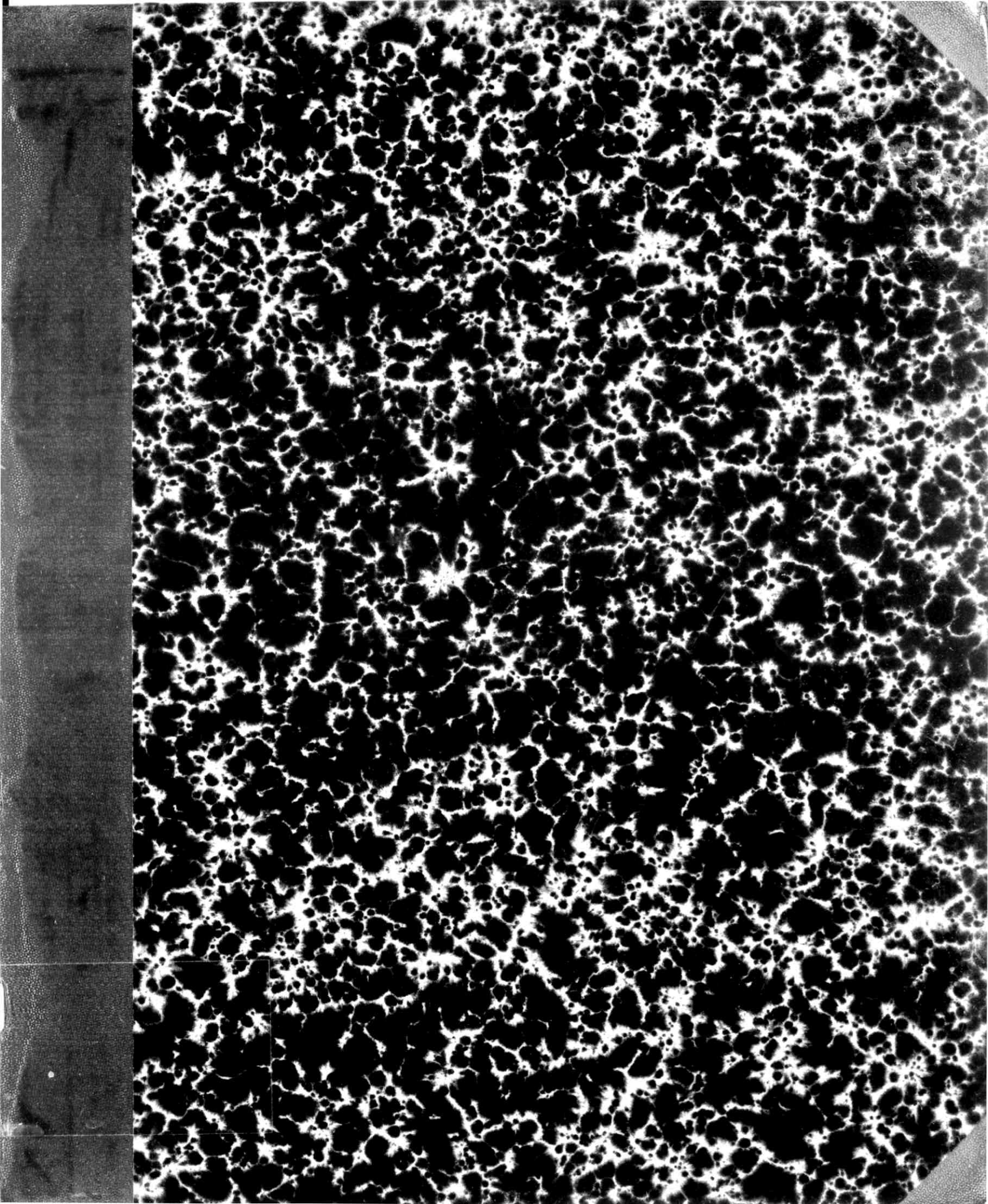




Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln

<https://hdl.handle.net/1874/235964>



PHARMACEUTISCH LABORATORIUM

AFD. PHARMACOGRAPHIE

UTRECHT

mm 13070

PHARMACEUTISCH
LABORATORIUM
Catharijnesingel 60
3511 GH UTRECHT

5A

BIBLIOTHEEK FSB
F.A.F.O. Wentgebouw
Sc. bonnelaan 16
3584 CA UTRECHT



5A-138

opu 1211

BEOBACHTUNGEN UND BETRACHTUNGEN
ÜBER
WURZELKNOSPEN UND NEBENWURZELN,

VON
M. W. BEIJERINCK.

Veröffentlicht durch die Königliche Akademie der Wissenschaften zu Amsterdam.

MIT SECHS TAFELN.



ENTLICHTE 1886
J. C. V. M. 1886
BIBLIOTHECA
BIBLIOTHECA UTRICHT

AMSTERDAM,
JOHANNES MÜLLER,
1886.

INHALT.

	Pag.
EINLEITUNG.	1

KAPITEL I.

UNTERSCHIED ZWISCHEN CALLUSKNOSPEN UND WURZELKNOSPEN — KNOSPEN UND WURZELN BEI DEN GEFÄSSKRYPTOGAMEN, GYMnosPERMEN UND MONOCOTYLEN.

§ 1. Der Unterschied zwischen Callusknospen und normalen Wurzelknospen. .	14.
§ 2. Wurzelknospen bei den Gefäßkryptogamen. Veränderung eines Wurzel- vegetationspunktes in eine Knospe.	15.
§ 3. Nebenwurzelstellung bei den Gefäßkryptogamen	19.
§ 4. Die Gymnospermen	22.
§ 5. Die Wurzelknospen der Monocotylen.	24.
§ 6. Nebenwurzelstellung bei den Monocotylen	26.
§ 7. Blattknospen bei den Monocotylen	30.

KAPITEL II.

POPULUS ALBA UND RUMEX ACETOSELLA — KNOSPEN- UND WURZELSTELLUNG DER AMENTACEEN, URTICINEN UND CENTROSPERMEN.

§ 1. Cupuliferen, Myricaceen und Urticaceen.	34.
§ 2. Salicineen	36.
§ 3. Rumex Acetosella. Nebenwurzelstellung bei den Caryophyllaceen. . . .	39.

K A P I T E L III.

ANEMONE SYLVESTRIS — BRASSICA OLERACEA — NASTURTIUM SYLVESTRE —
 ALLIARIA OFFICINALIS — COCHLEARIA ARMORACIA — KNOSPENERZEUGENDE
 BLÄTTER BEI CRUCIFEREN.

§ 1.	Anemone sylvestris	43.
§ 2.	Brassica oleracea	46.
§ 3.	Nasturtium sylvestre. Nebenwurzelstellung der Cruciferen.	49.
§ 4.	Alliaria officinalis.	50.
§ 5.	Cochlearia Armoracia.	51.
§ 6.	Knospenerzeugende Blätter bei Cruciferen	54.

K A P I T E L IV.

GERANIUM SANGUINEUM — AILANTHUS GLANDULOSA — EUPHORBIA ESULA —
 SIUM LATIFOLIUM — CRASSULACEEN.

§ 1.	Geranium sanguineum.	59.
§ 2.	Ailanthus glandulosa	61.
§ 3.	Euphorbia Esula	63.
§ 4.	Sium latifolium. Callusknospen bei Umbelliferen.	64.
§ 5.	Nebenwurzelstellung bei den Crassulaceen. Blattknospen von Bryophyllum calycinum.	67.

K A P I T E L V.

EPILOBIUM ANGUSTIFOLIUM — HIPPOPHAE RHAMNOIDES — RUBUS IDAEUS — ROSA
 PIMPINELLIFOLIA — SPIRAEA FILIPENDULA — CORONILLA VARIA.

§ 1.	Epilobium angustifolium.	69.
§ 2.	Hippophae rhamnoides	71.
§ 3.	Rubus Idaeus, Rubus odoratus, Rosa pimpinellifolia.	72.
§ 4.	Spiraea Filipendula.	75.
§ 5.	Coronilla varia.	76.

K A P I T E L VI.

MONOTROPA HYPOPITYS — CONVULVULUS ARVENSIS — SOLANUM DULCAMARA —
LINARIA VULGARIS — OROBANCHE GALII.

§ 1. Monotropa Hypopitys. Nebenwurzelstellung der Ericaceen im weiteren Sinne. Primulaceen	78.
§ 2. Convolvulus arvensis.	82.
§ 3. Solanum Dulcamara. Kartoffel	85.
§ 4. Linaria vulgaris. Wurzelknospen bei anderen Linariaarten	87.
§ 5. Orobancha Galii	92.
§ 6. Nebenwurzelstellung bei den Labiatifloren und Conttorten. Wurzelknospen in diesen Gruppen für so weit noch nicht besprochen	95.

K A P I T E L VII.

CIRSIIUM ARVENSE — PICRIS HIERACIOIDES — ARISTOLOCHIA CLEMATITIS —
PARASITISCHE PHANEROGAMEN UND PODOSTEMACEEN — MORPHOLOGISCHE
UEBERSICHT DER WURZELKNOSPEN.

§ 1. Wurzelknospen und Nebenwurzeln bei den Campanulinen und Rubiinen .	99.
§ 2. Cirsium arvense.	100.
§ 3. Picris hieracioides.	102.
§ 4. Aristolochia Clematitis	105.
§ 5. Parasitische Phanerogamen und Podostemaceen.	108.
§ 6. Morphologische Uebersicht der verschiedenen Gattungen der normalen Wurzelknospen	111.

K A P I T E L VIII.

ALLGEMEINE BETRACHTUNGEN ÜBER KNOSPEN UND WURZELN.

§ 1. Ursprung der Wurzelknospen	113.
§ 2. Wahre Callusknospen an Stengeln und Wurzeln.	116.

	Pag.
§ 3. Adventivknospen an Stengelorganen. Versuche mit Kartoffeln und Zweigen von Weiden und von Cytisus Adami.	119.
§ 4. Uebersicht einiger durch das Vorhergehende gewonnener Ansichten. . .	123.
§ 5. Auffassung der Knospe und des beblätterten Sprosses als einheitliche Bildungen.	125.
§ 6. Auffassung der Wurzel als metamorphosirter Blattspross	130.
FIGURENERKLÄRUNG.	135.
REGISTER DER GATTUNGSNAMEN	146.

BEOBACHTUNGEN UND BETRACHTUNGEN
ÜBER
WURZELKNOSPEN UND NEBENWURZELN,

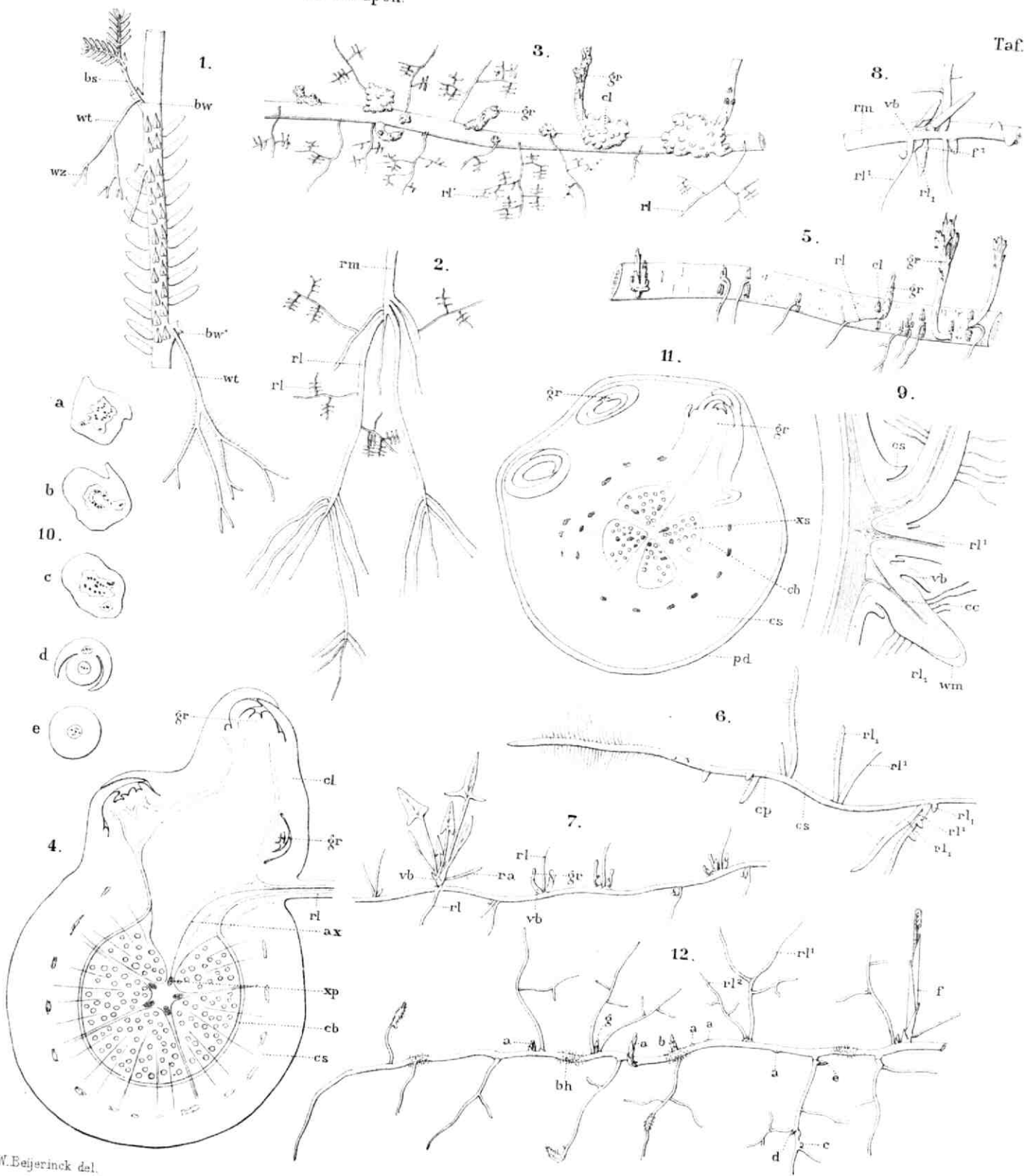
VON
M. W. BEIJERICK.

EINLEITUNG.

Da die Knospen- und Wurzelbildung bei den höheren Pflanzen eine Function der Embryonen, der Vegetationspunkte und der Meristeme überhaupt sein kann, so muss man schliessen, dass die dabei thätigen Kräfte von der nämlichen Natur sind, wie diejenigen unter deren Einfluss jedes andere Organ bei der ontogenetischen Entwicklung entsteht. Manche Gefässcryptogamen, man denke z. B. an *Botrychium*, *Selaginella*, *Lycopodium*, zeigen die Richtigkeit dieses Schlusses, denn bei diesen Pflanzen ist der ganze Entwicklungskreis oft mit grosser Strenge normirt; jeder Zweig und jede Wurzel besitzt eine ebenso genau bestimmte Stelle am Stock wie die Blätter und die Sporangien, deren Entstehung durch feste morphologische Regeln beherrscht wird, welche nur bei den teratologischen Vorkommnissen gewisse Ausnahmen zulassen.

Dem gegenüber können in anderen Fällen neue Knospen und Wurzeln gänzlich unabhängig vom normalen Entwicklungsgesetze an ausserordentlich verschiedenen Stellen des Pflanzenkörpers plötzlich auftreten, wobei selbst vollständig erwachsene und hoch differenzirte Gewebe zur Sprossbildung Veranlassung

C 1



M.W. Beijerinck del.

P. W. M. Trap impr.

A. J. Wendel sculp.

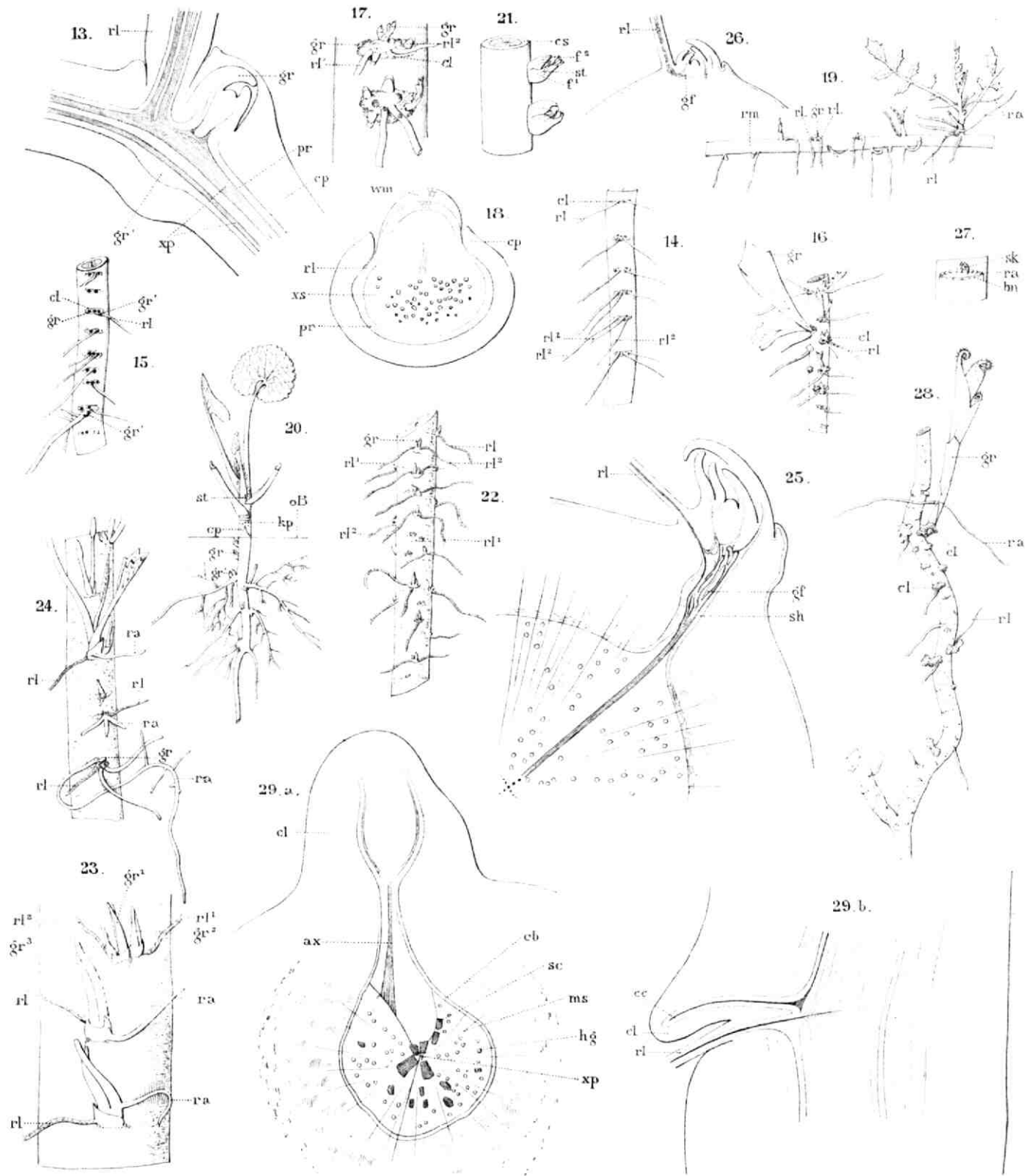
geben können, wie z. B. die weit verbreiteten Callusknospen und die Begonienblätter beweisen. *

Die Natur scheint demnach die einzelnen Factoren der Kräftesumme, welche die Ontogenie beherrscht, und welche durchgehends derweise unzertrennlich zusammenhängt, dass die Organe in einer gesetzmässigen, räumlichen und zeitlichen Anordnung entstehen, aussondern, und an weit von den eigentlichen Entwicklungsheerden entfernten Stellen vereinzelt in Thätigkeit setzen zu können. Daher der Name Adventivbildungen, welchen man gewöhnlich dem Product solcher Thätigkeit beilegt; das Studium derselben verspricht auf Grund der obigen Betrachtung offenbar einigen Aufschluss über die Natur der bewirkenden Kräfte der ontogenetischen Vorgänge.

Die einmal vorhandenen Knospen- und Wurzelanlagen können sich auf vielerlei verschiedenen Weisen verhalten. Wenn dieselben nach Art der übrigen Körpertheile in den Vegetationspunkten angelegt worden sind, so können sie sich entweder unmittelbar entfalten, oder sie treten vorher einen Ruhezustand an, und werden dann in Folge der Ausdehnung der fortwachsenden Theile ihrer Nachbarschaft nicht selten an weit von den Entstehungsorten entfernten Körperstellen hingelegt. Sind es vollständig erwachsene Gewebe welche aufs Neue in bildender Thätigkeit versetzt werden, so können ganz ähnliche Differenzen in Bezug auf die Entfaltung der neu entstandenen Knospen oder Wurzeln obwalten. Dadurch wird es oft sehr schwer zu entscheiden ob in einem bestimmten Falle die erste oder die zweite der beiden Entstehungsweisen vorliegt. Allein in physiologischer Beziehung erscheint diese Entscheidung nicht als besonders wichtig, denn manche Gründe sprechen für die Annahme, dass bei Knospen und Wurzeln, die nämlichen Ursachen, welche ihre erste Entstehung veranlassten, auch bei ihrem späteren Austreiben aus einer ruhenden Anlage im Spiele sind, was besonders durch VÖCHTING hervorgehoben worden ist.

Dass diese letztere Voraussetzung wirklich berechtigt ist, scheint mir besonders aus der Thatsache hervorzugehen, dass es in gewissen Fällen möglich ist, eine morphologisch schon deutlich bestimmte Organanlage zu einem Organe einer anderen morphologischen Natur auswachsen zu lassen, dadurch, dass man die Factoren, welche für die Entwicklung der ursprünglichen Anlage günstig sein würden in solche umwandelt, welche die Entstehung des neu zu erzielenden Organes fördern oder veranlassen würden. So habe ich gefunden, dass die Steck-

* Aus meiner Beschreibung der Einzelfälle der Sprossbildung auf Wurzeln wird man sehen, dass die Wurzelknospen gewöhnlich, allein nicht immer, bestimmten Symmetriegesetzen gehorchen.



M.W. Beijerinck del.

P. W. M. Trap impr.

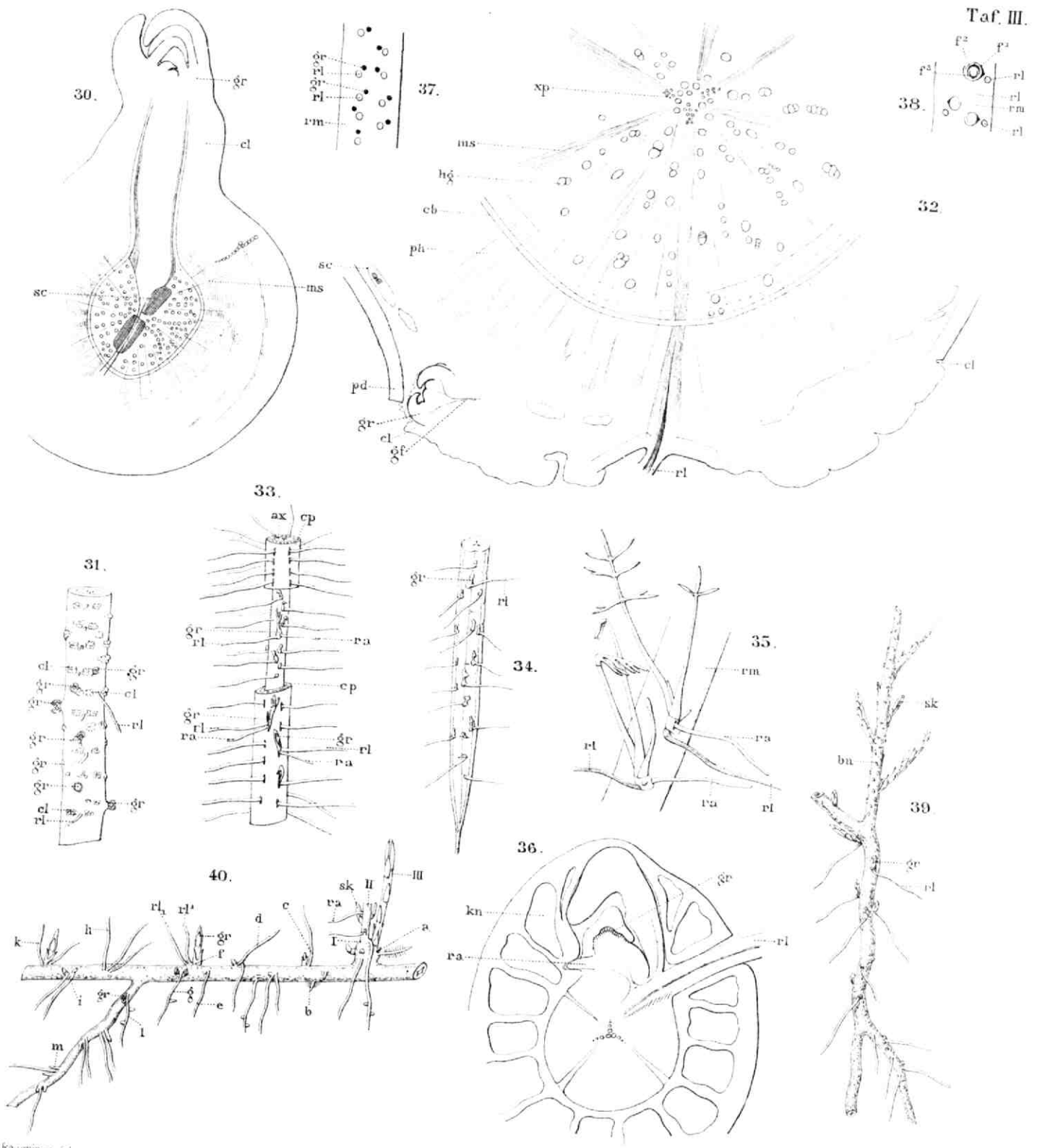
A. J. Wendel sculp.

linge von *Selaginella Martensii*, *S. Galeottiana* und *S. denticulata* neue Pflanzen hervorbringen, dadurch, dass oberhalb des Bodens eine ruhende Anlage eines Wurzelträgers sich in einen Blattspross umwandelt, während die unterhalb des Bodens befindlichen Wurzelträgeranlagen zu normalen Wurzeln auswachsen. An den Wurzeln von *Rumex Acetosella* fand ich noch merkwürdigere Verhältnisse; dabei gelingt es nämlich, nicht nur Wurzelanlagen zu Sprossen auszuwachsen zu lassen, sondern selbst junge Sprossanlagen, — welche ihrerseits ursprünglich auf rhizogenen Zellen zurück zu führen sind, — nachträglich in Wurzeln umzuwandeln. In dieser Weise gelang es mir die Existenz aufzudecken von Wurzeln, welche an ihrer Basis ein oder zwei Scheidenblätter trugen. „Beblätterte Wurzeln“ sind in der Pflanzenmorphologie gewiss etwas Neues.

Es ist klar, dass in diesem und ähnlichen Fällen, in Folge des Eingriffes gewisser äusserer Veränderungen, innere Kräfte ausgelöst werden, welche an und für sich oder in Verbindung mit anderen Kräften für die Entstehung morphologisch bestimmter Organe maassgebend sind. Die Art und Weise wie diese Kräfte dabei arbeiten gehört gewiss auf dem Gebiete der Reize zu Hause und viele Gründe sprechen für die Annahme, dass die ganze Ontogenie auf Nahrungsreize beruht.

DARWIN hat in seiner Hypothese der Pangenesis* das allgemeine Prinzip begründet, dass bei der Ontogenie die Entfaltung einer bestimmten Molecülgruppe der lebenden Substanz, — eines „Keimchens“, wie er sich ausdrückt — als nothwendige Folge die Entfaltung einer anderen genau bestimmten Molecülgruppe nach sich zieht. Irgendwo, z. B. bei der Samenkeimung muss der Process aber anfangen unter dem Einfluss von äusseren Reizen, und in Bezug auf ihre nächste Umgebung kann man auch von den Adventivbildungen sagen, dass ihre Entstehung und Entfaltung unter dem Einfluss solcher äusserer, — in diesem Falle aber aus dem Innern der Pflanze herkünftiger, — Kräfte steht. Im Grunde genommen ist die Ansicht der besten Pflanzenphysiologen, welche über diese Sache geschrieben haben, mit der vorgetragenen Betrachtung stets in Uebereinstimmung gewesen, denn sowohl DUHAMEL, KNIGHT und DE CANDOLLE, wie MOHL und SACHS haben mit grosser Bestimmtheit die Ueberzeugung ausgesprochen, dass die Neubildung von Knospen und Wurzeln eine directe Folge gewisser Veränderungen in den Saftströmungen sein kann, mit anderen Worten, dass diese

* Es lässt sich zeigen, dass DARWIN's Pangenesis, in modifizirter Form, — nämlich unter Zugrundelegung der Protoplasmatheorie und der Annahme ruhender „Keimchen“, — eine logische Consequenz der Variabilitätslehre ist.



M. W. Beijerinck del.

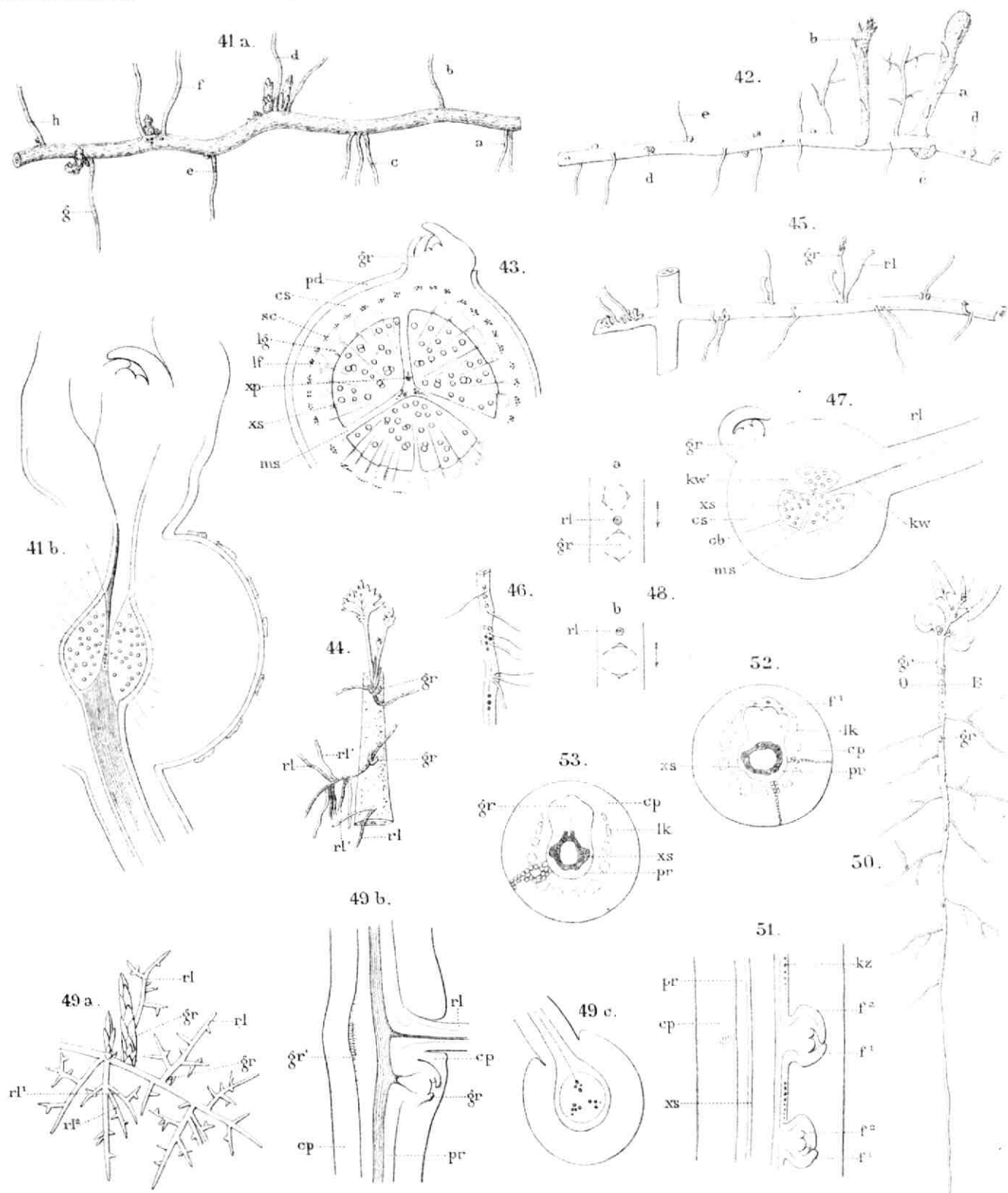
F. W. M. Trap impr.

A. J. Wondel sculp.

Organe in Folge der Erregung durch Nahrungsreize des Protoplasma's der Muttergewebe entstehen.

Dass die Entstehung der Sexualsprosse an den Fruchtgehölzen, — und wohl in allen anderen Fällen ebenso, — durch die Saftstömungen regulirt wird, ist die Grundlage des rationellen Schneidens, und wie ausserordentlich gross der Einfluss dieses Vorgehens auf die ganze Oeconomie der Pflanze ist lehren die Formbäume. Für den Botaniker ist die Hauptachse eines solchen Formbaumes ein Sympodium. Vergleicht man damit die *natürlichen* Sympodien der zweizeilig beblätterten Bäume, welche ihre Endknospe abwerfen wie *Corylus Avellana*, oder rudimentär verbleiben lassen wie *Tilia* und *Ulmus*, und ferner die Fächer, Sichel, Wickel, Schraubel und die übrigen dichasialen Blütenstände mit Endblüthen, so bekommt man den Eindruck, dass der Gärtner in seinen Spalier- und Pyramidbäumen durch das nämlich Mittel die Distribution und Entwicklung der Sexualsprosse regulirt, wie die Natur in unzähligen Fällen, nämlich durch Sympodienbildung. Den Einfluss des sympodialen Baues auf die Saftströmung im Einzelnen nachzuweisen ist schwierig, dass ein solcher Einfluss besteht ist unzweifelhaft.

Nachdem ich die so eigenthümlichen Verhältnisse der Wurzelknospen kennen gelernt habe fühle ich mich durchaus nicht veranlasst die oben ausgesprochene Ansicht aufzugeben, und ich erlaube mir das Resultat, wozu ich früher in Folge der Untersuchung der Knospen- und Wurzelbildung aus Blättern gekommen bin, hier noch einmal nieder zu schreiben. So wohl an Blättern wie an Stengeln und Wurzeln lässt sich in einer grossen Anzahl von Fällen ein deutlicher Zusammenhang nachweisen zwischen der Stellung des Xylems und der Stellung der Knospen, nämlich in dem Sinne, dass die Knospen sich dort bilden und befinden, wo die Wirkung der aufsteigenden Strömung, welche Wasser und Salze anführt, und besonders im Xylem statt findet, sich auf eine eigenthümliche Weise auf das benachbarte Gewebe äusseren muss, wie z. B. an unversehrten Stengelspitzen, an den Spitzen von Stengel- und Wurzelstücken, in Blattachseln, in den Eckpunkten der Nervenverzweigungen der Blattspreiten und in den Ansatzstellen der Seitenwurzeln, — alle, erfahrungsgemäss, für die Knospenbildung besonders geeignete Stellen. Da die Stengelorgane der höheren Pflanzen besonders der Bäume sich ähnlich wie die Wurzeln durch Druckkräfte auszeichnen, welche das Wasser leichter von unten nach oben wie von oben nach unten fortbewegen, muss sich in einem abgeschnittenen Stengel- oder Wurzelstück ein Gegensatz in Bezug auf die Wirkung des Wasserstromes in Basis und Spitze vorfinden, welcher als Reiz oder als Reizursache fungiren kann, und darauf mag die besondere Disposition zur Knospenbildung beruhen, welche in den Geweben, wo der Wasserstrom sich



M.W. Beijerinck del.

P.W.M. Trap impr.

A.J. Wendel sculp.

hinbewegt wachgerufen wird. Herrn WAKKER gelang es zu zeigen, dass man durch das Anbringen künstlicher Veränderungen im Wasserstrom, die Entfaltung der Blattknospen von *Bryophyllum calycinum* willkürlich hervorrufen kann.

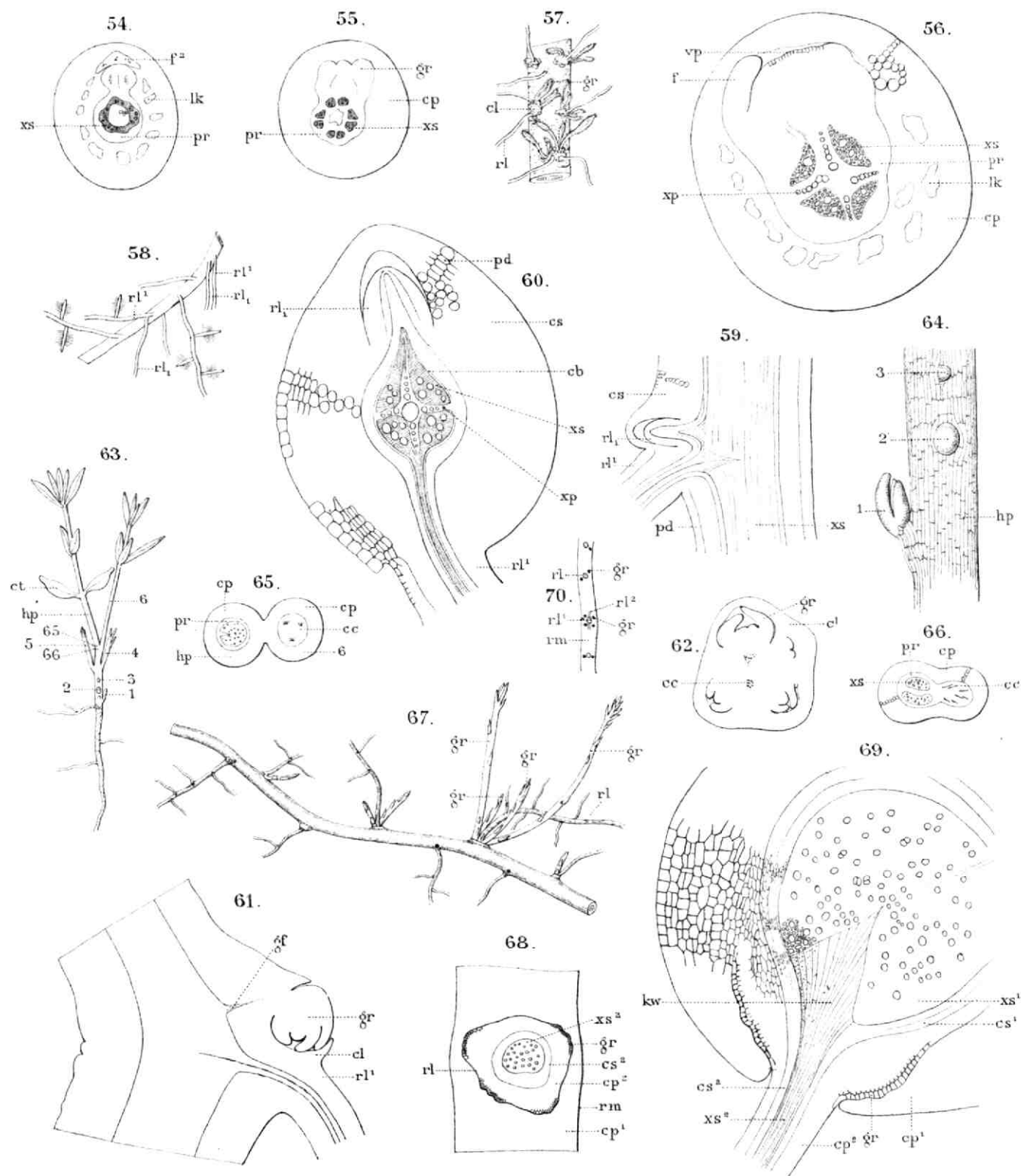
In Bezug auf die Wurzeln ergibt sich, dass diese, gleichgültig ob sie an anderen Wurzeln, an Stengeln oder an Blättern entstehen, sich beinahe immer endogen * entwickeln und zwar, aus den Organen mit primärer Structur, — Wurzeln, Stengeln, Blättern, — aus dem Pericambium des Centralcyinders sammt oder ohne Mithülfe der nächst benachbarten Schicht der primären Rinde; in secundären Geweben dagegen aus den äusseren Cambiform- oder Phloëmschichten und dem nächst daran grenzenden parenchymatischen Gewebe; also in jedem Falle in der unmittelbaren Nähe des Weges, welcher von dem niedersteigenden Saftstrom, der die plastischen Nahrungsstoffe, wie Kohlenhydrate und Eiweiss distribuiert, verfolgt wird. Da in Folge dieser Strömung in abgeschnittenen Stengelstücken an der Basis, und an abgeschnittenen Blättern unten am Blattstiel eine starke Anhäufung der Nahrungsstoffe zu Stande kommt, und es eben diese Stellen sind welche sich für die Wurzelbildung besonders eignen, darf man schliessen, dass die Wurzelentwicklung erregt wird durch einen, in das zur Wurzelbildung geeignete Gewebe sich ergiessenden Nahrungsstrom.

Ein solcher Strom kann wohl nichts anderes wie mit Nährstoffen beladenes, seine Last von Zelle zu Zelle übertragen des Protoplasma sein, † und bekanntlich hat HUGO DE VRIES den Beweis geliefert, dass das rotirende Protoplasma wirklich als Träger und Beweger der Nährstoffe aufgefasst werden kann.

Dass eine solche Regulierung der Knospen- und Wurzelentwicklung, wie die hier ausgesprochene, eine für die Pflanzen durchaus nützliche ist, ist deutlich. Die Knospen müssen nämlich einen grünen Zweig erzeugen für deren Hauptfunctionen, die Kohlensäurezerlegung und die Transpiration, eine gesicherte Verbindung mit dem Wasserleitungssystem der Pflanze nothwendig ist. Würde sich nun eine bessere Einrichtung denken lassen, als eine solche bei welcher ein bestimmter Einfluss dieses Wasserstromes selbst, die Entstehung neuer Knospen beherrscht? Die Wurzeln dagegen, welche in Bezug auf die grünen Theile gewissermaassen als farblose Parasiten betrachtet werden können, müssen vor Allem so gestellt sein, dass sie leicht aus dem Strome der plastischen Nährstoffe

* Exogene Adventivwurzeln an Stengelorganen findet man bekanntlich bei *Neottia Nidusavis*, ferner wie ich gefunden habe, bei vielen Cruciferen und bei den Orobanchen. Auch die Wurzelträger der Selaginellen sind hierher zu rechnen. Die beinahe exogenen Wurzeln vieler Crassulaceenstengel, entstehen eigentlich aus den Seitenknospenmeristemen.

† Das Protoplasma selbst verlässt seine Zelle bekanntlich niemals.



M. W. Beijerinck del.

P. W. M. Trap impr.

A. J. Wendel sculps.

schöpfen können. Auch hier scheint es deshalb eine nützliche Einrichtung, dass diese Strömung selbst, die Entstehung und Entfaltung der Wurzelanlagen regulirt. —

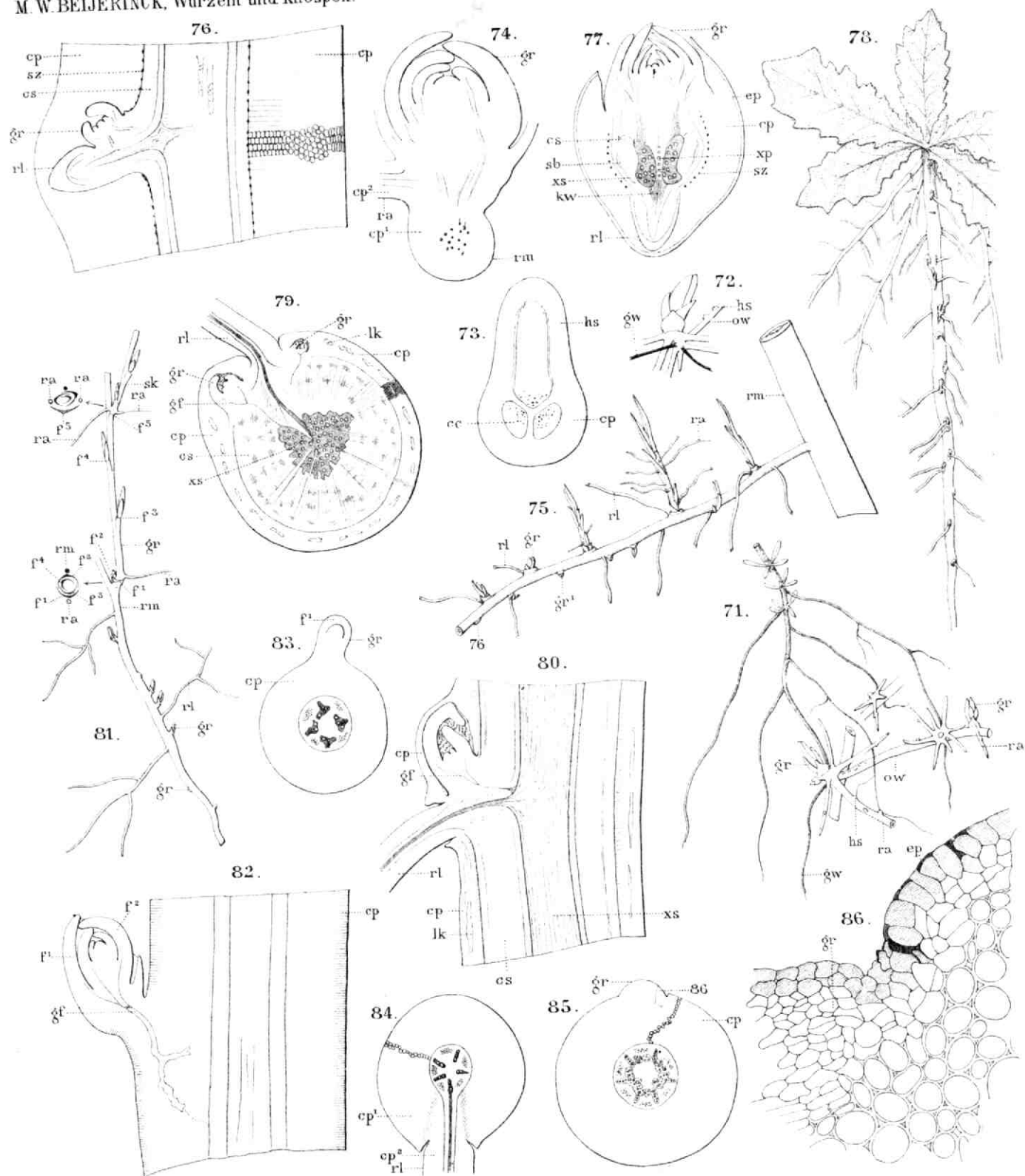
In Bezug auf die Stellung der Wurzelknospen an ihren Tragwurzeln habe ich mehrere scharf verschiedene Fälle aufgefunden, welche man unten beschrieben und am Ende von Kapitel VII übersichtlich zusammengestellt finden wird. Bei aller Veränderlichkeit in dieser Beziehung gelang es mir doch eine Hauptregel zu finden, welche in den verschiedensten Familien zurückkehrt und als der Ausdruck der eigentlichen typischen Stellung der Wurzelknospen betrachtet werden muss. Diese Regel besteht darin, dass die Wurzelknospen in der unmittelbaren Nachbarschaft oder auf der Basis von den Seitenwurzeln vorkommen. Seitenwurzel und zugehörige Knospen lassen sich demzufolge mit einem gewissen Rechte vergleichen mit Embryonen, — wir werden aber sehen, dass dieser Vergleich von keiner physiologischen Bedeutung ist. Dass die genannte Stellung für die Knospen und deshalb für die ganze Pflanze eine nützliche ist, lässt sich nicht bezweifeln.

So weit mir thunlich war bin ich bei meiner Untersuchung der Wurzelknospen bis auf die Keimpflanzen zurückgegangen, was in manchen Fällen mit Schwierigkeit verbunden ist wegen der oft vorkommenden ziemlich grossen oder selbst vollständigen Sterilität der Pflanzen, welche diese Knospen erzeugen.

Die Entwicklungsgeschichte der Wurzelknospen lässt sich nur sehr schwierig direkt beobachten, in den allermeisten Fällen lässt sich aber aus einer genauen Betrachtung der anatomischen Verhältnisse, selbst erwachsener Zustände, eine vollständige Aufklärung in dieser Beziehung erreichen, was man aus vielen meiner Figuren, wie ich glaube sofort sehen wird. —

Durch meine Beobachtungen über die Wurzelknospen wurde ich von selbst auf das Studium des umgekehrten Verhaltens, nämlich der Wurzelbildung aus Stengelorganen, geführt. So lange man nur wenige Beispiele in dieser Beziehung kennt, hat es den Anschein als ob die Stellung dabei im Allgemeinen regellos ist. Je mehr man sich aber mit der Sache vertraut macht, dessto mehr sieht man, dass in dieser Beziehung, erstens eine gewisse Beeinflussung von den Blättern ausgeht, und, dass zweitens eine ähnliche Regel obwaltet, wie diejenige betreffs der Knospenanordnung in Bezug auf die Seitenwurzelinsertionsstellen, nämlich eine Bevorzugung der Wurzelbildung in der Nähe der Seitenknospen. Betrachten wir zuerst das Verhältniss zwischen den Blättern und den Wurzeln etwas näher.

In vielen Fällen ist nicht daran zu zweifeln, dass die Blätter einen begünstigenden Einfluss auf die Entstehung der Wurzeln ausüben. Besonders deutlich



B. W. Beijerinck del.

P W M. Trap impr.

A.J. Wendel sculps

ist dieses in denjenige Fällen, wo die Blätter als Stecklinge benutzt, aus ihren Stielen Wurzeln erzeugen, denn in diesem Falle können keine andere Einflüsse bei der Wurzelbildung im Spiele sein als solche, welche nur durch die Blätter selbst bestimmt werden. Die Gärtner wissen, dass einer ganzen Menge von Blättern dieses Vermögen innewohnt. Am meisten bekannt sind in dieser Beziehung die Blätter, welche bei Stecklingsversuchen im Stande sind Knospen zu erzeugen, wie diejenigen von gewissen Droseraceen, Crassulaceen, Begoniaceen und Gesneriaceen. Allein auch ein ganze Reihe von Blättern, von welchen man nicht annehmen kann, dass sie jemals Knospen tragen oder getragen haben, sind mit Wurzeln beobachtet, — ich erinnere hier z. B. an die Blätter von Hopfen, Bohnen, gewissen Kohlarten, der Balsaminen, der Melastomaceen und vieler anderen Pflanzen.

Gewöhnlich brechen die Wurzeln in solchen Fällen aus den Wundflächen hervor und die anatomische Untersuchung ergibt, dass dieselben mit der Aussen-seite des Centralcyinders zusammenhängen, aus dem Pericambium entstehen und die Endodermis und die Rinde durchbohren müssen um nach aussen zu kommen.

Es sind jedoch durchaus nicht allein die Wundflächen aus welchen die Blätter Wurzeln erzeugen; manchmal sieht man dieselben über die ganze Rückenfläche des Blattstieles zerstreut, und ich fand an einer feuchten Stelle auf einer Haide eine ganze Menge zu Boden liegende Blätter von *Galium saxatile*, welche alle aus der Mitte ihrer Rückennerven eine Wurzel getrieben hatten, womit sie am Boden befestigt waren.

In allen diesen Fällen ist es die Entfernung von der Mutterpflanze, welche offenbar ein begünstigender Einfluss für die Wurzelbildung darstellt, und es ist wohl nicht zweifelhaft, dass es Nahrungsreize sind, welche dadurch ausgelöst werden und als primäre Ursache der Erscheinung betrachtet werden müssen. Stets ist es die plastische Nahrung, welche an denjenigen Stellen, wo sie sich anhäuft oder hinbewegt eben durch die Accumulation oder Bewegung das Signal zur Neubildung der Wurzeln angibt.

Wie verhält sich nun aber die Sache bei den noch mit der Mutterpflanze verbundenen Blättern? Lässt sich dabei ein Zusammenhang zwischen deren Stellung und den Entstehungsortern der Nebenwurzeln nachweisen? Für die fascial entstehenden Nebenwurzeln ist es natürlich nicht zweifelhaft, dass ein solcher Zusammenhang wirklich existirt, denn der Gefässbündelverlauf wird in erster Linie durch die Blattstellung geregelt. * Für die interfascialen Ne-

* Bei der Entstehung von Seitenwurzeln aus anderen Wurzeln liegen offenbar ganz besondere Einrichtungen vor, zur Sicherung des regelmässigen Verlaufes dieses Processes.

benwurzeln, welche die allgemeineren sind, lässt sich ein solcher direkter Zusammenhang nicht nachweisen; sie treten, wie es scheint ordnungslos aus der Oberfläche des Centralcylinders hervor, und dabei sicher nicht abhängig von der Gefässbündelanordnung in demselben, also auch nicht, oder wenigstens nicht direkt, von der Blattstellung.

Die so ausserordentlich allgemeine nodale Stellung der Nebenwurzeln, wird nach meiner Ansicht, wenigstens der Hauptsache nach durch die Nachbarschaft der Seitenknospen beherrscht, und nicht durch diejenige der Blätter.

Nach alle diesem scheint es mir nicht zweifelhaft, dass der Zusammenhang zwischen Blättern und Nebenwurzeln, überall wo derselbe vorkommt, einfach auf Nahrungsreize beruht, derweise, dass die Phloëmbündel, welche den aus den Blättern kommenden plastischen Nahrungsstrom leiten, an denjenigen Stellen, wo sie am kräftigsten sind und mit, von höher liegenden Blättern kommenden Bündeln verschmelzen, das unmittelbar benachbarte Gewebe (so wie gewisse ihrer eigenen Gewebezellen) besonders zur Wurzelbildung befähigen.

Ein solcher sofort sichtbarer Zusammenhang ist aber durchaus keine ausnahmslose Regel, andere Symetriverhältnisse sind in dieser Beziehung gewöhnlich viel wichtiger; der Nachweis derselben ist aber bisher nur in einzelnen Fällen gelungen. Ein unbekannter Einfluss, welcher von den Seitenknospen ausgeht, ist sicher eines davon. Die genaue Untersuchung zahlreicher Fälle führt nämlich zur Ueberzeugung, dass die Entstehung der Nebenwurzeln in naher Beziehung zur Seitenknospenbildung sein muss, derweise, dass die letztere die erste veranlasst oder fördert, und, dass in Folge dessen die Nebenwurzeln sehr allgemein in der unmittelbaren Nachbarschaft der Knospen oder aus diesen selbst entspringen. Besonders interessant scheint es mir, dass die Rhizocarpeen die Equiseten und die Lycopodiaceen ohne Ausnahme diesen Zusammenhang aufzeigen: bei *Marsilia*, *Pilularia* und *Azolla* sitzen die Wurzeln neben und auf der Basis der Seitenzweige bei *Lycopodium* und *Selaginella* an den Eckpunkten der Dichotomiestellen, bei *Equisetum* nur an der Basis rudimentärer oder wohlausgebildeter Seitenknospen. Für sehr viel Monocotylen bin ich zu einem ähnlichen Resultat gelangt, obschon die Sache sich dabei nicht in so wenigen Worten zusammenfassen lässt. Und so ist es ebenfalls für die Dicotylen. Bei wenigstens ein und zwanzig, und wahrscheinlich noch viel mehr Familien dieser Klasse, ist der Zusammenhang zwischen Nebenwurzeln und Seitenknospen sofort einleuchtend durch deren relative Stellung, denn die Nebenwurzeln sitzen dabei: entweder an der Basis der Knospe selbst (Crassulaceen) — unmittelbar unterhalb und neben denselben in der Blattachsel (Rosaceen) — direkt oberhalb der Knospen (Cruciferen) — auf den Knoten den Knospen ganz nahe (Scrofulariaceen) —

oder sie durchbohren die Blattbasis unterhalb der Knospe und scheinen aus dem Blatte zu entstehen (*Adoxa*, *Mühlenbeckia*). Hier will ich aber nicht in weitere Einzelheiten treten, welche sich nicht kurz beschreiben lassen, sondern mich darauf beschränken die Namen der übrigen in Betracht kommenden Familien einfach anzuführen, es sind die folgenden: die Leguminosen, Ampelideen, Saxifragaceen, Oxalideen, Berberideen, Caryophyllaceen, Aristolochiaceen, Menispermaceen, Paronychiaceen, Portulacaceen, Cacteen, Asclepiadeen, Solaneen, Acanthaceen, Primulaceen, Campanulaceen, Lobeliaceen, Ericaceen (in weiterem Sinne). Aus einer grossen Zahl der hier nicht genannten Familien vermag ich wenigstens einzelne Beispiele für meine Regel anzuführen. Ich muss hierzu nun noch bemerken, dass man nicht bei jeder willkürlichen Art aus den genannten Familien (mit Ausnahme der Cruciferen, Crassulaceen und Ericaceen, für welche die Regel wahrscheinlich strenge Gültigkeit besitzt) den Zusammenhang zwischen Knospen und Nebenwurzeln beobachtet, allein es kann nicht befremden, dass eine so wichtige Function wie die Wurzelbildung, welche noch für so viele andere äussere und innere Factoren (Licht, Feuchtigkeit, Schwere, Nährstoffströmungen) ausserordentlich empfindlich ist, oft zu Stellungsverhältnissen Veranlassung gibt, wobei dann der eine, dann wieder ein anderer dieser Factoren den Durchschlag gegeben hat.

