite Vorblatt das erste Laubblatt auf der Minusseite ersetzt, was ich annehme, erklärt sich daraus noch nicht die Stellung des dritten Blattes (des ersten laubigen), das statt dem zweiten gegenüber, zwischen beide zu stehen kommt und mithin dem Tragblatt adossiert wird²⁾.

Wohl mit der Eigenschaft im Herbst, wo die Pflanze „einzieht“ axillare Sproßknöllchen hervorzubringen, hängt es zusammen, daß in den Blattachsen auch im Frühjahr und den Sommer über neben dem ersten Achselsproß eine Reihe weiterer zur Ausbildung gelangen. Es ist nun interessant, inwieweit die Symmetrie des Hauptsprosses sich auch noch auf diese weiteren Seitensprosse geltend machen kann. Das erste Laubblatt des primären Achselsprosses steht stets abaxial mit

1) Erwähnt im *Sylloge Florae Congolanae*, Bd. II. Brüssel 1910.

2) Man könnte vielleicht auch geltend machen, daß bei *Evansiana* das Vorblatt unterdrückt und das erste durch Drehung von der Minusseite adaxial gestellte Laubblatt obliteriert sei. Die Vorblätter wären dann dessen Stipeln. Da indes beide Blätter Achselsprosse tragen, scheidet diese Deutung aus.

seiner Plusseite nach der Plusseite des Hauptsprosses gerichtet. Ihre Hauptschnittebenen laufen also parallel, nicht gekreuzt. Die Anordnung der weiteren Sprosse ist eine dichasiale (wie bei den Infloreszenzen). Gelegentlich tritt zwischen Tragblatt und diesem primären Achselsproß ein weiterer serialer Sproß auf, der hinsichtlich seiner Symmetrie und Ausbildung nur eine Wiederholung des ersteren darstellt. Auch hier steht das erste Laubblatt auf der dem Tragblatt zugekehrten Seite. Bei den in den Vorblättern (n_1 und n_2) des primären Achselsprosses angelegten sekundären Sprossen standen in den meisten Fällen das erste Laubblatt diesem abgerichtet, also wieder relativ abaxial. Jedoch auch der umgekehrte Fall trat ein, wo das erste Laubblatt auf der Seite des Primärsprosses angelegt wurde. Solche Knospen standen aber auf der Plusseite der Mutterpflanze. Da ich hinreichend junge Sprosse untersuchte, wo das erste Blatt gerade am Vegetationspunkt angelegt war, ist eine Täuschung, die durch eine eventuell nachträglich eingetretene Streckung und Drehung der Knospe denkbar wäre, ausgeschlossen.

Es wären hierfür zwei Möglichkeiten diskutierbar. Einmal kann die Symmetrie der Mutterpflanze den Einfluß des Primärsprosses auf seinen Achselsproß aufgehoben haben, oder das Licht hat (im gleichen Sinne) die Entstehung des Blattes auf der Lichtseite (Minusseite der Pflanze) bewirkt. Bei den weiteren tertianen Sprossen werden diese Unstimmigkeiten noch größer. Hier waren meist die Vorblätter ungleich groß, und zwar waren dann stets die relativ auf den Primärsproß zu gerichteten die geförderten, die in ihrer Achsel noch weitere normal nicht mehr zur Entwicklung gelangende kleine Sproßanlagen enthielten.

Niederliegende Begonien.

Bei den Begonien mit schräg ansteigender oder dem Boden anliegender Sproßachse rücken die Blattzeilen auf die Oberseite, wo sie einander bis auf 90° und mehr genähert sein können. Die Blattspreiten schauen mit ihren Minusseiten nach oben bei der Entfaltung. Durch Überkippen auf ihren Stielen werden die Blätter später mit ihren Spitzen nach unten gerichtet, so daß die Plusseiten jetzt nach oben stehen. Dadurch sind die Oberseiten der Blätter jetzt entgegengesetzt zur Wachstumsrichtung der Sproßspitze gestellt (Fig. 2).

Eichler schreibt von den niederliegenden Begonien: „Würden hier ebenfalls wie bei den aufrechten Arten die Blattzeilen nach der Unterseite hin konvergieren, so würde für die Pflanze eine wenig vorteilhafte Situation geschaffen; sie müßte die Blätter, um sie zur

Entfaltung zu bringen, zwischen Boden und Stengel hindurch dem Lichte zubiegen. Dabei würden zugleich die schmalen Blatthälften voneinander entfernt und die breiten einander zugekehrt werden, woraus ebenfalls eine Inkonvenienz sich ergäbe. Aus diesen Schwierigkeiten hilft sich sozusagen die Pflanze dadurch, daß sie von vornherein die ganze Blattdisposition umkehrt; sie entwickelt die beiden Blattseiten auf der Oberseite des Stengels — dieser wird also hyponastisch —, richtet die Blätter mit der Oberseite nach unten und stellt auf diese Weise alles in diejenige Disposition, welche für die durch die Wachstumsart gegebenen Verhältnisse am zweckdienlichsten erscheint.“ —



Fig. 2. Beg. Rex. Schattenseite.

Diese Darstellung trifft aber den Nagel nicht auf den Kopf, denn es ist bei diesen Arten die morphologische Oberseite, also die der Abstammungsachse zugekehrte, die nach unten gerichtete. Eichlers Ansicht wäre richtig, wenn die niederliegenden Begonien mit ihrer Bauchseite nach unten zu liegen kämen. Sie kehren aber tatsächlich ihre Rückenseite dem Substrat zu. Jede adaxiale Seite eines Achsel sprosses wird somit schon durch die schräge Lage der Mutterachse zum Horizont von vornherein eine „Unterseite“ sein. Sehen wir deshalb von den hier in doppeltem Sinne gebrauchten Begriffen Oberseite und Unterseite ab, und beziehen uns bei der Symmetrie der Sproßseiten auf ihre Lage zur Hauptachse, dann werden wir finden, daß die

Blattzeilen auch hier wie bei den aufrechten Arten auf der abaxialen Seite konvergieren. Eine Umkehr der Blattdisposition ist also nicht eingetreten. Wären die Sprosse hyponastisch, dann müßten die Achsel sprosse auch in der Knospe mit ihrer Minusseite auf die Mutterachse gerichtet sein. Das Diagramm Eichler's von Beg. Rex, in dem dies auch so dargestellt ist, ist aber unrichtig. Ich habe bei allen Achsel sprossen der Begonien immer die Plusseite relativ auf den Hauptsproß zu gerichtet angetroffen. An dieser Tatsache ändern auch Drehungen, (die aber nie soweit gehen, daß etwa die Minusseite der Hauptachse



Fig. 3. Im Dunkeln aufrecht gewachsener Achsel sproß von Beg. Rex.

zugekehrt wird), und Verlagerungen der Achselknospe (Beg. Rex) nichts. Wenn irgendwie, so muß meines Erachtens im Verhalten des Achsel sprosses zum Hauptsproß die Frage, ob Hypo nastie oder Epinastie vorliegt, sich entscheiden. Die Wachstumsförderung der die Wurzeln produzierenden Plusseite bei niederliegenden Begonien vor der blättertragenden Minusseite ist eine korrelativ bedingte. Ich will aber nicht unerwähnt lassen, daß ein Vertauschen dieser Seiten etwa durch einfaches Umstellen der Angriffsrichtung der Schwerkraft (durch Drehung der Sproßachse um 180°) nicht zu einem Erfolge führte.

Daß es das Licht ist, was den niederliegenden Wuchs der Gireoudia-artigen Begonien bedingt, läßt sich leicht durch Dunkelkulturen zeigen. Fig. 3 zeigt einen Achsel sproß, der ausgetrieben ist, während die Mutterpflanze 2 Monate lang unter einem schwarzen Pappzylinder gehalten war. Abgesehen davon, daß er stark etioliert sein muß, die Blattspreiten sehr klein, die Internodien gestreckt sind, interessiert uns das den aufrechten Begonien völlig analoge Verhalten. Auch die Divergenz der Blattzeilen ist eine größere geworden. Ein im Frühjahr 1920 mit Beg. rubella, einer gleichfalls niederliegenden Art, wiederholter Versuch

ergab das gleiche eindeutige Resultat. Der Antagonismus der Vorder- und Rückenseite wird bei Ausschluß des Lichtes aufgehoben, nicht derart vollständig, daß nun auch die Blattzeilen diametral gegenüber angelegt werden, wohl aber wächst der Sproß jetzt negativ-geotropisch nach oben.

Bei diesen niederliegenden Begonien nimmt der Achselsproß (mit wenigen gleich zu besprechenden Ausnahmen) immer die Mitte der Blattachsel ein.

Die von Eichler gemachte Angabe, daß die Achselsprosse dieser Begonien statt mit einem mit drei Niederblättern beginnen, ist von Kolderup-Rosenvinge bereits richtiggestellt worden. Eichler hat die Stipeln des ersten oft ganz rudimentär bleibenden Laubblattes auch für Vorblätter gehalten. Eichler behauptet aber auch, daß der Achselsproß aller niederliegenden Arten aus der Achselmitte heraus in die Plusstipel des Tragblattes rücke. Er generalisiert somit aus einem Verhalten, wie es bei *Beg. Rex* tatsächlich besteht, auf die ganze Gruppe. Dieser Irrtum, daß aus Zweckmäßigkeitsgründen für die Entfaltung des Sprosses dieser auf die Unterseite der Pflanze rücken müsse, hat sich auch in die weitere Literatur eingeschlichen. Ich führe nur Warburg¹⁾ an: „... bei den niederliegenden sind die Axillarknospen nach der Unterseite des Muttersprosses hinabgerückt, so daß sie in die Achsel des zweiten (d. h. des bedeckten) Nebenblattes zu stehen kommen. Hierdurch wird erreicht, daß die Begonien sofort beim Austreiben in eine günstige Lage kommen.“

Dieser zwingende Grund liegt nun aber für die Begonien augenscheinlich nicht vor. Ich kann die angegebene Stellung der Seitenknospe in der Plusstipel des Tragblattes lediglich für *Beg. Rex* bestätigen. Diese Eigenheit von *Beg. Rex* überträgt sich auch auf ihre Bastarde, z. B. *Beg. Rex hybrida* Luise Erdödy, die durch ihre von Goebel²⁾ beschriebenen Wendeltreppenblätter charakteristisch ist und erhält sich auch als erbliches Merkmal bei Bastarden, die nicht niederliegen, wie *Beg. deliciosa* hort., die gestreckte bis 15 cm lange aufrechte Internodien hat.

Mir scheint der Grund hierfür ein anderer zu sein. Bei den meisten Begonien vertritt den Achselsproß in der Blattachselmitte zur Blütezeit eine Infloreszenz. Die Blattachsel ist dann nicht imstande, noch einen Achselsproß zu produzieren. Vergewärtigen wir uns nochmals das Verhalten von *Beg. Poggei*, wo beides in einer Blatt-

1) Engler-Prantl III, 6a, pag. 123.

2) Goebel, Naturw. Wochenschr., a. a. O.

achsel auftritt, die Infloreszenz immer vor dem Achselproß auf der Minusseite, der Achselproß hinwiederum durch jene etwas nach der entgegengesetzten Seite, der Plusseite, abgedrängt wird, so könnte die Ursache für das Herausrücken des letzteren aus der Blattachsel, wie wir es bei *Beg. Rex* immer antreffen, vielleicht auf ähnliche Weise eingeleitet worden sein. Zur weiteren Stütze dieser meiner Hypothese möchte ich nur anführen, daß ich bei *Beg. goëgoënsis*, einer auf Sumatra vorkommenden, wie *Beg. Rex*, mit der Sproßachse dem Boden aufliegenden Art, den Achselproß durchwegs nach der Unterseite verdrängt antraf durch eine Infloreszenz, die in der Blattachselmitte stand¹⁾. Diese Abdrängung kann im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Art sich erweitert und zu einem Organisationsmerkmal gefestigt haben, zumal es die austreibende Knospe noch obendrein in die günstigste Lichtlage stellt.

Zur Frage der Unstimmigkeiten zwischen den Angaben von Sachs²⁾ Eichler und Kolderup-Rosenvinge, auf die Goebel³⁾ hinweist, möchte ich mich noch äußern.

Sachs schreibt: „... bei dickstämmigen Arten, wo die Achsel-sprosse einander vorn genähert sind, macht der Hauptschnitt des Seitensprosses mit dem des Muttersprosses nach vorn (bei niederliegenden also nach oben) einen spitzen Winkel. Bei weiterer Entwicklung behalten die Zweige dünnstengeliger Spezies ihre ursprüngliche Lage nahezu, bei dickstämmigen Arten mit verschiedener Vorder- und Hinterseite dreht sich der Seitensproß so, daß seine Hinterseite nach derselben Richtung hinsieht, wie die des Muttersprosses.“ Auch Kolderup-Rosenvinge, der den Achselproß in seiner Knospe mit der Plusseite erst auf die Hauptachse zu gerichtet erklärt, nimmt später eine Drehung des Sprosses an: „En se developpant, les rameaux subissent ordinairement une torsion, de sorte que le face B (sc. Minusseite) se tourne vers l'axe mère und erklärt das Diagramm Eichlers, in dem die Minusseite des Achselprosses auf die Hauptachse zugekehrt ist, damit que cet auteur a axaminé seulement des rameaux latéraux qui n'étaient pas assez jeunes.

Meine Diagramme, die ich zur Klärung dieser Frage von *Beg. Rex* entwarf, und zwar durch Deckung der Schnittdiagramme von Serienschnitten durch ziemlich weite Strecken, veranlaßten mich, anfangs

1) Auch bei aufrechten Arten wie *Beg. malabarica* und dem Bastard von *Beg. socotrana* Ruhm von Sceaux beobachtete ich das gleiche.

2) Sachs, Lehrbuch, 4. Aufl., a. a. O. pag. 214.

3) Goebel, Organographie, 1. Aufl., pag. 103 Anm.

Kolderup-Rosenvinge recht zu geben. Diese Diagramme waren aber falsch, wie die von Eichler und Rosenvinge, weil sie die Asymmetrie der Stipeln, auf die sie sich bei der Orientierung der Schnittserien beziehen mußten, nicht beachtet hatten. (Die Knospe tritt ja schräg aus der Plusstipel heraus!) Es tritt tatsächlich keine Drehung ein. Der junge Sproß ist bereits bei der Anlage gleichsinnig mit der Mutterpflanze gestellt. Beider Hauptschnitte laufen parallel und stehen vertikal.

Beg. rhizocarpoides trägt ihre lanzettförmigen, fiedernervigen, kahlen, vom Begoniaceentyp abweichenden, sehr wenig asymmetrischen Blätter aufrecht gestellt auf den kriechenden Sproßachsen. Es unterbleibt bei dieser Art das Überkippen der Blattspreiten am Blattstiel (s. d. Abb. in Engler-Prantl III, 6a, pag. 136 und Goebel, Biol. Zentralbl. XXX, pag. 712). Die Blattoberseiten sind also dem Sproßvegetationspunkt zugekehrt, während sie bei *Rex.* von ihm abgekehrt waren. Soweit man von einer Lichtorientierung im Wachstum der Sproßachsen bei niederliegenden Begonien sprechen kann (Sachs¹ bezweifelt den Heliotropismus für dickstämmige Begonien), wären dann diese Sproßachsen positiv, jene negativ heliotropisch gestimmt. Bemerkenswert erscheint mir, daß die Sproßspitze bei *Beg. rhizocarpoides* immer steil aufrecht gerichtet war, ein Verhalten, was ich auch bei anderen niederliegenden Begonien, nur nicht in so ausgesprochenen Masse, beobachtet habe²).

Beg. rhizocarpoides hat die Geschlechter auf verschiedene Infloreszenzen verteilt, die auch verschiedene Stellungen an der Sproßachse einnehmen. Die Blühperiode wird von männlichen Infloreszenzen, die in den Achseln der Laubblätter stehen, eröffnet. Die weiblichen kurz gestielten Blüten werden nicht von der Hauptachse, sondern vom Achselsproß aus gebildet. Dieser bringt jeweils nur eine einzige weibliche Blüte in der Achsel des ersten immer rudimentär bleibenden Laubblattes L_1 hervor (Fig. 4). Sie kann aber auch in die Achsel des Vorblattes n , also auf die relative Außenseite zu stehen kommen. Das erste Laubblatt trug dann in seiner Achsel eine männliche Infloreszenz. Die weibliche Blüte, die in ihrem kurzen Blütenstiel stärkere und um ein oder zwei zahlreichere Gefäßbündel führt als der Stiel der männlichen Gesamtinfloreszenz, wo 6—7 Gefäßbündel für 10—12 Blüten ausreichen müssen, steht ganz allein in der Blattachsel. Die Abb. in

1) Sachs, Lehrbuch, a. a. O. pag. 214.

2) Das aufrechte Ende der Sproßachse ist stärkefrei, während der folgende horizontal liegende Teil reichlich Statolitenstärke in allen Zellen enthält.

