Zur experimentellen Morphogenesis bei Circaea und einigen anderen Pflanzen.

Von **R. Dostál.**

(Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der böhm. Universität in Prag.)

(Mit 10 Abbildungen im Text.)

I. Einleitung.

Eine gewisse Einsicht in die Ursächlichkeit, welche die Gestaltung der Pflanze unter bestimmten äußeren Bedingungen beherrscht, wurde bekanntlich erst durch Versuche erreicht, bei denen in das Ganze des Pflanzenkörpers auf operativem Wege eingegriffen wurde. Durch die Störung des Ganzen wurden Reaktionen hervorgerufen, welche auf verschiedene Abhängigkeiten der einzelnen Organe mit Bestimmtheit schließen ließen. Später sah man, daß in den meisten Fällen die operative Beseitigung des Organs durch die Verhinderung seiner Funktion ersetzt werden konnte, so daß dieselben Veränderungen ohne jegliche Verletzung zutage getreten sind. Offenbar löst die Beseitigung oder Inaktivierung eines gewissen Organs die inneren, für die Ersatzbildung nötigen Bedingungen aus; es wurde aber auch ein erfolgreicher Versuch gemacht, selbst an einer ganz intakten Pflanze durch äußere Einflüsse die nötigen inneren Bedingungen zu realisieren. Dazu ist begreiflicherweise eine gewisse Kenntnis dieser letzteren ein wichtiger Wegweiser.

Als instruktives Beispiel kann das Sachs'sche Phänomen über die verschiedene Qualität der an verschieden alten Begonia-Blättern regenerierten Triebe gelten. Schon dieser, auch von anderen Autoren an regenerationsfähigen Blättern anderer Pflanzenarten wiederholte Versuch könnte die Frage nach den Bedingungen der Blütenbildung und des vegetativen Wachstums beleuchten, welche bisher allgemein noch nicht beantwortet ist.

Die vorliegende Arbeit stellt den ersten Teil meiner Untersuchung über die verschiedene Qualität der Triebe dar, welche aber an einem abweichenden, vielleicht aber viel besser passenden Material angestellt wurde. Der andere, noch nicht vollendete Teil soll den Versuchen über den Einfluß äußerer Bedingungen, sowie über das Verhalten anderer Organe unter der Einwirkung der Stellung an der Mutterpflanze gewidmet sein.

Versuchsmaterial. Das Hauptobjekt meiner Versuche bestand aus mittelgroßen Stöcken von Circaea lutetiana, deren oberirdischer

Teil zwischen 25—40 cm Höhe schwankte, deren Axillarknospen jedoch bloß eine geringe Entwicklung aufwiesen (ca. 0,5—1 mm Länge). Nur in einem Falle wurden auch stärkere Stöcke angewendet, die in ihren Achseln längere Äste besaßen. Die geringe Entwicklung der Achselknospen ist eine notwendige Voraussetzung für das Gelingen dieser Versuche, weil sonst die Ergebnisse viel komplizierter ausfallen. Die Jahreszeit, in welcher diese Versuche stattgefunden haben, brachte es mit sich, daß die Pflanzen sämtlich blühreif waren, sei es, daß sie wirklich blühten oder aber die Blütenentfaltung durch schwächere Lichtintensität verhindert worden war. Letztere Pflanzen wurden den ersteren vorgezogen. Ihr unterirdischer Teil bestand aus einer Anzahl von kürzeren oder längeren Internodien, die in den Achseln kleiner Schuppen längere Ausläufer trugen. (Ich bezeichne den unterirdischen Teil als Partie I.) Am oberirdischen Teil kann man hauptsächlich zwei Regionen unterscheiden, von denen die untere 1—3 blattlose Internodien aufwies (Partie II), die obere 4—8 gesunde Blattpaare trug (Partie III). Den Gipfel der Pflanze bildete entweder eine Knospe, die eine kleine Anlage des Blütenstandes verbarg, oder eine mehr oder minder entfaltete Infloreszenz.

Die an Circaea erhaltenen Ergebnisse wurden an Scrophularia nodosa und Sedum telephium kontrolliert. Die Scrophularia-Pflanzen waren sämtlich stattlich blühende Stöcke, einige von ihnen waren sogar abgeblüht, was der Klarheit der Versuche nur von Nutzen war. Bei Sedum wurden aber bloß solche Pflanzen angewandt, die unentfaltete Blütenknospen besaßen. Alle drei Pflanzen besitzen gegenständige Blätter, was für einige Versuche von größter Bedeutung ist.

Versuchsmethodik. Um den gegenseitigen Einfluß einer möglichst kleinen Anzahl von Organen studieren zu können, waren Operationen nötig, die zur Isolierung dieser Organe oder Organkomplexe führten. So war es zuerst in allen Versuchen notwendig, jede Pflanze durch horizontale, in der unteren Hälfte jedes Internodiums ausgeführte Querschnitte in Teile zu zerlegen, die aus dem Nodus und dem von ihm getragenen Blattpaare samt den Axillarknospen, ferner aus dem kürzeren oberen und dem längeren unteren Internodialstummel bestand. Mit diesem unteren Internodialabschnitt wurden die Partien nach weiterer spezieller Operation entweder in feinen Sand eingesetzt oder in passende, mit gewöhnlichem Quellwasser gefüllte Eprouvetten eingelegt. Dabei wurde genau die natürliche Ordnung der einzelnen Teile notiert, wie sie an der Mutterpflanze von der Basis zur Spitze nacheinander folgten, wodurch der Einfluß des Ortes auf die Beschaffenheit

der reproduzierten Triebe, Wurzeln etc. in Betracht gezogen werden konnte. Derart behandelte Circaea-Objekte wurden nun draußen im Garten in der Nähe von Bäumen und Sträuchern weiter kultiviert, so daß sie vor längerer Einwirkung des direkten Sonnenlichtes ähnlich wie am natürlichen Standort geschützt waren. Daneben wurde auch für hinreichende Feuchtigkeit der umgebenden Luft gesorgt. Die äußeren Bedingungen, wenigstens das Licht und die Feuchtigkeit, waren daher nicht viel von denen der ursprünglichen Lokalität abweichend, was sich auch durch den nachherigen ungestörten Zustand der empfindlichen Blätter äußerte. Dagegen waren die Sedum-Partien sehr starkem Licht ausgesetzt. Bei der dritten Pflanze waren ebenfalls die äußeren Bedingungen den natürlichen, „normalen" entsprechend gewählt.

II. Die Bedeutung des Ortes an der Mutterpflanze für die Richtung und Form des Axillartriebes.

Die wohl bekannte, von Sachs (1892) entdeckte Tatsache über die verschiedene Regenerationsart der von verschieden alten Begonia-Pflanzen stammenden Blätter wurde zuerst von Goebel (1898) bei einer und derselben Pflanze für verschiedene Regionen beschrieben. Die basalen Blätter von Achimenes regenerieren Laubtriebe, die erst nach langer Zeit zur Blüte kommen, die apikalen meist sofort Blüten. Aber nicht nur bei regenerierten Trieben, sondern auch bei den in Verbindung mit der ganzen Pflanze sich normal anlegenden Axillarknospen tritt diese Erscheinung zutage. Goebel (1908) führte seine Versuche an drei Pflanzen aus, die er in zwei verschiedenen Höhen des Stengels dekapitierte: nach der Amputation des Blütenstandes entwickelten sich die Axillarknospen zu deutlichen Blütenständen, welche sofort Blüten trugen, dagegen wuchsen nach dem Abschneiden noch eines Stückes der Laubblattregion aus der Basis Seitensproße aus, die erst nach Hervorbringung einer Anzahl von Laubblättern zur Blütenbildung übergingen. Dasselbe gilt aber auch für isolierte Blattpaare, wie ich sie schon beim Studium der Korrelationsbeziehung zwischen dem Blatt und seiner Axillarknospe kultivierte, wobei die Analogie mit jenen regenerierenden Blättern noch klarer hervortritt. Der einzige, nach meiner später zu begründenden Ansicht nicht wesentliche Unterschied besteht darin, daß die Axillarknospen schon deutlich bis zu einem gewissen Grade ausgebildet sind, wobei ihre Entwicklung die Resultante aller übrigen Teile des Stockes darstellt, also nicht allein die des einzigen Blattes, wie es in den Versuchen von Sachs, Goebel u. a. der Fall war. Gerade bei der Isolierung einzelner

Paare erscheint mir dieser Einfluß klar hervorzutreten in der Entwicklung der Axillartriebe, insofern sie von der an der bloß dekapitierten Pflanze stattfindenden abweicht. Dieser determinierende Einfluß der übrigen Organe der Pflanze äußert sich nicht so stark an der Basis, wo die Knospen den Stützblättern noch entsprechen, indem sie vegetative, jeder Spur der Blütenanlagen entbehrende Bildungen darstellen, wie in der oberen Hälfte der Pflanze, wo die Achselknospen in ihrer Ausbildung von der ganzen Masse des darunterliegenden Teiles beeinflußt werden, so daß die apikalen bereits mehr oder minder deutliche Anlagen von Blüten enthalten.

Daher kann man diese Knospen (eigentlich bloß die apikalen) streng genommen nicht für indifferent halten, obwohl wir im Verlaufe dieser Beobachtungen sehen werden, daß es doch in gewissem Maße erlaubt ist. Mit dieser Einschränkung sowie unter Beachtung anderer, durch die isolierte Kultur eingeleiteten Bedingungen kann man sagen, daß die Isolierung der Blattpaare Aufschluß gibt über die Verteilung der morphotischen Differenzen in den einzelnen Regionen des Stengels, auf die man aus der je nach dem Orte abweichenden Gestaltung der Achseltriebe schließen kann, welche nach Unterbrechen aller korrelativen Hemmungen seitens aller übrigen Organe zum Wachstum angeregt werden. Die untersten Blattpaare bilden nämlich vegetative Organe aus (wie Rosetten, Knollen, Ausläufer), die apikalen dagegen Blüten, vorausgesetzt, daß die dafür nötigen Bedingungen durch die Operation nicht verschoben worden sind. Obwohl diese Verhältnisse für alle erwähnten Pflanzen, Scrophularia, Sedum und Circaea, gelten, will ich sie bloß an der letzteren ausführlicher besprechen. Denn die weitgehende Verschiedenheit in der Form und der Richtung des Laub- und Blütensprosses und des Ausläufers gestattet uns sehr wohl, die Unterschiede zwischen Basis und Spitze wahrzunehmen.

Wir gehen von einer blühreifen Pflanze aus, die wir in die einzelnen mit Blättern[1]) versehenen Nodi zerlegen (also die Partie III des Stengels, wobei die basalen der Laubblätter entbehrenden, sowie die unterirdischen, Ausläufer tragenden Knoten in diesen Versuchen ausgeschlossen werden müssen).

Um ferner die korrelativen Beziehungen, die zwischen den beiden Achseln der gegenständigen Blätter herrschen und besonders in einigen

1) Es ist begreiflich, daß an diesen Objekten im Gegensatze zu den regenerierenden Blättern auch ein Studium des Einflusses des Ortes auf die Knospen selbst, wenn sie isoliert sind, möglich ist, wie es im folgenden Absatze erörtert werden soll.

weiter zu erwähnenden Versuchen in der Gestaltung der entgegengesetzten Triebe eine große Rolle spielen können, auszuschließen, ist es nicht selten nötig, diese Blattpaare durch einen medianen Längsschnitt in zwei gleiche Teile zu zerlegen, die bloß je ein Blatt und dessen Achsel tragen. Manchmal erhält man erst nach dieser kombinierten Operation vergleichbare Resultate, nämlich eine von der Basis bis zur Spitze kontinuierlich verlaufende Reihe.

Die unteren isolierten Blattpaare produzieren nämlich Triebe, die den unterirdischen Ausläufern vollkommen gleichen (Fig. 1 *a*). Ihre Internodien sind sehr lang, entweder rot, wenn dem Lichte exponiert oder weiß, wenn sie in Schatten oder in Sand kommen. Ihre Lichtblätter besitzen nur verhältnismäßig kleine, runzelige Spreiten, welche oben dunkelgrün bis bläulich, unten und an den Rändern rötlich gefärbt sind. Die Blattstiele sind rot. Gelangen die Ausläufer ins Dunkle,

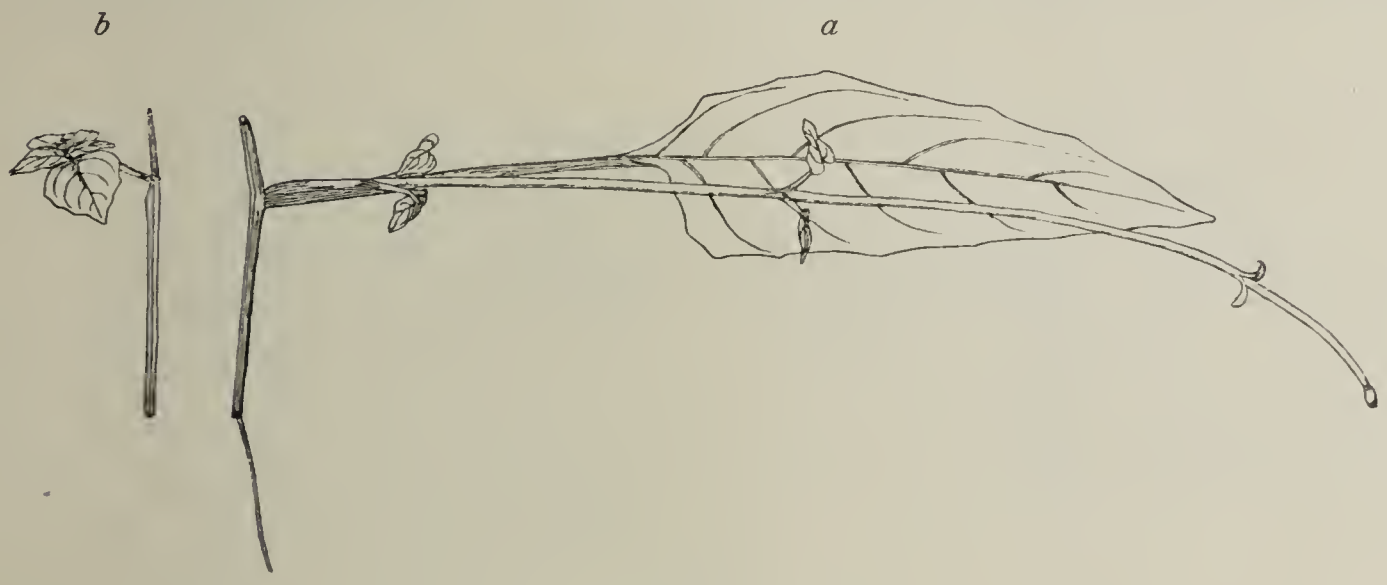


Fig. 1.

so entstehen noch kleinere, schuppenförmige Blätter. Die Terminalknospe des Triebes ist stets klein, in die obersten Blätter eng eingeschlossen und an der Spitze immer mit einem rötlichen Fleck versehen. Das der Terminalknospe vorangehende Internodium ist an allen diesen Trieben lang. Die Richtung dieser Achseltriebe ist meistens zuerst horizontal, das distale Ende biegt sich jedoch nach unten, bohrt sich in den Sand ein, wo es schließlich knollenförmig anschwillt. An diesen Trieben kann man nie eine Spur von Blütengebilden wahrnehmen. Derart verhielten sich bei meinem Material 2—3 basale Blattpaare.

Auf diese Partie folgt eine andere, die den Übergang zu den apikalen Blattparen bildet, deren Axillarknospen zeitig aufblühen. Dementsprechend bieten auch die Reprodukte dieser mittleren Partie ein

recht auffälliges und variabels Aussehen. Sie vereinigen nämlich die Bildung von Ausläufern und Blütensprossen in sich, was am besten an den untersten von ihnen zu ersehen ist, weil an den oberen die Ausläufernatur immer mehr zurücktritt. Ein solcher Trieb (Fig. 2*a*) wächst entweder horizontal oder in einem kleinen Winkel (30°—40°) nach unten und besitzt meistens mehrere Internodien und Blattpaare. Die proximalen Internodien erreichen wieder eine bedeutende Länge wie bei den Ausläufern der basalen Region, mit denen sie ferner auch in der Farbe übereinstimmen; sie sind im Lichte rot, im Dunkeln weiß gefärbt. Das distale Ende dieser Triebe ist immer horizontal oder sogar schwach nach oben gekrümmt. Die Blätter sind wieder klein, runzelig, grün, mit roten Blattstielen und Blattnerven versehen. Diese mittleren Triebe unterscheiden sich aber von den basalen außer durch das schwache Umbiegen des Endes auch noch durch die grünliche Färbung der distalen Indernodien und durch die größeren Dimensionen



Fig. 2.

der terminalen Knospe, von der das letzte, von der Achse abstehende Blattpaar bloß durch ein sehr kurzes Internodium getrennt ist. Dieses Ende zeigt also deutlich die Natur eines wahren Laubsprosses, Blüten sind aber nicht einmal in Rudimenten zu bemerken, sondern der Trieb bleibt unter diesen „normalen“ Bedingungen vegetativ. In der oberen Hälfte des mittleren Teiles der Pflanzen produzieren die Blattpaare Triebe, die in ihren proximalen Teilen in bezug auf die Richtung und Gestaltung der Blätter und Internodien mit den vorhergehenden übereinstimmen, deren distales Ende aber, das wieder entweder horizontal oder schwach nach oben wächst und von grüner Farbe ist, einen dicht zusammengedrängten Klumpen von Knospen, Blüten und unreifen Früchten trägt, also einen sehr kurzen Blütenstand, der von dem vorhergehenden Blattpaar, welches eng zusammengelegt ist, noch stärker gepreßt wird. Bei dem nächst höheren isolierten Blattpaare, wo die

Übergangsreihe ununterbrochen verläuft, ist das erste Internodium wieder rot, horizontal oder sehr schwach nach unten gekrümmt, dagegen biegt sich die distale Partie, d. h. das Internodium mit dem Blütenstande, welcher noch keine bedeutendere Länge erreicht, aufwärts (Fig. 3*a*). Sonst unterscheidet sich dieser Trieb von dem vorhergehen-

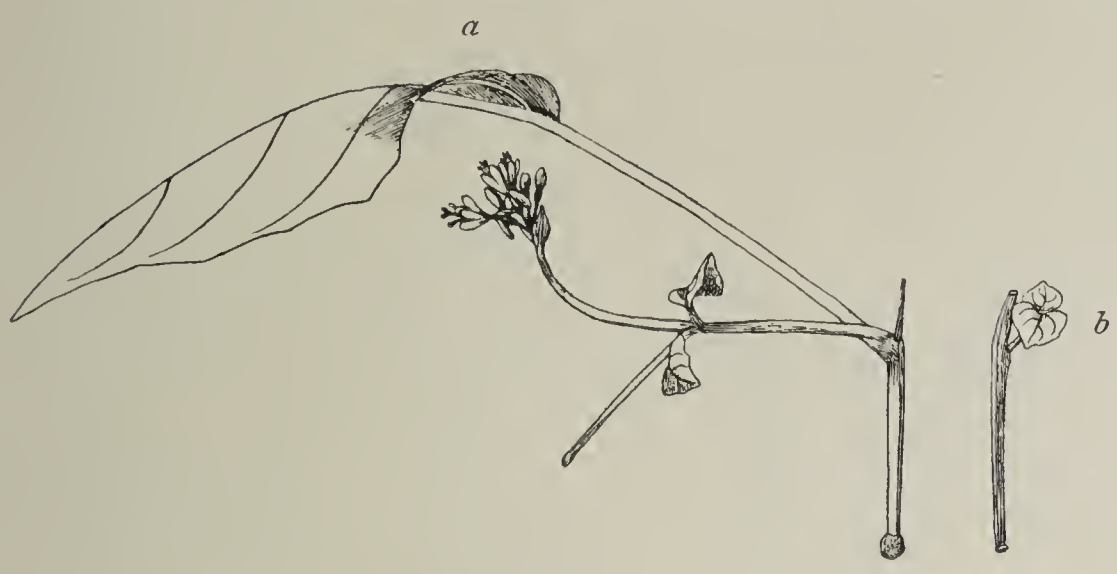


Fig. 3.

den nicht, bildet aber einen Übergang zu den apikalen Paaren, bei denen die Ausläuferbildung teilweise oder vollständig fehlt.