Auch darf nicht übersehen werden, dass es möglich scheint, dass Verwachsungen oder Verschiebungen zu scheinbaren Ausnahmen der Hauptregel veranlassen können. Wenn VAN TIEGHEM's Ansicht, dass die Ophrydeenknolle ein der Länge nach zusammengewachsenes Wurzelbündel ist, richtig ist, kann man an die Möglichkeit denken, dass Aehnliches in anderen Fällen vorkommt. Um ein Beispiel zu nennen erinnere ich daran, dass *Galium Mollugo* (welche 8 Blätter auf jedem Knoten trägt wovon 2 mit Achselknospen) rechts und links neben jeder Knospe, ein wenig unterhalb deren Insertionsstellen aber oberhalb der Knotenanschwellung eine Nebenwurzel erzeugen kann. Bei *Galium baldense* stehen dagegen nur zwei Nebenwurzeln mitten zwischen den opponirten Knospen und etwas höher inserirt wie diese. Könnte man sich hier nicht versucht fühlen eine Wurzelverwachsung anzunehmen, um von der vierzeiligen Stellung von *Galium Mollugo* zu der zweizeiligen von *Galium baldense* zu kommen? Dass eine Blattverwachsung bei den Galien existirt, wird von allen Systematikern anerkannt. — In Bezug auf den möglichen Einfluss von Verschiebungen erinnere ich an die Equisetenknospen, welche gelehrt haben, wie vorsichtig man sein muss um aus dem Orte des ersten Sichtbarwerdens eines Organes zu schliessen auf die Stelle, wo das Mutterorgan die erste Anlage der Neubildung vorbereitet hat.

Aus der, für die Stellung der Wurzelknospen gefundenen oben erwähnten Haupt-

regel, geht, in Verbindung mit dem Schluss wozu wir eben in Bezug auf die Nebenwurzelstellung gelangt sind, unzweideutig hervor, dass zwischen Wurzel- und Knospenbildung eine gegenseitig fördernde Correlation existirt. Durch diese einfache Regel werden also scheinbar sehr heterogene Eigenschaften der Pflanzen unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt gebracht. — —

Es war anfangs mein Vorhaben bei jedem zu besprechenden Specialfalle der Wurzelknospen eine ausführliche anatomische Beschreibung der dabei in Betracht kommenden Wurzeln voraus zu schicken, und das Material dazu war schon zusammengebracht und bearbeitet; diesen Plan habe ich aber aufgegeben, da die feineren anatomischen Détails für die Hauptsache doch jedenfalls vorläufig als gleichgültig betrachtet werden müssen; kurze Hinweisungen auf die groberen anatomischen Verhältnisse werden für meinen Zweck genügen.

Bei diesen anatomischen Untersuchungen war ich schon vor einigen Jahren zu der Ueberzeugung gelangt, dass nicht nur der Stengel der Monocotylen, was durch FALKENBERG schon früher gezeigt und durch MANGIN bestätigt war, sondern auch derjenige der Gefässcryptogamen und der Dicotylen, eben so wohl einen Centralcylinder besitzen wie die Wurzeln, und, dass dieses Organ selbst in den Blättern vorkommt und hier oft direct sichtbar ist; ich habe dieses im Jahre 1885 in meiner Beschreibung der Galle von *Cecidomyia Poae* an *Poa nemoralis* ausgesprochen.

Auch VAN TIEGHEM ist in der letzten Zeit zu diesem Schlusse gekommen und hat darauf, früher wie ich, nämlich in seinem *Traité de botanique*, vom Jahre 1884, mit Nachdruck und voller Klarheit hingewiesen; auf seine Angaben bin ich aber erst aufmerksam geworden durch das Lesen der interessanten Abhandlung seines Schülers MOROT, *Recherches sur le Péricycle*, worin die Allgemeinheit des Vorkommens der Endodermis und des, mit dem Pericambium der Wurzel homologen Perizikels im Stengel und in vielen Blattstielen ausführlich nachgewiesen wird. Ich bin auf die Erwähnung dieser Einzelheiten eingetreten weil ich die Entdeckung des Centralcylinders in allen Organen der Pflanze, für einen sehr wichtigen Fortschritt der eigentlichen vergleichenden Pflanzenanatomie halte, welcher für die Systematik und Morphologie ausserordentlich viel verspricht. Das Maass der inneren Verwandtschaft zwischen Blättern, Stengeln und Wurzeln ergibt sich besser wie durch irgend eine andere Eigenschaft, aus dem Vergleich ihrer Centralcylinder, und die Structurverhältnisse der abnormen Dicotylenstengel, der Knollen und Rhizome, treten durch die neue Betrachtungsweise in ein helles Licht.

Bei meinen eigenen Beschreibungen werde ich das Wort Perizikel in dem von VAN TIEGHEM und MOROT daran gegebenen Sinne oft gebrauchen; es kann aber auch in vielen Fällen mit voller Richtigkeit durch „Pericambium“ ersetzt werden, und da ich diese Abhandlung sachlich schon ganz fertig hatte, lange bevor

MOROT's Arbeit erschienen war, fand ich nicht überall Anleitung meine ursprüngliche Schreibweise Pericambium in Perizikel umzuändern.

Es darf bei dieser Betrachtung nicht vergessen werden, dass HANSTEIN in seiner sogenannten Plerom-Periblemtheorie eigentlich schon lange vor FALKENBERG, VAN TIEGHEM und mir, essentiell die Allgemeinheit des Vorkommens des Centraleylinders in den Stengeln ausgesprochen hat, und dass auch FAMINTZIN, in seinem Versuche die Keimblätter des Thierreiches in den höheren Pflanzen, z. B. in den Blättern von den Papilionaceen nachzuweisen, offenbar von einem ähnlichen Gedankengange durchdrungen war. — —

Die Freiheit welche ich bei der Entstehung der Wurzelknospen beobachtete, musste mich, wie so viele andere Forscher vor mir, veranlassen die Frage zu stellen ob alle lebende Zellen einer Pflanze betrachtet werden müssen fähig zu sein das Ganze zu reproduzieren, und durch welche besondere Eigenschaften das Protoplasma der *speziell* für die Reproduction bestimmten Gewebe und Zellen sich auszeichnet. Da ich aus meinen eigenen Beobachtungen gelernt habe, dass die Oberfläche der primären Rinde der Wurzeln von *Aristolochia Clematitis*, und der secundären Rinde der Wurzeln von *Ailanthus glandulosa*, an jedem Punkte Knospen zu erzeugen vermag, — da dieses ferner ebenfalls zutrifft für die Blätter und Stämme gewisser Begonien, und für die Trichome der Rhizoide von *Psilotum triquetrum*, so glaube ich dass die Reproductionsmöglichkeit für alle Punkte der Oberfläche der Pflanzen feststeht. Was nun ferner das Innere betrifft, habe ich gesehen, dass die dicken Stengel gewisser Kohlsorten, z. B. des Kuhkohls, durch Zerreissung eine Markhöhlung ausbilden, dass sich ringsum diese, aus dem Parenchym, ein Cambiumcylinder differenzieren kann, * welcher nach *aussen* secundäres Holz, nach *innen*, der Höhlung zugekehrt, secundäre Rinde mit Phloëmbündeln erzeugt und dass aus der Oberfläche der letzteren schöne, fusslange Wurzeln entstehen können, welche frei in der Markhöhlung hangen. Obschon ich nun in diesem Falle nicht direct Knospenbildung beobachtete, zweifle ich auf Grund der genannten Wahrnehmung nicht an die Möglichkeit dazu, und halte darum auch die Markzellen für befähigt eine neue Pflanze zu erzeugen. Für das innere der secundären und primären Rinde liegen die Verhältnisse noch viel offener da, und ich werde darauf wohl nicht weiter hinzuweisen brauchen; überdies wird man unten mehrere Beispiele beschrieben finden.

Die Berechtigung zur Annahme, dass jede lebende Zelle die ganze Pflanze vergegenwärtigt und neu erzeugen kann, führt, wie schon gesagt, zur weiteren Frage auf welchen elementaren Eigenschaften es beruhe, dass gewisse Gewebe und

* Die Form der Höhlung ist gleichgültig, alle Punkte des Markes können Cambium erzeugen.

Zellen diese Fähigkeit in einem so ausgeprägten Maasse besitzen, während sie in anderen Fällen nur theoretisch nachweisbar ist. Hier glaube ich, dass eine Hilfhypothese nützlich sein kann. Da die Kerne in allen Zellen der Pflanze identisch zu sein scheinen, nicht aber das Cytoplasma, so dürfte die Reproductionsmöglichkeit auf der Gegenwart des Zellkernes, die Reproductionsleichtigkeit auf der Beschaffenheit des Cytoplasma's beruhen. —

WITTROCK hat darauf aufmerksam gemacht, dass die Pflanzen mit Wurzelknospen beinahe ausschliesslich in einem festen, nährhaften Boden gefunden werden. Andererseits ist es bemerkenswerth, dass so viele Arten darunter eine entschiedene Neigung zur Apogamie, das heisst zu einer verminderten Sexualreproduction besitzen. DÜSING'S Untersuchung macht es wahrscheinlich, dass zwischen diesen beiden Eigenthümlichkeiten ein gewisser Zusammenhang besteht, nämlich in so weit, dass eine sehr kräftige Ernährung im Embryonalleben oder im Knospenleben die Sexualität überflüssig macht, und das grosse Contingent welches die Culturpflanzen in einer Liste der apogamen Formen aufzuweisen haben, beweist die Richtigkeit dieses Schlusses auf schlagender Weise. * Da es nun wohl als sicher betrachtet werden kann, dass die Knospenbildung auf Wurzeln eine Aeussderung sehr kräftiger Nahrungsvorgänge ist, ist es einigermaassen begreiflich, wesshalb eben die Pflanzen mit Wurzelknospen die Sexualität besser entbehren können wie andere Arten. Natürlich lässt sich diese Argumentation auch auf diejenigen Arten, welche sich auf anderen Weisen stark vegetativ vermehren, anwenden, und die Erfahrung ist hiermit in Uebereinstimmung.

Verbindet man diese Betrachtung mit der vorhergehenden, so ist man gezwungen anzunehmen, dass die Zellkerne, während des Wachstums und der Theilung, etwas verlieren können, was darin, sowohl durch eine kräftige Ernährung, wie durch den Befruchtungsvorgang wieder hineingebracht werden kann. Die Annahme der Existenz constanter Molekülgruppen mit unveränderlichen Eigenschaften (im Sinne von DARWIN'S Pangenesis), welche die Grundlage von jedem besonderen Organe und von dessen Theilen darstellen, und welche in einer bestimmten Anzahl vorhanden sein müssen um die normale Entwicklung veranlassen zu können, scheint mir zureichend, und allein im Stande solche Aeussderungen des organischen Lebens zu erklären. Bemerkenswerth ist, dass die Sexualorgane, welche, unserer Ansicht zufolge, bei sehr kräftiger Ernährung weniger wichtig werden, dabei auch, — ganz im Gegensatz zu den Vegetationswerkzeugen, — so ausserordentlich leicht verkümmern; die allumfassende Kraft des Nützlichkeitsprinzips tritt hierbei überraschend zu Tage. —

* Die besseren Varietäten von Gerste und Hafer sind cleistogam, die schlechteren, so wie die wilden Stammformen, befruchten sich zwar gewöhnlich selbst, sind aber phasmogam.

Von allgemeinem Interesse scheint mir der im Folgenden gelieferte Nachweis zu sein, dass viele Wurzelknospen unzweifelhaft metamorphosirte Wurzelanlagen sind, so dass dieser, bisher als seltene Ausnahme angesehener Uebergang, bei einigen Pflanzen sich als ein normaler Bildungsvorgang ergibt.

Das umgekehrte Verhalten, nämlich die Bildung von Nebenwurzeln durch Metamorphose eines Knospenvegetationspunktes dürfte nicht selten sein bei den zahlreichen Pflanzen mit blattachselständigen Nebenwurzeln. Ich glaube diese Umwandlung z. B. bei einigen Crassulaceen sicher beobachtet zu haben, die anatomische Untersuchung bietet aber erhebliche Schwierigkeiten. — Ein solcher plötzlicher Organwechsel an einer bestimmten Stelle der Pflanze scheint auf den ersten Blick, nicht allein in physiologischer Beziehung, sondern vor Allem für die vergleichende Morphologie eine sehr wichtige Erscheinung, denn man konnte meinen, dass derselbe bei der phylogenetischen Entwicklung eine Rolle gespielt hätte wodurch der Nachweis der Homologie erschwert oder unmöglich geworden wäre, indem Theile, welche ihrer inneren Natur nach verschieden waren, an homologe Stellen geführt sein könnten. Allein der beinahe lückenlose Parallelismus in der vergleichenden Morphologie der Organe, sowohl der Wirbelthiere wie bei den Phanerogamen, lehrt unzweideutig, dass die hier betrachtete Unregelmässigkeit nur so selten von Einfluss gewesen sein kann, dass man geneigt ist dieselbe mit der besonderen Natur der Knospen und Wurzeln, welche sich den übrigen Theilen als Reproductionsorgane gegenüberstellen, in Verbindung zu bringen. Um so mehr kann man sich dazu veranlasst fühlen, als auch in anderen Gruppen der organischen Welt (Cölenteraten, Vermes) die Reproductionszellen viel Freiheit in ihrer Stellung besitzen — durchaus nicht immer an homologen Stellen gebunden sind. Dieses dürfte damit zusammenhängen, dass jede lebende Zelle, welche einen normalen Zellkern besitzt, die Möglichkeit in sich trägt das Ganze zu reproduziren, die Natur konnte deshalb, so zu sagen jeden Punkt des Körpers für Reproductionszwecke einrichten. Von diesem Standpunkte aus betrachtet, müssen wir uns eben mehr darüber wundern, dass die Stellung der Reproductionszellen so oft eine homologe ist, als darüber, dass wir in vielen Fällen eine solche Homologie nicht vorfinden. —

Einige andere mit der Lehre der Fortpflanzung und der Descendenz zusammenhängende Probleme, welche sich aus meiner umfassenden Fragestellung von selbst ergaben, habe ich zwar im Folgenden, kurz besprochen, allein eine ausführliche Darstellung derselben konnte hier nicht gegeben werden um diese Abhandlung nicht über Gebühr aus zu dehnen. In DARWIN's unerschöpflichen Werken, in BRAUN's *Polyembryonie* und in DÜSING's *Regulirung der Geschlechtsverhältnisse*, findet man viele dieser Fragen von anderen Gesichtspunkten aus

beleuchtet. Auch in VÖCHTING's *Organbildung* und in seiner interessanten Untersuchung über die Regeneration bei *Marchantia polymorpha* kommen viele wichtige Angaben und Betrachtungen vor, welche die meinigen vervollständigen.

K A P I T E L I.

UNTERSCHIED ZWISCHEN CALLUSKNOSPEN UND WURZELKNOSPEN — KNOSPEN UND WURZELN BEI DEN GEFÄSSCRYPTOGAMEN, GYMNASPERMEN UND MONOCOTYLEN.

§ 1. *Der Unterschied zwischen Callusknospen und normalen Wurzelknospen.*

Schon bei einer oberflächlichen Betrachtung der Wurzelknospen findet man, dass dieselben von zweierlei verschiedenem Ursprung sein können. Es kann nämlich entweder durch äussere Eingriffe entstandener Wundcallus zu ihrer Entstehung Veranlassung geben, oder die Wurzelknospen sprossen, vollständig unabhängig von zufälligen Verwundungen, an mehr oder weniger genau bestimmten Stellen der Mutterwurzel hervor. Die Callusknospen bilden sich am leichtesten aus der Calluswucherung, welche aus Cambium und Weichbast an der oberen (dem Stengel am nächsten gelegenen) Wundfläche abgeschnittener Wurzelstücke bei zahlreichen Dicotylen hervorquillt. Seltener entstehen dieselben aus dem Callus, welcher zufälligen Seitenwunden der Mutterwurzel aufsitzt, noch seltener aus dem Holzparenchym fleischiger Wurzeln. Dieser letztere Fall habe ich bei eingepflanzten Wurzelstücken von *Pastinaca sativa* beobachtet.

Unter dem Begriff normaler Wurzelknospen wünsche ich alle diejenigen aus Wurzeln hervorgehenden Knospen zusammenzufassen, welche vollständig unabhängig von zufälliger Verwundung und bei den normalen Wachstumsverhältnissen aus dem noch mit der Mutterpflanze verbundenen Wurzeln entstehen. Ein Uebergang zwischen den letzteren und den Callusknospen wird von denjenigen Knospen gebildet, welche bei einzelnen Pflanzen aus lateralen Calluswucherungen hervorgehen. Diese Letzteren bilden sich, besonders bei fleischigen Wurzeln, beim Dickenwachsthum, aus den, an den Durchbruchstellen der Seitenwurzeln vorkommenden Rindenspalten. Ein sehr schönes Beispiel solcher seitlichen Callusknospen habe ich bei *Populus alba* aufgefunden, während *Populus tremula*

und *P. dilatata* normale Wurzelknospen erzeugen. Auch *Geranium sanguineum* und *Brassica oleracea* kann ich hier als Beispiele nennen.

Der Unterschied zwischen normalen Wurzelknospen und Callusknospen ist bisher von den Botanikern nicht mit genügender Schärfe beachtet. Zwar finden sich in TRÉCUL's Abhandlung über die Adventivknospen,* die beiden Knospenformen sorgfältig abgebildet, — und dadurch mag sich erklären, dass selbst practische Gärtner den Gegensatz bemerkt haben, † — in seiner Abhandlung selbst nimmt TRÉCUL darauf aber keinen weiteren Rücksicht. Andere Botaniker — mit Ausnahme von WITTRÖCK — haben sich, für so weit mir bekannt, durchaus nicht oder nur beiläufig mit dieser Unterscheidung befasst. WITTRÖCK dagegen gibt in seiner Uebersicht der Wurzelsprosse überall an, ob die Knospen aus der Schnittfläche oder aus den Seiten der Wurzeln entstehen. §

§ 2. *Wurzelknospen bei den Gefässcryptogamen. Veränderung eines Wurzelvegetationspunktes in eine Knospe.*

Wahre laterale Wurzelknospen sind mir bei den Gefässcryptogamen nicht mit Sicherheit bekannt. Zwar findet man bisweilen angegeben, dass *Ophioglossum vulgatum* solche erzeugt, und DUVAL-JOUE erwähnt das Vorkommen derselben bei *Botrychium Lunaria*.** Diese Angaben scheinen sich aber nicht weiter bestätigt zu haben.

Dagegen gibt es mehrere Fälle unter den Gefässcryptogamen, bei welchen die Umwandlung eines Wurzelvegetationspunktes in eine Knospe zu Stande kommt. SACHS scheint eine solche Veränderung bei dem Farn *Platycerium Willinkii* beobachtet zu haben, er führt aber keine weiteren Besonderheiten darüber an. Bei *Ophioglossum vulgatum* beruht die vegetative Vermehrung, welche eine sehr ausgiebige ist, ausschliesslich auf der Bildung von Wurzelknospen. Diese besitzen zwar anscheinend eine laterale Stellung, dieselben sind aber aus dem terminalen Vegetationspunkt der Wurzel entstanden. †† Sofort nach ihrer Anlage sprosst aus ihrer Basis eine Nebenwurzel, welche ganz genau in der Richtung

* Sur l'origine des bourgeons adventifs, *Annal. d. sc. nat. Bot.*, Sér. 3, Vol. 8, pg. 268. 1847.

† Man vergl. z. B. NEUMANN's *Kunst der Pflanzenvermehrung* (aus dem Französischen), 4^e Aufl. pg. 78. Weimar 1877.

§ WITTRÖCK's Eintheilung der Wurzelknospen in reparate, additionelle und necessäre (*Bot. Centralblatt*, B. 17. 1884), fällt aber nicht mit der meinigen zusammen.

** BILLOT, *Annotations à la Flore de France et d'Allemagne*. 1862, pg. 253.

†† G. HOLLE, Ueber Bau und Entwicklung der Vegetationsorgane der Ophioglosseen. *Bot. Zeit.* 1875, Taf. 3, Fig. 10.

der Mutterwurzel fortwächst und von dieser die unmittelbare Verlängerung darzustellen scheint, weil sie sich auch in Form und Dicke davon durchaus nicht unterscheidet. Bei einer genauen Untersuchung kann man aber den wahren Sachverhalt daraus kennen lernen, dass sich ringsum die Ansatzstelle der neugebildeten Wurzel ein kleiner Gewebering findet, welcher dadurch entsteht, dass eine dünne Rindenschicht der Knospenbasis aus welcher die Wurzel hervorsprosst, von dieser durchbrochen und zur Seite gedrückt wird; diese Gewebeschicht ist aber nicht dicker wie ein oder zwei Zellen, sodass die Wurzel beinahe vollständig exogen entsteht. Im Ganzen verhält sich die Sache so als ob sich an der Wurzelspitze ein Embryo gebildet hat. Es war VAN TIEGHEM welcher diese Entwicklungsgeschichte zu erst beschrieb, * und ich habe seine Angaben bestätigt gefunden.

PFEFFER entdeckte, dass die noch mit der Pflanze verbundenen Wurzelträger von *Selaginella laevigata*, *S. Martensii* und *S. inaequalifolia* unter gewissen Bedingungen zu Zweigen auswachsen können. † Er fand, dass die Entfernung der beiden Gabeläste, oberhalb der Winkel wo die Stengel dichotomiren, das Auswachsen der dort befindlichen ruhenden Anlagen der Wurzelträger zu beblätterten Zweigen begünstigt, und ferner sah er, dass der basale Theil solcher, aus Wurzelträgern entstandener Zweige in mancher Beziehung ein Zwischengebilde zwischen Stengel und Wurzelträger war. Ich selbst fand, dass wenn man Stecklinge schneidet von *Selaginella Martensii*, *S. denticulata* und *S. Galeottiana* und diese in feuchten Sand hineinstellt, die Wurzelträger (*bw'*) unter der Bodenoberfläche in gewohnter Weise auswachsen und Wurzeln bilden (*w* Fig. 1 Taf. I) während die oberhalb des Bodens vorkommenden Anlagen der Wurzelträger (*bw*) auf der von PFEFFER angegebenen Weise zu Blattsprossen (*bs*) auswachsen. Diese sind sofort grün, — allein dieses gilt auch für die gewöhnlichen oberirdisch entstandenen Wurzelträger, — und sie tragen zuerst einige unter sich gleiche lancettliche primordiale Blätter, welche sehr verschieden sind von den sich später entwickelnden. Sie bilden unmittelbar nach ihrer Entstehung ein oder zwei neue Wurzeln (*wz*) welche so tief möglich an ihrer Basis also in der nächsten Nähe des Mutterstammes entspringen.

Andere adventive Sprossungen wie diese aus Wurzelgebilden entstandenen, habe ich bei *Selaginella* nicht bemerkt, und ich bin überzeugt, dass die vegetative

* Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. *Ann. d. sc. nat. Bot.* 1872, pg. 114.

† Die Entwicklung des Keimes der Gattung *Selaginella*. HANSTEIN's *Botan. Abhand.* Bd. I. Heft 4, pg. 67, 1871.

Vermehrung dieser Pflanzen ausschliesslich und immer auf der hier beschriebenen Umwandlung beruht.

HOFMEISTER hat zwar eine ganz andere Auffassung der Adventivknospen der Selaginellen gegeben, wie die hier vorgetragene; ich vermute aber, dass er sich hat irreführen lassen durch die Nichtentfaltung des einen der Dichotomiezweige, wie es bei den Dichotomen oft vorkommt und was natürlich bei der Beurtheilung der Sprossungssysteme zuerst zu Sicherheit gebracht werden muss.

Es sei mir erlaubt der Uebersichtlichkeit halber an dieser Stelle die wenigen anderen in der Literatur genannten Fälle von Wurzelumwandlungen in Knospen einzuschalten.

Da durch BERTRAND * gezeigt worden ist, dass bei *Phylloglossum Drummondii*, entgegen der Annahme VAN TIEGHEM's keine Wurzelknospen vorkommen, habe ich hier über in Sprosse sich verwandelnde Wurzeln bei den Gefässcryptogamen nichts Weiteres mitzutheilen.

Unter den Monocotylen zeigt *Neottia Nidus-avis* bekanntlich Erscheinungen, welche mit den bei *Ophioglossum* beobachteten in mancher Hinsicht übereinstimmen. † Die Metamorphose des Wurzelvegetationspunktes in eine Blattknospe scheint auch hier das einzige Mittel wodurch diese, gewöhnlich *annuelle* Pflanze, zu perenniren vermag. In den Vogesen, wo man die Pflanze oft findet, habe ich 1885 vergebens nach Wurzelknospen gesucht, und auch IRMISCH sagt, § dass sehr viele Pflanzen durchaus keine bilden und bei denjenigen Exemplaren, wo man mehrere solche Knospen beobachtet, sterben die meisten frühzeitig. In einem einzelnen Falle hat IRMISCH die Knospe etwas hinter dem eigentlichen Vegetationspunkte gefunden und abgebildet, seine Figur zeigt eine laterale exogene, übrigens mit der terminalen durchaus übereinstimmende Knospe, welche in ihrer Stellung unabhängig von den Seitenwurzeln ist.

Es hat mir immer ein auffallendes Zusammentreffen zugeschienen, dass *Neottia*, ausser ihren wandelbaren Wurzelmeristemen noch die seltene Eigenschaft besitzt ihre Nebenwurzeln exogen aus dem Stengel zu erzeugen, und dazu, an den unterirdischen Rhizomen in solcher Menge, dass es nicht leicht ist die Oberfläche des Stengeltheiles derselben zwischen den dichtgedrängten Wurzeln zu

* *Comptes rendus* 1883, II. pg. 612 und 715.

† E. PRILLIEUX, De la structure anatomique et du mode de Végétation du *Neottia Nidus-avis*. *Ann. d. sc. nat. Bot.* 1856. Sér. 4, T. 55, pag. 267. E. WARMING, Om rødderne hos *Neottia nidus-avis*. *Meddel. f. d. naturhist. Foren. i. Kjöbenhavn.* 1874, pag. 24 met Fig.

§ Einige Bemerkungen über *Neottia Nidus-avis* und einige andere Orchideen. *Abhand. d. Naturw. Ver. zu Bremen.* Bd. 5. Heft 3. 1877. pg. 507.

erblicken. Im Ganzen macht die Pflanze den Eindruck als ob die Verwandtschaft zwischen ihren Wurzeln und Rhizomen eine viel nähere ist, wie bei ihren grünen Verwandten. Bei *Corallorhiza* und *Epipogium* ist diese Verwandtschaft eine so nahe geworden, dass man zweifelt ob man für die unterirdischen Theile den Namen von Stengelorganen oder von Wurzeln gebrauchen muss. Es ist daher als ob man eine „Bastardbildung“ zwischen diesen beiden Organformen vor sich hat. Dieser Vergleich, wie fremd er auch anfänglich klingen mag, tritt dem Verständniss näher, wenn man annimmt, dass die verschiedenen Organe der nämlichen Pflanze, oder des nämlichen Thieres, aus verschiedenartigem Protoplasma entstehen, dass zwar überall in den Zellkernen gleichmässig vertheilt ist, sich aber bei der Entwicklung entmischt, so dass man von dem eigentlichen Zellplasma, — wodurch die Form der Organe höchstwahrscheinlich zunächst bestimmt wird, — sagen kann: soviele durch Lage, oder auf irgend eine andere Weise verschiedenartige Zellen, soviele verschiedene Cytoplasten gibt es. Die gleichzeitige Entwicklung zweier solcher elementärer Protoplasten würde sich mit Bastardirung vergleichen lassen.

Zu den Monocotylen mit wandelbaren Wurzelmeristemen zurückkehrend, muss ich noch erwähnen, dass nach BEER* bei der Orchidee *Catasetum tridentatum* ein ähnlicher Fall wie bei *Neottia* vorkommt, und das GOEBEL terminale Wurzelsprosse bei der Aroidee *Anthurium longifolium* fand.†

Um dieser Uebersicht eine gewisse Abrundung zu geben will ich hier die Dicotylen mit in Betracht ziehen. Auch bei diesen ist die directe Veränderung einer Wurzelspitze in eine Knospe bisher nur ausserordentlich selten beobachtet. Von den drei dessbezüglichen Angaben welche ich in meiner Literatur gefunden habe, scheint mir die Folgende der Erwähnung werth.

Bei einer von KARSTEN beobachteten doppelten Gartenbalsamine§ bildeten sich aus der Spitze einer Adventivwurzel, welche an einem der unteren Stengelknoten sass, eine Inflorescenz von drei *Blüthenknospen*; kurz nachdem die Inflorescenz durch die Rinde nach aussen gekommen war öffnete sich eine der Blüthen, ergab sich als doppelt und war mit den übrigen Blüthen der Pflanze identisch. Es geschah dieses in dem heissen Sommer von 1858 bei einer Pflanze, welche vor einem dem Osten zugewendeten Fenster in der voller Sonne gewachsen war. KARSTEN hat die Blüthen-tragende Wurzel abgeschnitten und an A. BRAUN gegeben. Es gelang ihm nicht durch künstliche Einflüsse die Veränderung aufs Neue zu Vorschein zu rufen.

* Studien über die Orchideen, pg. 56 (citat nach IRMISCH).

† Ueber Wurzelsprosse bei *Anthurium longifolium*. Bot. Zeit. 1878, pg. 645.

§ Blumenentwicklung aus einer Wurzelspitze, beobachtet von H. KARSTEN. Flora 1861, pg. 232.

Am Ende dieser Uebersicht habe ich hervor zu heben, dass der hier betrachtete Functionswechsel einer Organanlage eine viel allgemeinere Erscheinung ist als wie man bisher glaubte; man hat dieselbe bei der Entwicklung mancher lateraler Wurzelknospen zu suchen, von welchen unten gezeigt werden wird, dass sie oft aus Wurzelanlagen entstehen.

§ 3. Nebenwurzelstellung bei den Gefässcryptogamen.

E. JANCZEWSKI hat eine sehr genaue Beschreibung der Wurzel- und Knospenbildung bei den Equiseten gegeben, * ich habe seine Angaben für *Equisetum arvense* und *E. limosum* bei der Nachuntersuchung durchaus zutreffend gefunden. Nachdem er darauf aufmerksam gemacht hat, dass man bei den Equisetenstengeln nicht selten Dichotomieerscheinungen beobachten kann, zeigt er, dass die scheinbar endogenen Knospen dieser Pflanzen wirklich exogen entstehen und zwar auf eine ähnliche Weise, wie bei den Moosen *Sphagnum* und *Fontinalis*, nämlich mitten unter den Rückennerven der Blätter aus den Stengelinternodien; † erst durch späteres Wachsthum gelangen die Knospen nicht nur an dem nach unten gekehrten Ende der Internodien, sondern noch tiefer hinab, und brechen durch die Blattscheiden, welche sich auf dem Knoten *unterhalb* des genannten Internodiums finden nach aussen; die zu den Knospen gehörigen Blätter stehen desshalb auf dem *zweitoberen* Knoten. Die Equisetumknospen haben also in Bezug auf die Blätter eine ähnliche Stellung wie die Wurzeln von *Ophioglossum* und *Botrychium*, welche in den Blattachsen stehen, anatomisch aber mit dem fünftoberen Blatte unter dessen medianer Rückenseite sie befestigt sind zusammenhängen. Für unseren Zweck ist es nun besonders wichtig, dass die Wurzeln bei *Equisetum* immer zu einer Knospenanlage gehören, daraus entstehen. Man könnte die Sache auch dadurch klar legen, dass man sagte: die Pflanze bildet an den genannten Stellen Embryonen; diese Embryonen be-

* Recherches sur le développement des bourgeons dans les Prêles, *Mém. d. l. Soc. d. sc. nat. de Cherbourg*, T. XX (2e Sér., T. X) 1876—77, p. 69. FAMINTZIN (*Mélanges biol. d. St. Pétersbourg*, T. 9, 1876, pag. 573) kam zu gleicher Zeit wie JANCZEWSKI zum Resultat, dass die Equisetenknospen exogen entstehen, doch enthält seine Arbeit Nichts über die Wurzeln dieser Pflanzen.

† JANCZEWSKI und FAMINTZIN sagen zwar „in den Blattachsen“, das ist aber nicht richtig, denn die Knospen gehören weder zu den Blättern des nächst unteren Knotens, noch zu den Blättern des Knotens auf welchen sie befestigt sind, sondern zu dem nächst oberen Knoten; ersteres desshalb nicht weil sie noch höher entstehen wie die Blätter des Knotens woraus sie hervorbrechen; zu diesen letzteren Blättern gehören sie nicht weil sie zwischen denselben entstehen und nicht morphologisch damit zusammenhängen, allein dieser Zusammenhang existirt zu den Blättern des nächst höheren Knotens.

sitzen aber eine sehr eigenthümliche Structur, denn sie bestehen, aus der Knospenanlage, mit ein, zwei, * drei, vier, fünf oder selbst sechs Wurzelanlagen. An den oberirdischen Theilen wachsen die Knospen zu den wohlbekannten ruthenförmigen Zweigen aus, während die dazu gehörigen Wurzeln vollständig rudimentär bleiben, und theilweise atrophiren; mikroskopisch kann man dieselben jedoch unten an jedem Zweige auffinden. Unter der Erde bleiben die Knospen dagegen in ihrer Entwicklung zurück und nur die Wurzelanlagen entfalten sich. Bei *Equisetum limosum* findet die Wachsthumshemmung schon so frühzeitig statt, dass man selbst bei genauer mikroskopischer Betrachtung in erwachsenen Organen nur eine Wurzelgruppe ohne Knospe bemerkt, welche sich aber durch lückenlose Uebergangsreihen mit den oberirdischen Embryonen als homolog erweist. JANCZEWSKI nennt die eigenthümlichen Knospen woraus diese Wurzelbündel entstehen „rhizogene Knospen“ und er bemerkt dazu: „Les vrais bourgeons rhizogènes dérivent, à ce qu'il nous a toujours semblé, de cellules-mères extérieures comme celles des bourgeons à rameaux; avec le temps le tissu de la gaine voisine les entoure de toutes parts et les rend réellement intérieures.“

Andere wie diese, aus den „Knospen-Embryonen“ oder deren Anlagen hervorgehende Wurzeln besitzen die Equiseten (die Abbildungen der Calamiten erlauben die Annahme, dass sie in dem nämlichen Falle verkehrten) überhaupt nicht; die Hauptwurzel macht darauf natürlich keine Ausnahme.

Bei den Rhizocarpeen findet man die nämliche Beziehung zwischen Sprossen und Wurzeln wie bei den Equiseten. Da die Sache für so weit mir bekannt, noch von keinem Botaniker in diesem Lichte betrachtet wurde, will ich hier die Resultate wozu C. NÄGELI gekommen ist † und welche ich selbst für *Pilularia* und *Marsilia* bestätigt gefunden habe, erwähnen.

Bei *Marsilia quadrifolia* tragen die kriechenden Stämmchen auf der Oberseite zwei Blattr Reihen, welche ungefähr $\frac{1}{4}$ des Stengelumfangs von einander entfernt sind. Seitlich neben jedem Blatte und zwar (mit Rücksicht auf die horizontale Lage der Stammachse) nach unten von demselben befindet sich ein Ast, welcher fast gleichzeitig mit dem Blatte angelegt wird aber sich langsamer entwickelt. Die Aeste sind demnach ebenfalls alternirend zweizeilig, und zwar mit einem Abstand von ungefähr 180° . Fast gleichzeitig mit dem Blatte und dessen Ast wird in gleicher Höhe (Entfernung vom Scheitel) eine Wurzel angelegt. Dieselbe ist von der Insertionsstelle des Blattes etwa um 90° entfernt.

* Bei *Equisetum arvense* der gewöhnliche Fall, die beiden Wurzeln sitzen hier unmittelbar über einander.

† *Beiträge zur Wissensch. Botanik*. Heft 1, pag. 54, 1858.

Ihm folgt sehr bald eine zweite dem Blatte näher liegende, darauf zuweilen in gleicher Richtung noch eine dritte und selbst eine vierte, so dass diese Seitenwurzeln eine Querreihe bilden deren letztes Element (nämlich das vierte, zuweilen auch das dritte) deutlich am unteren Theile des Astes stehen. Ausser diesen Seitenwurzeln kommen noch Adventivwurzeln vor, meistens 1—5 an einem Internodium. Sie nehmen in der Regel die Mittellinie der unteren Stengelseite ein, und bilden somit eine unpaare Zeile.

Die anatomische Untersuchung ergibt, dass der Centralcylinder des Stämmchens sich aus meistens fünf Fibrovasalsträngen zusammenstellt, drei derselben liegen auf der Oberseite und sind Blattspurstränge, die zwei unteren sind stammeigenen. Die Blätter senden je einen Strang in den Stamm, die Aeste drei, wovon der eine mit der Spur des zugehörigen Blattes, die zwei anderen mit den stammeigenen Strängen verschmelzen. Die Centralcylinder der Wurzeln verbinden sich mit dem benachbarten stammeigenen Strang; die der Adventivwurzeln vermittelt Schenkeln mit den beiden stammeigenen Strängen.

Schon bei den Keimpflanzen werden diese Verhältnisse genau auf der beschriebenen Weise angetroffen. *

Bei *Pilularia globulifera* ist alles in der Hauptsache wie bei *Marsilia*. „Die Stellung der Blätter, Aeste und ersten Seitenwurzeln ist die nämliche. Die beiden Zeilen der letzteren sind einander viel mehr genähert als die beiden Blattzeilen. Auf die erste Seitenwurzel folgt bald eine zweite, zuweilen auch eine dritte, welche schon deutlich aus der Basis des Astes entspringt“ (NÄGELI l. c.). Die anatomischen Verhältnisse sind hier aber einfacher da die Blattspurstränge im Stamme von *Pilularia* zu einem einzigen Strange verschmelzen und auch der stammeigene Strang einfach ist. Der Centralcylinder der Wurzeln verbindet sich nur mit dem zuletzt genannten Strange, derjenige des Seitenzweiges so wohl mit diesem wie mit dem Foliarstrange des Mutterorganes.

STRASSBURGER hat gezeigt, dass auch bei *Azolla* die Wurzeln neben und auf den Seitenzweigen entstehen.

Bei den Lycopodien und den Selaginellen ist der Zusammenhang der Wurzeln mit den Seitenästen in vielen Fällen ebenso deutlich wie bei den Wasserpflanzen. Zwar findet man in Bezug auf *Lycopodium* gewöhnlich angegeben, dass die am Stamme befindlichen Wurzeln ohne Ordnung daran vorkommen, Abbildungen zeigen aber meistens, dass die Wurzeln neben den Dichotomiewinkeln entspringen und sich nur dadurch von den Selaginellawurzeln unterscheiden,

* Man verg. z. B. die Figuren von BRAUN in: Nachträgliche Mittheilungen über die Gattungen *Marsilia* und *Pilularia*, Monatsber. d. Akad. d. Wiss., 2, pag. 635, Berlin, 1872.

dass sie, bei den kriechenden Arten, aus der unteren Stammseite entstehen, während die Wurzeln bei *Selaginella* (vergl. pag. 16) der Oberseite des Stammes angehören. Bei *Lycopodium clavatum* und *L. inundatum* kann man leicht Wurzeln antreffen, welche von den eigentlichen Gabelstellen weit entfernt sind; allein eine genauere Betrachtung lehrt, dass neben manchen derselben (bei *L. inundatum* fand ich es immer so) ein rudimentär gebliebener Gabelzweig sitzt. Ob dieses auch für andere Arten zutrifft kann ich nicht sagen, bezweifle es aber kaum. Für die unterirdisch angelegten Wurzeln von den aufrechten Lycopodien, wie *L. Selago*, konnte ich einen Zusammenhang mit der Gabelung zwar nicht überall deutlich sehen; die oberirdischen, durch die Rinde bis in den Boden durchdringenden Wurzeln entstanden bei meinem Materiale dagegen theilweise sehr deutlich, anderntheils zweifelhaft, in der Nachbarschaft der Gabelstellen.

Bei *Isoetes* scheint die Wurzelstellung mit derjenigen der Blätter zusammen zu hängen, aber die Sache ist noch niemals genau untersucht. Auch das Verhalten der fossilen Dichotomen ist in dieser Beziehung unbekannt.

Bei *Ophioglossum* und *Botrychium* mit ihren fünfzeiligen Blättern, findet sich gerade unter jedem Blatte — davon durch $4\frac{1}{2}$ Internodien getrennt — eine Wurzel. Diese Stellung ist derjenigen bei *Equisetum* analog, nur mit dem Unterschiede, dass zu den Ophioglosseewurzeln keine Knospen gehören. Die Marattiaceen scheinen sich ähnlich zu verhalten wie die Ophioglossees; sie können aber Knospen bilden, welche am Blattgrunde oder auf den Stipeln sitzen.

Leider kann ich auf die Knospen- und Wurzelbildung bei den übrigen Farnen nicht näher eingehen, weil meine Kenntnisse in dieser Beziehung noch zu unvollständig sind; nur kann ich angeben, dass bei den von mir untersuchten Formen die Arten welche Knospen aus dem Blattstiele erzeugen ebenfalls aus diesem Organ Wurzeln bilden (*Aspidium Filix mas*), während stengelständige Knospen auch von stengelständigen Wurzeln begleitet werden (*Polypodium vulgare*).

§ 4. Die Gymnospermen.

Ueber die Knospen- und Wurzelbildung der Gymnospermen ist nur sehr wenig bekannt. Auch ich kann darüber nur einige fragmentarische Bemerkungen machen, und doch ist es eben diese Gruppe, wofür die Frage besonders interessant ist, so dass ich hoffe, dass andere Botaniker, welche in einer besseren Lage zur Beobachtung dieser Pflanzen sind wie ich, ihre Aufmerksamkeit darauf richten wollen.

Callusknospen werden in vereinzeltten Fällen an abgehauenen Tannenstöcken gefunden, wahrscheinlich nur in den seltenen Fällen, wenn die Wurzeln der Stöcke

mit den Wurzeln benachbarter Fichten- oder Tannenbäume verwachsen sind, was nach GÖPPERT* dann und wann vorkommt. Geschieht eine solche Verwachsung nicht, so ist bei den von mir beobachteten Coniferen die Callusbildung aus dem Cambium so gering, dass von der Entstehung von Knospen durchaus nicht die Rede sein kann. Die Stockknospen wachsen aus zu orthotropen Sprossen, welche mit der Hauptachse identisch sind; sie gleichen denjenigen Knospen welche bei manchen Coniferenstecklingen sich unterirdisch aus dem basalen Callus bilden. Dieselben besitzen durch diese Eigenschaft einen grossen gärtnerischen Werth, da die aus gewöhnlichen Seitenästen gewonnenen Stecklinge die Eigenthümlichkeiten, durch welche diese Seitenäste sich von der Hauptachse unterscheiden, nicht nur auf ihre Verzweigungen übertragen, sondern an und für sich beim fortwachsen niemals verlieren, so dass sie auch nie mit der Hauptachse identisch werden können. Eine ähnliche Constanz der „Knospenindividuen“ findet man bei manchen — besonders australischen — Papilionaceen, und, in geringerem Grade, bei den Rosen, dem Epheu und bei einigen anderen Pflanzenarten zurück. Das Vorkommen verschiedenartiger Sprosssysteme mit constanten erblichen Eigenschaften bei einer einzelnen Pflanze erinnert an die männlichen und weiblichen Zweige gewisser monöcisch gewordener Diöcisten, welche als Stecklinge benutzt ihr Geschlecht beibehalten.

Nur *Cunninghamia sinensis* scheint normale Wurzelknospen zu erzeugen, welche sich aus den Narben abgerissener Seitenwürzeln zu entwickeln vermögen und die Vermehrung dieser Pflanze durch Wurzelohden gestatten, wobei orthotrope und auch in anderen Hinsichten normale Individuen entstehen.

Araucaria Cunninghamii und *Ginko biloba* werden zwar durch Wurzelstecklinge vermehrt, allein die Natur der dabei entstehenden Knospen ist mir unbekannt, ich zweifle aber nicht, dass sie sich in den Seitenwurzelachseln bilden werden; mit Ginkowurzeln habe ich viele vergebliche Versuche gethan, die Wurzeln faulten immer, wahrscheinlich weil mir die nöthige Bodenwärme fehlte.

Die Stengelorgane der Gymnospermen scheinen nur eine sehr beschränkte Neigung zur Nebenwurzelbildung zu besitzen, und dazu nur veranlasst werden zu können, wenn sie als Stecklinge verwendet werden. Bei einigen Versuchen, welche ich anstellte um die Anordnung der Nebenwurzeln kennen zu lernen, fand ich, dass bei *Juniperus*, *Taxus*, *Thuya* in den Ansatzstellen der Seitenzweige an die Mutteräste noch die stärkste Neigung zur Wurzelbildung existirt, so dass man schliessen muss, dass sich an diesen Stellen, in der Rinde, eine relativ besonders wirksame rhizogene Schicht befindet.

* Monographie der fossilen Coniferen, pag. 254, Leiden 1850, und anderswo.

§ 5. Die Wurzelknospen der Monocotylen.

Die bei den Monocotylen nur selten gefundenen Wurzelknospen will ich nach den Familien, worin mir solche bekannt geworden sind, aufzählen.

Liliaceen. WARMING beschreibt das Vorkommen von ein oder zwei ziemlich grossen Zwiebeln auf den Wurzeln von *Scilla Hughii*; * eine genaue Betrachtung der von ihm gegebenen Figur zeigt, dass die Zwiebeln unzweifelhaft in den Seitenwurzelachsen sitzen und selbst an ihrer Basis neue Wurzeln erzeugen.

Dioscoreaceen. VAUCHER, KARSTEN und ROYER haben Notizen veröffentlicht über das Vorkommen von Wurzelknospen bei *Tamus communis*, anderswo fand ich auch *Tamus elephantipes* als Wurzelknospen erzeugend genannt, Näheres über diese Knospen ist mir aber unbekannt. Etwas besser bekannt sind die Sprossungsverhältnisse der Dioscoreaknollen. Die Oberfläche dieser Körper ist bei *Dioscorea sativa*, *D. japonica*, *D. edulis*, und wahrscheinlich bei vielen anderen Arten, mit Narben überdeckt, welche die Gipfel kleiner Rindenhügel einnehmen; dieselben entsprechen den abgestorbenen im vorhergehenden Sommer gebildeten annuellen Seitenwurzeln. Pflanzte man ganze Wurzeln, oder Schnittstücke davon, im Frühjahr in feuchten Sand, so sieht man bei Kammertemperatur schon nach wenigen Tagen an vielen Stellen, welche zu den eben genannten Narben durchaus nicht in Beziehung stehen, und wie diese, augenscheinlich *völlig regellos* angeordnet sind, aus der Rinde Seitenwurzeln hervorbrechen. Der anatomische Vorgang dabei ist durchaus mit der Nebenwurzelbildung aus den Monocotylenstengeln zu vergleichen, und dieses um so mehr, als die Dioscoreenknollen, obschon wahre Wurzelorgane, vollständig in ihrem Bau mit Monocotylenstengeln übereinstimmen. Man findet nämlich in denselben einen stark entwickelten Centralcylinder, welcher von einer ungefähr Millimeter-dicken Rinde eingeschlossen ist. Die Oberfläche des Centralcylinders besteht aus einer 6—10 Zellschichten dicken Pericambiummantel („couche dictyogène“ von MANGIN, „Perizikel“ von VAN TIEGHEM); die Gefässbündel welche collateral sind mit nach aussen gewendeten Phloem, liegen ordnungslos im Grundgewebe des Centralcylinders und sind oft theilweise im Pericambium versenkt. An den Stellen wo sich eine Nebenwurzel bildet sieht man das Periderm der Rinde aufreissen, und eine saftige, aus losen Zellen bestehende, weisse, kuppenförmige Masse hervortreten, worin sich die Nebenwurzel befindet. Der Centralcylinder sowie die innere Rinde der Letzteren entsteht aus dem Pericambium, die äussere Rinde, die Epider-

* *Botan. Tidskr.* 1877, pg. 53.

mis und die Wurzelmütze aus der Rinde der Mutterwurzel. Die benachbarten Gefäßbündel des Centralcylinders, deren oft zwei oder drei unter einer einzigen Wurzelanlage liegen, treten bald durch Gefäßstränge mit dieser Neubildung in Verbindung.

Die meisten Seitenwurzeln wachsen nun weiter zu einfachen Wurzelsasern aus. Einzelne derselben, namentlich diejenigen, welche sich an der Spitze der eingepflanzten Wurzeln oder Wurzelstücke befinden, sind von dem ersten Augenblicke, wo ich dieselben beobachtete, in unmittelbarer Verbindung mit einer Knospe, welche sich so frühzeitig entwickelt hatte, dass ich nicht feststellen konnte ob die Seitenwurzel aus der Knospe oder umgekehrt die Knospe aus der Seitenwurzel entstanden war; das Ganze macht deshalb, wie SACHS bemerkt* schon vom Anfang an den Eindruck eines Embryo. Dieser Vergleich ist auch in soweit zutreffend, als das spätere Wachsthum der Seitenwurzel unterhalb der Knospe eine andere Richtung einschlägt, wie wenn keine Knospe damit verbunden ist; sie wird nämlich stark positiv geotropisch und es entsteht daraus eine neue Knolle eben wie aus der Hauptwurzel eines Keimlings; Wurzel und Knospe zusammen bilden denn auch später eine Pflanze welche eine gewöhnliche Hauptwurzel zu besitzen scheint und sich durchaus nicht von einer Samenpflanze unterscheidet. Da die Wurzelknospen nur sehr vereinzelt entstehen ist es schwierig ihre ersten Anlagen zu finden, mir ist das wenigstens noch nicht gelungen. Kaum brauche ich noch zu erwähnen, dass ich für die allgemeine Ansicht, zu jeder Wurzel gehöre ausnahmslos eine Knospe, wie bei *Equisetum*, in den Dioscoreaknollen mikroskopisch keine Stütze gefunden habe.

Orchideen. Die fleischigen Orchideenwurzeln scheinen sich oft sehr gut für die Reproduction zu eignen und verdienen in dieser Hinsicht näher untersucht zu werden. Bei *Spiranthes autumnalis* und *S. aestivalis* kann man das Oberende der Wurzel bis auf beträchtlicher Tiefe entfernen und dennoch aus dem Unterende eine Knospe hervorgehen sehen, welche die Pflanze so zu sagen unmittelbar regeneriert, weil dieselbe schon bei ihrer Entstehung mit breiter Basis der Wundfläche aufsitzt und später die regelrechte Verlängerung der Wurzel darzustellen scheint. Auch bei *Neottia Nidus-avis* hat IRMISCH ein ziemlich starkes Reproductionsvermögen in abgeschnitten Wurzelstücken beobachtet. Bei *Sturmia Loeselii*, † *Malaxis paludosa* und *M. monophyllos* findet man bisweilen in der

* Stoff und Form der Pflanzenorgane, *Arbeiten d. bot. Inst. in Würzburg*. Bd. II. 1882, pg. 709.

† Für *Sturmia* abgebildet bei IRMISCH, Zur Morphologie der Knollen- und Zwiebelgewächse. Taf. X, Fig. 18a. Berlin 1850.

freien Natur eine kleine Gruppe von Knospen auf der Gipfel (Oberende) unversehrter vorjähriger Knollen, welche durchaus unabhängig von den Blättern sind, und wahre Adventivknospen genannt werden können. *

Inzwischen scheinen die lateralen Sprosse auf den Orchideenwurzeln selten zu sein. Dass dieselben vereinzelt Male bei *Neottia* gefunden wurden, ist schon oben (pag. 17) erwähnt. Wichtiger und allgemeiner ist das Vorkommen seitlicher Knospen auf den Wurzeln von *Cephalanthera rubra*, welche durch IRMISCH ausführlich beschrieben worden sind. † Dieselben sitzen vereinzelt oder in kleinen Gruppen von zwei bis drei neben oder auf der Basis von Seitenwurzeln, welche sich von der Mutterwurzel abzweigen; sie besitzen also genau die nämliche Stellung wie die wurzelbürtigen Zwiebeln von *Scilla Hughii* und die Reproduktionsknospen der Dioscoreenknollen. IRMISCH fand, dass nichtblühende Pflanzen, welche an schattenreichen Stellen wachsen, besonders zu der betrachteten Knospenbildung geeignet sind. Die knospentragenden Wurzeln können noch mit der Mutterpflanze verbunden sein, oder ganz frei im Boden liegen und dann noch lange Zeit fortwachsen und sich verzweigen. Sind die Knospen zu selbständigen Pflänzchen geworden, so bleiben dieselben oft einen ganzen Sommer in schlafendem Zustand im Boden zurück. Für einige andere *Cephalanthera*-arten, wie *C. pallens*, *C. ensifolia* und *C. grandiflora* glaubt IRMISCH, dass die Reproduktion vermittelt Wurzelknospen sehr wahrscheinlich ist, festgestellt ist dieses aber noch nicht.

In einer Gartenzeitschrift fand ich die Angabe, dass bei *Phalaenopsis Schilleriana* Seitenknospen auf den Luftwurzeln vorkommen; § möglicherweise sind noch mehrere dergleiche Bemerkungen, die Orchideen betreffend, in der gärtnerischen Literatur zu finden.

In den übrigen Monocotylenfamilien sind mir noch keine Seitenknospen auf Wurzeln bekannt geworden.

§ 6. Nebenwurzelstellung bei den Monocotylen.

Wenn an den unterirdischen Organen, den Knollen, Zwiebeln oder Rhizomen bei den Monocotylen eine neue Knospe entsteht, so ist es eine sehr allge-

* Bekanntlich erzeugt *Malaxis paludosa* ebenfalls kleine Gruppen von Knospen an den Blattspitzen. Ob diese so ausserordentlich propagationsfähigen Individuen reichlich Samen tragen, wofür die Art im Allgemeinen bekannt ist, verdient nähere Untersuchung.

† IRMISCH, *Beiträge zur Morphologie und Biologie der Orchideen*. Leipzig 1853, pg. 32.

