

ÜBER DIE ENTWICKLUNG UND BEWURZELUNG
RUHENDER MERISTEME BEI BRYOPHYLLUM
CALYGINUM, B. CRENATUM UND
B. PROLIFERUM

VON

JOHANNA C. SOBELS.

Die vorliegende Arbeit galt einer Nachprüfung der Ergebnisse von J. Loeb (1915—1918), E. Reed (1923) und F. A. F. C. Went (1929) bei ihren Untersuchungen über die ruhenden Meristeme am Blattrande von *Br. calycinum*. Nach den Versuchen der 3 genannten Forscher lässt sie sich in 3 Teile einteilen.

Die Arbeit wurde von Anfang Juni bis Anfang November 1931 im Botanischen Institut der Universität Utrecht unter Leitung von Prof. Dr. F. A. F. C. Went ausgeführt. Ausser *Br. calycinum* verwendete ich auch *Br. crenatum* und *B. proliferum* zu meinen Versuchen. Die Verhältnisse, unter denen die Pflanzen gezogen wurden, werden bei jeder Versuchsgruppe besonderes angegeben.

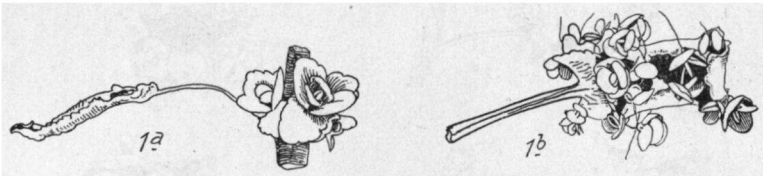
Gruppe I: J. Loeb (1915—1918).

Aus der ersten Arbeit von J. Loeb (1915) ergibt sich die folgende Fragestellung: 1. Entwickeln sich bei einem Blatt mit Stengelstück, dessen beide Achselknospen vorhanden sind, Randknospen und zugehörige Achselknospe nicht? Schlägt die Achselknospe des entfernten Blattes dann kräftig aus? 2. Entwickeln sich bei einem Blatt mit Stengelstück, an dem die dem Blatte gegenüberliegende Achselknospe entfernt wurde, die Randknospen ebenfalls nicht,

während die Achselknospe des vorhandenen Blattes ausschlägt? Was geschieht, wenn sich an dem Blatte schon zu Beginn des Versuches entwickelte Randknospen finden? 3. Entwickeln sich bei einem isolierten Blattpaar die Achselknospen nicht? Was geschieht, wenn das isolierte Blattpaar schon entwickelte Randknospen hatte?

Die beblätterten Stengelstücke von *Br. crenatum* wurden auf nassem Sägemehl ausgelegt, unter Glas in Südlage aufgestellt und regelmässig gegossen; die von *Br. calycinum* wurden wegen ihrer grösseren Kälteempfindlichkeit im Gewächshaus (T. 25^r—30° C.) untergebracht.

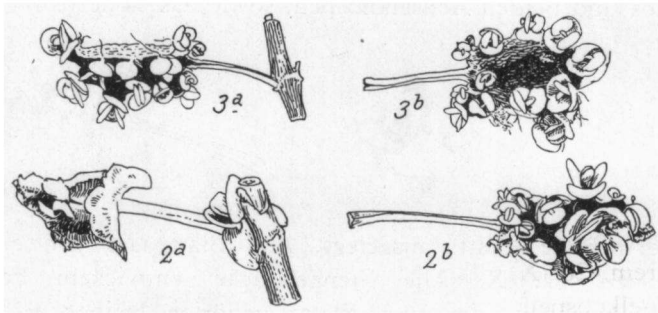
Versuch 1. *Br. crenatum*. 15. IX. 7 Blätter mit Stengelstück und beiden Achselknospen, sowie das isolierte gegen-



übersitzende Blatt, ausgelegt. Alle Blattpaare von einer Pflanze. 24. X. Alle Stengelstücke entwickeln beide Achselknospen, die zum Blatte gehörige kleiner als die gegenüber liegende (Abb. 1a). Neben der Achselknospe des entfernten Blattes in 6 Fällen eine Nebenknospe, die etwa die Grösse der Achselknospe des vorhandenen Blattes erreicht. (Abb. 1a). Die besonders kräftige Entwicklung der Achselknospen ging auf Kosten der Blätter, nur an 3 Blättern entwickelte sich eine einzige Randknospe, die jedoch bald zu Grunde ging, da diese Blätter ebenso wie die anderen verwelkten (Abb. 1a). Die isolierten gegenüberstehenden Blätter entwickelten ihre Randknospen fast vollzählig, auch hier verwelkten die Blätter (Abb. 1b). 2 Stengelstücke bildeten an der Basis einige Wurzeln. Keine der Rand- oder Achselknospen bewurzelte sich.

Versuch 2. *Br. crenatum*. 15. IX. 6 Blätter mit Stengel-

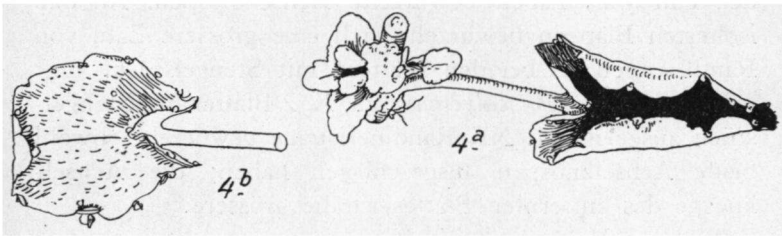
stück ohne gegenüberliegende Achselknospe, ausserdem die gegenüberliegenden isolierten Blätter ausgelegt. Etwa entwickelte Randknospen wurden entfernt. Bei 2 Blättern wurde der Blattstiel in der Nähe der Basis eingeschnitten. 24. X. 4 Blätter mit Stengelstück entwickeln ausser den Achselknospen einige Randknospen (Abb. 2a), diese sind jedoch kleiner als die Randknospen der entsprechenden isolierten Blätter. Dort verwelkte das Blatt wegen der starken Randknospenentwicklung (Abb. 2b). Die Stärke der Randknospenentwicklung bei Blättern mit Stengelstück steht in engem Zusammenhang mit der Entwicklung der Achselknospe. Ist diese besonders stark, so bleibt die