Daher treten in der apikalen Region der Pflanze nur Triebe auf, die in ihrem ganzen Verlaufe über die Horizontale aufsteigen (Fig. 4*a*). Der Winkel jedoch, den sie mit der Horizontalen schließen, sowie ihre Gestaltung ändert sich mit der Höhe, wo die Knospen an der Mutterpflanze standen. Die proximalen Internodien der unteren Triebe sind verlängert, rot, also von demselben Aussehen wie die Ausläufer; der Blütenstand ist ebenfalls noch ziemlich kurz. Die höchsten Blattpaare bilden endlich Triebe aus, deren Beschaffenheit jener des oberirdischen Laubsprosses viel näher steht. Ihre Internodien sind intensiver grün, die Blätter weiter vom Blütenstand entfernt, ausgebreitet; der Blütenstand selbst ist recht lang und trägt zahlreichere Blüten. Der Winkel, den diese Blütentriebe der apikalen Region mit der Horizontalen schließen, nimmt sehr regelmäßig gegen den Gipfel der Pflanze hin zu (es folgten z. B. einander Werte von annähernd 15°, 30°, 45°); nicht selten treten aber auch da gebogene Triebe auf (Fig. 9), indem der proximale Teil derselben, welcher meist bloß von einem ein-



Fig. 4.

zigen Internodium gebildet wird, mit der Horizontalen einen kleineren Winkel schließt als die darauffolgende Partie, nämlich der Blütenstand, der sich bogenförmig nach oben krümmt und deshalb einen recht steilen Winkel schließt (z. B. 60° gegenüber 45° der proximalen Partien).



Fig. 5.

Was die Anzahl der Blattpaare der Axillartriebe anbetrifft, so ist sie an den der basalen Region entnommenen Trieben unbegrenzt, an den der Spitze entnommenen aber sehr beschränkt (meistens finden sich hier nur 1—2 Blattpaare).

Verfolgt man das weitere Schicksal der reproduzierten Triebe, so sieht man, daß die Triebe der basalen Region mit ihrer Spitze in derselben Richtung nach unten weiterwachsen, sich in den Sand einbohren (Fig. 1 *a*, 5), wo sie schließlich einige kurze, aber sehr dicke Internodien ausbilden, die ein walzenförmiges Knöllchen vorstellen, wobei alle vorgehenden, dünneren und längeren Indernodien absterben [1]). An den aus der Spitze der Mutterpflanze stammenden Trieben gehen die Infloreszenzen zugrunde, und es wachsen aus den Achseln der Blätter des Triebes, meistens nur des ersten Blattpaares, echte nach unten gewandte Ausläufer aus (Fig. 2, 3 *a*), die wiederum im Sande zu kleinen, blassen Knöllchen anschwellen. Im weiteren Verlaufe stirbt alles übrige bis auf diese Gebilde ab. Diese seitliche Entstehung der am Ende anschwellenden Ausläufer tritt auch bei allen jenen mittleren Blattpaaren

1) Wurde dem Ausläufer die Möglichkeit, in den Sand einzudringen, nicht geboten, so schwoll das Ende auch am Lichte zu einem grünlichen Knöllchen an (vgl. Goebel, 1908, S. 106).

auf, deren Triebe mit einer Infloreszenz oder bloß mit Rudimenten derselben, die sich nicht weiter zu entwickeln vermögen, abschließen.

Die anderen zwei Pflanzenarten verhielten sich ähnlich wie Circaea. Die isolierten Blattpaare der basalen Region von Scrophularia reproduzieren kurze Triebe, deren Achse zu einer kleinen, rundlichen Knolle angeschwollen ist, deren Gipfel einen mehr oder minder dichten Schopf kleiner schuppenartiger Blätter trägt, deren Anzahl wieder unbegrenzt ist. Die apikalen Paare gelangen nach Entfaltung einer geringen Anzahl von Blattpaaren zur Blüte. Die mittleren Blattpaare produzieren vegetative Laubsprosse, von denen die oberen erst nach längerer Zeit aufblühen, während die unteren unter normalen Bedingungen diesen Zustand nicht mehr erreichen können. Die knollenförmigen Triebe der basalen Region verändern sich nicht weiter, dagegen entsteht aus den Achseln des ersten Blattpaares der mittleren und besonders der apikalen Triebe je eine winzige weiße oder blaßgrüne Knolle, die mit sehr kleinen Schuppen versehen ist.

Schließlich produzieren die basalen Paare von Sedum telephium Rosetten mit sehr kurzen Internodien und einer beträchtlichen Anzahl großer, fleischiger, grüner Blätter, die apikalen dagegen nach Hervorbringung einer geringen Zahl kleiner rötlicher Blätter (bloß 1—2 Blattpaare) sofort Blüten. Die Mitte der Mutterpflanze weist Übergänge zwischen diesen beiden Extremen auf. Die Blüten variieren je nach der Höhe, in welcher das Paar an der Mutterpflanze stand, in Zahl, Farbe und Ausbildung ihrer Komponenten; ja es wird sogar die Gliederzahl der einzelnen Blüten durch die isolierte Kultur je nach der Region, wo die Knospen der Mutterpflanze entnommen worden sind, bis zu einem gewissen Grade beeinflußt. In dieser Mitteilung seien nur folgende wenige Angaben über die Blütenzahl der Triebe, sowie über die Dimensionen (Länge × Breite) ihrer Stützblätter in der folgenden Tabelle gemacht.

(s. Tabelle I, S. 10.)

An den beiden Exemplaren, mit denen die anderen übereinstimmen, sieht man also, daß die basalen Knospen in vegetative Rosetten auswachsen, die folgenden jedoch Blütensprosse produzieren, wobei die Zahl der Blüten zuerst bis zu einem Maximum steigt, um dann wieder abzunehmen. Das Maximum fällt aber nicht mit den maximalen Dimensionen des Stützblattes zusammen, sondern liegt viel höher an der Pflanze, wo sich die Spreiten regelmäßig verkleinern. Im weiteren Verlaufe dieser Verkleinerung nimmt die Blütenzahl, von seltenen Ausnahmen abgesehen, wieder ab.

Tabelle I.

	Blattpaar	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Pflanze I	Dimensionen des Stützblattes	35×28	57×31	97×44	102 × 55	87×47	86×51	72×40	67×38	55×34	44×26
	Zahl der Blüten	ø	ø	ø	12	27	24	34	29	24	18
Pflanze II	Dimensionen des Stützblattes	76×36	80×43	72×43	60×38	52×29	47×27	39×20	37×21	35×18	
	Zahl der Blüten	ø	49	54	38	28	28	15	19	16	

Die Rosetten der basalen isolierten Paare kommen nicht zur Blüte, sondern bleiben vegetativ. Die Infloreszenzen der Blütentriebe sterben allmählich ab, dabei wachsen jedoch aus den Achseln des untersten Blattpaares dieser Triebe kleine vegetative Knospen, die von mehreren rötlichgrünen Blattpaaren gebildet werden und nach Absterben aller übrigen Teile am Leben bleiben.

III. Die Bedeutung des Laubblattes für die Form und Richtung des Achseltriebes.

Die im vorhergehenden beschriebene Verschiedenheit in der Qualität der reproduzierten Triebe je nach der Höhe des Ortes an der Mutterpflanze entspricht den bekannten, an regenerierenden Blättern ausgeführten Versuchen. Bei meinem Material läßt sich aber außerdem noch die Frage stellen, wie sich die Knospen verhalten, wenn sie isoliert sind. Tritt an ihnen auch in diesem Zustande der Einfluß des Ortes an der Mutterpflanze so klar zutage oder wird derselbe durch die Isolation unterdrückt? Allerdings habe ich bisher eine vollkommene Isolation der Knospen nicht ausgeführt, sondern mich bloß auf die Amputation der Blätter beschränkt, wobei, um sichere Resultate zu erhalten, verschiedene Wege eingeschlagen wurden. Entweder habe ich zwei möglichst gleichförmige Pflanzen ausgesucht, die vor allem dieselbe Anzahl von Blattpaaren und Ausläufer tragenden Knoten und dieselbe Blütenentwicklung aufwiesen, und nach Isolierung der Blattpaare bei der einen die Blätter belassen, bei der anderen alle abgeschnitten. Wurden nun diese beiden verschiedenen Segmente unter

sonst gleichen äußeren Bedingungen kultiviert, so zeigte sich in dem Verhalten der reproduzierten Triebe deutlich der gestaltende Einfluß des Stützblattes, hinter welchen jener der zwecks leichterer Kultur belassenen Teile des Mutterstengels weit zurücktritt. Leichter als an zwei gleichen, nur schwer zu findenden Exemplaren kann man sich über den erwähnten Einfluß an ein und derselben Pflanze belehren. An isolierten Blattpaaren, wie sie von der Basis bis zur Spitze der Pflanze nacheinander folgen, wurden abwechselnd beide Blätter belassen und beide amputiert (Fig. 5—9).



Fig. 6.

Oder endlich, was an Überzeugungskraft die eben angeführten Methoden übertrifft, kann man (Fig. 1—4) bei ein und derselben Pflanze die isolierten Blattpaare durch einen Längsschnitt in zwei gleiche Hälften teilen, der möglichst genau median den Knoten, sowie das obere und besonders das untere Internodialstück trifft. Jede der so entstandenen Hälften besitzt bloß eine Knospe und ein Laubblatt desselben Stockwerkes mit genau vergleichbaren Abschnitten des mütterlichen Stengels. Die Amputation oder Inaktivierung der Spreite der einen Hälfte des Blattpaares einerseits, andererseits das Intaktbelassen derselben an der anderen zeigt deutlich, wie sich die Knospe von derselben ursprünglichen Beschaffenheit, von demselben Grade und der-

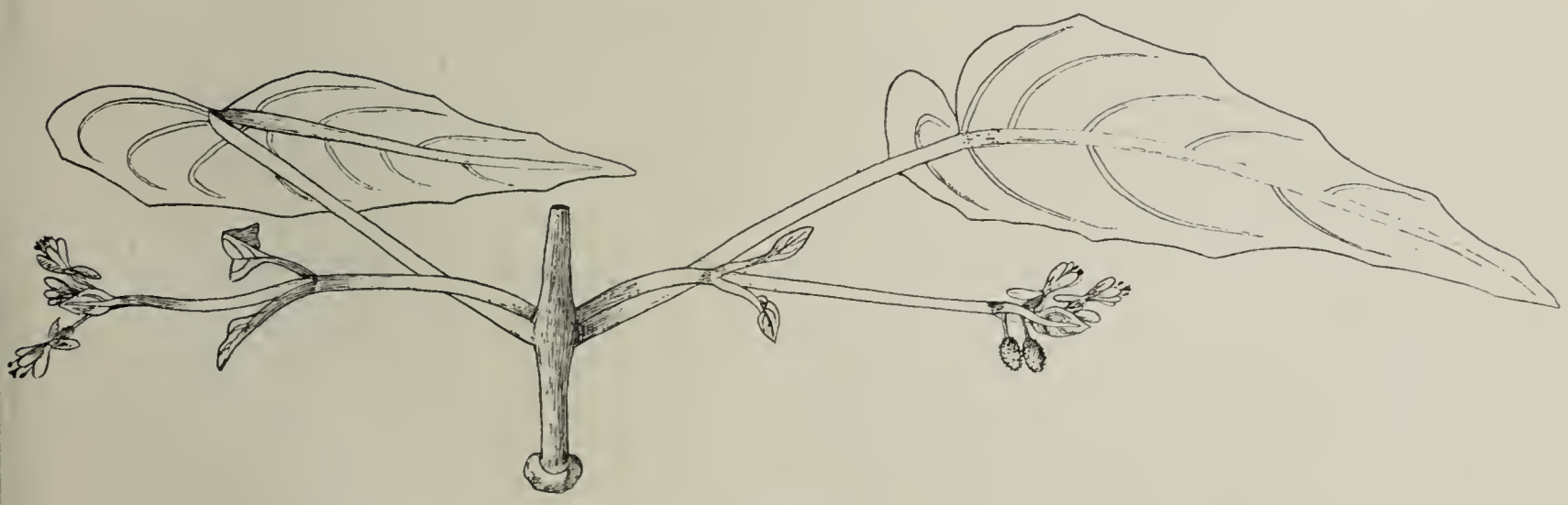


Fig. 7.

selben Qualität der Entwicklung unter dem Einflusse des Laubblattes oder ohne diesen Einfluß verhält. Außerdem wird durch diese Operation die Korrelationsbeziehung zwischen den gegenständigen Achseln ausgeschaltet. Es kommt da vor allem auf die genau mediane Spaltung der Stengelteile sowie auf die Gleichförmigkeit der äußeren Beding-

ungen an, welche durch die Kultur in unmittelbarer Nähe und in demselben Medium sehr wohl erfüllt ist. Unter Anwendung dieser Vorsichtsmaßregeln erhält man mittels dieser Methode folgende Resultate.

Die Knospen, die an den mit intakten Blättern versehenen Hälften auswachsen, verhalten sich je nach der Höhe an der Pflanze ungleich, wie im vorhergehenden beschrieben (Fig. 1—4, *a*). Die basalen sind abwärts gekrümmt, die höheren horizontal, die folgenden krümmen sich mit ihrem Ende aufwärts, die apikalen endlich schließen in ihrem ganzen Verlaufe einen kleineren oder größeren Winkel mit der Horizontalen. Diejenigen Knospen aber, die an den der Stützblätter beraubten Hälften auswachsen, sind in ihrer ganzen Länge nach oben gekrümmt (Fig. 1 bis 4, *b*). Niemals konnte ich an diesen der Stützblätter entbehrenden Knospen die Neigung, sich nach unten zu biegen, beobachten, ja sie sind nicht einmal ganz horizontal orientiert, nur in sehr vereinzelten Fällen ist ihre proximale Partie annähernd horizontal, das distale Ende steigt aber deutlich über die Horizontale aufwärts. Höhere, ohne Blätter kultivierte Knospen schließen mit der Horizontalen Winkel, die mit zunehmender Höhe an der Pflanze wachsen. Man sieht also, daß sich dieselbe Knospe, die in Verbindung mit dem Stützblatte nach unten oder horizontal wächst, dem Einfluß des Laubblattes entzogen, zu einem aufrechten Trieb entwickelt. Auch an den apikalen Hälften sind die Winkel der stützblattlosen Knospen weit größer als bei den mit den Stützblättern versehenen.

Wie die Richtung, so unterliegt auch die Gestalt des Triebes dem Einfluß des Blattes. Die Entwicklung der Knospe ist durch die Amputation des Stützblattes bedeutend verzögert, wenn nicht überhaupt beschränkt. Die isolierte Knospe entwickelt nämlich eine kleinere Zahl von Internodien und Blättern, gleichgültig, ob es sich um die basale oder apikale Partie der Mutterpflanze handelt. Die Internodien solcher Triebe, die aus den der Stützblätter beraubten Hälften auswachsen, sind immer kürzer, weit schwächer, grün gefärbt, wogegen die Internodien an den mit den Stützblättern verbundenen Trieben weit länger, dicker und rot oder rotbraun gefärbt sind. Anders aber verhalten sich die Blätter der Triebe. Nach der Amputation der Stützblätter entfaltet sich zwar eine geringere Anzahl von Blattpaaren (nämlich 1—2, höchstens 3 Paare), dabei aber sind die Spreiten der ersten (die folgenden scheinen ihre Entwicklung nicht zu vollenden) Blattpaare weit größer als die entsprechenden Blattflächen des in Verbindung mit dem Stützblatt ausgewachsenen Triebes, ein Unterschied, der besonders an den aus der Basis und der Mitte der Mutterpflanze stammenden Blatt-

paaren am klarsten hervortritt, wogegen er an der Spitze zuweilen, aber nicht immer verwischt oder sogar umgekehrt wird. Wie die Größe, so variiert auch die Zahl der an den isolierten Knospen entfalteten Blattflächen je nach der Höhe, wo sie dem mütterlichen Stengel entnommen sind. An den basalen entfalten sich 2—3 Blattpaare, an der Spitze aber bloß ein Blattpaar, das andere Blattpaar bildet da eine unentfaltete Knospe.

Die Blätter der stützblattlosen Knospen unterscheiden sich von den anderen durch die äußere Form, die Beschaffenheit der Spreiten und andere Merkmale. Besonders bei den basalen Paaren sieht man klar, daß bei den stützblattlosen Trieben, wenigstens an den ersten Blättern, die Breite der Spreite ihre Länge übertrifft, wogegen bei den unter dem Einflusse der Stützblätter ausgewachsenen Blättern das Verhältnis umgekehrt ist oder die beiden Dimensionen gleich sind. Die Spreiten der isolierten Triebe sind auffallend dünn, weich, matt, gänzlich flach ausgebreitet oder nur ganz schwach bogenförmig in der Richtung des Hauptnerven gekrümmt. Bei den in Verbindung mit den Stützblättern ausgewachsenen Trieben sind sie aber fast lederartig dick, intensiv glänzend, runzelig, sehr unregelmäßig gefaltet; besonders die Spitze und die Ränder sind stark ab- und seitwärts gebogen. Gegenüber diesen dicken Spreiten, die oben satt- bis bläulichgrün, an den Rändern rötlich, unten rötlichbraun oder besonders an den größeren Nerven intensiv rot gefärbt sind, zeichnen sich die Spreiten der „isolierten“ Knospen oben wie unten durch hellgrüne, bis ins Gelbliche gehende Farbe aus. Die Orientation der beiden verschiedenen Spreiten ist ebenfalls grundverschieden. An den stützblattlosen Trieben sind die Spreiten durchaus transversal heliotropisch und darum alle horizontral ausgebreitet, weil das Licht fast von oben einfällt; dagegen orientieren sich die Blätter der mit den Stützblättern versehenen Triebe gegen das Licht nicht, sondern nur gegen die Achse des Triebes, mit welcher ihre Flächen verschiedene Winkel ohne Beziehung zur Richtung des einfallenden Lichtes bilden. Es entsprechen also diese Blätter eher den Gebilden, die normalerweise an den Ausläufern unter dem Einfluß des

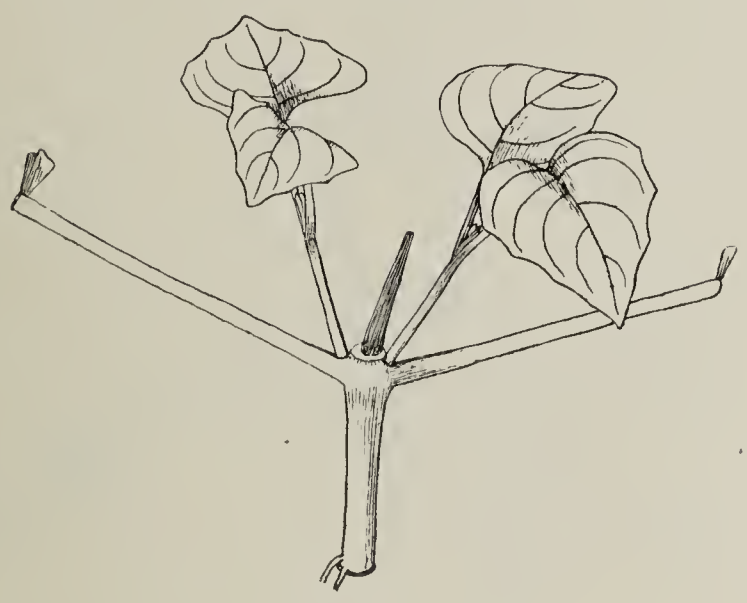


Fig. 8.

Lichtes anstatt der Schuppen entstehen, als den gewöhnlichen Blättern der Laubsprosse, an welche sich wieder jene an den stützblattlosen Trieben entstehenden Blätter in allen Punkten sehr eng anschließen.