§ *The Gardener's World*, I, 1885. Fig.

meine Erscheinung, dass sich, entweder aus der Basis dieser Knospe oder in der Nähe davon aus dem Mutterorgane eine oder mehrere Wurzeln bilden. So sieht man z. B. auf vielen Knollen von *Crocus vernus* im Frühjahr eine dicke rübenförmige Wurzel aus jeder sprossenden Knollknospe nach unten wachsen, so dass die Oberfläche der Knollen dann mit mehreren an Keimpflanzen erinnernde Sprossungen bedeckt sein kann. An den unterirdischen Sprossen von *Triticum repens* findet man meistens drei Nebenwurzeln auf jedem Knoten. Die zwei grössten davon, und niemals fehlenden, stehen rechts und links von der Knospe auf einem etwas niederen Niveau, die dritte ist gewöhnlich der Knospe gegenüber gestellt, was wohl durch die Wirkung der Schwere erklären zu sein dürfte, bisweilen sitzt die dritte Wurzel mitten an der Basis der Knospe; sind vier Wurzeln vorhanden so sitzen sie in zwei Bündeln von zwei Stück rechts und links von der Knospe. Bei den Tulpen gehört zur neuen, in die Zwiebel verändernden Knospe, eine ganze Packete von Wurzeln und ebenso ist es bei den Colchicum-, Bulbocodium- und Merendriaknollen, etc. Bei *Orchis* sitzen die Wurzelanlagen so dicht neben einander dass dieselben zu den bekannten handförmigen oder kugeligen Wurzelknollen zusammenwachsen.* Bei *Calla palustris* und bei gewissen Hydrocharisarten sitzen mehrere oder eine einzelne Wurzel über oder neben den Seitenknospen in den Achseln der Scheidenblätter. Alle diesen Fälle, welche jedermann leicht mit sehr vielen ähnlichen wird vermehren können, stimmen darin überein, dass der neue Spross und die neuen Wurzeln sich zu einander verhalten wie diese Theile im Embryo; die auf dieser Weise entstandenen eigenthümlichen Knospenindividuen zeichnen sich aber gewöhnlich (nicht immer) dadurch aus, dass sie eine ganze Menge von Wurzeln anstatt eine einzige, wie der Keimling, besitzen. Diese Betrachtungen über einen, durch bisher unerklärte Correlation geregelten Zusammenhang zwischen Seitenknospen und Nebenwurzeln, welche wir gegenwärtig bei vielen unterirdischen Stengeltheilen, im vorigen Paragraphen bei gewissen Wurzeln von Monocotylen kennen lernten, erlauben es die bei den unterirdischen Theilen dieser Pflanzen oft ziemlich complizirten Verzweigungsverhältnisse schnell zu verstehen, und ihre Richtigkeit und Allgemeinheit geht besonders daraus hervor, dass sie auch auf viele Dicotylenknollen und Zwiebeln anwendbar sind. Zur Erläuterung meiner Meinung in letzterer Beziehung, beschränke ich mich auf die Erwähnung eines einzelnen Beispieles. Bei *Adoxa Moschatellina* findet man in April an den Zwiebelchen normaler Weise eine einzelne, an ihrer Basis stark verzweigte

* Auf dieser Weise erklärt VAN TIEGHEM die vom gewöhnlichen Wurzelbau abweichende Structur der Ophrydeenknollen.

Wurzel, diese entsteht aus dem Rhizome unten an der Mittellinie der Rückenseite einer Zwiebelschuppe, gehört aber morphologisch und physiologisch zur Achselknospe dieser Schuppe, welche sich entweder zum blühenden Sprosse oder zu einem unterirdischen Ausläufer entwickelt, die Wurzel muss so zu sagen die Schuppe durchbohren um nach aussen zu kommen; der anatomische Ort der Entstehung correspondirt mit der Stelle, wo die Centralcylinder von Seitenknospe und Blattschuppe zusammenkommen.* Selbst eine so sonderbar gebaute Pflanze wie *Corydalis solida* lässt sich der gegebenen Regel sehr wohl unterordnen.

In einigen Fällen lässt sich der Zusammenhang zwischen Nebenwurzeln und Seitenknospen an unterirdischen Stengeltheilen erst durch eine ausführliche anatomische Untersuchung feststellen, während die äusserliche Betrachtung vollkommene Unabhängigkeit zwischen den beiden Organarten vermuthen lässt. Ein sehr schönes Beispiel davon ist die Asphodelee *Antholyza aethiopica*, deren scheibenförmige, unterirdische, knollenartige Stengel mit gewöhnlichen Blattachselständigen Sprossknospen bedeckt sind, während ihre Nebenwurzeln scheinbar ordnungslos überall aus der Knollenoberfläche hervorbrechen. Sucht man die Entstehungsorte dieser Wurzeln auf, so findet man, dass dieselben sich mitten in der Dicke der primären Rinde, also weit entfernt von der Oberfläche des Centralcylinders der Knollen an die Gefässbündel der Seitenknospen ansetzen, und zwar in der Weise, dass ein bis drei solcher Wurzeln sich als zu einer Knospe gehörig ergeben.† Vorläufige Untersuchungen ergaben, dass dieses Verhalten bei vielen Zwiebeln vorzukommen scheint; die erheblichen Schwierigkeiten, welche sich einer richtigen Auffassung der Präparate von solchen Organen entgegenstellen, veranlassen mich jedoch diese Meinung nicht ohne Einschränkung auszusprechen.

In wieder anderen Fällen ist ein Zusammenhang zwischen den Seitenknospen und den Nebenwurzeln, wie es scheint durchaus nicht vorhanden. Ich erinnere z. B. an die zahlreichen Monocotylenrhizome mit anscheinend ordnungslosen internodialen Nebenwurzeln. Inzwischen sind diese bei den horizontalkriechenden Rhizomen gewöhnlich auf der Unterfläche gestellt, oder doch wenigsten hier am reichlichsten entwickelt. Man weiss, dass dieses die Folge der Schwere ist, welche auf einer unbekannten Weise das junge Pericambium der Unterseite der horizontal fortwachsenden Endknospe affizirt, und daraus schon sehr frühzeitig eine, durch kräftigere Zelltheilung sich von

* An einem anderen Fundorte der Pflanze gehörten zwei Wurzeln zur Knospe, die eine sass im linken die andere im rechten Winkel zwischen Rhizomachse und Deckschuppenrand.

† Eine Abbildung von diesem Verhalten gibt MANGIN, Origine et insertion des racines adventives, *Ann. d. Sc. nat. Bot.* T. 14, 1882, Pl. 13, Fig. 41.

dem Pericambium der oberen Rhizomseite unterscheidende rhizogene Schicht bildet. Bedenkt man aber, und das soeben angeführte ist davon ein Beispiel, in wie hohem Maasse und wie ganz allgemein die Wurzelbildung unter dem Einfluss von äusseren Bedingungen, wie Licht, Schwere, Feuchtigkeit, und Sauerstoffzutritt steht, und ferner, dass die Strombahnen der plastischen Nahrung die Stellen der Wurzelbildung unzweifelhaft beherrschen, endlich wie leicht die verschiedenartigsten Organe, wie z. B. die Rückennerven der Blätter von *Crinum Capense* die Basis der Früchten von *Lilium speciosum*, die Wundränder abgeschnittener Zwiebelschuppen von *Lilium tigrinum*, die Blütenstielchen der treibenden Blüten von *Vallisneria spiralis* Wurzeln erzeugen, so muss man sich viel eher darüber wundern, dass wir in so vielen Fällen eine Correlation zwischen Sprossknospen und Wurzeln nachweisen können, als darüber, dass dieses in sehr vielen anderen Fällen nicht gelingt.

Eine Untersuchung der grünen, weniger metamorphosirten Stengeltheile der Monocotylen ergibt erstens als Resultat, dass bei diesen Organen die nodale Stellung der Nebenwurzeln die durchgehende Regel ist. Weshalb ist dieses der Fall? Warum entstehen die Wurzeln nicht auch hier, wie bei so vielen Rhizomen über der ganzen Länge der Internodien zerstreut? MANGIN beantwortet diese Frage mit dem Nachweise, * dass das Pericambium des Centralcylinders in den Knoten durch wiederholte Theilung eine sich für die Wurzelzeugung besonders gut eignende Schicht (couche rhizogène) gebildet hat. Wir können nun aber weiter fragen, weshalb diese Umwandlung eben hier so frühzeitig zu stande gekommen ist. Nur drei Möglichkeiten liegen hier vor: Entweder der Einfluss der Blätter oder derjenige der Seitenknospen muss der Erscheinung zu Grunde liegen, oder Blätter und Seitenknospen begünstigen beide die Wurzelentwicklung. Dass die Blätter durch die Nahrung, welche sie in die Stengel ergiessen die Wurzelbildung fördern ist unzweifelhaft, man denke z. B. an die Blätter von *Ficus elastica* oder *Aucuba japonica*, welche, wie schon früher hervorgehoben, als Stecklinge behandelt aus der Wundfläche ihres abgeschnittenen Stieles ein kraftiges und schönes Wurzelbündel treiben. Allein ein solcher Einfluss kann in dem vorliegenden Falle nicht die Ursache der Wurzelbildung sein, denn diese, oder besser die Entstehung der speciell rhizogenen Gewebeschicht, fällt in einer Zeit wenn die Blätter selbst noch jung und farblos sind und ihre Nahrung aus dem Stengel schöpfen müssen. Nun kann man zwar annehmen, dass das junge Blatt einen unbekannten Einfluss ausübt auf das Meristem des zu diesem Blatte gehörigen Knotens; überlegt man aber, dass die Erzeugung der Nebenwurzeln

* Origine et Insertion der racines adventives, l. c., pag. 294 etc.

doch gewiss in der Hauptsache zum Nutzen des Mutterstengels und besonders der Verzweigungen desselben dienen muss, so wird es kaum abweisber anzunehmen, dass es auch die jungen Seitenknospen selbst sein werden, welche das Knotenmeristem zur Wurzelerzeugung reizen.

Ausser durch die Allgemeinheit der nodalen Nebenwurzelstellung, geben ferner manche niedere Monocotylen, besonders die *Najadeen*, noch auf einer mehr directen Weise, Belege für meine Ansicht. So kann man von den Nebenwurzeln von *Elodea canadensis*, *Zanichellia palustris* und *Halophila ovata* eher behaupten, dass sie aus der Basis der Seitenknospen entstehen, wie aus dem Gewebe des Mutterstengels. Bei *Zostera*, *Posidonia* und *Ruppia* ist der Zusammenhang mit der Seitenknospe zwar weniger deutlich weil der Abstand zwischen Knospen und Wurzeln hier grösser, und die Stellung der letzteren weniger constant ist, jedoch ist dieser Zusammenhang auch hier unzweifelhaft vorhanden. Bei den Arten von *Potamogeton* sind die Nebenwurzeln zwar auf sehr verschiedenen Weisen mit den Knoten verbunden und nur selten blattachselständig, wie bei *Potamogeton densus*, allein ihr allgemeines Verhalten spricht für unsere Regel. Wir finden also in dieser Familie, wenn auch nicht überall, so doch weit verbreitet, eine unverkennbare Analogie in Bezug auf ihre Nebenwurzelstellung mit derjenigen der früher besprochenen Gefässcryptogamen. Bei vielen anderen Monocotylen lassen sich ähnliche Verhältnisse nachweisen.

§ 7. Blattknospen bei den Monocotylen.

Die bei den Monocotylen nur selten vorkommenden normalen Blattknospen, stehen bei den noch mit der Mutterpflanze verbundenen Blättern gewöhnlich an der Blattspitze und dabei auf der Blattoberseite, ich erinnere z. B. an die Knospen von *Curculigo orchidioidea*,* *Drimia lilacina* und an dem kleinen Knospenkamm von *Malaxis paludosa*. Die Blattknospen von den Aroideen *Atherurus ternatus* und *Amorphophallus bulbiferus*, ferner von *Eucomis regia* und *Ornithogalum thyrsoides* sitzen dagegen irgend auf der Mitte der Oberseite und müssen wahrscheinlich als Spaltungsproducte normaler Achselknospen aufgefasst werden, welche passiv durch das wachsende Blatt mitgeführt worden sind. Bei *Ornithogalum scilloides* ist kein Zweifel daran, dass die rückenständigen Knospen der Blätter eigentlich Achselproducte von tiefer gestellten Blättern sind, und nur durch Verklebung und nachträgliche Verschiebung, an ihren so ungewohnten Stellen gelangen. Aehnliches findet man bei manchen anderen Monocotylen.

* Buds out of place, *Gardeners's Chronicle*, 21 Febr. 1885, p. 249. Für die übrige Literatur vergl. man meinen Aufsatz in *Nederl. Kruidk. Archief* 1882, pag. 438.

Bei *Hyacinthus Pouzolsii* werden selbst auf beiden Blattseiten Knospen gefunden. Bei den zuletzt genannten Arten sind die Knospen unzweifelhaft schon als Anlagen da, wenn die Blätter selbst noch im Meristemzustand verkehren, man kann desshalb nicht behaupten, dass die Organisation des fertigen Blattes auf der Knospenentwicklung Einfluss ausgeübt hat. Für *Malaxis*, *Curculigo* und *Drimia* ist es schwieriger die Zeit der Anlage der Knospen zu beurtheilen, auch hier ist es jedoch wahrscheinlich, dass sie sehr frühzeitig entstehen, und dieses mag ebenfalls gelten für die Knospen von *Hyacinthus orientalis*, welche man bei frühzeitig geschädigten Zwiebeln an den Rändern der Zwiebelschalen findet, und welche daran in basipetaler Reihenfolge entstehen.

Bilden sich die Knospen aus der Basis abgeschnittener Blätter, und namentlich, wie bei den Monocotylen Regel, in der unmittelbaren Nähe der Wundfläche aus der Ober- oder Unterseite des Blattes, so kann hier natürlich von einer embryonalen Meristemgruppe, welche in Folge der Verwundung zur Ausbildung gelangt, nicht die Rede sein; ganz sicher können erwachsene Zellen sich hier an der Knospenbildung betheiligen. Es ist merkwürdig wie constant die Epidermis dabei in Betracht kommt, was auch bei den Farnen und Dicotylen gesehen wird, so dass man Grund hat, die knospenbildende Kraft als besonders in der Epidermis rege zu betrachten. Wenn man annimmt, dass Reize durch den Wasserstrom ausgeübt die Knospenbildung veranlassen, so kann die genannte Erscheinung wenig befremden, denn die Epidermis ist das Hauptorgan der Transpiration, besitzt unzweifelhaft besondere Einrichtungen um diese zu reguliren und die Strömungen, welche darin durch Verwundungen entstehen, dürften vielleicht als die geeignetsten Reize betrachtet werden auf welche die Pflanze mit der Bildung neuer Transpirationsorgane reagiren kann. Ausgezeichnete Objecte, zur Beobachtung solcher Knospen sind die Zwiebelschalen und Zwiebelschuppen von verschiedenen Liliaceen und Amaryllideen wie *Hyacinthus orientalis*, *Lilium tigrinum*, *L. candidum*, *Fritillaria imperialis*, ferner die grünen Blätter der Hyacinthe und die Blätter von *Aloë*. In Bezug auf die Reproduction von *Lilium tigrinum* habe ich in 1881 Folgendes niedergeschrieben. Nachdem die Zwiebelschuppen im Herbst von den Zwiebeln abgeschnitten werden, müssen dieselben während längerer Zeit in feuchtem Sande aufbewahrt werden bevor die Bildung der Knospen beginnt; oft sieht man dabei die Spitze der Schuppe vertrocknen, oft ist dieses auch nicht der Fall, was aber gleichgültig ist für das Gelingen des Versuches. Es verdient der Bemerkung, dass die Stelle, wo die Knospe entsteht eben die Basis der Schuppe ist, das heisst die Stelle wo diese Schuppe, welche bekanntlich einen centripetalen Entwicklungsgang durchläuft, am jüngsten ist. Offenbar ist es auch diese Basis, wohin sich der Stoffstrom der Schuppe, welche sich zu

entleeren sucht, damit aber nicht fertigkommt in Folge der Trennung von der Mutterpflanze, gerichtet ist. Eine ähnliche Erscheinung wird in anderen Fällen beobachtet, z. B. bei einer keimenden Kartoffelknolle, wobei auch die „Krone“ welche das jüngste ist und am letzten vertrocknet, für die Knospenentwicklung sich als das geeignetste ergibt.

Die Knospe an der abgeschnittenen Schuppe von *Lilium tigrinum* sitzt auf der Oberseite dicht neben dem Rand und nur sehr wenig oberhalb der basalen Wundfläche. Bei der mikroskopischen Untersuchung findet man, dass eine ganze Zellgruppe sich an der Bildung derselben beteiligt, und, dass zu dieser Zellgruppe mehrere Epidermiszellen gehören. Dieser multizellulare Ursprung der Knospen ist eine sehr allgemeine Erscheinung; sie wird zurückgefunden bei den Knospen auf den Hyacinthenblättern, auf den Blättern von *Cardamine* und *Nasturtium*, bei sehr vielen Wurzelknospen und in zahlreichen Fällen, möglicherweise immer, bei den gewöhnlichen Achselknospen. Ungefähr zur nämlichen Zeit wie die Knospe, entsteht dieser genau gegenüber, aus dem Perizikel der Zwiebelschuppe und zwar dort wo dieser dem Phloem der Gefässbündel, welche sich unterhalb der Knospe befinden, angrenzt, eine Adventivwurzel, welche bald durch eine zweite und dritte gefolgt wird. Diese Wurzeln kommen aus der Unterseite der Zwiebelschuppen nach aussen und durchbohren dabei eine dicke Gewebeschicht derselben, welche als eine Coleorhiza an der Wurzelbasis bemerkbar wird. Sie leben nur kurz, bald fängt die Adventivknospe selbst an Nebenwurzeln zu erzeugen, sich dadurch zu einem selbständigen Individuum erhebend. Was mir in diesem Falle besonders interessant vorkommt ist der Einfluss, welchen die entstehenden Knospen und Wurzeln auf einanders Entwicklung ausüben, während die Gewebe, welche bei diesen beiden Processen in Anspruch genommen werden nicht einmal unmittelbar an einander grenzen, sondern durch mehrere erwachsene Zellen getrennt sind.

Bei der Vermehrung der Hyacinthen vermittelt ihrer Zwiebelschalen entstehen die Adventivknospen auf einer ganz ähnlichen Weise, wie bei *Lilium*, mit dem Unterschiede, dass sie sich aus der Rückenseite der Schale unmittelbar oberhalb der Schnittfläche bilden, und dass ihnen gegenüber keine Wurzeln aus den Zwiebelschalen entspringen. Dagegen bilden die Knospen selbst, aus ihrer Basis, sehr frühzeitig Nebenwurzeln. MAGNUS* zeigte dass grüne Hyacinthenblätter als Stecklinge gepflanzt eine Reihe von Knospen auf der Oberseite neben dem Rande der Wunde erzeugen, Wurzelbildung erwähnt er dabei nicht.

* *Abh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg* 1873, 30 Mei; *Bot. Zeit.* 1878. pag. 765.

WAKKER * scheint dagegen sowohl Knospen- als Wurzelbildung aus den Zwiebelschalen von *Fritillaria imperialis* beobachtet zu haben; in Bezug auf die Wurzelbildung sind seine Angaben aber nicht klar.

In dem einzigen Falle also, wo sich die Sache zureichend beurtheilen lässt, nämlich bei *Lilium triginum*, ist ein unverkennbarer Zusammenhang da zwischen den Entstehungsortern der Knospen und der Wurzeln aus dem Blattorgane. Zwar sterben diese Wurzeln, wie gesagt frühzeitig und werden durch Nebenwurzeln, welche aus der Basis der Knospe entstehen, ersetzt.

K A P I T E L II.

POPULUS ALBA UND RUMEX ACETOSELLA — KNOSPEN- UND WURZELSTELLUNG DER AMENTACEEN, URTICINEN UND CENTROSPERMEN.

Indem ich nun zur Beschreibung einiger typischen Fälle von Wurzelknospen bei den Dicotylen übergehe, wünsche ich daran jedesmal eine kurze Uebersicht der Pflanzenarten aus den nächstverwandten Familien zu knüpfen bei welchen diese Knospen ebenfalls gefunden worden sind. Ich kann dabei nicht auf vollständigkeit Anspruch machen, denn die Sache ist überhaupt nur sehr wenig von Botanikern untersucht, ferner glaube ich, dass sich in der gärtnerischen Literatur noch manche Angaben finden werden, welche mir unbekannt geblieben sind; ich muss jedoch hervorheben, dass ich in mehr als dreissig durchsuchten Jahrgängen von „*The Gardener's Chronicle*“ kaum Erhebliches gefunden habe, und ebenso war es mit willkürlich gewählten Bänden anderer ähnlichen Zeitschriften, welche ich aufgeschlagen habe. Gute Listen von Wurzelknospen tragenden Pflanzen haben WARMING, † NEUMANN § und IRMISCH ** gegeben und ich werde fernerhin oft davon Gebrauch machen. Die ausführlichste Besprechung

* Adventieve knoppen, pag. 38, Haarlem 1885.

† Bidrag, etc., *Botan. Tidskr.* R. 3. Bd. 2, 1877, pag. 52.

§ Kunst der Pflanzenvermehrung (aus dem Französischen), 4e Aufl., Weimar 1877.

** *Bot. Zeit.* 1857, pag. 433.

des Gegenstandes findet sich in einem kurzen aber inhaltreichen Aufsatz von WITTRÖCK,* welchen ich erst, als diese Abhandlung schon längst fertig war, durch die Freundlichkeit des Verfassers kennen lernte. Mehrere von REICHHARDT genannte Pflanzen citire ich nicht, weil die Angaben dieses Autors mir unsicher zusehen. Da man in der Literatur über die Knospenbildung aus Wurzeln nur sehr oberflächliche Beschreibungen findet, war es in vielen Fällen, wenn ich selbst keine Untersuchung anstellen konnte, nicht möglich zu entscheiden ob die Angaben sich auf Callusknospen oder auf normale Wurzelknospen beziehen. Mit Hinsicht auf die grosse Neigung der Dicotylenwurzeln zur Bildung von Callusknospen, werden sich wahrscheinlich nicht wenige der unten angeführten Knospen als zu dieser Kategorie gehörig erweisen, so dass dieselben dann natürlich nicht zu den normalen Wurzelknospen in dem von mir gegebenen Sinne gerechnet werden können.

In mehreren der zu besprechenden Fällen werde ich den mit dem soeben genannten ganz analogen Reproductionsvorgang, nämlich die Nebenwurzelbildung aus Stengeln, kurz besprechen, um dadurch zu zeigen wie oft die Knospen die Entwicklung der Wurzeln in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft fördern, also das reciproke Verhältniss der Begünstigung der Knospenbildung durch die nächst benachbarten Wurzeln. Viele werthvolle Angaben über Nebenwurzelstellung findet man in einer Arbeit von D. CLOS niedergelegt,† worin der Verfasser sieben Monocotylen und sechs und sechsig Dicotylenfamilien gesondert betrachtet. Oft werde ich seine Beispiele, wozu ich in den meisten Fällen mehrere hätte zufügen können, benutzen.

§ 1. *Cupuliferen, Myricaceen und Urticaceen.*

Unter den *Cupuliferen* wird bei *Corylus Avellana*, *C. tubulosa*, *Alnus incana* und nach HARTIG auch bei *Alnus glutinosa*, ferner bei *Castanea americana* und *C. pumila* das Vorkommen von Wurzelknospen angegeben. Im Allgemeinen ist aber die vegetative Reproductionsfähigkeit in dieser Familie gering, was besonders daraus erhellt, dass selbst die Callusknospen hier selten sind, von den Eichen und Buchen z. B., ist dieses wohl bekannt. Die erwachsenen Wurzeln und Zweige

* V. B. WITTRÖCK, Ueber Wurzelsprosse bei krautartigen Gewächsen, mit besonderer Rücksicht auf ihre biologische Bedeutung. *Bot. Centralblatt* 1884, Bd. 17. (Vortrag in der Bot. Ges. zu Stockholm, 21 Nov. 1883).

† Des racines caulinaires, *Mémoires de l'Acad. des Sc. de Toulouse*. Sér. 8, T. 5, II, pg. 222, 1883.

dieser Bäume treiben auch nicht leicht neue Wurzeln, sodass Stecklingsversuche damit entweder unmöglich oder doch sehr schwierig sind. Callusknospen bilden sich viel leichter an den abgehauenen Stöcken, wie an Wurzel- oder Stammwunden; einzelne Male habe ich solche Knospen in schöner Ausbildung auf fruchtbarem Boden gefunden, und es ist merkwürdig, dass die Blätter solcher seltenen Adventivsprossungen gewöhnlich sehr eigenthümlich gestaltet sind, die der Eichen sind anfangs ganzrändig, die der Buchen tief gebuchtet. An den unterirdischen, sich aus normalen Stammknospen entwickelnden Eichenlohden bilden sich einzelne Adventivwurzeln, über deren Stellung mir nur sehr wenig bekannt ist. Bei Erlen, Haselnüssen, Birken und Kastanien habe ich oft nach Callusknospen gesucht, dieselben jedoch niemals gefunden, so dass ich glaube, dass sie hier überhaupt in der freien Natur fehlen. Auch die Neigung zur Nebenwurzelbildung ist bei diesen Pflanzen gering und die Stellungsverhältnisse dabei sind mir gänzlich unbekannt.

Keine Familie ist so geeignet wie die der Cupuliferen, um den vielfach ausgesprochenen Satz, dass Pflanzen mit leichtem und sanftem Holz immer sehr geeignet sind zur Bildung von Callus und Callusknospen, während diejenigen Arten mit schwerem und hartem Holz, diese Fähigkeit nicht besitzen sollen, zu widerlegen, denn jedenfalls eignen sich die Eichen und Buchen besser zur Bildung von Callusknospen wie die Erlen und Birken.

Als Wurzelknospen erzeugende *Myricaceen* werden angegeben *Myrica gale*, *M. cerifera* und *Comptonia asplenifolia*, wo sie jedoch nur selten gefunden werden. Unter den *Urticaceen* habe ich die folgenden Arten erwähnt gefunden: *Broussonetia papyrifera*, *Sapotea pustulata*,* *Ficus Carica*, *F. Fontanesii*, *Cecropia peltata*, *Morus alba*, *M. nigra*, *Maclura*, *Ulmus campestris* und *U. effusa*.

Maclura wurde von TRÉCUL† genauer untersucht, und er beschreibt dabei nur Callusknospen; ich selbst habe ebenfalls Stecklingsversuchen mit *Maclura aurantiaca*-Wurzeln ausgeführt und auch keine anderen wie Callusknospen gefunden. Bei *Ulmus campestris* finden sich dagegen sicher echte laterale Wurzelknospen, Näheres konnte ich darüber aber nicht ermitteln.

Die Nebenwurzeln der unterirdischen Sprosse von *Urtica dioica* und *Humulus Lupulus* sitzen in vier Reihen, welche denjenigen der Stipeln entsprechen; in den Achseln der Letzteren sind die Nebenwurzeln besonders kräftig entwickelt, woraus man schliessen muss, dass die Seitenknospen die Wurzelbildung

* *Bot. Jahresbericht*, 1880, 1e Abth. pag. 112.

† TRÉCUL, *Ann. d. sc. nat. Bot. Sér. 3*, T. 8, 1847, pag. 268.

fördern. Ähnliche Verhältnisse beschreibt CLOS für einige andere *Urticaceen*. Welcher aber der eigentliche Typus für die Nebenwurzelbildung in dieser Familie ist lässt sich noch nicht angeben; gewöhnlich scheinen die Wurzeln zwar nodal zu sein, bei manchen Arten sind sie jedoch internodial gestellt.

§ 2. *Salicineen*.

Aus dieser Familie habe ich die Knospenerzeugung bei verschiedenen Pappeln genau untersucht, ich will mit der Beschreibung davon anfangen. Gräbt man eine Wurzel von *Populus alba* vorsichtig aus, so ergibt sich, dass daran drei verschiedene Zweigformen vorkommen. Man findet nämlich erstens, Wurzeln mit begrenztem Wachstum, welche 1—3 D.M. lang werden (*rm* Fig. 2 Taf. I), dieselben endigen in einer verjüngten Spitze in deren Nähe, ziemlich dicht beisammen, 3 bis 7 Seitenwurzeln (*rl*) entspringen welche der Mutterwurzel ähnlich sind; alle diese Wurzeln besitzen Dickenwachstum und können Gerüstwurzeln genannt werden, später bilden dieselben eine Art Sympodium, da ihre verjüngte Spitze nicht weiter in die Länge wächst. Gewöhnlich kommen nur einzelne Seitenwurzeln von jeder Generation zur Entwicklung. Aus ihnen entstehen, als zweite Wurzelform, dünne Seitenzweige, welche zwar stark verholzen, jedoch fadenförmig bleiben und nur wenige c.M. lang werden. An dieser zweiten Generation bilden sich die Wurzeln der dritten Form (*rl'*) welche sich dadurch auszeichnen, dass sie niemals ihre primäre Rinde abwerfen, sehr kurz bleiben und vermittelst des Pilzmycels, womit sie bekleidet sind, die Absorption aus dem Boden besorgen.

In dem Querschnitt einer Gerüstwurzel findet man im primären Zustand eine dicke Rinde von ungefähr 20 Zellschichten und im Inneren den kleinzelligen Centraleylinder. Dieser zeigt vier- bis fünf-, seltener sechsstrahligen Bau. Schon sehr bald nachdem das Dickenwachstum begonnen ist, findet man die kleinen deltoidförmigen primären Holzbündel (*xp* Fig. 4) in Wechsellage mit ebenso vielen secundären Bündeln, welche anfangs aus vollständig durchsichtigem Holze bestehen das an die zarten Phloembündel grenzt. Das Pericambium besteht aus Zellen, welche die Endodermis berühren, und, wie überall anderswo, mit den Zellen der Letzteren alternieren.

Nachdem die primäre Rinde der Gerüstwurzeln abgeworfen und das Dickenwachstum begonnen ist, sieht man an einigen Stellen wo sich Seitenwurzeln (*rl* Fig. 3) abzweigen, an der Basis dieser Wurzeln aus der, von Stärke strotzenden secundären Rinde der Mutterwurzel (*cs* Fig. 4) sehr eigenthümliche callusartige Wucherungen entstehen; diese wachsen schnell weiter und bilden

im Verlaufe eines oder zweier Jahre corallenartige Massen (*cl*) welche zwei bis vier cM. dick und hoch werden können. In Folge ihrer Entstehung, sitzen diese Callusgeschwülste (*cl* Fig. 4) in ebensovielen Reihen wie die Seitenwurzeln und correspondiren natürlich mit den primären Gefässplatten (*xp* Fig. 4) des Centraleylinders. Die Wurzelknospen (*gr* Fig. 3 und Fig. 4) entstehen aus diesen Calluswucherungen und zwar auf einer derartigen Weise, dass man bis zu einem gewissen Grade behaupten kann, dass der ganze Callus sich in Knospen aufzulösen versucht, wobei die Rindensubstanz desselben Blattscheidennatur annimmt (*cl* Fig. 4) und Vegetationspunkte erzeugt, während das Innere Mark und Gefässbündel hervorbringt. In Folge dieser Umwandlung entstehen die neuen Knospenvegetationspunkte oft so nahe neben einander, dass dieselben verwachsen und anfangs echte fasciirte Zweige erzeugen; später isoliren sich die Meristeme und jeder Zweig wächst dann weiter gesondert fort. Der ganze Vorgang macht den Eindruck alsob die Substanz woraus der Callus besteht mit derjenigen der Knospen sehr nahe verwandt ist; man würde sagen können: der Callus ist eine ungeformte Knospenmasse, ein Thallusgebilde, welches sich allmählich zu gesonderten Knospen individualisiren kann. Dass man aus diesem Callus bei andern Pflanzen, bisweilen anstatt Knospen Wurzeln entstehen sieht, wie ich das z. B. am Unterende von Wurzelscheiben von *Cichorium Intybus* beobachtet habe, muss aus der nahen Verwandtschaft zwischen Knospen und Wurzeln erklärt werden, — eine Verwandtschaft, welche so gross ist, dass die Anlagen der Einen in die der Anderen übergehen können unter dem Einfluss von Umständen, welche eben für die Entwicklung des ungleichnamigen Organes begünstigend sind.

Auf einem Querschnitte (Fig. 4) kann man leicht sehen, dass der Callus (*cl*) unserer Pappel sowohl mit der Seitenwurzel (*rl*) wie mit der secundären Mutterwurzelrinde (*cs*) zusammenhängt. Die primären Gefässplatten der letzteren (*xp*) sind in unmittelbarer Verbindung mit dem Axencylinder (*ax*) der Nebenwurzel, deren Cambiumschicht in diejenige (*cb*) der Mutterwurzel übergeht.

Wurzelknospen, welche unabhängig von Callus wären, habe ich nicht gesehen, dagegen ist es oft nicht möglich neben dem Callus die Seitenwurzel zu finden; man hat jedoch allen Grund zur Annahme, dass dieselbe stets da gewesen ist, da der Callus sich niemals ausserhalb der vier, fünf oder sechs Seitenwurzelreihen vorfindet.

Rindenwunden an noch mit der Mutterpflanze verbundenen Wurzeln zeigen sehr wenig Neigung zur Knospenerzeugung.

Bei *Populus italica* (Fig. 5) und *P. tremula*, besonders bei letzterer Art, sind Wurzelknospen bekanntlich sehr allgemein. Dieselben (*gr*) kommen entweder vereinzelt oder in kleinen Gruppen von zwei bis drei genau auf der

Basis der Seitenwurzeln (*rl*) vor. Diese letzteren sitzen aber mitten zwischen zwei ziemlich kleinen quer verlaufenden Calluswucherungen (*cl*), welche ihren Ursprung dem Rindenrisse verdanken, welcher bei der Seitenwurzelbildung entsteht. Ob dieser, an Wurzeln so allgemein vorkommender Callus, die Knospen-erzeugung begünstigt und ob man annehmen kann, dass die Knospen von *P. tremula* und *P. italica* als abgeleitet von den echten Callusknospen von *Populus alba* aufgefasst werden müssen, konnte ich nicht entscheiden. — Vieles scheint zwar für eine solche Auffassung zu sprechen aber auch Vieles lässt sich dagegen anführen.

Die Pappeln haben grosse Fähigkeit an den Stöcken abgehauener Stämme Callusknospen zu erzeugen; je niedriger die Wundfläche beim Boden, je leichter die Knospen daran entstehen, und umgekehrt, je höher am Stamme oder an den Zweigen der Schnitt vorkommt, desto weniger Knospen bilden sich aus dem Wundrande desselben. Es scheint mir dieses auf einem Zusammenhang der Knospenbildung mit der Druckkraft der Wurzeln hinzuweisen, und ich sehe in der genannten Abnahme ein Maas zur Beurtheilung der Verminderung der Druckkraft des Stammes mit der Entfernung von den Wurzeln.

In Bezug auf die Weiden habe ich mehrfach angegeben gefunden, dass sie Wurzelknospen erzeugen; an den verschiedensten Standorten habe ich danach gesucht, dieselben jedoch nicht finden können; jedenfalls ist die Befähigung der Weidenwurzeln zur Knospenbildung gering, und dieses gilt auch für die erwachsenen Stämme und Zweige, denn es ist nicht leicht kräftige Knospengruppen auf dem Callus dieser Theile zu finden; vereinzelte Knospen kommen zwar an den Wunden am Oberende eingepflanzter Setzlinge von *Salix alba* dann und wann zur Ausbildung. Auf die Entwicklung der Adventivknospen aus den sogenannten Knospenkernen werde ich später, am Ende dieser Abhandlung noch zurückkommen.

Die Nebenwurzeln vieler, möglicherweise aller Weidenarten, wie z. B. von *Salix caprea*, *S. alba*, *S. amygdalina*, *S. herbacea*, *S. reticulata*, *S. retusa* und *S. repens* * sitzen stets in der Nachbarschaft der Seitenknospen und zwar gewöhnlich an fünf Stellen, in einem Zirkei mit der Knospe zum Mittelpunkte, derweise, dass beinahe, aber nicht genau, oberhalb der Knospe eine Wurzel vorkommt, ferner, beiderseits von der Knospe eine und beiderseits, aber etwas unterhalb der Blattinsertion die zwei letzten. † Professor HUGO DE VRIES machte

* Andere Arten habe ich in dieser Beziehung nicht untersucht.

† Eine Figur gibt VÖCHTING, *Organbildung*. Th. I, 1878, pag. 24.

mich darauf aufmerksam, dass die genannten Stellen eigentlich eine kurze Verticalreihe von Wurzelanlagen tragen, was aber erst ersichtlich ist, wenn man dicke Weidenzweige zur Wurzelbildung hinstellt.

Da die Adventivwurzeln der Weiden schon in ganz geringer Entfernung von den Vegetationspunkten bemerkbar sind, obschon dieselben nicht aus dem eigentlichen Meristem entstehen, muss man schliessen, dass ihre Stellung durch diejenige der Seitenknospen bestimmt wird.

§ 3. *Rumex Acetosella*. Nebenwurzelstellung bei den *Caryophyllaceen*.

Rumex Acetosella ist die einzige mir bekannte Pflanze aus der Gruppe der Centrospermen, welche Wurzelknospen erzeugt. A. BRAUN scheint der erste Beobachter derselben gewesen zu sein, * später sind sie oft genannt, niemals aber noch genau untersucht worden. †

Keimpflanzen des kleinen Ampfers findet man weniger leicht als wie man auf Grund der Allgemeinheit dieser Art erwarten möchte, so dass man gezwungen ist auf eine gewisse sexuelle Reproductionsschwäche dieser diöcischen Pflanze zu schliessen. Inzwischen gelingt es doch, besonders auf sandigen Kartoffeläckern dann und wann Keimlingen zu begegnen. Diese tragen sofort oberhalb der schmalen Samenlappen eine kleine Rosette von dicht gedrängten länglichen Blättchen von welchen die unteren etwas breiter, übrigens den Samenlappen ähnlich sind; etwas höher werden sie dreieckig und schliesslich kommen daran die beiden oder eine der basalen Spreitenlappen zur Entwicklung. Aus der Basis der Rosette, oberhalb der Samenlappen, brechen viele Nebenwurzeln nach aussen, deren genaue Stellung ich vergebens zu ermitteln suchte. Das Hypocotyl ist sehr kurz und verliert, eben wie die Wurzeln, sehr frühzeitig die primäre Rinde; echte hypocotylische Knospen fehlen. Die Hauptwurzel entwickelt sich kräftig und sendet horizontal verlaufende Seitenwurzeln aus, welche sehr nahe bei der Oberfläche des Bodens vorkommen. Der innere Bau dieser Wurzeln ist zwar der normale, aber die Zahl der Holz- und Phloembündel im Centralcylinder ist verschieden und variirt zwischen zwei und fünf, die gewöhnlichen Zahlen sind zwei und vier. Die primäre Rinde, welche sehr dünn ist und an den zweizähligen Wurzeln aus drei Zellschichten besteht, wird, nur mit Ausnahme der Endodermis, welche an der Peridermbildung theilnimmt, auch von

* *Verjüngung*, pag. 22, 1849.

† Wie ich später gelesen habe fand WITTRICK (l. c.) normale Wurzelknospen auf den Wurzeln von *Rumex sanguineus*, wo dieselben sich bilden in Folge der Entfernung der oberirdischen Theile.

den Seitenwurzeln frühzeitig gänzlich abgeworfen oder klebt dem Centralcylinder lange Zeit als dünnes braunes Häutchen im abgestorbenem Zustande an.

Schon die Hauptwurzel erzeugt bei vielen Keimpflanzen einige Knospen, welche in den Oberachseln der Seitenwurzeln sitzen und sich deshalb in Bezug auf diese Wurzeln gerade so verhalten, wie gewöhnliche Seitenknospen zu ihren Tragblättern. Bezüglich der Wachstumsrichtung des ganzen Organes haben diese Knospen natürlich den entgegengesetzten Stand zur Seitenwurzel, wie die Stengelknospen zu ihrem Blatte. Da diese Regel wie wir sehen werden bei vielen Pflanzen mit Wurzelknospen zurückkehrt, halte ich dieselbe für nicht unwichtig.

Die Seitenwurzeln und die älteren Nebenwurzeln sind viel reicher an Knospen wie die Hauptwurzel. Ehe wir deren Entstehung und Stellung betrachten, mögen einige Bemerkungen über die normale Wurzelverzweigung vorausgehen.

In Fig. 6 Taf. I sieht man die Spitze einer kräftigen zweizeiligen Seitenwurzel; dieselbe ist so dünn wie ein Faden. Die primäre Rinde (cp) bekleidet das Ganze nicht mehr, sondern ist bei cs , wo man die secundäre Rinde schon sieht, abgeworfen. Eine merkwürdige, jedoch auch bei anderen Dicotylen verbreitete Eigenschaft unserer Pflanze besteht darin, dass die Seitenwurzeln entweder einzelt, oder in kurzen Reihen von zwei (r^l und rl_1) oder drei Stück (rl_1 , r^l und rl_1) hinter einander gestellt sind. In diesen kurzen Reihen sind die Seitenwurzeln alle von der ersten Ordnung, da jede sich nur ausschliesslich aus dem Gewebe der Mutterwurzel bildet. Die Tiefe in welcher sie aus der Letzteren entstehen, kann aber verschieden sein, und immer müssen die jüngsten Glieder der kleinen Gruppen einige Zellschichten der secundären Rinde der Mutterwurzel, also das Periderm zerreißen um nach aussen zu kommen, während die älteste Wurzel sich in gewohnter Weise aus der Oberfläche des Centralcylinders entwickelt hat und deshalb nur die primäre Rinde durchbohren musste. In den zweizähligen Gruppen sitzt die älteste Wurzel (r^l) gewöhnlich von der fortwachsenden Spitze des Mutterorganes abgekehrt, die jüngere Wurzel (rl_1) desshalb in ihrer „Unterachsel“, bei Dreizahl sitzt Erstere (r^l) in der Mitte und die zuerst entstandene der beiden jüngeren Wurzeln (rl_1) dem Vegetationspunkte der Mutterwurzel zugekehrt.

Die Knospenerzeugung wird von diesen Wurzeln unter augenscheinlich durchaus normalen Verhältnissen vollzogen, obschon dieselbe unzweifelhaft durch Zerschneiden der Wurzeln, so wie durch bestimmte andere Verwundungen gefördert wird. Die Knospen besitzen eine durchaus constante Stellung, welche sich an den jungen fadendünnen Wurzeln (gr Fig. 7) unmittelbar feststellen lässt, bei den älteren, durch secundäres Wachstum veränderten (gr Fig. 11), dagegen erst bei einer mikroskopischen Untersuchung beobachtet werden kann.

Jedenfalls findet man, dass die Knospe unmittelbar neben einer Seitenwurzel sitzt, und eine jüngere Wurzel in den oben betrachteten Wurzelgruppen ersetzt. Desshalb kann es vorkommen, und dieses ist der gewöhnliche Fall, dass die Knospe allein steht in der „Oberachsel“ der Seitenwurzel (*rl* Fig. 7), also von der fortwachsenden Spitze der Mutterwurzel abgekehrt, oder, seltener, in der „Unterachsel“ der Seitenwurzel. Und ferner, was zwar weniger allgemein ist jedoch durchaus nicht selten genannt werden kann, können zwei Knospen zu gleicher Zeit, die eine oben die andere unten und neben der Seitenwurzelbasis vorkommen; bisweilen findet man daselbst eine Dreizahl von Knospen, welche auch dann immer in einer Längsreihe angeordnet sind. Jede dieser Knospen ersetzt offenbar eine Seitenwurzel nachträglicher Entstehung, und in Uebereinstimmung damit muss sie eine dünne Peridermschicht zerreißen um nach aussen zu kommen; sie ist also später entstanden, wie die Seitenwurzel neben welcher sie sich befindet, nicht wie diese aus dem primären Pericambium der Mutterwurzel hervorgegangen, und muss bei ihrer Bildung offenbar durch diese Seitenwurzel ihrer unmittelbaren Nachbarschaft beeinflusst werden. Kommen die Knospen nicht sofort nach ihrer Entstehung zur Entfaltung, so veranlasst das Dickenwachsthum der Mutterwurzel, dass sie ziemlich tief im Innern der Letzteren begraben werden (*gr* Fig. 11), denn die Peridermschicht (*pd*) wächst vermittelt eines Meristemes, welches ausserhalb der Knospe liegt. In solchen dicken Wurzeln kann man aber noch immer leicht den Zusammenhang der Knospen mit den primären Markstrahlen, so wie den Uebergang des Cambiums (*cb*) und des secundären Holzes (*xs*) der Wurzel, in die gleichnamigen Theile der Knospe beobachten. Für solche Untersuchungen müssen die stärkereichen Präparate zuvor auf irgend einer Weise durchsichtig gemacht werden; bei der Behandlung mit Kali entsteht dabei die bekannte schöne rothbraune Färbung. — Die anfängliche Blattstellung der Wurzelknospen ist immer die nämliche: das erste Blatt, welches ein farbloses Niederblatt ist, ist mit seinem Rückennerven der Seitenwurzel zugekehrt, und auch hieraus ergibt sich der Einfluss dieser Seitenwurzel auf den Vorgang der Knospenbildung. Das zweite Blatt, das zwar auch noch ein Niederblatt sein kann, jedoch gewöhnlich grün ist, ist höher inserirt und dem Ersteren gegenübergestellt. Diese und die nächstfolgenden Blätter bilden eine Rosette (Fig. 7) derjenigen der Keimpflanze nicht unähnlich; bald brechen aus der Basis derselben Adventivwurzeln (*ra* Fig. 7) nach aussen.

An Wurzelstücken, welche zu einer geeigneten Zeit unter günstigen Wachstumsbedingungen gebracht wurden, habe ich im Mai und Juni 1882 sehr eigenthümliche Veränderungen von Knospenanlagen in Wurzeln beobachtet, welche ich nun beschreiben will.

In den Figuren 8, 9 und 10 sieht man solche Uebergangsbildungen dargestellt. Ich fand dieselben in der Nähe der Wundflächen, welche dem abgeschnittenen Vegetationspunkt der Mutterwurzel (rm Fig. 8) am nächsten waren, und es war offenbar diese eigenthümliche Stellung am Unterende, welche die Wurzel-erzeugung derweise begünstigt hatte, dass schon vorhandene Knospen eine so eigenthümliche Rückbildung erfahren konnten. Dass die neugebildeten Wurzeln (rl_1 Fig. 8) wirklich aus Knospen entstanden waren, ging schon daraus hervor, dass sie an ihrer Basis ein oder zwei Blättchen trugen (vb und f^1), wovon das Eine der älteren Seitenwurzel (rl) zugekehrt war. Besser noch als durch die äussere Betrachtung liess sich der Sachverhalt durch Längs- und Querschnitte feststellen. In einem Längsschnitt eines Uebergangsgebildes (rl_1 Fig. 9), war es leicht Wurzelmütze (wm) und Wurzelhaare am Unterende, und ein Vorblatt (vb), welches der älteren Seitenwurzel (rl) zugewendet war, am Oberende zu beobachten, und zu sehen, dass bei der ersten Entstehung der Mittelbildung, eben wie bei der gewöhnlichen Entfaltung einer späteren Seitenwurzel oder einer Knospe, die secundäre Rinde (cs) aufgerissen war. In den successiven Querschnitten (a, b, c, d, e , Fig. 10), war die Grenze des Centralcylinders* von oben bis unten sehr deutlich zu verfolgen, Letzterer hatte nahe der Spitze den gewöhnlichen biradialen Bau, nahe der Mutterwurzel hatten die beiden Gefässplatten sich von einander entfernt und, in Folge einer Drehung, ihre breiten Seiten einander zugekehrt, wodurch eine Markmasse entstanden war; die Uebergangsstelle der Blattspur in den Centralcylinder war tief unten gelegen.

Resumiren wir kurz die bei *Rumex Acetosella* gefundenen Verhältnisse, so ergibt sich als Hauptresultat, dass die Wurzelknospen hier aus Seitenwurzelnanlagen entstehen, und dass die jungen Knospenanlagen wieder in Wurzeln zurückverwandelt werden können durch Einflüsse, welche die Wurzelbildung begünstigen, wie z. B. die Stellung am Unterende von Wurzelstücken, welche aus sprossenden Wurzeln ausgeschnitten sind.

Da die Stengel von *Rumex Acetosella* mit verlängerten Internodien keine Wurzeln erzeugen, und die Stellung der Nebenwurzeln, welche aus den Blätterrosetten entstehen, wie schon früher erwähnt, sehr schwierig festzustellen ist, vermag ich nicht anzugeben, ob die Seitenknospen einen Einfluss auf die Entstehung der Wurzeln ausüben; allein soviel steht fest, dass hier, wie überall anders, die Knospen bei ihrer Entfaltung an ihrer Basis sehr ausgiebig Wurzeln produziren.

Bei anderen Polygoneen ist die nodale Stellung der Nebenwurzeln ziemlich

* Die Rumexstengel eignen sich besonders gut zur Demonstration des Centralcylinders.

allgemein. Bei *Polygonum Persicaria* sitzen die Wurzeln etwas unterhalb der Blattinsertion in zwei kleinen, 3—4 zähligen Querreihen rechts und links von der Knospe, die Glieder dieser Reihen werden dessto mächtiger je näher sie sich bei der Knospe befinden. Bei anderen Arten durchbohren die Wurzeln den Blattgrund, was auf einen supra-nodalen Ursprung hinweist, bei den zierlichen Muehlenbeckien geschieht dieses genau unterhalb der Knospen, sodass die Adventivwurzeln hier eher als Producte der Seitenknospen, wie des Mutterstengels aufgefasst werden müssen.

In der verwandten Familie der Caryophyllaceen ist es Regel die Nebenwurzeln unmittelbar neben den Seitenknospen zu finden, sei es in deren Achseln wie bei *Stellaria Holostea* und *Saponaria officinalis* oder seitlich zu denselben gestellt wie bei *Stellaria media*, *Gypsophila* und *Cerastium*, oder unterhalb der Knospe, wie es ebenfalls bei *Gypsophila* vorkommt. Die anatomischen Präparate der Verbindungsstellen der Nebenwurzeln mit den Seitenknospen sind bei diesen Pflanzen sehr interessant. *Malachium aquaticum*, welches auf jedem Knoten 5 Nebenwurzeln erzeugt, die eben so genau in der Zweigachsel sitzen wie der Zweig in der Achsel des Blattes, ist bei seinem grosszelligen Bau besonders für die Untersuchung zu empfehlen.

K A P I T E L III.

ANEMONE SYLVESTRIS — BRASSICA OLERACEA — NASTURTIUM SYLVESTRE —
ALLIARIA OFFICINALIS — COCHLEARIA ARMORACIA — KNOSPENERZEUGENDE
BLÄTTER BEI CRUCIFEREN.

§ 1. *Anemone sylvestris*.

Es gibt wenige Pflanzen mit Wurzelknospen bei welchen eine so grosse Mannigfaltigkeit in der Stellung der Letzteren vorkommt, wie bei dieser Art (*a, b, c, d, e, f, g* Fig. 12 Taf. I); das Einzige was allen diesen Knospen stets gemeinsam ist, besteht darin dass sie sich niemals ausserhalb der Reihen der zweizeilig angeordneten Seitenwurzeln befinden. Uebrigens gehören dieselben zu zwei Categorien, nämlich erstens, zu einer solchen bei welcher sie sich auf der Basis einer Seitenwurzel befinden und zweitens, zu einer bei welcher sie die Stelle einer Seitenwurzel einnehmen. Da es nun vorkommen kann, dass die Seiten-

wurzeln entweder allein stehen, oder, auf einer ähnlichen Weise wie bei *Rumex Acetosella*, zu zweigliedrigen Reihen (r^1 und r^2 Fig. 12) vereinigt, findet man auch diejenigen Knospen, welche eine Seitenwurzel ersetzen, entweder gesondert oder in den Nebenwurzelachsen gestellt.

Wie bei den meisten krautartigen Ranunculaceen, verlieren auch die Wurzeln von *Anemone sylvestris* ihre primäre Rinde (cp Fig. 13 Taf. II) niemals, oder doch erst sehr spät, was unzweifelhaft mit dem ausserordentlich geringen Dickenzuwachs dieser Wurzeln zusammenhängt. Da die Wurzelknospen, ähnlich wie die Seitenwurzeln, aus dem Pericambium des Centralcylinders entstehen (gr^1 Fig. 13 Taf. II), müssen dieselben später, um nach aussen zu kommen, die primäre Rinde zerreißen (gr Fig. 13). Nur die Endodermis scheint an der Knospenbildung betheiligt zu sein, nicht die übrigen Schichten der primären Rinde, worin sich aber überall Theilungswände nachweisen lassen.

Der Centralcylinder der Wurzel von *Anemone sylvestris* ist grosszellig, er ist bekleidet mit einer Pericambiumschicht, deren Zellen, wie gewöhnlich, mit den Zellen der Endodermis abwechseln. Die zwei Gefässplatten sind einfach und berühren einander in der Mitte.

Ob die Knospen, wie für die Seitenwurzeln erster Ordnung bei den meisten Pflanzen angenommen wird, in acropetaler Ordnung entstehen, vermochte ich nicht zu entscheiden; sich in einer solchen Reihenfolge entfalten, thun sie sicher nicht, denn ich habe zwischen wohl ausgebildeten Knospen sehr junge Anlagen angetroffen. Solche erste Entwicklungszustände findet man am Leichtesten, an den eigenthümlichen, angeschwollenen, braun behaarten Stellen (bh Fig. 12), welche an allen Wurzeln von *Anemone sylvestris* und *A. japonica* gefunden werden, und welche dadurch characterisirt sind, dass die Wurzelhaare dort niemals verschwinden, während der übrige Wurzelkörper allmählig vollständig kahl wird.

Bei *Anemone japonica* fand ich im Allgemeinen ähnliche Verhältnisse, wie bei *A. sylvestris*; bei ersterer Art besitzen die Wurzeln jedoch ein kräftigeres Dickenwachsthum und bilden holzige Stämmchen von schwarzer Farbe; solche alte Wurzeln tragen überall Wurzelknospen von sehr verschiedener Ausbildung, welche stets in zwei Reihen angeordnet sind, die mit den beiden breiten primären Markstrahlen correspondiren. Alle diese Knospen sind schon sehr frühzeitig aus den Wurzeln entstanden, und zwar zu einer Zeit als diese noch ihre primäre Structur besaßen. Die meisten gehen für immer in den Ruhezustand über.

Die Wurzelknospen von *Anemone* wurden von IRMISCH entdeckt,* und er

* Bot. Zeit., 1851, N^o. 21, 1856, pag. 8, Fig. 39, Taf. I.

bildet eine Keimpflanze von *Anemone sylvestris* ab, welche viele solche Knospen auf der Hauptwurzel und auf einer Seitenwurzel trägt.

Die anderen mir bekannten Ranunculaceen mit Wurzelknospen sind, ausser der schon genannten *Anemone japonica*, die folgenden: *Aconitum japonicum** und *Aconitum Lycoctonum*, *Paeonia arborea* und *Xanthorhiza apiifolia* (nach WARMING).

Hypocotyliche Knospen werden nach ROYER† bei *Anemone Pulsatilla* und *Aquilegia vulgaris* gefunden. Bei letzterer Art habe ich jedoch vergebens danach gesucht.

In den anverwandten Familien sind Wurzelknospen bekannt bei *Berberis* und *Mahonia*, bei *Menispermum canadense*, bei *Magnolia obovata* und bei *Calycanthus*.

Nebenwurzelstellung bei den Ranunculaceen. Manche Ranunculaceen zeigen einen unzweifelhaften Einfluss der Seitenknospen auf die Nebenwurzelstellung. Für knollenerzeugende Formen wie *Ficaria ranunculoides* ist dieses schon beim ersten Anblick deutlich. Bei *Ranunculus repens* und anderen Arten dieser Gattung, findet man eine entschiedene Annäherung der nodalen Wurzeln an die Insertionsstellen der Knospen oder Seitenzweige, obschon es sich nicht widerlegen lässt, dass diese nicht überall deutlich ist. Bei der anatomischen Untersuchung der Knoten von *Ranunculus repens* fand ich eine Gefässbündelverbindung zwischen dem Centraleylinder der Seitenknospe und demjenigen der Nebenwurzeln, selbst wenn diese mehr als 90° von jener entfernt vorkamen. Bei vielen, möglicherweise allen Clematisarten sind die Adventivwurzeln blattachselständig, und gehören, wie man würde sagen können, den Seitenknospen an, womit sie, da sie vereinzelt in den Blattwinkeln stehen „Pseudo-embryonen“ darstellen. Die Thalictren, deren Nebenwurzeln gewöhnlich ringsum die Knoten angeordnet sind, zeigen bei der Ansatzstelle ihrer unterirdischen Sprosse eine Wurzelgruppe, welche offenbar unter dem Einfluss dieser Sprosse entstanden ist. CLOS bemerkt in Bezug auf *Myosurus minimus*, dass die Zahl der Blüthenstiele übereinstimmt mit derjenigen der Nebenwurzeln der Blattrosette, so dass jeder Zweig seine eigene Wurzel zu besitzen scheint. § Bei den von mir untersuchten *Anemonen* konnte ich keine deutliche Regel auffinden; ich zweifle jedoch nicht, dass weitere Beobachtungen noch bei vielen Ranunculaceen den erwähnten Zusammenhang werden aufdecken.