Engler-Prantl (pag. 136 zeigt sie von drei Brakteen am Grunde eingehüllt. Ich kann dies nicht bestätigen. Vom Tragblatt, das klein bleibt und rasch abfällt, entwickeln sich nur die (bleibenden) Stipeln. Wahrscheinlich werden ihm die zur Entwicklung nötigen Baustoffe bereits in der frühesten Anlage von der axillaren weiblichen Blüte entzogen. Frühzeitige Exstirpation derselben müßte das dartun. An den männlichen Infloreszenzen ist sowohl die Außenseite (die auf das Tragblatt zugekehrte) als auch der nach der Konvergenzseite der Blatt-

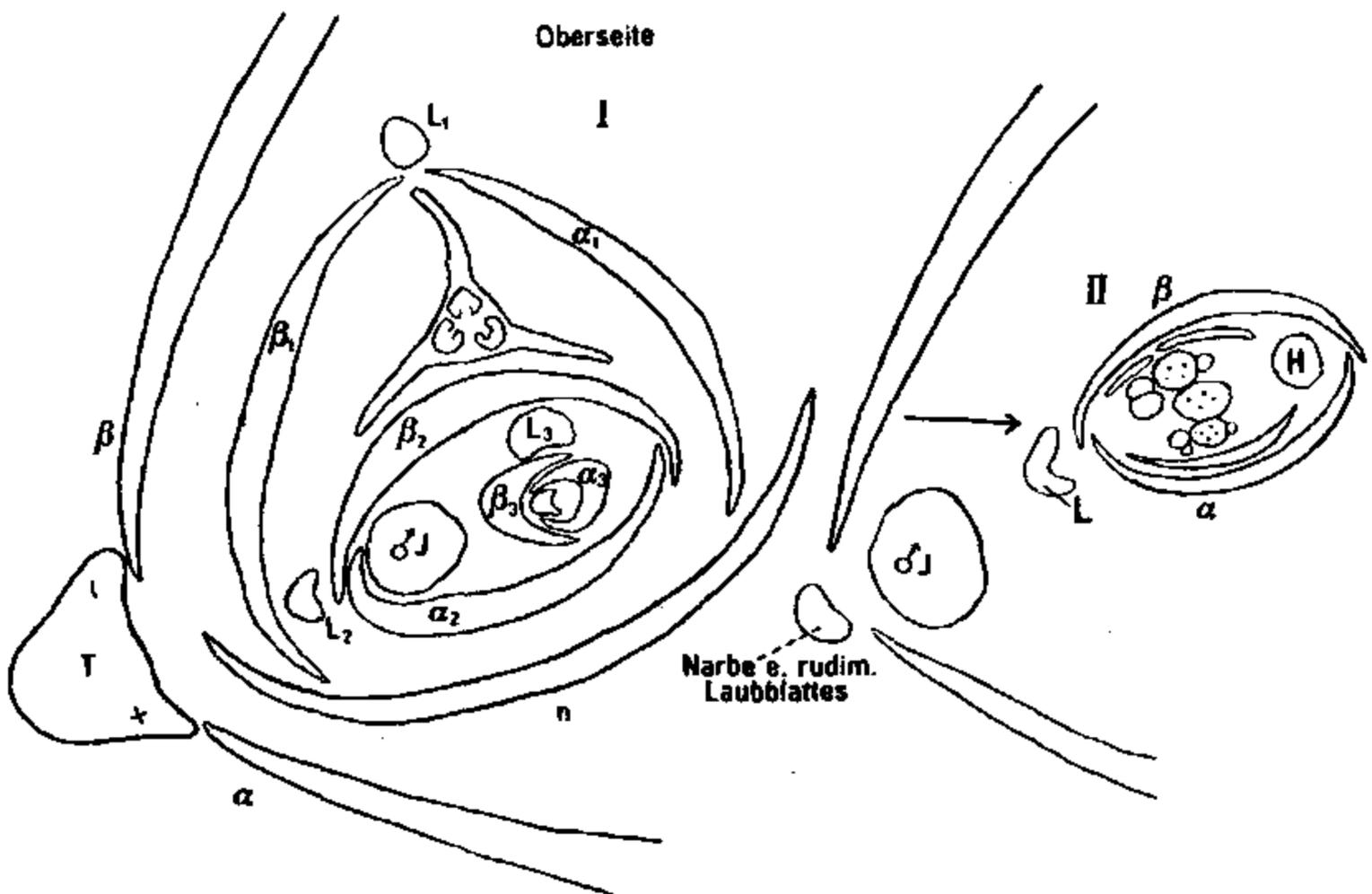


Fig. 4. *Beg. rhizocarpoides*. I Achselsproß eines rechts am Hauptproß stehenden Blattes T. Vegetationspunkt des Hauptproßes in Pfeilrichtung. In der Achsel von L₁ (die ersten Laubblätter am Seitensproß sind immer rudimentär) weibliche Blüte. II Schnitt durch Sproßachse H. In der Achsel von L männlicher Blütenstand; die Brakteen der Primanblüte zuweilen geteilt. Es ist sowohl die Außenseite (die auf das Tragblatt zugekehrte) als auch der nach der Konvergenzseite der Blattzeilen (—Seite) gerichtete Dichasialast vor dem anderen gefördert.

zeilen (also der Oberseite) gerichtete Dichasialast vor dem anderen gefördert (vgl. Fig. 4 II).

Daß die Symmetrie der Axillarsprosse unter Umständen eine labile sein kann, lehrte mich ein Fall bei einer *Beg. Credneri*. Der kräftige Stock bestand aus einem starken Haupttrieb und vier Seitenästen, die sämtlich ihre Plusseiten der Abstammungsachse zugewandt hatten, ihre etwas auf der Minusseite genäherten Blattzeilen von ihr abkehrten, wie es für die Lichtausnützung auch am günstigsten ist. Nun tritt plötzlich ohne ersichtlichen Grund eine Änderung der Blatt-

disposition in allen neuhinzugekommenen Achselknospen ein, sowohl bei den an der Hauptachse neue gebildeten, als auch den der vier kräftig und senkrecht nach oben strebenden Seitenachsen. Am 10. Dez. 1919 hatten von 14 Achselknospen acht bereits ein oder zwei Blätter entfaltet, die ausnahmslos mit ihren Blattspitzen auf die Mutterachse zugerichtet waren. Eine Drehung der Achselknospe um 180° , an die ich anfangs dachte, war aber hier nicht eingetreten. Die Knospenlage war noch die alte geblieben, das Vorblatt \approx stand auf der Plusseite, das erste Laubblatt ihm gegenüber auf der Minusseite, der Achsel sproß zum Hauptsproß rechtwinkelig gekreuzt, nur waren an den Blättern Plus- und Minusseiten miteinander symmetrisch vertauscht. Diese Achselsprosse waren also hypotroph geworden, während ihre Hauptachsen epitroph gewesen waren. Durch Horizontalstellen, Überkippen und Drehen der Spreiten suchten die Blätter diese Inkonvenienz wieder auszugleichen. Später drehten sich die Sprosse um 180° . Ich habe das gleiche abnorme Verhalten dann auch noch gelegentlich bei *Beg. Duchartrei*, *metallica* und *venosa* feststellen können.

II. Dorsiventralität.

Die Keimpflanzen der Begonien sind sehr klein, die Kotyledonen durchwegs von gleicher Größe und symmetrisch gebaut. Das erste meist noch symmetrische Primärblatt tritt 5—8 Tage nach der Keimung zwischen den Kotyledonen einer Seite auf. Ihm gegenüber erscheint geraume Zeit später erst das zweite, wodurch die zweizeilige Blattstellung des Sprosses hergestellt ist.

Die Lage des ersten Blattes ist bereits im Samen fixiert. Der Vegetationspunkt zwischen beiden Kotyledonen stellt sich als wenigzelliger unsymmetrischer Hügel dar, der auf seinem Gipfel immer ein ihn an Größe bedeutend übertreffendes fertig ausgebildetes Drüsenköpfchen trägt. Unter ihm buchtet sich die Blattanlage des ersten Blattes aus, mit dem es emporgehoben wird. Möglicherweise hat diese Drüse eine ernährungsphysiologische Rolle als Sekretionsorgan. Sie findet sich später noch lange an der Spitze des ersten Primärblattes.

Sind die asymmetrischen Seiten der Begonienblätter durch innere Faktoren bedingt oder durch äußere? Läßt sich eine Umkehr erreichen? . . .

Kolderup-Rosenvinge¹⁾ gibt an, daß die dorsiventrale Organisation an der Keimpflanze festgelegt sei, sobald das erste Blatt

1) Kold.-Rosenvinge, a. a. O.

die Größe der Kotyledonen erreicht habe und macht den Einfluß äußerer Faktoren wie Licht und Schwerkraft dafür verantwortlich. So hat er Keimpflanzen von *Beg. Schmidtii* und *Franconis* in verschiedenen Lagen einseitig beleuchtet und will bei fast allen Versuchspflanzen auf der beleuchteten Seite die Plusseite (also die Seite der breiteren Blatthälfte) erhalten haben, auf der schwächer beleuchteten die Minusseite. Während er für *Beg. Schmidtii* eine Einwirkung der Schwerkraft bestreitet, räumt er in seinen folgenden Versuchen mit Keimpflanzen von *Beg. Franconis* ihr eine bestimmende Rolle ein. Seine Versuchsergebnisse, die nur in knappen kurzen Protokollen summarisch angeführt werden, wirken aber dadurch nicht überzeugender, daß er bald das Licht, bald die Schwerkraft als Ursache für die dorsiventrale Ausbildung anführt und zum Schluß bemerkt: *Probablement l'organisation dorsiventrals peut s'établir aussi sans le concours des agents extérieurs.*

Ich habe die Versuche mit Keimpflanzen von *Beg. hirsuta*, *hirtella* und *Franconis* nachgeprüft und möchte gleich bemerken, daß infolge der großen technischen Schwierigkeiten, die durch die heliotropische Reizbarkeit der Keimpflanzen entstehen, eine einwandfreie Lösung dieser Frage kaum zu erzielen sein dürfte. Ich habe 1914 und 1919 wiederholt Experimente dieser Art mit ganz jungen Keimlingen angestellt, deren Kotyledonen peinlich genau parallel zueinander orientiert, bald mehr bald weniger stark einseitig beleuchtet wurden, so daß ein Kotyledon der Lichtquelle zu-, der andere ihr abgewendet war. Es läßt sich trotz aller Vorsicht nicht verhindern, daß das Hypokotyl alsbald der stärkeren Lichtseite sich zuwendet, wodurch beide Kotyledonen wieder in gleiche Beleuchtungsverhältnisse kommen. Abgesehen davon, das dadurch die Voraussetzung des ganzen Versuches, die ungleichseitige Beleuchtung der Keimpflanze, wegfällt, gewinnt nun die Schwerkraft Angriffspunkte, auf den seitlich liegenden Vegetationspunkt in anderer Weise einzuwirken. Ein Fixieren der Kotyledonen in der gewünschten Lage durch Deckglassplitter oder nachträgliches Aufrichten der Keimlinge erwies sich bei der Kleinheit der Versuchsobjekte und der langen Dauer des Versuches als nicht durchführbar. Bei der verminderten Beleuchtung vergingen Wochen, bis die ersten Blätter sich ausgebildet hatten, ehe aus deren Stellung auf die Lage der Plus- und Minusseite geschlossen werden konnte. Das Hypokotyl, das sonst 2—3 mm lang ist, erreichte dabei 28—32 mm Länge und Drehungen kamen noch hinzu. Aus diesem Grunde stehe ich auch den Rosenvinge'schen Beleuchtungsversuchen skeptisch gegenüber, um so mehr, als er diese Schwierigkeiten schweigend übergeht. Aber noch eine

andere leicht nachzuprüfende Tatsache spricht dagegen, daß auf der Lichtseite die Plusseite sich ausbildet. Einseitig beleuchtete Sprosse pflegen eine ganz charakteristische Stellung zum Lichte einzunehmen, wie ich es an einer Anzahl stattlicher Exemplare von *Beg. hybrida* Luzerna täglich beobachtete, die an einer Mauer in einem Schauhause des Münchener Gartens standen. Diese aufrecht wachsende Art besitzt große, stark asymmetrisch gebaute Blätter. Die Blattspitzen haben gegenüber dem Anheftungspunkte des Blattes eine Drehung von etwa 90° ausgeführt, wodurch die Blattspreiten auf die Minusseite der Sproßachse zu liegen kommen, während die Plusseite nur wenig Blattfläche aufweist. Goebel¹⁾ hat auf diesen Fall von Exotrophie, der für alle Begonien von aufrechtem Wuchs mehr oder weniger typisch ist, hingewiesen, und der den Zweck verfolgt, die Blattzeilen in günstige Beleuchtungsverhältnisse zu bringen. Diese Pflanze wies stets ihre stark belaubte Außenseite (die Minusseite) dem Lichte, die Plusseite der Mauer zu. Weiter habe ich Samen von *Beg. hirsuta*, *Wallichiana* und *semperflorens* an Baumfarnstämmen ausgesät. Die aufgegangenen Pflanzen hatten sich in ihrer Lage stets so orientiert, daß ihre Blattspitzen und damit ihre Minusseiten vom Substrat ab also dem Lichte zugekehrt waren. Drehte man sie um 180° am Stamme derart, daß jetzt die Plusseite nach außen gestellt war, und mithin die größeren Blathälften stärker als die Spitzen beleuchtet wurden, so suchte die Pflanze aus dieser Zwangsstellung in die frühere normale Lage zurückzugelangen entweder durch Rückdrehung der Sproßachse, oder bei Fixierung mit Drahtklammern durch Zurückbiegen der Blattstiele und Drehung der Blätter nach der besser beleuchteten Vorderseite. Nach meinen Erfahrungen ist die Minusseite bei allen Begonien die Lichtseite. Auch die axilläre Verzweigung spricht gegen Rosenvinge's Ansicht. Wie früher gezeigt wurde, treten bei einigen Arten (z. B. *Beg. repens*, *scandens* u. a.) Drehungen der Achselknospe aus der typisch gekreuzten Stellung ein.

Die Tendenz bei diesen plagiotropen Sprossen geht dahin, den Achselsproß mit seiner Oberseite a priori nach der Lichtseite zu stellen. Nie habe ich den umgekehrten Fall angetroffen, daß ein Achselsproß mit seiner Minusseite nach der Plusseite der Mutterpflanze gerichtet war.

Ich halte die Dorsiventralität der Begonien in inneren Organisationsverhältnissen begründet. Dem Licht wie auch der Schwerkraft kommt lediglich ein gewisser richtender Einfluß zu, welche der beiden Seiten

1) Goebel, Organographie, a. a. O. pag. 261.

der Keimpflanze zur Minus- oder Plusseite wird. Es ist in der Keimpflanze, vielleicht schon im Samen, die Disposition zur Dorsiventralität labil schon vorhanden, die dann frühestens beim ersten Primärblatt (sofern dieses wie bei Beg. Franconis schon asymmetrisch ist) in Erscheinung tritt, und dann offenbar nicht mehr rückgängig oder umkehrbar ist. Diese Dorsiventralität, die sich in der mehr weniger ausgesprochenen Konvergenz der Blattzeilen sowie der Asymmetrie der Blätter auswirkt, wird also nicht durch äußere Faktoren hervorgerufen. Sie tritt auch bei Kultur auf dem Klinostaten auf¹⁾.

Aber auch andere Faktoren können einen richtenden Einfluß ausüben. Da die Blattzeilen gekreuzt zu den Kotyledonen stehen, die dorsiventrale Organisation mit dem ersten asymmetrischen Blatt aber evident wird und damit fest gelegt ist, könnte eine ungleiche Ernährung des Vegetationspunktes vielleicht einen Einfluß auf die Ausgestaltung der beiden Blatthälften des Primärblattes ausüben und damit Dorsiventralität induzieren.

Zu diesem Zwecke wurden am 21. Jan. an jungen Keimpflanzen von Beg. hirtella, bei denen die Kotyledonen noch nicht zur vollen Größe ausgewachsen waren, durch eine heiße Nadel ein Kotlede abgetötet. Die Pflanzen, die die Operation gut überstanden, wurden nach einigen Tagen in große Tonschalen umpickiert unter genauer Aufzeichnung der Lage des entfernten Keimblattes. Am 3. März hatten die meisten der Versuchspflanzen das 3. und 4. Blatt gebildet. Von 51 hatten 40 auf der Seite des stehen gebliebenen Keimblattes die Plusseite, nur vier die Minusseite ausgebildet. Bei sieben Pflanzen war das Ergebnis unbestimmt, da hier das erste Primärblatt durch Drehung der Achse die Lage des entfernten Keimblattes eingenommen hatte, die weiteren Blattzeilen zu den Kotyledonen nicht gekreuzt, sondern ihnen superponiert standen. Der Entwicklungsreiz, der von dem einen stehen gebliebenen Keimblatt ausgeübt wurde, war nicht so bedeutend, daß er das erste Primärblatt hätte asymmetrisch machen können. Es glich durchaus in Form und Größe den unten normalen Verhältnissen entstandenen, er genügte aber, um die in diesem Entwicklungsstadium noch latente Dorsiventralität in bestimmter Weise zu fixieren.

III. Samenenentwicklung.

Die Entwicklung der Samen bei den Begonien bietet nichts Abnormes. Die junge Samenanlage wird als ein rundlicher Gewebelöcker

1) Figdor, Heliotropische Reizleitungen bei Begoniablättern. Ann. d. jard. bot. Buitenzorg, 3. Suppl., 1910, pag. 453.

sehr früh an den Plazenten angelegt. Die Krümmung, welche sie zu einer anatropen macht, wird durch Streckung der Außenzellen einer Seite, der späteren Dorsalseite, bewirkt, die erst in radialer, dann in tangentialer Richtung ihre Zellwände vergrößern, wobei die Integumente fast gleichzeitig (das innere kurz vor dem äußeren) aus der Epidermis sich auszusondern beginnen. Bei der ersten Krümmung der Samenanlage, wo die Integumente gerade an ihren Initialzellen kenntlich werden, ist der Nucellus noch völlig undifferenziert. Erst später, ungefähr auf dem Stadium der Fig. 5, tritt die Archesporzelle *a* durch den stärkeren Glanz ihres Plasmas und ihre Größe vor den anderen Zellen hervor. Sie hat vorher eine kleinere Schwesterzelle nach außen abgegliedert. Ich kann der Ansicht Warmings¹⁾, wonach das Archespor bei den Begonien auf der konvex gekrümmten Seite des Nucellus angelegt werden soll, nicht beipflichten. Nach meinen Untersuchungen bildete das Archespor die Endzelle einer axialen Zellreihe. Während die Integumente den Nucellus allseitig überwachsen, wobei lediglich die Epidermis das Zellmaterial liefert, reift die Archesporzelle zur Reduktionsteilung heran. Es werden vier hintereinander liegende Makrosporen gebildet, von denen die innerste zum Embryosack sich weiter entwickelt, während die anderen drei nach der Mikropyle zu zusammengedrückt werden und zugrunde gehen. Sie sind noch längere Zeit als eine stärker färbbare Kappe am Nucellusscheitel nachweisbar (Fig. 6). Der reife Embryosack entspricht mit seinen acht Kernen ganz dem Normaltypus. Da die Integumente hell und durchscheinend sind, läßt sich der Embryosack in seinen Umrissen schon an ganzen Samenanlagen erkennen. Durch vorsichtiges Aufhellen mit Kalilauge oder Chloralhydrat treten der Eiapparat und sekundärer Embryosackkern auf kurze Zeit klar hervor. Die Antipoden sind sehr klein und nur auf Mikrotom-

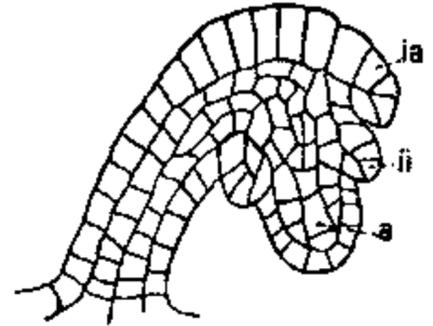


Fig. 5. Entwicklung der Samenanlage von *B. hirtella*.
a Archespor, *t* Tapetum, *ii* inneres, *ia* äußeres Integument.