Das für die median halbierten Blattpaare eben Beschriebene läßt sich auch durch die anderen oben erwähnten Operationen feststellen, bei denen aber die vollkommene Gleichheit der zu vergleichenden Knospen nicht vorliegt. Vor allem kann man zwei Pflanzen aussuchen, die möglichst gleich sind; bei der einen werden die Blattpaare bloß isoliert, bei der anderen werden auch noch an den isolierten Paaren sämtliche Blätter abgeschnitten. Die ersteren, isolierten Blattpaare reproduzieren wieder jene morphotisch sehr abweichenden Achseltriebe, welche für die verschiedenen Regionen des Stengels beschrieben wurden.

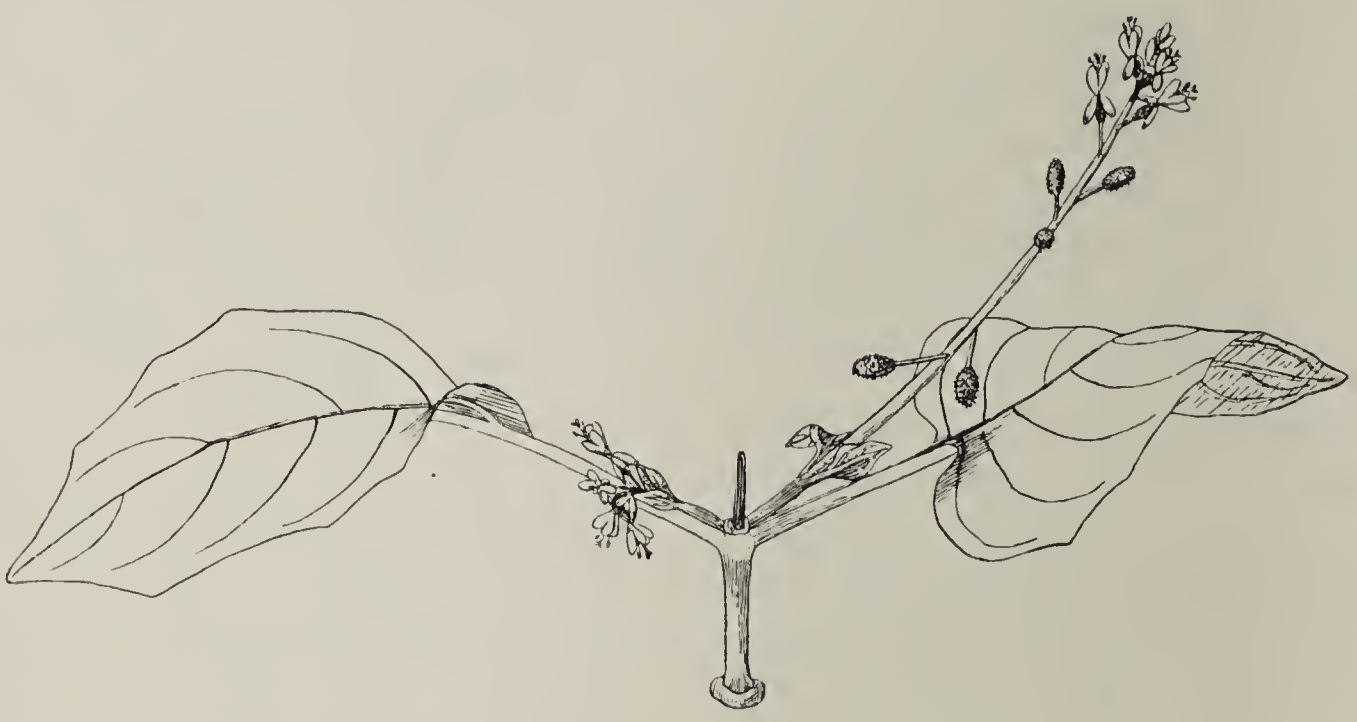


Fig. 9.

Demgegenüber wachsen an den der Blätter beraubten Knoten der anderen Pflanze durchgehends über die Horizontale aufsteigende Triebe aus. Der Winkel, den sie mit der Horizontalen schließen, ist bei den der basalen Region der Pflanze entnommenen Trieben klein, oft nicht größer als 10—15°, nimmt aber ganz regelmäßig gegen den Gipfel der Pflanze hin zu, wo er viel höhere Werte erreicht als bei den in Verbindung mit den Stützblättern auswachsenden, aufblühenden Trieben der Vergleichspflanze. Dabei erhalten die stützblattlosen Triebe die Gestalt von hellgrünen Laubsprossen, die dünne, sehr mäßig lange Internodien und relativ umfangreiche, flache, grüne, weiche Blätter tragen. Die Anzahl dieser Blätter nimmt mit zunehmender Höhe, wo sie aus der Mutterpflanze entnommen werden, ab: an den basalen

Achseltrieben entfalten sich meist drei Blattpaare, an den mittleren zwei, an den apikalen gewöhnlich bloß ein einziges Blattpaar.

Weiters kann man sich sehr wohl annähernd über die Bedeutung des Stützblattes für die Gestaltung des Axillartriebes noch an einer einzigen Pflanze durch Isolierung der Blattpaare und durch abwechselndes Amputieren und Belassen der Blätter belehren (Fig. 5—9). Die Bedeutung der Blätter tritt da an den einzelnen Reprodukten sehr klar hervor, wenn man sie mit den angrenzenden Paaren vergleicht, wobei noch der Umstand zu erwägen ist, daß die Basis der Mutterpflanze zur Bildung von Ausläufern, die Spitze aber zur Bildung von Blüten sehr stark neigt. Z. B. ein der Blätter beraubtes Blattpaar produziert Sprosse, die die Form der wahren Laubsprosse zeigen und auch viel steiler auswachsen als die Nachbarsprosse, die sich in Verbindung mit den Blättern zu Ausläufern oder Blütensprossen entwickeln.

Aus allen Versuchen geht also hervor, daß die in Verbindung mit dem Stützblatte auswachsenden Knospen entweder zu Ausläufern werden oder Blütensprosse produzieren, je nachdem sie der Basis oder der Spitze der Mutterpflanze angehörten. Die mittleren Blattpaare bilden einen Übergang zwischen jenen entgegengesetzten Pflanzen gestalten, was sich morphotisch sehr klar äußert. Die Knospen aber, deren Stützblätter abgeschnitten worden sind, entwickeln sich zu echten Laubsprossen, die alle Merkmale tragen, welche mit der ergiebigen Assimilationstätigkeit verbunden sind.

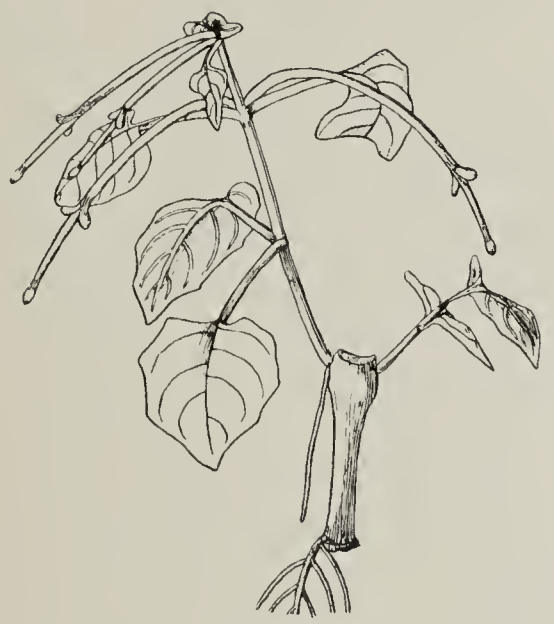


Fig. 10.

Obwohl die Knospen der apikalen Blattpaare vor der Operation Blütenanlagen besaßen, entfalteten sich diese dennoch nicht merklich, sondern gingen bald als winzige, vertrocknete Rudimente ein. Zur Blüte gelangten diese stützblattlosen Triebe unter den Versuchsbedingungen nie, obwohl die gleichen Knospen in Verbindung mit den Stützblättern normale Blüten produzierten.

Dagegen schreiten diese kleinen Laubsprosse nach Erlangung hinreichender Entwicklungshöhe, allerdings erst nach bedeutend langer Zeit, zur Bildung echter Ausläufer (Fig. 10), welche zuerst an den basalen isolierten Trieben eintritt und dann allmählich auch bei den höheren und schließlich bei den apikalen wahrzunehmen ist. Dabei bildet sich entweder die Gipfelknospe des Triebes zu einem nach unten

wachsenden Ausläufer um, was besonders bei den basalen vorkommt oder es entwickeln sich aus den Seitenknospen des Triebes mehrere Stolone, die sich bogenförmig abwärts krümmen, welch letzterer Fall wieder dann in der Regel eintritt, wenn die Terminalknospe eine rudimentäre eingetrocknete Infloreszenz darstellt (also bei den apikalen Trieben). Allerdings muß die Menge des durch die Laubtriebe erzeugten Reservematerials nur unbedeutend sein, was daraus zu schließen ist, daß die Ausläufer, obwohl sie einen gewissen Entwicklungsgrad erreichen, keine terminale knollenförmige Verdickung auszubilden vermögen, sondern in ihrer ganzen Länge gleichzeitig mit den übrigen Teilen des Laubtriebes absterben. So äußert sich auch in dem Verhalten der Ausläufer der Einfluß der Amputation des Stützblattes, denn wir haben gesehen, daß die an den in Verbindung mit den Stützblättern reproduzierten Trieben ausgewachsenen Ausläufer Knöllchen sehr leicht gebildet haben.

Die Amputation des Stützblattes kann man aber mit demselben Erfolge für die Gestaltung des Axillartriebes durch seine Inaktivierung ersetzen. Wie ich bei Gelegenheit der Versuche über die Korrelation zwischen dem Blatt und seiner Achselknospe gezeigt habe (1909), handelt es sich da vorwiegend, wenn nicht ausschließlich um die Assimilationstätigkeit des Blattes, wogegen die anderen Funktionen, wie die Transpiration, weit zurücktreten. Die Sistierung der photosynthetischen Assimilation wurde durch Umhüllung des betreffenden Blattes mit schwarzem Seidenpapier bewerkstelligt, das zwar wegen seiner geringen Dicke die Assimilation nicht gänzlich sistiert, dennoch aber sehr stark herabgesetzt hat, und dies reichte schon hin, um an den Axillartrieben dieselben morphotischen Reaktionen hervorzurufen, wie sie im vorgehenden als Folgen der Amputation geschildert wurden.

Die Pflanzen wurden wieder in die einzelnen Blattpaare zerteilt, die durch einen genau medianen Längsschnitt in zwei gleiche Hälften halbiert wurden. Die Spreite und ein Teil des Blattstieles der einen Hälfte jedes Stockwerkes wurde mit einem Beutel aus schwarzem Seidenpapier umgeben, das andere Blatt frei belassen. Die mit nicht eingehüllten Blättern versehenen Hälften produzieren Triebe von oben beschriebener, der Region an der Mutterpflanze entsprechender Beschaffenheit. Demgegenüber entstehen an jenen Hälften, bei denen die Assimilationstätigkeit der Blätter fast unterbrochen wurde, Triebe, die wieder sämtlich aufwärts wachsen, indem sie mit der Horizontalen Winkel bilden, welche sich mit zunehmender Höhe an der Mutterpflanze vergrößern. Ihre Internodien sind gegenüber denjenigen bei

den frei assimilierenden Hälften kürzer, dennoch aber, länger als wenn das Stützblatt abgeschnitten wird. Sie sind aber ebenfalls grün und schwach. Die entfalteten, verhältnismäßig großen Spreiten sind gleichfalls hellgrün, dünn, von glatter Oberfläche und flach dem Lichte zu ausgebreitet. Die schwache Assimilation des verdunkelten Stützblattes hat also gegenüber einer gänzlichen Inaktivierung desselben (Amputation) eine gewisse Verlängerung der Internodien zur Folge; doch ist dieser Unterschied bloß an der Basis der Pflanze bemerkbar, wogegen die mittleren und noch höheren isolierten Knoten kürzere Internodien produzieren. Die Blattflächen sind aber an allen Trieben viel größer als die an den mit freien Stützblättern ausgewachsenen Trieben. Dabei sind sie wiederum lebhaft grün gefärbt, flach, dem Lichte entgegen transversal orientiert. Durch die starke Herabsetzung der Assimilationstätigkeit des Stützblattes wird also verursacht, daß sämtliche Triebe den Charakter laubsproßartiger Triebe annehmen.

Bei diesen Verdunkelungsversuchen tritt aber noch eine interessante Erscheinung zutage. Circaea gehört zu den Pflanzen, deren Blätter äußeren Störungen gegenüber, besonders der Herabsetzung der Lichtintensität oder Veränderung der Transpiration, sehr empfindlich sind (vgl. z. B. die Versuche von Molisch an ähnlichen weichblätterigen Pflanzen, 1886). Für unseren Fall ist es besonders von Interesse, daß die Pflanze, die an einen Ort von etwas schwächerer Lichtintensität übersetzt wird, ihre Blätter, besonders die unteren älteren, rasch, in wenigen Tagen, abwirft, so daß nur die jüngsten, kleinen, am Gipfel des Stengels stehenden Blätter an dem Stocke übrig bleiben, um sich allmählich den neuen Beleuchtungsverhältnissen anzupassen. Die Unterschiede in der Beleuchtung brauchen nicht groß zu sein, um das schnelle Abgliedern und Abfallen der Blätter hervorzurufen. Ich habe diese Vorgänge bereits nach Übertragen der Pflanzen aus einem nach Süden gelegenen Fenster in ein nach Norden gelegenes beobachtet. Es ist ferner begreiflich, daß die Spreiten und die distalen Teile der Blattstiele, die mit den erwähnten Beuteln umhüllt waren, plötzlich in ein Licht von weit niedrigerer Intensität gelangen, als welche sonst zum Absterben der Blätter genügt. Die verdunkelten Blätter sind aber dennoch nicht von den Stengelteilen abgefallen, sondern haben sich während der ganzen Dauer des Versuches, d. h. während 38 Tage lang, ganz frisch und gesund erhalten, und zwar auch die basalen, die beim Versuchsbeginn durch einen gelblichen Farbenton ihr baldiges Absterben verrieten. Demgegenüber haben sich nach dem Verdunkeln alle Spreiten lebhaft bis dunkelgrün gefärbt, bei den

basalen Blättern sicher durch nachträgliche Wiedererzeugung des Chlorophylls. Die Blattstiele sind ebenfalls in ihrer ganzen Länge bis zur Ansatzstelle an den Stengel lebhaft grün; sie sitzen dem Nodus sehr fest an, so daß sie nicht glatt abgerissen werden können. Die Blätter aber, die, frei von Beuteln, völlig assimilierten, entbehren dieser Kompensationsmerkmale. Die den basalen Paaren angehörigen setzen ihre Vergilbung fort und gliedern sich sehr bald ab, um 5—15 Tage nach dem Versuchsbeginn abzufallen, ohne sich überhaupt merklich zu verändern. Die oberen Blätter, die jünger sind, halten länger aus und bleiben grün. Ihr Blattstiel ist aber blaßgrün oder gänzlich blaß, seine Basis oft rötlich; also ist keine Spur von einer Chlorophyllkompensation vorhanden wie bei den umhüllten Blättern.

Man sieht also deutlich, daß durch Herabsetzung der Assimilation des Blattes in Verbindung mit seiner axillaren Sproßanlage das Leben desselben sehr auffällig verlängert wird, denn die Blätter würden an der intakten Pflanze schon lange abgefallen sein. Dieser Effekt kann bloß der korrelativen Wirkung der sich entfaltenden Achselknospe zugeschrieben werden. Der Versuch wurde leider nach 38 Tagen unterbrochen, das frische Aussehen sämtlicher verdunkelter Blätter versprach aber noch einen längeren Bestand derselben, wahrscheinlich bis zur Zeit, wo sich unter ihrer Mitwirkung an den Axillartrieben echte Ausläufer gebildet hätten.

Es ist nicht ohne Interesse, die an Circaea beschriebenen Verhältnisse mit den an Scrophularia und Sedum vorkommenden zu vergleichen. Während Circaea am Ende ihrer Vegetationsperiode das Reservematerial in den distalen Teilen langer, weitverbreiteter Ausläufer konzentriert, bildet Scrophularia zur Aufspeicherung des Reservematerials sehr kurze, dicke, knollenartige Gebilde aus, auf deren Oberfläche besonders deren Spitze kleine schuppenförmige Blätter auftreten. Dieser Umstand ist auch wichtig für die Beurteilung des Verhaltens der basalen Paare gegenüber jenem bei Circaea. Wie erwähnt, wachsen nach der Isolation der Paare die Knospen der basalen Paare zu kurzen, an der Basis knollenförmig verdickten Trieben aus, die mit kleinen, runzeligen, an der Spitze der Knolle zu einem Schopf zusammengedrängten Blättern versehen sind. Die der Mitte entnommenen Paare produzieren Triebe, deren Achse zwar ziemlich dick, aber länglich und nicht knollenförmig ist, deren Blätter bereits größere, entfaltete Spreiten besitzen. Die apikalen bringen endlich Triebe mit recht verlängerter Achse hervor, die in einen wohlentwickelten Blütenstand übergeht.

Nach der Amputation der Stützblätter wachsen aber die Knospen sämtlich zu ausgesprochenen Laubsprossen aus, die mit dünnen, grünen Internodien und überall vollkommen ausgebreiteten, großen, dünnen, hellgrünen Spreiten versehen sind. Im einzelnen äußern sich je nach der Region an der Mutterpflanze die Unterschiede zwischen den mit den Stützblättern und ohne diese entwickelten Trieben (nach medianer Spaltung der isolierten Blattpaare) in folgender Weise. In der basalen Region (die je nach dem Stadium der Pflanze zu einer verschiedenen Höhe reichen kann), wo an den mit den Stützblättern ausgewachsenen Trieben die untere Partie knollenförmig angeschwollen ist und die Entwicklung der Assimilationsflächen an kleine, runzelige, rötliche, wenig entfaltete, meistens an der Spitze der Knolle zusammengelegte Blätter reduziert ist, sind die ohne Verbindung mit den Stützblättern entwickelten Triebe weit länger und mit hellgrünen, längeren und nie knollenförmig angeschwollenen Internodien und weit größeren (mit Ausnahme des ersten Paares des Triebes, dessen Spreiten an den untersten operierten Blattpaaren gleich oder kleiner als an den meisten mit den Stützblättern versehenen Hälften zu sein pflegen), vollkommen entfalteten, von der Achse im Winkel von 90° abstehenden Spreiten versehen. Die Anzahl der an den stützblattlosen Trieben entwickelten Blätter übertrifft in dieser Region immer bedeutend diejenige der an den mit den Stützblättern auswachsenden Trieben sichtbaren. In der Mitte der Mutterpflanze verlaufen die Verhältnisse nicht mehr so regelmäßig. Die knollenförmige Ausbildung des Triebes ist nicht so ausgeprägt, nur ist der Trieb dicker, wenn er mit dem Stützblatt in Verbindung steht; in diesem Falle ist er auch länger, weil seine Internodien durchaus länger sind. Aber die Blätter sind nach der Amputation des Stützblattes entweder sämtlich weniger umfangreich oder, und dies kommt am meisten vor, es sind die unteren Paare (meist nur das erste) kleiner, die folgenden jedoch größer als an den mit den Stützblättern ausgewachsenen Trieben. In der äußeren Beschaffenheit unterscheiden sie sich auch bei dieser Pflanze in allen Regionen sehr wesentlich. Die an den stützblattlosen Trieben befindlichen Blätter sind dünner, weicher, hell- bis gelblichgrün, mit glatter Oberfläche, im Winkel von 90° von der Achse abstehend, dagegen sind die anderen Blätter dick, dunkelgrün, runzelig, weit kleinere Winkel mit der Achse bildend (70°—30°). Endlich kommen die der Spitze der Mutterpflanze entnommenen Hälften in Verbindung mit den Stützblättern zur Bildung wohlentwickelter Infloreszenzen mit normalen Blüten und großen Kapseln, wozu die vorhergehenden Paarhälften den Übergang bilden, indem sie

ihre kleineren oder größeren Blütenknospen, die sie unter denselben Bedingungen nicht fortzubilden vermögen, stehen lassen. Die ohne Stützblätter auswachsenden Triebe kommen aber nicht zu Blüte, sondern ihre Blütenentwicklung schließt mit der Bildung kleiner, grüner Knospen, aber auch ihre vegetative Entwicklung ist gegenüber derjenigen der basalen, in derselben Weise behandelten Knospen sehr beschränkt. Die Anzahl der Blätter ist nicht größer als die an den das Stützblatt tragenden entgegengesetzten Hälften, wogegen sie in der basalen Region der Mutterpflanze immer größer ist. Die zarte Konsistenz der ohne Verbindung mit den Stützblättern ausgewachsenen Triebe widerstand ungünstigen Witterungsverhältnissen (Regen) nicht, vor denen ich sie nicht genügend schützen konnte, so daß sie schließlich zugrunde gingen, ohne, wie Circaea, Überwinterungsorgane anlegen zu können.