* DE LANESSAN, *Bullet. de la Soc. Linn. de Paris*, 1876, 2 Aug.

† Flore de la Côte d'Or, Paris 1881, Vol I, pag. 71.

§ CLOS, *Racines caulinaires*, Sep. pag. 25.

§ 2. *Brassica oleracea.*

Bei den durch Kreuzung entstandenen Kohlvarietäten bemerkt man oft eine, sich in verschiedenen Richtungen äussernde ausserordentlich üppige Reproductionsfähigkeit. Es entstehen nämlich bei diesen Pflanzen, leichter wie bei den unvermischten Racen, erstens, die wohlbekannten eigenthümlichen Blattgewächse und Becher auf der Blattoberseite; zweitens, Markwurzeln aus dem secundären inneren Phloemring, welcher bei einigen dickstengeligen Sorten (Kuhkohl), sich so oft ringsum die durch Gewebeerreissung entstandene innere Markhohlung bildet, und drittens, Wurzelknospen. Die letzteren sah ich zum ersten Male an Wurzeln von ausgerissenen, frei auf dem Acker liegenden rothen Kohlpflanzen, welche durch ihre leichtere Farbe, unvollständige Schliessung und durch ihre Blattform sich von der reinen umherstehenden Sorte als Kreuzungsproducte unterschieden. Später gelang es mir Wurzelknospen künstlich zu erzeugen bei einer gewöhnlichen Blattkohlvarietät, welche durch Kreuzung zweier nahe verwandter Blattkohlracen entstanden war und von mir während längerer Zeit gezüchtet war, weil dieselbe ausserordentlich schöne Anhangsgebilde auf ihren Blättern erzeugte. Ich hatte diese Pflanzen umgekehrt und schief in fruchtbare Erde eingesetzt, wobei die frei in der Luft ragenden Wurzeln, sich grün färbten und eine ansehnliche Anzahl von Knospen erzeugten. Die Thatsache ist dadurch besonders auffällig, dass die unterirdischen Stengel durchaus keine Neigung zur Wurzelerzeugung besitzen, und überdies die geringe Lebensdauer der Kohlarten kaum Wurzelknospen erwarten lässt.

Wie bei allen übrigen mir bekannten Cruciferen sind die Kohlwurzeln zweistrahlig, und tragen zwei Reihen von Seitenwurzeln. In diesen Reihen sind die Letzteren zu kleinen Gruppen von zwei bis vier Stück vereinigt (rl , rl^1 , rl^2 , Fig. 14 Taf. II) welche scheinbar neben einander aus einem kleinen schmalen in der Quere gestreckten linsenförmigen Callus (cl), welcher der Mutterwurzel aufsitzt hervorgehen, bei mikroskopischer Untersuchung sich jedoch als eine einzige Seitenwurzel mit zwei oder drei Seitenzweigen erkennen lassen. Ich finde, dass andere fleischige Wurzeln, wie die von *Pastinaca sativa*, *Daucus Carota*, *Tragopogon porrifolius*, *Scorzonera hispanica*, und anderen Arten, sich auf der nämlichen Weise verzweigen, und zahlreiche Stecklingsversuche mit allerlei Pflanzen haben mich gelehrt, dass die normale Wurzelerzeugung aus anderen Wurzeln beinahe immer nach dieser Regel zustande kommt, das heisst, dass die neuen Seitenwurzeln Verzweigungsproducte schon vorhandener Seitenwurzeln sind, an deren basalem, in der Rinde der Mutterwurzel vergrabenem Ende sie entstehen. Da auch die Seitenwurzeln zweiter Ordnung, für so weit sie innerhalb

der Mutterwurzelrinde sitzen sich ihrerseits wieder verästeln, bilden sich kleine dendritische Zweigsysteme, die aber vollständig mit den Geweben der Mutterwurzel verwachsen sind und erst bei mikroskopischer Untersuchung verständlich werden.* Bei den Kohlarten liegen die Verzweigungen, für so weit sie äusserlich sichtbar sind, alle ungefähr in der nämlichen Ebene, welche die Seitenwurzeln ersten Ranges enthält und senkrecht zur Achse der Mutterwurzel gestellt ist (Fig. 14), bei anderen Pflanzenarten ist dies zwar oft, jedoch durchaus nicht überall ebenso. Bei *Brassica* findet man bei genauerer Untersuchung, dass diese Stellung eigentlich secundär, muthmaasslich durch ungleiche Widerstandsfähigkeit der zu durchbohrenden Gewebe bedingt ist, denn die inneren Zweigsysteme tragen ihre Wurzeln auf allen Seiten. Viele der kleinen Seitenzweige brechen erst bei Verwundung oder nach Entfernung der Spitze aus der Wurzel hervor, sie sind es ebenfalls aus welchen bei den Kohlpflanzen Wurzelknospen entstehen können obschon diese letzteren hier mehrentheils echte Callusknospen sind.

Dass die Wurzelknospen, so wohl beim rothen Kohl wie beim Blattkohl, jedenfalls hauptsächlich Erzeugnisse von Lateralcallus sind, geht schon aus der grossen Anzahl derselben, welche auf einem einzelnen Callus sitzen können (*gr* Fig. 15 und Fig. 17) deutlich hervor, und weiter wird dieses dadurch bewiesen, dass eine Gefässbündelverbindung zwischen denselben und dem Holzkörper der Mutterwurzel in Uebereinstimmung mit der parenchymatischen Natur des Callusgewebes und der exogenen Bildung der Knospen daraus, † anfangs noch nicht besteht. Wie deutlich diese Erscheinungen nun auch bei vielen dieser Knospen sein mögen, so gibt es doch Gründe, um auch bei *Brassica* die Callusknospen, wenigstens zum Theile in nahem Zusammenhang mit Wurzelanlagen zu bringen. Vorerst finden sich auf dem reichlich mit Knospen besetzten Callus zu gleicher Zeit ungewöhnlich viel Wurzelanlagen, welche genau die nämliche Stellung wie die Knospen selbst, also den Rand des Callus einnehmen und nur etwas tiefer im Inneren entstehen; ferner fand ich auf dem Callus und auch auf der Basis der Seitenwurzeln, etwas ausserhalb des Körpers der Mutterwurzel (*gr*¹ Fig. 15) junge Knospen, welche unterhalb einer Bekleidung, welche ich nur für eine Wurzelmütze (*wm* Fig. 18) halten konnte, anfangen Blattanlagen zu erzeugen (die Figur 18 zeigt ein Stadium wo die Wurzelmütze im Begriff war abgeworfen zu werden). Sehr schön sah ich solche Mittelstufen bei

* Man vergl. auch O. BLOCH, Verzweigung fleischiger Phanerogamenwurzeln, Berlin 1880.

† Callusknospen entstehen beinahe immer exogen, das heisst unmittelbar unterhalb der toten Korkzellen; es gilt dieses so wohl für Wurzel-, wie für Stengel- und Blattcallus. Nur bei *Solanum Dulcamara* entstehen die callusbürtigen normalen lateralen Wurzelknospen tiefer im Callusgewebe.

rothem Kohl, welcher die Eigenschaft besitzt, dass ihre Knospen roth sind, selbst schon die noch nicht differenzirten Vegetationspunkte, während ihre Wurzelanlagen durchaus farblos sind.

Ich fand die auf der Seitenwurzelbasis vorkommenden Knospen (Fig. 18) nicht immer in den Reihen der Seitenwurzeln der zweiten Ordnung; dieses mag damit zusammenhängen, dass die primäre Structur der von mir untersuchten knospen-erzeugenden Seitenwurzeln schon durch Dickenwachsthum verändert war und die Entstehung der Knospen bei *Brassica*, wie wir gesehen haben, nicht unzertrennlich mit der Seitenwurzelbildung zusammenhängt, sondern durch andere Factoren, z. B. die Callusbildung, sehr beeinflusst wird. Immerhin bleibt diese abweichende Stellung jedoch bemerkenswerth, im Vergleich mit der Allgemeinheit der bezeichneten Coincidenz in denjenigen Fällen, worin nicht die Basis sondern andere Stellen der Seitenwurzeln Knospen tragen.

Wie im Anfang dieses Paragraphen schon bemerkt wurde, steigert die Kreuzung die Fähigkeit der Wurzeln zur Knospenerzeugung. Schöne Beispiele davon sind vor Kurzem durch LUND und KIAERSKOW publicirt.* Sie führten die folgenden Kreuzungen aus: Gewöhnlicher gelber Rutabaga (*Brassica Napus*) ♀ × Runder weisser Marktturnips (*Brassica Rapa*) ♂ oder umgekehrt, und Gewöhnlicher gelber Rutabaga ♀ × Teltauer Rübe (*Br. Rapa*) ♂ oder umgekehrt. In allen diesen Fällen entstanden Bastarde mit einer grossen Zahl von kleinen adventivknospenführenden Knöllchen auf ihren Wurzeln. Im Sommer 1879 cultivirten sie davon 44 Exemplaren. Die vielbesprochene REITENBACH'sche Wruke von CASPARY, ist ein solcher Bastard; CASPARY hat dieselbe schon in vier Generationen aus den Knöllchen fortgezüchtet, was merkwürdig ist, wenn man an die zweijährige Lebensdauer von Kohlrübe und Turnips denkt.

Bei der Bastardirung von zwei zu *Brassica Napus* und *Br. Rapa* gehörigen Formen, von welchen nur die eine eine Wurzelknolle besitzt, entstehen Bastarde, welche etwas seltener wie im vorigen Falle Beiknöllchen mit Adventivknospen auf ihren Wurzeln erzeugen; im Sommer von 1879 fanden LUND und KIAERSKOW diese Gebilde z. B. bei 25 von 32 Exemplaren. Bei den Bastarden zwischen zwei knollenfreien Formen schwillt die Hauptwurzel zwar zu einer Knolle an, darauf sind Knöllchen mit Adventivknospen jedoch sehr selten; die knospenführende Wurzel eines einzelnen Exemplares eines solchen Bastardes zwischen Sommerrüben und Winterraps findet sich unter den Spirituspräparaten im bot. Museum zu Kopenhagen.

* Morfologisk anatomisk Beskrivelse af *Brassica oleracea*, *B. campestris* og *B. Napus*, Kopenhagen 1885, pag. 124.

Da die *Napus-Rapabastarde* alle ziemlich vollkommen steril sind, sowohl bei Kreuzung mit anderen Individuen der nämlichen Form, wie mit Mutter- und Vaterform, kann man die Entstehung der Wurzelknospen in diesem Falle als correlativ mit der Sterilität betrachten.

§ 3. *Nasturtium sylvestre.*

In Bezug auf diese Pflanze bemerkt IRMISCH: * „Auf fast allen Wurzelverzweigungen, die hier ganz flach unter dem Boden liegen und meistens sehr lang werden, brechen die Adventivknospen hervor die frühzeitig in Blattrosetten auswachsen, oft sind die Wurzeln ganz überdeckt von solchen Knospen und man findet diese selbst auf den ganz dünnen, kaum einen Zwirnfaden starken Verästelungen der Wurzeln.“ Selbst die Hauptwurzel der Keimlinge ist schon reichlich mit Sprossknospen versehen. IRMISCH fand in seltenen Fällen Wurzelknospen bei *Nasturtium amphibium*, wo ich dieselben vergebens suchte, und BRAUN nennt noch in dieser Beziehung *N. pyrenaicum*. †

In Uebereinstimmung mit der allgemeinen Cruciferenregel sind die Wurzeln von *Nasturtium* biradial gebaut, und mit zwei Seitenwurzelreihen bedeckt, sie verlieren früh ihre primäre Rinde und erfahren ein kräftiges Dickenwachsthum, wodurch eine dicke sehr stärkereiche secundäre Rinde entsteht, worin weite Siebgefäße zerstreut liegen. Die Seitenwurzeln besitzen eine ähnliche Stellung wie bei *Brassica*, das heisst sie sind in Gruppen vereinigt deren primäres Glied sich an die primäre Gefässplatte im Inneren der Mutterwurzel ansetzt, während die anderen, secundären, aus der in der Rinde der Mutterwurzel (*rm* Fig. 19 Taf. II) verborgenen Basis der primären Seitenwurzel entstehen.

Die Stellung der Sprossknospen (*gr* Fig. 19) ist hier sehr eigenthümlich; dieselben gehören zu den Seitenwurzelgruppen und stehen entweder neben oder auf der Basis einer Seitenwurzel, oder zwischen zwei Seitenwurzeln, oder endlich, es findet sich eine Wurzel zwischen zwei Knospen. Auch hier macht das Ganze den Eindruck eines eigenthümlichen, complizirt gebauten Embryo's.

Bei diesen und ähnlichen Pflanzen ist es durchaus nicht leicht die ersten Entwicklungsphasen der Knospen aufzufinden, was besonders dadurch veranlasst wird, dass selbst die jüngsten Anlagen schon in Schlafaugen verwandeln können, und in diesem Zustand so lange verharren, dass sie zuletzt so gut wie unverändert selbst auf sehr alten Wurzeltheilen angetroffen werden. Ich konnte

* Ueber die Dauer einiger Gewächse der deutschen Flora, *Bot. Zeit.*, 1858, pag. 378.

† Verjüngung, pag. 25.

auf successiven Querschnitten die Knospen erst dann finden, wenn die primäre Rinde abgeworfen war, und habe den Eindruck bekommen, dass sie selbst an alten Wurzeln neugebildet werden können aus den Seitenwurzelbasen, welche also als die eigentlichen Reproductionsorgane der Mutterwurzel müssen aufgefasst werden, da sie auch, wie früher bemerkt, die Entstehung der neuen Seitenwurzeln veranlassen.

Die Adventivwurzeln an den Stengeln von *Nasturtium* haben eine sehr merkwürdige Stellung, dieselben sitzen zu kleinen Gruppen vereinigt etwas oberhalb der Seitenknospen, und bei Abwesenheit der Letzteren scheinbar an deren Stelle in den Blattachseln (*ra* Fig. 19). Sie entstehen exogen so dass ihre Wurzelmütze aus der Epidermis des Stengels gebildet wird. Eine ganz ähnliche Nebenwurzelstellung findet man bei sehr vielen Cruciferen zurück, und für so weit ich diese Sache gegenwärtig übersehen kann, sind bei allen Cruciferen die Wurzeln entweder Blattachselständig, oder, wie bei *Nasturtium* zu kleinen Gruppen oberhalb der Knospen eingestellt. Oft, z. B. bei *Iberis* und anderen holzigen Cruciferen scheint eine Wurzel oder eine Wurzelgruppe die Seitenknospe zu ersetzen.

§ 4. *Alliaria officinalis*.

Ich werde diese Pflanze nur sehr kurz besprechen. Als ein oder zweijähriges Gewächs sind die Wurzelknospen von untergeordneter Bedeutung für die Erhaltung der Species, und dasselbe gilt betreffs der hypocotylichen Knospen (*gr* und *gr'* Fig. 20). Inzwischen besitzen diese Knospen einige morphologische Eigenschaften, welche bemerkenswerth sind. In Bezug auf ihre Stellung bemerkte schon WYDLER, welcher die Adventivknospen von *Alliaria* entdeckte: „sie finden sich in Mehrzahl auf der etwas verholzten hypocotylichen Achse und auch ziemlich tief hinab an der Hauptwurzel, häufig bricht dicht unterhalb derselben eine neue Nebenwurzel hervor.“ *

Eine nähere Untersuchung dieser Knospen (*gr* und *gr'* Fig. 20) zeigt erstens, dass dieselben aus der Oberfläche des Centraleylinders des Mutterorganes, also aus dem Pericambium entstehen, und die primäre Rinde durchbohren müssen, wenn diese noch nicht abgeworfen ist, was freilich sehr frühzeitig geschieht bei der Hauptwurzel, während das Hypocotyl, besonders oben, bei den Samenlappen, diese Rinde (*cp*) lange bewahrt; jedenfalls sitzen die Knospen also auf der secundären Rinde (*cs* Fig. 21 Taf. II obenan in der Mitte). Ferner findet man, dass sie stets

* *Flora*, 1856, N°. 3.

in den beiden Nebenwurzelreihen der biradialen Mutterwurzel vorkommen. Am Hypocotyl habe ich keine Seitenwurzeln unter den Knospen gefunden, dagegen öfters an der Hauptwurzel. Gleichgültig ob Letzteres der Fall ist oder nicht, stets sind die zwei ersten Blätter (f^1 und f^2 Fig. 21) nach unten und oben gewendet, so dass man gewissermaassen das erste Blatt morphologisch als das Tragblatt würde betrachten können, während in physiologischer Beziehung eher die Seitenwurzel in deren Achsel die Knospe sitzt, als das Aequivalent des Tragblattes einer Stengelknospe aufgefasst zu werden verdient.

Ob man diejenigen Knospen, welche nicht bei einer Seitenwurzel gehören als metamorphosirte Wurzelanlagen betrachten muss ist schwer zu entscheiden, ich halte es aber für wahrscheinlich.

Die ersten Blätter der Knospen besitzen Niederblattnatur; die Blattspreite derselben bleibt nämlich sehr frühzeitig in der Entwicklung still stehen und nur der Blattgrund gelangt zur weiteren Ausbildung. Es ist eigenthümlich, dass diese Blätter, so wie freilich alle übrigen Blätter dieser Pflanze, kleine früh absterbende Nebenblätter (*st* Fig. 20 und 21) besitzen, welche auf der inneren Scheidenseite festsitzen; ich fand dieselben ebenfalls bei den Nasturtien und sie erinnern an die echten Stipeln der Capparideen.

Es ist mir nicht möglich gewesen die Adventivwurzelstellung an den Alliariastengeln direct zu beobachten. Die für die Cruciferen allgemein gültige Regel führt aber auch hier zum Schlusse, dass diese aus den Achseln der Seitenknospen hervorkommen müssen.

§ 5. *Cochlearia Armoracia.*

Die Wurzeln des Meerrettigs tragen gewöhnlich eine erstaunliche Menge von Knospen, welche über ihrer ganzen Länge in den Reihen der Seitenwurzeln ziemlich regelmässig vertheilt sind. Da die meisten Meerrettige vierstrahlig sind (auch drei und fünfstrahlige kommen vor, dünne Nebenwurzeln können zweistrahlig sein), müssen die Knospen ebenfalls in vier Reihen vorkommen, das lässt sich aber nicht leicht feststellen, denn diese Reihen sind spiralig um den Wurzelkörper gewunden. Die Knospen (*gr* Fig. 22 Taf. II) sitzen entweder einzeln oder zu kleinen Gruppen (gr^1 , gr^2 , gr^3 Fig. 23) vereinigt, ohne Ausnahme an der Basis der Seitenwurzeln (*rl*), dort wo diese mit der Oberfläche des Centralcyinders zusammenhängen. An Wurzeln, welche noch ihre primäre Rinde besaßen, konnte ich keine Knospen auffinden, jedoch halte ich es nicht für unmöglich, dass die Disposition für deren Bildung schon sehr frühzeitig entsteht. Eine vollständig klare Einsicht in dem Verhältniss zwischen

den Seitenwurzeln und den Knospen beim normalen Wachsthum, habe ich mich nicht bilden können, ebenso wenig, wie bei *Nasturtium sylvestre*, welches in Bezug auf die Wurzelsprossung durchaus mit *Cochlearia* übereinstimmt. Jedoch glaube ich auch hier, wie in so vielen anderen Fällen annehmen zu müssen, dass die ruhenden exogenen Anlagen der Seitenwurzeln zweiter Ordnung, an der, in der Rinde der Mutterwurzel vergrabenen Basis der primären Seitenwurzel, bei alten Meerrettigen sich besonders für eine Umwandlung in Knospen eignen. Allein auf diesen Anlagen ist die Entstehung der Knospen sicher nicht beschränkt, wie aus dem folgenden Versuche hervorgeht. Wenn man mit einem scharfen Messer die äussere Rinde eines Meerrettigs vollständig entfernt, sodass die Knospen und die Basen der Seitenwurzeln zweiter und dritter Ordnung mitgehen, wird im Inneren der secundären Rinde der „Seitenwurzelkern“, das heisst das pericambiale Verbindungsgewebe zwischen Mutter- und Seitenwurzel, sichtbar. Wenn man nun solche Stücke als Stecklinge behandelt, so sieht man bald aus den genannten „Kernen“ Knospengruppen entstehen (allein niemals neue Seitenwurzeln); aus anderen Stellen der Wurzel sah ich keine Knospe hervortreten, und die Angabe von IRMISCH, dass jeder Kubus von nur einem c. M. Rippenlänge, welchen man aus einem Meerrettig schneiden kann, fähig ist eine neue Pflanze zu erzeugen, ist nur dann richtig, wenn sich eben in einem solchen Kubus ein „Seitenwurzelkern“ vorfindet. Wenn man die Rinde bis auf einer grösseren Tiefe wie 2 oder 3 m. M. wegschneidet, so entstehen überhaupt keine Knospen mehr, man hat dann also das gesammte Reproductionsgewebe vernichtet. Diese so scharf localisirte Reproductionsfähigkeit scheint mir eine sehr wichtige und allgemeine Eigenschaft der Pflanzenorgane zu sein; ich habe dieselbe noch bei einigen anderen Wurzeln und überdiess in den Kartoffelknollen, den Zweigen der Weiden und verschiedener Cytisusarten, so wie anderswo, nachweisen können.

Die anatomische Verbindung zwischen der Seitenwurzel und der dazu gehörigen Knospen mit dem Holzkörper der Mutterwurzel, kann auf zweierlei verschiedenen Weisen zustande kommen. Entweder (Fig. 25) findet man ein quer durch die secundäre Rinde verlaufendes Gefässbündelgeflecht (*gf*), welches von einer Phloem- oder Procambiumscheide (*ph*) eingeschlossen ist, und woraus sich ein centraler Strang bis auf die primären Xylembündel im Herzen der Mutterwurzel verfolgen lässt, oder (Fig. 26 Taf. II obenan) eine solche Verbindung fehlt gänzlich, sodass Seitenwurzel und Knospe als ein wahres selbständiges Individuum der Mutterwurzel aufsitzen und nur durch parenchymatisches Gewebe vom Holzkörper der Letzteren getrennt sind; das Gefässbündelgeflecht (*gf* Fig. 26) bleibt dann also auf das Seitengebilde allein beschränkt, der „Seitenwurzelkern“ fehlt. Dieser letztere Fall lässt sich ungewungen vergleichen mit dem Verhalten vieler

Maserknollen an Baumstämmen, welche oft gänzlich loose in der Rinde sitzen, und dann nicht vermittelt eines „Knospenstammes“, — um T. HARTIG'S Ausdruck zu gebrauchen, —* mit dem Holze verbunden sind; die zuerst betrachtete Verbindung, stimmt dagegen besser mit derjenigen gewöhnlicher Aeste am Stamme überein. Bei meinen Entrindungsversuchen habe ich leider nicht beobachtet, wie sich die Stellen unterhalb der Seitenproducte ohne Wurzelkerne verhalten, ich denke dass da keine Reproductionsfähigkeit existirt.

Da selbst die stärksten Knospen (Fig. 25) durchaus keine Veränderung verursachen in der Structur des Seitenwurzelkernes, und noch viel weniger in dem Bau des Holzkörpers der Mutterwurzel, ist es sicher, dass dieselben, wenigstens in anatomischem Sinne, sehr spät entstehen, man würde sagen können erst dann, wenn die Wurzeln durch das Dickenwachsthum Stengelnatur angenommen haben. †

Diejenige Wurzelknospen, welche zu Blattsprossen auswachsen, erzeugen bald nachdem das Wachsthum darin rege wird an ihrer Basis ein oder mehr Adventivwurzeln (ra Fig. 23), welche sich sowohl durch ihre Stellung, wie durch ihre Farbe von den Seitenwurzeln unterscheiden. Die ersten Blätter dieser Knospen besitzen niemals die eigenthümlichen fiederschnittigen Spreiten, welche an den sich eben über die Bodenoberfläche erhebenden Seitenzweige so auffällig sind und als eine Anpassung unserer Pflanze an das Wasserleben betrachtet werden können. Die Beblätterung beginnt mit einer ganz eigenthümlichen, ungefärbten sehr niederen Scheide, welche vollkommen den Eindruck macht einer napfförmigen Peridermbildung der Mutterwurzel; auch bei *Nasturtium sylvestre* beginnen die Wurzelknospen auf dieser Weise.

Sobald der Spross durch gesteigertes Wachsthum verlängerte Internodien erzeugt hat, wird es möglich die Stellung der Adventivwurzeln zu beurtheilen. Diese ist merkwürdig und etwas abweichend vom gewöhnlichen Verhalten bei den Cruciferen, denn während in dieser Familie, wie gesagt, die Nebenwurzeln gewöhnlich in kleinen Gruppen etwas oberhalb der Knospen entstehen, sitzen sie beim Meerrettig (ra Fig. 27) in drei- oder viergliedrigen Reihen rechts und links neben der Seitenknospe (sk) in der Achsel des Blattes (bn). §

* Luft-, Boden- und Pflanzenkunde pag. 153, Stuttgart 1877.

† Die Beschreibung des anatomischen Baues des Meerrettigs muss ich hier übergehen, nur will ich darauf hinweisen, dass derselbe in einigen Punkten sehr merkwürdig ist, wie z. B. durch das Vorkommen zahlreicher Siebbündelchen mitten im secundären Holze.

§ In den unterirdischen Blattachsen des Meerrettigs sitzen oft kleine grünliche blumenkohlartige Gebilde, welche aus den Seitenknospen entstehen und leicht ausfallen. Für Brutknospen schienen sie mir zu klein zu sein, ich habe dieselben bisher nicht weiter untersucht.

Die cultivirten Meerrettige erzeugen niemals reife Samen, und da es auch nicht leicht ist aus dem Freien keimkräftiges Samenmaterial dieser Pflanze zu beziehen, sind die Keimlinge bisher vollständig unbekannt geblieben. Es wäre in mancher Beziehung interessant solche einmal zu züchten, denn es würden daraus unzweifelhaft Pflanzen mit gut entwickelten Blüthen entstehen während die cultivirten Exemplare bekanntlich überall rudimentäre Staubfäden besitzen; wahrscheinlich würden solche normale Pflanzen sehr arm an Wurzelknospen sein.

Andere Cruciferen und Resedaceen mit Wurzelknospen. Am Ende dieser Betrachtung specieller Fälle von Wurzelknospen bei Cruciferen will ich die übrigen mir bekannten hierher gehörigen Arten aufzählen, es sind die folgenden: *Nasturtium pyrenaicum*, *Lepidium latifolium*, *L. graminifolium*, *L. Draba*, *Isatis tinctoria* und *Arabis sagittata*. Bei *Bunias orientalis* und bei *Crambe maritima* fand ich keine normale laterale Wurzelknospen, dagegen bilden sich aus dem Oberende von Wurzelstücken dieser Pflanzen ausserordentlich leicht viele schöne Callusknospen.

Die Wurzelknospen von *Reseda lutea* sitzen vereinzelt in den Achseln der zweizeilig angeordneten Seitenwurzeln, oder in kleinen Gruppen von 2 bis 4 Stück ringsum derer Basis. Oft brechen sie aus dem Seitencallus in geringer Entfernung von den Seitenwurzeln nach aussen. Uebrigens verhalten sie sich, wie bei *Nasturtium*.

§ 5. Knospenerzeugende Blätter bei Cruciferen.

Die merkwürdigen Erscheinungen, welche an den Blättern von *Cardamine pratensis* auftreten sind oft beschrieben, zuerst im Jahre 1816 von CASSINI,* später auf's Neue durch MÜNTER† nachdem SCHLEIDEN darüber Zweifel ausgesprochen hatte, vor Kurzem wieder durch VÖCHTING,§ welcher darin eine Stütze für seine Hypothese der inneren, von Spitze und Basis der Organe abhängigen Kraft findet.

Die niedersten, dem Boden angedrückten bisweilen aber auch die höheren gefiederten Blätter unserer Pflanze, erzeugen auf dem Blattspindel, den Stielchen der Fiederblättchen und auf den dicken Nerven der Letzteren kleine Knötchen, welche erst ein oder mehrere Wurzeln, dann ein Blättchen, endlich eine Vegetations-

* *Bulletin philomatique*, 1816, pag. 71.

† *Bot. Zeit*, 1843, pag. 537.

§ *Organbildung*, Thl. I, pag. 96.

kegel bilden und dann allmählich in eine Blattrosette verändern. Bei *Cardamine hirsuta* und *C. impatiens** hat man die nämliche Erscheinung bemerkt.

In Folge ungünstiger Lebensverhältnisse, besonders durch Lichtmangel gelingt es leicht die Inflorescenzen von *Cardamine* zu tödten, ohne dass die Pflanze dadurch übrigens geschädigt wird; die auf dieser Weise behandelten Pflanzen produziren viel mehr Adventivknospen wie die normal-blühenden.

Es ist bemerkenswerth, dass die knospenerzeugende Blättchen sehr loose mit der Spindel verbunden sind, so dass dieselben oft frei neben der Pflanze liegen, oder auf dem Wasser treiben, was offenbar ein Mittel zur Verbreitung ist und darauf hinweist, dass die Zuchtwahl bei der Ausbildung der uns beschäftigenden Eigenschaft der *Cardamine*blätter theilhaftig gewesen ist. †

Nicht überall auf dem Blatte sind die Umstände zur Bildung der Knospen gleich günstig; die Basis des Endblättchens kommt dabei zuerst in Betracht, aber auch am Fusse der niederen Fiederblättchen stehen kräftige Knospen, welche jedoch am untersten Blattjoch etwas schwächer werden. Ferner findet man ziemlich viele Knospenanlagen auf den Blättchen selbst und zwar genau in den Eckpunkten der Gabelstellen der Nerven; je dicker die Nerven, das heisst je näher bei dem Blattstielchen, desto kräftiger sind diese Knospen.

VÖCHTING hat gezeigt, dass Schnittwunden in den Blättchen das Auswachsen der Knospen, welche sich oberhalb dieser Schnitte befinden sehr fördern. Neue Knospen entstehen dadurch aber nicht, allein dieselben sind oft so klein, dass man davon erst etwas bemerkt mit Hülfe des Mikroskops. Meristematische Zellgruppen, welche offenbar Knospen werden mussten, konnte ich schon an noch sehr jungen und wachsenden Blättchen an den Gabelstellen der Nerven auffinden.

TURPIN § scheint der Erste gewesen zu sein, welcher die Adventivknospen auf den Blättern von *Nasturtium officinale* gesehen hat, er bemerkte, dass kleine Stückchen dieser Blätter, welche von Phryganidenlarven zum Bau ihrer Gehäuse gebraucht waren, neue Pflanzen erzeugten.

Ich selbst habe diese Pflanze vielfach beobachtet und fand, dass die Knospenbildung auf den Blättern durch ungünstige Lebensbedingungen sehr gefördert wird. Ich stellte Pflanzen in mit Erde angefüllten Bechergläsern an einem Nordfenster und sah schon nach kurzer Zeit die Nebenwurzeln aus der Basis

* *Bot. Zeit.*, 1873, pag. 629 und *Bot. Zeit.*, 1874, pag. 621.

† Ob auch bei *Cardamine hirsuta*, wo die Eigenschaft der Knospenerzeugung auf den Blättchen eine mehr accidentelle ist, eine so loose Verbindung zwischen Rachis und Blättchen besteht weiss ich nicht.

§ *Comptes rendus*, 1859, pag. 19.

der Seitenknospen und aus deren nächsten Umgebung selbst aus den Luftstengeln in kleine Bündeln hervorbrechen,* und je mehr meine Pflanzen abschwächten und zurückgingen, desto mehr bildeten sich Adventivsprosse auf den Blättern. Während eines ganzen Winters habe ich die Zahl der Knospen auf jedem neu entwickelten Blatte sich vermehren sehen, bis die Pflanze zuletzt derweise mit Blattknospen bestreut war, dass man davon sagen konnte sie hatte eine wahre Blastomanie, um den von BRAUN bei einer ähnlichen Gelegenheit gebrauchten † Ausdruck zu verwenden; in einem Falle zählte ich nicht weniger als 54 Knospenanlagen auf einem einzigen Blättchen. Anfangs hatten die eben sichtbar werdenden Knospen die Form von kleinen Knötchen, welche aus dunkelgrünem meristematischem Gewebe bestanden, noch früher beobachtete ich an diesen Stellen eine kleine Vertiefung, ein Hemmungserscheinung in der Streckung des Bildungsgewebes. Da man diese Knospenanlagen schon deutlich beobachten kann auf ganz jungen, noch in der Entwicklung begriffenen Blättern, ist die Annahme erlaubt, dass die Reize unter deren Einfluss die Knospenbildung zustande kommt, ihre Wirkung in den Meristemen ausüben. Dabei scheint es mir sehr bemerkenswerth, dass die Blattknospen von *Nasturtium*, ohne Ausnahme auf der Oberseite des Blattes entstehen und dabei eben wie bei *Cardamine* ausschliesslich an den Gabelstellen der Nerven gebunden sind. Diese Umstände weisen nach meiner Ansicht auf einen Zusammenhang zwischen Wasserstrom und Knospenbildung; denn die Xylembündel sind hier, wie gewöhnlich in den Blättern, nach oben gekehrt, und an den Gabelungen der Nerven muss gewiss schon im Blattmeristem ein eigenthümlicher Zustand in der Wasserbewegung herrschen. Eben wie bei den früher betrachteten Blattknospen der Monocotylen fand ich auch bei *Nasturtium* und *Cardamine*, dass nicht eine einzelne Zelle, sondern eine Zellgruppe sich an der Knospenbildung betheiligt und, dass die Epidermis dabei eine wichtige Rolle erfüllt.

Bei der späteren Entfaltung der Knospenanlagen der *Cardamine*- und *Nasturtium*-blätter, sieht man zuerst aus den kleinen Knöllchen eine erste, darnach eine zweite und bisweilen eine dritte Wurzel vollständig exogen entstehen, später bildet sich dann das erste Blatt, § das zwar einfach ist aber durchaus nicht Cotyledonarnatur besitzt, zuletzt entsteht zwischen Blatt und Wurzeln ein

* Dieselben entstehen, wie früher hervorgehoben, vollständig exogen.

† Ueber Adventivknospen von *Calliopsis tinctoria*, *Verhandl. d. bot. Vereins d. Prov. Brandenburg*, 1870, pag. 154.

§ Die Blätter der Nasturtien besitzen, ähnlich wie bei *Alliaria*, kleine Stipulae, welche schon frühzeitig in ihrer Entwicklung zurückbleiben.

Vegetationspunkt. Im Anfang sind diese Wurzeln grün und wachsen eben in diejenige Richtung fort, welche sie zufällig erhielten; sind dieselben 2 oder 3 m.M. lang, so verlieren sie beim Weiterwachsen ihre grüne Farbe und werden stark geotropisch; in trockener Kammerluft bleiben sie auch weiterhin glatt, in einer feuchten Atmosphäre sind sie dagegen bald mit Wurzelhaaren bedeckt. Wie aus dieser Beschreibung erhellt, lässt sich die Epidermis des Mutterblattes leicht bis über die Spitze der Wurzeln verfolgen, und es kann keine schönere Objecte geben zur Demonstration der Entstehung der Calyptra aus der Epidermis der Mutterwurzel, hier also auch aus derjenigen des sprossenden Battes, wie die durchsichtigen Luftwurzeln der Nasturtien.

Die exogene Bildung der Wurzeln aus den Blattknospen von *Cardamine* und *Nasturtium* steht nicht einzig da. Schon früher sahen wir das *Neottia Nidusavis* unter den Orchideen, *Nasturtium sylvestre* und *Cochlearia Armoracia* unter den Cuciferen, ebenfalls exogene Nebenwurzeln aus ihren Stengeln erzeugen. Hier will ich noch darauf aufmerksam machen, dass die Wurzelgruppen in den Blattachseln, auch bei allen übrigen Arten von *Cardamine* und *Nasturtium*, so wie bei einer ganzen Reihe von anderen Cruciferen, exogenen Ursprunges sind; ich hoffe auf diese Angelegenheit ein anderes Mal zurückzukommen. *

Wünscht man die Blattknospen von *Cardamine* und *Nasturtium* mit irgend einem anderen Organe dieser Pflanzen zu vergleichen, so wäre es, ohne besondere Einschränkungen, nicht erlaubt, wie aus dem Obigen zureichend erhellt, die Embryonen herbei zu ziehen; dagegen ist die Uebereinstimmung im Bau einer sich bewurzelnden Blattknospe mit der normalen Seitenknospe sammt der dazu gehörigen Wurzelgruppe eine so vollständige, dass es keinem Zweifel unterliegen kann, dass bei der Entstehung von beiden identische Kräfte wirksam sind. Es ist die Ueberzeugung dieser Identität, welche mich veranlasst hat die Blattknospen hier ausführlicher zu besprechen. Schliesslich scheint es mir, bei der Seltenheit solcher Erscheinungen im Allgemeinen, ein bemerkenswerthes Zusammentreffen, dass sich in der nämlichen Gattung *Nasturtium* Arten vorfinden mit knospenerzeugenden Wurzeln, wie *N. sylvestre* und *N. pyrenaicum* und eine andere Art mit knospenerzeugenden Blättern, nämlich *N. officinale*; ich glaube, dass es die, für die Cruciferen so ausserordentlich charakteristische Verbindung zwischen Nebenwurzeln und Seitenknospen ist, worauf dieses Zusammentreffen in erster Linie beruht.

* Man vergleiche auch die während des Druckes dieser Abhandlung erschienene Arbeit von A. LEMAIRE, Origine et développement des racines latérales, *Ann. d. sc. nat. Bot.* 7^{me} Sér. T. III, pag. 237, 1886.

K A P I T E L IV.

GERANIUM SANGUINEUM — AILANTHUS GLANDULOSA — EUPHORBIA ESULA —
SIUM LATIFOLIUM — CRASSULACEEN.

Ich will dieses Kapitel anfangen mit der Aufzählung der Namen einiger Pflanzen, welche Wurzelknospen erzeugen, aber wovon mir kaum mehr wie die Existenz bekannt ist. Ich folge bei dieser Aufzählung die gewöhnliche systematische Eintheilung.

Violaceen. ROYER trennt *Viola canina* und *V. elatior* durch ihre Eigenschaft Wurzelknospen zu erzeugen von den übrigen Arten.* Die Nebenwurzelnordnung ist bei den Violaceen (und Resedaceen) noch nicht genügend festgestellt, bei *Viola tricolor* sah ich oft eine Wurzel aus der Achsel eines Seitenzweiges entspringen, gewöhnliche nodale und internodiale Wurzeln scheinen aber bei diesen Arten vorzuherrschen.

Hypericaceen. Die dickeren holzigen Wurzeln von *Hypericum perforatum* tragen kleine Gruppen von röthlich angelaufenen Knospen, welche sich gewöhnlich ringsum die Basis von Seitenwurzeln vorfinden. Auch *Hypericum calycinum* erzeugt bisweilen Wurzelknospen. Die Nebenwurzeln an den Stengeln sind gewöhnlich nodal und dabei oft den Knospen genähert, bisweilen stehen sie paarig unterhalb der Knospen.

Tiliaceen. Nach WARMING erzeugt *Tilia* Wurzelknospen; ich habe dieselben aber nicht auffinden können.

Anacardiaceen. Wurzelknospen kommen vor bei *Rhus typhina* und bei *Rhus glabra*.

Auf die Geraniaceen, Simarubaceen, Euphorbiaceen und Umbelliferen, welche in meiner Uebersicht nun eine Stelle finden sollten, weiter unten ausführlicher zurückkommend, will ich zunächst fortfahren die übrigen mir bekannten Fälle von Wurzelknospen aus den Verwandtschaftskreisen der Aesculinen und Frangulinen anzuführen; nähere Untersuchungen liegen über dieselben bisher nicht vor.

Hierher gehören von den Sapindaceen, *Aesculus macrostachya*. Von den Polygalen, *Xanthophyllum fraxinifolium*. Von den Calastraceen, *Staphylea trifoliata* und *Evonymus europaeus* bisweilen. Von den Rhamnaceen, *Rhamnus Frangula* nicht immer. Von den Araliaceen, *Panax* und *Aralia spinosa*. Von den Corna-

* *Flore de la Côte d'Or*, pag. 108.

ceen, *Cornus alternifolia*, *C. sanguinea* und *C. sericea*, während *C. mas* niemals Wurzelknospen erzeugt. Schliesslich, von den Saxifragaceen, *Hydrangea canescens*, *H. radiata*, *Philadelphus coronarius*, *P. grandiflorus*, *Deutzia* und *Ribes*. Bei allen diesen Arten sind die Wurzelknospen zwar normale Bildungen, entstehen aber manchmal so sporadisch, dass man deren Existenz kaum bemerkt und oft erst durch Stecklingsversuche zu beurtheilen vermag.

Ueber die Nebenwurzelstellung der genannten Familien kann man in der Literatur manche zerstreute Angaben finden, Zweck einer einheitlichen Untersuchung ist dieser Gegenstand jedoch noch nicht gewesen.

§ 1. *Geranium sanguineum*.

Schon die Hauptwurzel der Keimpflanze von *Geranium sanguineum* ist reichlich mit Sprossknospen besetzt, welche entweder vereinzelt oder zu kleinen Gruppen vereinigt in den Seitenwurzelachseln stehen, besonders in den, der Oberfläche des Bodens zugekehrten Oberachseln.* Diese Knospen entwickeln sich aus der Oberfläche des Centralcyinders der Mutterwurzel und sie sind schon ausgebildet zu einer Zeit, wenn die primäre Rinde noch gegenwärtig ist, und dann werden sie natürlich durch diese Rinde überdeckt. Sie entstehen aber jedenfalls erst viel später wie die Seitenwurzeln, wozu sie gehören, denn auf successiven Querschnitten werden dieselben nicht unterhalb der Regione des Dickenwachstums gefunden, während die Seitenwurzeln schon lange bevor das Dickenwachsthum in der Mutterwurzel beginnt da sind.

Die Knospen, welche auf den weiter ausgewachsenen Wurzeln angetroffen werden bieten eine gewisse Mannigfaltigkeit da, in Bezug auf ihre Entstehungsweise, dieselben können nämlich entweder unmittelbar aus der Basis der Seitenwurzel hervorgehen, also auf einer ähnlichen Weise, wie die Wurzelknospen von *Nasturtium* und *Cochlearia*, oder sie können aus einem Callus ihren Ursprung nehmen, welcher seinerseits einer Seitenwurzelbasis aufsitzt, oder neben einer solchen aus der Mutterwurzel entspringt und im letzteren Falle an und für sich eine ganze Seitenwurzel ersetzt.

Die Wurzeln von *Geranium sanguineum* welche ich untersuchte, waren stets zweistrahlig und damit im Einklang sitzen die Seitenwurzeln in zwei Reihen. Die primäre Rinde wird frühzeitig abgeworfen und dabei wird das rothe Periderm sichtbar. Der durch Dickenwachsthum entstandene Holzkörper ist

* Eine gute Abbildung bei IRMISCH, Beitrag zur Morphologie einiger europäischen *Geranium*-Arten. *Bot. Zeit.*, 1874, pag. 567.

sehr fest und zähe und verdankt diese Eigenschaft zwei (*sc* Fig. 30 Taf. III) oder mehr (*sc* Fig. 29 *a* Taf. II) Sclerenchymfaserbündeln, welche ein sonderbares Effect machen mitten im Holz, bei Wurzeln aber oft vorkommen (sehr schön z.B. bei *Rumex Acetosella*). Die Centralstränge der Seitenwurzeln setzen sich, wie gewöhnlich, den oft vollständig im Sclerenchym eingeschlossenen primären Gefässplatten der Mutterwurzel (*xp* Fig. 29 *a*) an. Die Stelle, wo eine Seitenwurzel die secundäre Rinde ihrer Mutterwurzel verlässt (*rl* Fig. 29 *b*), ist immer etwas vertieft, das umgekehrte Verhalten also von dem was wir z.B. bei *Populus pyramidalis* fanden; neben der Vertiefung sitzt aber eine callusartige Wucherung. Aus manchen dieser Wucherungen (*cl* Fig. 28 Taf. II rechts) sieht man Knospen oder schöne Blattsprosse (*gr*) hervorgehen. Zerschneidet man eine Callusgeschwulst, welche äusserlich nichts besonderes hat der Länge nach, so findet man oft in der Spitze derselben einen oder zwei feine Centralcylinder (*cc* Fig. 29 *b*), welche offenbar zu Seitenwurzelanlagen gehört haben, welche frühzeitig in ihrer Entwicklung gehemmt sind; übrigens besteht der Callus eben wie das benachbarte Gewebe der secundären Rinde aus stärke- und tanninreichem Parenchym. Verfolgt man diesen Callus-Centralcylinder nach aussen so ergibt sich, dass ein eigentliche Wurzelmütze nicht mehr wahrnehmbar ist (*cl* Fig. 29 *b*) wiewohl eine ziemlich dicke Gewebeschicht die Spitze des Centralcylinders überdeckt. Verfolgt man den Lauf des Centralcylinders nach innen so findet man, dass derselbe sich entweder (wie in Fig. 29 *b*) unmittelbar an das gleichnamige Organ der Mutterwurzel ansetzen kann, so, dass der Callus dann als eine metamorphosirte Seitenwurzel erster Ordnung aufgefasst werden muss, oder der Centralcylinder des Callus vereinigt sich mit dem Wurzelkern der daneben sitzenden Seitenwurzel, wodurch dieser Callus sich als gleichwerthig mit einer Seitenwurzel der zweiten Ordnung ergibt.

Querschnitte sind natürlich besser geeignet um festzustellen auf welcher Weise die verschiedenen Theile der Mutterwurzel mit dem Callus verbunden sind, wie Längsschnitte. Daraus ergibt sich, dass der Callus eben wie eine ausgewachsene Seitenwurzel mit einem sehr stark entwickelten Markstrahl der Mutterwurzel correspondirt. Die Structur solcher, unterhalb dieser Seitenorgane befindlicher Markstrahlen ist besonders in der Lagerungsrichtung der Zellen und faserigen Elemente verschieden von derjenigen des benachbarten Gewebes des Centralcylinders. Uebrigens ist die Natur der genannten Elemente an sich wieder verschieden je nachdem man den Markstrahl untersucht unterhalb einer Seitenwurzel oder unterhalb eines knospenerzeugenden Callus. Im ersteren Falle findet man darin, und bei anderen Pflanzenarten ist es ebenso, verholzte Fasern und kurze getüpfelte Gefässglieder. Unter den Knospen verholzt der Markstrahl viel weniger oder durchaus

nicht, und besteht im letzteren Falle bei *Geranium sanguineum* ausschliesslich aus parenchymatischem Gewebe, ohne oder mit Stärke, abhängig von der Jahreszeit. Selbst in den Uebergangsbildungen zwischen Wurzel und Spross, welche unten noch Wurzelnatur besitzen, allein auf dem Wege eine Knospe zu werden (wie aus der Gabelung des Centralcyinders erhellt), als ein als Hemmungsbildung aufzufassender Callus zurückgeblieben sind (Fig. 29 a), ist die Verholzung nur wenig vollständig, und viel Parenchym im Markstrahl unverändert geblieben. Die Entstehung des Markstrahls muss man desshalb als einen Process auffassen, welcher mit der *Entstehung* der Seitenwurzel verknüpft ist, während die Verholzung viel mehr von der Function der Seitenwurzel, also von der Wasserströmung abhängig ist. *

Die Veränderung des Callus in eine Knospe geschieht auf derselben Weise wie bei *Populus alba*. Auch hier bekommt man den Eindruck, dass Callus und Knospe nahe verwandte Organe sein müssen, und dass die Umwandlung sich eher vergleichen lässt mit einer Einschränkung und Regulirung der formbildenden Kraft, wie mit der Neubildung eines anderen Organes. Ein Callus ist so zu sagen ein amorphes Conglomerat von Blättern. — Die ersten Blätter der Wurzelknospen sind kleine dicke fleischige Gebilde (*gr* Fig. 30 Taf. III) welche einen gewölbten grossen Vegetationspunkt einschliessen. Die später entstehenden Blätter erlangen allmählich die hohe Ausbildung in Scheiden mit Stipeln, Blattstiel und Spreite, welche für die Geraniaceen kennzeichnend ist.

Eine bestimmte Nebenwurzelstellung an den Stengeln ist bei manchen Geraniaceen zu bemerken, besonders wenn man dabei so zu sagen statistisch verfährt. Man bekommt dann das gewöhnliche Resultat: die Nebenwurzeln suchen die Nachbarschaft der Seitenknospen. So findet man an jungen Rhizomen von *Geranium tuberosum* oft, auf beiden Seiten der Seitenknospen, das schuppenartige Tragblatt von einer Nebenwurzel durchbohrt, und später, nachdem die Schuppen abgeworfen sind, wird dieser gegenseitige Zusammenhang noch deutlicher. Auch bei vielen Oxalideen, wie z.B. bei *Oxalis Acetosella* und *O. corniculata* sind die Nebenwurzeln in engem Zusammenhang mit den Knospen und sitzen vereinzelt, oder zu zweien unmittelbar unter denselben oder noch etwas niedriger, unter dem Niederblatte zu dessen Achsel die Knospe gehört.

§ 2. *Ailanthus glandulosa*.

Die dicken fleischigen Wurzeln von *Ailanthus glandulosa* sind dadurch merk-

* H. SPENCER, The principles of Biology, Vol. II, pag. 536, London 1880.

würdig, dass sie augenscheinlich an jedem beliebigen Punkte ihrer Oberfläche das Vermögen besitzen Knospen zu erzeugen. Da die primäre Rinde frühzeitig abgeworfen wird, hat man hier in letzterer Instanz mit einer Eigenschaft des Pericambiums zu thun, denn daraus ist die knospenbildende Gewebeschicht entstanden, allein die Sache wird infolge dessen nicht weniger merkwürdig. Nur in einer bestimmten Hinsicht lässt sich eine gewisse Regel in der Anordnung der Knospen erkennen, dieselben (*gr* Fig. 31 Taf. III links in der Mitte) entstehen nämlich besonders leicht in der Nachbarschaft oder selbst am Rande der schmalen Callusstriche (*cl*), welche beiderseits neben jeder Seitenwurzel (*rl*) sitzen.

Die jungen Knospen sind rundliche stark behaarte Gebilde von gelblicher Farbe, welche aus sehr untiefen Rindenrissen nach aussen kommen. Da es nur die äusseren Korkschichten des Periderms sind, welche dabei durchbohrt werden, ist es richtiger die Knospen als exogen, wie als endogen in Bezug auf die secundäre Rinde aufzufassen; natürlich sind dieselben unzweifelhaft endogen, wenn man die primäre Structur der Mutterwurzel dabei in Betracht zieht.

Auf Querschnitten der Ailanthuswurzeln, welche sowohl durch eine Seitenwurzel, wie durch eine Knospe gehen findet man das Folgende.

Genau in der Mitte befinden sich die drei oder vier primäre Gefässplatten (*xp* Fig. 32), worin man eine kleine Gruppe von zwei bis sechs sehr feinen Gefässen unterscheiden kann, deren Lumen von innen nach aussen abnimmt. Der Centralcylinder der primären Seitenwurzel (*rl*) lässt sich bis auf eine dieser Gefässplatten, obschon schwierig, verfolgen. Der secundäre Holzring ist ausgezeichnet durch die sehr weiten Netz- und Tüpfelgefässe (*hg*), welche in dem gelblichen oder durchsichtigen Faser- und Parenchymgewebe eingeschlossen liegen. Nach aussen findet man im secundären Holze einige concentrische Ringe, welche zwar an Jahresringe erinnern, damit aber keineswegs identisch sein können. Ich sah solche Ringe bei unserer Pflanze oft, so wie auch bei manchen anderen Arten, die Natur derselben blieb mir aber unklar. Die Markstrahlen haben untergeordnete Bedeutung, die drei oder vier primären sind symmetrisch angeordnet, die sehr zahlreichen secundären durchsetzen das Holz überall. In der secundären Rinde sind besonders zwei Gewebearten auffallend, nämlich ein waserhaltiges luftfreies Gewebe, und damit in tangentialer Richtung abwechselnd, die Fortsetzungen der Markstrahlen als ein an Intercellularräumen sehr reiches Parenchym; letzteres ist in der Fig. 32 schattirt. Mehr nach aussen liegen in der secundären Rinde sehr eigenthümliche gelbliche Steinzellengruppen (*sc*), welche den Mutterzellen des Periderms (*ps*) angrenzen. Dieses letztere besteht aus mehreren Schichten tafelformiger Zellen, welche eine weisse dichte Rinde darstellen.

Die Oberfläche der Seitenwurzeln (*rl* Fig. 32) geht continue in dieses Periderm über, dessenungeachtet findet man in einer kleinen Entfernung beiderseits von der Seitenwurzel die schon oben genannten Callusstreifen (*cl* Fig. 31). Bei *Populus pyramidalis* haben wir ein ähnliches Verhalten gefunden, und ebenso ist es bei vielen anderen Pflanzen. Wesshalb der Callus nicht unmittelbar der Seitenwurzel angrenzt ist mir noch nicht recht deutlich.

Da die jungen Knospen schon äusserlich an der Wurzeloberfläche kenntlich sind, noch lange bevor sie nach aussen kommen, ist es leicht Querschnitte ihrer Anlagen darzustellen. In Fig. 32 sieht man bei *gr* eine solche Knospe, welche aus dem Rande eines Callusstreifens entstanden war, und welche nur eine Gewebeschicht unbedeutender Dicke des Callus' durchsetzen musste um nach aussen zu kommen. Uebrigens kann ich in Bezug auf diese Knospen kurz sein, und muss nur noch erwähnen, dass die Gefässbündelverbindung derselben mit der Holzoberfläche der Mutterwurzel, so wie mit deren Siebbündelsystem in der secundären Rinde, erst nachträglich in centripetaler Richtung aus dem Callusparenchym entsteht. In einem genau von mir untersuchten Falle vereinigten die Blattbündel sich zu einem einzigen feinen Gefässbündelstamme (*gf* Fig. 32), welcher blind im Callusgewebe endete.

TRÉCUL * hat bei *Ailanthus glandulosa*, ausser Callusknospen, noch eine andere Art von Wurzelknospen gefunden, welche, wie aus seiner Figur 6 Pl. 7 hervorgeht, nichts anderes sein können als Umwandlungsproducte von secundären in der Rinde der Mutterwurzel eingeschlossenen Seitenwurzeln, oder von Seitenwurzelkernen.

§ 3. *Euphorbia Esula*.

Eine ganze Reihe von Euphorbien tragen mehr oder weniger zahlreiche Wurzelknospen, am schönsten beobachtete ich dieselben bei *Euphorbia Esula*, *E. Cyparissias* und *E. Gerardiana*. Ferner gehört *E. amygdaloides* hierher und nach REICHARDT auch *E. nicaeensis*. Bei *E. Lathyris*, welche mittelst Wurzelknospen perennirt und nicht, wie man vielfach angegeben findet, zweijährig ist, sitzen die Knospen sehr zerstreut und sind nicht leicht aufzufinden. Nach RÖPER werden bei manchen Euphorbien hypocotylische Sprosse gefunden, besonders bei *E. Peplus*, *E. exigua* und *E. heterophylla*; für *E. exigua* fand ich diese Angabe bestätigt.

* *Ann. d. sc. nat.* Sér. III, 1847, T. 8, pag. 268.