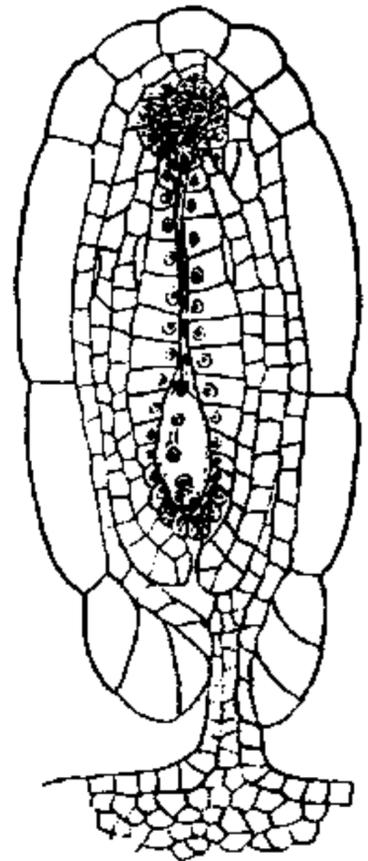


Fig. 6. *Beg. manicata*.
Reife Samenanlage.
Vergr. 1:200.

1) Warming, De l'ovule Ann. d. sc. nat. Bot. 1877, Sér. VI, Tome V, pag. 227.

schnitten sichtbar. Sie liegen in dem trichterförmig zugespitzten Teile des Embryosackes, mit dem dieser nach der Chalaza zu ausläuft. Da sie nach der Befruchtung sehr bald verschwinden, scheinen sie als Nährzellen für den Embryo von untergeordneter Bedeutung zu sein. Bis auf eine Lage palisadenartiger Zellen, die eine Epithelschicht um den Embryosack und seine Verlängerung nach der Chalaza hin bilden, werden die inneren Zellagen des Nucellus vom Embryosack bei seinem Wachstum bis zur Reife verdrängt. Die Epithelzellen, die an der Mikropyle von papillöser Gestalt und dort auch inhaltsreicher sind, haben zweifellos eine ernährungsphysiologische Aufgabe. Die oben erwähnte aus langen, dünnen Zellen gebildete Fortsetzung des Embryosackes nach der Chalaza bildet die Zufahrtsstraße für alle Baustoffe zu demselben.

Über den Zellinhalt der Samenanlagen sowie die Natur der Baustoffe für den Embryosack wurden eine Reihe mikrochemischer Untersuchungen angestellt.

Stärke war zu keiner Zeit in den Samenanlagen nachweisbar, obwohl große Mengen davon in den Plazenten zur Ernährung bereitgestellt sind¹⁾. Sie wird wahrscheinlich durch Diastase bereits in der Plazenta in lösliche Form übergeführt und wandert durch den Funiculus, in den nie ein Gefäßbündel eintritt, in eine besondere Zellgruppe an der Chalaza, von wo sie durch die langgestreckten der Stoffzuführung dienenden Zellen nach dem Embryosack weiter geleitet wird, ohne indes je wieder als Stärke abgelagert zu werden. Auch der reife Samen ist vollständig stärkefrei. Mit Jodjodkalium bräunen sich die Zellen des Nucellus, was auf ein Vorhandensein von Glykogen hindeuten würde. Jodchloralhydrat ergibt keine Anwesenheit von Amylose. Dagegen ist das Vorhandensein von reduzierendem Zucker unzweifelhaft. Mit Fehlingscher Lösung trat starke Reduktion zu Kupferoxydul ein, doch gab diese Reaktion über die Verteilung des Zuckers keinen sicheren Aufschluß, weil durch das Kochen dieser aus den Zellen hindusdiffundierte und der Niederschlag sich dann hauptsächlich außerhalb der Samenanlagen zeigte.

Die von Molisch²⁾ angegebene Zuckerreaktion mit α -Naphtol bzw. Thymol und konzentrierter Schwefelsäure ergab ebenfalls deutliche Zuckeranwesenheit. Es färbten sich besonders stark die Zellen am Funiculus. Die starke Kutinisierung der Membranen erwies sich hierbei recht

1) Nach erfolgter Reife der Samenanlagen sind die Plazenten stärkefrei.

2) Molisch, Mikrochemie der Pflanzen, pag. 117.

störend, da die Reagentien nur schwer, oft erst nach Stunden, einzudringen vermochten. Ich benutzte deshalb in der Folge Mikrotomschnitte. Samenanlagen wurden sofort in wasserfreien Alkohol gebracht, in Paraffin eingebettet, geschnitten und der von Senft¹⁾ angegebenen Phenylhydrazinprobe unterworfen. Nach 1–2 Tagen zeigten sich Osazone im Funiculus, dem Chalazagewebe und den langgestreckten Zellen, die von dort nach dem Embryosack führten (Zuckerstraße).

Fette in Gestalt von Öltröpfen und Eiweiß, die im Embryo später in reichlicher Menge gespeichert werden, sind bereits in der unbefruchteten Samenanlage vorhanden.

Gerbstoffe finden sich reichlich vor, wie in allen Zellen der Begonien. In wässrige verdünnte Ferrichloridlösung eingelegte Samenanlagen lassen sehr bald einen flockig-braunen Niederschlag in der Mikropylarregion erkennen. Nach eintägigem Einwirken haben alle Zellen um den Nucellus eine schmutzig grünbraune Färbung angenommen, 2%ige Kupferoxydammoniaklösung färbt das ganze äußere Integument und weiterhin den ganzen Chalaza- und Mikropylarteil dunkelbraun. Ebenso ruft 10%ige Kaliumbichromatlösung in diesen Zellen einen flockig-braunen Niederschlag hervor.

Merkwürdig ist das Auftreten von Nitraten in den Samenanlagen. Sie geben mit Diphenylamin starke Anilinblaureaktion. Während unbefruchtete Samenanlagen eine solche nur an der Mikropyle zeigten, sind reife Samen reicher an Nitraten. Doch scheint das Auftreten von Nitrat bei Begonien allgemein zu sein. Wenn man Blätter, Blütenstiele, Stengel mit destilliertem Wasser kocht und den Rückstand mit Diphenylamin prüft, erhält man die gleiche intensive Blaufärbung.

Schleim wurde in den Integumenten nicht nachgewiesen. Die Samenanlagen sind mit einem dünnen Kutinhäutchen überkleidet, das sich mit austretendem Zellsaft leicht von der Zellwand abhebt. Auch die einzelnen Zellwände sind kutinisiert. Sie färben sich mit Chlorzinkjod braun.

Die Vereinigung der beiden Polkerne zum sekundären Embryosackkern erfolgt wahrscheinlich erst auf den Reiz des eingedrungenen Pollenschlauches hin. Ich habe bei reifen unbefruchteten Samenanlagen die beiden Polkerne immer getrennt, wenn auch mehr oder weniger einander genähert angetroffen. Stadien, bei denen die generative Zelle des Pollenschlauches den Embryosackkern erreicht hatte, dieser aber die beiden Nuklei der Polkerne noch unverschmolzen in sich barg,

1) Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien 1904, Bd. CXIII, Abt. 1, pag. 3.

sprechen gleichfalls dafür. Der Embryosack, der bis zur Befruchtung flaschenförmige Gestalt hat, und nur am unteren Ende bauchig ausgebuchtet ist, erweitert sich nach der Befruchtung schlauchartig auf Kosten der pallisadenförmigen Epithelzellen, die kollabieren. Mit diesem Zeitpunkte scheinen auch die papillösen Zellen an der Mikropyle ihre Aufgabe erfüllt zu haben. Sie werden inhaltsarm und deformieren gleichfalls.

Die befruchtete Eizelle gliedert durch eine senkrecht zur Längsachse des Embryosackes gestellte Wand sich in eine Gipfelzelle und eine basale Zelle, die durch weitere perikline Wände einen aus wenigen Zellen gebildeten Embryoträger erzeugt. Die Kopfzelle wächst zum Embryo heran, der sehr bald in Dermatogen, Periblem und Plerom sich differenziert. Über den Zellen des Pleroms grenzen sich die Zellen der Plumula ab, während aus den anstoßenden Zellen des Periblems die Kotyledonen hervorgehen, die im reifen Samen etwa ein Drittel der Gesamtlänge des Embryos erreichen.

Der befruchtete Embryosackkern bildet eine große Zahl freier, im plasmatischen Wandbelag verteilter Kerne, die den wachsenden Embryo einhüllen und sich später mit Protoplasma und Zellulosewänden umgeben. Sie werden von dem Embryo bis auf eine der Wand des Embryosackes anliegende Zellage resorbiert. Wir sehen also den Embryo zuletzt von einem nur aus einer Zellschicht bestehenden dünnen Endosperm umgeben, in dem, wie im Embryo selbst, fettes Öl und Aleuron, aber niemals Stärke gespeichert wird. Pritzel's¹⁾ Angabe, wonach das Endosperm nur Öl aber keine festen Reservestoffe enthalte, ist unrichtig. Die Speicherung von Proteinstoffen setzt in dieser Zellschicht (die anderen Zellen des Endosperms bleiben davon immer frei) gleichzeitig mit der Ablagerung dieser Reservestoffe im wachsenden Embryo ein. Bei der Keimung schreitet die Aufzehrung auch dieser Endospermlage noch weiter fort, ja man trifft zuweilen in völlig ausgereiften und alten Samen häufig um den Embryo nur noch Reste davon an.

Der reife Samen ist sehr klein, von ellipsoider Gestalt, am Wurzelpol etwas zugespitzt. Die Größe ist bei allen untersuchten Arten ziemlich konstant und übereinstimmend, im Mittel 0,4 mm lang und 0,22—0,25 mm breit. 1672 lufttrockene Samen von *Beg. Wallichiana* wogen 5,3 mg, was einem Durchschnittsgewicht von 0,0032 mg für einen Samen entspricht. Sie wären somit noch leichter als der Samen

1) Pritzel, a. a. O. pag. 383.

von *Dendrobium attenuatum*, für den Beccari $\frac{1}{200}$ mg angibt. Die spröde braune Testa wird ausschließlich vom äußeren Integument gebildet, dessen äußere Zelllage an den Innen- und Radialwänden verholzt und zu einer harten Prismenschicht sich umbildet. Die Verholzung setzt gleichzeitig mit der Endospermbildung ein. An seinem mikropylaren Ende, dem Wurzelpol, ist der Samen stumpf-kegelförmig zugespitzt. Dieser Teil wird als scharf umrissene runde Kappe von der keimenden Wurzel abgehoben. Zur Verfestigung der Testa tritt mit Ausnahme der Kappenzellen, sowie der langgestreckten Zellen, deren größte eine Länge von 0,2 mm, also gleich der Hälfte des ganzen Samens, erreichen, eine Verzahnung der „Zellennähte“ ein. So wird der Samen bei der Keimung an den Stellen geringsten Widerstandes gesprengt. Die Samen, die nach der Reife sofort keimfähig werden, keimen nach etwa 4—6 Tagen.

IV. Bestäubung und Pollenentwicklung.

Über die Art der Bestäubung bei Begonien liegt bisher nur eine einzige Angabe in der Literatur von Knuth¹⁾ vor. Er beobachtete, wie auf Java (Tjibodas) eine Art von *Apis indica* F. und *Bambus rufipes* Lep. (determ. Alfken) besucht wurde.

Es ist in hohem Grade wahrscheinlich, daß auch andere Arten durch Insekten bestäubt werden. Die Blüten duften auch. Ferner spricht die immer zu verschiedenen Zeiten erfolgende Anthese der männlichen und weiblichen Blüten für Fremdbestäubung. Bei wenigblütigen Infloreszenzen (*Beg. foliosa*) sind die männlichen Blüten längst abgefallen, wenn die weiblichen sich öffnen. Dafür spricht auch die Verteilung auf eingeschlechtliche Infloreszenzen (afrikanische Sektion *Mezierea*, *Beg. sessilantha* Wbg., *Eminei*, *Poggei* Wbg., *papuana* Wbg., *umbellata* Kunth, *attenuata* und *rhizocarpoides*).

Meist handelt es sich um Protandrie, allein auch der umgekehrte Fall kommt vor, wie Irmscher²⁾ für *Beg. pilifera* Kl., *columnaris* Benth. und *urticae* L. angibt. Sie besitzen einfache, also dreiblütige Dichasien, deren Mittelblüte weiblich ist und die in ihren Vorblättern zwei männliche Blüten trägt. Die im Münchener Garten in zwei

1) Knuth, Blütenbiologie, Bd. III, Teil I, pag. 517.

2) Irmscher, a. a. O. pag. 571. Die Angabe Irmschers, pag. 572, daß *Beg. fuchsoides* Hook. getrenntgeschlechtliche Infloreszenzen besitze, dürfte wohl auf schlecht konserviertes Herbariummaterial sich stützen. Ich kenne die lebende Pflanze aus dem Münchener Garten. Sie hat Dichasien, die mit weiblichen Blüten endigen (vgl. auch das Diagramm bei Eichler, Sitzungsber. 1880, a. a. O.).

Exemplaren gehaltene *Beg. injoloënsis* Willd., eine vom Kongo importierte Begonie, trug im Sommer 1919 überhaupt nur weibliche Blüten.

In den reichblütigen Cymen von *Beg. manicata*, *luxurians*, *valida*, *acerifolia*, *nelumbifolia*, wo zu gleicher Zeit stäubende männliche Blüten und ältere empfängnisreife weibliche Blüten vorhanden sind, ist es aber sehr wohl denkbar, daß von den höher stehenden männlichen Blüten Pollen auf die Narben der tiefer stehenden weiblichen Blüten gelangt (Geitonogamie). So hatte ich oft Gelegenheit zu beobachten, wie an einem sonnigen warmen Tage die großen Blätter von *Beg. nelumbifolia*, *valida* und anderen Arten von ausgeschütteten Pollenmassen ganz gelb überstäubt waren. In der Tat vermögen diese Blüten in kurzer Zeit ihren staubförmigen Pollen vollständig zu entlassen, wobei die schwankenden jedem Windhauch nachgebenden Blütenstiele dies noch unterstützen. Bei *Beg. caroliniaefolia*, *rhizinifolia*, *valida*, *vitifolia* und

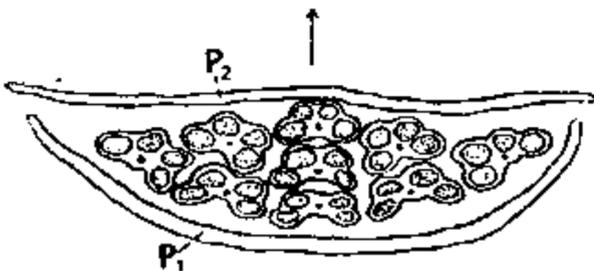


Fig. 7. *Beg. manicata*, noch geschlossene dorsiventrale ♂ Blüte. Es sind vom Schnitt nur die äußeren Perizonblätter P_1 und P_2 getroffen, von denen das obere P_2 flacher ist und wie ein Deckel auf dem gewölbteren unteren P_1 liegt. ↑richtung Oberseite. Vergr. 1:6.

anderen zählte ich an den Blüten bis zu 30 Staubblätter, die alle nach oben gerichtet waren. Eine derartige dorsiventrale männliche Blüte zeigt Fig. 7.

Trotzdem habe ich bei den zahlreichen Arten des Münchner Gartens verhältnismäßig nur spärlichen Fruchtansatz gefunden. Vielleicht waren die Bedingungen zur Keimung desselben (Spritzen!) keine günstigen oder die relativ hohe Feuchtigkeit der Häuser und Sonnenmangel verhinderten ein

Öffnen der Antheren. Nur *Beg. hirtella*, *hirsuta*, *Wallichiana* und eine von Goebel 1913 aus Brasilien mitgebrachte, in der Wuchsform vorgenannten sehr ähnliche Begonie trugen jedes Jahr zahlreiche reife Kapseln. Hier trat offenbar Selbstbestäubung durch heruntergefallenen Pollen ein.

Man kann den mit gelben Drüsenbaaren besetzten Narben schon nach wenigen Stunden ansehen, ob sie mit Pollen belegt sind oder nicht, indem die Narbenpapillen sehr schnell ein weißlich brandiges Aussehen annehmen. Diese charakteristische Entfärbung der Narben trat nur nach Bestäubung auf. Weder Welken noch mechanische Reizung durch aufgestreuten Staub vermochte das gleiche herbeizuführen.

Der reife aus den Antheren entlassene Pollen ist staubförmig, nicht kohärent, und von ellipsoider Gestalt. Die Größe eines Pollen-

kornes ist bei allen Arten fast konstant. Lufttrocken ist es im Mittel 26μ lang und 13μ breit (im gequollenen Zustande 29μ lang und 23μ breit) mit drei Meridionalfalten in der sonst glatten Exine, in deren Mitte je eine kreisrunde Durchlaßöffnung für den Pollenschlauch liegt.

Ihre Kerne sind sehr klein. Sie im ungekeimten Korn zu färben gelang mir auch mit dem von A. Meyer¹⁾ angegebenen Chloralkarmin nicht, wohl aber in auf Zuckeragar gekeimten Pollen mit Hämatoxylin. In der Pollentetrade liegen die Mikrosporen in Richtung der vier Achsen eines Tetraeders und behalten bis zum Zerfall der Tetrade diese Lage bei, wodurch sie an einem Pol kurz vor dem Öffnen der Antheren stumpf pyramidenförmig abgeplattet sind. Die drei Längsspalten in der Exine (die Angabe Meyers²⁾, daß es feine Längsleisten wären, kann ich nicht bestätigen), die sehr früh auftreten, liegen einander zugekehrt, so daß die Keimporen als kleine linsenförmige Auftreibungen in dem Winkel entstehen, den jeweils zwei Längsspalten miteinander einschließen. Unfertiger Pollen ist stärkereich, reifer stärkefrei, dafür aber um so reicher an Fetten.

V. Gefüllte Blüten.

Die Neigung zur Blütenfüllung der in zahlreichen gärtnerischen Züchtungen vorliegenden Knollenbegonien ist bekannt³⁾. Diese tritt sowohl in männlichen Blüten wie weiblichen auf, dann aber immer bei den männlichen Blüten zuerst. Ich habe unter mehreren hundert Stöcken von *Beg. tuberhybrida* nie solche angetroffen, bei denen nur die weiblichen Blüten gefüllt, die männlichen Blüten dagegen einfach waren, wohl aber waren es sehr oft nur die männlichen Blüten. Bei diesen beruht die Füllung in erster Linie auf einem Petaloidwerden der Staubblätter. Da ihre Zahl eine sehr große und keineswegs konstante ist, läßt sich sehr schwer feststellen, ob nebenbei noch Neubildung von Petalen stattfindet. Dedoublement wurde häufig beobachtet. Man trifft sowohl Kronenblätter, die unvollständig geteilt sind, als auch solche, bei denen man aus der Stellung den gemeinsamen Ursprung aus einer Blattanlage deutlich sehen kann. Ebenso beruht die Füllung

1) Strasburger, Botan. Praktikum, 5. Aufl., 1913, pag. 590 und Ber. d. Deutschen bot. Ges. 1892, Bd. X, pag. 363.