Vergleicht man schließlich die Reprodukte der das Stützblatt tragenden und stützblattlosen Hälften bei Sedum, so bemerkt man folgende Unterschiede. Die stützblattlosen Knospen entwickeln sich sämtlich zu kleinen, mehr oder minder entfalteten Rosetten, dagegen kommen die Blüten nie zur Entfaltung, sondern ihre bei den höchsten Knoten bereits vor der Operation vorhandenen Anlagen gehen zugrunde. Die Zahl der entfalteten Blätter übertrifft jene der in Verbindung mit dem Stützblatt wachsenden Knospen, wenn die Hälften aus der Basis der Mutterpflanze stammen, was für die Mitte und Spitze nicht vorliegt. Was die Größe der beiden verschiedenen Blätter anbetrifft, so sind die Blätter, die sich an den der basalen Region der Mutterpflanze entnommenen Hälften ohne Stützblätter entfalten, kleiner, besonders die proximalen Blattpaare, was für die distalen nicht gilt; an den der mittleren Partie entnommenen Hälften sind die proximalen Blätter ebenfalls kleiner, die distalen dagegen größer; an den aus der Spitze stammenden Paarhälften sind sie schließlich alle größer als jene, welche sich an den in Verbindung mit dem Stützblatte auswachsenden Trieben entwickeln.

Bei keiner von den drei untersuchten Pflanzenarten kamen also nach der Amputation des Stützblattes die „isolierten“ Knospen zur Blüte, sondern überall waren Kompensationserscheinungen zu bemerken, die zu einer bedeutenderen Entwicklung vegetativer Teile, besonders der Laubblätter, geführt haben.

Wenn man aber nicht das ganze Blatt, sondern nur die Hälfte desselben amputiert und die Paarhälften mit dem ganzen Stützblatte mit jenen, die bloß die Hälfte des ursprünglichen Stützblattes besitzen, vergleicht, so erhält man andere Resultate. Die Amputation der Blatt-

hälfte erfolgte bei Scrophularia und Sedum durch einen senkrecht zum Hauptnerven geführten Querschnitt der Spreite. Bei diesen beiden Pflanzen stimmen die Resultate überein. Gegenüber den mit den ganzen Stützblättern ausgewachsenen Trieben sind die nur mit halben Stützblättern entwickelten Triebe immer kürzer, weil ihre Internodien nie dieselbe Länge erreichen. Die Blätter der letzteren sind in allen Fällen kleiner, man sieht an ihnen keine Spur von einer auffälligeren Kompensation. Der durch die Amputation der Blatthälfte herbeigeführten Reduktion der vegetativen Teile entspricht auch die verzögerte und herabgesetzte Blütenbildung. Als Beispiel führe ich ein an einem mit kleinen Blütenknospen versehenen Exemplar von Sedum ausgeführtes Experiment an, welches vom 12. Juli bis zum 15. September dauerte. In der folgenden Tabelle II werden die Ergebnisse desselben samt den Dimensionen der Stützblätter der einzelnen Stockwerke angeführt.

Tabelle II.

Blattpaar	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Dimensionen des Stützblattes	67×28	77×34	71×34	63×34	57×35	52×34	49×28	47×23	39×21	35×18
Angabe, ob das Blatt halbiert wurde oder nicht	1	1/2	1	1/2	1	1/2	1	1/2	1	1/2	1	1/2	1	1/2	1	1/2	1	1/2	1	1/2
Länge des Triebes in mm	12	5,6	24	7	35	14	40	22,5	42	27	42	20	35	23	33	24	31	21	27	19
Zahl der Blüten	ø	ø	14	ø	24	(5)	29	14	29	12	27	9	22	8	17	9	13	6	9	5

Wie man sieht, wird die Anzahl der Blüten durch die Amputation der einen Hälfte des Blattes in den Stockwerken 3—10 bedeutend herabgesetzt. Überhaupt reagiert, was die Anzahl der sich entfaltenden Blüten betrifft, diese Pflanze sehr fein auf den Grad der der Blütenbildung günstigen Bedingungen. Auch der Vergleich der der basalen Region entnommenen Blatthälften 1—3 ist sehr interessant. Die Rosettenbildung wird bei den mit dem ganzen Blatte auswachsenden Knospen auf das erste Stockwerk beschränkt, dagegen entfaltet die nächste, mit dem ganzen Blatte versehene Paarhälfte vollkommene und zahlreiche

Blüten. Durch die Amputation der Hälfte der Spreite wird aber auch in diesem zweiten Stockwerke noch die Blütenbildung vollständig unterdrückt, es entsteht also eine Rosette, die keine Anzeichen trägt, noch heuer aufzublühen. Erst im dritten Stockwerke entstehen an der nur mit dem halben Stützblatte versehenen Paarhälfte fünf Blütenknospen, die sich jedoch bis zum 15. September noch nicht geöffnet haben, von denen ferner vier sehr klein und vielleicht nicht entwicklungsfähig sind.

IV. Die Wirkungssphäre des Laubblattes.

Die beschriebene Bedeutung des Laubblattes für die Entwicklung der Knospe bezieht sich nicht bloß auf seine Achselknospe, sondern in gleicher Weise auch auf andere Knospen, die mit ihm in Verbindung stehen. Sehr einfach tritt diese Tatsache wieder bei der Isolation einzelner Blattpaare hervor, bei denen das eine von den Blättern amputiert, das andere belassen wird. Wie ich früher (1909) gezeigt habe, wächst die in der Achsel des amputierten Blattes gelegene Knospe viel stärker als die entgegengesetzte, deren Entwicklung durch die korrelative Wirkung des Stützblattes bedeutend gehemmt wird. Der in der Achsel des abgeschnittenen Blattes auswachsende Trieb nimmt dieselbe Form und Richtung an, wie sie für die Entwicklung der Knospe unter dem Einflusse des Stützblattes beschrieben wurde: an der Basis ist er ausläuferartig, an der Spitze bildet er einen wohlentwickelten Blütenstand aus, in der Mitte der Mutterpflanze sind an den isolierten Paaren dieselben Übergänge vorhanden. Ich konnte bis heute keine qualitativen Differenzen bemerken zwischen der Gestaltung dieser hemmungslos auswachsenden Triebe und jener für die Achselknospen beschriebenen, wie man sich sehr annähernd überzeugen kann, wenn man von isolierten Blattpaaren derselben Pflanze abwechselnd bei dem einen ein Blatt amputiert, bei dem anderen beide Blätter stehen läßt usf. Deshalb weichen diese Triebe sehr weit von der Form der ganz ohne Verbindung mit Laubblättern auswachsenden Knospen ab, wie man sich in ähnlicher Weise an einer Pflanze belehren kann.

Aus diesem Vergleich geht hervor, daß die in der Achsel des amputierten Laubblattes gelegene Knospe zwar viel intensiver auswächst, weil sie nicht durch das Stützblatt (eigentlich durch die — wie ich annehme — von ihm gebildeten, die Knospenentwicklung regulierenden, spezifischen Stoffe) gehemmt wird, aber dennoch das entgegengesetzte Blatt, mit welchem sie durch die Stengelteile in Verbindung steht, auf ihre Form und Richtung einwirkt, so daß sie von der Form der ganz selbständig auswachsenden Knospe durchaus ver-

schieden ist. Der gestaltende Einfluß des Blattes verbreitet sich demnach mit großer Leichtigkeit auf alle Knospen, mit denen es durch intakte Stengelteile in Verbindung steht. Weiter brauchen wir diese Tatsache nicht zu verfolgen, weil bei Anwendung größerer Entfernungen der beiden Organe die Erscheinung durch andere Umstände (besonders durch die Polarität) getrübt werden kann.

V. Versuche an der Partie II und I der Circaea-Stöcke.

Basale Nodi, deren Blätter bereits früher abgefallen sind. — Die im vorhergehenden beschriebenen Tatsachen beziehen sich ausschließlich auf jene Partie der Pflanzen, die noch Blätter trägt, d. h. bei Scrophularia auf den ganzen oberirdischen Sproß, bei Circaea auf den Teil, den wir eingangs als Partie III angeführt haben. Unterhalb dieses Teiles befinden sich an dem oberirdischen Sproß von Circaea noch einige Knoten (1—3), deren Blätter vor dem Versuche bereits abgefallen waren (Partie II). Die an dieser blattlosen Partie des oberirdischen Sprosses ausgeführten Versuche werden daher gesondert geschildert, weil durch die Abwesenheit der Stützblätter kein Vergleich gestattet ist über den Einfluß des Blattes, was im vorhergehenden überall möglich war, und ferner besonders aus dem Grunde, weil man die an diesen isolierten Knoten auftretenden Erscheinungen nicht einmal mit denen an den der Stützblätter beraubten Paaren der oberen Partie (III) des Sprosses vergleichen kann. Aus den meisten Serien hat sich nämlich herausgestellt, daß zwischen beiden letzteren kein allmählicher Übergang in der Gestaltung obwaltet, wie es zwischen den einzelnen Knoten der Partie III der Fall war.

Am Material, das ich zu meinen Versuchen gewählt habe, waren die Knospen dieser Partie II ebenfalls nur von geringer Größe, was auch bei den höheren beblätterten Knoten der Fall war. Diese geringe Größe der Knospen nach dem Abfallen der Stützblätter läßt sich durch den die Ausläuferbildung sehr stark hemmenden Einfluß des Lichtes, der bei ungestörter Entwicklung der verdunkelten unterirdischen Ausläufer die Entstehung der oberirdischen völlig zu verhindern vermag, erklären.

Isoliert man diese stützblattlosen Knoten in derselben Weise wie die höheren, so produzieren sie Triebe von ausläuferartiger Beschaffenheit, die desto mehr ausgesprochen ist, je näher der Knoten der Erde stand. Sie sind nämlich durchaus alle nach unten geneigt oder zuerst horizontal, dann mit dem distalen Ende abwärts gekrümmt. Die Internodien sind sämtlich lang (nur das erste ist öfters kürzer), die Blätter

lassen aber doch recht deutliche Zeichen der Abwesenheit des Stützblattes wahrnehmen, welche nur an den untersten Trieben verwischt werden. Die Spreiten sind nämlich dünn, flach ausgebreitet, dem Lichte entgegen transversal orientiert. Die Blattflächen sind weit größer als bei den folgenden, der Partie III angehörigen Paaren, die in Verbindung mit den Stützblättern sich reproduziert haben. Die proximalen Internodien dieser ausläuferartigen Triebe sind grünlichbraun, das distale Ende bohrt sich in den Sand ein, wo es noch längere, weiße Internodien und viel kleinere blasse Schuppen bildet und mit einer kleinen rötlichen Terminalknospe beschließt. Über die Ausdehnung dieses echt ausläuferartigen Teiles des Triebes entscheidet die Region, aus der der reproduzierende Knoten stammt. Die untersten Knoten produzieren abwärts gebogene, lange, mit kleinen bis schuppenartigen Blättern versehene Triebe. Von Blütenbildung läßt sich in dieser Partie nicht die mindeste Spur wahrnehmen.

Besonders an den isolierten Knoten dieser blattlosen Partie II tritt der gestaltende Einfluß der Korrelation zwischen den beiden entgegengesetzten Achseln deutlich hervor. Die Knospe der einen Seite wird dadurch oft zum Laubsproß, bleibt also kurz und wächst nach oben; die der entgegengesetzten Achsel wächst wie ein Ausläufer horizontal oder nach unten aus und erreicht eine weit größere Länge. Es ist daher notwendig, auch diese blattlosen Knoten durch mediane Längsschnitte zu halbieren, um die Korrelation auszuschalten. Erst dann erhält man die eben angeführten Resultate.

Unterirdische Knoten, die Ausläufer gebildet haben. — Am unterirdischen Teil des Circaea-Stengels (Partie I) waren, was dieses Stadium mit sich bringt, längere oder kürzere Ausläufer entwickelt, die allerdings bisher der terminalen Anschwellung entbehrten. Bisweilen sind die Knoten dieser Partie, besonders der untersten, eng zusammengedrängt, meistens sind sie aber durch längere Internodien voneinander geschieden, so daß man sie leicht, analog den oberirdischen Knoten, isoliert kultivieren kann, und zwar die Ausläufer selbst auf feuchtem Sande in feuchter Luft, das untere Internodialstück in den Sand gesteckt. (Im Wasser lassen sich diese so weit ausgewachsenen Stolonen nicht mehr gesund erhalten, sie sterben nach einem so raschen Wechsel des Mediums bald ab und es entstehen neue, meist seriale Ausläufer, die sich erst dem neuen Medium anpassen.) In der Nähe der Knoten, seltener im weiteren Verlaufe des Internodiums, sind Wurzeln entwickelt, die man samt dem untereren Internodium in feuchten Sand einlegen kann.

Die Stolonen setzen ihr Wachstum fort, ohne ihre Gestalt und Richtung in auffallender Weise zu verändern. Die einzige bemerkbare Veränderung besteht darin, daß die distalen Partien, nämlich die jüngsten Internodien und die distalen Schuppen, schwach ergrünen. In keinem Falle aber wendet sich der Ausläufer nach oben, nie bildet er größere, grüne, gestielte Blätter, dagegen schwillt sein Ende nach einer gewissen Zeit zu einem Knöllchen an.

Auch auf eine andere Weise habe ich mich von der wenigstens für dieses Stadium geltenden Unfähigkeit der Ausläufer, sich in einen Laubsproß zu verwandeln, überzeugt. Aus Stolonen, die ich mir an in Wasserkulturen gezogenen Pflanzen verschafft habe, wählte ich solche aus, die am Knoten in unmittelbarer Nähe ihrer Insertion eine starke, reich verzweigte Wurzel besaßen. Der Ausläufer wurde samt der Wurzel, mit der er durch ein kleines Stück des mütterlichen Stengels verbunden blieb, abgeschnitten und in einem feuchten, hellen Raum kultiviert, indem die Wurzel in Quellwasser gesteckt wurde. Die Ausläufer setzten entweder ihr Spitzenwachstum fort oder sie vertrockneten an der Spitze, weil die Feuchtigkeit der umgebenden Luft doch gering war, und dann entstanden aus den Achseln der Schuppen laterale, echte, bräunliche Ausläufer, die beständig fast senkrecht abwärts wuchsen (also nicht bloß im Winkel von 45°, wie Stahl angibt, 1884) und die Gestalt unterirdischer Ausläufer besaßen. Von einer Umbildung in einen Laubsproß war da keine Spur wahrzunehmen (vgl. auch Goebel, 1908, pag. 102).

VI. Einige Versuche an mäßig verzweigten Circaea-Pflanzen.

An kräftigen Pflanzen sind seitliche Äste eine gewöhnliche Erscheinung. Auch mit diesen Exemplaren habe ich einige Versuche in derselben Art wie die bereits beschriebenen angestellt. Die bedeutendere Entwicklung der Axillargebilde kompliziert jedoch die Verhältnisse, so daß wir dieselbe Gleichartigkeit nicht erwarten können.

Amputiert man an isolierten Blattpaaren dieser verzweigten Pflanzen die Blätter, so wachsen die Äste in derselben Form weiter, weil ihnen die Gesamtheit der bereits ausgebildeten Blattorgane des Triebes das Stützblatt ersetzt. So kommen die apikalen Äste sehr leicht zur Blüte, wobei sie lange normale Infloreszenzen bilden. Die basalen Äste, die bis jetzt die Form der Laubsprosse besaßen, wachsen entweder in derselben Art weiter und biegen sich erst dann mit ihrer Spitze nach unten, wobei sie in einen Ausläufer übergehen, oder sie wachsen öfters nach oben wie Laubsprosse, dagegen entstehen unter ihrer Insertion

aus der Achsel desselben amputierten Stützblattes echte Ausläufer mit langen, roten oder weißen Internodien und kleinen grünlichen oder blassen Schuppenblättern. (Diese serialen Anlagen sind, wie schon Goebel (1880) gezeigt hat, am unteren Teile der Circaea-Pflanzen nicht selten vorhanden, sie kommen aber auch in der apikalen Region vor). Beide Fälle treten nebeneinander ohne Regel auf. Soviel ist dabei aber regelmäßig, daß, wenn ein serialer Ausläufer entsteht, der ursprüngliche axillare Ast als Laubsproß nach oben gekrümmt weiterwächst, was allerdings durch die Korrelation zwischen den beiden in derselben Achsel vorhandenen Sproßarten bewirkt wird. Ferner sieht man in der Achsel selbst eine Art von Polarität obwalten, indem die oberste von den serialen Knospen zum Laubsprosse wird, die untere dem Stützblatt näher liegende zum Ausläufer; nie konnte ich die umgekehrte Folge beobachten. Entwickelt sich dagegen durch korrelative Einwirkungen, was man allzuleicht veranlassen kann, schon die oberste von den serialen Knospen zu einem stattlichen Ausläufer, so geht auch die untere in denselben über, nicht in einen Laubsproß. Spezielle Versuche über die Umkehrung dieser normalen Reihenfolge wurden jedoch nicht ausgeführt[1]).

Etwas deutlicher äußern sich die Änderungen in der Richtung der Äste. Beim Belassen der Blätter an den isolierten Blattpaaren wurde die ursprüngliche Richtung im wesentlichen beibehalten, nach der Amputation der Stützblätter jedoch und an den isolierten Knoten der blattlosen Basis des oberirdischen Sprosses ging die Richtung des Axillartriebes in eine viel steilere über, so daß die jüngsten Teile und die nach der Operation erfolgten Zuwächse einen viel kleineren Winkel mit der Vertikalen bildeten, als die vor der Operation vorhandenen proximalen Partien.

---

1) Bei üppiger Entwicklung des Stockes sind diese serialen Ausläufer eine gewöhnliche Erscheinung. Manchmal sind aber die unteren serialen Knospen nicht entwickelt oder durch das intensive Wachstum der höheren gehemmt; dann verzweigt sich der Ausläufer unter der Zufuhr einer mächtigen Ernährung und zwar so, daß aus seinem proximalen (ersten) Schuppenpaare Ausläuferäste entstehen. Bei sehr reichlicher Ernährung entwickeln sich solche auch noch aus dem zweiten Schuppenpaar, weiter aber pflegt sich diese Verzweigung nicht zu erstrecken, so daß die distalen Achselknospen des Ausläufers immer klein bleiben. Wird dagegen die Terminalknospe des Ausläufers amputiert, dann wird sie durch Äste ersetzt, die aus dem ihr nächststehenden Knoten auswachsen, nie aber durch solche, welche aus den proximalen Schuppenachseln auswachsen. Es stimmt also der Ausläufer von Circaea in der Verzweigungs- und Reproduktionsart mit der Wurzel überein.