Entwicklung der Randknospen stehen, das Blatt kann sogar völlig vertrocknen; entwickeln sich umgekehrt die Randknospen weiter, so steht die Entwicklung der Achselknospe still. Bei einem der 2 Blätter mit Stengelstück, deren Stiel an der Basis eingeschnitten war, ist der Schnitt an der Blattbasis verwachsen, die Achselknospe hat sich kräftig entwickelt; die Randknospen schlugen zunächst alle aus, doch sind sie kleiner geblieben, als die des entsprechenden isolierten Blattes. An dem anderen Blatte ist die Wundfläche nur verkorkt, aber nicht verwachsen: die Achselknospe ist nicht entwickelt, die Randknospen dieses Blattes sind ebenso gross, wie die des entsprechenden isolierten Blattes (Abb. 3a und b). 3 Stengelstücke bildeten an der Basis

Wurzeln. Bei einem der Blätter mit eingeschnittenem Stiel entstand dicht unter der Achselknospe eine Wurzel. Keine der Randknospen bewurzelte sich.

Versuch 3. *Br. crenatum*. 15. IX. 8 Blätter mit Stengelstück und beiden Achselknospen, ausserdem die isolierten gegenüberstehenden Blätter ausgelegt. An allen einige Randknospen ausgeschlagen. 5. X. 3 Exemplare entwickelten die Achselknospen, die Entwicklung der Randknospen



bleibt im Vergleich zu den entsprechenden isolierten Blättern zurück. Bei 5 Exemplaren haben die Achselknospen noch nicht ausgeschlagen, die Entwicklung der Randknospen stimmt mit der bei den isolierten Blättern überein. 26. X. Alle Blätter mit Stengelstück haben beide Achselknospen entwickelt, stets ist die Achselknospe des vorhandenen Blattes kleiner, als die des entfernten Blattes, doch tritt neben dieser niemals eine Nebenknospe auf. Dies beruht darauf, dass schon zu Beginn des Versuches Randknospen entwickelt waren (Abb. 4a). Die Randknospenentwicklung aller Exemplare ist nun im Vergleich zu der bei isolierten Blättern zurückgeblieben (Abb. 4a und b). Bei keinem stand die Entwicklung der Randknospen vollkommen still; auch an den 3 Blättern, bei denen das anfangs der Fall war, haben sich seitdem neue Randknospen entwickelt. Trotz der Entwicklung der Achselknospen vertrockneten die Blätter nicht (Abb. 4a). M. E. beruht das darauf, dass schon zu Anfang des Versuches Randknospen gebildet waren, die Entwicklung der

Achselknospen konnte also nicht völlig auf Kosten des Blattes geschehen. Da die Versuchspflanzen ab 24. X. im Gewächshaus ($T = 25^{\circ}$ — 30° C.) standen, finden sich bei allen mehr oder weniger Wurzeln an der Basis. Bei 6 Stengelstücken bewurzelte sich die Achselknospe des entfernten Blattes, bei 2 obendrein die des vorhandenen Blattes. An 6 Exemplaren bewurzelten sich die entwickelten Randknospen teilweise, die beiden, bei denen das nicht der Fall war, haben bewurzelte Achselknospen. An den isolierten Blättern bewurzelte sich eine grössere Zahl von Randknospen als bei den Blättern mit Stengelstück.

Versuch 4. *Br. calycinum*. 23. X. 2 Blätter mit Stengelstück ausgelegt. 4. XI. Randmeristeme bewurzelt, obwohl beide Achselknospen ausgeschlagen haben; die Achselknospe des entfernten Blattes ist die grössere.

Aus den Versuchen mit *Br. crenatum* ergibt sich, dass das Zurückbleiben oder die Unterdrückung der Entwicklung von Randknospen an einem Blatte mit Stengelstück im Vergleich mit einem isolierten Blatte ebensogut der mehr oder weniger starken Entwicklung der Achselknospen zu danken sein kann, als dem hemmenden Einflusse des Stengelstückes; doch ist ein derartiger Einfluss keineswegs ausgeschlossen. Dieser lässt sich nur nachweisen, wenn man die Randknospenentwicklung eines Blattes mit Stengelstück, dessen beide Achselknospen sorgfältig entfernt wurden, vergleicht mit einem entsprechenden isolierten Blatte. Dostál (1930) glaubt diesen Einfluss nachweisen zu können. Er sagt, dass die Hemmung ausgeht von allen Teilen der Pflanze, mit Ausnahme der Blattscheibe. Bei einem Versuch mit einfachen und zusammengesetzten Blättern von *Br. proliferum* gleichzeitig auf nassem Sägemehl ausgelegt, ergab sich, dass die Randknospen an Blättern ohne Stiel viel weiter entwickelt waren, als bei Blättern mit Stiel. Dies stimmt mit Dostál's Befund überein. Unter den vorliegenden Umständen bestätigt

sich also die Angabe von Goebel (1916) und Frl. von Ossenbeck (1927), zwischen den Randknospenentwicklung eines isolierten Blattes und eines solchen mit Stengelstück bestehe kein Unterschied, nicht. Nach Frl. von Ossenbeck wird das Ausschlagen der Randknospen durch die Entwicklung der Achselknospen nur zeitlich gehemmt, um später, wenn sich die Stengelbasis bewurzelt hat, die Randknospen eines isolierten Blattes wieder einzuholen. In meinen Versuchen ist dagegen der Unterschied zwischen der Randknospenentwicklung eines Blattes ohne und der eines Blattes mit Stengelstück sehr ausgesprochen. Dies abweichende Ergebnis ist vermutlich der anderen Versuchsanordnung zuzuschreiben. Goebel und von Ossenbeck legten ihre Versuchspflanzen auf einem sehr feuchten Substrate aus; dies geschah auch in den vorliegenden Versuchen. Dagegen war hier die Luftfeuchtigkeit ziemlich gering, trotzdem trat in einzelnen Fällen Bewurzelung der Stengelbasis auf.