2) A. Meyer, Erstes mikroskop. Praktikum, 1915, pag. 19.

3) Goebel, Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. Pringsheims Jahrbücher 1886, Bd. XVII, pag. 244.

der Blüten neben gelegentlicher Spaltung der Kronenblätter auf einem Auswachsen der Narbenlappen zu Blättern, wobei Wucherungen und weitere Zerklüftungen der Narben zur Füllung noch wesentlich beitragen. Hahnenkammartige Auswüchse erhöhen den Eindruck der Füllung. Blüten, in denen an Stelle der Staubblätter sich Einzelblüten entwickelt haben, will ich noch erwähnen, sowie abnorme Vergrößerungen und Teilung der Ovarflügel, die wie die Brakteen die Farbe der Blüte annehmen und zur Vergrößerung des Schauapparates dienen können.

Interessanter sind die Abänderungen, die zu einem Wechsel der Funktion der Organe und der Sexualität führen. So zeigte ein durch heftige Wucherung der Plazenten schließlich aufgeplatztes Ovar einen großen Teil der Samenanlagen in Griffeln mit wohlausgebildeten, köpfchenförmigen Narben ausgewachsen. Häufig beobachtet man auch Umbildung der Antheren zu Narben, unvermittelt, als auch mit verschiedenen Übergängen. Dieser Funktionswechsel kann sowohl alle Staubblätter als auch nur einen Teil von ihnen in einer Blüte treffen. Durch \pm vollständige Verwachsung solcher aus Staubblättern hervorgegangener Griffel entstehen weibliche Blüten mit oberständigem Ovar. Die Hypogynie (auch Perigynie) solcher Blüten weist immer auf die Herkunft aus einer männlichen Blüte hin, bisweilen finden sich noch normale Antheren oder Nebenkarpelle, die gleichfalls aus solchen entstanden sind, darunter. Im Inneren des, natürlich nicht dreifächerigen, Ovars stehen auf unregelmäßigen Plazenten regelrecht gebaute Samenanlagen in großer Zahl. Eine Bestäubung dieser Blüten mußte aber insofern erfolglos bleiben, weil sie beim Verblühen abgeworfen werden. Als männlich präformierte Blüten besaßen sie nur einen schwachen Blütenstiel und die diesen eigene Ablösungszone.

Sehr häufig trifft man freie Samenanlagen auf den Blütenteilen an. Sie stehen bisweilen ganz spontan auf der Mitte von Blumenblättern, meist aber sind sie auf die Basis und die unteren Partien der Blattränder beschränkt, also auf die Stellen, wo bei normaler Entwicklung dieser Blätter zu Staubblättern die Pollensäcke sich ausbilden ¹⁾. Die Plazenten vertreten also ehemals mikrosporogenes Gewebe. Alle diese Umbildungen beschränken sich auf die männlichen Blüten, die ja auch hinsichtlich der Füllung vor den weiblichen größere Plastizität zeigen. In typisch weiblichen Blüten mit dreifächerigem unterständigen Ovar habe ich nie Stamina oder Staminodien angetroffen.

1) Auf den eigentlichen zweizeilig dekussierten Perianthblättern kommen sie deshalb auch nie vor.

Das weibliche Geschlecht scheint also in diesen Blüten stärker fixiert zu sein als das männliche in den männlichen Blüten, wie ja die männliche Blüte auch hinsichtlich des Perigons sich von dem Grundtypus weiter entfernt hat als die phylogenetisch konservativere weibliche Blüte¹⁾.

Während an normalen Antheren die Pollenfächer als vier parallele Wülste angelegt werden, treten bei diesen Zwitterblüten häufig Störungen in der Ausbildung der Fächer ein. Sie zerklüften sich durch quer eingelagertes steriles Gewebe in eine mehr oder weniger große Zahl unregelmäßig konturierter Höcker, die weiterhin von kleinen zäpfchenförmigen oder kugeligen kurzgestielten Körpern ersetzt werden können. Sie bargen in einem eiförmigen Pollenfach, wie mir schien, ganz normalen, gelben Pollen von elliptischer Form, der zum Teil auch die drei Durchlaßöffnungen für den Pollenschlauch erkennen ließ. Ob dieser noch entlassen wird, kann ich nicht angeben, doch spricht die Anlage eines Endotheciums dafür. Zwischen diesen Pollensäcken standen freie Samenanlagen, die zum größten Teil normal gebaut waren und einen Embryosack mit Eiapparat und Polkernen beim Aufhellen mit Kalilauge klar erkennen ließen. Es fanden sich aber neben diesen auch solche, bei denen Gefäße aus der Placenta in den Funiculus eintraten und an der Chalaza endeten, ferner Mittelbildungen zwischen den erwähnten Pollensäcken und Samenanlagen.

Die anatrophe Krümmung wird unvollständig oder unterbleibt ganz, der Nucellus steht aufrecht auf einem dicken, säulenförmigen Stiele, der ebenfalls Übergangscharakter zwischen Funiculus und Staminodium zeigt, papillöse Epidermis besitzt und gelb gefärbt ist. Die Integumente werden wohl noch angelegt, erfahren aber eine Entwicklungshemmung. Sie umgeben die Samenknope nur im unteren Teil als ein kragenartiger Wulst oder hängen als einfacher oder gelappter Zellenkomplex dem Nucellus seitlich an (Fig. 8 A).

Diese umgebildeten Samenanlagen können ebenfalls Pollen hervorbringen, indem der Nucellus sich in ein Mikrosporangium umwandelt, was Goebel²⁾ beobachtet hat. Es gelang mir, bei zwei gelbblühenden Knollenbegonien diese Entwicklungsstadien wiederzufinden. Die aus umgebildeten Samenanlagen entstandenen Pollensäcke glichen den oben genannten täuschend in Form und Größe, nur trugen sie an ihrem Ende meist noch eine kleine Spitze glasheller Zellen als Rest der

1) Vgl. auch Goebel, Organogr., pag. 173.

2) Goebel, 1886, a. a. O. pag. 246.

papillösen Mikropylarzellen des Nucellus, während die anderen abgerundet und glatt waren. Wie Fig. 8 und 9 zeigen, finden sich die Pollenmutterzellen nicht im eigentlichen Embryosack, der in *A* noch von dem inneren Integument umgeben, bei *B* nackt auf der Spitze des Pollensackes sitzt. Doch liegt das Mikrosporangium noch innerhalb des auch den Embryosack umhüllenden Tapetum (*t*). In Fig. 9, einer noch anatropen Samenanlage, liegen die Pollenmutterzellen noch

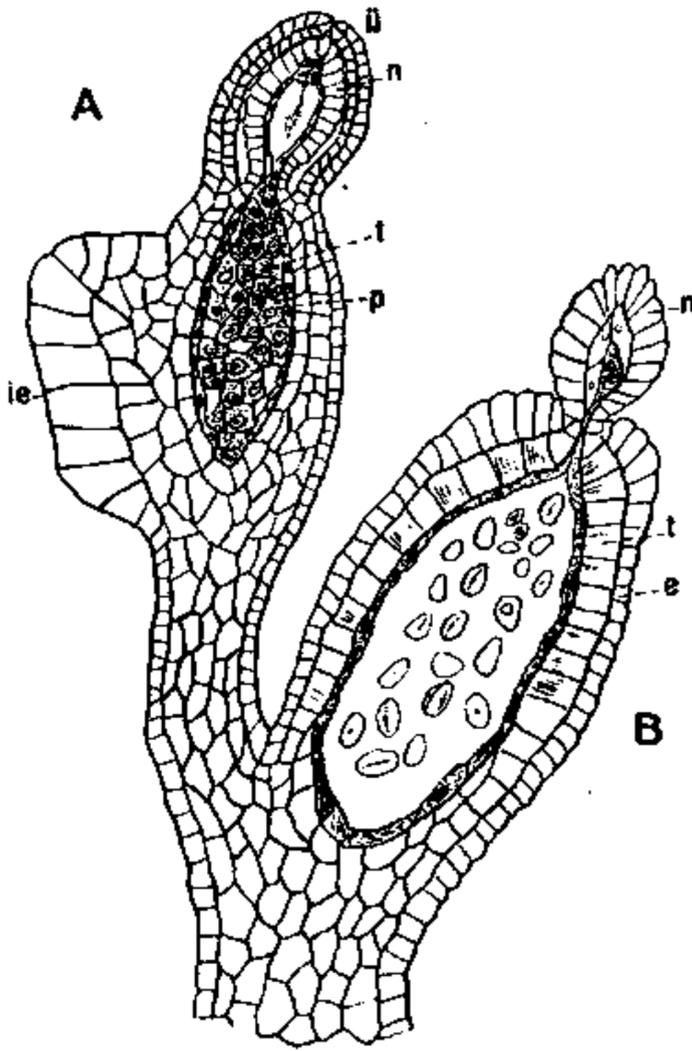


Fig. 8.

Fig. 8. Mittelbildungen zwischen Samenanlagen und Pollenfächern.
Erklärung s. Text.

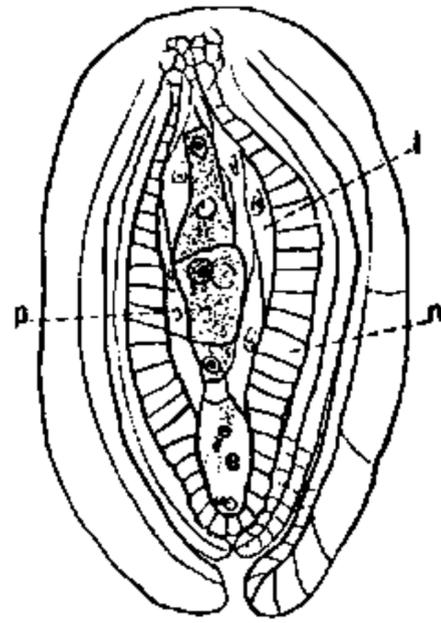


Fig. 9.

Fig. 9. Abnorme anatrophe Samenanlage. Der Nucellus *n* birgt in seinem vorderen Teil einen kleinen Embryosack, in dem die Eigruppe und die beiden Polkerne noch sichtbar waren (im Schnitt sind nur drei Kerne getroffen). Der zwischen diesem und der Chalaza gelegene bei normaler Samenanlage dünne kanalartige Teil ist bauchig erweitert und enthält eine Anzahl Pollenmutterzellen (*p*). *t* Tapetum.

innerhalb des Zylinderepithels des Nucellus, also in dem schmalen Streifen langgestreckter Zellen, der die Verbindung zwischen Embryosack und Chalaza herstellt. Ob die Pollenmutterzellen hier aus den Deckzellen des Embryosackes oder aus Schwesterzellen entstanden sind, muß bei der Seltenheit dieser Fälle und der Mannigfaltigkeit solcher teratologischen Bildungen offen gelassen werden.

Alle diese Abnormitäten sind wohl als Folgeerscheinungen von Bastardierungen und somit als Degenerationserscheinungen aufzufassen.

VI. Antherenhypertrophien bei *Beg. Scharfii* und ihren Bastarden.

Im Febr. 1920 stellte ich bei zahlreichen Stöcken von *Beg. Scharfii*, später auch bei ihren Bastarden *Beg. Credneri* (*Beg. metallica* \times *Scharfii*) und *Beg. Duchartrei* (*Beg. echinosepala* \times *Scharfii*) eigentümliche Hypertrophien der Antheren fest, die mir interessant genug erscheinen, hier erwähnt zu werden. Schon früher war mir aufgefallen, daß vielfach die männlichen Blüten bei diesen Arten nicht, wie es sonst bei den Begonien die Regel ist, gleich nach dem Entlassen des Pollens abgeworfen werden, sondern am Blütenstand verblieben, selbst wenn die weiblichen Blüten ihre Vollreife schon erlangt hatten oder, nicht bestäubt, abfielen. Ich konstatierte damals nur, daß bei diesen Blüten die Abtrennungszone am Blütenstiel wohl angelegt wird (sie ist als Ring kleinzelligen Gewebes schon äußerlich erkennbar), eine Lostrennung der Blüte aber unterblieb. Es waren immer solche Blüten, die die ersten Hauptachsen des Dichasiums abschlossen, also die Primanblüte, die Sekundan- und allenfalls noch die Tertianblüten, der reichverzweigten Infloreszenzen. Die folgenden zeigten normales Verhalten.

Aber auch äußerlich unterschieden sich diese Blüten von den normalen dadurch, daß sie sich nicht öffneten. Die inneren zwei kleinen Perigonblätter lagerten sich dicht über das Androeceum, die dazu gekreuzten zwei großen äußeren waren fest aufeinander gelegt und entfalteteten sich nicht, obschon sie die normale Größe der Perigonblätter der normalen Blüten erreichten, ja später sogar bedeutend übertrafen. In Färbung und Behaarung glichen sie aber vorigen vollkommen¹⁾.

In diesen geschlossen bleibenden Blüten entwickeln sich die Antheren bis zur Pollenreife vollkommen normal. Es wird reifer Pollen produziert und auch entlassen²⁾, kann aber wegen Verschuß der Blüte nicht nach außen gelangen. Nach der Anthese setzt nun ein eigenartiges Dickenwachstum des Konnektivs auf beiden Seiten ein. Es bildet sich unter der als Plasmodialtapete gedienten Zellschicht ein Cambium aus, das ein lebhaftes sekundäres Dickenwachstum von großer Regelmäßigkeit der Zellenanordnung hervorruft; und zwar findet das Wachstum zentrifugal, von innen nach außen, statt. Die Anthere der Begonien wird nur durch ein Leitbündel im Konnektiv versorgt. Nächst diesem bilden sich nun im neuen Zellgewebe Gefäßbündel parallel zu

1) Belegexemplare unter Nr. 463, 464, 465 im Staatsherbar in München, Alkoholmaterial in der Alkoholsammlung des Münchener pflanzenphysiologischen Instituts.

2) Er treibt in 5%igem Zuckeragar sehr kräftige ganz normale Schläuche.

diesem aus, die untereinander auch anastomosieren können. In Fig. 10 *B* ist ein Stadium mit nur zwei Gefäßbündelsträngen auf jeder Seite wiedergegeben. Ich zählte aber bei diesen Antheren bis zu 12 auf jeder Seite. Dementsprechend ist auch der Querdurchmesser ein noch weit größerer als ihn die Abbildung zeigt, im Vergleich zu einer geöffneten Anthere einer normalen Blüte derselben Infloreszenz (Fig. 10 *A*) der drei- bis vierfache. Die beiden Vergleichsbilder sind bei gleicher Vergrößerung aufgenommen. Es sind alle Zellen des Konnektivs (mit Ausnahme des Endotheciums und der Epidermis der Theken) um den

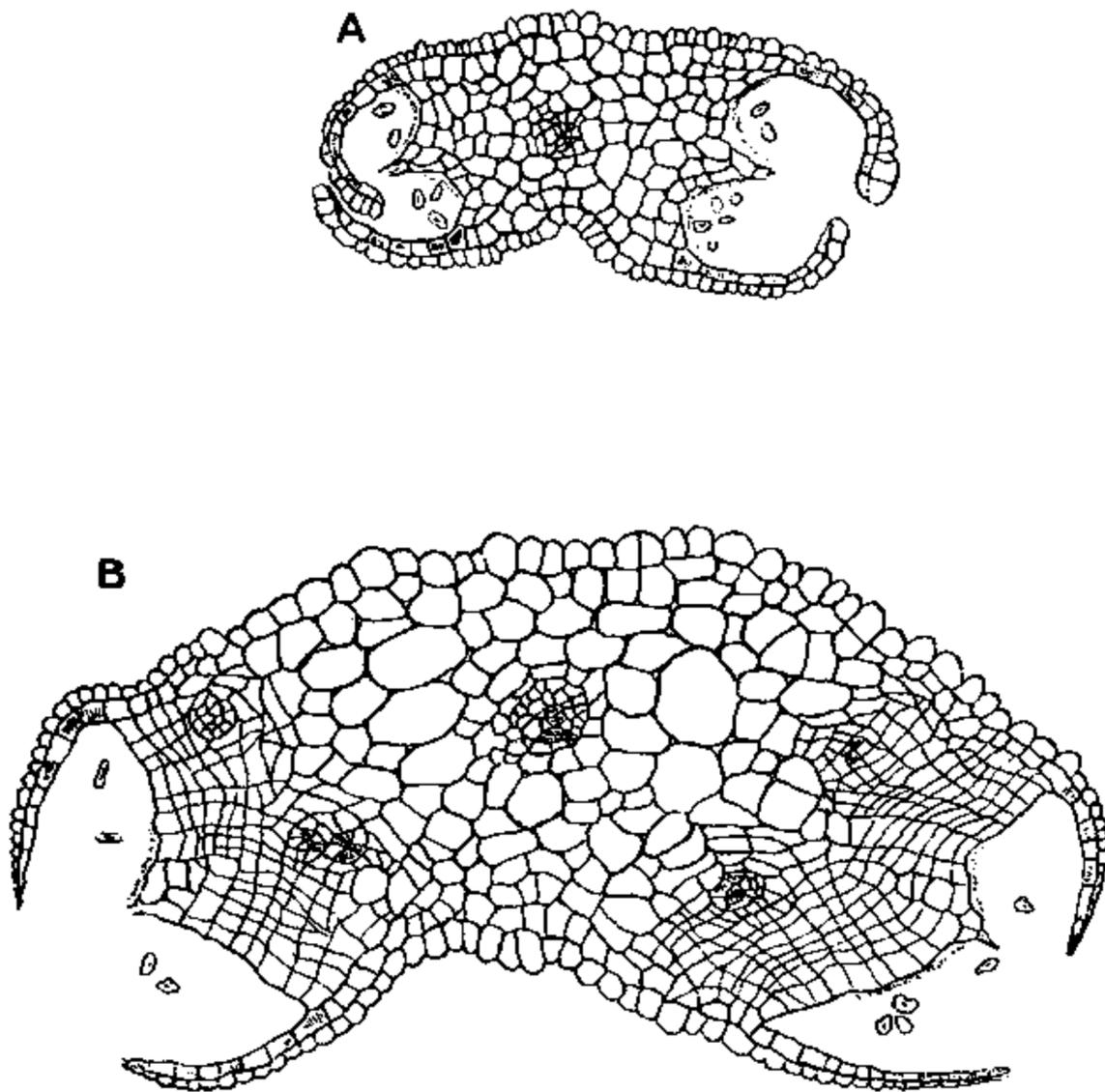


Fig. 10. *Beg. Scharfii*. *A* normale, *B* abnorme Anthere. Vergr. 1:75.

gleichen Betrag gewachsen. Ich habe solche Blüten wochenlang an den Infloreszenzen gehalten, bis der Infloreszenzstiel von der Basis her abstarb.