VII. Besprechung der Versuche.

Die an den isolierten regenerierenden Blättern zutage tretenden Erscheinungen, wie sie besonders von Sachs (1892), Goebel (1898) Klebs (1906), Winkler (1903/05) beschrieben worden sind, wurden verschieden erklärt. Für meine Zwecke sei nur folgendes angeführt. Im Jahre 1908 erklärt Goebel diese Erseheinung durch eine ungleichmäßige Verteilung des zur Blütenbildung geeigneten Materials: im oberen Teile der Pflanze ist es angehäuft, im unteren in viel geringerer Menge oder gar nicht vorhanden, daher sind auch die hier ausgebildeten Äste zuerst vegetativ, weil das zur Blütenbildung nötige Material erst gebildet oder in der Menge zugeführt werden muß, daß die Blütenbildung eintreten kann. Allerdings gelingt derVersuch nur zur richtigen Zeit. Später im Jahre sind die Pflanzen anders beschaffen, indem sie vorzugsweise überwinternde Organe bilden. Mit dieser Ansicht Goebel's stimmen in den Hauptzügen die früheren Erklärungen des Sachs'schen Phänomens überein, die Klebs (1904 u. 1906) und Fischer (1905) ausgesprochen haben. Die in der Blütenregion befindlichen Blätter besitzen nach Klebs jene, nämlich die höhere Konzentration der Nährsubstanzen, die für die Blütenbildung auch auf dem Hauptsprosse entscheidend ist. Nach dem Abschneiden kommen also die regenerierten Triebe leicht zur Blüte. Fischer meint, daß die Blätter der blühreifen Pflanzen oder die der Blütenregion angehörenden Blätter reicher an Baustoffen sind, besonders an Kohlenhydraten, als die der jungen Pflanzen (oder die der Basis der Pflanze angehörenden).

Um mich über diese Tatsachen zu orientieren, habe ich Versuche ausgeführt, die in den folgenden Jahren an geeigneten Objekten fortgesetzt werden sollen. Meine bisherigen Versuche beziehen sich nicht auf die an isolierten Blättern neugebildeten Triebe, sondern auf die Axillarknospen, die bereits in Verbindung mit der ganzen Pflanze angelegt worden sind. Sie sind also bis zu einem gewissen Grade determiniert, wobei allerdings ihre Entwicklung den an dem betreffenden Ort vorhandenen Bedingungen entspricht. Die entscheidenden Bedingungen sind im ganzen Verlaufe des Stengels recht verschieden, anders an der Spitze, anders an der Basis usw., sie bestimmen die verschiedene Beschaffenheit einzelner aufeinander folgender Organe, der Internodien, Blätter und Achselknospen. Vor allem stellt man sich vor, daß die basalen Teile durch ihre Tätigkeit die Bedingungen für die Entstehung und die Natur der apikalen schaffen. Aber auch die Korrelationsbeziehungen, besonders diejenigen, welche sich in der Polarität einzelner

Bedingungen äußern, spielen dabei eine wichtige Rolle. Nach der Isolierung einzelner Blattpaare werden diese polaren Korrelationsbeziehungen unterbrochen, so daß die an den auswachsenden Achselknospen eintretenden Gestaltungen als Folgen der bei der Operation und während des Versuches im isolierten Blattpaar vorhandenen Bedingungen anzusehen sind. Besonders in dem Falle ist dieser Schluß berechtigt, wenn die Knospen vor dem Versuche ganz klein waren und wenn man bloß ein einziges Blatt mit seiner Achselknospe in Verbindung läßt, wo also nicht die beiden entgegengesetzten Achseln verbunden sind, wobei zwischen den beiden Knospen Korrelationsbeziehungen entstehen, die zu diverser Gestaltung derselben führen können[1]). Vorausgesetzt, daß die Knospen am Anfang des Experiments klein sind, so gibt es in den Ergebnissen meiner Versuchsanstellung und derjenigen der erwähnten Autoren eine große Übereinstimmung, wie im vorhergehenden ausführlicher beschrieben worden ist.

Dieser Vergleich ist jedoch bloß auf die beblätterte Partie III beschränkt, mit welcher ich beginnen will. Die basalen Knoten dieser Partie produzieren in Verbindung mit den Stützblättern nach der Isolation vegetative Triebe, die obersten dagegen Blütenstände. Weil es sich um Pflanzen handelt, die entweder blühten oder an der Blütenentfaltung durch schwaches Licht gehindert waren, so wuchsen die Knospen der basalen Blattpaare zu Ausläufern, die mit langen Internodien und kleinen Blättern versehen und entweder horizontal oder abwärts gekrümmt waren. Demgegenüber trägt die Spitze Paare, welche nach der Isolation blühende Triebe reproduzieren, die nach oben gekrümmt sind und eine wohlentwickelte Infloreszenz tragen, also von den Ausläufern durchaus verschieden sind. Die mittlere Partie bietet an den reproduzierten Trieben interessante Übergänge dieser entgegengesetzten Gestaltungen der Pflanze. An demselben Triebe sind da beide Bildungen miteinander verbunden, wobei die Polarität über ihre Lokalisierung entscheidet: die Ausläufernatur beschränkt sich an den proximalen Teil des Triebes, der dadurch horizontal oder sogar abwärts gekrümmt ist, die Blütenbildung an den distalen Teil, der wieder nach oben strebt. Über den Anteil der beiden Gebilde an der Länge des Triebes entscheidet wieder der Ursprung des Paares. Stammt er aus

---

1) Besonders an den isolierten Knoten der blattlosen Basis (Partie II) tritt der gestaltende Einfluß dieser Korrelation deutlich hervor. Aber auch zur ungleichseitigen Verteilung des Blühens und des vegetativen Wachstums führt diese Korrelation entgegengesetzter Achseln, was auszuführen ich jedoch hier unterlassen muß.

der Nähe der blütenbildenden Spitzenregion, so ist die Infloreszenz verlängert, wohl entwickelt, stammt er aber aus der Nähe der Ausläufer bildenden Basis, so überwiegt der ausläuferähnliche Teil, wobei der Blütenteil sehr beschränkt oder durch eine mit einigen etwas größeren Laubblättern versehene, nach oben gekrümmte, laubsproßartige Knospe ersetzt ist, die wegen der nicht zur Blütenentfaltung hinreichenden Bedingungen nicht zur Blüte kommt.

Dieselben Knospen, die in Verbindung mit den Laubblättern diese verschiedenen Gestalten annehmen, verhalten sich ohne sie ganz gleich. Allerdings konnte ich die Entwicklung vollkommen isolierter Knospen nicht beobachten, sondern nur in Verbindung mit einem Stück des mütterlichen Stengels, welches zu behalten zur leichteren Kultur nötig war, aber auf die Ausbildung des Triebes nicht ohne Einfluß blieb. Weil aber dieser Einfluß gegenüber demjenigen des Blattes sehr weit zurücktritt, so kann man ihn wohl vernachlässigen. Die auf diese Weise „isolierten" Knospen wachsen in Gebilde aus, die den erwähnten gänzlich unähnlich sind. Alle Knospen, gleichgültig ob sie der Basis oder der Mitte oder der Spitze des beblätterten Teiles angehört hatten, wachsen in vollkommene, nach oben gewandte assimilatorische Laubsprosse aus, deren Internodien mäßig lang. grün, schwach, deren Blätter aber groß, flach, transversal heliotropisch, lebhaft grün gefärbt sind. Die Unterschiede zwischen diesen kleinen Laubsprossen beziehen sich nur auf die Richtung ihrer Achse, die ich vorwiegend als Folge des belassenen Stückes des mütterlichen Stengels ansehe, und ferner auf die Anzahl der zur Entfaltung gelangenden Blattpaare, was wohl in der Beschaffenheit der Axillarknospe selbst begründet ist, welche in ihrer Anlage durch die übrigen Teile der Mutterpflanze determiniert worden ist. Die der Basis entnommenen entwickeln nämlich eine große (theoretisch vielleicht unbegrenzte) Anzahl von Blättern, die der Spitze entnommenen aber nur sehr wenige (1—2 Paare). Abgesehen von diesen Unterschieden, die die Form der Triebe nicht betreffen, ist die Ausbildung der Knospen nach der Amputation der Stützblätter eine gleichartige, was beim Vergleiche der großen Differenzen, die dieselben Knospen in Verbindung mit den Stützblättern aufweisen, sehr auffallend ist. Die Amputation des Stützblattes bewirkt also ohne Rücksicht auf die Region, in welcher der Knoten der Mutterpflanze entnommen wurde, bei der axillaren Knospe, daß sie als Laubsproß wächst. Dagegen tritt diese Sproßform bei Circaea gar nicht oder sehr untergeordnet an den mit den Stützblättern verbundenen Knospen zutage, die sich vorwiegend zu Ausläufern oder blühenden Sprossen entwickeln.

Zuerst ist daraus der Schluß über die große Veränderlichkeit der axillaren Knospen gestattet, die unter dem Einfluß von Faktoren, welche man hinsichtlich der Knospe selbst als äußere zu betrachten hat, recht abweichende Form anzunehmen imstande sind. Sicherlich handelt es sich da vorwiegend um die Beschaffenheit der Nährstoffe, die der Knospe zufließen. Ist der winzigen Achselknospe das Stützblatt abgeschnitten, so ist sie zunächst auf die geringe Menge der organischen Nährstoffe, die in dem Stengelteile der Mutterpflanze gerade vorhanden waren, angewiesen; diese werden aber bald zur Ausbildung der ersten Assimilationsorgane der Knospe verbraucht, was sich im schnelleren Einschrumpfen der Schnittflächen äußert. Auch die Menge der Assimilate, die die Knospe selbst erzeugt, kann nicht bedeutend sein. Die Amputation des Stützblattes hat also einen bedeutenden Mangel an organischen Nährstoffen zur Folge. Dagegen steht der kleinen Knospe Wasser und die darin gelösten mineralischen Nährstoffe reichlich zur Verfügung; ja man könnte nach der Behauptung Wiesner's (1889) geneigt sein zu glauben, daß die stützblattlose Knospe mehr Wasser bekommt als die mit dem Blatte verbundene. Es ist also vor allem dem Mangel an organischen Nährstoffen, speziell dem an Assimilaten, bei gleichzeitigem Überschuß an Wasser und den in ihm gelösten anorganischen Nährsalzen, zuzuschreiben, daß sich die recht plastischen Knospen ausschließlich zu orthotropen Laubsprossen entwickeln.

Der unter diesen Bedingungen ausgewachsene Trieb erinnert also vollkommen an die Form, die die aus dem überwinterten Knollen im Frühjahr „keimenden" Sprosse annehmen. Die Bedingungen müssen also in diesem Falle mit jenen übereinstimmen. Es ist zwar organisches Reservematerial vorhanden, aber es bleibt nicht selten unverbraucht, dagegen wird Wasser und die in ihm gelösten Stoffe in großer Menge durch das intensiv entstehende Wurzelsystem aufgenommen. An anderem Material, nämlich den Kartoffelknollen, hat besonders Vöchting (1902) gezeigt, daß es von der Menge des den Knollen zugeführten Wassers abhängt, ob Laubsprosse oder Knollen entstehen. Ist die Wurzelbildung durch die trockene Umgebung unterdrückt, so entstehen aus Mangel an Wasser bei gleichzeitigem Überschuß von organischen Reservestoffen keine Laubsprosse, sondern neue Knollen.

Eine gewisse Analogie mit diesem Falle Vöchting's bietet das Verhalten der basalen, knollenbildenden Blattpaare von Scrophularia, welches verschieden ist, je nachdem sie mit oder ohne Stützblätter auswachsen. Wie erwähnt, produzieren die mit den Stützblättern versehenen Paarhälften nur kurze, knollenförmig verdickte Triebe, deren

schuppenförmige Blätter sich nicht ausbreiten. Dagegen wachsen dieselben Triebe ohne Stützblätter viel schneller in die Länge und breiten ihre Blattspreiten vollkommen aus, so daß diese Triebe in derselben Zeit eine viel größere Länge erreichen. Die Wirkung des Nährmaterials ist da ebenso ersichtlich wie im Falle Vöchting's und ferner im Versuche Goebel's (1908), welch letzterer sich jedoch im Gegensatze zu dem meinigen auf Objekte bezieht, die die Ruheperiode bereits durchgemacht haben, in denen also gewisse stoffliche Veränderungen eingetreten sind, welche den Sproßanlagen auch bei einem großen Betrag von Reservematerial das intensive Wachstum erlauben. Es sind aber die an isolierten Knospen entwickelten Internodien viel länger als die ersten Internodien der von Knollenteilen ernährten Triebe. Der Unterschied zwischen beiden Fällen besteht darin, daß im Versuche Goebel's die mit einer geringen Menge von Reservestoffen versehenen Knospen viel langsamer auswachsen als die von der Knolle stark ernährten, in meinem Versuche dagegen viel schneller. Es entspricht also mein Ergebnis eher den bekannten Resultaten der Versuche über den Einfluß des Quantums des Reservematerials auf die Keimung der Samen, welche von Portheim (1907) und Jacobi (1910) ausgeführt wurden. Allerdings ist auch in diesem Falle die Beschleunigung des Wachstums bei einem kleineren Betrage des Reservematerials nur eine vorübergehende, was ebenfalls auf das Nichtvorhandensein der Ruheperiode zurückzuführen ist. Demgegenüber beziehen sich meine Versuche auf Objekte, die die Ruheperiode erst durchzumachen haben, daher ist auch die Beschleunigung des Wachstums der stützblattlosen Knospen gegenüber der im Bereiche der Einwirkung der Reservestoffe stattfindenden Wachstumshemmung eine andauernde. Allerdings gilt dies bloß von solchen Pflanzen, die, wie Scrophularia, ungestielte, gedrungene Knollen besitzen.

Circaea produziert aber zuerst lange Ausläufer, deren Spitzen zum Schluß der Vegetationsperiode zu Knollen anschwellen. Es läßt sich leicht begreifen, daß sich die Sache auch bei ihr anders verhält, wenn sich die Knospen in Verbindung mit ihren vollständig assimilierenden Stützblättern entwickeln. Sie wachsen in Triebe aus, die der Form nach von Laubsprossen, in welche die „isolierten" Knospen auswachsen, grundsätzlich verschieden sind. Dieser Umstand ist sicherlich bloß dem Einflusse des fungierenden Blattes zuzuschreiben. Außerdem aber nehmen die Knospen verschiedene Gestalten an je nach dem Orte, an dem sie an der Mutterpflanze entstanden sind. Wir haben gesehen, daß unter gleichen Bedingungen die Knospen ohne Rücksicht auf ihren Entstehungsort dieselbe Form annehmen, wie z. B. bei ihrer Isolierung.

Aber im Stadium des Blühens, in welches meine Experimente fallen, war die Qualität der reproduzierten Triebe verschieden, was wohl durch die Beschaffenheit der Stützblätter, die je nach der Höhe an der Pflanze verschieden ist, bedingt wird. Überhaupt sieht man, daß die Entwicklung der laubblattartigen assimilatorischen Gebilde recht eingeschränkt ist, wenn nicht gänzlich beseitigt, was besonders für die Spitze und Basis des beblätterten Teiles der Circaea-Pflanze gilt. Der Grund dafür beruht ohne Zweifel in der Wirkung des Stützblattes, das durch seine organischen Produkte die laubsproßartige Entwicklung des Axillartriebes hemmt oder gänzlich unterdrückt[1]). Daß es dabei wahrscheinlich bloß auf die Assimilate des Stützblattes ankommt, zeigt der Versuch über die Verhinderung seiner Assimilationstätigkeit sehr überzeugend. Nach Verdunkelung des Stützblattes wachsen die Axillaranlagen ohne Rücksicht auf den Ort sämtlich zu kleinen Laubsprossen heran. Besonders bei Circaea tritt die Bedeutung der aktualen Assimilation klar hervor, weil sie in ihren dünnen Blättern keine größere Ansammlung von Nährstoffen herbeiführen kann, auf deren Kosten bei Verdunkelung Blüten usw. entstehen könnten, wie es bei Sedum nicht selten der Fall ist. Die Annahme von spezifischen organbildenden Stoffen ist dadurch ganz unnötig gemacht.

Die Verschiedenheit der reproduzierten Triebe, daß nämlich die einen Blütenstände tragen, die anderen Ausläufer entwickeln, liegt wahrscheinlich in der Zusammensetzung des auf die Achselknospe einwirkenden Materials, in welchem zwar die organischen, durch die Aktivität des Blattes bereiteten Nährstoffe überwiegen, aber doch voneinander verschieden sein müssen, weil sie zwei Bildungen der Pflanze, die gerade für entgegengesetzt gehalten werden, den Ursprung geben. Durch die Untersuchungen von Klebs (besonders 1909) sind wir über die Natur des zum Blühen notwendigen Materials einigermaßen unterrichtet. Wendet man seine Anschauung auf unser Objekt an, so kann man sagen: Ob die Knospe vegetativ wächst oder blüht, darüber entscheidet die Beschaffenheit des ihr aus dem Blatte zugeführten Materiales; zweifellos handelt es sich um das Verhältnis der Konzentration der am Lichte assimilierten Stoffe (Kohlenhydrate), zu den aus dem Substrat angenommenen, besonders stickstoffhaltigen Salzen. Wir haben gesehen,

---

1) Damit wird direkt der morphotische Einfluß des Blattes auf die Knospe bewiesen. Ein ähnlicher Fall ist der bekannte Versuch Vöchting's (1892) über die Transplantation der undifferenzierten Blütenstandknospe auf junge und zweijährige Wurzeln der Runkelrübe. Auch ich habe an meinen Blattpaaren, besonders bei Sedum, die Transplantation versucht, jedoch bisher ohne sicheren Erfolg.

daß durch die Amputation des Blattes das betreffende Verhältnis extrem zugunsten der mineralischen Nährstoffe verschoben wurde, sodaß die Knospe als vollkommener vegetativer Laubsproß wuchs. Verfolgt man aber das Verhalten dieser Laubtriebe weiter, so sieht man, daß sie unter den obwaltenden natürlichen Bedingungen nicht zur Blüte zu kommen vermögen, wohl aber sämtlich ohne Rücksicht auf den Ursprungsort nach einer gewissen Zeit zur Bildung echter, zu Boden wachsender Ausläufer schreiten. Schon diese Beobachtung könnte ein gewisses Licht auf die Verschiedenheit des zur Bildung der Blüten oder der Ausläufer nötigen Materials werfen. Die Ausläuferbildung muß danach an eine niedrigere Konzentration der Assimilate gegenüber den anorganischen Nährstoffen gebunden sein als die Blütenbildung. Der Quotient $\frac{\text{Kohlenhydrate}}{\text{mineralische Nährsalze}}$ erreicht im Nährmaterial der apikalen blühenden Knospen den höchsten Wert. Dagegen stellt er nach der Amputation des Blattes sicherlich nur einen sehr kleinen Bruch dar; schließlich bewegt sich, was aber noch hypothetisch ist, der betreffende Quotient zwischen diesen beiden extremen Grenzen, wenn die Ausläuferbildung eintreten soll. Es ist wahrscheinlich, daß es sich auch bei dieser nur um Verschiebung der Verhältnisse der das Nährmaterial zusammensetzenden Stoffe handelt, nicht um qualitative Unterschiede, was jedoch noch einer näheren Begründung bedarf.

Es erübrigt noch die Frage zu diskutieren, wodurch diese Verschiedenheit zustande kommt und warum sie so regelmäßig im Verlaufe des Stengels verteilt ist. Meine Versuche zeigen direkt, daß die Stützblätter, die dabei hauptsächlich in Betracht kommen, je nach der Höhe an der Pflanze verschiedene innere Beschaffenheit haben müssen. Unter gleichen äußeren Bedingungen, denen sie in Verbindung mit der Knospe isoliert ausgesetzt sind, erzeugen sie Nährstoffe, die voneinander abweichen, weil sie an den plastischen Achselknospen verschiedene Gestaltungen hervorrufen. Am besten könnte man sich diese Verhältnisse durch die Annahme Morgan's (1907), der die neuere von Jost (1908) ausgesprochene nahe steht, vorstellen. Der verschiedene Zustand einzelner Blätter wird durch Einflüsse der Außenwelt und vor allem durch den Zusammenhang mit anderen Pflanzenteilen, Blättern, Wurzeln (Klebs, 1906, pag. 266) usw. bewirkt. Z. B. herrschen bei der „Keimung" des knollenförmigen Endes des vorjährigen Ausläufers Verhältnisse, die mit den durch die Amputation des Stützblattes für die Achselknospe herbeigeführten identisch sind, d. h. das durch die rasch auswachsenden Wurzeln aufgenommene Wasser und die darin gelösten Nährsalze über-

treffen weit die Menge der organischen Reservestoffe, so daß orthotrope Laubsprosse mit großen Laubblättern entstehen. Die unteren von diesen Laubblättern entsprechen den sie schaffenden Bedingungen darin, daß sie zwar eine höhere Konzentration der organischen Nährstoffe herbeiführen können, als jene war, die sie hervorgerufen hat, aber weitaus nicht eine solche ist, welche zur Bütenbildung ausreicht. Es entstehen also auf ihre Kosten andere höhere Blätter, die stufenweise eine immer höhere protoplasmatische Ausbildung erlangen, so daß die höchsten am meisten zur Bereitung des Blütenmaterials geeignet sind. Dabei spielen allerdings auch die Korrelationen, die die Polarität bedingen, eine Hauptrolle. Das zur Bildung der Blüten geeignete Material strömt nach oben, das die Ausläuferbildung bedingende nach unten[1]). Diese polare Verteilung des Materials verursacht bei der intakten Pflanze die strenge Lokalisierung beider Funktionen auf die entgegengesetzten Extremitäten des Stengels. Die Existenz dieser Strömung wird direkt, wenigstens wie ich glaube, durch die Isolierung der Blattpaare bewiesen, was besonders bei dem basipetalen Strome zutage tritt. Dagegen werden die Verhältnisse in der Blütenentwicklung viel mehr durch die isolierte Kultur affiziert, wie wir unten sehen werden. Kultiviert man den abgeschnittenen oberirdischen Sproß von Scrophularia, so entstehen in den Achseln des untersten Blattpaares beträchtliche Knollen, wogegen sich solche an den höheren Knoten nicht oder nur wenig ausbilden.