Bei den von mir untersuchten Arten war die Stellung der Sprossknospen (*gr* Fig. 39 Taf. III) auf den Wurzeln beinahe immer identisch, nämlich in der Oberachsel der Seitenwurzeln (*r l*). Nur selten fehlt die Seitenwurzel unterhalb der Knospe, und auch dann sitzt diese doch ausnahmsweise in einer der vier Seitenwurzelreihen. Verfertigt man Tangentialschnitte von der Rinde unterhalb solcher vereinzelt stehender Knospen, so findet man in den meisten Fällen, ob- schon nicht immer, ein sehr deutliches Rudiment einer früh abgestorbenen Seiten- wurzel neben dem parenchymatischen, mit Stärke reichlich angefüllten Knospen- kerne, in der secundären Rinde der Mutterwurzel. Die Euphorbiawurzeln haben ein kräftiges Dickenwachsthum und lassen sich am Besten mit einem holzigen Stamme vergleichen. Sie werfen ihre primäre Rinde schon sehr frühzeitig ab und bilden an ihrer Oberfläche eine braune abblätternde Korkschicht.

Die sich aus den Wurzeln erhebenden Stengel tragen in den dichtgedrängten Blattachseln an ihrer Basis eine Unmasse von Knospen, von welchen nur ein- zelne nahe an der Bodenoberfläche aussprossen. An den auf dieser Weise ent- standenen Stengeln konnte ich keine Adventivwurzeln auffinden.

In Bezug auf die Keimlinge von *Euphorbia Cyparissias* sagt IRMISCH *: „Auf der hypocotylen, meist roth überlaufenen Achse, erscheinen schon im Laufe des ersten Sommers besonders da wo sie dem Boden nahe ist oder in ihn eintritt, und in die weisse, sich verästelnde Hauptwurzel übergeht, Adventivknospen, deren zwei ersten Blätter ich mehrmals oben und unten, nicht links und rechts, an der Mutterachse stehend beobachtete; sie finden sich in der Regel auch weit hinab auf der gegen einen halben Fuss langen Hauptwurzel, welche schon im erstem Jahre etwas holzig, mindestens sehr zähe wird. Im Herbst des ersten Jahres stirbt die Pflanze für so weit sie über den Boden tritt in allen ihren Theilen gänzlich ab und sie perennirt allein durch die unter dem Boden befindlichen Knöspchen, von denen ich im ersten Sommer keines ausgewachsen sah.“

§ 4. *Sium latifolium*. Callusknospen der Umbelliferen.

Die sehr schönen und auffallenden Wurzelknospen von *Sium latifolium* sind erst im Jahre 1876 von WARMING entdeckt und beschrieben. † Bei anderen Umbelliferen scheinen keine normale Wurzelknospen vorzukommen, denn die verschiedenen Beispiele, welche ich davon in der Literatur erwähnt fand, habe ich alle nachuntersucht und dabei ergab sich, dass es sich stets um

* *Bot. Zeit.*, 1857, pag. 471.

† *Bot. Tidsk.*, R. 3, Bd. 1, 1876—77, pag. 107.

Callusknospen handelte. Besonders *Eryngium campestre* hat eine starke Neigung zur Erzeugung der zuletzt genannten Knospen; bei *Pimpinella Saxifraga*, *Falcaria Rivini*, *Silaus pratensis* und anderen Arten findet man dieselben zwar weniger leicht, jedoch noch ziemlich oft. Bei Stecklingsversuchen mit Wurzelstücken von *Pastinaca sativa* und *Daucus Carota* sah ich nicht ohne Verwunderung Callusknospen entstehen, denn ich glaubte früher nicht, dass ein- und zweijährige Pflanzen eine solche Eigenschaft besitzen könnten. Zwar gelingt dieser Versuch bei *Daucus Carota* sehr schwierig, allein bei *Pastinaca* ziemlich leicht. Bei letzterer Art fand ich, dass die Neigung zur Knospenerzeugung am grössten war am dicken Ende der ganzen Wurzel, aber, dass an den Stücken zerschnittener Wurzeln die Knospen sich am Leichtesten an derjenigen Wundfläche ausbilden, welche vor der Isolirung der Wurzelspitze zugewendet gewesen war, also gerade umgekehrt wie bei anderen Pflanzen. Ob dieses Verhalten bei dieser Art allgemein ist, oder nur bestimmten Varietäten zukommt, weiss ich nicht. Die Pastinacaknospen sassen theilweise auf dicken kugelförmigen Callusbildungen, welche sich aus der inneren secundären Rinde entwickelt hatten, jedoch auch auf kleinen Wucherungen, welche mitten im secundären Holze aus dem Holzparenchym entstanden waren.

Ganz anders ist die Stellung der normalen Wurzelknospen bei *Sium latifolium*. Sie sitzen in den Seitenwurzelsachsen (rl Fig. 34 und 35 Taf. III) und brechen, schon aus ganz dünnen Wurzeln, durch die primäre Rinde (Fig. 35), welche erst lange nach deren Entstehung abgeworfen wird. Da sie sich sehr leicht bewurzeln, bilden sie ein ausgezeichnetes Mittel zur Verbreitung der Pflanze, welche nur selten keimkräftige Samen erzeugt und deren Keimung bisher noch nicht beobachtet wurde.

Die Siumwurzeln sind gewöhnlich dreistrahlig, dessenungeachtet sitzen die Seitenwurzeln daran in vier bis sechs Reihen. Bekanntlich wird dieses abweichende Verhalten bei allen Umbelliferen zurückgefunden, und hängt damit zusammen, dass die Pericambiumschicht in der Richtung der primären Gefässplatten, das heisst an denjenigen Orten, wo bei anderen Pflanzen Seitenwurzeln angelegt werden, hier durch einen Oelraum unterbrochen ist. Die Initialgruppe für die Neubildung wird dadurch so zu sagen gespalten, so dass zwei Stellen, welche sich für die Seitenwurzelsbildung eignen entstehen, nämlich rechts und links von jeder Gefässplatte eine; die normale Zahl der Seitenwurzelsreihen wird desshalb doppelt so gross wie gewöhnlich; wesshalb eine oder mehrere der gesammten Reihen gewöhnlich fehlschlagen, weiss ich nicht.

Die primäre Rinde besteht aus einem sehr spongiösen Gewebe und enthält 10 bis 15 Luftkanäle (kn Fig. 36) welche durch einfache Zellschichten von einander getrennt sind. Sobald die primäre Rinde abgeworfen ist verändert das Aeussere der Wurzel gänzlich, wie aus der Vergleichung der Figuren 33 und

34 hervorgeht Der Centraleylinder ist sehr stark in der Dicke gewachsen und hat dabei ebenso viele Rinnen bekommen, wie Seitenwurzelreihen vorhanden sind; jede Rinne entspricht einer solchen Reihe. Auf dem Querschnitte findet man, dass der Boden dieser Rinnen durch einen vierseitig prismatischen Stang von Sclerenchymfasern eingenommen wird. Die secundäre Rinde ist ausserordentlich dick und im Winter strotzend mit zusammengesetzten Stärkekörnern angefüllt; stellenweise kommen darin Luftkanäle vor. Der im Querschnitte sternförmige Cylinder des secundären Holzes ist sehr wenig mächtig, enthält im Innern nur einzelne weite Gefässe und kehrt seine Strahlen den genannten Faserbündeln zu; eigentliche Holzfasern fand ich darin nicht. Bei manchen Siumwurzeln ist man in Zweifel ob secundäres Holz überhaupt darin entstanden ist.

Da die Knospen zum grössten Theile ruhen, werden dieselben sowohl auf den Wurzeln mit secundärer, wie auf denjenigen mit primärer Structur angetroffen; im ersteren Falle sind die Knospen aber kleiner und weniger augenfällig weil dieselben, obschon sehr langsam, doch fortwährend etwas wachsen, und dabei allmählich die ersten, sich früh entfaltenden Blätter abwerfen.

Bei einer genauen Untersuchung der Stellung der Knospen in Bezug auf Mutterwurzel (*rm*) und Seitenwurzel (*rl* Fig. 37) findet man, dass dieselben nicht genau in den Oberachsen der letzteren sitzen, sondern mehr auf der Seite derselben, wie in der Figur angegeben, und dabei ziemlich willkürlich nach rechts oder links; ich glaube nicht, dass diese Eigenthümlichkeit eine besondere Bedeutung hat, sie hängt wahrscheinlich mit der Stellung des obengenannten Sclerenchymfaserbündels zusammen.

Die Blattstellung der Knospen ist vom Anfang an $\frac{2}{5}$; dabei steht das erste Blatt (f^1 Fig. 38), für den Beobachter, welcher die Mutterwurzel vertical vor sich hält, und den Vegetationspunkt der Knospe betrachtet, entweder genau nach rechts oder nach links; das zweite Blatt (f^2) sitzt nach unten oder nach oben, das dritte (f^3) nach oben oder nach unten. Da das erste Blatt mit seiner Rückenseite genau der *Seitenwurzel* zugewendet ist, so finden wir hier ein neues Beispiel für eine für die Wurzelknospen vielfach zutreffende Regel, welche wir besonders schön bei *Rumex Acetosella* kennen lernten und später bei *Cirsium arvense* und anderswo zurückfinden werden. Uebrigens liegt in diesem Falle kein Grund vor zur Behauptung, das erste Blatt der Knospe lasse sich als das Deckblatt derselben betrachten, und dieses wird besonders desshalb unannehmlich, weil das Internodium unterhalb dieses ersten Blattes sich etwas verlängert. Wir werden dagegen bei einigen andern Wurzelknospen sehen, wie bei denjenigen von *Convolvulus arvensis* und *Linaria vulgaris*, dass eben diese letztere Auffassung sich hier so zu sagen von selbst aufdrängt.

Das erste Blatt der Siumknospen ist entweder einfach linealisch (Fig. 35), oder es besitzt eine dreizählige Spreite mit linealischen Fiederehen. Die Samensappen von *Sium* werden wohl diesen einfachen Blättchen vollständig gleichen. Die späteren Blätter sind zwei bis dreifach gefiedert, wie übrigens für alle Wasserblätter von *Sium* die Regel ist, während die Luftblätter bekanntlich einfach gefiedert sind. Im Knospenzustand sind die Spreiten der Wurzelsprosse sehr hübsch hakenförmig gebogen.

Die zwei ersten Nebenwurzeln, welche ich frühzeitig aus der Basis der Knospen hervorbrechen sah (ra Fig. 35 und 36) waren etwas unterhalb des ersten Blattes und neben den Rändern desselben befestigt.

Uebrigens muss ich die Besprechung der Nebenwurzelstellung der Umbelliferen, als noch zu wenig durchforscht, übergehen. Dagegen mögen einige dessbezügliche Bemerkungen über die Crassulaceen an dieser Stelle Raum finden.

§ 5. Nebenwurzelstellung bei den Crassulaceen. Blattknospen von *Bryophyllum calycinum*.

Die vegetative Reproduction der Crassulaceen ist in mancher Beziehung äusserst merkwürdig; dieses gilt besonders für die Wurzelbildung aus den Stengeln und die Knospenbildung aus den Blättern. Ich untersuchte die Nebenwurzelstellung bei *Sedum acre*, welche sehr bemerkenswerth ist. Am unteren Theile des Stengels dieser Pflanze findet man in den Achseln von einigen Blättern Knospen, von anderen, Nebenwurzeln, bei wieder anderen, beide zusammen, und schliesslich, bei den Meisten, Nichts. Die fadenförmigen Wurzeln mit ihren schön carminrothen Vegetationspunkten* entspringen eigentlich aus der Basis der gewöhnlich rudimentär bleibenden Knospe, entweder vereinzelt oder zu zweien und dieselben sind durchaus nicht im Zusammenhang mit dem Centralcylinder des Mutterstengels. In Bezug auf das Tragorgan, hier also die Knospe, sind sie beinahe exogen. Bisweilen findet man in den Blattachseln sehr eigenthümliche Uebergangsbildungen zwischen Knospen und Wurzeln, welche ich an einer anderen Stelle zu beschreiben hoffe. Bei *Sedum purpurascens* und *S. Telephium* findet man durchaus dieselben Verhältnisse zurück.

D. CLOS gibt eine Uebersicht der vom ihm und anderen Forschern beobachteten Wurzelanordnungen, welche sich ungefähr folgenderweise zusammenstellen lässt:

* Rothe Vegetationspunkte, welche oft unter einer farblosen Wurzelmütze sitzen, kommen bei vielen Crassulaceen und Saxifragaceen vor; ich weiss dieselben nur mit dem Augenfleck der Euglenen und anderer Protisten zu vergleichen. Gewöhnlich sind nur vier, sechs oder acht Meristemzellen gefärbt; bei *Sedum acre* kommt dazu noch eine leichte rothe Farbe ein wenig hinter der Vegetationskegel.

Erstens, die Nebenwurzeln stehen vereinzelt neben der Basis des Blattes, wie bei *Sedum album*.

Zweitens, neben jeder Seite der Blattbasis sitzt eine Nebenwurzel, wie bei *Sedum spurium*.

Drittens, die Nebenwurzeln sitzen in den Blattachseln, entweder vereinzelt, wie bei *Sempervivum tectorum*, zu zweien wie bei *Sedum altissimum*, oder in Gruppen von ein bis vier wie bei *Crassula arborescens*, *Bulliardia aquatica* und *Tillaea moschata*.

Viertens, die Nebenwurzeln entstehen aus der unteren Insertionslinie des Blattes, dem Rückennerven genähert, wie bei *Crassula lactea*.

Diese Angaben genügen um zu zeigen, dass die Knospen und Nebenwurzeln der Crassulaceen so zu sagen zusammen gehören, sie verhalten sich durchaus auf der nämlichen Weise, wie bei *Equisetum*, *Marsilia* und *Selaginella*. Ich erwartete desshalb, dass sich in dieser Familie auch leicht Wurzelknospen würden ausbilden können, denn wenn man sieht, dass die Knospen in so hohem Maasse die Stellung der Nebenwurzeln am Stengel beeinflussen, so fühlt man sich geneigt auch die Existenz der umgekehrten Correlation als wahrscheinlich zu betrachten, wenigstens in einer so plastischen Familie wie die Crassulaceen. Indessen ist mir kein einziges Beispiel von Wurzelknospen bei den Crassulaceen bekannt geworden; specielle gärtnerische Versuche werden aber hier wohl niemals genommen sein, weil diese Pflanzen sich so ausserordentlich leicht vermehrt Stecklinge vermehren lassen.

Dagegen ist die Reproductionsfähigkeit aus den Blättern hier bekanntlich sehr stark entwickelt, und dieses mag zwar in erster Linie auf die Lebenszähigkeit der Gewebe zurückzuführen sein, allein sie dürfte auch begünstigt werden durch die starke „wurzelbildende Kraft“ der Knospenanlagen. Besonders bei *Bryophyllum calycinum* sind die allbekannten Knospen der Blattkerben ausführlich untersucht, und Herr BERGE hat gezeigt,* dass die erste Anlage, Herr WAKKER, dass das weitere Auswachsen der zu diesen Knospen gehörigen Wurzeln, erst dann erfolgt, wenn eine bestimmte Aenderung im Wasserzustande des Blattes eintritt, durch welche die Entfaltung der Knospe verursacht wird. Herr WAKKER † hat diese Aenderung zu bestimmen gesucht, und ist zum Resultat gekommen, dass das Aufhören des Wasserstromes im Blatte, sei es durch Untertauchen in Wasser oder durch Trennung von dem wasseranführenden Mutterstamm, als solche in Betracht kommt. Da diese Aenderung nur die Knospe beeinflusst, muss diese

* Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Bryophyllum calycinum*, pag. 17, Zürich 1877.

† Onderzoekingen over adventieve knoppen, pag. 86, Haarlem 1885.

Knospe ihrerseits den Reiz zur Wurzelbildung erzeugen. Wie dieses geschieht ist zwar noch unbekannt; die Frage ist hier aber scharf gestellt und ihre Beantwortung umfasst offenbar nur ein Theil der Erklärung der schon so oft in dieser Abhandlung genannten correlativen Beziehung zwischen Wurzeln und Knospen, deren Allgemeinheit durch das ganze Reich der Gefäßpflanzen wenigstens schließen lässt, dass sie, obschon so oft mit anatomischen Structurdetails in Zusammenhang, auch vollständig unabhängig davon sein kann.

K A P I T E L V.

EPILOBIUM ANGUSTIFOLIUM — HIPPOPHAË RHAMNOIDES — RUBUS IDAEUS —
ROSA PIMPINELLIFOLIA — SPIRAEA FILIPENDULA — CORONILLA VARIA.

§ 1. *Epilobium angustifolium*.

Die Keimpflanzen von *Epilobium angustifolium* können schon auf ihrer Hauptwurzel Wurzelknospen erzeugen; diese letzteren wachsen sehr schnell und einzelne Exemplare kommen schon in dem ersten Sommer zur Blüthe. Die Stengel sterben darnach bis tief unter der Bodenoberfläche ab, und die Erneuerung findet dann statt vermittelt der genannten Wurzelknospen. In den späteren Jahren sind zwei Knospenarten für die Sprossbildung disponibel, erstens, die auf den Seiten- und Nebenwurzeln entstandenen Knospen und zweitens, Knospen, welche auf einem lebendig bleibenden unterirdischen Theile der vorjährigen Sprosse sitzen.

Die Querschnittsbilder der *Epilobium*wurzeln, welche schon längst durch Dickenzwachsthum verändert sind, können ausserordentlich verschieden ausfallen je nachdem man jüngere oder ältere Wurzeln untersucht. Bei den ersteren findet man ringsum den mit Leisten und Rinnen versehenen secundären Holzcylinder, welcher nur geringe Mächtigkeit besitzt, eine sehr dicke secundäre Rinde mit Stärke-, Schleim- und Raphidenzellen; bei den letzteren hat der Holzcylinder eine relativ viel grössere Ausdehnung erfahren, wie die Rinde, und zeigt die Eigenthümlichkeit eines Abblätterungsprocesses innerhalb einer Höhlung, welche sich ringsum eine vertrocknete centrale Strangmasse gebildet hat. Auch die äussere Oberfläche der Wurzel verliert fortwährend das Periderm in Form dünner Korklamellen. Sind die Wurzeln fünfstrahlig, was der gewöhnliche Fall ist, so gleicht die innere Höhlung einem fünfstrahligen Sterne, bisweilen sieht man aber die Vierzahl vorherrschen.

Da die anatomische Structur der *Epilobium*wurzeln, wie aus diesen Andeutungen erhellt, in mancher Beziehung interessant ist, habe ich mich beschäftigt eine ganze Menge dieser Wurzeln in einer Haide auszugraben. Ich fand dabei eine grosse Mannichfaltigkeit in Bezug auf das gegenseitige Verhältniss zwischen Seitenwurzeln und Knospen; die von mir beobachteten Fälle habe ich in Fig. 40 in einem einzigen Uebersichtsbild zusammengestellt, das, wie ich glaube, eine weitere Beschreibung dieser Stellungsverhältnisse überflüssig macht. Man sieht daraus, wie fest, bei aller Schwankung in anderen Hinsichten, die morphologische Regel ist nach welcher die Wurzelknospen an der Basis der Seitenwurzeln gebunden sind.

Die Seitenwurzeln sind in kurzen Reihen von 2 bis 4 Stück angeordnet, wovon die äussersten stets die jüngsten sind. Die Ursprungsstellen der Letzteren liegen ziemlich tief in der secundären Rinde vergraben, so dass man schliessen muss, dass sie sehr spät angelegt werden; verfolgt man deren Centralcylinder, so findet man, dass dieser sich mit demjenigen einer benachbarten älteren Seitenwurzel verbindet.

Die Knospen entstehen aus der Basis der Seitenwurzeln, jedenfalls erst dann wenn diese selbst bis zu einer beträchtlichen Länge ausgewachsen sind, und mit dieser späten Entwicklung in Uebereinstimmung üben sie keinen grossen Einfluss aus auf die Structur des Centralcylinders, welcher sich unter ihnen in der Seitenwurzel befindet. Im Allgemeinen scheint die Knospe am leichtesten in der Unterachsel (l Fig. 40) zu entstehen, Ausnahmen sind aber nicht selten. In einzelnen Fällen fand ich die Knospen ziemlich tief in der Rinde der Mutterwurzel befestigt, und ich zweifle nicht daran, dass sie dann durch directe Umwandlung secundärer Seitenwurzelanlagen entstanden wären.

Die ersten Blätter der *Angustifolium*knospen sind decussirt gestellt; von dem ersten Blattpaare sitzt, wie ich glaube immer, ein Blatt der zugehörigen Seitenwurzel zugewendet. Die jungen, noch in der Knospenanlage befindlichen unterirdischen Blätter besitzen ein schönes, violettes, der Blütenfarbe ähnliches Colorit.

So bald es einer Wurzelknospe gelingt ein oberirdisches Sprosssystem zu erzeugen, werden die nächstbenachbarten Knospen in Folge von Wachstumscompensation zu Schlaftaugen, welche viele Jahre lang ruhen können. Neue Knospen bilden sich dann vorerst (ich zählte z. B. derer drei bis fünf Jahrgänge), wie schon oben hervorgehoben, aus der Basis der beim Absterben der oberirdischen Theile lebendig bleibenden unterirdischen Stengelreste; zu einer eigentlichen Rhizombildung kommt es hier niemals, was übrigens auch für alle andere Pflanzen mit Wurzelknospen zutrifft. Bei a Fig. 40 sieht man ein im October ausgegrabenes dreijähriges kurz zusammengedrungenes Sprosssystem, wovon die diessjährige Stengelbasis II, mehrere Knospen trägt, von welchen eine der unteren, nämlich

III den Erneuerungsspross des nächsten Sommers erzeugen wird; bei I befindet sich die Narbe des vorjährigen Sprosses.

Zum Schlusse erlaube ich mir kurz auf die Nebenwurzelstellung der Epilobien und ihrer Verwandten hinzuweisen. Diese ist eine eigenthümliche. Bei *Epilobium angustifolium* fand ich an den unterirdischen Stengeln entweder eine Wurzel in der Seitenknospenachsel, gerade so wie bei *Lythrum Salicaria*, oder zwei Wurzeln, je eine rechts und links von der Knospe und zu gleicher Zeit etwas unterhalb derselben; für manche Wurzeln konnte ich aber keine bestimmte Stellung auffinden. Bei den merkwürdigen Zwiebeln von *Epilobium parviflorum* sitzen je zwei Nebenwurzeln in den Achseln der Zwiebelschuppen, und ähnliche Verhältnisse werden bei anderen Arten gefunden. So findet man bei *Isnardia palustris*, welche zwei bis drei nodale Wurzeln an den horizontalen Sprossen trägt, besonders an den aufrechten Zweigen eine Wurzel in der Knospenachsel. An den Keimachsen von *Trapa natans* sitzen Nebenwurzeln genau unterhalb der Knospen und die merkwürdigen Schwimmwurzeln von *Jussiaea repens* sitzen eben wie die normalen Wurzeln der Pflanze wenigstens zum Theile in den Blattachseln.

Die Stellung der Nebenwurzeln an den Stengeln scheint auch bei der verwandten Familie der Haloragidaceen * überall ziemlich eigenthümlich zu sein, denn für verschiedene Arten werden durch CLOS blattachselständige Wurzeln erwähnt, wie bei *Myriophyllum intermedium*, *M. siculum* und *Proserpinaca palustris*, so wie durch IRMISCH ein Zusammenhang der Wurzeln mit den Seitenknospen bei *Hippuris vulgaris*. Andere Arten verdienen näher untersucht zu werden.

§ 2. *Hippophaë rhamnoides*.

Auch bei dieser Pflanze (Fig. 41 a Taf. IV) stehen die zweireihig angeordneten Seitenwurzeln zu kleinen zwei- bis viergliedrigen Gruppen vereinigt, ähnlich also wie bei *Epilobium angustifolium* und *Rumex Acetosella*. Diese Seitenwurzeln sind nicht alle gleich alt und damit in Uebereinstimmung entstehen sie nicht gleich tief in der secundären Rinde. Die Mutterwurzel besitzt einen zweizähligen Centralcylinder (Fig. 41 b), welcher beim Dickenwachsthum zwei breite Markstrahlen erzeugt. Die Verbindung der ältesten Seitenwurzeln mit den primären Gefässplatten ist sehr leicht zu beobachten, für die später entstehenden Seitenwurzeln ist dieses schwieriger.

Einzelne Wurzeln von *Hippophaë* erzeugen Knospen, wie schon von OERSTED

* Die Existenz von Wurzelknospen in dieser Familie fand ich nur für *Gunnera scabra* angegeben.

angegeben, und diese Eigenschaft soll ebenfalls bei *Elaeagnus argentea* und *E. angustifolia* vorkommen, die Knospen sind aber sporadisch und man muss oft lange danach suchen; bei *Hippophaë* bilden sie unzweifelhaft ein Mittel zur Verbreitung der Pflanze im Dünen- und Haidesand. Eine genaue Betrachtung der Knospen lehrt, dass dieselben ohne Ausnahme in den Nebenwurzelreihen sitzen, darin nur selten allein stehen sondern gewöhnlich in den obengenannten Seitenwurzelgruppen vorkommen. In Fig. 41 *a* findet man die gewöhnlichen Combinationen zusammengestellt. Es kann nicht daran gezweifelt werden, dass diese Knospen metamorphosirte Wurzelanlagen sind. Zwar ist die Zahl welche sich in einer knospenführenden Gruppe vorfindet oft grösser, als wenn sich nur Wurzeln darin gebildet hätten, allein man hat Grund solche Fälle durch eine frühzeitige Verzweigung zu erklären. Dass die Knospen bisweilen auf der Basis der Seitenwurzeln selbst vorkommen (*h* Fig. 41 *a*) muss durch Gewebeverschiebungen erklärt werden, und wir haben auch schon bei *Anemone sylvestris* ein ähnliches Verhältniss gefunden. Eine unzweifelhafte Bildung von Seitenwurzeln aus der Basis schon vorhandener Seitenwurzeln sah ich nicht und führe desshalb auch die Knospen auf die Mutterwurzel zurück.

Die Stellung der ersten Blätter an den Wurzelknospen ist nicht vollkommen constant; gewöhnlich sitzt die erste Zweizahl rechts und links in Bezug auf Mutterwurzel und Seitenwurzeln, und es ist dabei bemerkenswerth, dass diese Blätter von einem kurzen Internodium getragen werden und nicht direct mit der Mutterwurzel verbunden sind.

§ 2. *Rubus Idaeus*, *R. odoratus* und *Rosa pimpinellifolia*.

Es gibt keine andere Familie mit so vielen Arten, welche Wurzelknospen erzeugen, wie die Rosaceen; besonders die Anzahl der baumartigen hierhergehörigen Formen ist sehr gross. Selbst diejenigen Arten bei welchen in unserem Clima Wurzelknospen unbekannt sind, tragen unter den Tropen nicht selten Wurzelbrut, wie Apfel und Birne; dabei muss aber nicht vergessen werden, dass solche Arten zu Gattungen gehören für welche die genannte Eigenschaft normal ist. In der Uebersicht der Rosaceenarten für welche ich die Existenz von Wurzelknospen angegeben fand, und welche ich nun folgen lasse, kommen vielleicht einige Arten vor, welche nur Callusknospen erzeugen, wodurch der Werth meiner Angabe geringer wird; ich war aber nicht in der Lage alle Arten selbst zu untersuchen und musste mich desshalb beschränken auf gärtnerischen Verzeichnissen.

Die hier zu nennenden Arten sind nun die folgenden: *Amelanchier ovalis*,

A. vulgaris, *A. Botryapium*; *Cydonia vulgaris*, *C. japonica*, *Cotoneaster vulgaris*, *C. pyracantha*; *Pyrus*; *Rosa*; *Sorbus torminalis*; *Rubus odoratus*, *R. suberectus*, *R. Idaeus*, *R. caesius*, *R. plicatus*; *Kerria japonica*; *Spiraea Filipendula*, *S. hypericifolia*, *S. Douglasi*, *S. nepalensis*, *S. expansa*, *S. corymbosa*, *S. sorbifolia*, *S. laevigata*, *S. salicifolia*; *Amygdalus nana*, *A. sibirica*; *Prunus domestica*, *P. Padus*, *P. Armeniaca*, *P. Cerasus*, *P. insititia*, *P. spinosa*, *P. lusitana*, *P. canadensis* und *P. Laurocerasus*.

Zur näheren Betrachtung von *Rubus Idaeus*, *R. odoratus* und *Rosa* übergehend, bemerke ich zuerst in Betreff auf die Himbeere, dass das Perenniren dieser Pflanze zwar nicht ausschliesslich jedoch für einen wichtigen Antheil von der Existenz der Wurzelknospen abhängig ist und dass die gärtnerische Multiplication darauf beinahe ausschliesslich beruht. Die Wurzelknospen sitzen schon eben so gut an der fadendünnen Hauptwurzel der Keimpflanze, wie an allen späteren Wurzeln und deren Verzweigungen, allein dem Hypocotyl fehlen sie; jedenfalls müssen dieselben also als vollkommen normale Organe betrachtet werden. Auch bei *Rubus odoratus* sind die Wurzelknospen sehr allgemein, dagegen bei den Rosen viel seltener. Ursprung und Stellung der Knospen, sind bei allen diesen Arten so vollkommen übereinstimmend, dass es mir geeignet vorkam dieselben zusammen zu behandeln.

Das Dickenwachsthum der Rosaceenwurzeln ist ein sehr ausgiebiges, und damit hängt zusammen, dass die primäre Rinde frühzeitig abgeworfen wird, das Pericambium, welches dadurch an die Oberfläche kommt, bildet im Allgemeinen eine dunkelbraune abblättende Korkschicht durch welche man die Knospen hervorbrechen sieht. Bei allen von mir untersuchten Arten, fand ich das nämliche Verhalten, und ich muss desshalb glauben, dass die Knospen bei den Rosaceen im Allgemeinen viel später angelegt werden, wie die direct aus dem Pericambium entstehenden primären Seitenwurzeln. Dieses ist desshalb merkwürdig weil diese Knospen ohne Ausnahme in den Seitenwurzelreihen angeordnet sind. Bei der vierzähligen Wurzel von *Rubus Idaeus* (Fig. 42 Taf. IV) * stehen die Knospen und Seitenwurzeln desshalb in vier Rehen, bei *R. odoratus* ebenso, bei *Rosa pimpinellifolia* gewöhnlich in drei, bei *Prunus domestica* in sieben u. s. w. Eine andere Beziehung zwischen den Knospen und den Seitenwurzeln wie diese, konnte ich bei den genannten Arten nicht sicher auffinden, obschon ich lange nach Seitenwurzelanlagen neben den Knospen gesucht habe.

* In dieser Figur sind durch die Buchstaben *a—e* die verschiedenen von mir gesehenen Stellungen der Wurzelknospen der Himbeere angegeben.

Nur bei *Rubus odoratus* fand ich in Tangentialschnitten durch die secundäre Rinde der Mutterwurzel neben der weiten Marklücke, welche sich unterhalb der Knospen vorfindet, einen rudimentären Gewebestrang, der eine eigenthümliche Structur besass, rundlichen Umriss hatte und vollständig identisch zu sein schien mit den auf Wurzelrudimenten zurückzuführenden Gebilden, welche bei *Euphorbia Esula* neben den wenigen Knospen vorkommen, welche nicht in der Achsel einer Seitenwurzel sitzen, so dass ich daraus schliessen zu müssen glaube, dass auch bei *Rubus odoratus* die scheinbar vereinzelt stehenden Knospen zu Seitenwurzeln gehören, welche nicht zur Ausbildung gelangen. Bei der äusseren Betrachtung knospentragender Himbeerenwurzeln findet man nur vereinzelt Knospen in den Seitenwurzelachsen, so dass diese Stellung hier eine zufällige zu sein scheint. Bei dieser Pflanze und bei der Rose habe ich auch nach den genannten Rudimenten vergebens gesucht, und es ist jedenfalls sicher, dass viele ihrer Knospen durchaus unabhängig von Seitenwurzeln entstehen müssen, da sie selbst im Korkcambium der secundären Rinde angelegt werden können. Ich habe dieses besonders deutlich für die Rosenwurzeln constatiren können. In Fig. 43 sieht man den Querschnitt der dreistrahligen Wurzel von *Rosa pimpinellifolia*; unterhalb des Periderms (*pd*) ist die Knospe gefestigt und kommt durch einen Riss in demselben nach aussen. Die Knospe correspondirt zwar mit einem der Markstrahlen (*ms*) ist damit aber keineswegs durch einen Gefässstrang verbunden; selbst die Sclerenchymfaserbündel (*sc*) laufen ununterbrochen unterhalb der Knospe hindurch, sodass diese sich durchaus als eine Neubildung des Korkmeristems und der darangrenzenden Zellschichten ergibt. Uebrigens findet man, dass die Centraleylinder der stärkeren Knospen mit dem secundären Holze und dem Cambium der Mutterwurzel direct zusammenhängen und, dass man diese letzteren Knospen, wenigstens ihrer Stellung nach, als metamorphosirte Seitenwurzeln auffassen kann.

Die aus den Wurzelknospen der Himbeere entstehenden Sprosse, erzeugen einen rosenfarbigen Stengeltheil mit Blattschuppen von derselben Farbe, sie sind ziemlich stark behaart und tragen eine dicke Endknospe, augenscheinlich ohne jede besondere Anpassung an das unterirdische Leben.

Pyrus japonica bildet ausserordentlich leicht Wurzelknospen, welche dann und wann unmittelbar zu Blütenbündeln auswachsen.* Die Knospen werden oft auf einem kleinen Callus erzeugt, welcher letzterer irgend aus der secundären Rinde genau in der Richtung eines kräftigen primären Markstrahles entsteht und auf der bei *Populus alba* beschriebenen Weise, so zu sagen allmählich in

* *Gard. Chronicle*, 21 Febr. 1885, pag. 249.

eine beblätterte Knospe verändert. Hier scheint mir durchaus kein Grund mehr vorzuliegen die Knospe als ein Umwandlungsproduct einer Wurzel aufzufassen.

§ 4. *Spiraea Filipendula*.

Spiraea Filipendula besitzt bekanntlich zwei verschiedene Wurzelarten, nämlich erstens fadenförmige und zweitens moniliform verdickte, beide sind in der Regel dreizählig und verlieren frühzeitig ihre primäre Rinde; das Periderm wird später bei beiden dunkel schwarz. Wenn man die knolligen Wurzeltheile dieser Pflanze in cylindrische Stücke * zerschneidet und diese eingrabt, so bilden sich daraus bald neue Individuen. Letztere stehen vorzugsweise in der unmittelbaren Nähe der Wundfläche des Oberendes, sie gehören überdiess stets zu einem Seitenwurzelbündel, welches hier ähnlich gebaut ist, wie bei *Epilobium angustifolium*. Auch hier findet man nämlich stets, eben wie bei letzterer Pflanze, die Neubildung von Seitenwurzeln (*r^l* Fig. 44) aus der Mutterwurzel an der Basis schon vorhandener Seitenwurzeln (*r^l*) localisirt, an allen übrigen Stellen der Mutterwurzel scheint diese Facultät zur Reproduction zu fehlen; die Seitenwurzeln verschiedenen Alters kommen daher in zwei- bis dreizähligen Reihen zu stehen. Die jüngeren werfen bald ihre primäre Rinde ab und werden dann schwarz; nur einzelne davon schwellen zu den stellenweise verdickten Wurzeln an, die meisten bleiben dünn. Wenn sich Wurzelknospen gebildet haben so stehen diese auf der Basis der Seitenwurzeln, dort, wo die Letztere die Mutterwurzel verlassen, sie stimmen in dieser Beziehung am nächsten überein mit den Knospen welche wir bei *Nasturtium* und *Cochlearia* gefunden haben. Sie stehen gewöhnlich in einer kleinen Gruppe zusammen; beim Weiterwachsen wird aber nur eine davon bevorzugt. Hat man auch keine directe Veranlassung die Knospe als metamorphosirte Seitenwurzel der zweiten Ordnung zu betrachten, so ist doch jedenfalls sicher, dass sie aus dem, zur Bildung solcher Seitenwurzeln bestimmten Gewebe hervorsprosst.

Nebenwurzelstellung bei den Rosaceen. Bei nur wenigen Familien lässt sich der Zusammenhang zwischen Seitenknospen und Nebenwurzeln an den Stengeln, mögen diese unterirdisch oder oberirdisch sein, so leicht und so allgemein darthun wie bei den Rosaceen. Ein Zirkel mit der Knospenbasis als Mittelpunkt bildet die Insertionsstelle für die Nebenwurzeln, wenn man die mittlere Stellung von vielen Arten als Maassstab nimmt. So findet man bei *Kerria japonica* eine

* Diese riechen während einiger Augenblicke nach dem Zerschneiden angenehm aromatisch nach Saligenol.

Nebenwurzel in der Achsel der Seitenknospe; bei vielen Spireen beiderseits neben der Knospen eine Wurzel; so ist es ebenfalls bei den Rosen, wo sich noch überdies Wurzeln direct unterhalb der Knospe vorfinden. Bei den Potentillen sitzt oder sitzen eine oder mehrere Wurzeln an den Knoten, der Seitenknospe genähert, welche beim Auswachsen die, die Knospe schützende Blattscheide durchbohren. Oft sieht man bei derselben Potentillapflanze an einem Knoten die Wurzeln oberhalb der Blatinserction, an einem anderen Knoten etwas darunter. *

§ 5. *Coronilla varia*.

Von den krautartigen Papilionaceen ist *Coronilla varia* die einzige mir bekannte Art mit Wurzelknospen. Von den holzigen Formen, welche in dieser Beziehung zu erwähnen sind, nämlich *Coronilla Emerus*, *Cytisus purpureus*, *C. sessilifolius*, *C. Laburnum*, *Genista sagittalis*, *Gymnocladus canadensis*, *Robinia Pseudacacia*, *R. hispida*, *Apios frutescens* und *Wistaria chinensis*, besitzen wahrscheinlich einige Arten nur Callusknospen.

Coronilla varia hat dreistrahlige Wurzeln, welche ziemlich stark verholzen und die gewöhnliche, für die Dicotylen eigenthümliche Structur besitzen. Nachdem die primäre Rinde abgestorben ist entwickeln sich an der Basis der Seitenwurzeln zahlreiche Wurzelknospen, welche nur ausnahmsweise allein stehen und auch dann in den Seitenwurzelreihen vorkommen. In Fig. 45 Taf. IV sieht man deren normale Stellung angedeutet, welche in Bezug auf die Mutterwurzel die Oberachsel der Seitenwurzel ist. In den Unterachseln der Seitenwurzeln werden die Wurzelknospen seltener angetroffen und am seltensten auf den Seitenkanten der Wurzelbasen. Da wir auch hier, wie in so vielen anderen Fällen, oft zwei oder drei Wurzeln zu einer Gruppe vereinigt beisammen finden, können auch die Knospen eine ähnliche Stellung zeigen, dabei ist es auffallend, dass keine zwingende Gründe vorliegen die Knospen als metamorphosirte Wurzeln anzusehen, denn die Zahl der zu den knospenführenden Wurzelgruppen gehörigen Wurzeln ist nicht geringer als wenn keine Knospen darin vorkommen. Aus der schematischen Zeichnung Fig. 46 wird dieses Verhalten so fort erhellen. † Man sieht daraus, dass selbst eine Sechszahl von Knospen

* An den verholzten Stengeln vieler Rosaceen bilden sich bekanntlich oft, obschon mit sehr verschiedener Leichtigkeit bei den verschiedenen Arten, internodiale Nebenwurzeln.

† Der Lithograph hat die Punkte, durch welche die Knospen angedeutet werden, etwas zu fern von den Seitenwurzelbasen gezeichnet.

zu einem zweizähligen Wurzelbündel gehören kann. Die Linie durch welche die Seitenwurzelbasen in der Figur verbunden sind, kommt wirklich vor, es bleibt nämlich beim Verschwinden der primären Rinde ein feiner Gewebestreifen genau in den Seitenwurzelreihen zurück.

Die Knospen haben eine grosse Neigung auszuwachsen, wobei sie anfangs unterirdische, fadenförmige (Fig. 45) farblose Sprosse bilden mit sehr kleinen Blättern an denen sich aber leicht die Spreite und die Nebenblätter erkennen lassen; die Spreite des Endblättchens ist gekrümmt, so dass der Spross hakenförmig endet, was bei den Rhizomen vieler anderer Papilionaceen ebenfalls beobachtet werden kann. Die Stellung der ersten Blätter am Sprosse scheint keine constante zu sein; zwar findet man gewöhnlich das erste und zweite Blatt der Wurzelknospen (*gr* Fig. 48 *a* und *b* Taf. IV) nach rechts und links in Bezug auf Mutterwurzel (deren Wachstumsrichtung in der Figur durch die Pfeile angegeben ist) und zugehörigen Seitenwurzel (*rl*) gestellt (Fig. 48 *a*); in anderen Fällen fand ich aber das erste Blatt der Seitenwurzel, wozu die Knospe gehörte zugekehrt (Fig. 48 *b*); hier war das Verhalten also zu vergleichen mit dem was wir bei *Rumex Acetosella* gesehen haben.

Die anatomische Structur der Verbindungsstelle zwischen Knospe und Wurzel ist verschieden je nachdem man eine allein stehende Knospe untersucht oder eine zu einer Seitenwurzelgruppe gehörige. Während, wie oben angeführt, kein Grund vorliegt die Knospe in letzterem Falle als umgewandelte Wurzelanlage aufzufassen, könnte man sich dazu im ersteren Falle versucht fühlen; es sind besonders die Hauptwurzeln der Keimpflanzen, welche ihre primäre Rinde noch besitzen, woran man solche einsame Knospen antrifft. Vergleicht man nun Wurzelkern (*kw* Fig. 47) und Knospenkern (*kw'*) mit einander, so findet man als Hauptunterschied, dass sich unterhalb der Knospe eine Marklücke gebildet hat, welche aus Stärkeparenchym besteht und bis tief in den Centraleylinder der Mutterwurzel eindringt. In dem Seitenwurzelkern kommt eine solche Marklücke nicht vor sondern eben an deren Stelle ist starke Holzbildung zu beobachten. Also auch hier wieder die gewöhnliche Einrichtung, welche in Bezug auf die Oeconomie der gesammten Pflanze recht verständlich ist allein keine Sicherheit zu geben vermag über die morphologische Natur der primordialen Knospenanlage.

Die Wurzelknospen von *Coronilla varia* scheinen zuerst durch IRMISCH beobachtet zu sein. Er untersuchte auch *C. montana* und *C. vaginalis* und fand dabei diese Organe nicht. IRMISCH sagt in Bezug auf die Keimlinge unserer Pflanze Folgendes.* „Die Hauptwurzel dringt tief in den Boden hinein, und

* *Bot. Zeitung*, 1857, pag. 456.

auf ihr fand ich an den Keimpflanzen bereits im August, wo nicht selten die vertrockneten Keimblätter noch vorhanden waren, zahlreiche Adventivknospen, ja schon Anfang Juli erkannte ich die flachen Wülste aus denen sie hervorbrechen sollten. Ihre ersten Blätter, die oft links und rechts in Bezug auf die aufrechte Hauptwurzel standen, waren unvollkommen. Manche Knospen waren im August schon zu kleinen Stengeln ausgewachsen, deren einige drei- und fünfzählige Laubblätter hatten, während andere klein und unter dem Boden bleiben; zuweilen mögen alle Adventivknospen das erste Jahr unterirdisch verschlafen." Ob die Pflanze jemals aus dem Keimstengel Blüthen bringt ist mir unbekannt geblieben; ich glaube, dass dieses niemals der Fall sein kann und dass die Existenz der Art durch die Wurzelknospen bedingt wird.

Die *Nebenwurzelstellung der Papilionaceen* gibt zu genau denselben Bemerkungen Veranlassung wie bei den Rosaceen, auch hier ist in so zahlreichen Fällen eine correlative Beziehung zwischen Seitenknospen und Nebenwurzeln nachweisbar, dass man gezwungen ist darin ein primäres Agens der Stellungsverhältnisse der Nebenwurzeln zu erblicken. Da die Betrachtung jeder zuerst zur Hand kommenden Papilionacee, z. B. eines *Lathyrus*, eines *Trifolium*, einer *Vicia* geeignet ist meine Ansicht zu beweisen, will ich darauf heute nicht weiter eingehen. Auch hoffe ich noch einmal in mehr Einzelheiten als wozu ich nun die Gelegenheit habe auf diese Sache zurückkommen zu können.

K A P I T E L VI.

MONOTROPA HYPOPITYS — CONVULVULUS ARVENSIS — SOLANUM DULCAMARA
LINARIA VULGARIS — OROBANCHE GALII.

§ 1. *Monotropa Hypopitys*. Wurzelknospen und Nebenwurzeln der *Ericaceen* im weiteren Sinne. *Primulaceen*.

Auch für *Monotropa Hypopitys* scheint es wieder IRMISCH zu sein, welcher die wurzelständigen Adventivknospen entdeckt hat. Er sagt in Bezug auf diese Pflanze das Folgende: * „Eine Pflanze von der ich glauben musste, dass sie direct

* Bot. Zeit. 1857, pag. 465.

aus einem Samenkorn hervorgegangen war, trug an den beiden untersten Blattknoten tief unten am Stengel, wo aus demselben sich sofort eine Wurzel (die Hauptwurzel) senkrecht nach unten fortsetzte erst je ein Paar Schuppenblätter (das unterste entsprach wohl den Kotyledonen), welche besonders deshalb deutlich opponirt erschienen, weil die Schuppen seitlich durch eine niedrige, an der blattlosen Stengelseite ablaufenden Leiste verbunden waren; die Leiste fehlte an den nächsten vier Blattpaaren deren Blätter noch opponirt standen, während die folgenden spiralig angeordnet waren. Unterhalb des allerältesten Blattpaares gingen links und rechts an der Grenze der hypocotylischen Achse und der Hauptwurzel, Wurzeläste ab und auf einem derselben stand dicht an der Stelle, wo er mit jener Achse zusammenhing ein Adventivspross." Da KAMIENSKI DRUDE, ich selbst und andere oft nach den Keimpflanzen von *Monotropa* gesucht haben, allein stets vergebens, scheint diese Pflanze sehr abhängig zu sein von ihren Wurzelknospen, und da keine andere Reproductionsorgane vorkommen kann es nicht befremden, dass diese Knospen schon bei der Keimpflanze gefunden werden.

In Bezug auf die Reproductionserscheinungen an den Wurzeln der erwachsenen Pflanze kann ich nur die Resultate von KAMIENSKI bestätigen. * Diese Resultate sind aber so interessant, dass die wiederholte Beschreibung derselben mir nicht überflüssig zusehnt.

Die Wurzeln von *Monotropa*, welche ich untersuchte (Fig. 49a Taf. IV unten links) waren alle dreistrahlig; dieselben besitzen wie es scheint kein Dickenwachsthum und verlieren ihre dicke braune primäre Rinde (*cp* Fig. 49b und c) nicht. Es ist sehr mühsam ein sauberes Wurzelsystem, wie ein solches in Fig. 49a abgebildet ist, aus Humus und Erde loos zu präpariren; dieses rührt daher, dass die Function der hier fehlenden Wurzelhaare auf der ganzen Oberfläche der Wurzelspitze, wie KAMIENSKI gezeigt hat, übernommen wird durch eine dicke Mycelschicht, deren Verzweigungen in die Umgebung hineindringen und diese Letztere sehr compact mit der Wurzel verbinden; dazu kommt, dass die Wurzeln ausserordentlich zerbrechlich und sehr stark verzweigt sind. An wohlgelungenen Präparaten kann man leicht drei Jahrgänge der Pflanze erkennen. Da die Pflanze nämlich nur aus der Wurzel Sprosse erzeugt (*gr* Fig. 49a), und diese Wurzel wenigstens noch im dritten Jahre (möglich auch noch später) nach ihrer Entfaltung fortlebt, trägt sie nahe bei der Spitze Knospenanlagen, im mittleren Theile zur Entfaltung fertige Knospen oder blühende Pflanzen, am Hinterende die zurückgebliebenen Basen der oberirdischen Theile

* Les organes végétatifs du *Monotropa Hypopitys*, Cherbourg, 1882.

des vorigen Jahres. Die schönen weissen saftigen diessjährigen Knospen (*gr*) stehen in den Seitenwurzelachsen, jedoch gehört lange nicht zu jeder Wurzel eine Knospe. KAMIENSKI zeichnet dieselben (l. c. Pl. I, fig. 1) nur in den Oberachsen, ich fand sie aber eben so oft in den Unterachsen, jedoch niemals auf den Seitenkanten der Wurzelbasen. Die ersten Blätter der Knospen scheinen stets nach rechts und links in Bezug auf das Mutterorgan gestellt zu sein.

Die Seitenwurzeln entsprechen in ihrer Anordnung den drei Xylemstrahlen; sie entstehen entweder gesondert oder zu zweien hinter einander. In den zweizähligen Gruppen ist die eine Wurzel stets viel später entstanden wie die andere und damit hängt es ohne Zweifel zusammen, dass bei der Bildung der jüngsten nur das Pericambium des Centraleylinders, bei der der ältesten überdies noch ein Theil der primären Rinde in Anspruch genommen wird (Fig. 49c).

Die Knospen stehen in manchen Fällen ohne jeden Zweifel an denjenigen Stellen, wo sich eine Wurzel hätte bilden können und, eben wie diese, entstehen sie aus dem Pericambium (*gr* Fig. 49b), müssen also die primäre Rinde (*cp*) durchbrechen um nach aussen zu kommen. Da selbst die inneren Schichten der primären Rinde, welche bei der Entwicklung so lange reproductionsfähig bleiben, durchaus nicht bei der Knospenbildung in Anspruch genommen werden (*gr'* Fig. 49b) muss man schliessen, dass der Reiz welcher die Knospenbildung veranlasst erst sehr spät die Gewebe affizirt, und dieser Schluss ist besonders deshalb erlaubt, weil die Knospen in allen Abtheilungen des Pflanzen- und Thierreiches überhaupt eine ausserordentlich starke Neigung zur exogenen Entstehung zur Schau tragen.

Die Sprossungsverhältnisse der in so mancher Hinsicht merkwürdigen *Pyrola uniflora* sind durchaus mit denjenigen von *Monotropa* zu vergleichen und brauchen hier kaum weiter besprochen zu werden. IRMISCH hat schon gezeigt,* und ich fand seine Angaben völlig bestätigt, dass die Stengelorgane dieser Pflanze sich nicht verzweigen und die Knospenbildung nur auf den Wurzeln beschränkt ist, also genau wie bei *Monotropa*. Auch bei *Pyrola* sitzen die Knospen in den Achseln von Seitenwurzeln, welche ober- oder unterhalb der Knospen stehen und auch hier finden sich sehr oft zwei Seitenwurzeln beisammen.

Ebensowenig wie *Monotropa* bringt *Pyrola uniflora* Nebenwurzeln aus ihren Stengeltheilen hervor. Wünscht man aber zu beurtheilen auf welcher Weise die Nebenwurzelerzeugung hier stattfinden würde, wenn die Fähigkeit dazu existirte, so hat man sich nur zu der nahe verwandten *Pyrola secunda* zu wenden um Aufschluss zu erlangen. Die Individuen dieser Art erzeugen entweder

* Bemerkungen über einige Pflanzen der deutschen Flora. *Flora* 1855, pag. 625.

keine Wurzelknospen, oder nur eine oder zwei an der Hauptwurzel nahe beim Hypocotyl oder auf dem Letzteren, so wie an loose im Boden liegenden Wurzelfragmenten, derer letzterer Entwicklung und Stellung jedoch noch nicht ausreichend festgestellt ist. Die Grenze zwischen Hypocotyl und Hauptwurzel sitzt tief unter dem Boden und ein feiner, schuppenblättertragender Spross wächst vertical nach oben. In den Achseln der Blattschuppen befinden sich Knospen, welche theilweise schon bei der Keimpflanze auswachsen, und, — was uns hier besonders interessirt — in den Achseln dieser Knospen sitzen die feinen Nebenwurzeln. Man findet hier also genau das umgekehrte Verhalten, wie an den Wurzeln von *Monotropa* und *Pyrola uniflora*, und eine gänzlich analoge Erscheinung wie bei *Nasturtium sylvestre*, denn bei dieser Art sitzen ebenfalls, wie wir sahen, Knospengruppen an den Basen der Seitenwurzeln und Nebenwurzelgruppen in den Achseln der Seitenknospen. Mit kleinen Differenzen ist es genau ebenso bei *Spiraea Filipendula* und bei *Coronilla varia*, und auch anderswo werden wir dieses Verhältniss zurückfinden.

Indem ich nun zur Betrachtung der übrigen Ericaceen übergehe, habe ich noch als wurzelknospenproducirende Arten zu erwähnen: *Azalea glauca*, *A. nudiflora*, *A. Pontica* und *A. viscosa*; ferner *Gaultheria procumbens* und *Clethra alnifolia* und nach WARMING auch *Pyrola chlorantha*. In Bezug auf die Angaben nach welchen *Vaccinium Vitis-Idaea* und *V. Myrtillus* Wurzelknospen erzeugen sollen, glaube ich, dass Verwechselungen mit unterirdischen Rhizomen vorliegen denn diese Theile können den Wurzeln sehr ähnlich werden, und ich habe nach langem Suchen hier keine Wurzelknospen finden können.

Die obengenannte Nebenwurzelstellung von *Pyrola* scheint der ganzen Ericaceengruppe eigenthümlich, davon ein morphologischer Character zu sein. Es ist eine sehr bemerkenswerthe Erscheinung etwas oberhalb der Knospen aus den unterirdischen Sprossen von *Vaccinium Myrtillus*, wenn diese noch farblos und dünn sind eine einzelne, wenn sie älter, und durch Dickenwachsthum verändert sind eine kurze Reihe von Nebenwurzeln aus der Rinde hervorbrechen zu sehen, und dieser Vorgang mit demjenigen bei den verwandten Arten, welche alle nach dem nämlichen Typus arbeiten, zu vergleichen. Die Vaccinien überzeugten mich zum ersten Male, dass die Knospen einen sehr wichtigen Einfluss ausüben müssen beim Zustandekommen der Nebenwurzelstellung am Stengel im Allgemeinen.

Primulaceen. *Anagallis arvensis* trägt dann und wann hypocotyliche Knospen. WYDLER sah in einem bestimmten Falle eine Knospe unterhalb eines der beiden Samenlappen und sieben unterhalb des anderen; diese sieben sassen in drei Reihen neben einander, drei in den mittleren und je zwei in den Seiten-

reihen. WYDLER sagt: * „Es ergibt sich daraus, dass ihre Stellung völlig verschieden war von der der Blätter und Zweige dieser Pflanze, hingegen grosse Aehnlichkeit zeigte mit der reihenweisen Anordnung der Wurzelsasern vieler einjährigen Gewächse.“ Andere Arten aus dieser Familie mit hypocotylichen Sprossen oder mit echten Wurzelknospen sind mir nicht bekannt.

Die Nebenwurzelstellung zeigt auch in dieser Familie vielfach interessante Beziehungen zu den Seitenknospen, *Trientalis*, *Soldanella*, *Glaux*, *Lysimachia* können dafür als Beispiele dienen.

§ 2. *Convolvulus arvensis*.

Die Keimpflanzen von *Convolvulus arvensis* † lassen sich viel schwieriger auffinden als wie man auf Grund der grossen Verbreitung der Pflanze erwarten würde, und für viele perenne Pflanzen im Allgemeinen und wurzelknospenerzeugenden im Besonderen gilt die nämliche Bemerkung. Dieses beruht erstens darauf, dass die Fruchtbarkeit dieser Pflanzen gewöhnlich gering ist und zweitens auf dem Fehlschlagen des Keimungsprocesses, welcher letzterer Umstand von einer innaten Schwäche der Samen herzurühren scheint, denn diese werden oft vollständig verdorben in den Samenkapseln gefunden. Inzwischen findet man nach einigem Suchen in fruchtbarem Boden stellenweise Keimpflanzen der Winde in Ueberfluss, was auf die Nachbarschaft fruchtbarer Samenträger hinweist. Bei einer genauen Betrachtung dieser Keimpflanzen (Fig. 50 Taf. IV) findet man, dass sowohl auf dem Hypocotyl wie auf der Hauptwurzel, überall zwischen den Seitenwurzeln Sprossknospen zerstreut stehen, welche anfangs kleine Beulen auf der Oberfläche bilden da sie die primäre Rinde, worunter sie verborgen sind, nach aussen drücken. Die Hauptwurzel kann damit als wie übersät sein, auf dem Hypocotyl sind sie seltener. Die jüngsten Knospen werden in einer ziemlich grossen Entfernung von der Wurzelspitze angetroffen und entstehen sicher nicht zu gleicher Zeit mit den Seitenwurzeln der ersten Ordnung. Sie kommen niemals ausserhalb der Seitenwurzelreihen vor, und da diese vierzählig angeordnet sind, stehen die Knospen ebenfalls in vier Linien. Auch auf den älteren Wurzeln fehlen die Knospen niemals; § man sieht dieselben dabei unmittelbar

* Ueber subcotyledonare Sprossbildung, *Flora* 1855, pag. 625.