Als vermeintliche Ursache war ich erst versucht, einen Pilz anzusprechen, dessen weißliches Myzel ich in diesen Blüten immer angetroffen habe. Nach Wuchs- und Sporenform dürfte er einer *Bothrytis* nahestehen. Es gelingt sehr leicht, ihn auf Bierwürzagar in Reinkultur zu ziehen, jedoch hat er sich noch nicht zu erkennen gegeben, da er in den Kulturen nur Konidien abschnürt.

Merkwürdig ist (und dies könnte man als Gegenargument anführen), daß das Myzel zwar in den Theken anzutreffen ist, jedoch nie in oder zwischen die Zellen der Anthere eindringt. Doch spricht der scharf lokalisierte Herd des Wachstums für einen von den Theken aus angreifenden Reiz und als solcher wäre makroskopisch nur der Pilz als Ursache anzusehen, der möglicherweise chemische Reizstoffe absondert. Ich habe bei *Beg. Scharfii* nie abnorme Zellteilungen an anderen Stellen der mit einer kutinisierten Epidermis überkleideten Anthere gesehen.

Mikrochemisch stellt sich das neu gebildete Gewebe nicht als Wundkork, wie man erwarten sollte, dar. Es ist echtes Cambium mit dünnen Zellulosewänden. Suberin wird auch später nicht eingelagert. Nur die äußerste Innenwand der Theka färbt sich mit Chlorzinkjod gelbbraun. Ich möchte bei der Gelegenheit auf einen Fehler aufmerksam machen, den Chatin¹⁾ begeht, wenn er Antheren von *Beg. semperflorens* mit einem mehrschichtigen Endothecium an Stelle der Plasmodialtapete abbildet (übrigens die einzige Abbildung, die sich in der Literatur findet). Ein Endothecium an dieser Stelle wäre auch vollkommen sinnlos.

Die Antheren meiner Scharfiiblüten sahen weißlich-gelb aus. In künstlich geöffneten Blüten ergrüntten sie und vermochten in schwachem Maße zu assimilieren. Ich konnte vereinzelte Stärkekörner nachweisen. Leider gelang es mir trotz wiederholter Bemühungen nicht, diese Antheren zur Bewurzelung und Regeneration zu bringen. Sie blieben zwar 8—14 Tage auf nicht zu feuchtem Sand am Leben, gingen aber dann immer durch Fäulnis zugrunde.

Versuche, experimentell diese Hypertrophien auch an anderen Blüten durch Aussaat von Sporen des Pilzes in die geöffneten Antheren hervorzurufen, schlugen fehl. Ebenso gelang es mir nicht, durch Giftreize (Kupfervitriol, das mit viel Gips vermischt in die Antheren gestäubt wurde) oder Verletzen einer Antherenhälfte mit einer heißen Nadel, die gleiche Wirkung zu erzielen. Es gehört wahrscheinlich auch eine gewisse Disposition der Blüten dazu, die vom Scharfielther auch auf seine Bastarde übergeht. An anderen Arten ist Analoges von mir nicht beobachtet worden.

Nur solche an bevorzugten Stellen des Blütenstandes sprechen, wenn eine äußere Reizung tatsächlich vorliegen sollte, an. Auch scheint die Jahreszeit verschieden günstig dafür zu sein. Im Mai und Juni

1) A. Chatin, De l'Anthere, Paris 1870. Tafel XI, 4.

fand ich bei *Beg. Credneri* ebenfalls noch zahlreiche geschlossene und dann immer verpilzte Blüten, bei denen die Antheren aber nicht oder nur zum geringen Teil in die Dicke gewachsen waren. Der größte Teil war braun und vertrocknet.

Das Verbleiben der Blüten an der Infloreszenz würde korrelativ bedingt sein. Die Antherenwände stellen Anziehungszentren für Baustoffe dar. Es tritt aber auch eine Entwicklungsumstimmung des ganzen Abblühmechanismus ein. Die Entfaltungsbewegungen der Perigonblätter unterbleiben. Sie zeigen hyponastisches Wachstum und bleiben geschlossen, die Blüte selbst wird nicht abgeworfen.

Ende Mai dieses Jahres sah ich bei einer *Beg. Duchartrei* sehr weit vorgeschrittene Antherenhypertrophien. Neben den vorerwähnten, regelmäßig zweiseitig verdickten fanden sich auch solche Antheren, die allseitig in die Dicke gewachsen waren, wodurch köpfchenförmige Mißbildungen zustande kamen. Hier zeigte das Cambium keine Regelmäßigkeit in der Anordnung, auch waren die Gefäßbündel abnorm gebaut, die Gefäße darin spiralgewunden, wie ich ähnliche Bilder in den Adventivknöllchen bei *Beg. phyllomaniaca* festgestellt hatte. Es ist hier, als wenn die Gefäße die Orientierung, in welcher Richtung sie zu wachsen hätten, verloren hätten, das Cambium aber aus innerer Notwendigkeit heraus trotzdem fortfährt, Gefäße zu bilden.

Da die fraglichen Pflanzen sich stets in gutem Ernährungszustand befanden, setzte ich folgende Vergleichskultur an. Von zwei gleich alten und annähernd gleich kräftigen jungen *Credneri*-Pflanzen mit Infloreszenzanlagen wurde die eine in gutem Boden weitergezogen und mit 0,2%iger Knopscher Nährlösung begossen. Die andere wurde nach Abspülen der Wurzel in reinen Quarzsand verpflanzt und nur mit Regenwasser gegossen. Bereits nach 14 Tagen zeigte sich ein ganz deutlicher Unterschied. Die gut ernährte behielt ihre männlichen Blüten, die schlecht ernährte warf sie nach dem Verstäuben ab. Bei ersterer wuchsen die Antheren in den geschlossen bleibenden Blüten aus. Die weiblichen Blüten waren bei beiden Stöcken normal.

Es lassen sich also die Antherenhypertrophien durch gute Ernährung mit Mineralsalzen künstlich bei diesen dazu disponierten Pflanzen hervorrufen, bei Entziehung (Hungerkultur) gänzlich verhindern. Interessant ist, daß Blüten, aus denen die Antheren ganz oder teilweise entfernt werden, ebenfalls an der Infloreszenzachse verbleiben, wenn es Primärblüten gut ernährter Stöcke waren.

VII. *Begonia phyllomaniaca*.

Beg. phyllomaniaca ist wahrscheinlich ein Bastard zwischen *Beg. manicata* und *incarnata* ¹⁾. Martius ²⁾, der ihr den Namen gab, sah sie noch als gute Art an und stellte sie zwischen *Beg. manicata* und *incarnata* ³⁾.

Wie die Pflanze in ihrer Heimat, als welche Brasilien, Guatemala, Zentralamerika und Mexiko angegeben wird, sich fortpflanzt, entzieht sich meiner Kenntnis. In den botanischen Gärten wird sie ausschließlich durch Sproßstecklinge vermehrt. Beide Geschlechter sind steril. Die männlichen Blüten fallen geschlossen ab, wenn der Pollen noch unreif im Tetradenverband zusammenhängt. Ebenso fand ich die Samenanlagen auf einem früheren Entwicklungsstadium, dem des primären Embryosackkernes, stehen geblieben; nie traf ich einen normalen achtkernigen Embryosack an.

Trotzdem eine Belegung der Narben mit eigenem Pollen somit ausgeschlossen ist, bleiben die weiblichen Blüten ziemlich lange an der Infloreszenz stehen, und täuscht das in die Dicke wachsende Ovar dann leicht eine Befruchtung vor. Infolge dieser Parthenocarpie, die ich auch bei anderen Begonien in mehr oder minder ausgesprochenem Maße sah, kann ich es mir wohl erklären, wenn der botanische Garten in Leyden in seinem letzten Samenkatalog Samen von *Beg. phyllomaniaca* anbietet. Die von dort bezogenen Kapseln enthielten aber nur taube Samenanlagen.

Die Pflanze erlangte, wie schon ihr Name besagt, ihre Berühmtheit durch die zahlreichen Adventivbildungen, die bisweilen auf Blättern, Blatt- und Infloreszenzstielen, vor allem auf den Sproßachsen in großer Menge auftreten, und den Forscher wiederholt angeregt haben, sich mit dieser Pflanze zu befassen. Dieses Verhalten ist um so unverständlicher, als diese Bildungen von der Pflanze nicht als Vermehrungsmittel benutzt werden, worauf schon Goebel ⁴⁾ hingewiesen hat. Diese Sprosse lösen sich nie freiwillig von der Mutterpflanze los, wie man erwarten

1) Goebel, Exp. Morph., a. a. O. pag. 153.

2) Alph. de Candolle, Prodr. XV, Teil I, pag. 342. Martius, Ind. sem. horti monac. 1852.

3) Martii, Flora Brasiliensis, pag. 385: Media inter *Begoniam manicatam* et *Beg. incarnatam*, var. *papillosam*; proprio tamen priori. Vgl. auch die Beschreibung der Münchener Pflanze aus dem Jahre 1853 von Martius, Ann. sc. nat., sér. III, XXX, pag. 336, wonach sie *affinis Begoniae papillosae, incarnatae* sei.

4) Goebel, Exp. Morph., pag. 152, daselbst auch 2 Abb. Ders., Über Wendeltreppenblätter. Naturwiss. Wochenschr. 1911, Heft 7.

sollte¹⁾. Sie scheinen in ihrem Wachstum auch nur eng begrenzt zu sein, denn wenn man mit Adventivsprossen besetzte Blätter auf feuchtem Sand weiter kultiviert, entwickeln sich nicht die vorhandenen Adventivsprosse weiter, sondern es bilden sich neue an der Basis des Blattstieles. Wakker²⁾ hat an isolierten Internodien und Blattstecklingen dieselbe Erfahrung gemacht. Die Pflanze legte immer neue Sprosse aus dem Kallus an, statt die schon vorhandenen Adventivsprosse weiter zu entwickeln.

Die Literatur über die Adventivbildungen bei Begonien speziell *Beg. phyllomaniaca* ist eine große. Regel³⁾ gibt an, daß sie aus peripherischen Zellen ihren Ursprung nehmen. Schacht⁴⁾ beschreibt im Anschluß an eine Beobachtung von Mohl⁵⁾, daß bei *Beg. phyllomaniaca* die Nebenknospen nicht in unmittelbarer Nähe von Gefäßbündeln entstehen, eine ähnliche Wahrnehmung über die Adventivbildungen bei *Beg. Moehringii*: „Es bildet sich unmittelbar unter der Oberhaut des Stammes zuerst eine Anhäufung kleiner kambialer Zellen, welche darauf als kleiner Kegel hervortritt, unter ihrem Vegetationskegel in der Regel zuerst ein kleines häutiges Blatt, gewissermaßen eine Knospenschuppe bildet, und darauf erst die der Begonie eigentümlichen Blätter erzeugt.“ Die Gefäßbündel der Knospe ständen mit denen des Stammes in keinerlei Zusammenhang. Ich kenne diese Begonie, die ein Bastard von *Beg. manicata* und *diapetala* ist, nicht aus eigener Anschauung, vermute aber, daß die hier und auch anderwärts⁶⁾ mehrfach erwähnten Adventivsprosse, die nicht aus Kallus entstanden sind, exogenen Ursprungs gewesen sind, nicht endogenen, wie Schacht angibt, und stütze mich dabei sowohl auf eigene eingehende Untersuchungen bei *Beg. phyllomaniaca*, *Reichenheimi* und *Bunchii*, wo solche gelegentlich auftraten, womit auch die von Regel⁷⁾ für *Beg. Helene Uhden* beschriebenen und Wakkers Untersuchungen übereinstimmen. Aus dem gleichen Grunde muß ich die Richtigkeit der

1) Wohl angeregt durch die irrige Auffassung von Martius, daß diese *bulbillorum more se propagantia*, schreibt auch Caruel 1875, a. a. O. pag. 293: *queste gemme si distaccavano con la massima facilità*, was den Tatsachen aber nicht entspricht.

2) Wakker, *Onderzoekingen over adventieve knoppen*. Amsterdam 1885. (Dissertation.)

3) Regel, a. a. O. pag. 476.

4) Schacht, *Lehrb. d. Anat. u. Physiol. d. Gew.*, Teil II, pag. 574.

5) Mohl, *Bot. Zeitung* 1858.

6) E. Regel, *Gartenflora* I, 1852, pag. 124. Bouché, *Gartenflora* 1867, Bd. XVI, pag. 40.

7) Regel, a. a. O. pag. 472.

Angabe von Peter-Petershausen¹⁾ bezweifeln, der von den Adventivknospen von *Beg. coriacea* (l. c. pag. 47) eine endogene Entstehung anzunehmen scheint, wenn er sagt: „Um die Stelle herum, wo sie (sc. die Knospe) die Blattoberfläche durchbricht, bildet sie eine Peridermaschicht“.

Die Adventivsprosse aller Begonien sind exogenen Ursprungs, worauf Wakker, Hansen²⁾ und vor ihm schon Regel hingewiesen haben. Irgendeine bereits schon in Dauerzustand übergegangene Epidermiszelle füllt sich erneut mit Protoplasma und teilt sich lebhaft. Die Teilung kann auch auf die Nachbarzellen übergreifen, und es entstehen so in der Oberhaut Nester von embryonalen Zellen, die sich als kleine Hügel emporwölben. Die darunter gelegenen Kollenchymzellen bleiben an der Neubildung völlig unbeteiligt.

Die Formen, die die Adventivbildungen annehmen können, sind sehr mannigfaltig, und findet man alle Zwischenstufen von typisch mehrzelligen Drüsenhaaren bis zu ausgesprochen beblätterten Sprossen. Diese Trichome können durch Verbreiterung an den Seiten zu schuppenförmigen Emergenzen werden. Es bilden sich weiter an ihren Rändern Auswüchse, die an ihrer Spitze gewöhnlich Drüsen, wie sie auf den Blättern stehen, tragen, und so resultieren oft ganz bizarre Formen, die farblos oder chlorophyllhaltig und wie die Blätter von Gefäßen durchzogen sein können. Sie besitzen dann auch Spaltöffnungen von ganz normalem Bau. Treten Nerven auf, so enden sie stets blind, gewöhnlich in einem wirren Gefäßknäuel an der Basis der Emergenz, nie erfolgte Anschluß an das Leitungs-gewebe der Mutterpflanze.

Nach einem typischen Vegetationspunkte wird man bei diesen Bildungen meist vergeblich suchen. Es ist in seiner Gesamtheit embryonales Gewebe mit undefinierbarer Entwicklungsmöglichkeit. Die ersten „Organe“, die dieses Gewebe ausbildet, sind lanzettförmige, ganzrandige oder grob gezähnte Blätter, zwischen denen meist später erst ein Vegetationspunkt sich ausdifferenziert, der dann einen Sproß mit normal zweizeiliger Blattstellung bildet. Vielfach aber kommt die Entwicklung schon vorher zum Stillstand. Das ist bei der Mehrzahl der Sprosse der Fall, die als weiße oder grüne, eingerollte Blatttüten am Stamme stehen. Die Sproßanlage, als welche wir jede wieder meristematisch gewordene Epidermiszelle auffassen können, braucht sich mit dem ersten Auswuchs vollständig auf. Bisweilen bleibt an diesem aber ein Teil der Zellen

1) Peter-Petershausen, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Brutknospen, Hameln 1869, pag. 46.

2) Hansen, a. a. O. pag. 34.

embryonal, so daß eine Gewebepartie noch zu weiterem Wachstum befähigt ist. Dasselbe tritt ein, wenn die ersten Teilungsschritte der Epidermiszelle zur Bildung ungleicher Tochterzellen führen, oder die benachbarte mit in die Bildung einbezogene Zelle bei der Teilung mit der Mutterzelle nicht Schritt hält, so daß es schon in der Sproßanlage zu einer Zellendifferenzierung kommt. Während der eine Zellkomplex in der Bildung eines ersten Blattes schon völlig aufgeht, entsteht aus dem anderen, kleinzelligeren ein Vegetationspunkt, der dem Schuppenblatt dann seitlich anliegt.

Die Adventivbildungen treten allgemein erst auf älteren Teilen der Pflanze auf, am Stamme zuerst an den Knoten, bei Blattstielen an der Basis; später erst folgt Sproßbildung auch auf den Blattspreiten. Als ich im Nov. 1918 meine Untersuchungen am Münchener Institut wieder aufnahm, trugen die zum Teil recht stattlichen Exemplare von *Beg. phyllomaniaca* wohl Adventivsprosse auf der Stammoberfläche, nicht aber auf den Blättern. Da ich die durch die Kriegsverhältnisse bedingte eingeschränkte Beheizung dafür verantwortlich machte, nahm ich zwei Stöcke in einen Treibkasten eines Sonderkulturhauses, wo ihnen bei 25—30° Durchschnittstemperatur auch größere Luftfeuchtigkeit geboten wurde. Entgegen meiner Erwartung traten bei diesen Pflanzen neue Adventivbildungen nicht auf¹⁾. Freilich war auch bei den übrigen auf etwa 20° Tagestemperatur gehaltenen Pflanzen die Neigung, solche hervorzubringen, durch den ganzen Winter hindurch eine sehr geringe und traten hier fast gleichzeitig mit den warm gehaltenen Pflanzen erst Mitte Mai solche an den Blattstielen und auf den Blättern auf. Ich erwähne das deshalb, weil *Beg. phyllomaniaca* in früheren Jahren, besonders im Winter, zur Bildung von Adventivsprossen schritt: im Sommer, wo das Wachstum der Pflanze ein intensiveres war, setzte diese aus (vgl. Goebel²⁾).

Die ersten blattbürtigen Sprosse entstanden in der Nähe von Gefäßbündeln. Diese anscheinende Abhängigkeit vom Adernetz des Blattes (eine Kommunikation der Gefäße trat aber trotzdem nicht ein) zeigten nur die ersten; die folgenden gruppierten sich regellos über die ganze Blattfläche.

Die einfach gebauten mehrzelligen Haare (Drüsenhaare), mit denen die Blattstiele oft dicht besetzt sind, entspringen aus in der Längsrichtung verlaufenden, schon durch ihre rote Farbe auffallenden

1) Bei diesen war offenbar der Transpirationsstrom ein gehinderter.

2) Goebel, *Exp. Morph.*, pag. 154.