---

1) Ich will mich vorläufig darüber nicht näher aussprechen, wodurch diese ungleiche, polare Verteilung der beiden verschiedenen Materiale zustande kommt. Aber soviel wenigstens bemerke ich, daß die Lokalisierung der Ausläuferbildung in die untersten Teile der Pflanze durch die korrelative Einwirkung der oberen Teile (der Terminalknospe usw.) bewirkt sein könnte. Diese Annahme wird durch folgenden Versuch wahrscheinlich gemacht, zu welchem abgeschnittene oberirdische Sprosse von Circaea, deren unterste Knoten keine Blätter mehr, sondern bloß kleine, gleichmäßig entwickelte Achselknospen trugen, angewandt wurden. An diesem untersten Knoten wurde ein medianer Längsdurchschnitt, der ca. 7—10 mm oberhalb und unterhalb des Knotens reichte, ausgeführt, so daß die Korrelationsbeziehung zwischen den beiden Knospen unterbrochen oder wenigstens stark herabgesetzt wurde. Außerdem wurde aber oberhalb der einen von diesen Knospen ein bis zum medianen Durchschnitt reichender Quereinschnitt gemacht, durch welchen diese Knospe auch noch der korrelativen Wirkung der Terminalknospe entzogen wurde. Da beide Knospen dieses Knotens an dem abgeschnittenen Sprosse die untersten sind, so wachsen sie am Lichte in abwärts geneigte Ausläufer aus, aber auf eine verschiedene Weise. Die mit dem oberen Teile des Sprosses direkt verbundene Knospe wächst nämlich bald langsamer, wobei sie manchmal schwächer und grünlich ist. Demgegenüber verlängert sich die Knospe, oberhalb deren der Quereinschnitt ausgeführt wurde, viel intensiver, wird dicker, schließlich schwillt sie an

Nach der Isolierung dieser unteren Blattpaare entstehen begreiflicherweise in allen Achseln Knöllchen, wobei die untersten nie die größten sind, sondern die beim zweiten oder dritten Blattpaare entwickelten, was mit der vom Boden an zunehmenden Größe der Stützblattspreiten zusammenhängt[1]). Die an abgeschnittenen Stengeln stattfindende Entstehung der Knollen in der Achsel des untersten, meistens kleinsten Blattpaares läßt sich nur durch die Strömung dieses Materials in diese Achsel erklären.

Etwas stabiler scheinen diese Verhältnisse bei Circaea zu sein. Zieht man zuerst den oberirdischen Teil dieser Pflanze in Betracht, so ist das Ausläufermaterial an seiner Basis angehäuft und nimmt nach oben an Menge allmählich ab, so daß es in unserem Stadium (Stadium des Blühens) in der apikalen Region noch gar nicht vorhanden ist. In dem basalen Teile (Partie II), dessen Blätter abgefallen sind, ist es also reichlich in den Stengelteilen vorhanden, indes kommt es an der intakten Pflanze infolge der Korrelationswirkung der unterirdischen Ausläufer und der Hemmung seitens des Lichtes nicht zum Auswachsen der Ausläufer. Nach der Isolierung der Knoten entwickeln sich aber die Knospen, wie beschrieben, zu horizontalen oder nach unten geneigten Gebilden, die lange Internodien haben. Ihre Blätter sind aber entsprechend der

---

ihrem distalen Teile knollenförmig an. Der andere Ausläufer bildet diese Anschwellung nicht. Intensiveres Längenwachstum, wenn es in der Form eines Laubsprosses erfolgen würde, könnte man allerdings als Folge der Operation so erklären, daß die Knospe gewissermaßen ein neues Individuum darstellt, das aus dem korrelativen Einflusse der Mutterpflanze gänzlich herausgezogen ist; in unserem Falle weist aber das Auswachsen des Ausläufers selbst, und besonders sein Anschwellen, welches an einer „isolierten“ Knospe nie beobachtet wurde, auf die erwähnte wahrscheinliche Erklärung der Polarität der Ausläuferbildung hin, daß nämlich das Ausläufermaterial durch die oberen Laubpartien an Orte getrieben wird, die von diesen korrelativ wirkenden Zentren am meisten entfernt sind. Begreiflicherweise ist in unserem Falle die unter dem Quereinschnitt stehende Knospe hinsichtlich der oberen Partien viel mehr entfernt, als die mit den oberen Teilen direkt verbundene. Diese Erscheinungen werde ich noch einem näheren Studium unterziehen.

1) Ähnliches gilt auch für die Wurzeln, die bei Scrophularia dicht oberhalb der Schnittfläche der isolierten Paare regeneriert werden. Die basalen Paare besitzen nur sehr wenige Wurzeln, ihre Zahl steigt bis zu einem Maximum, das etwa in den mittleren Paaren erreicht wird; von da nimmt sie wieder ab, dennoch aber besitzen die apikalen Paare mehr Wurzeln als die basalen. (An den basalen pflegen sie aber länger und dicker zu sein oder durch die an den Achselknospen entstehenden Wurzeln ersetzt zu werden.) An abgeschnittenen Sprossen entstehen sie immer nur in der Nähe der Schnittfläche (oder außerdem auch aus der Basis der reproduzierten Knollen).

nicht bedeutenden Menge des organischen Materials recht groß, wenigstens viel größer als diejenigen, die an den folgenden in Verbindung mit den Stützblättern wachsenden Trieben zutage treten. Kleine Blätter (bis Schuppen), lange Internodien und die erwähnte Richtung sind also drei für echte Ausläufer charakteristische Merkmale, die bei den für die Ausläuferbildung optimalen Bedingungen miteinander verbunden auftreten. Ist aber die Menge der organischen Stoffe gegenüber den anorganischen, mit Wasser zugeführten Nährsalzen etwas kleiner, als in jenem optimalen Verhältnisse, so bilden sich weit größere, dem Lichte gegenüber transversal orientierte Blattflächen aus, wobei die Internodien noch lang bleiben und horizontal oder abwärts geneigt sind. Durch diese Operation, nämlich die Isolierung der Knoten der Partie II gelang es also zwei Merkmale des normalen Ausläufers zu behalten bei gleichzeitiger Beseitigung des dritten (ein Beispiel für die von Klebs 1903 angedeutete Trennung der Merkmale). Noch in einer anderen Hinsicht sind diese blattlosen Knoten der Laubsproßbasis von Interesse. Es ist nämlich in den meisten Versuchen sehr auffallend, daß die horizontale oder nach unten gekrümmte Wuchsform nur auf die Knospen dieser blattlosen Region beschränkt ist, wogegen die isolierten der Stützblätter beraubten Paare des beblätterten Stengelteiles ausschließlich Triebe produzieren, die aufwärts wachsen, indem sie immer einen beträchtlichen Winkel mit der Horizontalen schließen. Es scheint also zwischen dem Abfallen oder dem Vorhandensein der Stützblätter und der Wuchsform der Axillartriebe ein Zusammenhang zu bestehen, der auf gleiche Ursachen hinweisen dürfte. Mindestens ist es möglich, anzunehmen, daß die durch die basipetale Strömung herbeigeführte Anhäufung des Ausläufer bildenden Nährmaterials von jener Konzentration, die sich nach der Isolierung der Knoten durch die erwähnte Gestaltung des Axillartriebes geäußert hat, das Abwerfen der in diesem Bereiche inserierten Blätter verursacht. Dem Alter des Blattes usw. kommt dabei sicherlich keine entscheidende Bedeutung zu, wie man sich leicht durch den oben erwähnten Versuch überzeugen kann, bei welchem durch Verdunklung des Stützblattes bei gleichzeitiger Entwicklung der Axillarknospe eine starke Herabsetzung des organischen Materials hervorgerufen wurde. Dasselbe Blatt, das frei belassen in einigen wenigen Tagen abfallen würde, färbte sich nachträglich grün und blieb in fester Verbindung mit der Achse während der ganzen Dauer des Versuches (38 Tage).

Solange die Blätter in fester Verbindung mit der Achse bleiben, wie es zurzeit in der Partie III der Fall ist, so ist das Stolonen

bildende Material nicht in solcher Menge angehäuft wie an der blattlosen Basis. Allerdings ist auch in dieser Partie ein gewisses, von unten nach oben abnehmendes Quantum vorhanden, aber dieses reicht bloß zur Determination der Richtung des Axillartriebes hin, wenn er aus der kleinen des Stützblattes beraubten Anlage auswächst. Diese Triebe bilden mit der Horizontalen einen desto größeren Winkel, je höher sie an der Mutterpflanze angelegt waren. Dies kann nicht ihrer selbständigen Tätigkeit zugeschrieben werden (der zufolge würden die winzigen Anlagen sicherlich senkrecht nach oben wachsen), sondern dem in den beiliegenden Stengelteilen vorhandenen, von unten nach oben abnehmenden Quantum des Ausläufer bildenden Materials. Diese Tatsache tritt unter anderem bei den isolierten, mit größeren Ästen versehenen Blattpaaren, deren Blätter amputiert sind, klar hervor, wodurch die Abhängigkeit der geotropischen Reaktionsweise des Axillartriebes von der Zusammensetzung des Nährmaterials sehr anschaulich hervortritt (vgl. ähnliche Beispiele und deren Besprechung bei Czapek 1895).

Wie das Ausläufermaterial nach unten, so strömt das in den Blättern bereitete Blütenmaterial nach oben. Als Folge dieses akropetalen Stromes ist vor allem die Entstehung des Blütenstandes, dann die Entwicklung der Blütenanlagen in den oberen Achselknospen, sowie die stufenweise Verkleinerung der Stengelblätter anzusehen. Mit fortschreitender Entwicklung erstreckt sich diese Anhäufung des Blütenmaterials nach unten, so daß bei blühenden Stöcken sehr viele isolierte Blattpaare zur Blüte kommen, wie besonders bei Sedum zu sehen ist; bei Scrophularia und besonders bei Circaea wird aber diese basipetale Verteilung des Blütenmaterials durch die akropetale Verteilung des zur Bildung der Reserveorgane geeigneten Materials eingeschränkt.

Allerdings wird bei der Isolation der Paare, wie wir unten an einigen Beispielen sehen werden, die Blütenentfaltung durch die veränderte Ernährung der Blattpaare von außen weit stärker gestört als die Ausläuferbildung, was durch die hier angewandte Hypothese erklärt werden kann [1]). Unter Beachtung dieses Einflusses der isolierten Kultur kann man umgekehrt aus der Form der reproduzierten Triebe auf die

---

1) Dieser Umstand könnte auch ein gewisses Licht darauf werfen, warum die Ausläuferbildung an der Basis der Pflanze, die Blütenbildung an der Spitze derselben erfolgt. Die Nähe des Bodens gestattet an der Basis die zur Bildung der Blüten nötige Konzentration der organischen Nährstoffe nicht, so daß sie erst weit höher eintreten kann; dagegen reicht die an der Basis vorhandene Konzentration zur Bildung von Ausläufern noch gut hin.

Natur des im betreffenden Stützblatt produzierten formativen Materials schließen.

Vorwiegend handelt es sich bei Circaea um zwei verschiedene Gestaltungen, nämlich um Ausläufer und Blütensprosse, die aber so grundsätzlich voneinander verschieden sind, daß sie auf einen einzigen Trieb beschränkt, genau voneinander unterscheidbar sind. Die basalen Blattpaare produzieren nach der Isolation mehr oder minder vollkommene Ausläufer; es wird da also Blütenmaterial gar nicht erzeugt oder nur so wenig, daß es nicht zum Vorschein kommen kann. Dagegen produzieren die apikalen Blattpaare Blütensprosse, indem die Ausläuferbildung zunächst ganz zurücktritt. Ausläufer werden erst nach dem Abblühen des Blütentriebes in seinen Blattachseln, besonders den proximalsten, erzeugt. In diesen höchsten Paaren wird also zunächst Material von zur Blütenbildung nötiger Zusammensetzung hervorgebracht, dann tritt aber eine Umstimmung des Blattes ein, so daß es ausschließlich Ausläufermaterial erzeugt. Unter diesen apikalen Paaren stehen aber Paare, die nach der Isolation Triebe reproduzieren, deren proximaler Teil als Ausläufer, deren distaler als Blütensproß ausgebildet ist. Ersichtlich müssen wir da eine gleichzeitige Entstehung beider Materialien in demselben Blatte annehmen. Dies ist selbstverständlich auch an der intakten Pflanze der Fall, nur äußert sich diese Tatsache nicht in der Nähe des Blattes, sondern der Zusammenhang mit den anderen Teilen der Pflanze bewirkt, daß das Blütenmaterial nach oben, das Ausläufermaterial nach unten strömt. Ähnlich wie bei den isolierten Paaren, hört aber auch in der oberen Region der intakten Pflanze die Erzeugung des Blütenmaterials auf, dagegen wird das Ausläufermaterial in der ganzen Pflanze noch weiter und in größerer Reinheit erzeugt, so daß die in diesem Zeitpunkt isolierten Blattpaare sämtlich ohne Rücksicht auf die Region an der Mutterpflanze echte Ausläufer produzieren.

Von diesem gewöhnlichen Bilde weichen einige Paare ab, die zwei recht verschiedenen Regionen angehören. Bei einigen Pflanzen (jedoch nicht allen, was wahrscheinlich mit dem Entwicklungsstadium zusammenhängt) befindet sich zwischen den Ausläufer produzierenden Paaren und denjenigen, die zur Blütenentfaltung wirklich gelangen, eine Region (1—2 Blattpaare), deren isolierte Blattpaare Triebe produzieren (Fig. 2 *a*), die in ihrem proximalen Teile ausläuferförmig und horizontal sind, deren nach oben gekrümmte Spitze aber mit größeren grünen, durch kurze Internodien getrennten Blättern versehen ist. An der Terminalknospe sind die Blütenanlagen entweder gar nicht oder nur als winzige Knospen (bis 0,6 mm lang) vorhanden, die sich nicht weiter entwickeln.

Weiter gibt es ebenfalls nur bei einigen Pflanzen am apikalen Ende des Sprosses Blätter, die von geringer Ausdehnung sind. Werden diese mit kleinen Stützblättern versehenen Paare isoliert, so reproduzieren sie Triebe, die mit beträchtlichen Blättern versehen sind; die winzigen Blütenanlagen entfalten sich jedoch nicht. Beide Abweichungen erkläre ich durch das geringe Quantum des zur Ausbildung der Blüten nötigen Materials. Im ersten Falle sind die Blätter zwar groß, aber sie produzieren vornehmlich das zur Ausläuferbildung geeignete Material, wogegen die Menge des blütenbildenden Materials, die in dieser Höhe entsteht, noch gering ist. Im zweiten Falle, wo ausschließlich Blütenmaterial erzeugt wird — es handelt sich um die Blätter, welche über den die Blüten ausbildenden Blattpaaren standen — erreicht die Menge desselben wegen der kleinen Blattflächen nicht das Maß, welches für die Blütenentfaltung nötig ist, so daß die bereits unter dem Einflusse der unteren Regionen gebildeten Anlagen schließlich vertrocknen und abfallen, wogegen die bei geringer Größe des Stützblattes für die Gestaltung entscheidende Aufnahme von Wasser eine bedeutende vegetative Entwicklung bewirkt.

Bei größeren Dimensionen des Stützblattes kommt dieser durch die isolierte Kultur eingeleitete Faktor nicht so stark zur Geltung. Damit wird aber nicht gesagt, daß die Größe des Stützblattes darüber entscheidet, ob die Axillarknospe blüht oder vegetativ wächst. Gerade die unteren Blätter von Circaea pflegen ziemlich groß zu sein, viel größer als die apikalen und dennoch produzieren jene bloß Ausläufer, diese dagegen Blüten, allerdings wenn ihre Dimensionen nicht unter eine gewisse Grenze sinken. Besonders an Sedum tritt dies, wie aus den Tabellen I und II zu ersehen ist, klar hervor, weil bei dieser Pflanze auch die Zahl der entfalteten Blüten dem Quantum des zur Blütenbildung geeigneten Materials ziemlich genau entspricht. Auch die Entwicklungshöhe der Blütenanlagen ist dabei ohne Belang, wie z. B. an derselben Pflanzenart aus der Tabelle II zu ersehen ist, wo dieselbe Knospe entweder blüht oder rein vegetativ wächst, je nachdem sie in Verbindung mit dem ganzen Blatte oder mit der Hälfte desselben steht. Dagegen läßt sich auch aus dieser Tatsache sehr wohl auf den Einfluß der Zusammensetzung des auf die Knospe einwirkenden Nährmaterials schließen.

VIII. Zusammenfassung.

Um die Verteilung der gestaltenden Tätigkeit in der Pflanze untersuchen und kennen zu lernen, wurden Operationen angewendet,

durch welche immer nur ein Blatt und seine Achselknospe in Verbindung miteinander belassen wurden, wodurch alle durch Korrelationen veranlaßten Gestaltungen ausgeschlossen wurden. Die Axillarknospen sind aber schon an der Mutterpflanze bis zu einem gewissen Grade entwickelt und durch die Beschaffenheit der umgebenden Partien in ihrer Qualität determiniert, aber jedenfalls nicht unveränderlich. Mit dieser Beschränkung sowie unter Beachtung der durch die isolierte Kultur derselben herbeigeführten Bedingungen kann man in den ursächlichen Zusammenhang der diversen Gestaltungen des Sprosses eine Einsicht gewinnen. Die isolierten Blattpaare von Circaea, mit welcher die anderen zwei untersuchten Pflanzen (Scrophularia nodosa und Sedum telephium) in den Hauptzügen übereinstimmen, produzieren in Verbindung mit den Laubblättern entweder Ausläufer oder Blütensprosse oder Übergänge zwischen diesen beiden Gestaltungen, je nachdem sie aus der Basis oder der Spitze oder der Mitte der Mutterpflanze stammen. Alle Knospen aber, denen die Stützblätter amputiert wurden, wachsen ohne Rücksicht auf den Ort, an welchem sie an der Mutterpflanze standen, zu rein vegetativen Laubsprossen aus. Daraus geht hervor, daß die Gestaltung der Knospen zu Ausläufern oder Blütensprossen der Tätigkeit der Stützblätter zugeschrieben werden muß. Werden diese verdunkelt, so wachsen die Achselknospen in echte Laubsprosse aus. Es kommt da vor allem auf die Assimilation an, deren Produkte gegenüber den mineralischen Stoffen in der Zusammensetzung des auf die Knospen einwirkenden Nährmaterials überwiegen müssen, wenn Ausläufer oder Blütensprosse entstehen sollen. Dagegen muß das Verhältnis umgekehrt sein, wenn Laubtriebe entstehen sollen. Einige Tatsachen lassen den Unterschied zwischen den Blütensprossen und Ausläufern auch auf stoffliche Ursachen zurückführen. Z. B. sind die aus den stützblattlosen Knospen entwickelten Laubtriebe nicht fähig, Blüten zu entfalten, sondern gehen in der Bildung echter Ausläufer auf. Die qualitativen Unterschiede in der Zusammensetzung beiderlei Nährmaterialien sollen nicht geläugnet werden, soviel ist aber sicher, daß in dem Nährmaterial der Blüten der organische Teil den anorganischen (Wasser und die darin gelösten Nährsalze) relativ viel mehr übertreffen muß als in dem zur Ausläuferbildung nötigen Material. Überhaupt ließ sich durch einen stärkeren Zufluß von Wasser und der darin gelösten Stoffe die Blütenbildung einstellen, wogegen die Entwicklung und das Wachstum der Ausläufer ungestört weiter verlief, wie besonders das Verhalten der unteren Partien der Circaea-Pflanzen lehrt.