Aus den Versuchen mit *Br. crenatum* ergibt sich der Zusammenhang zwischen Blatt und seiner Achselknospe. Loeb erklärte diese als eine Saugwirkung des Blattes auf die Achselknospe, wodurch diese sich nur entwickelt, wenn das Blatt entfernt wird. Bedauerlich bleibt, dass Loeb die Arbeit von Dostál (1909) nicht kannte, denn dieser gibt eine deutliche Erklärung für den Zusammenhang. Nach Isolation eines Blattes mit Stengelstück schlägt aber auch die zum Blatte gehörige Achselknospe aus. Hier kann also das Blatt, die Entwicklung seiner Achselknospe nicht völlig unterdrücken. Dostál (1909) und Loeb (1915) geben dagegen an, das Blatt hemme oder unterdrücke korrelativ das Ausschlagen seiner Achselknospe. Auch eine sich kräftig entwickelnde Achselknospe (u. U. mit Nebenknospe) vermag das Wachstum der zum Blatte gehörigen Achselknospe nicht völlig zu verhindern. Dostál (1909) gibt dagegen an, dass die sich

kräftig entwickelnde gegenständige Achselknospe bald an der durch das Blatt ausgeübten korrelativen Hemmung teilnimmt. Der gegenteilige Befund ist folgendermassen zu erklären: *Der Vegetationsscheitel des Stengels hemmt korrelativ die Entwicklung der Achselknospen* (Goebel (1902, 1903), Mc Callum (1905)); *wird diese Korrelation durch Zerschneiden des Stengels gestört, so können die Achselknospen ausschlagen. Die Korrelation zwischen Blatt und seiner Achselknospe äussert sich nur in so weit, als die Knospe stets kleiner ist, als die des entfernten Blattes und sich in geringerem Maasse bewurzelt.*

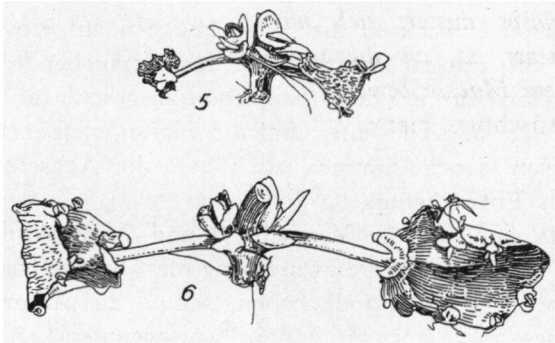
Im Anschluss hieran sei noch auf den Zusammenhang zwischen der Entwicklung von Rand- und von Achselknospen hingewiesen. Schlägt die Achselknospe aus, dann steht die Entwicklung der Randknospen bald still oder wird völlig unterdrückt, umgekehrt kann die Entwicklung der Achselknospen eine Zeit lang gehemmt werden dadurch, dass Randknospen besonders stark wachsen. Letzten Endes kommen aber die Achselknospen immer zur Entwicklung.

Bei Betrachtung der isolierten Blätter von *Br. crenatum* fällt die gleichmässige Entwicklung der Randknospen auf. Niemals kann die Rede davon sein, dass einzelne Knospen besonders stark wachsen und die Entwicklung der übrigen hemmen (Loeb (1915)). Dies stellten schon Goebel (1916) und v. Ossenbeck (1927) fest.

Versuch 5. *Br. crenatum*. 15. IX. 10 Blattpaare ohne entwickelte Randknospen ausgelegt; etwa ausgeschlagene Randknospen entfernt. 6. X. Alle Exemplare Randknospen entwickelt. 1 Blattpaar bildete eine Wurzel an der Basis. Die Stengelbasis der Blattpaare wird in nasses Sägemehl gesteckt. 23. X. An allen Exemplaren beide Achselknospen kräftig entwickelt, sie haben sich, mit einer Ausnahme, nicht bewurzelt. Die Blätter sind grösstenteils verwelkt und abgestorben. Die Randknospen wuchsen nicht weiter,

sie bewurzeln sich nicht (Abb. 5). 7 Blattpaare bildeten einen Kranz von Wurzeln an der Basis.

Versuch 6. *Br. crenatum*. 15. IX. 10 Blattpaare mit einigen ausgeschlagenen Randknospen ausgelegt. 6. X. An allen Exemplaren beide Achselknospen entwickelt; 1 Blattpaar hatte an der Basis einige Wurzeln. Die Stengelbasis der Blattpaare wird in nasses Sägemehl gesteckt. 23. X. An



9 Blattpaaren sind die Randknospen weiter gewachsen, die Blätter verloren ihren Turgor relativ wenig (Abb. 6). 8 Blattpaare bildeten Wurzeln an der Stengelbasis, 7 Blattpaare auch an einzelnen Randknospen, die Wurzeln sterben bald ab (Abb. 6). In einem Falle Blätter abgestorben, hier treten Wurzeln auch unter den Achselknospen auf.

Versuch 7. *Br. crenatum*. 15. IX. 14 Blattpaare mit einigen ausgeschlagenen Randknospen in glasierter Schale ausgelegt, schon entwickelte Achselknospen entfernt. 6. X. An allen Exemplaren Achselknospen, soweit nicht entfernt, entwickelt; 8 Blattpaare bildeten einige Wurzeln an der Stengelbasis. 23. X. Bei 13 Exemplaren Fortschreiten der Randknospenentwicklung, besonders kräftige Entwicklung der Achselknospen bei einem Blattpaar mit gehemmten Randknospen. 8 Blattpaare bewurzeln die Stengelbasis. 5 Exemplare obendrein Achsel- und einige Randknospen,

2 Blattpaare bewurzelten nur Achsel- und einige Randknospen, 4 nur Randknospen.

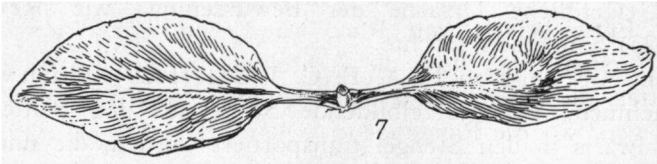
Diese drei Versuche zeigen, dass beide Achselknospen eines isolierten Blattpaares von *Br. crenatum* sich entwickeln. Dies ist der Störung der Korrelation mit dem Vegetationspunkte zu zu schreiben. Schliesslich sehen wir auch in diesen Versuchen den Zusammenhang zwischen der Entwicklung von Rand- und von Achselknospen. In Versuch 5 wachsen die Achselknospen auf Kosten der Blätter, die zuletzt absterben; in den Versuchen 6 und 7 dagegen, wo die Randknospen schon ausgeschlagen haben, entwickeln sie sich weiter und die Blätter bleiben längere Zeit frisch. Doch kommen auch hier die Achselknospen stets zur Entwicklung.