Gewebestreifen, die als kleine schmale Höcker sich nur unbedeutend über die Epidermis erheben. Bei der Streckung des Blattes wächst diese anfangs punktförmige Haarbasis gleichfalls in die Länge, so daß der Blattstiel später rot gestrichelt erscheint, den Anthocyan führenden Haarpolstern. Die ersten Adventivsprosse am Blattstiel stehen gleichfalls auf solchen rotgefärbten Gewebestreifen. Schnitte durch dieselben zeigten unter der gleichmäßig darüber hinlaufenden Epidermis ein Kollenchym, das sich vom angrenzenden Gewebe nur durch seinen roten Zellsaft unterschied. Beachtlich in dieser Hinsicht erscheint mir auch der Hinweis Regels, daß die in Teilung übergehende Epidermiszelle bei ausgelegten Blättern von Beg. Helene Uhden (einer Beg. Rex nahestehenden Art) in unmittelbarer Nachbarschaft einer Trichomzelle steht, die später in die Knospenentwicklung mit hineingezogen werde: „Vielleicht entspringen die Knöspchen, deren Verteilung auf dem Blatte im übrigen bezüglich ihres Abstandes durchaus keine Regelmäßigkeit wahrnehmen läßt, gerade hier häufiger, weil an diesen Stellen Teile Hautsystems länger in bildungsfähigem Zustande verharren.“

Da die einfachsten Formen der hier auftretenden Adventivbildungen haarförmige sind und sich von da aus alle Übergänge zu beblätterten Sprossen finden, drängt sich bei oberflächlicher Betrachtung der Verdacht ohne weiteres auf, daß diese Sprosse durch eine Weiterentwicklung von Haaren entstanden sein könnten. Caruel¹⁾ spricht dies auch aus: *le quali tutte insieme costituivano per tal modo una vera e propria gemma, originata adunque dallo sviluppo di una squamma cioè di un pelo.* Seine Auffassung, daß ein Trichom sich in eine Schuppe und diese weiter in einen Sproß umwandle, trifft aber nicht zu. Treten bei der Entwicklung von Epidermiszellen neben Haaren und Sprossen auch Mittelbildungen auf, so sind diese als Hemmungsbildungen aufzufassen, wie weiter oben schon dargelegt wurde.

Von diesen etwas abweichend gebaut und gewissermaßen einen Sondertypus darstellend, erfand ich die auf Infloreszenzstielen entstandenen Adventivsprosse. Während auf Stamm und Blattstielen die Sprosse langgestreckte, meist tütenförmige Gestalt hatten, sind sie an Infloreszenzstielen, wo sie an älteren oft in großer Zahl auftreten, gedrungen und kugelförmig. Sie treten auch hier an der Basis und an den Knoten der gabeligen Verzweigungen zuerst auf, meist aber erst, wenn die Infloreszenz schon aufgeblüht war. Nie sah ich sie an jungen Blütenständen. Die chlorophyllosen tütenförmigen Sprosse sind fast

1) Caruel, Nota su di una trasformazione di Peli in gemme. Nuovo giorn. bot. 1875, pag. 293.

ausschließlich auf Blätter und Stengelteile beschränkt und fehlen hier fast vollständig. Es kann dies nur damit zusammenhängen, daß die Infloreszenzen unbehaart sind, und mithin die Epidermiszellen an den Blütenstielen die Entwicklungsmöglichkeit zu Haargebilden nicht in dem Maße besitzen, wie ihre Geschwister von Blattstiel und Stamm, wo die Entwicklungstendenz, Haare auszubilden, prävaliert.

Unter günstigen Umständen vermögen die Adventivpflanzen bereits auf der Mutterpflanze Wurzeln auszubilden. Auf einer wochenlang in feuchter Treibhausluft gehaltenen Pflanze hatte am 26. März ein Sproß, der an einer Seite etwas vom Stamme losgelöst war, hier drei Adventivwurzeln angelegt, von denen die größte an der Spitze bereits abgestorben war. Zwei von ihnen enthielten ein Leitbündel, das mit dem Gefäßknäuel in der Sproßbasis in Verbindung stand; die jüngste Wurzel war noch gefäßlos. Die Pflanze hatte ein gut entwickeltes Laubblatt und mehrere Schuppenblätter. Eine Verbindung durch Gefäßstränge mit der Mutterpflanze, durch die die Adventivpflanze mit Aschenbestandteilen hätte versorgt werden können, bestand nicht. Das mag vielleicht der Grund sein, weshalb das weitere Wachstum dieser Sprosse so früh zum Stillstand kommt. Es fehlen den jungen Pflanzen die zum Wachstum nötigen Aschenbestandteile. Das Mengenverhältnis dieser zu den fortgesetzt neugebildeten Assimilaten führt bald eine Verschiebung zugunsten der letzteren herbei. Da diese weder vom Sproß aufgebraucht noch abtransportiert werden können, stauen sie sich in Form von Stärke an, und sind die Zellen am Grunde des Sprosses über dem Gefäßknäuel dicht mit Stärke angefüllt. Dieser Überschuß an Nährstoffen bedingt wieder ein Dickenwachstum der Sproßachse an dieser Stelle, und gleichzeitig ein Wuchern der Gefäße¹⁾. So sah ich alte Adventivsprosse, die nur ein Laubblatt trugen, das auf einem runden, grünen Knöllchen von 4—7 mm Durchmesser saß. Dasselbe war stets von einem dichten Geflecht von Gefäßen durchzogen; die übrigen Zellen dienten als Stärkespeicher. Das Ganze haftete fest am Stamme der Mutterpflanze, ohne daß Gefäß in diese hinüberleiteten. An alten Stöcken traf ich noch extremere Entwicklungsstufen dieser Sproßgebilde an; es waren nur noch grüne, kugelförmige Knollen, ohne Blätter und Vegetationspunkten, stellenweise mit verkorkter brauner Rinde. Solche Knollen können nach einer gewissen Ruhezeit wieder austreiben, selbst an der Pflanze, wie ich am 24. Mai 1919 beobachten konnte. Es war an der Spitze ein neuer Vegetationspunkt entstanden

1) Vgl. auch das pag. 360 Gesagte.

(vielleicht ein ruhender Achsel sproß eines früher dort gestandenen Schuppenblattes), der zwei kleine Blättchen von bizarrer Gestalt gebildet hatte. Welcher Entwicklungsanreiz hier vorgelegen hat, vermag ich nicht anzugeben. Die Pflanze befand sich nach wie vor unter den gleichen Bedingungen. Betonen möchte ich aber, daß eine Gefäßbündelvereinigung mit der Mutterachse nicht zustande gekommen war.

An ausgelegten Sproßteilen tritt ein Austreiben der Knospen sehr selten ein und ist mir bisher nur bei zwei sehr alten knöllchenförmigen Sprossen gelungen, nachdem ich sie wochenlang mit dem Internodialstück auf feuchtem Sand gehalten hatte. Die Gefahr, daß dieses durch Fäulnis abstirbt, ist sehr groß. Ende Mai waren zwei dieser Knöllchen ausgetrieben und zeigte die anatomische Untersuchung, daß hier eine Verbindung der Gefäßbündel des Sprosses mit der Mutterpflanze eingetreten war. Ich kann somit die Angabe Wakkers (l. c. pag. 17) bestätigen. Die Verbindung wird vom Sproß, nicht von der Stammpflanze aus, eingeleitet. Es bilden sich einzelne (zuweilen auch gewundene) Gefäßbündel vom Gefäßknäuel des Sprosses ausgehend im darunter gelegenen Kollenchym und legen sich dem nächsten Gefäßbündel oder Interfaszikulargewebe seitlich an.

Diese Knöllchen treiben kräftig aus; alle Zellen ihrer Sproßachse waren mit transitorischer Stärke angefüllt.

Im August vorigen Jahres traten auf einem Blatt von *Beg. Bunchii* vier Adventivsprosse plötzlich auf, von denen einer in der Nähe eines vorbeiführenden Blattnerven stand und mit ihm eine ganz schwache Verbindung durch einen Gefäßstrang hergestellt hatte. Dieser Sproß war auch bedeutend kräftiger als die anderen. Am 20. Nov. 1919 sah ich bei einer als *Beg. Reichenheimi* bezeichneten Pflanze des Dresdener bot. Gartens vereinzelt Adventivsprosse auf Stamm und älteren Blattstielen in der typischen Ausbildung, wie ich sie von *Beg. phyllomaniaca* kannte.

Es ist in hohem Grade wahrscheinlich, daß Adventivsproßbildungen, wie die eben geschilderten, Folgeerscheinungen der Bastardierung sind, durch die das Wuchsvermögen besonders angeregt worden ist. Daß Bastarde mehr proliferieren, ist ja bekannt; ich erinnere nur an die Wendeltreppenblätter von *Beg. rhizinifolia* f. *Wehleana*, *Beg. Rex Comtesse Erdödy*¹⁾ *Bunchii* u. a. Bei schlecht ernährten Pflanzen dieser Arten unterbleibt das Phänomen. Freilich muß auch eine gewisse Disposition, die meines Erachtens nach erst durch Kreuzung entsteht, vorhanden sein.

1) Goebel, Über Wendeltreppenblätter, a. a. O.

VIII. *Begonia luxurians*.

Die Pflanze ist interessant durch ihre sternförmig geteilten Blätter, die ihr einen begonienfremden Charakter verleihen. Jedes der schwach asymmetrischen Blätter besteht aus etwa 10—15 sichelförmigen Fiederblättern, die mit kurzem Stiel aus einem Gewebepolster an der Basis der Blattspreite entspringen. Sie sind in der Mitte und auf der Plusseite des Blattes am längsten, nach den Seiten nehmen sie an Größe ab. Eine weitere Eigentümlichkeit des Blattes ist, daß sich auf dem Gewebepolster in der Blattmitte, also über der Ansatzstelle des Blattstieles, kleine, den Fiederblättern zum Teil vollkommen gleichende Blättchen vorfinden, die unregelmäßig angeordnet, mit ihrer morphologischen Oberseite nach oben gewendet, eine Art „Blattfüllung“ hervorrufen und so



Fig. 11. *Beg. luxurians*.

I Medianschnitt durch junges Blatt. Blattmitte noch ungegliedert.

II Älteres Stadium in Vorderansicht. *f* Anlagen der Füllblätter, *a* Fiederblätter.

die assimilierende Blattfläche vergrößern helfen. Die Größe und Zahl dieser Füllblätter, wie ich sie kurz nennen will, ist eine durchaus schwankende und hängt zweifellos vom Ernährungszustand des Blattes ab, da die Füllung der Blätter an Haupttrieben gegenüber solchen an schwächeren Seitentrieben eine geförderte war. Letztere entbehrten vielfach der fiederblattähnlichen Füllblätter und hatten an ihrer Stelle nur schuppen- oder zottenartige Auswüchse. Die Größe der Füllblätter steht auch in Beziehung zur Symmetrie des Blattes. Die am weitesten entwickelten Blättchen standen in der Mediane des Blattes, also in der Nähe der gefördertsten Fiederblätter. Im inneren Blattwinkel waren sie durchweg von schuppen- oder haarförmiger Gestalt.

Die als hügelartige Aufwölbung am Vegetationspunkt auftretende Blattanlage flacht sich am Gipfel scheibenförmig ab. Durch Teilung der unter dem Dermatogen liegenden Zellen buchten, sich in der Mediane beginnend, die Anlagen der Fiederblättchen aus. Solange diese noch ganzrandig sind (vgl. Fig. 11) ist die Blattmitte glatt. Später treten hier die Anlagen der Füllblätter als papillöse Erhebungen aus der subepidermalen Zellschicht auf. Sie können ergrünen, sich blattartig verbreitern und dieselbe Entwicklung durchlaufen, wie die peripheren Fiederblätter. Die weiter innen im Blattwinkel stehenden bleiben in ihrer Entwicklung auf früheren Stufen stehen, so daß wir

alle Übergänge von fertigen Fiederblättchen bis zu einfachen ergrünten Schuppen vorfinden. Die Füllblätter sind zwar Hemmungsbildungen, aber keine in der Entwicklung zurückgebliebenen Adventivsprosse, und von den schuppenförmigen Emergenzen von *Beg. phyllomaniaca* grundverschieden.

Eine praktische Bedeutung, abgesehen von einer ganz geringfügigen Vergrößerung der assimilierenden Blattfläche, scheinen mir diese Füllblätter nicht zu haben. Sie schließen, trotzdem sie später als die Fiederblättchen angelegt werden, ihre Entwicklung bedeutend früher ab als diese. Deswegen gelingt es auch nicht, durch Abschneiden der Fiederblätter am ausgewachsenen Blatte die Füllblätter zur Weiterentwicklung anzuregen, ein Fall, der in der Natur eintreten könnte, wenn die Pflanze durch Tierfraß ihre Blätter einbüßte. Durch diese Operation wachsen lediglich die höchst organisierten, durch Gefäße mit den Leitungsbahnen des Blattes verbundenen blattähnlichen korrelativ ganz unbedeutend, die kleineren Zotten aber nicht weiter. Ein Ersatz der entfernten Fiederblätter tritt somit nicht ein. Entfernung der Fiederblätter an sehr jungen, noch in der Knospe eingeschlossenen Blättern bewirkte eine Vermehrung und Vergrößerung der Füllblätter. Die Größe der eigentlichen Fiederblätter erreichten sie aber bei weitem nicht. Diese Entwicklungshemmung wurde selbst bei hinzutretender Entgipfelung der Pflanze nicht aufgehoben.

Adventivknospen habe ich bei dieser Begonie auf den Blättern nie angetroffen. Sie traten auch nicht auf, als ich an einer Pflanze sämtliche Sproßvegetationspunkte entfernte. Die Pflanzen, mit denen ich im Sommer 1919 arbeitete, litten sehr stark an einer Infektion von Wurzelälchen (*Hederodera radiculicola*), wodurch gegen Mitte des Sommers der ganze Bestand einging.

An Blattstecklingen bilden sich neue Sprosse aus dem Kallus der Wundfläche, nie, auch wenn ich die Fiederblätter entfernte, beobachtete ich ein Austreiben der Schuppenblätter oder eine Umwandlung derselben in Sprosse. Die Primärblätter der jungen Stecklingspflanzen sind ungeteilt. Bedeckt sind die Blätter (wie auch die späteren Folgeblätter) auf Ober- und Unterseite, besonders aber längs der Blattnerven mit langen zottigen Haaren. Deshalb sind sie auch dort, wo die Gefäße in den Blattstiel eintreten, im Blattwinkel, am zahlreichsten vorhanden. Doch finden sich hier noch keine Schuppenblätter. Die Fähigkeit, solche zu bilden, tritt erst bei Blättern mit höchster Organisationsstufe, den sternförmig geteilten Folgeblättern, auf.

IX. *Begonia socotrana*.

Diese *Begonia* gehört zu den einziehenden. Der oberirdische Teil der Pflanze stirbt bei uns Anfang Februar ab und treibt nach einigen Monaten — je nach der Temperatur der Gewächshäuser läßt sich die Ruheperiode abkürzen oder hinausschieben — im April oder Mai aus zahlreichen, bereits im Herbst an der Basis des Stengels angelegten Brutknöllchen wieder aus. In diesen verläßt die Pflanze vollständig die zweizeilige Blattstellung und geht zur zerstreuten über, der einzige mir bei Begonien bekannte Fall.

Ihrem morphologischen Bau nach sind die Knöllchen Kurztriebe, die an einer bis zu 15 mm langen Sproßachse in Größe und Gestalt

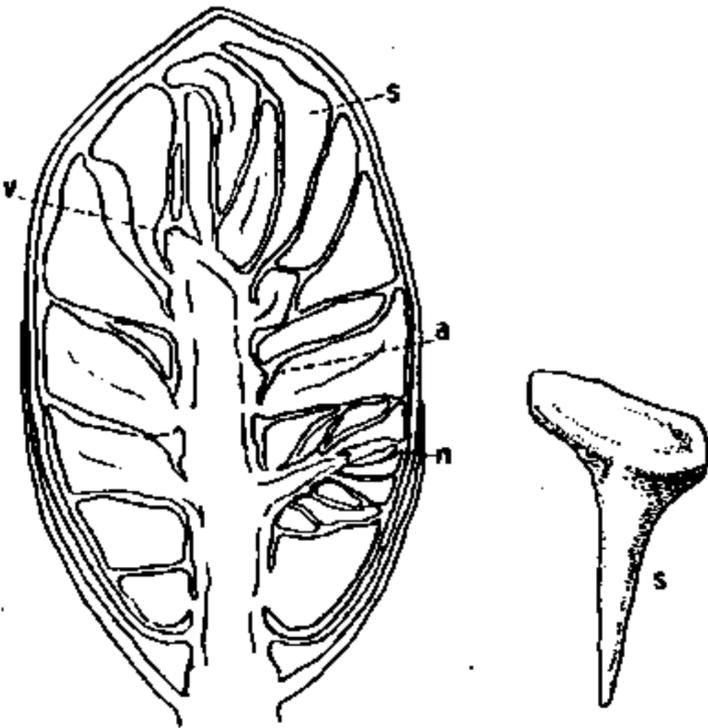


Fig. 12. *Beg. socotrana*. Längsschnitt durch eine Winterknospe. Bei *n* hat sich in ihr eine Nebenknospe gebildet, die aber unbehüllt ist. *s* Stärkeblätter, in ihren Achseln Sproßanlagen *a*.
Vergr. 1:10.

sehr verschieden dicke Schuppenblätter tragen, die mit kurzem, rundem Stiel entspringen und am äußeren Ende meist mehr oder weniger wie der Kopf eines Nagels abgeplattet sind. Erwecken sie dadurch schon eine gewisse Ähnlichkeit mit den schildförmigen Laubblättern, die der Laubsproß trägt, so bestätigt ihre Blattnatur auch ihre Entstehung und ihr anatomisches und physiologisches Verhalten. Sie besitzen Gefäßbündel, eine Epidermis mit Spaltöffnungen und den den Blättern eigenen, charakteristischen Drüsenhaaren, sind meist chlorophyllhaltig und wie die Blätter, in feuchten Sand

gesteckt, regenerationsfähig. Es bildet sich hierbei an der schmalen Abbruchstelle ein Kallus aus, der Wurzeln und späterhin auch Sprosse erzeugt. Diese Blätter sind in allen Zellen, mit Ausnahme der Epidermis, mit Stärke dicht angefüllt, außerdem sind sie reich an Gerbstoffen. In ihren Achseln (Fig. 12 *a*) finden sich Vegetationspunkte, die gegen Ende der Vegetationsperiode sich zu neuen Winterknöllchen entwickeln. Aus der Lage dieser Axillarsprosse geht ebenfalls die Blattnatur dieser Speicherorgane hervor, ebenso spricht die unregelmäßige Verteilung der Vegetationspunkte an der Sproßachse dafür, daß die Blätter untereinander gleichwertig sind. Es sind keine Adventivbildungen oder Stipeln von

Blättern, da zwei oder mehr benachbarte Blätter Achselsprosse tragen können, auch habe ich Spaltung der Blattanlagen nicht beobachtet. Schon die ersten Anlagen der Stärkeblätter, die als kleine Höcker am Vegetationspunkt nur einen verhältnismäßig kleinen Bezirk einnehmen, zeigen regellos zerstreute Anordnung. In den Knöllchen finden sich noch kleine Nebenknöllchen vor, die im Aufbau ganz der Mutterknolle gleichen, mit dem einzigen Unterschied, daß sie nicht wie jene mit einer allseits geschlossenen dünnen Hülle umgeben sind, die zuerst grün, später braun und häutig wird. Stirbt der gipfelständige, meist etwas seitlich verdrängte Sproßvegetationspunkt ab, dann treiben ein oder zwei dieser Nebenknöllchen aus, liefern aber auch schwächere Pflanzen dann als der terminale Hauptsproß.