Im einzelnen wurde gezeigt, wie die einzelnen Merkmale der erwähnten Sproßformen auf diesen materiellen Grundlagen beruhen, besonders die geotropische Reaktionsweise der Triebe oder ihrer Teile, die Länge der Internodien der vegetativen Achsen und der Blütenstände, die Größe, Gestalt und Zahl der Blätter, die Anzahl der Blüten usw.

IX. Einige Versuchsprotokolle.

Versuch 1. Das Exemplar von Circaea besaß sechs oberirdische Knoten, der unterste davon hatte die Blätter verloren, die fünf oberen besaßen sie noch. Ihre Größe ist von unten nach oben folgende (45×36, 48×34, 54×29, 42×29, 26×18). Die Pflanze wurde am 1. Aug. in die einzelnen Knoten durch Querschnitte und diese wieder durch mediane Längsschnitte in Hälften geteilt. Am 9. Sept. wurden die reproduzierten Triebe gemessen.

1. Beim ersten Knoten waren beide Hälften blattlos. Die eine Hälfte besaß einen zuerst horizontalen, dann bogenförmig nach unten gekrümmten Ausläufer, der 64 mm lang und bräunlich gefärbt war. Seine vier Internodien wiesen von der Insertion zur Spitze folgende Längen auf: 3,5, 14, 26, 9, die Blätter folgende Dimensionen (6×6,5, 6,5×5,5, 2,5×2).

Die andere Hälfte besaß einen 47 mm langen Ausläufer von demselben Aussehen. Die Internodien wiesen hier folgende Längen auf: 3,7, 14, 24, 5,5, die Blätter folgende Dimensionen (5×5,5, 6×4,5, 1,5×1,5).

2. Beim zweiten Knoten bildete die Hälfte mit Stützblatt einen braunen, horizontalen, am Ende nach unten gekrümmten Ausläufer (Fig. 1 *a*), der 88 mm lang war. Die Internodien waren 8, 33, 36, 10 mm lang, die Blätter zeigten folgende Dimensionen (4,5×4,5, 4×3,3, 1×0,8). Das ganze Stengelstück der Mutterpflanze, auch das obere Internodium, war gesund. Das Stützblatt war verfault und abgefallen.

Die Hälfte ohne Stützblatt hatte einen über die Horizontale im Winkel von 15° aufsteigenden Laubsproß (Fig. 1 *b*) von einer Länge von 5,5 mm reproduziert; seine Internodien waren 3, 1,3 mm lang; die Dimensionen der Blätter betrugen (5×6, 3,6×1,7). Das Stengelstück der Mutterpflanze begann zu verfaulen.

3. Beim dritten Blattpaare hatte die Hälfte mit Stützblatt einen horizontalen, S-förmig gekrümmten, 41 mm langen Trieb (Fig. 2 *a*) produziert, dessen Ende nur schwach aufwärts gekrümmt war. Die Länge der Internodien betrug 14, 22, 2 mm, die Dimensionen der Blätter (5×5, 5×3,8, 2,2×0,9). In der einen Achsel des ersten Blattpaares wuchs ein echter Ausläufer aus, der 9 mm lang war und ein Paar kleiner rötlicher Schuppen trug. Das Stützblatt und der obere Stummel fielen am 9. Sept. ab.

Die Hälfte ohne Stützblatt zeigte einen im Winkel von 60° nach oben gekrümmten, 6,8 mm langen Laubsproß (Fig. 2 *b*), der zwei Internodien (das eine 4, das andere 1,5 mm lang), ein Paar ausgebreiteter Blätter (7,7×8) und eine große Blattknospe trug.

4. Beim vierten Blattpaare hatte die Hälfte mit Stützblatt einen dem S-förmig gekrümmten Triebe 3 sehr ähnlichen Trieb hervorgebracht, der 42 mm lang war, aber keinen seitlichen Ausläufer besaß. Die Länge der Internodien betrug 16, 22,

1,5 mm, die Dimensionen der Blätter (5×4,5, 5,2×4,5, 18×0,9). Das Stützblatt saß noch fest, obwohl es schon vertrocknete. Das obere Internodium war noch gesund.

Die Hälfte ohne Stützblatt zeigte einen 5,5 mm langen Laubsproß, der mit der Horizontale einen Winkel von 65° nach oben bildete, bloß ein 4 mm langes Internodium und ein Blattpaar von den Dimensionen (6,7×6,5) besaß. Das obere Internodium verfaulte bereits.

5. Beim fünften Blattpaare hatte die Hälfte mit Stützblatt einen blühenden, 28 mm langen Trieb (Fig. 3 *a*) produziert, dessen erstes, 15 mm langes Internodium horizontal verlief, dick und rot war, dessen zweites, 8 mm langes, sich bogenförmig nach oben krümmte, sodaß sein Ende schließlich einen Winkel von ca. 60° mit der Horizontale bildete. Das zweite Internodium war grün gefärbt. Die ersten Blätter wiesen die Dimensionen (5×5) auf, in der Achsel des einen stand ein nach unten gekrümmter echter Ausläufer (14 mm lang). Die Blätter des zweiten Blattpaares zeigten die Dimensionen (2,8×1,7), waren dicht zusammengelegt, so daß die folgende, sehr kurze Infloreszenz von ihnen stark gepreßt wurde. Drei normale Blüten blühten schon ab. Das Stützblatt saß noch fest, das obere Internodium war verfault.

Die Hälfte ohne Stützblatt trug einen 2,5 mm langen, im Winkel von ca. 60° nach oben aufsteigenden Laubsproß (Fig. 3 *b*), der ein 1,2 mm langes Internodium und ein Paar ausgebreiteter Blätter (4,5×3,8) trug. Weiter folgte ein kleiner Haufen winziger, bräunlicher Blütenknospen. Das obere Internodium war gesund.

6. Beim sechsten Paare produzierte die Hälfte mit Stützblatt einen blühenden, 9 mm langen, im Winkel von 35—40° aufsteigenden Trieb (Fig. 4 *a*), der ein 3,2 mm langes, rotes Internodium und ein Paar Blätter (4,5×4) trug. Die Infloreszenz war bereits 6 mm lang und bestand aus einer rein grünen Achse und vier Blütenknospen, zwei entfalteten und zwei abgeblühten Blüten. Das Stützblatt sowie das obere Internodium waren gesund, jedoch nicht merklich vergrößert.

Die Hälfte ohne Stützblatt zeigte eine kleine 2 mm lange Knospe (Fig. 4 *b*), die ein Internodium von der Länge von 1,1 mm, ein Paar Blätter (2×1,6) und ferner einen winzigen Haufen verkümmerter Blütenknospen trug. Die Teile des mütterlichen Stengels fingen an zu verfaulen.

Versuch 2. Bei ein und demselben Individuum, das in voller Blüte stand, wurden am 1. Aug. die Blattpaare isoliert und bei diesen isolierten Blattpaaren abwechselnd beide Blätter belassen oder beide amputiert. Diese zu demselben Ziel führende Versuchsvariante soll neben der vorhergehenden angeführt werden, weil da die Kompensationserscheinungen weit besser zu sehen sind. Die Pflanze besaß an ihrer Basis zwei blattlose Knoten (Partie II) und oberhalb dieser sechs mit gesunden Stützblättern versehene Blattpaare (Partie III). Die Dimensionen dieser Blattpaare waren folgende (46×37, 44×33, 58×42, 52×41, 40×21, 20×12). Am 8. Sept. wurden die entwickelten Triebe gemessen.

1. Der untere blattlose Knoten hatte einen fast echten Ausläufer entwickelt (die entgegengesetzte Knospe war zugrunde gegangen). Der Ausläufer war 45 mm lang, grün, horizontal verlaufend, mit dem distalen Ende nach unten gekrümmt. Die Internodien waren lang, mit Ausnahme des ersten (2,5, 7, 14, 18, 4). Die Blätter waren sehr klein und schuppenförmig. Am Knoten waren zahlreiche Wurzeln

entwickelt. Das obere Internodialstück sah gesund aus und entbehrte jeder Spur von einer Abgliederung vom unteren Stengelteile.

2. Der andere blattlose Knoten hatte zwei entgegengesetzte Triebe produziert, zwischen denen eine Korrelation eingetreten war, die eine abweichende Richtung und Entwicklung derselben verursacht hatte. Der eine wuchs nämlich in einem Winkel von 35° nach oben und war 10 mm lang, der andere bog sich jedoch auffallend bogenförmig nach unten und war viel länger (32 mm lang). Die Internodien des kürzeren Triebes waren 7, 2,3 mm lang, die Blätter (8×8,5, 2,5×2). Die Internodien des längeren waren mehr rötlich als die des kürzeren und 25, 11, 16 mm lang. Die Spreiten des ersten Paares waren abgefallen, die weiteren maßen (6×7,5, 5×4,2), wobei sie sämtlich dem Lichte entgegen flach ausgebreitet waren. Wurzeln waren keine vorhanden. Das obere Internodialstück saß fest. — Im weiteren folgen ausschließlich beblätterte Paare der Partie III.

3. Die Stützblätter, welche beim dritten Knoten belassen wurden, waren am 8. Sept. schon vertrocknet und abgefallen. Die Triebe der beiden Achseln stellten nach unten wachsende Ausläufer (Fig. 5) dar, die mit langen, dicken, roten Internodien und kleinen rötlichen, unregelmäßig gefalteten Blättern versehen waren. Der Ausläufer der einen Achsel war 53 mm lang, seine Internodien maßen 11, 25, 16 mm, die Spreiten (4,5×3,8, 3,5×3). Der Trieb schloß mit einer winzigen, blassen Terminalknospe ab. Der entgegengesetzte Ausläufer war 37 mm lang, seine Internodien maßen 8,5, 23, 5,5 mm, seine Spreiten (3,5×3, 2,7×2,2). Wurzeln waren keine vorhanden, sondern bloß eine unbeträchtliche Kalluswucherung der unteren Schnittfläche. Das obere Internodium saß fest.

4. Beim vierten Paare waren beide Blätter abgeschnitten. Es waren zwei laubsproßartige Triebe (Fig. 6) entstanden, die in einem Winkel von 60° über der Horizontale aufstiegen. Die Internodien waren schon kürzer und hellgrün gefärbt, die Blattflächen waren dagegen weit größer, dünner und gegen das Licht hin flach ausgebreitet. Der eine Trieb war 12 mm lang, seine Internodien maßen 7,8, 2,3 mm, die Blätter (10,5×11,5, 5,5×2,9). Der andere Trieb war 6 mm lang, seine Internodien maßen 4,2, 0,9 mm, die Spreiten (9×9, 4×2). Es waren zwei bis drei verzweigte Wurzeln von der Länge von 25—42 mm entwickelt, außerdem noch ein kleiner Kallus. Das obere Internodialstück schien sich abzugliedern.

5. Beim fünften Blattpaare wurden beide Blätter belassen, die bloß in der Nähe der größeren Nerven grün, sonst weiß waren. Beide Triebe (Fig. 7) besaßen zwar die Natur des Ausläufers wie beim Blattpaar 3, hatten aber dennoch vollkommene Blüten entfaltet. Der eine Trieb war 42 mm lang, bog sich S-förmig weit nach unten, das distale Ende verlief horizontal ohne aufzusteigen. Das erste Internodium war 20 mm lang, intensiv rot, das zweite 22 mm lang, etwas blasser. Die Blätter von derselben Gestalt wie beim Blattpaare 3 maßen (6×4,5 und 3,5×2). Die Spreiten des letzteren waren eng beieinander und preßten sehr stark die Blütengebilde, die aus ihrem Winkel wie aus einem einzigen Punkte hervorwuchsen. Zwei Blüten waren geöffnet, außerdem einige Blütenknospen vorhanden. Der andere Trieb war ebenfalls 42 mm lang, von ähnlicher Richtung und Gestalt. Die Internodien maßen 12, 23 mm, die Blätter (4×3,7, 3,3×2). Die Infloreszenzachse war wieder stark verkürzt. Zwei Blüten waren abgeblüht, zwei geöffnet, daneben war noch eine Knospe vorhanden. Wurzeln waren da keine entwickelt, dagegen eine mächtige Kalluswucherung an der Schnittfläche. Das obere Internodium hatte sich abgegliedert.

6. Beim sechsten Paar waren beide Blätter abgeschnitten bis auf kleine Reste der Spreiten. Beide Triebe (Fig. 8) stiegen über der Horizontale auf. Der eine bildete mit dieser einen Winkel von 75° und war 11 mm lang. Das erste Internodium war 9 mm lang, blaßgrün, das zweite sehr klein, ca. 0,8 mm lang. Das erste Blattpaar war weit ausgebreitet und maß (13×14 und 11,5×11), das zweite aber war zusammengelegt und maß (2,5×1,3). Zwischen diesem Blattpaare stand ein kleiner Klumpen von winzigen Blütenknospen (die größte war 0,4 mm lang). Der andere Trieb war 10 mm lang und bildete mit der Horizontale einen Winkel von 65°. Das erste Internodium war 8,5 mm lang, das zweite sehr klein. Das erste Blattpaar war flach ausgebreitet, seine Spreiten maßen (14×14,5 und 13×13,5). Dann folgte ein kleiner Klumpen, der von winzigen Blütenknospen und einem Paar kleiner Blätter gebildet war. Das obere Internodialstück fiel gerade ab, das untere hatte zahlreiche, bis 65 mm lange Wurzeln entwickelt. Die Blattstiele hatten sich wegen der kleinen belassenen Teile der Spreiten erhalten. (Beim Knoten 4 waren sie aber trotzdem abgefallen.)

7. Beim siebenten Paare waren die beiden belassenen Blätter teilweise noch gesund. Der Trieb (Fig. 9) in der einen Achsel war 47 mm lang und stieg in einem Winkel von 45° über der Horizontale auf, die distale Partie des Blütenstandes stieg aber noch steiler auf. Das erste Internodium war intensiv rot und 5 mm lang. Die ersten Blätter maßen (4,5×2,8). Es folgte der Blütenstand, der eine grüne, 41 mm lange Achse besaß und fünf abgeblühte Blüten und sieben an Größe abnehmende Knospen trug. Der andere Trieb war 8 mm lang (sicherlich durch den entgegengesetzten in der Entwicklung gehemmt) und bildete mit der Horizontale einen Winkel 30°. Das erste Internodium war 2,8 mm lang, das erste Blattpaar maß (3×1,5 und 2,5×1,2), dann folgte eine mäßig lange Infloreszenz mit sechs offenen Blüten und einigen wenigen Blütenknospen. Das obere Internodium war abgegliedert und verfault, das untere hatte einen beträchtlichen Kallus und oberhalb dieses wenige kurze, unverzweigte Wurzeln entwickelt.

8. Beim achten Paar wurden beide Spreiten bis auf kleine Reste abgeschnitten. Diese waren jedoch flügelartig etwas nachgewachsen. Die Knospen hatten sich aber nicht bedeutend vergrößert. Die eine war 2,8 mm lang, besaß ein Internodium von 1,7 mm Länge, trotzdem war aber ein Blatt (4×3) groß, während das entgegengesetzte nur wenig gewachsen war. Dann folgten kleine Blütenknospen, deren größte 0,6 mm lang war. Das obere Internodium saß fest und hatte sich intensiv grün gefärbt. Wurzeln waren keine entstanden, die Kalluswucherung war unbedeutend.

Das weitere Schicksal dieser isolierten Blattpaare geht aus der Messung hervor, die am 19. Okt. stattfand. Beim Blattpaare 3 war das distale, mit einem kurzen Internodium versehene Ende des Ausläufers sehr stark verdickt. Beim Blattpaare 5 und 7 war der Blütenstand abgefallen und es entwickelten sich aus den Blattachseln des Triebes echte, nach unten wachsende Ausläufer.

Die der Blätter beraubten Knoten 4, 6, 8 waren gar nicht zur Blüte gekommen, obwohl sie bereits vor der Isolierung mehr oder minder große Blütenanlagen besessen hatten, die sich allerdings nur sehr unbedeutend weiter entwickelt hatten, und dann meistens vertrocknet waren. Der Knoten 4, deren Blütenknospen bloß eine Länge von 0,2—0,3 mm erreicht hatten, ist abgebildet (Fig. 10). Alle diese Knoten hatten aber echte Ausläufer produziert. Der Kürze halber sei hier bloß das Verhalten des Knotens 6 angeführt, wo die Unterdrückung der Blüten-

bildung gegenüber der ergiebigen Ausläuferbildung am schlagendsten hervortritt, weil er zwischen zwei in Verbindung mit den Stützblättern aufblühenden Knoten 5 und 7 stand. Der größere Trieb des Knotens 6 war am 19. Okt. 19 mm lang, das erste Internodium war 14 mm lang und grün, das zweite 3,5 mm lang und rötlich gefärbt. Das erste Blattpaar, welches (12×7) maß, war abgegliedert, obwohl es noch grün und frisch war. Die Spreiten des zweiten Blattpaares waren unregelmäßig gefaltet, oben grün, unten etwas rötlich gefärbt, ungleich groß, von den Dimensionen (6×3,5 und 12×7). Dann folgte eine verkümmerte, zum Teil vertrocknete, 1,8 mm lange Infloreszenz. In den Achseln des ersten Blattpaares waren zwei Ausläufer von 40 und 19 mm Länge entwickelt, die mit kleinen, höchstens 1,2—1 messenden Schuppen versehen waren. Die rötlichen Internodien des größeren waren 9, 29, 1,8 mm lang, die des kleineren 8, 9 mm lang. In der Achsel des zweiten Blattpaares war ein Ausläufer entwickelt, der 41 mm lang war und dessen Schuppen weit rötlicher gefärbt waren. Die Internodien waren 28, 11 mm lang. Alle Ausläufer wuchsen bogenförmig nach unten und schlossen mit einer kleinen roten Knospe ab. Der kleinere, entgegengesetzte Laubtrieb war 16 mm lang. Das einzige vorhandene Blattpaar war ebenfalls abgegliedert, maß (13,5×13) und trug einen Ausläufer von 52 mm Länge und demselben Aussehen, welches die eben beschriebenen zeigten. Seine Internodien waren 12, 18, 18, 15 mm lang.

Versuch 3. Eine verblühende Scrophularia-Pflanze wurde am 12. Juli in die einzelnen Blattpaare geteilt, die wieder median halbiert wurden. Die Dimensionen der bloß an den einen Hälften der Paare belassenen Stützblätter sind folgende (40×27, 61×41, 87×59, 110×57, 100×55, 133×72, 137×77, 147×75). Die ursprüngliche Länge der Achselknospen dieser Blätter betrug 2, 2, 2, 1,9, 1,2, 1,7, 2,2 3 mm. Die Ergebnisse der am 5. Aug. ausgeführten Messung sind in den folgenden zwei Tabellen angegeben, zu welchen noch zu bemerken ist, daß die stützblattlosen Triebe sämtlich dünne Internodien tragen. Die Triebe, welche sich an den das Stützblatt tragenden Hälften 2—6 entwickelt haben, sind verdickt. Das erste Internodium des Triebes 4 ist zu einer vollkommen rundlichen Knolle angeschwollen, die Verdickung der angrenzenden Triebe (3—1) nimmt aber stufenweise ab, so dass der Trieb 1 nur dünn ist. Die Internodien der Triebe 5—8 sind ebenfalls nicht knollenförmig, sondern nur prismatisch entwickelt. Der Trieb 8 bildete Blüten aus, der Trieb 7 nur beträchtliche Blütenknospen, die sich bis zum 5. Sept. noch nicht geöffnet haben.