† T. IRMISCH. Ueber die Keimung und Erneuerungsweise von *Convolvulus Sepium* und *C. arvensis*, sowie über die hypocotylichen Adventivknospen bei krautartigen phanerogamen Pflanzen. *Bot. Zeit.*, 1857, pag. 433.

§ M. MALPIGHI war der Erste, welcher die Wurzelknospen von *Convolvulus arvensis* gesehen und abgebildet hat, *Opera omnia*, Ed. Lugd. Bat., 1681, pag. 147.

auf der Oberfläche sitzen, da die primäre Rinde in Folge des Dickenwachstums entfernt worden ist. Die Knospen sitzen auf den alten Wurzeln stets in kleinen Gruppen zusammen; auffallend ist dabei, dass sich durchaus kein Zusammenhang zwischen denselben und den Seitenwurzeln nachweisen lässt, wie man auch in Fig. 50 bemerkt. Wir haben hier also einen ähnlichen Fall vor uns, wie bei manchen Rosaceen, wie z. B. bei *Rosa*, *Rubus Idaeus*, *Pyrus japonica* und anderen Arten.

Die anatomische Verbindung der Knospen mit der Mutterwurzel oder dem Hypocotyl lehrt man am Besten aus successiven Querschnitten kennen, den Bau der Knospen selbst aus Längsschnitten des Tragorganes. In Fig. 51 sieht man einen solchen Längsschnitt des Hypocotyls mit zwei Knospen abgebildet. Die Knospen sind offenbar ausschliesslich aus dem Pericambium des Centralcylinders entstanden, und selbst die Endodermis war bei deren Bildung nicht betheiligt. Die zwei ersten Blätter sind nach unten und oben gekehrt, das untere Blatt f^1 ist das älteste, dann folgt f^2 , so dass hier mit einer zweizeiligen Blattstellung angefangen wird; man könnte auch sagen, dass f^1 das Deckblatt der Knospe sei, man hätte dann aber nach Analogie mit den Verhältnissen an den Stengeln f^2 auf der rechten oder linken Seite zu erwarten, und nicht nach oben gekehrt, wie in Wirklichkeit der Fall ist. Die späteren Blätter nehmen ziemlich genau die $\frac{2}{5}$ -Blattstellung an. Man sieht dass diese Verhältnisse übereinstimmen mit dem was wir früher bei *Alliaria officinalis* gefunden haben, und es ist sehr bemerkenswerth, dass die Natur bei Pflanzen, welche so weit in ihren natürlichen Verwandtschaften von einander entfernt sind und bei einem so accessoren und seltenen Organe wie die Wurzelknospe, nach genau den nämlichen morphologischen Regeln arbeitet.

Auf einem Querschnitt des Hypocotyls bemerkt man in der primären Rinde von 10 bis 20 Luftkanäle (*lk* Fig. 52, 53, 54 und 56) welche in der Innenrinde * gelegen, und ungefähr circulär angeordnet sind. Nahezu sechs allmählich kleiner werdende Zellschichten trennen diese Kanäle von der sehr kleinzelligen Epidermis. Der Centralcylinder des Hypocotyls stellt sich zusammen aus acht Gefässbündeln von welchen je zwei aus den Cotyledonen und den zwei nächst höheren Blättern herköünftig sind; man sieht aus Fig. 55 Taf. V, dass die Knospe über dem Mittelraum zweier zu einem Blatte gehöriger Gefässbündel gestellt ist, also einer der vier Blattreihen der zwei ersten Stengelknoten entspricht, das ist in der näm-

* Die Innenrinde ist der centrifugalwachsende, die Aussenrinde der centripetalwachsende Theil der primären Rinde vieler Achsen und Wurzelorgane. Ob diese Differenz auch bei Blattstielen vorkommt weiss ich nicht.

lichen Stellung vorkommt, worin die Nebenwurzeln entstehen. Diese Verhältnisse bemerkt man am deutlichsten unten am Hypocotyl, denn höher (Fig. 52, 53 Taf. IV, 54 Taf. V) schliessen sich die Holztheile der 8 Gefässbündel frühzeitig zu einem einheitlichen Holzringe (xs) zusammen.

Am Uebergangspunkte des Hypocotyls in die Hauptwurzel schmelzen die acht von oben kommenden Gefässbündel zu vieren zusammen, in der Weise, dass je ein Cotyledonarbündel sich vereinigt mit einem Bündel, welcher aus einem Primordialblatte kommt. Die vier primären Xylemstrahlen der Hauptwurzel (xp Fig. 56 Taf. V) schieben sich zwischen die vier Bündel (xs Fig. 56) ein, und die Knospen, welche durchaus keine Veränderung in ihrer Stellung mit Bezug auf das Ganze erfahren, entsprechen an der Hauptwurzel diesen Xylemstrahlen.

Wenn die unterirdischen Knospen von *Convolvulus arvensis* durchwachsen bilden sie Sprosse deren Spitze revolutiv nutirt; im Boden wird natürlich jede Richtungsabweichung in ihrer Lage fixirt, so dass dadurch die Entstehung der eigenthümlich korkenzieherförmig gewundenen Rhizome, welche jedem Landwirth bekannt sind, erklärt wird. Es ist bemerkenswerth, dass sich in diesen unterirdischen Spiralen Kehrpunkte vorfinden, woraus hervorgeht, dass ihre Rotationsrichtung nicht constant ist, während die oberirdischen Sprosse constant von rechts nach links winden, dass heisst, dass deren Spitzen immer in einer, der des Uhrzeigers entgegengesetzten Richtung rotiren.

Nebenwurzeln suchte ich vergeblich bei *Convolvulus arvensis*, dieselben müssen jedenfalls nur in sehr beschränkter Anzahl entstehen. Dieses hängt damit zusammen, dass die einmal vorhandenen Wurzeln, welche oft sehr tief und wohl geschützt im Boden liegen, sehr alt werden, eine beträchtliche Dicke erreichen und die relativ wenig umfangreichen oberirdischen Theile gewiss leicht ernähren können.* Bei *Convolvulus Sepium* ist es dagegen sehr leicht Nebenwurzeln zu finden; dieselben sitzen gewöhnlich in Zweizahl, je eine rechts und links, unterhalb der Seitenknospe, in der Weise, dass beiderseits aus dem Blattgrunde, die äussere Blattspur durchbohrend eine Wurzel hervorbricht. Etwas Aehnliches lässt sich bei manchen anderen Convolvulaceen nachweisen. Die Wurzeln entstehen aus dem Perizikel des Stengelknotens, eben wie die Wurzelknospen aus dem Pericambium der Wurzel.

* Man findet gewöhnlich angegeben, dass nur die behaarten Spitzen junger Wurzeln das Wasser aus dem Boden aufnehmen, das ist aber durchaus nicht richtig, das Periderm alter Wurzeln ist oft ein ausgezeichnetes Absorptionsorgan.

§ 3. *Solanum Dulcamara*.

Die vegetative Reproductionsfähigkeit dieser Pflanze ist ausserordentlich gross. Diejenigen Stengeltheile, welche dem Substrat angedrückt liegen oder sich darin befinden, sind förmlich mit Wurzelanlagen überdeckt, und die verholzten Wurzeln, welche Licht und Luft ausgesetzt sind tragen ganze Reihen von Knospen. Bei einigen Lyciumarten kann man genau dasselbe beobachten.

Die Wurzeln von *Solanum Dulcamara*, welche ich untersuchte, waren vierstrahlig (Fig. 60 Taf. V); sie haben eine starke Neigung zum Verholzen und werfen früh die primäre Rinde weg. Die secundäre aus dem Pericambium entstandene Rinde (*cs* Fig. 60) bildet nach aussen eine dicke Peridermschicht (*pd*) und eine parenchymatische Rinde; nach innen besteht dieselbe aus einer dicken Schicht dünnwandiger Leitzellen, welche durch das Cambium (*cb*) gebildet worden sind; die Constituirung einer neuen Endodermis oder von neuem Pericambium konnte ich nicht beobachten. Die Entstehung der secundären Seitenwurzeln der ersten Ordnung (*rl*₁) geschieht auf einer, der primären Seitenwurzelbildung vollständig analogen Weise. Der Centralcylinder der Neubildung (*rl*₁ Fig. 59 und 60) entspricht genau denjenigen Zellschichten des Mutterorganes woraus der Centralcylinder von *rl*¹ entstanden ist, das heisst den Producten der inneren Theilungsschicht des primären Pericambiums. Der einzige Unterschied zwischen der primären und der secundären Seitenwurzel besteht bei unserer Pflanze nur darin, dass die Wurzelrinde und die Wurzelmütze der secundären, aus tieferen Zellschichten der secundären Rinde gebildet werden, wie bei der primären Seitenwurzel. Ich muss hierbei aber bemerken, dass die secundären Seitenwurzeln schon sehr früh der Anlage nach da sind, wie besonders deutlich aus der Verbindungsweise von dem Centralcylinder derselben mit demjenigen der Mutterwurzel erhellt. Wir finden hier also einen deutlichen Fall der Abnahme der Reproductionsfähigkeit der Rinde von aussen nach innen während des Dickenwachsthum.

Die Knospen von *Solanum Dulcamara* sitzen in kleinen Gruppen von zwei bis vier ringsum die Basis der Seitenwurzeln (*gr* Fig. 57 Taf. V oben in der Mitte), sie finden sich nur an alten Wurzeln und sind unzweifelhaft Producte, welche erst entstehen nachdem die Wurzel schon durch secundäres Dickenwachsthum verändert ist. Es ist ein merkwürdiger Anblick eine alte Solanumwurzel, welche man in feuchten warmen Sand begraben hat, sich nach kurzer Zeit überdecken zu sehen mit kleinen schön grünen Blätterschöpfen, welche aus länglich lanzettlichen, am Rande fein behaarten Blättchen bestehen. Da sich aus den Rindenspalten der Mutterwurzel aus welchen die Seitenwurzeln her-

vorbereiten Callusbildungen entwickeln, und in manchen Fällen die Beziehung der Knospen zu diesem Callus sehr deutlich ist, glaube ich, dass man bei dieser Pflanze auch dann an Callusknospen zu denken hat, wenn die Wurzelknospen nur mit der Basis der Seitenwurzel selbst zusammenzuhängen scheinen. Das Letztere ist sehr oft der Fall wenn der Callus klein geblieben ist, kann aber auch unter allen anderen Umständen vorkommen. Tangentialschnitte der Wurzelbasis lehren, dass solche Knospen eine nahezu symmetrische Anordnung in Bezug auf diese Basis innehalten, und oft in einem Vierecke gestellt sind; die Entwicklungszeit jeder einzelnen Knospe ist dabei aber sehr verschieden. In Fig. 62 sieht man einen solchen Tangentialschnitt abgebildet, in der Mitte ist der Centralcylinder (*cc*) der Seitenwurzel sichtbar, und die Knospen liegen mit ihren Blättern im Callusgewebe eingebettet. Eine Schwierigkeit, welche der Auffassung, die Wurzelknospen von *Solanum Dulcamara* seien Callusknospen, im Wege steht, ist darin gelegen, dass die Knospen an der Wurzelbasis, in Bezug auf die Oberfläche des Callus sehr tief entstehen, so dass die Regel, dass Callusknospen exogen oder beinahe exogen sind hier schlecht zutrifft. Das einzige was ich anführen kann um diesen Einwand zu widerlegen ist die Tatsache, dass auch diejenigen Knospen unserer Pflanze, welche ganz sicher Callusknospen sind ebenfalls tiefer angelegt werden, wie die Knospen in den Callusbildungen anderer Arten.

Bei der anatomischen Untersuchung findet man nicht selten Knospen, welche in ihrer Stellung sehr genau den oft fehlenden secundären Seitenwurzeln zu entsprechen scheinen (*gr* Fig. 61 Taf. V unten links). Bei näherer Betrachtung ergibt sich aber, dass hier eine solche Metamorphose nicht vorliegen kann. Man findet nämlich unterhalb solcher Knospen nicht den für die Seitenwurzeln charakteristischen, zwar kurzen, allein stark verholzten Centralcylinder, und die Holzverbindungen von diesem mit dem Holz der Mutterwurzel, seitlich im primären Markstrahl, sondern ein sehr feines Gefässbündel (*gf* Fig. 61), welches offenbar aus dem Parenchym der secundären Rinde entstanden sein muss, und sich vergleichen lässt mit dem Leitbündel, welches wir zwischen Holz und Knospe bei *Ailanthus glandulosa*, wo die Knospe sicher als adventiv betrachtet werden muss, kennen lernten. Ich halte es demnach für bewiesen, dass auch diese Knospen vom Nachtschatten als Callusknospen bezeichnet werden müssen, und ich komme zum Resultat, dass *Solanum Dulcamara* nur Wurzelknospen erzeugt, welche mehr oder weniger direct ihren Ursprung dem Callus verdanken, und zwar demjenigen Callus, welcher in Folge der Verwundung der secundären Rinde beim Prozesse der Seitenwurzelbildung entsteht. Ist diese Ansicht richtig, so muss man erwarten, dass Wurzeln von *Solanum* als Stecklinge gebraucht, auch aus

dem hirnständigen Callus der Wundflächen Knospen werden erzeugen können, existirt aber, und ich halte mich davon überzeugt, ein begünstigender Einfluss auf die Knospenbildung durch die Nachbarschaft der Seitenwurzeln im Allgemeinen, so muss man weiter schliessen, dass letzterer Process am Lateralcallus eben durch diese Nachbarschaft gefördert werde, und desshalb hier mit grösserer Leichtigkeit zu Stande kommen wird wie an künstlichen Schnittflächen. Ich glaube aus vorläufigen Versuchen schliessen zu müssen, dass dieses auch wirklich zutrifft. Für andere ähnlich wachsende Wurzeln, wie z. B. die früher beschriebenen von *Populus alba* ist dieses sicher der Fall, hier bilden sich leichter und andauernder Knospen aus dem normalen Callus neben den Seitenwurzeln (cf Fig. 3 Taf. I), wie aus irgend einem willkürlichen, infolge künstlicher Eingriffe entstandenen Callus.

Die *Nebenwurzelstellung der Solaneen* wird am Besten characterisirt durch das Verhalten der unterirdischen Kartoffelsprosse. Man findet daran die Wurzeln in Gruppen von drei bis fünf in einer krummen Linie angeordnet, deren concave Seite der Knospe zugekehrt ist, also oberhalb und neben den Seitenknospen, und zwar diesen so viel wie möglich genähert, dergestalt, dass beide zusammen so zu sagen ein Ganzes bilden. Es scheint mir dabei besonders merkwürdig, dass die zwei niedrigsten Wurzeln der Fünzfahl, entweder oberhalb des Schuppenblattes stehen, oder den Blattgrund desselben durchbohren, oder endlich gänzlich unterhalb desselben befestigt sein können. Hieraus geht deutlich hervor, dass es nicht das Blatt sein kann, welches in erster Linie die Wurzelstellung beherrscht. Da die Wurzeln durchaus nicht aus den Knospen selbst entstehen, wie bei vielen Crassulaceen, sondern aus dem Perizikel des Centralcylinders des Rhizomstengels, kann es nicht wundernehmen, dass die jungen Knollen, wenn sie bewurzelt sind, was oft der Fall ist, sehr ansehnliche seitliche Verschiebungen zwischen Knospen und Wurzeln aufzeigen können im Vergleich mit dem Verhalten an den dünnen Rhizomen. Andere Solaneen schliessen sich vielfach der hier gegebenen Darstellung für die Kartoffel an und dieses scheint auch für manche Cyrtandraceen und Gessneriaceen zu gelten.

§ 4. *Linaria vulgaris*.

IRMISCH gibt die folgende Beschreibung der Adventivsprossungen von *Linaria vulgaris*:* „Sehr bald nach der Keimung, wenn die (ovalen oberirdischen) Cotyledonen noch ganz frisch sind findet man zunächst auf der Grenze der hyp-

* *Botanische Zeitung*, 1857, pag. 467.

ocotylischen Achse (deren Gefässbündel deutlich getrennt und in einem Kreise gestellt sind) und der Hauptwurzel (in der die Gefässbündel bald einen centralen Holzkern darstellen) schnell auswachsende Adventivsprosse, gewöhnlich mit dreigliedrigen Blattwirteln. Sie erscheinen in der Regel in Mehrzahl (die ersten gewöhnlich in *einer* Linie mit den Keimblättern, wohl deshalb, weil hier die Gefässbündel am kräftigsten sind), und bald brechen auch aus den tiefer im Boden befindlichen Theilen der Hauptwurzel solche hervor. Die eigentliche Hauptachse zeigt ein kümmerliches Wachsthum, wird bald von den Adventivsprossen überholt und geht früher oder später in allen seinen Theilen zu Grunde ohne dass eine axilläre Knospe an ihr übrig bliebe, durch welche die Pflanze, die ich im ersten Jahre nicht zur Blüthe kommen sah, und an der wohl auch nie die Hauptachse zur Blüthe gelangt, perenniren könnte. Zweijährige Pflanzen sah ich an einzelnen aus den Adventivknospen hervorgegangenen Stengeln zur Blüthe kommen; an ihnen war auch noch die Hauptwurzel vorhanden die übrigens nicht stark geworden war. Sie hatte sehr viele und oft einen Fuss lange, auf der Oberfläche weisse Nebenwurzeln getrieben, von denen manche nahe unter der Bodenoberfläche hinliefen. Aus allen diesen Wurzeln pflegen sich, obschon sie kaum eine halbe Linie stark sind, die mit kleinen Blättern versehenen (sie bilden im Herbst oft eine kleine Rosette) Adventivsprosse zu entwickeln. Es treten aber auch an den Stengeltheilen soweit sie im Boden stehen perennirende Axillarknospen auf; eigentliche Ausläufer habe ich nicht gesehen." Auch viele andere Autoren haben die eigenthümliche Verzweigung von *Linaria* bemerkt, niemand hat darüber aber etwas Besseres gesagt, wie IRMISCH.

Eine Keimpflanze mit sechs hypocotylischen Knospen sieht man in Fig. 63 Taf. V abgebildet, durch die Ziffern 1—6 werden diese Knospen angegeben; die Cotyledonen sind sofort kenntlich an deren eigenthümlichen Spitze, — das lange im Samen verharrende „Saugorgan.“ Die Blattstellung an den Adventivachsen beginnt, wie man sieht, mit einem dreigliedrigen Wirtel, ein Blatt dieses Wirtels ist von der Hauptachse abgekehrt und kann deshalb, seiner Stellung nach, als das Deckblatt der Adventivachse betrachtet werden, übrigens sehe ich für diese Auffassung keinen Grund. Eine bestimmte Stellung der Sprosse am Hypocotyl habe ich, im Gegensatz zu IRMISCH, nicht nachweisen können; wären die Knospen an der Spitze der Hauptwurzel befestigt, so würde man auf Grund der Analogie mit den Wurzelknospen, worauf ich unten zurückkomme, mit einem gewissen Rechte erwarten können, dass sie vierreihig angeordnet sein sollten, beobachtet habe ich dieses aber nicht.

Abweichend von dem, was wir bei anderen Pflanzen gefunden haben, ent-

stehen die hypocotylichen Knospen bei *Linaria* exogen. Bei den älteren Knospen bekommt man zwar bisweilen den Eindruck, dass die Epidermis sich nicht an der Knospenbildung betheiligt hat (2 und 3 Fig. 64), bei anderen Knospen findet man aber für diese Annahme keinen genügenden Grund.

Querschnitte des Hypocotyls, welche zugleich die Knospe treffen (Fig. 65 und 66 Taf. V links und rechts in der Mitte) zeigen, dass alle Gewebesysteme des ersteren continuirlich in die des letzteren übergehen, so dass die Entwicklung der Adventivknospen jedenfalls sehr frühzeitig, nämlich, wenn das Mutterorgan noch nicht verholzt, und die primäre Rinde desselben noch meristematisch ist, zu Stande kommen muss. Wäre das Letztere nicht der Fall, so müsste sich nachträglich in der Mutterachse eine Gefässbündelverbindung zwischen den beiden Centraleylindern differenzirt haben, welche, wie uns schon aus anderen Beispielen bekannt ist, — ich erinnere in dieser Beziehung an *Rosa pimpinellifolia* und *Ailanthus glandulosa*, — ein ganz anderes Aussehen erlangt haben würde wie hier. Eine solche Verbindung nämlich, besteht anfangs nur aus einem feinen Holzbündel, zu welchem sich zwar später neue Bündel addiren, die aber niemals zur Bildung eines Centraleylinders führen, welcher, als wäre es durch Dichotomie, wie im vorliegenden Falle, aus demjenigen der Mutterwurzel entstanden zu sein scheint.

In Uebereinstimmung mit der wirtelig-dreizähligen Anfangsstellung der Blätter, lassen sich im Centraleylinder der Basis der Seitensprosse (Fig. 65 und 66) drei Gefässbündel nachweisen, welche sich aber spalten bevor sie mit dem Centraleylinder des Hypocotyls zusammenschmelzen. In Bezug auf die Anzahl der Adventivknospen, welche ein einziges Hypocotyl erzeugen kann, muss bemerkt werden, dass man zwischen den mit freiem Auge sichtbaren (1, 4, 5, 6 Fig. 63) mit der Lupe oft noch sehr kleine, wie rudimentär gebliebene Knöspchen (2, 3) bemerkt, deren Entwicklung schon gehemmt wurde zur Zeit als sie nichts mehr wie undifferenzirte Vegetationskegel waren. Es ist bemerkenswerth, dass diese kleine Knospen eine sehr verschiedene Grösse erlangen können ehe sie zur Ruhe kommen.

Die Wurzelknospen von *Linaria vulgaris* zeigen manche Verschiedenheiten im Vergleich mit dem was wir bei anderen Arten gefunden haben, in einem wichtigen Punkte stimmen dieselben jedoch mit der Mehrzahl überein, nämlich darin, dass sie sich an der Basis von den Seitenwurzeln befinden. Hier ist das Verhalten so offen und klar, dass ich mich darüber wundere in der Litteratur nirgends das gewiss interessante Factum constatirt zu finden. Wenn die Wurzeln so günstig möglich wachsen, und ihre Maximalproduction an Knospen erzeugen, findet man deren vier ringsum die Seitenwurzeln gestellt an den

meisten Ansatzstellen der Seitenwurzeln ist diese Zahl aber viel beschränkter. Wachsen diese Knospen zu Sprossen aus, so erhält das Ganze ein Aussehen, wie Fig. 67; hier sieht man ringsum die Basis einer der Seitenwurzeln vier ungleich lange beblätterte Zweige, welche eine diagonale Stellung in Bezug auf die Mutterwurzel besitzen, die Seitenwurzel steht im Mittelpunkte des Sprossvierecks; an den übrigen Wurzelbasen ist die Sprosszahl in der beigegeben Figur geringer, die Stellung der Sprosse schwankender. Ein vollständiges Fehlen der Knospen habe ich bei keiner einzigen von mir untersuchten Seitenwurzel feststellen können. Es ist hier also gerade umgekehrt, wie mit den Blattachselknospen an den Vegetationsorganen von *Linaria vulgaris*, diese fehlen in weitaus den meisten Blattachsen gänzlich.* Wenn zwei Knospen neben der Wurzelbasis vorhanden sind ist deren Stellung gewöhnlich auch in einer diagonalen Linie, worin dann die beiden, einander in Bezug auf die Seitenwurzel gegenübergestellt sind (Fig. 70). Ist nur eine einzelne Knospe gegenwärtig so finde ich die Stellung derselben ziemlich genau auf der linken oder rechten Seite der Seitenwurzel in Bezug auf die Längsachse der Mutterwurzel.

Die Wurzeln von *Linaria* scheinen immer zweistrahlig zu sein, ich fand wenigstens keine anderen. Ihr secundäres Dickenwachsthum ist langsam und mässig; die primäre Rinde wird nicht abgeworfen, und die Zellen der letzteren bekommen radiale Theilwände, wodurch sie der Dehnung des Innern folgen können. Die Seitenwurzeln sind zweireihig angeordnet, den primären Xylemstrahlen entsprechend; ihre Entwicklungsgeschichte ist die normale, breite primäre Markstrahlen werden unter denselben aber niemals gebildet und da auch secundäre Markstrahlen fehlen, bekommt der Holzcylinder zuletzt eine so homogene Structur, dass es schwierig ist darin die zwei Gefässplatten nachzuweisen. Da die Gefässplatten in den Seitenwurzeln in Bezug auf die Mutterwurzel nach oben und unten fallen befinden sich die gesammten Verzweigungen der Linariawurzeln in einer einzigen ebenen Fläche. Diese Bemerkungen sind besonders deshalb von Wichtigkeit, weil daraus hervorgeht, dass die Wurzelknospen nicht als metamorphosirte Wurzelanlagen betrachtet werden können, denn wäre dieses wohl der Fall, so hätte man offenbar die Knospen nicht in diagonalen Stellung in Bezug auf Seiten- und Mutterwurzel zu erwarten, wie dieses wirklich zutrifft (gr Fig. 70), sondern median.

Die Entwicklungsgeschichte der Wurzelknospen ergibt sich aus der Betrachtung der Figuren 68 und 69, welche zwar ziemlich alten Wurzeln mit ruhenden Knospenanlagen entlehnt sind, die histologischen Structurverhältnisse aber nicht weniger

* Nebenwurzeln scheinen an den Stengeln von *Linaria vulgaris* überhaupt nicht vorzukommen.

deutlich darthun, wie die früheren Entwicklungsphasen. Die Knospen (*gr*) sind in Bezug auf die in der primären Rinde (*cp* Fig. 68 und 69) der Mutterwurzel verborgenen Seitenwurzelbasis vollständig exogen, so dass sie nur aus der primären Rinde (*cp*²) dieser Letzteren entstehen; dieses wird besonders deutlich angezeigt durch die Tangentialschnitte (Fig. 68) der bezeichneten Stelle. Aus den Querschnitten der Mutterwurzel (Fig. 69), welche zu gleicher Zeit Seitenwurzel und zugehörige Knospen treffen, ist aber ersichtlich, dass man mit beinahe dem selben Rechte würde behaupten können, die Knospen (*gr*) entstehen ringsum eine Seitenwurzel aus der Oberfläche des Centralcylinders der Mutterwurzel, allein die erstere Betrachtungsweise ist ohne Zweifel die richtigere. Verfolgt man den anatomischen Ursprung der Gewebe mehr in Einzelheiten so findet man, dass eine noch genauere Präcisirung des Ursprungs der Knospen möglich ist, und dabei lassen sich verschiedene Fälle unterscheiden. Bei einer ersten Reihe der von mir untersuchten Objecte fand ich, dass die primäre Rinde (*cp*²) der Seitenwurzel bei unserer Pflanze nur aus dem Pericambium der Mutterwurzel, und zwar aus der äusseren der beiden Zellschichten, welche daraus durch die erste Theilung hervorgehen entsteht. In der ganzen secundären Rinde (*cs*¹ Fig. 69) der Linariawurzel kann man selbst im erwachsenen Zustande leicht eine Grenzlinie nachweisen, durch welche auch an allen übrigen, keine Seitenwurzeln erzeugende Stellen, die Producte der beiden genannten Zellschichten in deutlich sichtbarer Weise getrennt sind. In einer anderen Reihe von Fällen entstand die gesammte primäre Rinde der Seitenwurzel aus der Endodermis der Mutterwurzel, und die Knospen waren dabei dann natürlich ebenfalls auf die Endodermis zurückzuführen. Schliesslich sah ich Seitenwurzeln bei deren Entstehung auch noch ein oder zwei ausserhalb der Endodermis gelegenen Schichten der primären Mutterwurzelrinde betheiligt gewesen waren. Ich bin dabei zur Ansicht gekommen, dass dieser Unterschied abhängig ist von dem Lebensalter der Mutterwurzel zur Zeit der Wurzelanlage, je früher letztere zu Stande kommt, desto mehr ist die primäre Rinde noch fähig Material für die Bildung der neuen Organe abzugeben, schliesslich verliert sie diese Fähigkeit, und dann kann nur das Pericambium die Reproduction besorgen. Auch in manchen anderen Fällen habe ich eine ähnliche von aussen nach innen fortschreitende Abnahme der Reproductionsfähigkeit beim älter werden eines Organes bemerkt.

Die Art und Weise wie sich der Centralcylinder der Seitenwurzel an denjenigen der Mutterwurzel ansetzt ist aus Fig. 69 ersichtlich. Ein breites Bündel stark verholzter Tüpfeltracheiden verbindet sich in horizontale Richtung mit den verticalverlaufenden Holzelementen der Mutterwurzel. Diese Bemerkung scheint mir desshalb von Interesse, weil die erste Anlage von Knospen aus

der Seitenwurzelbasis noch sehr spät erfolgen kann, und der verholzte Seitenwurzelkern (*kw* Fig. 69) dann als ein sehr geeignetes Intermediär betrachtet werden muss um den Wasserstrom der Mutterwurzel in die Knospe zu führen. Auf andere anatomische Details des Wurzelbaues näher einzugehen scheint mir überflüssig.

Betreffs des Vorkommens von Wurzelknospen bei anderen Scrophulariaceen ist mir Folgendes bekannt.

Vorerst gibt es eine Reihe von *Linaria*-arten, welche mit *Linaria vulgaris* übereinstimmen, diese sind *L. Broussonetii*, *L. triphylla*, *L. supina*, *L. alpina** und *L. striata*, von welcher letzteren Art ROYER sagt, dass die Hauptachse frühzeitig abstirbt und durch einen Adventivspross ersetzt wird. BERNHARDI bildete eine Keimpflanze von *Linaria arenaria* ab bei welcher sich ein Spross auf der Grenze zwischen Hauptwurzel und Hypocotyl vorfand. † Ferner hat WYDLER hypocotylische Knospen gefunden bei *Linaria minor* so wie bei *Antirrhinum Orontium* und *A. majus*, § deren zwei erste Blätter, wie wir schon mehrfach bei Wurzelknospen gesehen, nach oben und unten in Bezug auf das Hypocotyl gestellt waren. Schliesslich werden von WINKLER ausser bei einigen der schon obengenannten Arten noch hypocotylische Knospen erwähnt bei *Linaria arvensis*, *L. genistaefolia* und *L. italica*. ** Die Wurzelknospen von *Paulownia imperialis* wurden von TRÉCUL untersucht; †† er sagt, dass man bei einer genauen Betrachtung sehen kann, dass die Knospen hier entweder ringsum die Basis abgestorbener, oder beim Ausreissen der Wurzeln abgebrochener Seitenwurzeln entstehen, oder aus dieser Basis selbst hervorgehen, in welchem letzteren Falle das Unterende der Knospe nach TRÉCUL vollkommen die Structur einer Wurzel besitzt.

Auch viele Orobanchen besitzen Wurzelknospen, welche ich nun gesondert besprechen will.

§ 5. *Orobanche Galii*.

Die perennirenden Orobanchen erzeugen im Boden dicke, fleischige Wurzeln deren primäre Rinde empfindlich für Berührungsreize mit den Wurzeln der

* BRAUN, Hypocotylische Knospen. *Sitz. ber. der naturf. Gesells. z. Berlin*, 19 April 1870, *Bot. Zeit.*, 1870, pag. 438.

† *Linnaea*, 1832. Bd. 7, pag. 572.

§ *Flora* 1850, pag. 337.

** Hypocotylische Sprosse bei *Linaria* etc. *Verhand. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg*. Bd. 22, p. 1—5, 1884.

†† *Annales des sc. natur.*, 1847, T. 8, pag. 272.

Nährpflanze, oder, genauer ausgedrückt, empfindlich für chemische Reize, ausgeübt durch, von diesen Wurzeln ausgesonderten Stoffen, zu sein scheint. Wie dieses sein mag, so viel ist sicher, dass wenigstens bei *Orobanche Galii*, an denjenigen Stellen, wo eine Orobanchewurzel zufälligerweise mit einer Galiumwurzel in Contact kommt, aus der primären Rinde der ersteren eine Wucherung entsteht, welche beim Weiterwachsen die Galiumwurzel umfassen und einschliessen und ein wahres Haustorium bilden kann, wodurch die Nährwurzel ausgesogen wird. * Diese Haustorien sind die bevorzugten Stellen für die Bildung neuer Wurzeln und von Wurzelknospen; die letzteren habe ich aber auch an anderen Stellen der Wurzeln angetroffen, wo keine Haustorien bemerkbar waren. Die Art und Weise auf welcher die Knospen und Wurzeln sich aus den Haustorien bilden stimmt gänzlich überein mit dem nämlichen Prozesse bei der Keimung. Für diesen letzteren Vorgang zeigte CASPARY, † dass die fadenförmigen Wurzeln, sobald sie eine Wurzel der Nährpflanze gefunden haben, sich mit ihrer Spitze gegen die Oberfläche derselben anstemmen, und, dass bald darauf eine starke Anschwellung der Keimwurzel entsteht; die Spitze des Keimlings ist dann noch dünn und bleibt lange in der Samenschale eingeschlossen. Als Reaction der Einbohrung des Senkers, welche die Orobanchenkeimlinge in die Nährwurzeln senden, bildet sich an den Wurzeln von *Trifolium pratense* worauf *Orobanche minor* parasitirt, ein Ringwall ringsum die genannte Anschwellung des Parasiten, bei *Cannabis sativa* mit *Orobanche ramosa* geschieht dieses nicht, sondern ein Theil des Gewebes der Nährwurzel stirbt ab. Sobald der Keimling einige Millimeter gross geworden ist, entstehen zuerst aus der angeschwellenen Basis, später allmählich weiter und weiter nach oben strahlenartigangeordnete Wurzeln, welche sich zuerst in horizontaler Richtung ausbreiten, und wodurch der ganze Keim die sogenannte „Morgensternform“ annimmt. Die Wurzeln beider Arten können neue Haustorien bilden, ob dazu die Berührung mit Wurzeln der Nährpflanze nöthig ist weiss ich nicht, ebensowenig ist mir bekannt was aus den Haustorien später werden kann. Für die Wurzeln von *O. galii* (o w Fig. 71 Taf. VI) habe ich, wie schon angeführt, die Nothwendigkeit einer solchen Berührung mit den Galiumwurzeln (g w) für die Haustorienbildung, wie ich glaube sicher gestellt, und bei dieser Art konnte ich gleichfalls das weitere Schicksal der Haustorien verfolgen: sie können Knospen erzeugen.

* H. SOLMS LAUBACH hat die anatomischen Verhältnisse, welche hierbei in Betracht kommen meisterhaft beschrieben und abgebildet in seiner interessanten Abhandlung: Ueber den Bau und der Entwicklung parasitischer Phanerogamen. *Pringsheim's Jahrbücher*, Bd. VI, 1868.

† B. CASPARY, Ueber Samenkeimung Specien und Nährpflanzen der Orobanchen, *Flora* 1854, pag. 577.

Bei der Verwachsung dieser Haustorien mit den Nährwurzeln sieht man die ersteren mehr und mehr anschwellen, wobei sie zuletzt eine Mittellinie von zwei cM. erreichen können. Gewöhnlich findet die Knospenbildung darauf statt in einem Stadium als sie noch jung sind; ob die alten Haustorienknollen noch Knospen bilden können weiss ich nicht, dieses scheint mir aber nicht unmöglich da die Knollen perenniren, und oft neben den abgestorbenen Resten des vorjährigen Blüthensprosses einen neuen Blattspross tragen. Es kommt auch vor (Fig. 72 Taf. IV), dass man die jungen Parasiten unmittelbar aus einer Orobanchewurzel entstehen sieht, ich fand dabei aber stets an der Stelle, wo die Knospe stand eine Galiumwurzel, welche im Gewebecomplex aufgenommen, und deren Grenze in Bezug auf das Gewebe des Parasiten unkenntlich geworden war. Es ist überhaupt sehr schwierig in den Verbindungsstellen zu entscheiden, wo die Nährpflanze aufhört und der Parasit beginnt; offenbar ist die Verwandtschaft der hier in Betracht kommenden heterogenen Gewebe ausserordentlich gross, und führt, zum Schlusse, dass auch in dem nämlichen Organismus an einander grenzende, augenscheinlich nur wenig verschiedene Gewebe in der Wirklichkeit sehr verschieden sein können.

Ich sagte schon oben, dass die Weiterentwicklung der Haustorien übereinstimmt mit der Entfaltung des Keimlings. Eben wie bei dem Letzteren aus der basalen Anschwellung, die sternartig gestellten Wurzeln hervorsprossen, so ist es auch bei den Haustorien, welche sich übrigens auch in anderen Hinsichten am besten mit der Anschwellung des Keimlings vergleichen lassen. Selbst die Entwicklung der Knospe scheint in den zwei Fällen viel Analoges zu haben. Inzwischen muss ich dieses mit Vorbehalt sagen, da ich nicht genau weiss, wie sich an der Spitze des Keimlings der Knospenvegetationspunkt bildet, im Besondern weiss ich nicht ob dieser frühzeitig oder spät angelegt wird.* Die Knospenanlage aus den Haustorien ist beinahe exogen, nur einzelne Korkzellschichten betheiligen sich nicht daran; ich zählte deren z. B. vier, diese bilden dann später einen kleinen Ringwall, welcher die Knospe circular einschliesst. Beim Weiterwachsen entstehen die Blätter anfangs in decussirter Stellung an den Knospenachsen.

Die Wurzeln von *Orobanche galii* (Fig. 73) sind drei- bis fünfstrahlig; die Grenze zwischen primärer Rinde und Centralcylinder ist sehr undeutlich, und so ist es ebenfalls in Bezug auf die Producte des secundären Dickenwachsthum. Die primäre Rinde (*cp*) ist sehr dick und erfährt viele Zelltheilungen beim

* Wahrscheinlich sehr früh. Koch's Untersuchung der Entwicklungsgeschichte des Keimlings, PRINGSHEIM's *Jahrbücher*, Bd. XI, p. 218, lässt diesen Punkt unentschieden.

Anschwellen des Centralcylinders (*c c*). Die Haustorien (*h s*) entstehen exogen aus der primären Rinde, und entsprechen, wie ich glaube immer, den Siebtheilen des Centralcylinders; dieses ist ziemlich leicht festzustellen weil beim Dickenwachsthum stark entwickelte Markstrahlen in der Richtung der primären Xylemstrahlen auftreten.

Die Wurzeln, sowohl diejenigen welche sich aus den Haustorien bilden, wie die später aus der Basis der Knospe hervorsprossenden (*ra* Fig. 71 und Fig. 74) sind eben wie die Knospen beinahe exogen; * ich zählte im Gewebekragen ringsum die Wurzelbasis, welcher aus der durch die Wurzeln durchbohrte Rinde (*cp*¹ Fig. 74) des Mutterorganes entstanden war nur zwei Zellschichten. Directe Wurzelbildung aus anderen Wurzeln habe ich nicht beobachten können. Dagegen können sich, wie schon gesagt, aus der Wurzeloberfläche ohne, dass zuvor Haustorien entstanden sind, Knospen bilden; diese scheinen immer, eben wie die Haustorien selbst, in ihrer Stellung mit den Siebbündeln übereinzustimmen.

Die Haustorien gleichen sowohl in ihrer Structur, wie in ihrer starken Reproduktionsfähigkeit dem Wundcallus. Ist dieser Vergleich richtig, so müsste der Einfluss der Berührung in deren Folge das Haustorium entsteht, sich mit einem Verwundungsreize vergleichen lassen. Da es nun, wie schon im Anfang dieses Paragraphen hervorgehoben, sehr wahrscheinlich ist, dass die Berührungsreize, wenigstens im vorliegenden Fall auf die Einwirkung bestimmter chemischer Stoffe, welche durch die Nährpflanze abgesondert werden, zurückzuführen sind, so scheint die Hypothese, dass jede Callusbildung verursacht wird, durch gewisse Stoffe, welche in das callusbildende Gewebe ausgegossen werden, einigermaßen annehmlich. Man würde sich dann dabei vorstellen müssen, dass der Reiz infolge dessen der Callus entsteht, als unmittelbare Ursache der Absonderung dieser Stoffe fungirt.

§ 6. *Nebenwurzelstellung und Wurzelknospen bei den Labiatifloren und Contorten.*

In Bezug auf die Nebenwurzelstellung der Scrofulariaceen muss ich bemerken, dass die nodale Stellung dabei weitaus überwiegt, und dass die Regel des Zusammenhanges zwischen der Knospen- und den Wurzelstellung sich in dieser Familie so vielfach bewährt, dass auch hier an deren Richtigkeit kaum gezweifelt werden kann. Selbst wenn die Wurzeln normaler Weise internodial angeordnet sind werden unnatürliche Umstände bisweilen die Ursache, dass die Knospe ihren Einfluss

* Für die einjährige *Orobanche speciosa*, welche auf *Vicia Faba* parasitirt, hat L. KOCH das Nämliche gefunden. Untersuchungen über die Entwicklung der Orobanchen, *Ber. d. d. bot. Ges.* Bd. I, 1883, p. 200.

gelten lassen kann. So erzeugen die im Wasser hangenden Sprosse von *Linaria Cymbalaria* Wurzeln in den Knospenachseln, während die Luftzweige der Pflanze nur zahlreiche Nebenwurzeln auf den Stengelgliedern tragen. Bei *Solanum Dulcamara* kann man das Nämliche beobachten. Ich halte es für wahrscheinlich, dass auch *Linaria vulgaris*, wenn es gelingt aus deren Sprossen Wurzelbildung hervorzurufen, ihre Wurzeln blattachselständig erzeugen wird.

Besonders in der Gattung *Veronica* findet man viel Verschiedenheit in der Nebenwurzelstellung, inzwischen sind bei den wasserbewohnenden Arten, wie bei so vielen anderen Wasserpflanzen, blattachselständige Wurzeln gemein. Bei *Veronica Anagallis* untersuchte ich deren Entwicklung; sie entstehen aus dem Perizikel und befinden sich je zwei rechts und links in einer horizontalen Linie neben der Seitenknospe, also ungefähr in der nämlichen Anordnung wie bei *Cochlearia Armoracia*, deren Wurzeln aber, wie wir gesehen haben, exogen sind. Bei *Veronica Beccabunga* können bis zu zwölf nodale Wurzeln vorkommen, welche, indem sie ringsum den Knoten angeordnet sind den Einfluss der Knospe weniger deutlich bezeichnen. Für *Veronica Buxbaumii* sagt CLOS: * „Pseudorhizes axillaires solitaires, ou géminées d'un côté ou des deux côtés du bourgeon.“ Bei *Gratiola officinalis* sitzen die Wurzeln entweder zur Seite und im Niveau der Blattschuppen oder unterhalb derselben, und so ist es in anderen Fällen.

Auch die *Labiaten* bieten viel Verschiedenheit in ihrer Nebenwurzelstellung dar. Obschon die Ausnahmen zahlreich sind, glaube ich, dass man als Hauptregel für diese Familie stellen kann, dass die Rippen der vierseitigen Stengel, die am Meisten activen rhizogenen Gewebe führen; etwas weniger bevorzugt wie die Rippe ist die ganze Umgebung der Seitenknospe, aus welchen beiden Umständen folgt, dass die Wurzeln an den Rippen im Niveau der Knospen am meisten gehäuft sein müssen. So ist es denn auch wirklich. Bei *Lamium album* und *L. purpureum* stehen z. B., an den unterirdischen Sprossen gewöhnlich zu jeder Seite der Knospe zwei oder drei Wurzeln, während die Wurzeln unterhalb der Blatinserction viel seltener werden oder gänzlich fehlen. Dazu kommt nun noch bei vielen Arten eine Wurzel oberhalb der Knospe wie bei *Melissa officinalis*, *Thymus serpyllum*. † Am wenigsten für die Wurzelbildung geeignet sind die zwischen den Blattpaaren gelegenen Seitenflächen; Wurzeln finden sich daran nur auf dem Niveau der Knospen einander diametral gegenüber. Die sechzehn

* Racines caulinaires, sep. pag. 45.

† Die nicht seltenen blattachselständigen Wurzeln von *Mentha sylvestris*, *M. sativa*, *M. rotundifolia*, *Nepeta Cataria* und anderen Labiaten, scheinen unter Umständen die Knospen vertreten zu können, eben wie bei manchen Crassulaceen und Cruciferen.

Wurzeln eines Knotens von *Lycopus europaeus*, — mehr als sechssehn würden darauf keinen Raum finden können, — sitzen folgendermaassen: Eine dünne Wurzel oberhalb jeder Knospe, eine dicke und zwei dünne aus den Stengelkanten hervorsprossende Wurzeln jederseits der Knospe in einem kleinen Dreieck, mit schief nach der Knospe aufsteigender Basis, in welchem Dreiecke die dickere Wurzel von der Knospe am meisten entfernt ist, endlich auf der Mitte der beiden knospentfreien Stengelseiten eine dünne Wurzel. *

Mit der Erwähnung noch eines einzelnen, auf *Betonica* bezüglichen Beispiels, muss ich hier meine dürftige Betrachtung der Labiatennebenwurzeln beschliessen.

Die jungen Pflanzen von *Betonica officinalis* besitzen bekanntlich eine alternirende Blattstellung; unterhalb der Rückenlinie jedes Blattes stehen gewöhnlich zwei Nebenwurzeln, bisweilen, etwas nach rechts oder links in Bezug auf den Mittelnerven nur eine einzelne. „An den Achsen mit decussirten Blättern stehen die Nebenwurzeln in der Regel unter der Stelle, wo die Blätter eines Paares mit ihren Ansätzen an einander stossen, nicht selten auch an den stumpfen Kanten der höchstens 3—4 Linien dick werdenden Grundachsen“. †

Ajuga reptans bildet an abgeschnittenen Wurzelstücken ziemlich leicht Calusknospen. Vergeblich versuchte ich dagegen die Wurzelknollen von *Phlomis tuberosa* und *P. americana* zur Knospenbildung zu bringen.

Normale laterale Wurzelknospen sind nur bei einer einzigen Labiate bekannt, nämlich bei *Ajuga genevensis*. Auch hier ist IRMISCH wieder der Einzige, welcher davon eine gute Figur gegeben hat. § Die Knospen, welche schon an den Keimpflanzen vorkommen sitzen in den Seitenwurzelreihen, aber nicht in den Achseln von Seitenwurzeln, sie stimmen also wahrscheinlich mit denjenigen von *Convolvulus arvensis* überein. Ich selbst konnte dieselben nicht untersuchen; sie wurden von BRAUN entdeckt und zuerst von SCHULTZ ** beschrieben.

Bignoniaceen. Die Wurzelknospen von *Catalpa syringaeifolia* und *Tecoma radicans* wurden von TRÉCUL untersucht; †† in Bezug auf letztere Art sagt er, dass die Knospen besonders ringsum die Seitenwurzeln entstehen und zwar auf deren Basis, sind die Wurzeln durch irgend eine Ursache zerstört, dann ent-

* Eine Figur, welche mit dieser Beschreibung beinahe vollständig übereinstimmt bei IRMISCH. Die Keimung, die Wachstums- und Erneuerungsweise einer Reihe einheimischer Arten aus der natürlichen Pflanzenfamilie der Labiaten. Halle, 1856. Fig. 35, Taf. III.

† IRMISCH, Labiaten, pag. 83.

§ IRMISCH, Labiaten, pag. 91.

** Flora, 1854, N^o. 24.

†† Ann. d. sc. nat. Bot. T. 8, 1847, pag. 274.

stehen die Knospen nach TRÉCUL aus der Hirnfläche des zurückgebliebenen Restes oder aus einem Callus, welcher sich an der Stelle des abgestorbenen Organs aus den benachbarten lebenden Geweben gebildet hat. Da TRÉCUL der Erste ist, welcher dieses, wie wir gesehen haben sehr allgemeine Verhalten, bemerkt hat, gebe ich hier noch seine eigene Worte. Nachdem er gezeigt hat, dass die Knospen von *Tecoma* an der Stelle von Seitenwurzeln aus der Tiefe der secundären Rinde der Mutterwurzel entstehen können, fährt er fort: „J'ai dit plus haut, que dans certains cas, des bourgeons se substituent à des radicules, ou plutôt, qu'ils se développent à leur place quand celles-ci ont été détruits. . . . Quand une radicule après avoir vécu quelque temps hors de la racine mère avorte par une cause quelconque, la partie en contact avec les agents extérieurs se détruit, et son altération se propage plus ou moins profondément dans l'écorce de la racine mère jusqu'au corps ligneux, ou même dans l'intérieur de celui-ci jusqu'à la partie la plus profonde. Dans cette circonstance, il arrive le plus souvent, sinon toujours, quand on vient à bouturer la racine mère, que du tissu cellulaire se forme, remplit la cavité qui résulte de la destruction et qu'il en naît un bourgeon ordinairement très vigoureux qui a sa base dans l'intérieur du corps ligneux, au lieu de l'avoir à la surface comme dans le cas précédent.* Si au contraire la radicule n'a été détruite que jusqu'à la circonférence du cylindre fibrovasculaire de la racine mère, le bourgeon se développe sur la base persistente de cette radicule”.

Plantaginaceen. Während *Plantago lanceolata* niemals Wurzelknospen erzeugt, findet man dieselben oft bei *Pl. media*.

Oleaceen. *Syringa persica*, *S. vulgaris*, *Jasminum nudiflorum* und *J. fruticosum* erzeugen Wurzelknospen. Die Nebenwurzelstellung an den unterirdischen Sprossen von *Syringa vulgaris* wird folgendermaassen durch CLOS beschrieben: „Ces rejets souterrains du *Syringa vulgaris* ont des racines au dessous des bourgeons et alors souvent géminées, ou latéralement à eux, ou les surmontant, ou semblant éparses. Un examen attentif fait reconnaître que la plupart d'entre elles sont superposées en quatre rangs correspondant à ceux des bourgeons.”

Gentianaceen. In dieser Familie scheinen nur *Erythraea linariaefolia* † und *Gentiana ciliata* § Wurzelknospen zu erzeugen, welche in den Nebenwurzeln

* Hier werden die Knospen gemeint, welche sich an der Stelle von Seitenwurzeln in der secundären Rinde gebildet haben.

† WITTRICK, Wurzelprosse bei krautartigen Gewächsen, *Bot. Centrbl.* Bd. XVII, 1884. Sep. pag. 10.

§ IRMISCH, *Bot. Zeit.*, 1857, pag. 465.

reihen sitzen, über deren genauere Stellung mir aber keine weiteren Besonderheiten bekannt sind.

WITTROCK fand nur ein Dutzend wurzelknospentragende Individuen unter mehreren tausenden untersuchten Exemplaren ersterer Art. Viele solche Thatsachen lassen sich unter den Pflanzen mit Wurzelknospen anführen, *Artemisia vulgaris*, *Campanula rotundifolia*, *Silene nutans*, sind davon Beispiele. Dieses eigenthümliche Verhalten beruht höchstwahrscheinlich auf besonderen Befruchtungsverhältnissen durch welche die bezüglichen Individuen entstanden sind.

Die Nebenwurzeln der Gentianaceen scheinen immer nodal zu sein; ob bei deren Anordnung noch andere Gesetzmässigkeiten bemerkbar sind ist noch nicht festgestellt.

Asclepiadeen. Die Wurzelknospen von *Asclepias Cornuti* standen mir leider nicht als geeignetes Untersuchungsmaterial zur Verfügung, und auch über die Nebenwurzelstellung, welche in dieser Familie sehr eigenthümlich zu sein scheint kann ich nicht weiter berichten.

K A P I T E L VII.

CIRSIIUM ARVENSE — PICRIS HIERACIOIDES — ARISTOLOCHIA CLEMATITIS —
MORPHOLOGISCHE UEBERSICHT DER NORMALEN WURZELKNOSPEN.

§ 1. Wurzelknospen und Nebenwurzeln bei den Campanulinen und Rubiinen.

Campanulaceen. ROYER und andere Beobachter erwähnen das Vorkommen von Wurzelknospen bei *Campanula rotundifolia*; ich selbst habe die Pflanze oft untersucht diese Knospen aber niemals dabei bemerkt, sie müssen hier desshalb jedenfalls selten sein. Die für die Campanulaceen so charakteristische Stellung der Nebenwurzeln in den Blattachsen oder neben den Seitenknospen habe ich, wie mehrere andere Autoren, bei verschiedenen Arten beobachtet. Auch manche Lobeliaceen besitzen die nämliche Nebenwurzelstellung.

Cucurbitaceen. Die Wurzelknospen von *Thladiantha dubia** sitzen an den dünnen Wurzeln dieser Pflanze in den Achseln der Seitenwurzeln, gerade als ob diese Seitenwurzeln Blätter wären, also der Mutterwurzel zugewendet. An den Knollen fand ich diese Stellung ebenfalls am Meisten, dazu kamen aber noch bisweilen

* SACHS, Stoff und Form der Pflanzenorgane, *Arb. d. bot. Inst. z. Würzburg*, Bd. 2, 1882, p. 704.
R. J. LYNCH, Les tubercules de *Thladiantha dubia*, *Bullet. d. Congrès Intern. d. Bot. et d'Hort. à St. Petersbourg*, Mai 1884, pg. 197—199. Pl.

einige mehrere Knospen, welche ringsum die Seitenwurzelbasis standen. Ueber die Wurzelknospen an den Knollen von *Eopepon vitifolium* sind mir die Einzelheiten unbekannt.

Caprifoliaceen. In der gärtnerischen Literatur findet man angegeben, dass *Diervilla canadensis*, *Symphoricarpos racemosa* und *S. vulgaris*, sowie *Weigelia rosea* durch Wurzelknospen vermehrt werden können; ob bei diesen Angaben keine Verwechslung mit unterirdischen Stengeln vorliegen kann, weiss ich nicht genau. *Lonicera Xylosteum* und *Linnaea borealis* besitzen blattachselständige Nebenwurzeln.

Bei den Rubiaceen sind mir keine Wurzelknospen bekannt geworden. Ihre Nebenwurzeln besitzen eine ausserordentlich verschiedene Anordnung, welche aber gewöhnlich durch die Blattstellung beherrscht wird. Nur selten scheinen dieselben in den Blattachseln zu stehen, wie bei *Galium Cruciatum*. *

§ 2. *Cirsium arvense*.

Wenn man die horizontal im Boden fortwachsenden Wurzeln von *Cirsium arvense* ausgräbt, so findet man zwischen den zweizeilig angeordneten Seitenwurzeln, in den Reihen derselben, zahlreiche Wurzelknospen (*gr* Fig. 75 Taf. VI). Bei einer näheren Betrachtung ihrer Stellung findet man, dass sie gewöhnlich in den Oberachseln der Seitenwurzeln, dass heisst, wenn man eine knospenerzeugende Adventivwurzel vor sich hat, dem Stamme (*rm*) zugewendet vorkommen; die übrigen Punkte der Seitenwurzelbasis sind für die Knospenbildung wie es scheint ungeeignet. Nicht alle Knospen zeigen aber diese Stellung mit gleicher Deutlichkeit, auf jeder Wurzel werden einzelne (*gr*¹) angetroffen, welche bei der makroskopischen Betrachtung unabhängig von Seitenwurzeln zu sein scheinen, allein ausnahmslos in den Reihen derselben stehen. In der Abbildung, welche IRMISCH von der Keimpflanze gibt † sieht man die Knospen schon über die Oberfläche der Hauptwurzel zerstreut entweder wohl oder nicht mit den Seitenwurzeln in Zusammenhang. Die Seitenwurzeln verzweigen sich, wie bei zweistrahligem Wurzeln Regel in der Ebene der Hauptwurzel.