Vergleichen wir die Versuche 6 und 7 mit Versuch 5, so fällt auf, dass die Bewurzelung der Stengelbasis von Blattpaaren, deren Randknospen schon zu Anfang des Versuches ausgeschlagen hatten, viel weniger kräftig ist, als von Blattpaaren, bei denen das nicht der Fall war. Dieser Unterschied in der Bewurzelung muss dem Vorhandensein oder Fehlen ausgeschlagener Randknospen zugeschrieben werden. Wir sehen weiter, dass sich in Versuch 5 Rand- und Achselknospen nur selten bewurzeln, dass sich dagegen fast immer die Stengelbasis kräftig bewurzelt. In den Versuchen 6 und 7 bewurzeln sich Rand- und Achselknospen; hiermit geht Hand in Hand, dass die Bewurzelung der Stengelbasis schwach ist oder völlig fehlt. *Es ergibt sich also, dass bei einem isolierten Blattpaar von Br. crenatum ein gewisser Zusammenhang besteht zwischen dem Ausschlagen der Randknospen und der Bewurzelung der Stengelbasis, sowie zwischen der Bewurzelung von Rand- und Achselknospen und der Bewurzelung der Stengelbasis.*

Versuch 8. *Br. calycinum.* 23. X. 5 isolierte Blattpaare ausgelegt. 4. XI. Alle Paare zeigen Adventivwurzeln

an den Randmeristemen; 2 Paare Wurzeln am Orte der Achselknospen (Abb. 7); 3 Blattpaare auch einige Wurzeln an der Stengelbasis.

Versuche mit Br. crenatum und Br. calycinum ergaben also unter meinen Bedingungen keine Bestätigung der Versuche von Loeb (1915).



Versuch 9. *Br. crenatum*. Versuchsaufstellung und -daten wie bei Versuch 5. Isolierte Stengelspitze mit einigen jungen Blattpaaren, in nasses Sägemehl gesteckt, bewurzelt sich besonders kräftig, da keine Achsel- und Randknospenschlagen. Die Blattpaare sind zu jung um Randknospen zu bilden; die Achselknospen schlagen nicht aus, da der Vegetationspunkt des Stengels vorhanden ist.

Dostál (1930) erhielt das gleiche Ergebnis. Er zitiert an dieser Stelle Goebel (1902—1908), der angibt, die Wurzelentwicklung z.B. bei einem sich schnell bewurzelnden Stengel von *Br. crenatum* hemme oder unterdrücke die Entwicklung der Randknospen. Das Bestehen dieser korrelativen Wechselwirkung zwischen dem Ausschlagen von Rand- und Achselknospen einerseits und der Bewurzelung andererseits stimmt mit den Folgerungen aus den Versuchen mit isolierten Blattpaaren vollkommen überein.

Dass bei all diesen Vorgängen die Wasseraufnahme keine so untergeordnete Rolle spielt, wie Dostál (1930) annimmt, zeigt die Arbeit von F. A. F. C. Went (1929). Hier zeigten sich andere Ergebnisse, da das Versuchsmaterial trocken ausgelegt wurde. Wakker (1885) und De Vries (1885) vertraten die Auffassung, dass eine

Störung des Wasserstromes das Ausschlagen der Randknospen verursache und dass ein schnelles Wiedereintreten normaler Wasserversorgung durch schnelle Bewurzelung der Stecklinge das Ausschlagen der Randknospen hemme oder unterdrücke. Die Bewurzelung wird durch Auslegen auf nassem Substrat sehr gefördert, doch ist dies nicht die eigentliche Ursache der Bewurzelung, wie Reed (1923) annehmen möchte.

Im Anschluss an F. A. F. C. Went (1929) dürfen wir annehmen, dass wurzelbildende Stoffe aus den Blättern basalwärts in den Stengel transportiert werden, die unter normalen Bedingungen die Wurzeln erreichen. Bei isolierten Sprossen werden sie an der basalen Schnittfläche gestaut und veranlassen hier Wurzelbildung; gleichzeitig können sich an Rand- und Achselknospen Adventivwurzeln bilden.

Ray. Bouillienne und F. W. Went (1933) konnten nachweisen, dass wurzelbildende Stoffe (Rhizocaline) als Produkt der Photosynthese in den Blättern entstehen. Der in den Blättern eines apikalen Stengelstückes von *Br. calycinum* gebildete Stoff wird in basaler Richtung transportiert und kann an der Stengelbasis Wurzelbildung auslösen. In den alten Blättern eines basalen Stengelstückes bleiben die Produkte oder werden nur sehr langsam abtransportiert. Die Stengelstücke bewurzeln sich daher nicht, dagegen tritt an den Randmeristemen Wurzelbildung auf. Hieraus erklärt sich die von mir beobachtete starke Bewurzelung der Stengelspitze und die viel schwächere isolierter Blattpaare mit alten Blättern, an denen sich Rand- und Achselknospen bewurzeln.

Gruppe II: F. A. F. C. Went (1929).

Die Arbeit von F. A. F. C. Went ergibt die folgende Fragestellung: Gilt die Regel: „Je mehr Blätter eine ausgezogene, trocken ausgelegte Pflanze von *Br. calycinum* besitzt, desto mehr Adventivwurzeln entwickeln sich,“

auch für die Bewurzelung von Sprossen von *Br. crenatum* und *Br. proliferum*, die mit ihrer Basis in nassem Substrate stecken.