Die ersten Blätter am Sproß sind Niederblätter, die aus breiter, stengelumfassender Basis entspringen, und zwar in unbestimmter Zahl und regelloser Stellung. An kräftigen Sprossen traten bis acht dieser Schuppenblätter auf, an schwächeren, aus kleinen Knöllchen und Nebensprossen, war ihre Zahl geringer oder fehlten die Niederblätter ganz. Die untersten waren gewöhnlich klein und oft ganz ohne Gefäße, die jüngeren größer mit paralleler Nervatur, glichen auffallend den Nebenblättern der schildförmig-kreisrunden Laubblätter, so daß man wohl versucht wäre, diese für Stipeln zu halten von Blättern, deren Spreite und Stiel verkümmert ist. Ich habe aber bei keiner der über 100 untersuchten Pflanzen eine Andeutung dafür gefunden, weder in einem Rest eines Laubblattes noch einer Unterdrückung einer Stipel oder Verwachsung beider. Es müßte, wenn diese Ansicht zuträfe, nicht nur das Oberblatt, sondern auch eine Stipel einer Blatthälfte vollständig obliterieren, da diese Niederblätter nicht nur zerstreut an der Sproßachse, sondern auch auf verschiedener, ganz regelloser Höhe standen. Sie stellen also die Primärblätter bei *Beg. socotrana* vor und gibt es, was um so wunderlicher ist, zwischen ihnen und den eigentlichen typischen Laubblättern keine Übergangsstufen. Die letzten Niederblätter, zugleich die größten, stehen dichter zusammengedrängt, eine Art Rosette bildend, aus der ganz unvermittelt das erste, gestielte Schildblatt in der Verlängerung der Sproßachse sich erhebt. Mit seinem Auftreten wird die zweizeilige, normale Blattstellung hergestellt. Niederblätter werden dann gewöhnlich nicht mehr gebildet. Eine einzige Ausnahme ist mir vorgekommen, wo einem ersten Laubblatt mit sehr kleinen Stipeln später noch ein schuppenförmiges Niederblatt gefolgt ist, das ihm gegenüberstand, auch in diesem Falle ganz unvermittelt ohne Übergangscharakter.

Die Vermutung, daß die Niederblätter ausgewachsene Stärkeblätter sein könnten, da ihre zerstreute Stellung an der Sproßachse die gleiche ist wie im Knöllchen, lag nahe. Sie sind aber anatomisch völlig verschieden, nur zwei- bis dreischichtig, aus dünnem Parenchym aufgebaut und stärkefrei. Die Disposition des Vegetationspunktes zur zerstreuten Blattstellung, denn sie werden erst beim Auswachsen des Knöllchens angelegt, ist aber noch vorhanden.

Regenerierte Sprosse, die an ausgelegten Reserveblättern entstanden waren, schritten gleich unter Umgehung der Niederblattform zur Bildung von gestielten zweizeilig gestellten Laubblättern. Diese waren anfangs noch nicht typisch schildförmig mehr herzförmig. Der Schluß der Blattspreite über die Eintrittsstelle des Blattstieles (höher differenzierte Blattform) erfolgte erst beim zweiten und dritten Blatte

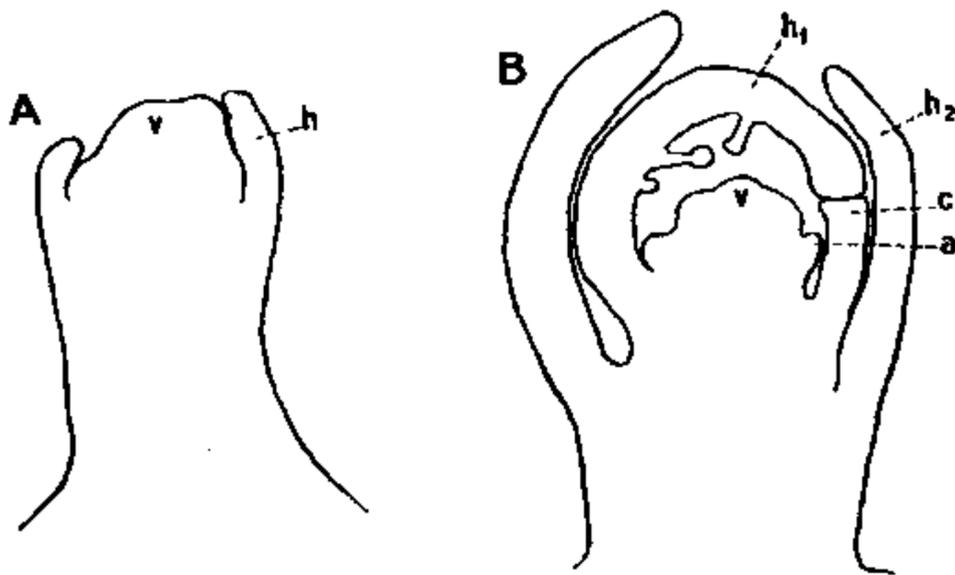


Fig. 13. *Beg. socotrana*. Junge Sproßknöllchen. *a* Anlagen der Stärkeblätter. *h*₁ innere, *h*₂ äußere Hülle.

vollständig. Das Unterbleiben der Niederblattform könnte man teleologisch sich bei diesen im Vergleich zu an kräftigen Knöllchen erwachsenen sehr schwachen Sprossen in der Notwendigkeit erklären, rasch assimilierendes Gewebe zu bilden, zu welcher Funktion die stipelähnlichen, meist sehr chlorophyllarmen Niederblätter aber untauglich sind.

Die Winterknöllchen bilden sich aus den oberen axillaren Vegetationspunkten, die nicht wie meist die unteren verkümmern oder zu Nebenknospen ausgewachsen sind. Der auf einem kurzen Säulchen gelegene Vegetationspunkt wird durch Umwachsen eines kragenartigen Hüllblattes, das, wenige Zelllagen dick, über diesem oder seitlich (Fig. 13 bei *c*) verwächst, allseitig eingeschlossen. Später wächst noch ein zweiter Ringwall aus dem Knöllchenstiel unterhalb der ersten Hülle aus. Diese zweite Hülle wird aber meist durch das heranwachsende Knöllchen gesprengt und umschließt sie es nur in seinem unteren Teil. Durch Streckung der Knöllchenbasis wird der Raum zwischen beiden Hüllen an der Basis vergrößert. An dieser Stelle pflegen beim Austreiben der Knöllchen die Wurzeln aufzutreten.

Die auf den Sundainseln beheimatete Pflanze hat viel zu gärtnerischen Kreuzungen gedient, so Gloire de Lorraine und Ruhm von Sceaux (soc. \times subpeltata).

Beide sind ausdauernd und bilden keine Sproßknöllchen mehr aus. Die bei Gloire de Lorraine bereits einsetzende Unterdrückung der weiblichen Blüten ist bei einer Rückkreuzung einer Spielart (Sport Gloire de Lorraine) mit *B. socotrana* ganz durchgeführt. Diese 1909 von Peterson gezüchtete Glory of Cincinnati erzeugt in sehr reichblütigen Infloreszenzen nur noch männliche Blüten. Selbst Anlagen weiblicher Blüten sind in den Blütenständen nicht mehr auffindbar.

Ob hier die Rückkreuzung von den geschlechtsbestimmenden Stoffen, die zweifellos bei den Begonien die verschieden zeitliche Ausbildung der Geschlechter bedingen, ein vollständiges Schwinden oder Latentwerden des weiblichen Spezifikums gezeitigt habe, müßten erst Vererbungsversuche klarstellen.

Die bereits auf S. 335 erwähnten Sproßknöllchen von *Beg. Evansiana* zeigen keine abnorme Blattstellung beim Austreiben. Sie stellen verdickte, mit Stärke angefüllte Sproßachsen von Axillarknospen vor. Begonienstärke ist wie Kartoffelstärke asymmetrisch und zeigt deutliche Schichtung.

X. Regeneration.

Gentner¹⁾ stellte fest, daß bei Sproßstecklingen von *Elatostemma* die ersten Wurzeln gewöhnlich zuerst an der Basis der Oberseite auftreten und auch lange Zeit gegenüber den später auf der Unterseite des Sprosses sich bildenden im Wachstum voran bleiben, was darauf hindeutet, daß die Sproßoberseite die besser ernährte ist. Was für Sprosse gilt, muß auch für ungleich ernährte, also asymmetrische Blätter Geltung haben.

Zur Bewurzelung ausgelegte Blätter von *Beg. phyllomaniaca* und *foliosa* bildeten auf der Seite der größeren Blatthälfte zuerst Wurzeln. Entfernt man die Plusseite des Blattes durch Abschneiden oder Durchtrennen der Nerven dieser Seite nahe der Eintrittsstelle des Blattstieles (wobei es zweckmäßig ist, die Operation einige Zeit vorher an der Pflanze auszuführen, bevor man das Blatt als Steckling benutzt, damit die Assimilate im Blattstiel in die Pflanze abwandern können), so kann man das Verhältnis von Plus- und Minusseite umkehren. Die ersten Wurzeln bilden sich dann auf der ehemaligen Minusseite des Blattes. Zugleich

1) Gentner, Untersuchungen über Anisophyllie und Blattasymmetrie. Flora 1909, pag. 290.

lehrt dieser Versuch, daß eine Kommunikation der Leitungsbahnen im Blattstiel auf immerhin weite Strecken (dieser hatte eine Länge von etwa 5 cm) den Mengenunterschied, der aus dem Blatt austretenden Assimilate nicht ausgleicht. Träte dieses ein, dann wäre eine Blattasymmetrie auch normalerweise nicht möglich. Sie kommt zustande (wie Versuche Gentsners durch künstliche Eingriffe gelehrt haben), durch eine ungleiche Verteilung von Baustoffen von der Sproßachse aus und muß sich im gleichen Sinne auch rückwirkend äußern.

Nach Regel¹⁾ soll die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern nur bei den großblättrigen Arten mit rhizomartigen, niederliegenden oder ansteigenden Stämmen möglich sein, die Hildebrand²⁾ als die Gireoudiaartigen bezeichnet, während bei aufrechtwachsenden mit ästiger Verzweigung nur Zweigstecklinge sich bewurzeln. Als Beispiel führt Regel *Beg. semperflorens* an, bei der sämtliche Versuche, Blattstecklinge zur Vermehrung zu benutzen, fehlgeschlagen seien.

Wakker³⁾ muß nach seinen Versuchen mit der gleichfalls aufrechtwachsenden Art *Beg. metallica* Regel beipflichten. Die gesteckten Blätter verhielten sich genau wie die Blätter von *Beg. semperflorens*. In feuchten Sand ausgelegt faulten die Blätter, am Blattstiel beginnend, sehr schnell ab, ohne daß es zur Bildung von Adventivsprossen gekommen wäre. Nach meinen im Frühjahr 1914 angestellten Versuchen — ich kannte damals diese beiden Angaben noch nicht — kann ich aber das von Regel aufgestellte Gesetz nicht bedingslos bestätigen. So ist es mir gelungen, folgende herausgegriffene mit Internodien versehene Arten durch ausgelegte Blätter zu vermehren: *Beg. foliosa*, *fuchsoides*, *Sandersii*, *ulmifolia*, *albopicta*, *luxurians*. Sie alle bildeten aus dem Kallus der Wundfläche am Blattstiel Sprosse und Wurzeln.

Abgeschnittene und in feuchten Sand gesteckte Blätter von *Beg. semperflorens* und *metallica* gingen allerdings im März vorigen Jahres sehr bald durch Fäulnis zugrunde. Auch ein im Mai wiederholter Versuch mit den gleichen Arten hatte denselben negativen Erfolg. Ende Juni wurden wieder eine Anzahl ausgewachsener *Semperflorens*blätter zur Regeneration ausgelegt, die nicht abgeschnitten, sondern abgebrochen waren. Das Blatt bildet eine Ablösungszone, die über der Anwachsstelle als schmaler Ring wahrnehmbar ist. Bricht man das Blatt durch Biegen nach unten am Stengel ab, so bleibt noch ein minimales Stück-

1) Regel, a. a. O. pag. 449.

2) Hildebrand, Anatomische Untersuchungen über die Stämme der Begoniaceen, pag. 12.

3) Wakker, a. a. O. pag. 26.

chen Stammgewebe am Blatt stehen. Die Wirkung war ganz auffallend. Während abgeschnittene Blätter, die zu den vorhergehenden Versuchen gedient hatten, bereits am nächsten Tage schon von der Schnittfläche zu faulen begannen, und auch das Blatt dort, wo es auf dem Sand auflag, alsbald durch Fäulnis zerstört wurde, hielten sich die überwiegende Mehrzahl dieser Blätter frisch. Ausgehend von diesem stehengebliebenen geringen Rest von Stammgewebe bildete sich ein Callus aus, der die ganze Wundfläche ringwallartig umschloß, und in dem sich bis zum 20. Juli eine Anzahl Wurzeln, später im August auch Sprosse gebildet hatten. Ich muß noch erwähnen, daß durch das eben beschriebene Lostrennen des Blattes vom Stamm Achselsprosse oder Teile von solchen nicht mit am Blattstiel sich befanden.

Später entstanden bei diesen Blattstecklingen auch Wurzeln oberhalb des Kallus und der Ablösungszone. Der Blattstiel besaß also zu der Zeit die Fähigkeit, Wurzeln zu bilden (ob erst induziert durch den benachbarten Kallus, der ja auch erst durch das Vorhandensein von wenig Stammgewebe eingeleitet werden konnte, wäre noch genauer zu verfolgen). Jedenfalls scheint die Anwesenheit von Stammgewebe das losgetrennte Blatt vor dem Absterben durch Fäulnis zu schützen, ob durch fermentative Beeinflussung, oder korrelativ durch sofortiges Einleiten von Kallusbildung, wurde nicht weiter verfolgt.

Dorsiventral gebaute Sproßachsen finden sich aber nicht nur bei niederliegenden Arten mit dicker gestauchter Sproßachse, sondern auch bei ästigen, aufrecht wachsenden Begonien. So ist der Stengel von *Beg. foliosa* nie rund gebaut, sondern je nach der Stellung des nächstfolgenden Blattes (und vorhergehenden) rechts oder links zum Hauptschnitt von zwei Längsleisten gekielt, die in die Stipeln des Blattes auslaufen. Ich möchte als weiteres Beispiel nur noch *Beg. angularis* anführen, deren Stamm mehrere stark hervorspringende Längsrippen aufweist, in denen außerhalb des Gefäßbündelzylinders liegende Gefäße verlaufen. Nun wechselt aber gleichfalls die Dorsiventralität des Stammes von Internodium zu Internodium, denn zu jeder Plusseite eines Blattstieles führen von den darunter gelegenen Knoten drei dicht nebeneinander liegende periphere Gefäßstränge. Es werden für die stark asymmetrischen und dementsprechend kräftig nach der Minusseite abgelenkten Blattflächen (die Insertionen der Blätter stehen sich trotzdem diametral gegenüber), von der Sproßachse besondere Leitungsbahnen für die Plusseite angelegt. Sie könnte sich ohne diese direkten Zufahrtsstraßen auch nicht so stark entwickeln. Die Dorsiventralität läßt sich aber auch weiterhin noch in den Blatt-

stiel verfolgen, der auf der Plusseite neben dem schon äußerlich auffallenden Anthocyangehalt stärkere und hier auch dichter stehende Gefäße führt.

Durch vergleichende Schnittserien durch junge Sprosse erkennt man, daß die drei peripheren Gefäße des Stammes sich durch den Blattstiel in die drei Hauptrippen der Plusseite des Blattes fortsetzen.

Durch Einschneiden dieses peripheren Drillingsgefäßes kann man die Asymmetrie des Blattes abschwächen. Bei hinreichend zeitig erfolgendem operativen Eingriff, der aber infolge der späten Streckung des Internodiums und der großen Zerbrechlichkeit der Sproßachse technisch sehr schwierig ist, müßte es auch gelingen, die Asymmetrie ganz aufzuheben oder gar Plus- und Minusseite am unverletzten Blatt zu vertauschen. Kommt also die Asymmetrie des Blattes (woran wohl nicht zu zweifeln ist) gewissermaßen durch Überernährung einer Seite zustande, so muß auch die Rückwirkung des Blattes auf die Sproßachse eine entsprechende sein. Wie die Gefäße der Plusseite mehr Aschenbestandteile und Wasser ins Blatt zu transportieren haben als diejenigen der Minusseite, so haben sie auch weit mehr Assimilate zurück in den Stamm abzuführen. Verhält sich doch die Assimilationsfläche von Plus- und Minusseite annähernd wie 3:1. Bei Ausbleib dieser Gegenleistung an die junge noch im ersten Streckungswachstum stehende Sproßachse muß die Wirkung im anatomischen Bau notwendig sich äußern. Das ist auch in der Tat der Fall. Ich habe an zahlreichen Haupt- und Nebensprossen jedesmal an dem jüngsten eben aus der Knospe ausgetretenen oder noch dort eingefalteten Blatte die Plusseite vollständig abgeschnitten. Nach etwa 3 Wochen hatten sich die Blätter entfaltet (sie waren aber noch nicht völlig ausgewachsen). Bei der Streckung des Blattstieles, sowie des darunter gelegenen Internodiums war eine Schwächung der Plusseiten unverkennbar zu konstatieren, besonders an Sprossen, an denen ich noch den Vegetationspunkt, der ja ein Anziehungszentrum für Baustoffe vorstellt, entfernt hatte. Blatt und Sproßachse stehen also selbst in ihren Teilen zueinander in Korrelation.