Sobald die Knospen durch die primäre Rinde brechen, zeigen sie sich als dicke, kräftige schön roth gefärbte Organe, welche schnell anwachsen zu orthotropen, mit Blattschuppen besetzten, eine spitzige Endknospe tragenden Sprossen.

* Man vergl. die Einleitung, pag. 9.

† Beitrag zur Naturgeschichte des *Cirsium arvense* und einiger anderer Distelarten, Taf. 6, Fig. 1—11, *Zeitsch. f. d. ges. Naturw.* Bd. I, pag. 193, Halle 1853.

Die zwei ersten Blätter an diesen Sprossen besitzen eine constante Stellung, das erste Blatt ist nämlich der Seitenwurzel zugekehrt, das zweite um 180^0 vom Ersten entfernt, die höheren Blätter nehmen allmählich die $\frac{2}{5}$ -Stellung ein. An diesen unterirdischen Stengeln bilden sich zahlreiche Nebenwurzeln (*ra* Fig. 75), welche zwar mehrentheils internodial stehen, unter welchen sich aber auch blattachselständige vorfinden, entweder eine zu jeder Seite der Seitenknospe in der Blattachsel, oder ausser diesen auch noch eine dritte unmittelbar oberhalb der Knospe.

Die Wurzelsprosse können nach dem Absterben ihrer oberirdischen Theile, aus ihrer Basis, welche in Boden lebend zurückbleibt, neue Knospen erzeugen; die *Cirsium*stücke der Wiesen sind deshalb entweder Wurzellohlen oder gewöhnliche Seitenzweige; wahre Rhizome werden bei *Cirsium* nicht gefunden. Wir haben hier also das nämliche Verhalten wie bei *Epilobium angustifolium*.

Die Wurzeln von *Cirsium arvense* sind wegen des Vorkommen von Inulin als Reservahrung, sehr durchsichtig und in allen Wachstumsperioden für die Untersuchung im lebenden Zustande geeignet, überdies sind die Zellen derselben sehr gross, so dass ihre anatomische Structur, leicht festzustellen ist. Das Dickenwachsthum ist wenig erheblich, die primäre Rinde (*cp* Fig. 77) wird nicht abgeworfen sondern folgt durch tangential und radiale Zelltheilungen der Dehnung des Centralcylinders. Ich zählte im Periderm drei, in der centripetalen primären Rinde sechs und in der kleinzelligen centrifugalen Rinde ungefähr zehn Zellschichten. Diese Rinde enthält oft Luftkanäle. Die Endodermis ist sehr leicht kennbar, weil sich zwischen derselben und der nächstfolgenden Schicht der primären Rinde intercelluläre, mit Gummiharz angefüllte Kanäle (*sz*) vorfinden, welche einen Inhalt von dunkelbrauner Farbe führen. Das secundäre Holz (*xs*) im Centralcylinder besteht aus zwei flachen Bändern mit weiten Netzgefässen, welche von einander getrennt sind durch die zweistrahlig Gefässplatte (*xp*) und durch breite primäre Markstrahlen. Selbst die primären Siebbündel (*sb*) sind an älteren Wurzeln deutlich erkennbar.

Die Entwicklungsgeschichte der Seitenwurzeln und der Knospen lehrt man am besten aus Längsschnitten (Fig. 76) kennen, welche geführt werden durch die kleinen Rindenbeulen (76 Fig. 75), worin eine knospentragende Seitenwurzelanlage verborgen ist. Solche Präparate sind sehr schön und interessant. In weitaus den meisten Fällen findet man sofort, dass die Seitenwurzel, sowie die Knospe an ihrer Basis nur aus dem Pericambium der Mutterwurzeln entstanden sein kann und, dass die Endodermis sich an deren Bildung nicht theiligt. Ort und Zeit der Entstehung der Seitenknospe sind nicht zweifelhaft, dieselben entstehen erst nachdem die Seitenwurzeln schon angelegt sind und aus der,

in Bezug auf Mutterwurzel und Seitenwurzel oben morphologisch definirten Partie des Pericambiums, welche zur Zeit der Knospenbildung schon durch die bei der Wurzelbildung sich ereignenden Vorgänge affizirt sein muss. Die Gefässbündelverbindung der Knospe kommt zunächst in Bezug auf den Centralcylinder der Seitenwurzel in deren Achsel sie sitzt, zu Stande. Hier muss ich aber bemerken, dass man bisweilen Knospen findet, welche bei ihrem Wachsthum die Seitenwurzel mitgenommen, und diese so weit ausserhalb der Rinde der Mutterwurzel gebracht haben, dass es dann den Anschein hat als ob die Wurzel aus der Knospe entspringt, die Knospe also das primäre Product gewesen sei.

Die Querschnittsansichten (Fig. 77) sind besser geeignet wie die Längsschnitte, um die Verbindung der Seitenorgane mit dem Innern der Mutterwurzel zu beobachten. Erstens sieht man dabei, dass die Seitenwurzeln in dieser Hinsicht Verschiedenheiten zeigen können, in so weit einige durch Holzbündel mit den primären Gefässplatten verbunden sind, während andere nur mit dem secundären Holze zusammenhängen, und zweitens, dass bei weitaus den meisten scheinbar vereinzelt stehenden Knospen bei welchen die Seitenwurzel nicht direct zu sehen ist, doch ein feines Holzbündel oder ein einzelnes Spiralgefäss, von der primären Gefässplatte (*x p* Fig. 77) der Mutterwurzel aus in die Knospe hineinläuft. Dadurch wird angedeutet, dass die Knospen in diesem Falle entweder Seitenwurzeln ersetzen, oder zu einer rudimentär gebliebenen Seitenwurzel gehören.

An der Bildung jener selteneren Knospen und Wurzeln, welche den Eindruck machen einer sehr frühzeitigen Entstehung, scheint nicht das Pericambium allein, sondern auch die centrifugale Partie der primären Rinde betheiligt zu sein.

Nach der Beschreibung von IRMISCH * stimmt *Sonchus arvensis* in Bezug auf ihre Wurzelknospen genau mit *Cirsium arvense* überein.

§ 2. *Picris hieracioides*.

An den jungen mit einer schönen Blattrosette überwinternden Pflanzen von *Picris hieracioides* (Fig. 78 Taf. VI) findet man eine gelblich braune Hauptwurzel, welche mit der primären, überhaupt nichtabgeworfenwerdenden, Rinde bekleidet ist. Die Seitenwurzeln sitzen daran meistens in zwei Reihen und unmittelbar neben denselben, entweder rechts und links oder in den Oberachseln, seltener in den Unterachseln, werden ein oder zwei Wurzelknospen gefunden,

* Bot. Zeit., 1857, pag. 461, Fig. 1—3. In Gelderland konnte ich diese Knospen nicht finden.

welche anfangs kleine Beulen auf der Wurzeloberfläche bilden da sie endogen entstehen und die äusseren Schichten der primären Rinde nach aussen drücken.

Die Nebenwurzeln welche aus dem gestauchten Stengeltheile der Blattrosette entstehen sind zu Ende des ersten Jahres vier bis sechs an der Zahl, sie stehen in vier Reihen wovon zwei mit der Ebene der Samenlappen und der Seitenwurzeln zusammenfallen. Ein Querschnitt einer alten Wurzel mit Seitenwurzel und zwei zu der letzteren gehörigen lateralen Wurzelknospen ist in Fig. 79 Taf. VI dargestellt. Die primäre Rinde (*cp*) besteht aus ungefähr zehn durchsichtigen Zellschichten und ist von weiten Intercellularräumen durchsetzt. Die secundäre Rinde ist ausserordentlich dick aus saftreichem Parenchym mit zerstreuten Siebbündeln aufgebaut und, besonders nahe bei der äusseren Grenze von Milchsaftgefässen durchsetzt. Der kantige Holzcyylinder bildet nur ein dünner Faden im Inneren und lässt kaum mehr die primäre Structur des Centralcyinders erkennen.

Die Seitenwurzeln entstehen nicht allein aus dem Pericambium, sondern bei deren Bildung sind auch die Endodermis und zwei oder drei weitere Zellschichten der primären Rinde (*cp* Fig. 79 und 80) mit einbegriffen, also ist es auch hier, wie bei den früh angelegten Wurzeln von *Cirsium arvense*, der centrifugal wachsende Theil dieser Rinde, welcher sich an der Seitenwurzelbildung theilnimmt. Die ursprüngliche Gefässplatte der Seitenwurzel lässt sich sehr leicht bis ins Inneren der Mutterwurzel verfolgen, wo sie, mit der ähnlich gebauten Gefässplatte dieser letzteren verschmilzt.

Die Knospen (*gr* Fig. 79 und 80) entstehen auf einer mit der Entwicklungsgeschichte der Seitenwurzel vollständig ähnlichen Weise, dass heisst aus einer Zellgruppe, welche aus dem Pericambium der Endodermis und zwei oder drei der weiter nach aussen liegenden Schichten der primären Rinde besteht. Auch in diesem Falle sind Seitenwurzel und Knospen in so engem Zusammenhang, dass an deren gegenseitigen Beeinflussung im Bildungsstadium nicht zu zweifeln ist. Und doch ist die Stellung der Knospen hier eine solche, dass man dieselben als zur Mutterwurzel gehörig betrachten muss. Bei *Cirsium* war die Verbindung zwischen Knospe und Seitenwurzel also eine mehr directe, wie hier. Man erkennt Dieses am besten aus den Längsschnitten, welche sich gut eignen um die Gefässbündelverbindung (*gf* Fig. 80) zwischen Knospe und Tragorgan festzustellen und wobei man nicht nur sieht, dass die von der Knospe besetzte Stelle eigentlich zur Mutterwurzel gehört, sondern auch, dass der Verbindungsstrang (*gf*), welcher hier wie gewöhnlich aus einem feinen Holzbündelchen besteht, worin besonders Spiralgefässe und Spiraltracheiden gefunden werden, sich unmittelbar an den Holzkörper der Mutterwurzel ansetzt.

Ich glaube nicht, dass man aus der einfachen Natur dieses Verbindungsstranges

Recht hat zu schliessen, dass die Knospen als metamorphosirte Wurzelanlagen aufgefasst werden müssen, denn wir haben bei *Ailanthus glandulosa* (gf Fig. 32) eine ganz ähnliche Verbindung zwischen Knospe und Mutterwurzel gefunden, ohne, dass hier irgend ein Grund zur Annahme der bezeichneten Metamorphose vorlag; auch bei vielen Callusknospen werden ähnliche einfache Stränge, welche durch sympodiale Verwachsung der aus den Blättern niedersteigenden Gefässbündelchen entstehen, angetroffen. Man hat in diesen Gebilden überhaupt nichts anderes, wie eine sehr einfache Form des Centralcylinders zu erblicken, ähnlich demjenigen der Farnkeimpflanzen, welcher ebenfalls nur ein Sympodium ist, welches aus den Blattspuren entsteht.

Anderseits konnte man geneigt sein bei makroskopischer Betrachtung die Knospen auf Wurzelanlagen zurückzuführen, und zwar desshalb, weil bei *Picris hieracioides*, eben wie bei vielen anderen schon früher beschriebenen Arten die Seitenwurzeln, wenn sie nicht von Knospen begleitet werden oft zwei zu zwei beisammen stehen (Fig. 78), während die knospenführenden gewöhnlich einzelt sind. Es ist möglich, dass diese Auffassung wirklich die richtige ist, allein es lässt sich dagegen anführen, erstens dass von den zwei Seitenwurzeln einer Gruppe beinahe immer die eine genau oberhalb der anderen sitzt,* während die Knospen eben so oft oben oder unten, wie seitlich gestellt sind, zweitens dass sehr oft zu einer Wurzel zwei Knospen kommen und nur sehr selten zwei Wurzeln. Ich muss desshalb die Frage ob man die Wurzelknospen von *Picris hieracioides* als metamorphosirte Wurzelanlagen aufzufassen hat unentschieden lassen, die Hypothese, dass diese Knospen bei weit entfernten Urahnen gewöhnliche laterale Callusknospen waren, halte ich für ebenso wahrscheinlich;† nur die Beeinflussung ihrer Entstehung durch die Seitenwurzel ist ausser allem Zweifel.

Andere mir bekannt gewordene Compositen mit Wurzelknospen, sind ausser den drei schon abgehandelten, die Folgenden: *Carlina acaulis*, *Jurinea cynaroides*, *Inula britannica*, *Chondrilla juncea*, *Gnaphalium arenarium* und *Lactuca muralis*. Letztere trägt nur bisweilen Knospen infolge von Verwundung.

In Bezug auf die Nebenwurzelstellung der Compositen, kann ich hier nicht in Einzelheiten treten, da die mir bekannten Fälle mich kaum eine andere Gesetzmässigkeit als die überall vorkommende in Bezug auf Centralcylinder und Blattstellung haben erkennen lassen. Die Sache verdient aber eine weitere Prüfung.

* Die beiden Wurzeln sind, wie gewöhnlich in ähnlichen Fällen, nicht gleich alt, es kann aber sowohl die ältere, wie die jüngere oben sitzen.

† Auch könnten dieselben weder das Eine noch das Andere sein, sondern eben Das — was sie sind.

§ 4. *Aristolochia Clematitis*.

Ich bespreche die Wurzelknospen von *Aristolochia Clematitis* an dieser Stelle, weil ich, soviel wie thunlich, EICHLER's *Syllabus* bei der Einreihung meiner Pflanzen gefolgt bin, und dieser Autor die Hysterophyten als Anhang seines Systems vorführt. In morphologischer Hinsicht stellt unsere Pflanze sich, wie wir sehen werden, in Bezug auf ihre Wurzelknospen* den Santalaceen und Podostemaceen nahe, wodurch die verwandtschaftlichen Beziehungen der Aristolochiaceen mit den genannten Familien um eine vermehrt werden, nämlich die allen diesen Gruppen gemeinsame, beinahe oder vollständig exogene Entstehung ihrer Wurzelknospen aus der primären Rinde der Mutterwurzel.

Die Keimung von *Aristolochia Clematitis* ist, wenn ich nicht irre, noch niemals beobachtet, ich vermag deshalb nicht anzugeben ob die Hauptwurzel schon Wurzelknospen trägt; die Seitenwurzeln und die Nebenwurzeln, welche ich untersucht habe, waren alle damit besetzt. Ich habe zu meiner Verwunderung durchaus keine feste Regel auffinden können, durch welche die Anordnung dieser Knospen auf der Wurzeloberfläche beherrscht wird,† so dass sie mit vollem Rechte als adventiv bezeichnet werden können.

Ich habe in Fig. 81 Taf. VI ein Habitusbild der verschiedenen Sprossungen, welche an den unterirdischen Theilen unserer Pflanze vorkommen können, gezeichnet. Betrachten wir zuerst den Spross *gr*, welcher sich aus einer Wurzelknospe entwickelt hat. Ganz unten finden wir daran zwei, sehr niedrige, nach der Divergenz $\frac{1}{2}$ gestellten Scheidenblätter f^1 und f^2 , von welchen das erste zwar oft den Eindruck macht als sei es der Mutterwurzel (*rm*) zugewendet, allein es ist in der Wirklichkeit, wie in den Figur angegeben, dem ersten Blatte der meisten anderen Wurzelknospen ähnlich, nach unten gekehrt. Das dritte Blatt des Wurzelsprosses folgt noch gewöhnlich die $\frac{1}{2}$ -Stellung, welche auch die späteren Blätter gewöhnlich beibehalten; oft zeigt aber schon das dritte Blatt eine kleine Prosenthesen. § Knospen finden sich in den Achseln von allen Blättern selbst von den rudimentären f^1 und f^2 . Sehr eigenthümlich ist es, dass die erste Nebenwurzel (*ra*) des Wurzelsprosses median nach vorn fällt, unmittelbar oberhalb des kleinen Knöspchens in der Achsel von f^1 (im unteren

* Auch Manche andere Aristolochiaarten können mittelst Wurzelstecklinge vermehrt werden.

† Zwar fand ich bei der anatomischen Untersuchung oft, dass die Knospen auf der rechten oder linken Seite des Radius sitzen können, welcher durch die nächstbenachbarte Gefässplatte geht (man vergleiche z. B. Fig. 83 und 85).

§ Die $\frac{2}{5}$ -Stellung, welche dabei erreicht werden kann, scheint immer vorübergehend zu sein.

Diagram neben Fig. 81 ist ra die median nach vorn fallende Nebenwurzel), während die zwei ersten Nebenwurzeln (ra) an den aus Stengelknospen entwickelten Zweigen (sk) nach rechts und links in Bezug auf das Mutterorgan stehen, in Uebereinstimmung mit den nach rechts und links gestellten zwei ersten Blättern dieser Sprosse. Man hat hier also im Grunde ein Fall vor sich, wobei die Nebenwurzelstellung mit der Anordnung der Blätter (oder möglicherweise mit derjenigen der dazu gehörigen Achselknospen) zusammenhängt. Nach dieser letzteren Bemerkung kann ich in Bezug auf die aus den Stengelorganen entstehenden neuen Sprosse kurz sein. Wir sahen schon, dass dieselben mit zwei nach rechts und links gestellten Blättern, welche hier auch nichts weiteres als Schuppenblätter sind, anfangen, und, dass unmittelbar unterhalb der letzteren die Nebenwurzeln (ra) sitzen (man vergleiche das obere, neben Fig. 81 gezeichnete Diagram, worin der schwarze Punkt den Mutterstengel, die kleinen Kreise (ra) die Nebenwurzeln angeben). In jeder Blattachsel sitzt eine Knospe, entfaltet diese sich so entsteht daraus ein Zweig, welcher dem Mutterspross ähnlich ist; entstehen daraus neue Nebenwurzeln so haben auch diese wieder die vorerwähnte Stellung. Ob die Nebenwurzeln zur Entwicklung kommen können, wenn die Knospen in Ruhe bleiben, weiss ich nicht, ebensowenig ob noch andere Punkte als die Knospenbasis Nebenwurzeln erzeugen können; jedenfalls sind aber die zuletzt genannten Stellen die eigentlich rhizogenen.

Die Wurzeln von *Aristolochia Clematitis* bestehen aus einer sehr dicken primären Rinde (cp Fig. 83 und 84) und einem dünnen Centralcylinder, welcher vier- bis sechsstrahlig ist. Das Dickenwachsthum des letzteren ist gering so dass die primäre Rinde bleibend ist; die secundären Holzbündel bleiben sehr lange getrennt, schmelzen aber zuletzt, durch Umwandlung des Parenchyms in Holzelemente, also nicht vermittelt cambialen Dickenwachsthums, mit den primären Bündeln zusammen. Pericambium und Endodermis haben den normalen Bau, die Entwicklung der Seitenwurzeln (rl Fig. 84) bietet aber hier die Eigenthümlichkeit, dass von den nahezu zwanzig Zellschichten, woraus die primäre Rinde (cp^1) besteht, nur die vier oder fünf äusseren sich als nicht reproductionsfähig ergeben, während alle übrigen sich an der Bildung der primären Rinde (cp^2) der Seitenwurzel betheiligen, sodass diese als beinahe vollständig exogen betrachtet werden muss. Der Centralcylinder der Seitenwurzel entsteht aber ausschliesslich aus dem Pericambium der Mutterwurzel, und zwar, in Uebereinstimmung mit der allgemeinen Regel, aus dem hinter den Gefässplatten gelegenen Theile desselben. Die secretführenden Zellen liegen vereinzelt, oder in kurzen Reihen durch das Parenchym der primären Rinde zerstreut.

Die Entwicklungsgeschichte der Knospen lässt sich leicht verfolgen da die-

selben vollständig exogen sind und deshalb auf der Wurzelrinde in allen Entwicklungsstadien ohne Mühe aufgefunden werden können. Ich habe alle möglichen Altersstufen dieser Knospen, als wie gemischt, auf der Wurzeloberfläche beobachtet. Ob wir darin wirklich die Möglichkeit einer so regellosen Entstehung erblicken müssen kann aus der einfachen Beobachtung nichtgeschlossen werden, es ist möglich, dass eine anscheinend ganz junge Anlage schon lange geruht hat, ja selbst, dass auf einer scheinbar durchaus gleichmässigen Wurzelrinde, schon längst bestimmte Zellgruppen für die Knospenbildung prädisponirt sind, obschon man das denselben, selbst mikroskopisch, nicht ansehen kann. Wäre die letztere Hypothese zutreffend, so würde man die entferntere Ursache der Knospenbildung schon im Vegetationspunkt der wachsenden Mutterwurzel suchen können, nur die Anregung zur Entfaltung der Anlagen wäre secundär. Die Nothwendigkeit der Annahme des zuletzt bezeichneten Reizes, welcher wie ich schon in der Einleitung hervorhob, doch wohl von der nämlichen Natur sein muss, wie die organisirenden Kräfte des Meristems, lassen es als wahrscheinlich betrachten, dass die Knospen an der erwachsenen Mutterwurzel neugebildet werden können, so dass man die ganze Oberfläche derselben als reproductionsfähig zu betrachten hat. *

In Fig. 85 findet man den Querschnitt einer Wurzel abgebildet, welche eine sehr junge, noch als undifferenzirter Zellhügel zu beobachtende Knospe (*gr*) trägt, und in Fig. 86 die Randpartie dieser Knospe mit einem Theile der angrenzenden nicht an der Knospenbildung betheiligten primären Rinde der Mutterwurzel. Die dunkelschwarze, Rinde und Knospe überziehende Epidermis wird gewöhnlich durch die Knospe durchbohrt, allein bei sehr früh angelegten Knospen ist die Epidermis der Mutterrinde ein integrierender Theil der Neubildung. Die Hauptmasse des Knospenkörpers entsteht aus denjenigen zwei oder drei Zellschichten, welche der Epidermis unmittelbar angrenzen, und als Korkmeristem betrachtet werden können, noch tiefer nach dem Inneren besteht die Rinde aus Collenchym, das sich für die Reproduction weniger gut zu eignen scheint. Die Zelltheilungsfolge in den genannten Schichten ist ziemlich regellos und nur schwierig lässt sich darin die, mit der Oberfläche parallele und dazu senkrechte Stellung der Theilwände (Regel von SACHS) erkennen. Die weitere Entfaltungsgeschichte der Knospe ist die gewöhnliche und lässt sich aus der früher beschriebenen Structur des erwachsenen Productes ableiten, braucht hier also keiner weiteren Besprechung. Interessant ist die Entwicklung des

* Die beinahe exogene Entstehung der Seitenwurzeln legt es zwar nahe die Knospen auf Wurzelanlagen zurückzuführen, allein es gelang mir nicht dafür den Beweis bei zu bringen.

Gefässbündelsystems, wodurch die Knospe sich später mit dem Centralcylinder der Mutterwurzel verbindet. Aus einer Betrachtung der Fig. 82, welche einen Längsschnitt einer knospentragenden Wurzel vorstellt, ergibt sich, dass die Gefässbündel der zwei ersten Blätter zu einem einzigen Bündelstrang (*gf*) verschmelzen; dieser kann sich aber bei seinem ferneren centripetalen Wachsthum gabeln, die Gabelzweige verwachsen dann zuletzt mit dem Holze des Centralcylinders der Wurzel. Wir finden hier also einen bekannten Vorgang (*Ailanthus glandulosa*, *Rosa pimpinellifolia*, *Picris hieracioides*) zurück. Die Frage auf welcher Weise der vollständige Centralcylinder solcher Knospen entsteht, wie der Perizikel und die Endodermis desselben sich entwickeln und, wie die Anschliessung letzterer Gewebe an den Centralcylinder der Mutterwurzel zu Stande kommt, sind von bedeutender anatomischer Wichtigkeit, die darauf zielende Untersuchung ist aber sehr schwierig und es war mir noch nicht möglich damit fertig zu werden.

Bei einer Wurzel, wie die von *Aristolochia Clematitis*, für welche, wie oben gesagt nur angenommen werden kann, dass jede Zelle der Oberfläche als reproductionsfähig betrachtet werden muss, ist es ein merkwürdiger Umstand, dass eine bestimmte Zellgruppe gemeinsam arbeitet an der Bildung einer einzelnen Knospe, während die nächste Umgebung dabei in Ruhe verbleibt. Es ist als ob ein Krystallisationsprocess an einem gewissen Punkte in einem krystalsubstanzenthaltenden Medium begonnen ist, wodurch die Nachbarschaft erschöpft wird. In diesem und ähnlichen Fällen scheint es wirklich am einfachsten anzunehmen, dass eine gewisse Substanz im bildungsfähigen Gewebe entweder schon vorkommt oder durch äussere Reize darin leicht entstehen kann, sobald diese Substanz aber zu einem bestimmten Maasse vermehrt ist und dadurch zur Erzeugung der Neubildung Veranlassung gibt, wobei dann wieder irgend ein anderer von innen oder von aussen kommender Reiz wirksam sein muss, scheint dieselbe durch diese Neubildung selbst verbraucht zu werden, wodurch die Umgebung erschöpft und für eine weitere Reproduction unfähig wird.

§ 5. *Parasitische Phanerogamen und Podostemaceen.*

Dass der sogenannte Thallus der parasitischen Phanerogamen als ein Wurzelorgan betrachtet werden muss, halte ich für sicher und dieses ist auch die Auffassung vieler der älteren Botaniker gewesen, welche darüber geschrieben haben. Für die Loranthaceen liegen die Verhältnisse so offen und klar vor, dass man den Namen Thallus für ihre Saug- und Reproductionsorgane noch nicht einmal in Anwendung gebracht hat. Bei *Viscum album* ist denn

auch deren Wurzelnatur unzweifelhaft. Diese Pflanze * besitzt zweierlei Arten, von in der Nährpflanze eingeschlossenen Wurzeln, die „Rindenwurzeln“ und die „Senker“. Die ersteren befinden sich in dem Cambium der Nähräste, die Senker zweigen sich davon in radiale Richtung ab und dringen in das Holz hinein. An der nach aussen gekehrten Seite tragen die Rindenwurzeln zerstreute Knospen, welche unabhängig von den Senkern zu sein scheinen und jedenfalls als wahre Wurzelknospen zu bezeichnen sind. Die anatomische Structur der Rindenwurzeln ist, für so weit mir bekannt, noch nicht festgestellt; man scheint darin dorsiventrale Gebilde sehen zu müssen, woraus sowohl die Senker, welche als Nebenwurzeln aufzufassen sind, wie die Knospen exogen entstehen. Die Existenz von *Viscum* ist durchaus von den Wurzelknospen abhängig. An den Keimpflanzen entstehen sie schon im zweiten Jahre als Adventivknospen, welche aus dem Gewebekragen auf der Grenze zwischen dem Hypocotyl und der primären Saugwurzel nach aussen brechen. †

Zahlreiche andere Lorantheen dürften sich ganz ähnlich wie *Viscum* verhalten.

Auch viele Santalaceen tragen unzweifelhaft Wurzelknospen; bisher sind dieselben, für so weit mir bekannt, nur bei *Thesium montanum* näher untersucht worden; § sie befinden sich bei dieser Pflanze auf dem Hypocotyl in den Reihen der Samenlappen und auf der Hauptwurzel, sie entstehen beinahe, jedoch nicht vollständig exogen.

Bei den Rafflesiaceen und den Balanophoraceen findet man in einzelnen Fällen sehr deutliche Wurzelknospen, bei anderen Arten sind die Reproductionserscheinungen, welche durch einen Thallus vermittelt werden morphologisch unaufgeklärt, es ist jedoch auch dafür sehr wahrscheinlich, dass man in diesen Thallus eine metamorphosirte Wurzel erblicken muss.

Da wir so zu sagen bei allen Abstufungen des Parasitismus, und in den verschiedenartigsten Pflanzenfamilien, worin sich diese Eigenschaft ausgebildet hat, — ich brauche nur einerseits an die farblosen Humusbewohner wie *Neottia Nidus-avis* und *Monotropa Hypopitys*, anderseits an die echten Parasiten wie *Orobanche* und die soeben besprochenen Familien zu erinnern, — überall Wurzelknospen schon mit Sicherheit kennen oder wichtigen Grund haben auf deren Existenz zu schliessen, scheint es mir, dass die Folgerung berechtigt ist, dass eben die Existenz von Wurzelknospen in einer Familie eine Anleitung zur Ausbildung

* R. HARTIG, *Lehrbuch der Baumkrankheiten*, Berlin, 1882, pag. 18.

† F. GÜMBEL, Zur Entwicklungsgeschichte von *Viscum album*, *Flora* 1856, pag. 433 und 1855, pag. 335.

§ IRMISCH in *Flora* 1853, pag. 522.

des Parasitismus bei derselben werden kann. Nimmt man nämlich an, dass der Parasitismus im allgemeinen damit angefangen ist, dass sich an den Wurzeln der betreffenden Arten das Vermögen zur Verwachsung mit den Wurzeln anderer benachbarter Arten ausgebildet hat (man denke an die Rhinanthaceen), so muss es für die Entstehung einer vollkommen parasitären Lebensweise als ein sehr wichtiger, möglicherweise als ein nothwendiger Umstand betrachtet werden, dass sich in der unmittelbaren Nachbarschaft der Verwachsungsstelle ein Spross bilden kann.

Dass die Wurzelknospen in dem Verwandtschaftskreise der Hysterophyten, welche so reich ist an parasitischen Familien, auch bei den selbständig lebenden Formen angetroffen wird, sahen wir schon durch das Verhalten von *Aristolochia Clematidis*. Ein anderes Beispiel dafür ist die so äusserst eigenthümliche Familie der Podostemaceen, mit deren Morphologie WARMING's schöne Untersuchungen* uns bekannt gemacht haben. Die Verzweigung ist bei den meisten Arten dieser Familie beinahe ausschliesslich von Wurzelknospen abhängig; hier ist es desshalb diese besondere Verzweigungsform durch welche das Habitusbild der ganzen Pflanze bestimmt wird. Die Wurzeln sind mehr oder weniger dorsiventral, sie besitzen zwei Xylembündel, welche im Centraleylinder nach rechts und links gestellt sind und nach oben einigermaassen convergiren, die Phloëmbündel sind sehr undeutlich. Die Nebenwurzeln sind, in Uebereinstimmung mit der Stellung der Xylembündel, auf der rechten und linken Seite der Wurzeln befestigt und brechen durch Spalten in der primären Rinde, welche nicht abgeworfen wird nach aussen. Die Knospen entsprechen in ihrer Anordnung den Xylembündeln und befinden sich desshalb in zwei Reihen welche beinahe mit den beiden Nebenwurzelreihen zusammenfallen. Dieses ist aber nicht genau der Fall, denn die beiden Knospenreihen stehen etwas mehr zur Rückenlinie der Mutterwurzel angenähert, wie die Nebenwurzeln.

Der offenbare Zusammenhang zwischen Xylembündeln und Sprossknospenstellung ist hier besonders desshalb bemerkenswerth, weil die Knospen anatomisch durchaus unabhängig vom Centraleylinder, von dieser durch mehrere Zellschichten getrennt, aus der primären Rinde entstehen. Sie entwickeln sich zwar endogen und müssen 2—5 Zellschichten zerreißen um nach aussen zu treten, allein dieses macht die Beeinflussung ihrer Stellung durch die Symmetrieverhältnisse des Centraleylinders nicht weniger merkwürdig. †

* Familien Podostemaceae, *Afh. Vidensk. Selsk. Skr.* 6 R. Afd. II, 1, 1881, 2e Afh. 6 R. Afd. II, 3, 1882. Siehe auch CARIO, *Bot. Zeit.*, 1881, pag. 25.

† Die systematische Verwandtschaft der Podostemaceen zu den Santalaceen scheint mir besonders

§ 6. *Morphologische Uebersicht der verschiedenen Gattungen der normalen Wurzelknospen.*

Am Ende meiner speziellen Betrachtungen über die Stellungsverhältnisse und den Bau der Wurzelknospen angelangt, wünsche ich hier noch eine kurze Uebersicht zu geben über die hauptsächlichsten Verschiedenheiten in morphologischer Hinsicht, welche wir dabei gefunden haben, für alle Einzelheiten muss ich auf die eingehende Behandlung selbst verweisen.

1^e GRUPPE. Die Knospen entstehen aus den Aussenschichten der primären Rinde.

a. Dieselben sind in ihrer Stellung unabhängig von der Structur des Centralcylinders und scheinen durchaus regellos auf der Rinde zerstreut vorkommen zu können. Hierzu gehören *Aristolochia Clematidis* und wahrscheinlich die meisten Phanerogamen-Parasiten aus den Familien der Rafflesiaceen und Balanophoraceen.

b. Die Knospen entstehen ähnlich, wie im vorigen Falle sind aber in ihrer Stellung durch die innere Symmetrie des Centralcylinders bedingt: Podostemaceen, Loranthaceen, Santalaceen, Orobanchen.

2^e GRUPPE. Die Knospen entstehen aus der Oberfläche des Centralcylinders, oder in geringer Tiefe unterhalb dieser Oberfläche.

REIHE 1. Ohne feste Symmetrie, nur eine Beeinflussung durch die Nachbarschaft des Lateralcallus auf die Knospenbildung ist bemerkbar: *Ailanthus glandulosa*.

REIHE 2. Nach festen morphologischen Regeln.

ERSTER FALL. Die Knospen sind durchaus unabhängig von den Seitenwurzeln nur stehen sie in deren Reihen, also auf den primären Markstrahlen der Mutterwurzel.

a. Die Knospen können sehr spät aus dem Korkcambium entstehen: *Pyrus japonica*.

b. Die Knospen entstehen entweder spät, wie bei *Pyrus*, *Rosa pimpinellifolia*, *Rubus Idaeus*, *R. odoratus*, oder sehr frühzeitig und ersetzen im

durch die folgenden Merkmale angezeigt zu werden: — Der Nucellus des Ovulum verlängert sich in den beiden Familien bis in die Micropyle — beide besitzen eine Centralplacenta — die Podostemaceenkeimlinge besitzen keine wahre Hauptwurzeln sondern ein aus Haaren bestehender Saugapparat — die männlichen Blüthen von *Mysodendron* zeigen grosse habituelle Aehnlichkeit zu dem Androeceum der Podostemaceen — in den beiden Familien ist die Wurzelknospe ein Hauptorgan für die Verzweigung.

letzteren Fall eine Nebenwurzelanlage: *Prunus domestica*, *Convolvulus arvensis*, *Ajuga genevensis*.

ZWEITER FALL. Die Knospen sind entweder scheinbar unabhängig von den Seitenwurzeln oder stehen in deren Achseln. Im ersteren Falle sitzen sie jedoch immer in den Seitenwurzelreihen und oft lässt sich nachweisen, dass bei ihrer Entstehung eine Seitenwurzelanlage in Betracht zu ziehen ist: *Alliaria officinalis*, *Cirsium arvense*, *Euphorbia Esula*, *Sonchus arvensis*, *Anemone sylvestris*.

DRITTER FALL. (Hauptfall der Wurzelknospenstellung). Die Knospen stehen ringsum die Basis einer Seitenwurzel oder auf derselben, und sind in ihrer Stellung wahrscheinlich unabhängig von der Symmetrie des Centralcyinders dieser Seitenwurzel, dagegen ist eine Bevorzugung der Oberachseln sehr oft wahrnehmbar. Dieselben müssen entweder als metamorphosirte Seitenwurzeln zweiter Ordnung (*Cochlearia*) oder als metamorphosirte secundäre Seitenwurzeln der ersten Ordnung (*Rumex*), oder, endlich als unabhängige Neubildungen des Wurzelkernes (*Linaria*) aufgefasst werden.

a. Zu jeder Seitenwurzel gehört eine einzelne Knospe: *Epilobium angustifolium* (diese Art bildet ein Uebergang zum vorigen Fall), *Sium latifolium*, *Dioscorea sativa*, *D. japonica*.

b. Zu jeder Seitenwurzel gehören mehrere Knospen: *Scilla Hughii*, *Cephalanthera rubra*, *Picris hieracioides*, *Linaria vulgaris*, *Cochlearia Armoracia*, *Nasturtium sylvestre*. Bei den Wurzelsprossen von *Solanum Dulcamara* zeigt sich Analogie zu den Knospen, welche aus Lateralcallus entstehen.

c. Die Knospen stehen vereinzelt neben den Seitenwurzeln und können mit viel Wahrscheinlichkeit als metamorphosirte secundäre Wurzelanlagen der ersten Ordnung betrachtet werden: *Monotropa Hypopitys*, *Pyrola uniflora*, diese Arten bilden also einen Uebergang zu dem folgenden Falle.

VIERTER FALL. Eine oder mehrere Knospen stehen unmittelbar oberhalb oder unterhalb einer Seitenwurzelbasis, dieselben entsprechen ohne Zweifel Seitenwurzelanlagen der ersten Ordnung: *Rumex Acetosella* (sicher), *Hippophae rhamnoides* (sehr wahrscheinlich).

3^e GRUPPE. Wurzelknospen, welche durch die directe Umwandlung eines Vegetationspunktes einer fortwachsenden Wurzel, oder einer schon deutlich ausgebildeten Wurzelanlage entstehen. *Selaginella Martensii*, *S. laevigata*, *S. inaequalifolia*, *S. denticulata*, *S. Galeottiana*, *Ophioglossum vulgatum*, *Anthurium longifolium*, *Neottia Nidus-avis*, *Catasetum tridentatum*, *Rumex Acetosella* (bisweilen), *Impatiens Balsamina* (ein teratologischer Fall).

Als vierte Gruppe würden sich dieser Uebersicht die echten Callusknospen, welche so oft aus dem Callus verwundeter Wurzeln entstehen, anreihen lassen.

K A P I T E L VIII.

ALLGEMEINE BETRACHTUNGEN ÜBER KNOSPEN UND WURZELN.

Ich wünsche in diesem Kapitel einige allgemeine Gesichtspunkte zu berühren, welche sich bei meiner speziellen Untersuchung aufdrängten. Dabei bin ich mich sehr wohl bewusst, dass, was ich zu sagen habe, sehr dürftig und theilweise ungenügend begründet ist, — ich halte mich aber nicht zurück, in der Hoffnung, dass andere, mein Beispiel folgend, den sehr verwickelten Problemen der Knospen- und Wurzelbildung ihre Gedanken zuwenden wollen. Eine Reihe von dankbaren Spezialuntersuchungen drängen sich dabei dem Forscher auf.

§ 1. *Ursprung der Wurzelknospen.*

Ehe ich zur Besprechung des hier bezeichneten Thema's übergehe, will ich einige Bemerkungen über die phylogenetische Herkunft der Knospen im Allgemeinen vorausschicken. Darüber bestehen verschiedene Ansichten. PRINGSHEIM * und IRMISCH † meinten, dass alle mögliche Knospenformen ursprünglich aus der Dichotomie des Stengelvegetationspunktes hervorgegangen sind, und, dass auch noch heute die Bildung jeder Achselknospe ein versteckter Dichotomieprocess ist. Mir scheint es aber, dass die Callusknospen und die normalen Wurzelknospen, welche letzteren, wie wir gesehen haben schon bei den Farnen vorkommen, § sich diesem Gedankengange nicht ungezwungen unterordnen lassen.

NÄGELI erklärt ** die Achselknospen für metamorphosirte Sporangien, er stellt die axillare oder „phylogene Verzweigung“ der Dichotomie oder „acrogenen Verzweigung“ gegenüber, und er verbindet daran einige interessante Betrachtungen. Es scheint mir aber, dass es auch hier wieder die Wurzel- und Cal-

* *Bot. Zeit.*, 1851, pag. 118.

† *Bot. Zeit.*, 1857, pag. 492.

§ Wahre Callusbildung ist mir dagegen bei den Gefässkryptogamen unbekannt.

** Abstammungslehre, pag. 478, München, 1884. Der nämlichen Ansicht begegnete ich auch anderswo in der Litteratur, und vor Jahren vertheidigte HUGO DE VRIES dieselbe im Mundgespräch.

lusknospen der höheren Pflanzen, so wie die von LEITGEB* so ausführlich beschriebenen Knospen der Leber- und Laubmoose sind, welche NÄGELI's Annahme hinfällig machen, was ich wohl nicht weiter auszuarbeiten brauche.

Im Gegensatz zu einer dritten, von verschiedenen Autoren ausgesprochenen Meinung, lässt sich ferner nach meiner Ansicht die Knospenbildung nicht unmittelbar mit der Embryobildung vergleichen, sondern die Erstere ist nur einer der Factoren der Letzteren. Knospen- und Wurzelbildung sind zwei ursprünglich unabhängige Processe, welche ebensowohl *am Embryo*, wie an der erwachsenen Pflanze neben einander oder vereinzelt existiren können. Dass selbst am Embryo Knospenbildung an sich sehr gut möglich ist, lehren die wurzellosen Embryonen gewisser wurzeltragender Pflanzenarten, man denke z. B. an die Podostemaceen, und dieses beweist eben, dass Knospen- und Embryobildung nicht als homologe Vorgänge aufgefasst werden können. Noch deutlicher geht dieses aus der Entwicklung der Moose hervor, denn, wenn die Knospen mit Embryonen gleich zu setzen wären, so müssten die Moosknospen den Sporogonien entsprechen, was doch sicher nicht behauptet werden kann.

Schliesslich hat man die Knospen für metamorphosirte Blattlappen erklärt, was zwar für bestimmte Lebermoose nach LEITGEB zutrifft, schwerlich aber im Allgemeinen zu vertheidigen ist.

Nach meiner Ansicht muss man in der Knospe nur ein Reproductionsorgan, sei es des ganzen Stockes oder irgend eines Theiles davon erblicken. Da nun jede lebende Zelle der Pflanze die Fähigkeit zur Neuerzeugung des Ganzen besitzt, oder besitzen kann, vermag die Natur auch jeden willkürlichen Punkt des Pflanzenkörpers für die Knospenerzeugung zu verwenden, allein nicht alle Gewebe eignen sich dafür in gleichem Grade, und dieser Umstand, in Verbindung mit gewissen, die Knospenbildung begünstigenden physiologischen Factoren, geben den Durchschlag für die Entstehung der Knospen an genau bestimmten Stellen, und haben dieses bei den Voreltern gethan. Eben, wie die Callusknospen und die Wurzelknospen als eigenthümliche Knospenformen zu betrachten sind, so sehe ich auch in der Dichotomie nichts weiteres als eine, mit der axillaren Verzweigung vielfach übereinstimmende Sprossungsform, welche, wie die letztere, auf den Vegetationspunkten beschränkt ist.

Hiermit ist natürlich die Frage nach dem Ursprung der Knospen im Einzelnen noch nicht erledigt, denn, anstatt die Knospen in Uebereinstimmung mit der Möglichkeit einer überall stattfindenden Reproduction, regellos über den

* Untersuchungen über die Lebermoose, z. B. Heft III, pag. 14. Jena 1877 und in SACHS' Lehrbuch, 4te Aufl. pag. 356, 1874.

Pflanzenkörper verbreitet zu finden, sehen wir dieselben eben an genau bestimmten Stellen gebunden. Während wir nun einerseits, wie gesagt, auf die Existenz fester physiologischer Factoren schliessen müssen, welche dieses Verhalten zunächst bestimmen, so erscheint es anderseits als wahrscheinlich, dass die Stellen, wo wir gegenwärtig die Knospen finden, im Laufe der Zeit gewisse Aenderungen erfahren haben können. Besonders die Wurzelknospen geben in dieser Hinsicht zu einer näheren Untersuchung Veranlassung. Sind dieselben plötzlich entstanden an den nämlichen Stellen, welche sie jetzt einnehmen? oder sind sie aus Callusknospen hervorgegangen? Eine langsame Entwicklung in phylogenetischem Sinne, aus einer unscheinbaren Anlage ist natürlich für die Knospe nicht möglich, sie ist fertig da oder sie fehlt; erst, wenn die Knospe in vollständiger Ausbildung zu bestimmten Lebensäusserungen der Mutterpflanze Veranlassung gibt, hat die Zuchtwahl Gelegenheit die neue Eigenschaft zu fixiren und zu verstärken. Dabei muss nun zunächst bemerkt werden, dass, wenn von dem phylogenetischen Ursprung die Rede ist, die echten exogenen Wurzelknospen, welche wir z. B. bei *Aristolochia Clematidis* und bei *Orobanche Galii* kennen lernten, sich in scharfem Gegensatz zu den übrigen befinden. Denn in Bezug auf die exogenen Knospen ist es deutlich, dass in deren Gegenwart ein Familien- oder Ordnungscharacter vorliegt, sei es denn auch, dass dieselben bei vielen Arten, wo sie auf Grund der verwandtschaftlichen Beziehungen zu erwarten wären, gänzlich fehlen. Ueber den ersten Ursprung dieser Knospen lässt sich aus ihrem gegenwärtigen Verhalten kaum etwas sicheres ableiten; die Zuchtwahl hat auf ihnen unzweifelhaft während längerer Zeit eingewirkt, und die Verhältnisse bei den Santalaceen und Podostemaceen legen die Vermuthung nahe, dass die exogene Entstehung bei *Aristolochia* und *Orobanche* von secundärem Ursprung sein kann.

Was nun die übrigen Knospen anbelangt, welche in Bezug auf das junge Mutterorgan endogen sind, so haben wir gesehen, dass dieselben höchstens als Character einer Gattungssection (wie bei *Spiraea*) aber niemals als einer grösseren Abtheilung gemein, auftreten. Gewöhnlich fanden wir dieselben als eine ephemere Erscheinung, sei es bei gewissen Arten einer Gattung, oder selbst nur bei einzelnen Varietäten einer Art, wie bei *Brassica oleracea*. In diesem letzteren Falle, wozu auch die von LUND und KIAERSKOW gezüchteten Bastarde zwischen *Brassica Napus* und *B. Rapa* gehören, ist das plötzliche Auftreten der Wurzelknospen direct beobachtet. Die früher besprochenen Umstände unter welchen die Knospen hierbei entstehen, so wie die Verhältnisse am Lateralcallus von *Populus alba* und *Geranium sanguineum*, legen die Vermuthung nahe, dass auch bei anderen Arten, wie *Reseda lutea*, *Linaria vulgaris*, *Cephalanthera rubra*, deren Wurzelknospen ringsum die Basis von Nebenwurzeln sitzen, eine Zurück-

führung auf Callusknospen möglich ist, und dass dieselben im Laufe der Zeit, während der Callus sich mehr und mehr reduzierte, zuletzt allein an dessen Stelle übrig geblieben sind. Hiergegen lässt sich aber anführen, dass von einer eigentlichen Callusbildung an den Wurzeln der verwandten Formen kaum etwas zu bemerken ist, und ich halte die Annahme, auch rücksichtlich der übrigen beschriebenen Spezialfälle für unbegründet. Da ich keine andere Ableitung für die lateralen Wurzelknospen zu finden weiss, wie aus Callusknospen, und diese Ableitung mir kaum haltbar vorkommt, so glaube ich, dass die von mir beschriebenen morphologischen Thatsachen sich gegenwärtig schwerlich weiter interpretiren lassen, als wie ich es in meinen Spezialbeschreibungen gethan habe. Darnach sind die Wurzelknospen plötzlich entstanden durch Umwandlung ruhender Vegetationspunkte von Seitenwurzeln, oder aus Zellgruppen ringsum die Basis von den letzteren, namentlich aus den Wurzelkernen, welche besonders für Seitenwurzelbildung geeignet sind, oder aus anderen Geweben, welche der Sitz irgend eines normalen Reproductionsvorganges, wie von Periderm- oder Korkbildung sind.

§ 2. Wahre Callusknospen an Stengeln und Wurzeln.

Es ist eine ziemlich allgemeine, durch die Gartenkunst vielfach bewährte Regel, dass die Fähigkeit abgeschnittener Wurzelstücke aus ihrer oberen Wundfläche Callusknospen zu erzeugen, eine sehr grosse ist, und dazu, an alten Wurzeln merkwürdigerweise gewöhnlich viel ansehnlicher, wie die Neigung zur Bildung neuer Wurzeln. Zwar besitzen auch die Stengel diese Eigenschaft, — man denke z. B. an die Knospen auf abgehauenen Stöcken von Pappeln und Linden, — allein in viel beschränkterem Grade, wie die Wurzeln. Ob die Wurzeln von einjährigen Pflanzen jemals Callusknospen erzeugen bezweifle ich, dagegen geschieht dieses sowohl bei biennen Pflanzen, wie z. B. bei *Pastinaca sativa*, als bei kurz- und langlebigen Perennen oft mit wunderbarer Energie. Besonders die Pflanzen mit stärkereichen Wurzeln eignen sich für die Knospenbildung. Ausgezeichnete Versuchspflanzen in dieser Beziehung sind *Bunias Erucago*, *Crambe maritima*, *Phyteuma spicatum*, *Laserpitium latifolium*, *Bryonia dioica*, *Cichorium Intybus*, *Tragopogon porrifolius*; etwas weniger geeignet sind *Pimpinella Saxifraga*, *Eryngium campestre* und *Pastinaca sativa*, noch weniger geeignet ist *Daucus Carota*. *

* Als Monocotylenwurzeln mit echten Callusknospen habe ich diejenigen von *Dioscorea japonica* und *Tradescantia virginica* angegeben gefunden. Ich selbst sah bei meinen Versuchen daran kein Callus entstehen (man vergleiche übrigens pag. 24).

Obschon die Bevorzugung der Knospenbildung am Oberende der Wurzelstücke* nicht immer deutlich ist, — so fand ich z. B. bei Setzlingen von *Pastinaca sativa* entschieden die Mehrzahl der Knospen am Unterende, das heisst an der Wundfläche, welche dem weggeschnittenen Vegetationspunkte am nächsten war, — muss man darin doch, wie VÖCHTING gezeigt hat, eine Regel von einer sehr allgemeinen Gültigkeit sehen. Bemerkenswerth dabei ist die besonders starke Reproductionsfähigkeit der Hauptachse bei den Bäumen in der Nachbarschaft der Bodenoberfläche; in dem Wurzeloberende am stärksten, lässt sie sich unter steter und schneller Abnahme, bis auf eine gewisse Strecke nach oben in dem Stamm verfolgen, und erlischt in den, noch mit dem Baume verbundenen Zweigen oft gänzlich. Dieses ist offenbar für die Pflanze eine sehr gut eingerichtete Eigenschaft, welche ohne Zweifel bei gewissen Arten, z. B. bei den Pappeln, ein günstiger Factor im Kampf um's Dasein gewesen sein muss. Nichtsdestoweniger glaube ich, dass die Naturzucht diese Eigenschaft bei einer ganzen Reihe von Pflanzen vorfindet ohne damit etwas anfangen zu können, da andere Organisationsverhältnisse die Bildung von Callusknospen dabei zu einer so seltenen Erscheinung machen, dass diese für die Existenz der Art als unwichtig aufgefasst werden müssen.

Callusknospen können, wie mir scheint, unter natürlichen Bedingungen nur relativ zufälligerweise entstehen, z. B. nach der Beschädigung durch Thiere, wie durch Mäuse und andere Pflanzenfresser, durch Fischen-, † Schnecken- und Insektenfrass, — durch Erdrutschen an schroffen Abhängen, § — durch Entwurzelung und Verwundung infolge des Windes, des Wogenschlages und des Treibeises, — durch scharrende Thiere, wie Maulwürfe, — und durch Viehtritte. ** Sichere Beispiele für die regelmässige Entstehung von Callusknospen infolge des natürlichen Absterbens normaler Organe sind mir nicht bekannt.

Während die ebengenannten Umstände zureichend sein dürften um die Reproduction vermittelt Callus als nützliche Eigenschaft stark exponirter Pflanzen aufzufassen, und dadurch das Auftreten von Callusknospen in gewissen Pflanzen-

* Die lateralen Wurzelknospen, welche unabhängig von Callus sind, sind in ihrer Stellung in Bezug auf die Wachstumsrichtung der Mutterwurzel zwar noch freier, nehmen an Stecklingen aber doch oft die obere Stelle ein.

† Hierzu muss ich aber bemerken, dass Callusknospen von Wasserpflanzen mir nicht bekannt sind.

§ Das Abbrechen von Baumzweigen infolge von Schneedruck, Glatteis und Blitz, so wie die Beschädigung vieler Kräuter durch Hagelschlag habe ich in Gelderland oft beobachtet, und dabei stets vergebens nach Callusknospen gesucht.

** An den Rändern von Fusspfäden in Wiesen konnte ich bei vielem Suchen keine Callusknospen auffinden.

gruppen dem Verständniss näher zu bringen, ist durch diese Erkenntniss für das erste Auftreten derselben, ehe die Selection im Spiele kommen konnte, so wie für die physiologische Erklärung ihrer Ontogenie, nichts gewonnen. Dass bei deren Entstehung, im ontogenetischen Sinne, durchaus nicht immer „erbliche Kräfte“ im Spiele sind, scheint sicher zu sein, oft müssen sie, wie oben angeführt, als eine accessore und nutzlose Erscheinung des Wachsthum's aufgefasst werden. * So ist es z. B. unannehmlich, dass die echten Callusknospen der Eichen, Buchen und Tannen, welche man *sehr vereinzelt* in der Natur beobachten, oder durch die Gartenkunst mit Mühe hervorrufen kann, für diese Bäume auf irgend einer Weise nützlich sein können, und ich frage, welchen Nutzen die bei meinen Versuchen entstandenen Callusknospen an Wurzelstücken von *Pastinaca sativa* wohl haben mögen, wenn man bedenkt, dass die wilden Exemplare zweijährig sind und die Fähigkeit zur Knospenerzeugung nicht besitzen, während die Culturförm wohl noch von niemand, ausser mir selbst, auf dieser Weise multipliziert worden ist? Ich glaube desshalb, dass wir dieses Vermögen sehr oft als eine, im Sinne DARWIN's, incidentelle, † das heisst infolge ganz anderer Bedürfnisse oder Einrichtungen entstandene Eigenschaft, aufzufassen haben, und, dass DARWIN selbst gegen diese Auffassung keine Bedenken einbringen würde, geht für mich daraus hervor, dass er in Bezug auf andere, ähnliche Eigenschaften der Pflanzen, an verschiedenen Stellen seiner Werke sich folgendermaassen ausgesprochen hat: „In the earlier editions of this work § I underrated, as it now seems probable, the frequency and importance of modifications due to spontaneous variability.“ Und an einer anderen Stelle (pag. 175) des nämlichen Werkes: „We thus see that with plants many morphological changes may be attributed to the laws of growth and the interaction of parts independently of natural selection.“

Die früher betrachtete ausgiebige Bildung von Wurzelknospen an den Wurzeln gewisser Kohlmischlinge, sowie an den Wurzeln der Hybriden zwischen Rutabaga (*Brassica Napus*) und Turnips (*B. Rapa*), welche beide an sich keine Wurzelknospen tragen, zeigt uns in der Bastardirung einen Umstand, welcher die Knospenerzeugung fördern kann. Dass auch die Nährstoffströmungen dabei wahrscheinlich eine wichtige Rolle erfüllen, wurde schon mehrfach gesagt. Auf diesen oder auf anderen ähnlichen Verhältnissen der inneren Oeconomie der

* Wünscht man dennoch die erblichen Kräfte zu retten, so muss man annehmen die Callusknospen seien den Voreltern nützlich gewesen.

† The origin of species, 6th Ed., pag. 198, 1878; Variation under Domestication, 2nd Ed. Vol. II, pag. 171, 1875.

§ Origin, 6th Ed. pag. 171.

Pflanze, muss die Allgemeinheit der Fähigkeit zur Bildung von Callusknospen jedenfalls zunächst beruhen, unabhängig ob an eine besondere Nützlichkeit derselben entweder wohl oder nicht gedacht werden kann.

In Bezug auf die Nebenwurzelbildung aus Stengeln und Blättern lassen sich ganz ähnliche Betrachtungen anstellen, wie die hier vorgetragenen; ich will darauf aber, bei dieser Gelegenheit, nicht weiter eingehen.

§ 3. *Adventivknospen aus Stengelorganen. Versuche mit Kartoffeln und mit Zweigen von Weiden und von Cytisus Adami.*

Ausserhalb der Meristeme der Vegetationspunkte, welche überhaupt ein starkes Bestreben zur Neuerzeugung ihres Gleichen besitzen, ist die Fähigkeit zur Reproduction in den Stammorganen sehr gering und dazu sehr localisirt.