Versuch-1. *Br. crenatum*. 3. VI. 3 beblätterte und 5 teilweise und völlig entblätterte Sprosse mit Vegetationsscheitel mit der Basis in nassem Sand gesteckt, im ungeheizten Gewächshaus (T 15°—25° C.). 10. VII. 3 beblätterte Stecklinge kräftig bewurzelt (Abb. 8). Die Wurzeln hauptsächlich an der Stengelbasis, vereinzelt auch am unteren Knoten,



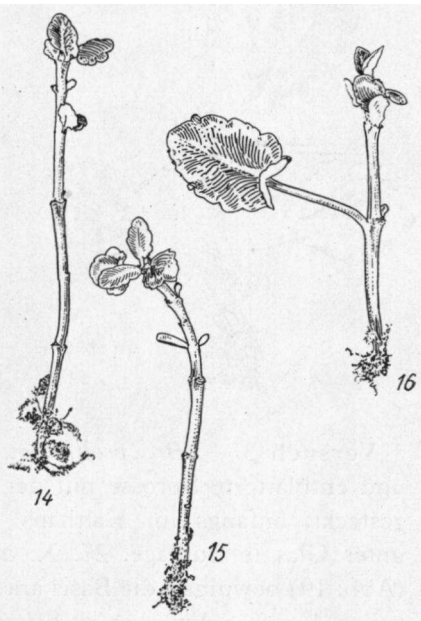
dicht unter der Basis des Blattstieles. Die Stecklinge bildeten einige neue Blattpaare. An den ausgewachsenen Blättern schlugen einige nicht bewurzelte Randknospen aus. Der bis auf ein Blatt entblätterte Spross viel schwächer bewurzelt (Abb. 9). Wurzeln an der Stengelbasis und dem untersten Stengelknoten. Am Stengelknoten über dem Blatt eine lange Wurzel unter Einfluss von 2 neu entfalten Blattpaaren. Randknospen schlugen nicht aus. Der Spross, entblättert bis auf ein Blatt und das jüngste Blattpaar, stärker als der vorige bewurzelt (Abb. 10). Bei Beginn

des Versuches war er kräftiger als dieser. Wurzeln an der Stengelbasis, eine lange Wurzel am untersten Stengelknoten über dem erwachsenen Blatt. 2 neue Blattpaare gebildet. Am Stengelknoten unter dem Blattpaar schlug eine Achselknospe aus, entwickelte sich aber nicht weiter; keine Randknospen (der Vegetationspunkt unterdrückt Rand- und Achselknospen korrelativ). Der Spross mit nur dem jüngsten Blattpaar viel schwächer bewurzelt, als die beiden vorigen (Abb. 11). Wurzeln an der Stengelbasis, eine lange am untersten Stengelknoten. Der Spross wächst nicht, aber das entfaltete jüngste Blattpaar ein weiteres Blattpaar als kleine Punkte sichtbar. 2 völlig entblätterte Sprosse: Einer schwach bewurzelt (Abb. 12). Wurzeln noch kürzer als beim vorigen an der Stengelbasis und dem untersten Stengelknoten. Kein Wachstum, ein paar kleine Blättchen entfaltet; eine Achselknospe schlug aus. Der zweite hatte keine Wurzeln (Abb. 13), vertrocknete Spitze, eine Achselknospe schlug aus.

Versuch 2. *Br. crenatum*. 18. IX. Viele teilweise oder völlig entblätterte Sprosse mit der Basis in nasses Sägemehl gesteckt, unter Glas in Südlage. Alle Pflanzen von Schnecken angefressen, ohne Vegetationsscheitel; zunächst Auffressen des Sprosscheitels und der jungen Blätter, daher Ausschlagen der Randknospen an erwachsenen Blättern [Goebel (1902—1908)]. Ausschlagen der Achselknospen der weggefressenen Blätter, auch diese werden aufgeessen. Nun Ausschlagen der Achselknospen der basalen Blätter. Reihenfolge anfangs rein polär [Mc. Callum (1905)]. Bild getrübt durch wiederholtes Wegfressen der jüngsten Teile. Alle beschädigten Blätter entfernt. Die Versuchspflanzen in 4 Reihen eingeteilt; am 28. X. untersucht. **Reihe 1:** 12 völlig entblätterte Sprosse ohne entwickelte Achselknospen (entfernt soweit bei Versuchsbeginn vorhanden). 6 bewurzeln Stengelbasis und untersten Stengelknoten (Abb. 14). 6 bildeten keine oder kaum Wurzeln.

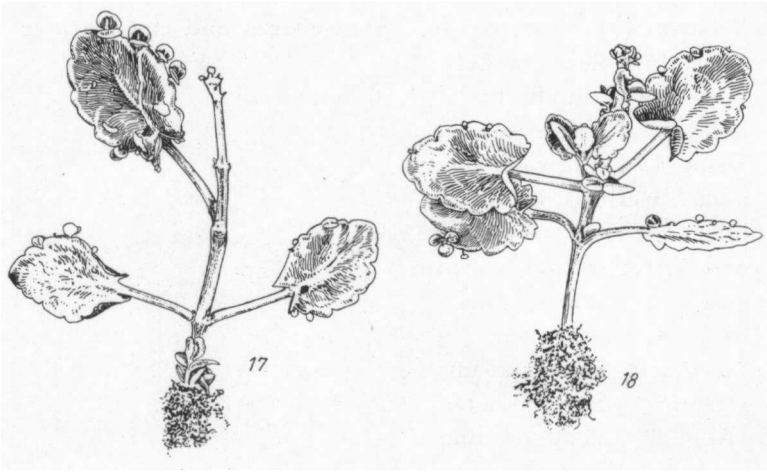
Stengelbasis und ein Teil der Wurzeln faulen. Die Achselknospenentwicklung polär, kräftige Ausbildung einiger apikaler Achselknospen (Abb. 14). Reihe 2. 14 völlig entblätterte Stecklinge mit einigen entwickelten Achselknospen an den apikalen Stengelknoten bewurzeln Stengelbasis und untersten Knoten (Abb. 15). Bewurzelung gleicht der in Reihe 1, Anzahl der bewurzelten Pflanzen im Verhältnis doppelt so gross. Stengelbasis und ein Teil der