XI. Systematik.

„Wenige Familien haben im natürlichen System so umherirren müssen, als wie die Begoniaceen. Zuerst wußte man keinen Platz für sie, dann stellte man sie zu den Polygonaceen, Umbelliferen, Campanulaceen, Euphorbiaceen, Hydrangeen, Cucurbitaceen, Cactaceen usw. und in neuester Zeit nach dem Vorgange von Bentham und Hooker¹⁾ mit den Datisceen zu den Passiflorinen. Damit noch nicht genug,

1) Bentham - Hooker, Gen. plant. I, pag. 841—44.

mußten die Begoniaceen einmal auch aus der heutigen Gesellschaft ganz ausscheiden, und zwar deswegen, weil die einen ihre Verwandten in der Vorwelt suchten, die anderen gar in einer Periode, die nach der kommen wird, in welcher wir heute leben. Nirgends haben sie bis jetzt einen sicheren Platz gefunden, überall nur ein vorläufiges Unterkommen, und so ist die Frage nach ihrer systematischen Stellung noch heute offen; wir setzen, wie es vor 50 Jahren geschah, wieder ein Fragezeichen hinter ihren Namen.“

Diese Einleitungsworte Benecke's¹⁾ haben heute nach weiteren 30 Jahren noch immer Geltung. Seit Klotzsch²⁾ und de Candolle³⁾, die vorwiegend die gröberen morphologischen Verhältnisse nur berücksichtigten, ist bis auf Warburgs Bearbeitung der Familie in Engler-Prantl's Natürlichen Pflanzenfamilien⁴⁾ eine größere zusammenfassende systematische Behandlung nicht erfolgt. Aber auch hier treten entwicklungsgeschichtliche Fragen hinter rein anatomischen zurück.

Es sind seitdem verschiedentlich Versuche unternommen worden, die Begonien zu einer selbständigen Ordnung zu erheben. So hat A. Braun⁵⁾ den Namen Plagiophyllae, Benecke⁶⁾ Hillebrandinae vorgeschlagen, Caruel⁷⁾ vereinigt mit den Begoniaceen die Daticaceen, Cynocrambeen, Hedyosmaceen und Garryaceen zu den Begoniflorae⁸⁾.

Wohl weil es dem Systematiker mit den Cactaceen und Cucurbitaceen ähnlich erging, die auch fortgesetzt aus einer Ordnung in die andere wandern mußten, hat man Verwandtschaften mit den Begoniaceen aufzustellen versucht, die zum Teil auch jetzt noch verfochten werden (Engler-Prantl, Warming⁹⁾, Baillon¹⁰⁾, Hallier¹¹⁾, Solereder¹²⁾)

1) Benecke, Beitrag zur Kenntnis der Begoniaceen. Engl. bot. Jahrb. 1888, Bd. III.

2) Klotzsch, Begoniaceen - Gattungen und Arten. Abhandl. d. Akad. d. Wiss., a. a. O. pag. 185.

3) Ann. sc. nat. 1859, 4. Sér., T. XI und Prodrômus, Vol. XV, pag. 266 ff.

4) Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, 1895, Teil III, Abt. VI a, p. 121 ff.

5) A. Braun, Übersicht des natürlichen Systems in P. Aschersons Flora der Provinz Brandenburg, pag. 22.

6) Benecke, a. a. O. pag. 29.

7) T. Caruel, Pensieri sulla tassonomia botanica veröffentlicht in Atti della R. Accad. dei Lincei Anno CCLXXVIII, 1880—81, Vol. V, Ser. III, Fasc. 13.

8) Vgl. Caruel, Sulla struttura florale e le affinità di varie famiglie dicotiledoni inferiori. Nuovo giorn. bot. Ital. 1879, pag. 19.

9) Warming, Handbuch der systemat. Botanik 1911, pag. 374.

10) Baillon, Histoire des plantes, Bd. VIII.

11) Hallier, Abh. d. naturw. Ver. Hamburg 1903, a. a. O.

12) Solereder, System. Anatomie der Dicotyledonen, 1899, Bd. I, pag. 449.

Der Fruchtknoten besteht aus vier Karpellen und ist im oberen Teile monomer, im unteren durch Verwachsung von vier falschen Scheidewänden tetramer. Die Früchte sind häutige Kapseln, die bei *Datisca* wie *Tetrameles* sich oben zwischen den Griffeln öffnen (genau wie bei *Hillebrandia*). Die köpfchenförmigen Narben sind schwach, zweilappig und könnten gewissermaßen als ein Vorläufer der Begoniennarben betrachtet werden, bei denen die Narbenpapillen noch ein kontinuierliches Schraubenband von nur einer Windung bilden ¹⁾.

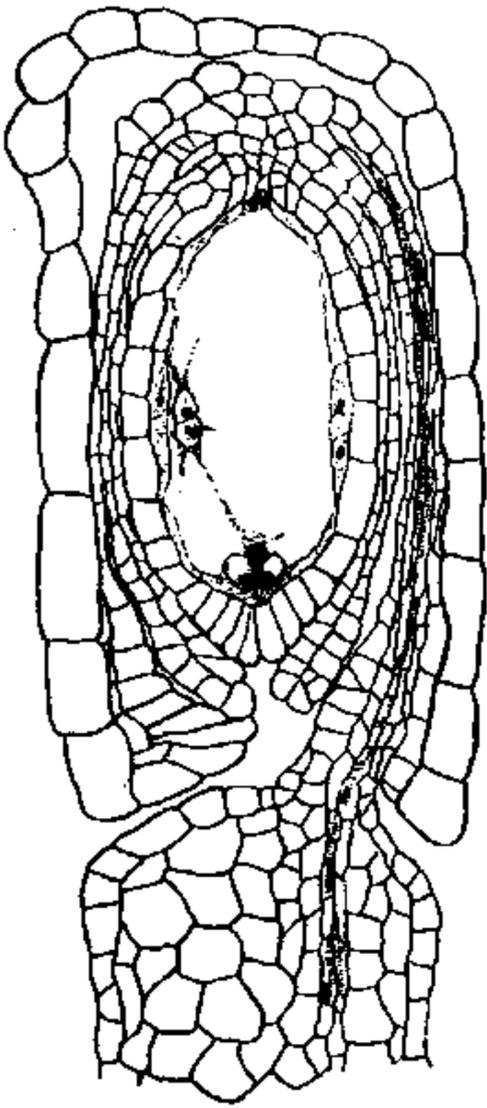


Fig. 14. *Tetrameles nudiflora*. Samenanlage.
Vergr. 1:325.

Die Samenanlage (Fig. 14) steht wie bei *Datisca* auf besonderem Sockel, der aber nicht, wie *Himmelbaur* (l. c. pag. 94) angibt, ein Plazentarhöcker, sondern der verbreiterte Funiculus ist, der im Unterschied zu den Begonien bei *Tetrameles*, *Octomeles* und *Datisca* von einem Gefäßbündel, das an der Chalaza endet, durchzogen wird. Typisch ist auch die Ausbildung des äußeren Integumentes an der Mikropyle, das dem Funiculus kragenförmig aufsitzt.

Reife Samen von *Tetrameles* zu erhalten, war mir trotz aller Bemühungen nicht möglich. Immerhin erlauben eine Reihe mit *Datisca* vollkommen übereinstimmender Entwicklungsstadien des Embryos und Endosperms einen Analogieschluß auf den Bau des fertigen Samens zu ziehen.

Im Vorliegenden will ich die *Datisceaceen* und *Begoniaceen* gemeinsamen oder ähnlichen Merkmale aufführen.

Dichasiale Blütenstände hat auch *Datisca*, bei denen *Himmelbaur* bereits eine Förderung eines Vorblattes (l. c. pag. 99) festgestellt. Bei den Begonien hat diese Exotrophie zum Schlußwickel der Infloreszenz geführt.

Gemeinsam sind beiden Familien der unterständige Fruchtknoten und die marginale-parietale Placentation ²⁾, Samenanlagen mit zwei Integumenten, von denen jedes nur aus zwei Zellagen besteht. Die äußere Lage des äußeren Integumentes besteht aus besonders großen Zellen.

1) In gewissen (abgeleiteten) Begoniensektionen (nach *Klotzsch*): *Begoniastrum*, *Scheidweilera*, *Saueria*, *Trendelenburgia* u. a. hat das Spiralband 2—3 Windungen.

2) Der fünffächerige Fruchtknoten von *Hillebrandia* hat marginale Placentation.

Der Nucellus wird bis auf eine Zellage, die epithelialen Charakter hat¹⁾, vom verwachsenden Embryosack verdrängt. Ein Nährgewebe findet sich sowohl an der Chalaza, als auch an der Mikropyle, wo sich inhaltsreiche Zellen papillös vorwölben. Eiapparat, Polkerne und Antipoden finden sich in gleicher Zahl, gleicher Größe und gleicher Lage. Die Antipoden, die sehr klein und rasch vergänglich sind, liegen in einer spitz zulaufenden Nische des Embryosackes eingebettet. Mit freier Kernbildung am mikropylaren Ende des Embryosackes einsetzend, umgibt das Endosperm später als nur einschichtiger Wandbelag den Embryo. Dieser, getragen von einem kurzen, nur wenigzelligen Suspensor, ist gerade und enthält in seinem Körper wie in den fleischigen Kotyledonen nur Öl und Protein als Reservestoffe. Das Endosperm führt bis zur Vollreife des Samens, wo es größtenteils schon resorbiert ist, die gleichen Bestandteile wie der Embryo. Die Samen sind vollständig stärkefrei. In beiden Familien wird die Testa fast ausschließlich von der äußeren Zellage des äußeren Integuments gebildet, dessen Innenwand und Seitenwände verholzen und zu einer spröden, harten, braunen Prismenschicht sich umbilden. Bei den Begonien ist sie von sehr feinen Tüpfelkanälen durchsetzt, bei *Datisca* sind es größere, die sich zum Teil nach innen hofartig erweitern. Auch die Verfestigung der Zellen durch Zahnleisten ist eine ganz ähnliche. Diese Übereinstimmung erstreckt sich sogar auch auf die Keimung, wo bei *Datisca* wie *Begonia* am Wurzelpol eine Kappe abgesprengt wird.

XII. Zusammenfassung.

1. Sämtliche Begonien sind dorsiventral, ihre Blattzeilen konvergieren stets mehr oder weniger nach der Minusseite, zwecks besserer Lichtausnützung. Die Stellung der Achselknospe inmitten der Blattachsel ist bei aufrechten wie niederliegenden Begonien die typische. Verlagerungen wie bei *Beg. Rex* sind Ausnahmen, wahrscheinlich sekundärer Art.

Der Achselsproß beginnt mit einem Vorblatt auf der Plusseite. Ihm gegenüber kommt das erste Laubblatt auf die Minusseite zu stehen. Abweichend davon ist *Beg. Evansiana*. Immer ist die Plusseite des Achsel sprosses auf die Hauptachse zu gerichtet. Deshalb ist es unrichtig, die niederliegenden Arten als hypotrophe anzusprechen. Sie sind wie die aufrechten Begonien epitroph. Die Exotrophie der Wuchsform erstreckt sich auch auf die Infloreszenzen, die auf der abaxial gerichteten Seite gefördert,

1) Himmelbaur (pag. 103) hat das Epithel des Embryosacks bei *Datisca* übersehen!

häufig nur hier allein in Wickel auslaufen. Drehungen der Achselsprosse, meist durch ökologische Verhältnisse hervorgerufen, kommen vor.

2. Die Dorsiventralität der Begonien liegt in inneren Organisationsverhältnissen begründet. Kold.-Rosenvinge's Ansicht darüber kann ich nicht teilen. Licht und Schwerkraft, ebenso wie Ernährungsstörungen können nur einen richtenden Einfluß ausüben, sind also nicht die Ursache für die Dorsiventralität. Eine Umkehrung der Dorsiventralität ist dann nicht mehr möglich.

3. Die Samenentwicklung zeigt nichts Abnormes. Der Bau des Samens ist (ebenso wie bei den Datisceen) dadurch bemerkenswert, daß bei der Keimung eine scharf umrissene Kappe von der Testa durch die austreibende Wurzel abgesprengt wird. Parthenocarpie bei ausbleibender Befruchtung wurde bei vielen Arten beobachtet.

4. Bei einigen Arten ist mit Sicherheit Insektenbesuch festgestellt, wofür auch der Bau der Blüten, sowie die zu verschiedenen Zeiten erfolgende Reife der getrennten Geschlechter spricht; doch ist auch Selbstbestäubung (Geitonogamie) in einigen Fällen erwiesen. Der staubförmige nicht kohärente Pollen hat elliptische Form.

5. Die Blütenfüllung ist eine teratologische Bildung und durch häufige Inzucht wahrscheinlich hervorgerufen. Es resultieren daraus eine Reihe von Abnormitäten wie Zwitterbildung, Wechsel des Geschlechts und der Funktion der Blütenorgane.

6. Besondere Disposition zu abnormer Vergrößerung der Antheren wurde bei *Beg. Scharfii* und ihren Bastarden festgestellt und experimentell diskutiert.

7. Die Entwicklungsgeschichte der exogen entstehenden Adventivsprosse von *Beg. phyllomaniaca* wurde verfolgt, und ihr weiteres Verhalten als eine Entwicklungshemmung infolge Mangel an mineralischen Nährstoffen erkannt. Hypertrophien treten durch Überernährung mit eigenen Assimilaten (Stärkeschoppung) ein. Die Adventivsprosse sind für die Verbreitung der Art wertlos. Ursächlich hängen sie wahrscheinlich mit der Bastardierung zusammen.

8. Im Gegensatz zu *Beg. phyllomaniaca* stellen die Füllblätter bei *Beg. luxurians* keine Adventivbildungen vor. Sie entwickeln sich (subepidermal) aus auf der Blattmitte stehenden Fliederblattanlagen. Sie bleiben aber infolge ungünstiger Ernährungsbedingungen mehr oder weniger rudimentär.

9. In den Sproßknöllchen von *Beg. socotrana* wird die zweizeilige Blattstellung der Begonien verlassen (einziger mir bekannter Fall). Stipelähnliche Niederblätter stellen hier die Primärblätter vor, zwischen welchen und den schildförmigen Laubblättern keine Übergänge zu konstatieren sind.

10. Die Asymmetrie des Blattes äußert sich auch bei der Regeneration.

Bei *Beg. angularis* werden für die Plusseite des Blattes vom Stamme besondere Leitungsbahnen eigens ausgebildet. Die Ansicht, daß die Asymmetrie durch Ernährungsförderung auf einer Seite zustande kommt, bestätigt sich.

11. Nähere Verwandtschaft zu den Begonien lassen bisher nur die Datisceaceen erkennen, die im Bau der Samenanlage, wie auch der Samen große Anklänge an jene zeigen. *Tetrameles* und *Octomeles* von den Datisceaceen abzutrennen, halte ich für unberechtigt.

Häufiger angeführte Literatur.

- Chatin, De l'Anthère. Paris 1870.
 Baillon, Histoire des Plantes, Vol. VIII. Paris 1882.
 Boshart, Beiträge zur Kenntnis der Blattasymmetrie und Exotrophie. Flora 1911.
 Caruel, Nota su di una trasformazione di peli in gemme. Nuovo giorn. bot. ital. 1875.
 Eichler, Über Wuchsverhältnisse der Begonien. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin 1880.
 Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien 1895, III. Teil, Abt. 6 a.
 Fellerer, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Begoniaceen. München 1892. Diss.
 Figdor, Heliotropische Reizleitung bei Begoniablättern. Ann. d. jard. bot. Buitenzorg 1910, 3. Suppl.
 Gentner, Untersuchungen über Anisophyllie und Blattasymmetrie. Flora 1909.
 Goebel, Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., I. Teil. 1913.
 Ders., Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. Pringsheims Jahrb. 1886, Bd. XVII.
 Ders., Morphologische und biologische Bemerkungen. Flora 1915, Bd. CVIII.
 Ders., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. 1908.
 Ders., Über Wendeltreppenblätter. Naturw. Wochenschr. 1911, Heft 7.
 Hallier, Über die Verwandtschaftsverhältnisse der Tubifloren und Ebenalen, den polyphyletischen Ursprung der Sympetalen und Apetalen und die Anordnung der Angiospermen überhaupt. Abh. d. Naturw. Vereins Hamburg 1900—1901, Bd. XVI.
 Ders., Über die Verwandtschaftsverhältnisse bei Engler's Rosalen, Parietalen, Myrtifloren und in anderen Ordnungen der Dikotylen. Abh. d. Naturw. Vereins Hamburg, 18. Sonderabdruck, März 1903.
 Ders., Vorläufiger Entwurf des natürl. (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen. Bull. Herb. Boissier 1903, sér. 2 III.
 Ders., Ein zweiter Entwurf des natürl. (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1905.
 Ders., Neue Schlaglichter auf das System der Dikotylen. 1905.
 Hildebrand, Anatomische Untersuchungen über die Stämme der Begoniaceen. Berlin 1859.
 Himmelbaur, Eine blütenmorphologische und embryologische Studie über *Datisca cannabina* L., Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien 1909.
 Irmscher, Die Verteilung der Geschlechter in den Infloreszenzen der Begoniaceen unter Berücksichtigung der morphologischen Verhältnissen. Bot. Jahrbücher f. System. 1914, Bd. L, Suppl.

- Klotzsch, Begoniaceen-Gattungen und Arten. Abh. d. K. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin, 1854.
- Knuth, Handbuch der Blütenbiologie. 1904.
- Kratzer, Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cucurbitaceen, auf Grund der Samenentwicklung, Flora 1918.
- Martius, Flora Brasiliensis.
- Meyer, Erstes mikroskopisches Praktikum. Jena 1915.
- Pritzel, Der systematische Wert der Samen-anatomie, insbes. des Endosperms bei den Parietales. Engler's Jahrb. f. System. 1898, Bd. XXIV.
- Regel, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft 1876, Bd. X.
- Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl. Leipzig 1874.
- Schacht, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin 1856.
- Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. 1899.
- Warming, De l'ovule. Annal. d. scienc. nat. Bot. 1877, Sér. VI, Tome V.

Vorliegende Untersuchungen wurden ausgeführt im pflanzenphysiologischen Institut der Universität vom Sommer 1913 bis zum Sommer 1920 auf Anregung des Herrn Geh. Rat Prof. Dr. v. Goebel.

Es ist mir eine ernste Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer für seine wertvollen Ratschläge, die er mir immer in liebenswürdigster Weise zuteil werden ließ, und für das große Wohlwollen, das mich in der Zeit meiner Krankheit stützte und aufrichtete, von ganzem Herzen meinen Dank auszusprechen.

Die Arbeit mußte, um einen erheblichen Teil von Textillustrationen einzusparen, teilweise gekürzt werden.

Inhaltsübersicht.

I. Symmetrieverhältnisse	329
II. Dorsiventralität	343
III. Samenentwicklung	346
IV. Bestäubung und Pollenentwicklung	351
V. Gefüllte Blüten	353
VI. Antherenhypertrophien bei Beg. Scharfii und ihren Bastarden	357
VII. Begonia phyllomonica	361
VIII. Begonia luxurians	368
IX. Begonia socotrana	370
X. Regeneration	373
XI. Systematik	376
XII. Zusammenfassung	381