Tabelle III. Die Hälften mit dem Stützblatt.

Blattpaar	Gesamtlänge des Triebes	Länge der Internodien				Dimensionen der Blattpaare			
		I.	II.	III.	IV.	I.	II.	III.	IV.
1	6	2	—	—	—	4×1,8	6×3,2	7×2,3	—
2	5	2,1	—	—	—	5×2	3,5×1,7	—	—
3	7	4	—	—	—	5×2,3	7×4	6×2,3	—
4	7	3	0,9	—	—	1,5×1,2	7,5×4,8	10×5	2,3×1,4
5	6	2	0,5	—	—	4×2,5	9×5	4,5×1,5	—
6	11	3,4	2	1,3	—	8×5,5	15,5×8	11×4,5	4,5×1,3
7	15	3,2	4,7	3	—	9×4,2	18×8	13×6	8×1,2
8	29	2,2	4,5	8,5	7,5	8×3,5	8,5×4	10×4,5	5×1,2

Tabelle IV. Die Hälften ohne das Stützblatt.

Blattpaar	Gesamtlänge des Triebes	Länge der Internodien				Dimensionen der Blattpaare			
		I.	II.	III.	IV.	I.	II.	III.	IV.
1	7	3,5	1,5	0,8	—	3×2,9	9×5	7×4	5×4
2	13	3,5	5	2	—	5×2,2	18,5×9,5	12×6	—
3	[1])	—	—	—	—	—	—	—	—
4	22	5	7,5	3,5	2	7,5×6	14×7	6,5×4	6,5×2,5
5	20	5,5	7,5	2,5	—	14×8	15,5×9	12×6,5	2×1,3
6	12	4,7	4	1	—	12×7	17×9	13×5,5	—
7	11	1	2,3	3,6	—	1,5×1,2	11×7	16×7	5×1,8
8	21	1,2	2,7	5,5	6	4,5×2,7	13×6	20×8	6,5×1,4

Anhang.

X. Das Abwerfen der Blattstiel- und Stengelstummel.

Circaea gehört zu den Pflanzen, bei denen die Blattstielstummel nach der Amputation der Blattspreiten und die Internodialstücke, deren obere Nodi abgeschnitten worden sind, bald abfallen, indem sie sich von dem übrigen Pflanzenkörper glatt abgliedern (vgl. besonders Vöchting 1878, 1884, Miehe 1902). Diese Erscheinung erklärt man beim Blatte als eine Reaktion, die durch die Unterbrechung der korrelativen Beziehung zwischen der Blattspreite und dem Stiele sowie der nächst unteren Partie des Stengels herbeigeführt wird, ähnlich auch den Stengelstummeln, die der oberen Blätter und Knospen beraubt sind. Dadurch werden in diesen Stummeln sowie in den nächst unteren Teilen Störungen hervorgerufen, denn diese Organe haben jetzt keine Funktion mehr (es hat sich vorwiegend um die Stoffleitung gehandelt); und diese Störungen führen zuletzt zum Abwerfen dieser Teile. Winkler (1905) ist es jedoch gelungen, den spreitenlosen Blattstiel wochenlang am Leben zu erhalten, wenn er bloß eine Funktion des Blattes, nämlich die Transpiration behielt, indem er die Blattspreite durch einen verdunstenden Gipsblock ersetzte.

Wir werden im folgenden sehen, daß die Stummel auch auf einem anderen Wege am Leben erhalten werden können. Um mich nämlich über das Abwerfen der funktionslosen Teile näher zu orientieren, habe ich auch in dieser Beziehung meine Circaea-Pflanzen untersucht.

Die isolierten Blattpaare wiesen folgende Regelmäßigkeit auf. Die der Spreiten beraubten Blattstiele fallen sämtlich sehr bald ab, gleichgültig, um welche Region es sich handelt. Keiner von ihnen blieb

1) Abgestorben.

länger als einen Monat mit dem Knoten in Verbindung, bloß jene, an welchen ein winziges Stück der Spreite belassen wurde, erhielten sich einen Monat hindurch oder auch noch länger. Die Resultate jedoch über das Abwerfen der Stummel des oberen Internodiums sind viel mannigfaltiger. Die isolierten Knoten der blattlosen Basis der Pflanze (wie erwähnt, gibt es solche 1—3) verhielten sich so, daß die Stummel der oberen Internodien überhaupt nicht abfielen, sondern dauernd (d. h. über 3 Monate lang) in fester Verbindung mit dem Knoten blieben. Endlich starben diese Stummel gleichzeitig mit den unteren Internodialstücken ab. Eine Andeutung eines glatten Abgliederns ließ sich indes nicht wahrnehmen. Wie oben erwähnt, produzieren diese blattlosen Knoten ausläuferartige, horizontale Triebe. Oberhalb dieser blattlosen Basis folgte die beblätterte Partie des Stengels, welche nach der Isolation der Knoten und Amputation der Blätter durchaus laubsproßartige Triebe reproduzierte. Bei den unteren, die 2—3 Paare der Blätter entfalteten, gliederten sich die Stummel der oberen Indernodien bald ab und wurden abgeworfen. Bei den apikalen Knoten dagegen, die nur eine geringe Blattentwicklung (meistens nur ein Blattpaar) aufwiesen, blieb der Stummel lange erhalten und ergrünte bedeutend.

Ganz ähnlich verhalten sich diejenigen isolierten Knoten, an denen die Blätter belassen wurden. Die untersten derselben halten die oberen Stummel länger fest, an den mittleren fallen diese bald ab, bei den apikalen bleiben sie lange stehen, endlich fallen aber die Stummel auch bei diesen apikalen Paaren glatt ab, wogegen sie bei den basalen oft gleichzeitig mit dem unteren Internodium verfaulen, ohne sich abzugliedern.

Wodurch dieser Unterschied im Abwerfen der Stummel in verschiedener Höhe an der Pflanze herbeigeführt wird, kann ich nicht entscheiden: ob er nämlich auf dem verschiedenen Alter oder auf der verschiedenen Ausbildung der Gewebe der betreffenden Stockwerke beruht, oder ob er mit der materiellen Beschaffenheit des Ortes, die sich auch in der Gestaltung des Axillartriebes äußert, zusammenhängt, oder ob es sich um eine Korrelationsbeziehung handelt, nämlich so, daß die von den basalen und apikalen Knoten produzierten Ausläufer und Blüten, also Gebilde, die an fremde Assimilate angewiesen sind, das Erhalten dieser sonst leicht abfallenden Teile bewirken entweder, um sie intensiver zu erschöpfen oder zu nachträglicher Assimilationstätigkeit anzuregen. Die letzte Annahme wird durch andere Versuche am wahrscheinlichsten gemacht. Damit stimmt auch überein, daß bei den mittleren isolierten Knoten, wo die Entwicklung der Laubsprosse doch am leichtesten verläuft, der Stummel so zeitig abfällt. Übrigens

beruhte auf einer ähnlichen durch Korrelationsbeziehungen herbeigeführten Sistierung oder Verlangsamung der zum Abwerfen sonst abfallender Teile führenden Vorgänge das Erhalten des mit dem Beutel aus schwarzem Seidenpapier umwickelten Blattes. Die korrelative Tätigkeit des sich entwickelnden Axillartriebes äußert sich da (etwas schwächer bei den apikalen Stummeln) im nachträglichen Ergrünen der Blattspreite und des Blattstieles.

Noch bestimmter trat diese Korrelationsbeziehung in einigen an ganzen Pflanzen ausgeführten Versuchen auf, wobei die Stummel durch den korrelativen Einfluß der an ihre Tätigkeit angewiesenen Organe, nämlich der Ausläufer, erhalten wurden. Pflanzen, von derselben Gestalt und derselben Lokalität entnommen, wurden zur Herstellung einiger Serien, die voneinander durch die Operationen abweichen, angewandt. Jede Pflanze bestand auch bei diesem Versuche aus der unterirdischen Partie, die 1—3 Knoten mit langen Ausfäutern (25—100 mm lang) besaß (Partie I), ferner aus dem oberirdischen Teile, an dem man wieder zwei Abschnitte unterscheiden kann, nämlich die blattlose Basis, d. h. 1—2 Knoten mit kleinen Knospen, deren Stützblätter abgefallen sind (Partie II) und die beblätterte obere Partie mit 4—7 Blattpaaren und ebenfalls winzigen Knospen (Partie III). Oberhalb dieser folgte immer eine kleine Blütenstandknospe, deren Entwicklung durch die schwache Intensität des Lichtes verhindert wurde.

An allen Pflanzen wurde diese apikale Knospe sowie sämtliche Laubblätter bis auf ca. 8 mm lange Blattstieltummel abgeschnitten. Weitere Operationen sind folgende: Serie 1: es wird bloß die eben erwähnte Operation ausgeführt. Serie 2: es werden außerdem die Axillarknospen der Partie II und III exstirpiert. Serie 3 und 4 weisen dieselben Operationen wie 1 und 2 auf, daneben wird aber noch die untere Partie I mit allen Ausläufern abgeschnitten. Serie 5: die Ausläufer tragende Partie wird ebenfalls abgeschnitten, ferner bloß die obersten Knospen belassen, wogegen die an den unteren blattlosen Knoten sowie in den Achseln der unteren Blattpaare vorhandenen exstirpiert werden. Der Versuch dauerte 22 Tage (vom 29. Aug. bis zum 16. Okt.), so daß die Unterschiede zwischen dem Abfallen der Blattstielstummel klar hervortreten konnten. Das oberste nach der Dekapitation belassene Internodium blieb immer fest mit den übrigen verbunden. Die Verhältnisse der Blattstielstummel sind in folgenden Tabellen V—IX übersichtlich angeführt.

Der Vergleich dieser Tabellen zeigt klar die Abhängigkeit zwischen den Blattstielstummeln an der einen Seite, den Ausläufern oder der

Tabelle V. Serie 1.

Beobachtungstag	29. August						16. September			
Partie	I.		II.		III.		I.	II.	III.	
Exemplar	Zahl der Knoten	Länge der Ausläufer	Zahl der Knoten	Größe der Knospen	Zahl der Blattpaare	Größe der Knospen	Länge der Ausläufer	Zustand d. Knospen	Größe der Knospen	Stehengebliebene Stummel
1	2	40, 15, 50	1	0,6	5	0,6	16, 34[1]) 56	unverändert	1,5, 5, 5,5	vom 3. Paare ein Stummel, vom 4. u. 5. beide
2	2	70, 5, 4	1	1,5	5	1	18, 27, 15, 65[1])	4,5, 3	1,2	vom 4. Paare ein Stummel, vom 5. beide
3	3	60, 35, 75	2	1,5	4	1	80, 105, 45	unverändert	1,8	vom 4. Paare beide Stummel

Tabelle VI. Serie 2.

Beobachtungstag	29. August						16. September			
Partie	I.		II.		III.		I.	II.	III.	
Exemplar	Zahl der Knoten	Länge der Ausläufer	Zahl der Knoten	Länge der Knospen	Zahl der Knoten	Größe der Knospen	Länge der Ausläufer	Zustand d. Knospen	Größe der Knospen	Stehengebliebene Stummel
1	1	55	2	1,8	8	2,5	55 [1])	25, 25, 15	ø	vom 2. Paare ein Stummel, vom 3., 4., 5., 6., 7., 8. beide
2	1	30	2	2	4	1	56, 143	unverändert	ø	vom 2. Paare ein Stummel, vom 3., 4., 5. beide

1) Die Spitzen dieser verletzten Ausläufer faulen ab.

Tabelle VII. Serie 3.

Beobachtungstag	29. August				16. September		
Partie	II.		III.		II.	III.	
Exemplar	Zahl der Knoten	Länge der Knospen	Zahl der Blattpaare	Länge der Knospen	Länge der Ausläufer	Größe der Knospen	Stehengebliebene Stummel
1	2	1	4	0,5	26, 2, 2,5	4, 5, 4, 9, 5	vom 3. Paare ein Stummel
2	1	1,3	5	1,2	4,3	2, 3, 8, 4	vom 3. u. 4. Paare beide Stummel
3	1	1	6	0,9	17	8, 5, 2	vom 5. u. 6. Paare beide Stummel

Tabelle VIII. Serie 4.

Beobachtungstag	29. August				16. September		
Partie	II.		III.		II.	III.	
Exemplar	Zahl der Knoten	Länge der Knospen	Zahl der Blattpaare	Länge der Knospen	Länge der Ausläufer	Größe der Knospen	Stehengebliebene Stummel
1	1	0,7	5	0,6	29, 33	ø	alle (1.—5.)
2	1	2	5	4	24	ø	alle (1.—5.)

Bildung derselben und den Anlagen der Laubtriebe an der anderen Seite. Die Entwicklung der Ausläufer fördert auf korrelativem Wege die Erhaltung der Blattstielstummel, wie am schlagendsten aus der Serie 4 hervorgeht. Vergleicht man ferner diese Serie mit der Serie 2, die sich von jener durch das Vorhandensein bereits entwickelter und weiter wachsender Ausläufer unterscheidet, so sieht man, daß die Entstehung der Ausläufer aus winzigen Anlagen viel stärker die Stummel zu erhalten vermag als bereits bedeutend ausgewachsene Ausläufer. Demgegenüber fallen die Blattstielstummel sehr rasch ab, wenn die Möglichkeit, Ausläufer zu bilden, ausgeschlossen ist, indem die für sie durch die Lage geeigneten Anlagen exstirpiert sind (Serie 5, besonders beim

Tabelle IX. Serie 5.

Beobachtungstag	29. August					16. September	
Partie	II.		III.			III.	
Exemplar	Zahl der Knospen	Größe der Knospen	Zahl der Blattpaare	Größe der Knospen	Folgende Achseln der Partie III wurden exstirpiert	Größe der Knospen	Stehengebliebene Stummel
1	1	1,8	5	0,6	1.—4.	2,5, 2,1, 8, 6	beide Stummel des Paares 5
2	1	1	6	0,8	1.—2.	1,2	vom 4. Paare ein Stummel, vom 5. und 6. beide
3	1	3	7	0,6	1.—4.	12, 6, 7, 4	keiner

Exemplar 3). Der korrelative Einfluß der Ausläufer ist da zweifellos. Die durch denselben erhaltenen Stummel färben sich ebenso wie der Stengel nachträglich sattgrün (früher waren sie blaßgrün oder gelblich), zeigen also dieselben Kompensationserscheinungen, die zum erstenmale eingehend von Boirivant (1897) beschrieben wurden; so besonders bei der Serie 4, wo sie alle stehen geblieben sind (ähnlich bei der Serie 2). Und dies stellt auch den Zusammenhang zwischen den Stummeln und den durch die Lage am Stengel zur Laubsproßentwicklung befähigten Anlagen vor, wie besonders Serie 3 und 4 lehren. Offenbar richtet sich die korrelative Wirkung der Ausläufer, die auf die Erzeugung der Assimilationsorgane zum Ersatz der abgeschnittenen Blätter abzielt, vor allem auf die Knospen, die auf diese Weise zum Wachstum angeregt werden, welches unter normalen Bedingungen nicht eintreten würde, aber der Pflanze begreiflicherweise leichter fällt als die nachträgliche Umbildung fertiger Gewebe der Blattstielstummel zu derselben Funktion.

Bei Abbruch dieser Versuche saß bei allen Serien der Stummel des obersten Internodiums fest und war gesund erhalten, also auch dann, wenn die Blattstiele sämtlich abgeworfen waren. Dieser fiel aber sehr bald ab, wenn der Pflanze nach der Dekapitation die Blätter belassen wurden, was ohne weiteres begreiflich erscheint.

Alle eben beschriebenen Erscheinungen sind nichts anderes als eine Äußerung der in diesem Entwicklungsstadium, wo die Beschaffenheit der Stolonen nicht mehr zu verändern ist, streng geltenden Korre-

lation zwischen den unterirdischen Reservestoffbehältern und den Organen der photosynthetischen Assimilation. Diese Funktion können verschiedene Pflanzenteile erfüllen: normalerweise die Laubblätter, nach der Amputation oder Inaktivierung dieser ihre Axillarknospen, die dadurch zur Entwicklung gezwungen werden, schließlich nach der Exstirpation auch dieser die Stengelteile und Blattstielstummel, deren Gewebe eine entsprechende Umbildung erfahren. Begreiflicherweise hängt mit dieser Veränderung der Stummel zu dieser neuen Funktion auch deren Erhaltung in fester Verbindung mit anderen Partien zusammen, daher werden auch durch denselben korrelativen Einfluß Vorgänge, die sonst sicher zum Abwerfen dieser nutzlosen Teile führen würden, eingestellt und zwar vielleicht auch dort, wo sie bis zu einem gewissen Grade schon eingeleitet sind (sicher z. B. bei den untersten Paaren der Serie 4).

Es erübrigt mir noch, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. B. Němec, dem ich die Anregung zum Studium des Sachs'schen Phänomens verdanke, für sein stets reges Interesse und die freundliche Unterstützung auch an dieser Stelle den besten Dank auszusprechen.

Zitierte Literatur.

Boirivant, A., Recherches sur les organes de remplacement chez les plantes. Ann. sc. nat. Bot., Ser. VIII, 1897, Vol. VI, pag. 364.

Czapek, F., Über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger anderer plagiotroper Pflanzenteile. Sitzungsber. Wien 1895, Bd. CIV, Abt. 1, pag. 1197.

Dostál, R., Die Korrelationsbeziehung zwischen dem Blatt und seiner Axillarknospe. Ber. d. bot. Ges. 1909, Bd. XXVII, pag. 547.

Fischer, H., Über die Blütenbildung in ihrer Abhängigkeit vom Licht und über die blütenbildenden Substanzen. Flora 1905, Bd. XCV, pag. 483.

Goebel, K., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Ztg. 1880, Bd. XXXVIII, pag. 821.

Ders., Organographie der Pflanzen, X. Jena 1898, Bd. I, pag. 39.

Ders., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig und Berlin 1908, pag. 106, 110, 190.

Jacobi, H., Über den Einfluß der Verletzung von Kotyledonen auf das Wachstum von Keimlingen. Flora 1910, Bd. CI, pag. 279.

Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1908, II. Aufl., pag. 445.

Klebs, G., Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen, pag. 75. Jena 1903.

Ders., Über Variationen der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1906, Bd. XLII, pag. 266.

Klebs, G., Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von Sempervivum. Sitzungsber. Heidelberg, mathem.-naturw. Kl., 13. November 1909, pag. 6.

Miehe, H., Über korrelative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Jahrb. d. wiss. Bot. 1902, Bd. XXXVII, pag. 577.

Molisch, H., Untersuchungen über den Laubfall. Sitzungsber. Wien 1889, Bd. XCIII, pag. 168.

Morgan, T. H. u. Moszkowski, M., Regeneration, pag. 118. Leipzig 1907.

Portheim, L. v., Über Formveränderungen durch Ernährungsstörungen bei Keimlingen mit Bezug auf das Etiolement. Sitzungsber. Wien 1907, Bd. CXVI, pag. 1359.

Sachs, J., Physiologische Notizen, I. Flora 1892, Bd. LXXV, pag. 1.

Stahl, E., Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. bot. Ges. 1884, Bd. II, pag. 383.

Vöchting, H., Über Organbildung im Pflanzenreich. Bonn 1878, Bd. I, pag. 232, 1884, Bd. II, pag. 113.

Ders., Über Transplantation am Pflanzenkörper, pag. 87, 112. Tübingen 1892.

Ders., Über die Keimung der Kartoffelknollen. Bot. Ztg. 1902, Bd. LX, pag. 96.

Wiesner, J., Der absteigende Wasserstrom und dessen physiologische Bedeutung. Bot. Ztg. 1889, Bd. XLVII, pag. 7.

Winkler, H., Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von Torenia asiatica L. Ber. d. Bot. Ges. 1903, Bd. XXI, pag. 96.

Ders., Über regenerative Sproßbildung an den Ranken, Blättern und Internodien von Passiflora coerulea L. Ber. d. bot. Ges. 1905, Bd. XXIII, pag. 45.

Ders., Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg, I. Ann. jard. bot. Buitenzorg 1906, Ser. II, Vol. V, pag. 32.