Wurzeln faulen. Die Achselknospen durchschnittlich etwas grösser als in Reihe 1. Entwicklung polär. Reihe 3. 16 Stecklinge bis auf ein Blatt entblättert mit einigen ausgeschlagenen Rand- und Achselknospen. 10 bewurzeln Basis und untersten Stengelknoten (Abb. 16), 2 bilden kaum, 4 keine Wurzeln. Die Bewurzelung gleicht der in Reihe 2, im Verhältnis sind aber weniger Pflanzen bewurzelt als in dieser Reihe. Stengelbasis und ein Teil der Wurzeln



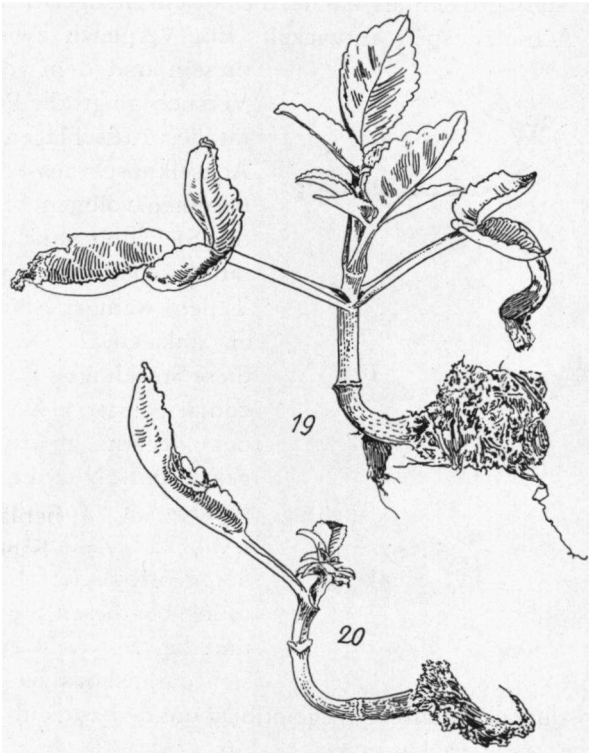
faulen. Bei 10 Stecklingen Entwicklung der Achselknospen deutlich polär, Entwicklung der Randknospen ruht (Abb. 16). Bei 6 Stecklingen apikale Achselknospen vernichtet, basale schlagen aus, auch Randknospen des Blattes wachsen. Reihe 4. 25 Stecklinge, bis auf 2—4 Blätter entblättert mit einigen Rand- und Achselknospen, bewurzeln Basis und untersten Stengelknoten viel kräftiger als die der ersten 3 Reihen (Länge Wurzelballen 2—3 cm).

(Abb. 17 u. 18). Bewurzelung schwankt je nach der Blattanzahl der Sprosse. Stengelbasis fault nicht. Bei einigen Sprossen Ausbildung der Achselknospen rein polär, oft Bild durch Schneckenfrass undeutlich (Abb. 18). Entwicklung der Randknospen je nach dem Zustande der Achselknospen gehemmt oder nicht. (Vergleiche Abb. 17 u. 18).



Versuch 3. *Br. proliferum*. 21. VIII. 4 beblätterte und entblätterte Sprosse mit der Basis in nasses Sägemehl gesteckt, anfangs im Kalthaus (T. 15°—20° C.), später unter Glas in Südlage. 27. X. der beblätterte Steckling 1 (Abb. 19) bewurzelt die Basis am kräftigsten (Länge Wurzelballen 4 cm). Schwächer ist Spross 2 (Abb. 20) (entblättert bis auf die 2 jüngsten Blattpaare) bewurzelt (Länge Wurzelballen 2½ cm). Noch schwächere Bewurzelung bei Spross 3 (entblättert bis auf das jüngste Blattpaar) (Abb. 21), hier Wurzeln auch am untersten Knoten (Länge Wurzelballen 1 cm). Spross 4, ohne Vegetationsscheitel (völlig entblättert) (Abb. 22) etwas stärker bewurzelt als der vorige (Länge Wurzelballen 1½ cm). Die beiden apikalen Achselknospen zu 2 cm langen Trieben ausgewachsen, unter-

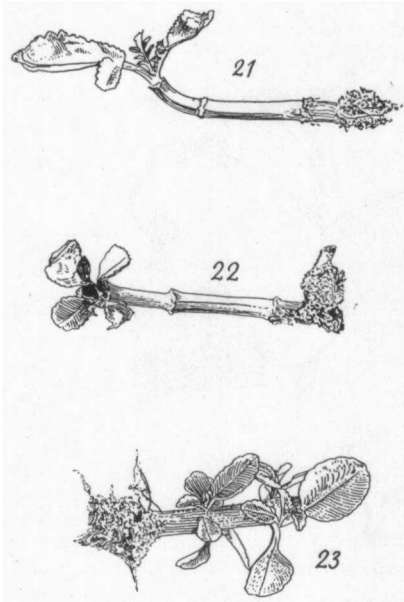
drücken dadurch die tieferliegenden Achselknospen. Der Zuwachs der anderen 3 Sprosse ist gering. 27. X. Sprosse aus dem Sägemehl mit den Wurzeln in Wasser gelegt, Stengel etwa horizontal. Am 4. XI. waren sie in verschiedenem Maasse negativ geotropisch gekrümmt. Spross 1 hat sich am stärksten ($\pm 90^\circ$) gekrümmt (Abb. 19). Spross 2 krümmte



sich ebenfalls um 90° (Abb. 20). Spross 3 ist nur schwach gekrümmt (Abb. 21). In allen 3 Fällen liegt die Biegung unter dem untersten Blattpaar. Spross 4 hat sich überhaupt nicht gekrümmt, dagegen haben sich die beiden Achselknospen negativ geotropisch aufgerichtet (Abb. 22).

Versuch 4. *Br. proliferum*. 9. IX. 6 völlig entblätterte

Stengelstücke aus der Sprossbasis, bestehend aus 2 Stengelknoten. Basis in nasses Sägemehl gesteckt; unter Glas in Südlage. 27. X. Stecklinge an der Basis bewurzelt (Abb. 23). (Länge Wurzelballen ± 3 cm). 3 Exemplare auch der basale Stengelknoten bewurzelt. Bei 5 Stengelstücken Ausschlagen der Achselknospen beider Knoten (Abb. 23), apikale stets grösser als basale; bei einem Stengelstück nur basale Achselknospen entwickelt. Ein Vergleich zwischen



diesem und dem vorigen Versuch zeigt: die Polarität des Ausschlagens der Achselknospe äussert sich bei einem völligent blätterten Steckling ohne Vegetationsscheitel an basalen Teilen weniger stark als an apikalen. 27. X. Auch diese Stecklinge etwa horizontal gelegt. 4. XI. Keiner negativ geotropisch gekrümmt. Nur die Achselknospen aufgerichtet (Abb. 23). Das Ausbleiben der geotropischen Krümmung bei diesen Stengeln und bei Spross 4 erklärt sich daraus, dass sie nicht

einen, sondern mehrere Vegetationspunkte besitzen, jeder von ihnen reagiert besonders.

*Versuche und Abbildungen zeigen, dass die Bewurzelungsregel, die F. A. F. C. Went (1929) für *Br. calycinum* aufstellte, auch für *Br. crenatum* und *Br. proliferum* gilt. Aus der Tatsache, dass bei Stecklingen von *Br. proliferum* neben dem Zusammenhang zwischen Beblätterung und Bewurzelung auch ein solcher zwischen Beblätterung und geotropischem*

Reaktionsvermögen besteht, lässt sich schliessen, dass in den Blättern von Br. proliferum wurzelbildender Stoff und Wuchstoff entsteht; die Befunde von F. A. F. C. Went (1929) an Br. calycinum und von Fr. Uydert (1931) an Br. crenatum stützen diese Folgerung. Wir dürfen sie also verallgemeinert auch für Br. calycinum und Br. crenatum gelten lassen.

Weiter hin ergibt sich, dass junge, eben entfaltete Blätter die Wurzelbildung positiv beeinflussen können. F. A. F. C. Went erhielt hier bei trocken ausgelegten Exemplaren von Br. calycinum ein negatives Resultat. Waren alle ausgewachsenen Blätter entfernt, dann verloren die jungen Blätter schnell ihren Turgor und starben ab. Entblätterte Stecklinge von Br. crenatum und Br. proliferum in nassem Sägemehl bleiben dagegen turgescent. Sie entfalten junge Blattpaare, oder, falls der Vegetationsscheitel fehlt, schlagen einige Achselknospen aus, die Stengelbasis bewurzelt sich. Wurzelbildender Stoff kann also auch in jungen Blättern gebildet werden. Hieran schliessen meine Beobachtungen an einer isolierten Sprossspitze von Br. crenatum (Gruppe I, Versuch 9) unmittelbar an.

Diese Resultate stimmen völlig mit folgendem Versuch von Ray. Bouillienne und F. W. Went (1933) überein: Entblätterte Stecklinge von Br. calycinum lassen nach einiger Zeit die Achselknospen ausschlagen. Blätter entwickeln sich und nach einem Monat entstehen Wurzeln an der Stengelbasis. Die Stecklinge stehen in Wasser und bleiben somit turgescent, die basale Schnittfläche war paraffiniert um plastische Stoffe im Stengel zu halten.

Gruppe III: E. Reed (1923).

E. Reed (1932), der mit Br. calycinum arbeitet, findet, dass kein Organ, weder Achselknospe, noch Stengelstück, noch wachsende Sprossspitze, die Entwicklung der Blattmeristeme hemmt, falls man diese nur äusserlich nass

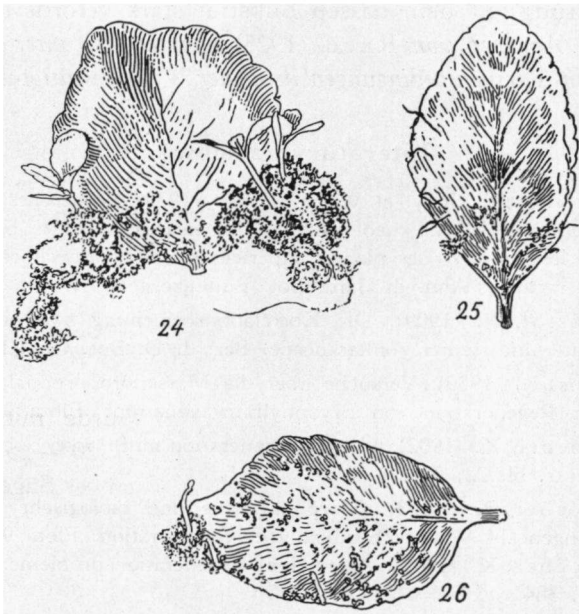
hält. Auch die Pflanze als Ganzheit ist nicht die Ursache für das Ruhen der Meristeme. Dies widerspricht allen Befunden früherer Forscher. Meine Fragestellung lautete: Bewurzeln sich aufrecht in nasses Sägemehl gesteckte Blätter von *Br. calycinum* am Blattstiel? Kommen dann keine Randknospen zur Entwicklung? Entwickeln sich bei solchen Blättern nur die Randknospen, die das nasse Substrat berühren?

Versuch 1. *Br. calycinum*. 8. IX. 15 ausgewachsene Blätter ohne Randknospen mit dem Blattstiel und einem Stück der basalen Blattscheibe in nasses Sägemehl gesteckt. Zum Vergleich 3 ausgewachsene und 2 junge Blätter flach auf das Sägemehl gelegt; unter Glas in Südlage. 5. X. Keins der aufrechten Blätter bildete Wurzeln am Blattstiel. 14 Blätter wurzeln an den Randmeristemen unter und über dem Sägemehl, nur eins bildet auch einige Knospen. Die erwachsenen, flach ausgelegten Blätter wurzeln vorallem an den Randmeristemen in der Nähe der Blattspitze, einmal bildete sich auch eine Knospe. An den jungen Blättern keine Randknospen.

Versuch 2. *Br. calycinum*. Versuch 1 wurde mit denselben Blättern im Versuchsglashaus (T 20°—25° C.) wiederholt. 6. X. 7 Blätter mit der Basis in nasses Sägemehl, zum Vergleich 3 Blätter flach ausgelegt. 4. XI. Keines der senkrechten Blätter bildet an Blattstiel oder -basis Wurzeln. Unter und über dem Sägemehl fast alle Randmeristeme bewurzelt. 5 Blätter bildeten Knospen unter dem Sägemehl, diese besonders kräftig bewurzelt (Abb. 24). Bei flachliegenden Blättern fast alle Randmeristeme bewurzelt, einige Knospen gebildet (vorallem apikal), diese besonders stark bewurzelt.

Versuch 3. *Br. calycinum*. 21. X. 8 Blätter mit senkrechtem, 5 mit horizontalem Mittelnerv verschieden tief, aufrecht in nasses Sägemehl gesteckt; Versuchsglashaus (T. 20°—25° C.). 4. XI. Die 5 Blätter mit senkrechtem

Mittelnerv (aus Versuch 1) haben noch keine Wurzeln an der Blattbasis gebildet. 8 Blätter mit senkrechtem Mittelnerv zeigen folgendes: 3 Blätter (nur mit dem Blattstiel im Sägemehl) bildeten an fast allen Randmeristemen Wurzeln, eins auch einige Knospen (Abb. 25). 4 Blätter (Basis der Blattscheibe im Sägemehl) bildeten Wurzeln an fast allen Randmeristemen über und unter dem Sägemehl, teilweise auch Knospen. Feuchtgehaltene Rand-



knospen entwickeln sich am stärksten. 1 Blatt (zur Hälfte im Sägemehl) bewurzelt fast alle Randmeristeme. Die 5 Blätter mit horizontalem Mittelnerv, die zur Hälfte und zu Dreivierteln im Sägemehl stecken, haben etwa in gleichem Maasse fast alle Randmeristeme unter und über dem Sägemehl bewurzelt, darunter schlugen einige Knospen aus (Abb. 26).

Die Versuche ergeben, dass sich bei Br. calycinum Blatt-

stiel oder Blattbasis in keinem Falle bewurzelt. Immer bildet der grösste Teil oder alle Randmeristeme Wurzeln. Kommen die Pflanzen in günstige Umstände, dann bilden die Randmeristeme, die mit nassem Sägemehl in Berührung kommen, einige Knospen. An Blättern die verschieden tief in nassem Sägemehl stecken, liess sich feststellen, dass alle Randmeristeme in gleichem Maasse Wurzeln bilden, dass aber die Entwicklung der Knospen durch eine Berührung mit dem nassen Substrat stark gefördert wird.

Die Angaben von Reed (1923) konnten also unter den gegebenen Versuchsbedingungen in keiner Weise bestätigt werden.

Literaturverzeichnis.

1. Bouilliene, Ray. et Went, F. W. (1933). Recherches experimentelles sur la néoformation des racines dans les plantules et les boutures des plantes supérieures. (Substances formatrices de racines). Ann. du Jard. Bot. Buitenzorg 43; 1.
2. Dostál, R. (1909). Die Korrelationsbeziehung zwischen dem Blatt und seiner Axillarknospe. Ber. d. D. Bot. Ges. 27; 547.
3. Dostál, (1930). Versuche über die Massenproportionalität bei der Regeneration von Bryophyllum crenatum. Flora 24; 240.
4. Goebel, K. (1902). Ueber Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Zentr. bl. 22; 385.
5. Goebel, K. (1903). Morphologische und biologische Bemerkungen. 14 Weitere Studien über Regeneration. Flora 92; 132.
6. Goebel, K. (1905). Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora 95; 384.
7. Goebel, K. (1916). Zu Jacques Loeb's Untersuchungen über Regeneration bei Bryophyllum. Biol. Zentr. bl. 36; no. 5.
8. Loeb, J. (1915). Rules and Mechanism of Inhibition and Correlation in the Regulation of Bryophyllum calycinum. Bot. Gaz. 60; 249.
9. Loeb, J. (1916). Further Experiments on Correlation of Growth in Bryophyllum calycinum. Bot. Gaz. 62; 293.
10. Loeb, J. (1918). Chemical Basis of Correlation. Production of equal Masses of Shoots by equal Masses of sister Leaves in Bryophyllum calycinum. Bot. Gaz. 65; 150.

11. Mc Callum, W. B. (1905). Regeneration in Plants. Bot. Gaz. 40, I; 97, II; 241.
12. von Ossenbeck, C. (1926). Kritische und experimentelle Untersuchungen an Bryophyllum. Flora 22; 342 (1927).
13. Reed, E. (1923). Hypothesis of Formative Stuffs as applied to Bryophyllum calycinum. Bot. Gaz. 75.
14. Sachs, J. (1882). Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arb. d. Bot. Inst. Würzburg 2; 452 : I § 1; 689: II § 7.
15. Uyldert, I. E. (1931). De invloed van groeistof op planten met intercalaire groei. Diss. Utrecht § 3; 44.
16. de Vries, H. (1885). Ueber abnormale Entstehung secundärer Gewebe. Pringsheim. Jahrb. f. Wiss. Bot. 22; 35.
17. Wakker, J. H. (1885). Onderzoekingen over adventieve knoppen. Diss. Amsterdam.
18. Went, F. A. F. C. (1929). Ueber wurzelbildende Substanzen bei Bryophyllum calycinum Salisb. Zeitschr f. Bot. 23; 19.
19. Went, F. W. (1929). On a Substance causing Rootformation. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amst. 32.