Echte, nicht aus Callus oder aus „Knospenkernen“ entstandene Adventivknospen an erwachsenen Stengeln, scheinen stets exogen zu entstehen; mir sind davon die folgenden Beispiele bekannt. *Psilotum triquetrum* erzeugt aus den Haarbildungen der unterirdischen Rhizome Unmassen von Knospen, welche sich leicht ablösen und zu neuen Pflanzen auswachsen. * Diese Eigenschaft dürfte mit der grossen sexuellen Unfruchtbarkeit der Pflanze zusammenhängen. *Begonia prolifera* (eine durch P. N. DON† erzeugte Hybride von der Zusammensetzung *B. manicata* ♀ × *B. coccinea* ♂) und eine als *Begonia phyllomaniaca* bekannte Pflanze von unsicherer Herkunft, aber sicher eine Hybride, § tragen zahlreiche exogene Knospen über der Oberfläche ihrer Stengel und selbst ihrer Blätter verbreitet, welche eben wie bei *Psilotum* metamorphosirte Trichome sind. ** Ueber die exogenen hypocotylichen Sprosse von *Linaria vulgaris* habe ich bei der Behandlung dieser Pflanze gesprochen. Ferner können nach gärtnerischen Angaben die abgeschnittenen Blüthenschäfte von *Dionaea muscipula* sich eben wie die Blätter dieser Pflanze mit Knospen bedecken; †† ich untersuchte

* SOLMS LAUBACH, Aufbau des Stockes von *Psilotum triquetrum* und dessen Entwicklung aus Brutknospen. *Ann. d. Jard. Bot. d. Buitenzorg*, Vol. IV, Part. 2, pag. 139, 1884.

† GARDENER's *Journal*, 1847, pag. 616.

§ Nach DE CANDOLLE (*Prodromus*) zwischen *Begonia manicata* v. MARTIUS und *B. incarnata* var. *papillosa*, nach BRAUN (Individuum) wahrscheinlich zwischen *B. incarnata* und *B. dipetala*. Es gibt noch eine andere Form, welche als *Begonia phyllomaniaca* bezeichnet wird, nämlich der Bastard *B. odorata* ♀ × *B. ricinifolia* ♂ (*Report Internat. Hort. Exposit.* 1866).

** WAKKER, Onderzoekingen over adventieve Knoppen, pag. 7, 1885.

†† Die Pflanze scheint in den Warmhäusern nirgends gesät zu werden, überall sieht man die Gärtner die Blüthenschäfte entfernen „um das Wachsthum der Blätter zu fördern.“

die Knospen auf den Blättern von *Drosera rotundifolia*, diese entstehen aus der Mitte der Oberseite reifer Blätter, oberhalb der Verzweigungsstellen dicker Nerven, vollständig exogen, * ich glaube desshalb, dass die Dionaeaknospen, welche ich nicht untersuchen konnte, ebenfalls exogen sind.

Eine andere, mit der soeben betrachteten nahe verwandte Reproductionsform, ist derjenige Fall von Viviparität, wobei eine normalerweise im Zustande von Dauerergewebe vorkommende Achsenspitze wieder in den Meristemzustand zurückschlägt und durchwächst. Man findet diese Erscheinung bei mehreren sexuell sehr wenig fertilen Pflanzen, wie *Poa alpina vivipara*, *Poa bulbosa vivipara*, *Polygonum viviparum* (bisweilen) und *Eryngium viviparum*(?) ferner, als teratologische Erscheinung, an den Aehrenspindeln von *Cynosurus cristatus* bei Spätlingen im Herbst, und bei Birnen und doppelten Rosen so wie bei vielen anderen doppelten Blüthen. †

Eine dritte Reihe von Erscheinungen, welche mit dem uns hier beschäftigenden Gegenstand verwandt sind, finden wir in den accessoren internodialen Knospen von *Calliopsis tinctoria*, § in den von PRINGSHEIM entdeckten ** „rankenartigen Bildungen“ auf den Internodien von *Utricularia*, so wie in den zerstreuten nodalen Knospen von *Ephedra*, welche STRASSBURGER auffand. †† In allen diesen Fällen kommt es mir sehr wahrscheinlich vor, dass wir nur mit accessoren Seitenproducten der Vegetationspunkte zu schaffen haben, wodurch sich diese Knospen nicht auf eine Linie mit den vorhergehenden stellen lassen. Diese letztere Auffassung ist sicher die richtige betreffs der scheinbar endogenen, in der Wirklichkeit in einer überwallten Rindenkammer sitzenden Beiknospen von *Gleditschia sinensis* und *Symphoricarpus racemosa*, für welche A. HANSEN zeigte, §§ so wie von *Lonicera coerulea* und drei anderen Arten dieser Gattung, für welche ich selbst fand, dass diese Knospen in gänzlich

* Ich fand keinen Grund zu glauben, dass hier embryonale Zellgruppen oder etwa ruhende Knospen, welche schon seit dem Meristemzustand des Blattes existirten, zur Entwicklung gelangten, die Knospen, deren ich bei meinen Pflanzen zwei auf jedem Blatte fand, entstanden, wie bei *Begonia* augenscheinlich aus der erwachsenen Epidermis, und waren desshalb im wahren Sinne des Wortes adventiv.

† Wie sich die von BRAUN (Polyembryonie) erwähnten viviparen Agaven (*A. vivipara*, *A. sobolifera*, *A. Jaquiniana*, *Fourcroya longaeva*) in dieser Beziehung verhalten ist mir unbekannt.

§ BRAUN und MAGNUS, Adventivknospen von *Calliopsis tinctoria*, *Verh. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg*, 1870, pag. 151.

** *Monatsberichte der K. Akad. d. Wissensch. z. Berlin*. Febr. 1869.

†† Coniferen und Gnetaceen, pag. 332, Jena 1872.

§§ Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen, *Abh. d. Senck. naturf. Gesellschaft*, Sep. pag. 27, Frankfurt 1881.

normaler Weise in den Meristemen der Terminalknospen angelegt werden, ähnlich den, bei so vielen Pflanzen vorkommenden überzähligen Achselknospen. Dass letzteres ebenfalls gilt für die accessoren exogenen Sprossungen gewisser Inflorescenzen, wie diejenigen von *Atriplex* und vieler Asclepiadeen, braucht kaum erwähnt.

In Bezug auf die Adventivknospen von *Lycopodium aloifolium*, welche hier noch in Betracht kommen, sagt STRASSBURGER: * „Sie zeigen sich ganz tief an der Basis des Stengels, dicht über dem Boden; sie treten hier meist in den Achseln älterer Blätter auf, und sind dadurch merkwürdig, dass sie ganz periphere erzeugt werden“. Nach dem, was ich selbst bei *Lycopodium inundatum* gesehen habe scheint es mir möglich, dass diese Knospen nichts weiteres als ruhende Dichotomiezweige sind.

Ueerblicken wir diese gesammten Angaben so finden wir, dass die Erzeugung wahrer exogener Adventivknospen aus erwachsenen Stengelorganen sich beschränkt auf die bei *Begonia*, *Dionaea* und *Psilotum* erwähnten Fälle, wobei von einer Nützlichkeit für die Spezies nur bei *Psilotum* die Rede sein kann.

In Bezug auf die endogenen (oft *beinahe* exogen) aus Callus hervorgehenden Knospen, würde es mir möglich sein eine längere Reihe von Beispielen, wie für die exogenen beizubringen. Ich will mich aber in dieser Beziehung beschränken auf die Besprechung einer besonderen Gruppe derselben, welche bisher wenig beobachtet worden ist, und welche gewisse Analogien aufweist mit den Wurzelknospen, ich meine die secundären Producte verwundeter „Knospenkerne“. †

Nachdem mir bei einigen holzigen Pflanzen aufgefallen war, dass beim Wegschneiden der Knospen glatt am Stamme, aus der Wundfläche wieder eine oder mehrere neue Knospen entstehen, stellte ich genauere Versuche an mit Weidenzweigen, Kartoffeln und Zweigen von *Cytisus Adami*.

Bei *Salix amygdalina* fand ich einen Process von wahrer Regeneration; die neuen Knospen entstehen nämlich, bei einjährigen Zweigen, genau an den Stellen der entfernten Knospen, und besitzen den nämlichen Bau wie diese, so sind selbst die beiden ersten Knospenschuppen mit einander zu der bekannten, die ganze Knospe einhüllende Kappe verwachsen und beinahe genau nach rechts und links orientirt. Bei älteren Stämmen von *Cytisus Adami* fand ich nach der Entfernung der Seitenknospen gewöhnlich mehrere, in einem Kreise ringsum den

* Bemerkungen über Lycopodiaceen. *Bot. Zeit.*, 1873, pag. 104.

† Zuerst, wie ich glaube, durch VÖCHTING beobachtet, *Organbildung*, Th. I, pag. 47, 1878, wo es in Bezug auf die Weidenknospen heisst: „Hin und wieder kommt es vor, dass ausser den genannten noch weitere, vielleicht adventive, vorhanden sind“, etc.

Holzylinder der Letzteren angeordnete Adventivknospen, deren Entstehung nicht einfach als Callusreproduction aufzufassen war, denn Verwundung an anderen Stellen gab bei meinen Versuchen überhaupt keine Veranlassung zur Knospenbildung, die frühere Nachbarschaft der Knospe war dafür offenbar eine nothwendige Bedingung. *

Um die Reproductionsfähigkeit von Kartoffeln festzustellen, entfernte ich die Knospen bis auf verschiedener Tiefe, so wie die Rinde zwischen den Knospen, und stellte die Kartoffeln dann in feuchten Sand. Zwischen den Knospen sah ich nichts Neues entstehen, dagegen bildeten sich aus den Wundflächen unterhalb derselben eine kleine Knospengruppe oder eine einzelne Knospe, ähnlich wie an den Weidenzweigen. † War die Dicke der unterhalb der Knospen entfernten Rindenschicht gross, so dass das Cambium berührt wurde, dann war das Regenerationsvermögen auch an diesen Stellen erloschen. Hier liegt also eine gänzlich analoge Eigenschaft vor, wie bei den Seitenwurzelkernen von *Cochlearia Armoracia*.

In Bezug auf die eigentlichen Callusknospen an Stengeln will ich hier noch bemerken, dass diese, eben durch ihren Ursprung aus Callus, sehr oft (jedoch nicht immer) auf ganz bestimmten für Reproductionsprocesse überhaupt eingerichtete Gewebe zurückzuführen sind. Man sieht nämlich den Knospenerzeugenden Callus gewöhnlich, aus cambialen oder pericambialen Schichten entstehen, dass heisst aus Zellen, welche im natürlichen Laufe des Wachstums einerseits secundäres Holz und secundäre Rinde, anderseits Seitenwurzeln, Faserbündel oder Phellogene Zellen hätten erzeugen können. A. BRAUN scheint der Erste gewesen zu sein, welcher die Allgemeinheit dieses Zusammenhanges bemerkt hat; seine eigene Worte lauten folgendermaassen: § „In der Mehrzahl der Fälle vegetativer Fortpflanzung ist es unzweifelhaft, dass die Zelle von welcher die Entwicklung des neuen Individuums ausgeht, trotz ihrer Theilhaftigkeit an dem Leben und ihrer kürzer oder länger andauernden Verbindung mit den Geweben

* Bei Rhododendronzweigen, deren Seitenknospen erfroren waren, hat man dieses Verhalten ebenfalls bemerkt.

† Auf dieser Weise müssen die Versuche mit Kartoffeln von CARRIÈRE interpretirt werden, nach welchen Kartoffelstücke an allen Punkten ihrer Oberfläche Knospen erzeugen können. Diese Angabe ist nicht richtig, die Stücke thun es nur in den oben als „Knospenkernen“ bezeichneten Stellen. DUCHARTRE hat also kein Recht auf Grund dieser Versuche zu behaupten (*Bulletin de la Soc. Bot. de France*, T. 18, 1881, pag. 146): „Il reste donc établi par ces expériences que les cellules du parenchyme féculifère de la pomme de terre, sur tous les points de la masse d'un tubercule peuvent s'animer et devenir ainsi les foyers de multiplication cellulaire, dont résulte bientôt l'organisation de bourgeons“.

Ueber Polyembryonie und Keimung von *Caeleobogyne ilicifolia*, *Abh. d. Königl. Akad. d. Wiss. Berlin*. Jahrg. 1859, pag. 231.

der Mutter, doch die Bestimmung zu dieser Entwicklung *ursprünglich* in sich trägt. Als zweifelhaft können in dieser Beziehung die Anfänge aller Adventivknospen erscheinen, doch machen es die Wucherungen des Gewebes, welche dem Stock- und Wurzelausschlag gewöhnlich vorangehen, nicht unwahrscheinlich, dass die Urzellen dieser Adventivsprosse, nicht gewöhnliche sondern schon besonders zur Sprossbildung * bestimmte Cambiumzellen sind. Die aus Blättern entspringenden Sprosse entstehen an bestimmten Stellen, was gleichfalls darauf hindeutet, dass sie aus einer ursprünglichen, nicht zufälligen Anlage hervorgehen."

Während wir also einerseits die Ueberzeugung erhalten, dass die Möglichkeit zur Knospenbildung überall im lebenden Stengelgewebe existiren kann, drängt sich andererseits der ausserordentlich grosse Unterschied zwischen den verschiedenen Geweben des nämlichen Organes in dieser Beziehung an uns auf, und es scheint mir, dass zwischen den verschiedenen Zellen der nämlichen Pflanze kaum ein anderer, so wichtiger Unterschied, wie dieser anzugeben ist. Die physiologische Pflanzenanatomie wird darauf in der Zukunft unzweifelhaft viel mehr Nachdruck legen, als wie gegenwärtig geschieht.

Die gallenerzeugenden Cynipiden des Eichenbaumes sind in ihrem Körperbau und in ihren Instinkten, wie ich an anderer Stelle gezeigt habe, diesem Unterschied in schönster Weise angepasst. Diejenigen Arten, welche erwachsene Organe für die Erzeugung ihrer Gallen bedürfen, legen ihre Eier in Pericambium, Phloem oder Cambium ab, wobei sie nur eine kurze rechte Legeröhre bedürfen um die betreffenden Organe anzubohren. Wird dagegen ein meristematisches Organ zur Gallbildung benutzt, so braucht das Ei nur an die Oberfläche desselben abgelegt zu werden, wozu für die Frühjahrscynipiden eine höchst einfache Legeröhre gereicht, für die Winterformen dagegen, welche die tief in den Knospen verborgenen Meristeme benutzen, oft ein sehr complizirtes Organ für das Eierlegen nothwendig wird.

§ 4. *Uebersicht einiger durch das Vorhergehende gewonnener Ansichten.*

Durch die vorliegende Untersuchung, so wie durch viele andere schon längst bekannte und besonders durch VÖCHTING † beschriebene Thatfachen, können, wie ich glaube, die folgenden Ansichten als wohl begründet betrachtet werden.

* Nach meiner Ansicht nur für Reproductionsvorgänge irgend einer Art, sei es für Holz-, Rinden-, Nebenwurzel- oder selbst für Korkbildung.

† Den Inhalt seines Hauptwerkes, Organbildung im Pflanzenreich, Erster Theil, p. 240, Bonn, 1878, setze ich als bekannt voraus.

1. Für so weit sich in einer lebenden Zelle ein normaler Zellkern vorfindet hat diese Zelle die Fähigkeit jedes Organ der Pflanze, wozu sie gehört, zu erzeugen; diese Fähigkeit kann aber in latentem Zustande gegenwärtig sein,* um activ zu werden, wenn das Cytoplasma dazu Veranlassung gibt.

2. Die Reproductionsfähigkeit geht gewöhnlich in den erwachsenen Geweben, infolge von Veränderungen im Zellkerne verloren, ein besonderes Reproductionsgewebe, das Pericambium, bleibt aber in den erwachsenen Organen, Wurzeln, Stengeln, Blättern für die Erfüllung der verschiedensten Processe der Neubildung übrig. Dickenwachsthum, Nebenwurzel-, Periderm- und Korkbildung sind dafür die Hauptaufgaben, unter Umständen können daraus Knospen und Callusbildungen entstehen, und viele Gallwespen verwenden es zur Erzeugung ihrer Gallen.

3. Die verschiedenen Reproductionsgewebe einer nämlichen Pflanze besitzen in Bezug auf die dadurch erzeugten verschiedenartigen Neubildungen eine gewisse spezifische Constanz; können aber durch relativ äussere (allein gewöhnlich aus dem Innern der gesammten Pflanze kommende Einflüsse) einen Functionswechsel erleiden (Knospenbildung aus Wurzelpericambium und Wurzelmeristemen).

4. Jedes Meristem hat ein starkes Bestreben bei der Reproduction Aehnliches zu erzeugen: Ein Knospenmeristem oder ein, (als besonderes anatomisches Organ aufzufassender) Knospenkern z. B., neue Knospen, — ein Wurzelmeristem (man denke z. B. an die Dichotomen) oder ein in der Rinde der Mutterwurzel verborgener Wurzelkern, neue Wurzeln, † — ein Blattmeristem, neue Blätter (proliferirende Kohlblätter, verdoppelte Petalen, Nectarienschuppen und Kronenschuppen, Blattknospen der Farne und von *Cardamine*).

5. Ist ein Meristem zum erwachsenen Organe geworden, so vermindert darin, das ist also in diesem Organe, die Neigung zur Erzeugung des Aehnlichen, während das Bestreben zur Bildung des Unähnlichen zunimmt. So entstehen aus den Reproductionsgeweben erwachsener Wurzeln schwierig neue Wurzeln, leicht dagegen Knospen, und umgekehrt, aus den Reproductionsgeweben von Stengeln, ziemlich leicht Wurzeln, schwierig neue Knospen. § Blätter, welche

* Vergleichbar also z. B. mit dem latenten Zustande der weiblichen Charactere in jeder Zelle einer männlichen zweihäusigen Pflanze.

† Die Seitenwurzeln erzeugenden Gewebestreifen im Pericambium der Phanerogamenwurzeln können als so viele Massen von jugendlicher „Wurzelsubstanz“ aufgefasst werden, welche fertig da liegen um sich unter günstigen Nahrungsbedingungen zu Seitenwurzeln, — in einzelnen Fällen zu Seitenknospen, — zu entfalten. Die Dichotomen, welche kein speziell für Seitenwurzelbildung geeignetes Pericambium in der Wurzel besitzen, stehen in dieser Hinsicht auf einer niedrigeren Stufe der Anpassung an das feste Medium, wie die Farne.

§ Dass die ausgiebige Knospenbildung an abgehauenen Baumstämmen, nur nahe am Boden, im

nur als Theile des einheitlichen Sprosses oder der Knospe aufgefasst werden können, bilden im erwachsenen Zustande ziemlich leicht Wurzeln, dagegen nur sehr selten Knospen (*Begonia*, *Drosera*; gewisse Zwiebelschalen bei *Liliaceen* und *Oxalideen* an noch nicht vollständig ausgewachsenen Stellen).

6. Bildet sich aus einem Knospenmeristem eine neue Seitenknospe, so scheint auf Grund der vorgehend genannten Regel, das zu dieser Knospe nächst benachbarte Pericambium besonders für Nebenwurzelbildung geeignet zu sein, denn erstens wird die Neigung dazu in diese Region des Pericambiums durch die fortwachsende Hauptachse selbst, zweitens durch die Seitenknospe induziert. Dadurch scheint sich bis zu einem gewissen Grade zu erklären, wesshalb die so nützliche Stellung der Nebenwurzeln an den Stengelorganen in der unmittelbaren Nachbarschaft der Seitenknospen so allgemein ist.

Bildet sich aus einer fortwachsenden Wurzelspitze eine Seitenwurzel, so muss, dem nämlichen Gedankengange zufolge, das Pericambium in der Umgebung der letzteren besonders geeignet sein zur Knospenerzeugung, denn erstens wird die Fähigkeit dazu durch die fortwachsende Wurzel an sich, zweitens durch die Seitenwurzel gefördert. Es ist klar, dass die Stellung so zahlreicher Wurzelknospen an der Seitenwurzelbasis hiermit in Uebereinstimmung ist.

Nach letzterer Regel, in Verbindung mit der fünften müssen die Oberachseln der Seitenknospen besonders geeignet sein für die Nebenwurzelbildung und wir finden dafür thatsächlich viele Belege, wie z. B. bei den Cruciferen, Campanulaceen, Ericaceen, Lobeliaceen, vielen Rosaceen, vielen Alsineen etc., und umgekehrt sind, dem selbigen Gedankengange zufolge, Wurzelknospen besonders in den Oberachseln der Seitenwurzeln zu erwarten, was ebenfalls in manchen Fällen wirklich zutrifft (*Cirsium*, *Pyrola*, *Rumex*, etc.).

§ 5. *Auffassung der Knospe und des beblätterten Sprosses als einheitliche Bildungen.*

SACHS hat sich vor kurzer Zeit in seinen „Vorlesungen über physiologische Botanik“ bemüht Stengel und Blatt nirgends als besondere Organe einander gegenüberzustellen, sondern den Spross als einheitliches Gebilde zu behandeln. Durch diese Auffassung gewinnt die morphologische Betrachtung der genannten Organe sehr an Natürlichkeit, und an ihre Richtigkeit kann nicht gezweifelt werden. Ganz besonders spricht dafür die Uebereinstimmung im anatomischen

„wurzelartigen“ Theile besteht, nach oben geringer wird oder verschwindet, wurde schon früher bemerkt.

Baue zwischen Blatt und Stengel, welcher durch den Nachweis des Centralcylinders, des Pericambiums und der Endodermis in so vielen Blattstielen, in der letzten Zeit ihre Begründung erfahren hat. Allein, schon eine vorurtheilsfreie äussere Betrachtung führt zum Schlusse, dass die Trennung zwischen Stamm und Blatt eine künstliche ist, und, dass hier durchaus nicht ein ähnlicher Gegensatz besteht, wie zwischen Spross und Wurzel. Wo liegt an einem beblätterten Farnstamme, in einer Blattrosette, in einer Phanerogamenblüthe die Grenze zwischen Blatt und Stamm? Wie gross ist die Verschiedenheit in dem anatomischen Zusammenhange zwischen einem Achsenorgane und die dazu gehörigen Blätter, verglichen mit der Verbindung dieser Achse mit einer daraus entstandenen Knospe oder Wurzel! Blatt und Achse sind Eins, Knospe und Wurzel in Bezug auf die Achse, accessore Neubildungen.

Versucht man es zu einer klareren Auffassung über die Natur des Sprosses zu gelangen, so sind es besonders zwei Vorstellungen, welche sich dabei aufdrängen. Erstens kann man nämlich annehmen, dass der Stengel nur ein, aus der Verwachsung von den Blattbasen entstandenes Gebilde sei, und zweitens, dass Stengel und Blatt zusammen als homolog mit einem Thallus betrachtet werden müssen.

Die erstere Ansicht, welche sich als eine Ausdehnung der Metamorphosenlehre GOETHE'S * darstellt, hat schon vor langer Zeit ihre Vertheidiger gefunden in DUPETIT THOUARS und GAUDICHAUD † und neuerdings in DELPINO'S Buch über die Blattstellung. § Nach DELPINO baut sich jeder Vegetationspunkt nur aus Blättern auf, welche bei ihrer aneinander Reihung sich *ursprünglich* so verhalten als ob es Kugeln seien, welche, nach dem möglichst einfachen mechanischen Gesetze, sich zu einem Körper von stabilem Gleichgewicht vereinigen. Dieser Körper ist die zierliche, aus drei spiralig gewundenen Reihen von Kugeln aufgebaute Säule, welche DELPINO „Blattstandsäule“ nennt. **

Die Divergenz der Kugeln beträgt darin ungefähr $\frac{4}{11}$, denn der Winkel zwischen denselben ist annähernd $131^{\circ} 48' 37''$. †† Durch Formveränderung der die Säule aufbauenden Elemente, und durch Verlängerung und Verkürzung der Achse der Säule, unter Beibehaltung der ursprünglichen Grösse der Elemente

* J. W. VON GOETHE, Versuch über die Metamorphose der Pflanzen, Stuttgart, 1831.

† A. DU PETIT THOUARS, Essai sur la végétation considérée dans le développement des bourgeons, Paris, 1809 (ein unbedeutendes Buch). GAUDICHAUD'S Ansichten kenne ich nur aus dem Résumé in A. RICHARD'S Grundriss der Botanik, 3e Aufl. pag. 197, Nürnberg, 1840.

§ Teoria generale della Fillotassi, pag. 158, Genua, 1883.

** In AIRY'S Behandlung der Blattstellung (siehe weiter unten) wird diese Säule schon genannt.

†† Der Cosinus des Divergenzwinkels der Kugelsäule ist genau $= - \frac{2}{3}$.

können daraus, nach einfachen mechanischen Regeln, die Divergenzen der Hauptreihe der Blattstellungen abgeleitet werden. Die Glieder der Nebenreihen entstehen, nach DELPINO, durch Spaltung gewisser Elemente in regelmässiger Ordnung unter Mitthülfe der genannten Form- und Achsenveränderungen.

Sehen wir nun zuerst von DELPINO's besonderer Hypothese der Blattstandsäule ab, so scheinen mir für die Ansicht, dass der Stamm sich nur aus Blättern aufbaut, ausser dem von DELPINO erwähnten Beispiele des Moosstammes, besonders die Keimpflanzen der Farne zu sprechen, deren Achse sich ohne jeden Zwang vergleichen lässt mit einem Sympodium, wobei die Spitzen der zwei- oder dreizeilig angeordneten Glieder sich als Blätter abzweigen und deren Basen den Stengel aufbauen (vergl. pag. 133), eine anatomische Grenze zwischen Blatt und Stamm fehlt dabei vollständig. Ein zwingender Grund zur Annahme der „Blättertheorie“ des Stengels geht aus diesen Verhältnissen jedoch sicher nicht hervor, und es scheint mir dem gegenüber wenigstens ebenso annehmlich die beblätterte Achse der Farnkeimpflanzen, so wie diejenige der Moose, mit einem Thallus zu vergleichen.

Was ferner die Anordnung der Elementarblätter nach der Divergenz $\frac{4}{11}$ anbelangt, so ist es sicher bemerkenswerth, dass diese Divergenz bei vielen Blattmoosen vorkommt,* in deren kleinen Knospen die Raumparniss, welche durch die Anordnung nach den gewöhnlichen höheren Divergenzen der Hauptreihe gewonnen werden könnte, nur gering sein würde. BRAUN führt ferner als Beispiele für $\frac{4}{11}$ die Bracteen von *Musa*, die jüngeren Stöcke von *Agave americana* in seltenen Fällen, sowie gewisse Schösslinge von *Rosa gallica* und *Myrtus communis* an. DELPINO selbst fand diese Stellung bisweilen an gewöhnlich fünfzehrig beblätterten Zweigen; endlich erwähnt BRUCH $\frac{4}{11}$ -Stellung an den Rhizomen von *Dentaria glandulosa* und an den Knollen von *Tropaeolum tuberosum*. Uebrigens ist mir kein einziges anderes Beispiel bekannt, und gern wird man DELPINO beistimmen, wenn er annimmt (nicht zu Gunsten seiner eigenen Hypothese), dass diese Stellung so zu sagen nur eine zufällige Abweichung der $\frac{2}{5}$ -Stellung (wahrscheinlicher der $\frac{3}{8}$ -Stellung das heisst von 135° ist). Diesem Thatbestand gegenüber scheint mir die Blattstandsäule mit den pflanzlichen Verhältnissen allzuwenig übereinzustimmen, †

* BRAUN (Tannenzapfen, pag. 301, *Berl. Akad. d. Wiss.* 16 Juli 1830) nennt in dieser Beziehung *Dicranum scoparium*, *D. Schraderi*, *D. multisetum*, *Meesia hexasticha*, *M. longiseta*, *Cutharinea undulata*, *Grimmia ovata*, *G. affinis*, *G. atrata*, *G. cernua* β . *spiralis*, *Cinclidotus fontinaloides* und *Hypnum trifarium*.

† Warum DELPINO es so natürlich findet (l. c. pag. 159 etc.), dass diese Stellung, — welche doch nach ihm die am meisten vollkommene in mechanischer Hinsicht ist, — so äusserst selten vorkommt, ist mir nicht deutlich geworden.

und ich bin überdies durch DELPINO's Buch nicht überzeugt, dass die Veränderungen, welche man darin zustande kommen lassen muss um zu den gewöhnlichen Winkeln $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, zu kommen, auch den Weg bezeichnen, welchen die Natur einschlägt, wenn sie die Blätter nach diesen Divergenzen anordnet, und hierauf kommt es doch eigentlich nur an.

DELPINO legt in dieser Beziehung besonderes Gewicht auf die geringe Veränderung, welche die Anordnung der Säule zu erleiden hat um in die fünfreihe, d. h. die verbreiteste aller Stellungen überzugehen. Angenommen, dass die Kugeln in der Säule durch gegenseitigen Druck die Gestalt eines regelmässigen sechseckigen Prisma's erlangen, so wird die Divergenz, so bald die Prismen infolge der kleinen, mit der Formveränderung verbundenen Verschiebung, ineinandergreifen, nahezu $\frac{20}{51}$. * Erhält der Querschnitt der durch Druck veränderten Kugeln mit einem der Achse parallelen Cylindermantel die Gestalt des DELPINO'schen Sechsecks, † so entsteht genau die $\frac{2}{5}$ -Stellung. Wären nun, wie SCHWENDENER mit soviel Scharfsinn und Kenntniss zu beweisen gesucht hat, § solche Druckverhältnisse wirklich in den Vegetationspunkten thätig, und entstand erst unter deren Mitwirkung die $\frac{2}{5}$ -Stellung, so müsste man DELPINO's Auffassung beistimmen. Allein in den Vegetationspunkten ist von Verschiebungen durch Druck durchaus nichts zu sehen, sondern es ist eben bei der Anlage der Organe, wie besonders durch C. DE CANDOLLE hervorgehoben worden ist, ** dass man die gewöhnlichen Stellungen erst recht schön, so zu sagen mit geometrischer Genauigkeit vorfindet, während von einer realen Existenz der Blattstandsäule, welche sich doch auf irgend einer Weise in den Vegetationspunkten äusseren müsste, †† überhaupt nichts bemerkbar ist. Ich habe auch nicht in Knospen mit $\frac{2}{5}$ -Stellung das DELPINO'sche Sechseck als Querschnittsform der Organe auffinden können, dieses kommt vielmehr, wie DELPINO selbst anführt, bei den höheren Stellungen dicht gedrängter Organe vor. Kurz, die genannten geometrischen Beziehungen scheinen nur als Coincidenzen ohne physiologische Bedeutung aufgefasst werden zu können.

* Fillotassi, pag. 137.

† Dieses Sechseck hat je zwei einander gegenübergestellte horizontale Seiten, lang 2, zwei kurze verticale, lang 1, und zwei mittlere Seiten, lang $\frac{1}{2}$, welche die horizontalen und verticalen unter 45° schneiden, und kommt thatsächlich als Querschnittsform der gedrängten Schuppen in den Zapfen von *Pinus Pinea* vor.

§ Mechanische Theorie der Blattstellungen, pag. 11, Leipzig 1878. Zur Theorie der Blattstellungen. *Berl. Sitzungsber.*, 12 Juli 1885.

** Considérations sur l'étude de la phyllotaxie, pag. 27, Genève 1881.

†† DELPINO scheint die Meinung, dass die Blattstandsäule wahrnehmbar sein muss, nicht zu theilen, aus seinen Aeusserungen ist mir aber nicht deutlich geworden, wie er sich denn die Sache eigentlich vorstellt.

Auch in genealogischer Hinsicht fehlt der Hypothese jede Stütze. Die Lebermoose, bei welchen man die primordiale Blattstellung noch am ehesten würde erwarten können, reihen ihre Blätter gewöhnlich zweizeilig an, und unter den Farnen ist auch diese letztere Stellung wahrscheinlich die älteste. Da man sich nun schliesslich die Blattstellungen in mechanischer Hinsicht ebensowohl durch ein Schema mit, wie durch ein solches ohne Achse erklären kann, bleiben, nach meiner Ansicht, keine genügende Gründe übrig, weder zur Annahme der Blätterhypothese des Stengels, noch der Blattstellungssäule als Bild der ursprünglichen Anordnung der in Entstehung begriffenen Blätter.

Sehen wir uns nun die zweite Möglichkeit, welche ich als Thallustheorie des Blattsprosses bezeichnen will, etwas näher an.

Sie gründet sich zunächst auf der allgemein anerkannten Herkunft der höheren Pflanzen aus lebermoosähnlichen Vorfahren, welche einen bilateralen Thallus besaßen, * und ferner auf der offenbaren Verwandtschaft zwischen dem zweizeiligen Blattspross und diesem Thallus, welche auch daraus erhellt, dass manche beblätterte Ordnungen wieder, so zu sagen unter unseren Augen, thallöse Arten erzeugen können, man denke z. B. an die Familien der Lemnaceen und Podostemaceen. Diese Beispiele zeigen deutlich, dass der Thallus dem Bauplane der höheren Pflanzen nicht sehr fern liegen kann. † Die Allgemeinheit der zweizeiligen Blattstellung bei manchen niederen Gruppen von Gefässkryptogamen und Phanerogamen scheint mir auf die Entstehung aller höheren Pflanzen aus bilateralen Thalluspflanzen hinzuweisen. GÖBEL (in SCHENCK's *Encyclopédie der Botanik*) scheint dagegen anzunehmen, dass die Spiralstellung der Blätter bei den höheren Pflanzen auf einen helicoidalen Thallus, wie wir ihn heute noch bei *Riella* vorfinden, zurückzuführen ist. §

War einmal ein zweizeilig beblätterter Spross gegeben, so lehrt uns die sehr bemerkenswerthe Beweisführung AIRY's, ** dass die übrigen Spiralstellungen der

* Die Lebermoose an sich können hier nicht in Betracht kommen, denn selbst die Riccien sind beblättert, und betreffs der bekanntlich ebenfalls beblätterten Marchantiaceen kann man kaum bezweifeln, dass sie von gewöhnlichen „foliosen“ Vorfahren abstammen.

† Gibt es bei den höheren Pflanzen heute noch *Organe*, welche als Thallus betrachtet werden müssen? NÄGELI und SCHWENDENER (*Mikroskop*, 2e Aufl.) nehmen einen Thallus (Hypocotyl und Samenanlagen) als Grundlage des Embryo an. Der nicht differenzirte Theil des Vegetationspunktes oberhalb der jüngsten Blätter ist möglicherweise einem Thallus gleichzusetzen. Auch der Callus dürfte in diesem Sinne aufgefasst werden.

§ Vergebens suchte ich nach einer Begründung dieser Anschauungen in dem langen Aufsatz von CHAUNCEY WRIGHT: On the uses and origin of arrangement of leaves in Plants, *Memoirs of the Americ. Acad. of sc.*, Vol. 9, Pl. 2, pag. 379, 1876.

** HUBERT AIRY, On Leaf-Arrangement. Communicated by CHARLES DARWIN. *Proceedings of the Royal Soc.*, T. XXII, pag. 298, 1874.

Blätter * begreiflich werden † durch die Annahme der Hypothese, dass der Nutzen der Blattstellungen in den dicht zusammengepackten Organen (Involucern, Zwiebeln, Rosetten, Aehren) besonders aber in der Knospenlage gesucht werden muss, und nicht am ausgewachsenen verlängerten Sprosse. Die Annahme dieser Hypothese scheint unabweisbar, denn für jede Knospe muss es nützlich, ja nothwendig sein bei der geringsten Länge die Maximalzahl von Blattanlagen einzuschliessen, weil sie sich dadurch weitaus am besten gegen Witterungsungunst und allerlei andere schädliche Einflüsse, während ihrer zarten Jugend, zu schützen vermag. Die Raumersparniss ist für die Knospe ein Bedürfniss, wovon ihre Existenzfähigkeit abhängig ist. Wird diese Aussage als richtig anerkannt, so ist die allgemeine Neigung der höheren Pflanzen, ihre Blätter nach den Stellungen der Hauptreihe anzuordnen zwar nicht erklärt, allein, weil dadurch bekanntlich die stärkste Condensation der Blattanlagen erreicht werden kann unter die Herrschaft des Nützlichkeitsprinzips gebracht. Nach dieser Hypothese besteht ferner der Nutzen des Blattstiels darin „die Blattspreite zu befähigen von einer ungünstigen Geburtsstätte das Beste zu machen.“ Für die Ausarbeitung dieses Prinzips muss ich auf AIRY's Abhandlung selbst verweisen. § Aus diesen kurzgefassten Angaben erhellt zur Genüge, dass die höheren Blattstellungen, bei der Annahme einer ursprünglichen zweizeiligen, der Thallustheorie des Sprosses keine unüberwindliche Schwierigkeiten entgegenbringen.

§ 6. *Auffassung der Wurzel als metamorphosirter Blattspross.*

Für jedermann, welcher dem anatomischen Baue der höheren Pflanzen, besonders der Gefässkryptogamen, Nachdenken gewidmet hat, kann es nicht zweifelhaft sein, dass die Wurzeln als metamorphosirte Sprossgebilde aufgefasst werden müssen. ** Es ist besonders die durch VAN TIEGHEM und seine Schüler festgestellte Uebereinstimmung im Baue des Centralcylinders, des Pericambiums (Pe-

* Das Auftreten der Achselknospen ist, wie früher gezeigt, eine Frage für sich, welche hier unerörtert bleiben kann.

† Eine Schwierigkeit bleibt für mich bestehen in der Annahme der „sprungweisen“ Vermehrung der Reihenzahl (man vergl. das Original). Das Verhältniss zwischen Umfang des Vegetationspunktes und Grösse der Basis der Anlage der Seitenorgane ist von SCHWENDENER, wohl mit Recht, als von besonderer Wichtigkeit für die Erklärung der Blattstellungen bezeichnet worden.

§ Die Diagramme, welche bei der Ueberreichung von AIRY's Abhandlung der Royal Society vorgelegt wurden, aber nicht veröffentlicht worden sind, waren nahezu identisch mit den von SCHWENDENER in den *Baseler Berichten* von 1875 so wie in seiner „Theorie der Blattstellungen“ in Druck gegebenen

** Auch AIRY und C. DARWIN sind dieser Meinung.

rizikels) und der Endodermis dieser beiden Organe, welche diese Metamorphose zur Sicherheit gebracht hat. Wurzel und Blattspross verhalten sich demzufolge zu einander, wie die verschiedenen Zooiden eines Thierstockes, z. B. einer Siphonophore. Betrachtet man mit E. DARWIN und A. BRAUN den Spross als das pflanzliche Individuum, so müssen die Wurzeln als metamorphosirte Individuen aufgefasst werden.

Eine Schwierigkeit, welche sich hier bei oberflächlicher Betrachtung vorthut, ist die allgemeine endogene Entstehung der Wurzeln im Gegensatz zu der exogenen der Sprosse. Denkt man aber an die Wurzeln der Lycopodiaceen, wo man so zu sagen sieht, wie der Uebergang zwischen den beiden Bildungsweisen zustande kommt, und ferner an die exogenen Wurzeln der Cruciferen und von *Neottia*, so verschwindet diese Schwierigkeit gänzlich.

Erkennt man nun diesen Zusammenhang an, so sind theoretisch noch zwei verschiedene Möglichkeiten in Bezug auf die Natur der Wurzel zu unterscheiden. Für diejenigen, welche sich die Wurzeln phylogenetisch eben so alt denken, wie die Sprosse selbst, können die ersteren, eben wie die letzteren nur veränderte Thalluszweige sein; im umgekehrten Falle bleibt nur die Annahme übrig die Wurzeln seien aus den Blattsprossen selbst hervorgegangen. Endlich muss es als möglich betrachtet werden, dass die Wurzeln sowohl durch die Umwandlung eines Thallus, wie durch diejenige eines Blattsprosses entstanden sein können. Organe sui generis, dass heisst Bildungen, welche sich gänzlich selbständig, aus unscheinbaren Anlagen, im Laufe der Zeit allmählich entwickelt haben, sind die Wurzeln natürlich nicht.

Das Vorkommen wurzelähnlicher Gebilde bei gewissen Moosen, wie *Haplomitrium Hookeri* und *Sendtnera Sauteriana*, spricht jedenfalls für die Möglichkeit einer Entstehung von Wurzeln aus Thalluszweigen, da der Thallus in dieser Klasse sicher einmal vorgeherrscht hat. Inzwischen wird diese Ansicht durch die genannten Arten nicht direct gestützt, weil hier die Ausbildung des Blattsprosses schon vollständig vorliegt und die Rhizoide in diesem Falle noch so deutlich ihre Sprossnatur zur Schau tragen, dass sie auf den Namen wahrer Wurzeln kaum Anspruch machen können und sich auch sicher nicht als Umwandlungsgebilde von Verzweigungen eines früheren thallösen Stadiums ergeben. Es scheint selbst, dass der Gegensatz zwischen wahren Wurzeln* und Sprossen bei den niedersten Gefässkryptogamen, welche den Farnen vorausge-

* SACHS hat neuerdings unter den Begriff Wurzel viele Organe zusammengefasst, welche keine Wurzeln sind, und dadurch einem allbekannten botanischen Begriffe eine ganz neue Bedeutung gegeben. Ich werde die ältere Auffassung des Wortes beibehalten.

gangen sein müssen, noch nicht einmal zur Ausbildung gelangt war, denn die Verhältnisse der Hymenophyllaceen und der Dichotomen zeigen, dass eben in diesen, schon so hoch differenzierten Abtheilungen, die Entstehung von Wurzeln in phylogenetischem Sinne zustande gekommen ist. Nach den Angaben von G. METTENIUS * gibt es nämlich eine beträchtliche Anzahl von Hymenophyllaceen, welche in ihren unterirdischen wurzelähnlichen Sprossen unzweifelhaft Uebergangsgebilde zwischen Stengeln und Wurzeln besitzen. Bei einigen dieser Arten sind an den wurzelartigen Rhizomen deutliche Blattrudimente auffindbar, während dieses bei den anderen nicht mehr der Fall zu sein scheint; ob diese Rhizome immer exogen sind, wie die Knospen, und an deren Stellen entstehen, ist merkwürdigerweise bisher gänzlich unerforscht geblieben, eben, wie auch die übrigen Fragen, welche sich auf diese interessante Bildungen beziehen noch der Beantwortung verharren. † Soviel kann jedoch schon als sicher betrachtet werden, dass die wahren Wurzeln, welche in dieser Familie angetroffen werden, jedenfalls zum Theile, durch die Metamorphose beblätterter Stengel entstanden sein müssen. Da gewisse Hymenophyllaceen selbst gegenwärtig noch vollständig thallös vorkommen, § kann zwar auch hier an die Möglichkeit der Entstehung von Wurzeln aus Thalluszweigen gedacht werden, allein die vorliegenden Beobachtungen können für diese Ansicht nicht als beweisend betrachtet werden.

Was ferner die Dichotomen anbelangt, so sind bekanntlich die Rhizoide von *Psilotum triquetrum* durch NÄGELI untersucht, ** und er fand verschiedene Uebergangsstadien zwischen, mit deutlichen Blättchen besetzten Rhizomen und glatten blattlosen Sprossen, an welchen letzteren er nur in der Zellanordnung an bestimmten Stellen Blattrudimente aufzufinden vermochte. Ein noch schöneres Beispiel für die nahe Verwandtschaft zwischen Spross und Wurzel liefern die Wurzelträger †† von *Selaginella*, von welchen wir gesehen haben mit welcher

* Ueber die Hymenophyllaceae, *Abh. d. K. Säch. Ges. d. Wiss.* Bd. XI, pag. 406, 1865. Begreife ich METTENIUS wohl, so sind die folgenden Arten wurzellos: *Trichomanes concinnum*, *T. saxifragoides*, *T. Henzeianum*, *T. Petersii*, *T. sublimbatum*, *T. Hookeri*, *T. punctatum*, *T. cuspidatum*, *T. membranaceum*, *T. nummularium*, *T. pusillum*, *T. Krausii*, *T. intramarginale*, *T. latemarginale*, *T. Borbonicum*, *T. melanostriatum*, *T. acutilobum*, *T. Schmidianum*, *T. emarginatum*, *T. cavifolium*, *T. humile*, *T. Filicula*, *T. bilobatum*, *T. melanorhizon* und *T. capillatum*.

† Mir fehlte die für eine solche Untersuchung unentbehrliche Bodenwärme. In PRANTL'S Monographie ist diese Angelegenheit übergangen.

§ Professor DE BARY hatte die Freundlichkeit mir im Strassburger Garten eine solche thallöse Hymenophyllacee zu zeigen, welche anfangs für ein Lebermoos gehalten worden war.

** Entstehung und Wachsthum der Wurzeln, *Beitr. z. Wiss. Bot.* Heft IV, pag. 147, 1868.

†† Sowohl die Wurzelträger von *Selaginella*, wie die Nebenwurzeln von *Lycopodium* führen Blattgrün.

grossen Leichtigkeit sie sich unter bestimmten Bedingungen in Sprosse zurück zu verwandeln vermögen. Die Rhizoide von *Selaginella* und *Psilotum* entstehen durch exogene Dichotomie, dass diese aber leicht in endogene Verzweigung übergehen und auf welcher Weise dieses geschehen kann, lehrt die Entstehung der Seitenwurzeln bei *Lycopodium*.

Das Hauptargument für die Theorie der Herkunft der Wurzeln aus Sprossgebilden ist, wie schon im Anfange dieses Paragraphen hervorgehoben, in der Uebereinstimmung im anatomischen Baue beider Organe, besonders ihrer Centralcylinder, gelegen. VAN TIEGHEM und seine Schüler * haben diese Sache in den letzten Jahren so ausführlich bearbeitet, dass ich wohl verzichten kann darauf näher einzugehen, dieses um so mehr, als ich über den, nach meiner Ansicht besonders wichtigen Ursprung von Pericambium und Endodermis im Stengel und in der Wurzel der Lycopodiaceen zum Augenblicke keine neue Beobachtungen mittheilen kann. Ein Paar Bemerkungen über die phylogenetische Entstehung des Centralcylinders, welche die oben ausgesprochene Behauptung, dass die Wurzeln phylogenetisch späte Bildungen sein müssen auch in anatomischer Beziehung begründen, mögen aber an dieser Stelle noch Raum finden. Die Farnkeimpflanzen besitzen gewiss die einfachste und meist primitive Structur, welche bei den Gefässpflanzen existiren kann, und dieselben können uns möglicherweise ein Bild geben von dem Baue der weiter zurückliegenden Vorfahren. Nun ist es aber bemerkenswerth, dass bei ihnen der Centralcylinder noch nicht existirt, sondern durch ein einzelnes Gefässbündel ersetzt wird. So besitzt der Keimling von *Aspidium Filix mas* „nach $\frac{1}{3}$ -Divergenz geordnete Blätter, deren einzählige Bündel im Stämmchen sympodial zu einem axilen Strange vereinigt sind“, † erst oberhalb des 5^{ten} oder 6^{ten} Blattes geht die Blattstellung in $\frac{3}{8}$ über und beginnt die Bildung „des netzförmigen Bündelrohres“, dass heisst also des Centralcylinders. Der Centralcylinder der Wurzel entspricht, in dem Baue unter welchem wir denselben gegenwärtig kennen, offenbar nur diesem höheren Entwicklungsstadium des Stengels, was auf eine späte Entstehung in phylogenetischen Sinne hinweist. Da für diese Auffassung auch die oben beschriebene wiederholte Entstehung von Wurzeln bei verschiedenen Abtheilungen der Gefässkryptogamen spricht, scheint alles darauf hinzuweisen, dass die Wurzeln erst entstanden sind nachdem die Gefässpflanzen das

* L. MOROT, Recherches sur le péricycle, *Ann. d. sc. nat. Bot.*, 6e Sér., T. 20, pag. 299, 1885; J. HÉRAULT, Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotyles, *Ann. d. sc. nat.*, 7e Sér. T. 2, pag. 203, 1885; P. MARIÉ, Recherches sur la structure des Rénunculacées, *Ann. d. sc. nat. Bot.* 7e Sér. T. 2, pag. 1, 1885.

† DE BARY, Vergleichende Anatomie, pag. 296, 1877.

Thallusstadium schon verlassen hatten, und dass sie desshalb nichts anderes als metamorphosirte Blattsprosse sein können.

Diese Betrachtungen führen noch zum Schlusse, dass es nicht richtig wäre Knospen und Wurzeln als einseitig reduzirte Embryonen zu betrachten, — offenbar sind die Nebenwurzeln das primäre, die Hauptwurzel das secundäre Glied in der Entwicklungsreihe gewesen. Dadurch erklärt sich einigermaassen, warum in den Embryonen von Farnen, Equiseten und vielen Monocotylen die Richtung der Hauptwurzelanlage einen stumpfen oder selbst beinahe einen rechten Winkel mit der Längsachse der Keimknospe bilden kann, und warum die Hauptwurzel am Embryo gewöhnlich endogen entsteht.

Die relativ späte phyletische Entstehung der Wurzeln aus den Sprossen erklärt ferner bis zu einem gewissen Grade den, in den vorhergehende Seiten so vielfach nachgewiesenen directen Uebergang der Wurzelanlagen in Knospen, einen Uebergang, welcher offenbar viel Aehnlichkeit mit Atavismus im gewöhnlichen Sinne besitzt, sich davon aber unterscheidet, dadurch, dass nicht die Sprossform des Urahnes sondern diejenige der Pflanze selbst erscheint.

FIGUREN- UND BUCHSTABENERKLÄRUNG.

BUCHSTABENERKLÄRUNG.

<i>ax</i>	Centralcylinder.	<i>lk</i>	Luftkanäle.
<i>bn</i>	Blattnarbe.	<i>ms</i>	Markstrahlen.
<i>bs</i>	Blattspross.	<i>oB</i>	Oberfläche des Bodens.
<i>bw</i>	Wurzelträgerbasis.	<i>ow</i>	Orobanchewurzeln.
<i>cb</i>	Cambium.	<i>pd</i>	Periderm.
<i>cc</i>	Centralcylinder.	<i>ph</i>	Phloem.
<i>cl</i>	Callus.	<i>pr</i>	Pericambium oder Perizikel.
<i>cp</i>	Primäre Rinde.	<i>rl</i>	Seitenwurzel.
<i>cs</i>	Secundäre Rinde.	<i>rm</i>	Mutterwurzel.
<i>ct</i>	Cotyledonen.	<i>sb</i>	Siebbündel.
<i>gf</i>	Gefässbündelgeflecht.	<i>sc</i>	Sclerenchymfaserbündel.
<i>gr</i>	Wurzelknospe.	<i>sh</i>	Phloemscheide.
<i>gw</i>	Galiumwurzel.	<i>sk</i>	Stammknospe.
<i>hg</i>	Gefässe des secundären Holzes.	<i>st</i>	Stipulae.
<i>hp</i>	Hypocotyl.	<i>sz</i>	Steinzellen.
<i>hs</i>	Haustorium.	<i>vp</i>	Vegetationspunkt.
<i>kw</i>	Kern einer Seitenwurzel oder Seitenknospe.	<i>wm</i>	Wurzelmütze.
<i>kz</i>	Secretführende Zellen oder In- terzellularräume.	<i>wt</i>	Wurzelträger.
<i>lf</i>	Luftfreies Gewebe.	<i>wz</i>	Wurzeln.
<i>lg</i>	Lufthaltiges Gewebe.	<i>xp</i>	Primäres Holz.
		<i>xs</i>	Secundäres Holz.

FIGURENERKLÄRUNG.

Die Vergrößerung ist zwischen Klammern angegeben.

T A F E L I.

Selaginella, Populus, Rumex, Anemone.

Selaginella.

Fig. 1. *Selaginella Martensii*. Veränderung eines Wurzelträgers in den Blattspross *bs*; *bw* dessen Basis; *bw'* Basis eines unveränderten Wurzelträgers; *wt* (oben) neuerzeugter Wurzelträger am Blattspross *bs*; *wz* die dichotomirenden Wurzeln.

Populus alba.

Fig. 2. Skizze der Wurzelformen der Weisspappel; *rm* Mutterwurzel, aus welcher fünf ähnliche Wurzeln entspringen, von diesen ist eine, die Seitenwurzel *rl* vollständig, die übrigen sind theilweise ausgeführt, *rl'* die Seitenwurzeln letzterer Ordnung von eigenthümlichen Baue, mit Pilzmycel bekleidet.

Fig. 3. Eine ältere Gerüstwurzel mit Knospencallus *cl*, worauf Wurzelsprosse *gr*, und mit Lateralwurzeln *rl* und *rl'* der beiden Formen.

Fig. 4 (13). Querschnitt der Gerüstwurzel aus voriger Figur um den Ursprung des Callus *cl* aus der Basis der Seitenwurzel *rl*, und die Entstehung der Knospen *gr* zu zeigen. Die Wurzel zeigt fünf primäre Holzbündel *ap*; *cb* der Cambiummantel, *cs* die secundäre Rinde, *av* der Centralcylinder der Seitenwurzel verfolgbar in der Mutterwurzel.

Populus italica.

Fig. 5. Eine alte Wurzel der Pyramidenpappel als Steckling gebraucht. Die Wurzelsprosse *gr* entstehen nicht aus dem eigentlichen Callus *cl*, sondern auf der Basis der Nebenwurzel *rl* selbst.

Rumex Acetosella.

Fig. 6. Normale Seitenwurzelbildung aus einer Wurzel. Die Seitenwurzeln stehen entweder einzeln, oder in Gruppen zu zweien, *rl₁* und *rl'₁*, oder zu dreien *rl₁*, *rl'₁*, *rl''₁*, hinter einander. Die Wurzelspitze ist noch mit der primären Rinde *cp* überzogen, übrigens ist letztere abgeworfen und die secundäre Rinde *cs* sichtbar.

Fig. 7. Eine ältere Wurzel mit Wurzelknospen *gr*, welche neben den Seitenwurzeln *rl* sitzen; *vb* Vorblatt einer Knospe; *ra* eine Adventivwurzel des Wurzelsprosses.

Fig. 8. Eine Wurzel *rm* mit Seitenwurzelgruppen. In der linken unteren Gruppe sieht man neben der normalen Seitenwurzel *rl'* die Seitenwurzel *rl₁*, welche an ihrer Basis zwei Blätter *vb* und *f¹* trägt und offenbar durch die Umwandlung einer Knospe entstanden ist. Auch in der oberen Seitenwurzelgruppe bemerkt man ein solches Uebergangsgebilde.

Fig. 9. Längsschnitt durch eine Seitenwurzelgruppe mit einer Uebergangsbildung *rl₁*, welche an ihrer Spitze Wurzel ist, und Wurzelhaare und Wurzelmütze *wm* trägt, an ihren Basis dagegen Stengelnatur hat und das Vorblatt *vb* trägt; *rl'* die unveränderte Seitenwurzel; *cs* die aufgerissene secundäre Rinde.

Fig. 10. Querschnitt einer Uebergangsbildung zwischen Wurzel und Spross. Die oberen Schnitte *a*, *b*, *c*, zeigen Stengelnatur, die unteren *d* und *e* den Bau einer normalen zweizähligen Wurzel.

Fig. 11. Eine alte 4-zählige Wurzel in Querschnitt. In der secundären Rinde *cs* verborgen, sieht man drei Wurzelsprosse *gr*; *xs* ist das secundäre Holz von den vier dicken Markstrahlen *ms* durchschnitten, *cb* das Cambium, *pd* das Periderm.

Anemone sylvestris.

Fig. 12. *a* bis *g* verschiedene, durch ihre sehr wechselnde Stellung merkwürdige Sprossknospen; *rl*¹ und *rl*² zwei zu einer Gruppe gehörige Seitenwurzeln; *bh* die Stellen mit der eigenthümlichen Behaarung.

T A F E L II.

Anemone, Brassica, Nasturtium, Alliaria, Cochlearia, Geranium.

Anemone sylvestris.

Fig. 13 (17). Längsschnitt einer Wurzel, welche eine Seitenwurzel *rl*, neben dieser eine Sprossknospe *gr* und dieser gegenüber eine sehr junge Anlage *gr'* einer anderen Sprossknospe trägt. Die Wurzel ist zweizählig, *xp*, *xp* sind die beiden Xylembündel, *pr* die Producte des Pericambiums, *cp* die primäre Rinde.

Brassica oleracea.

Fig. 14. Die gewöhnliche Seitenwurzelstellung bei den Kohlwurzeln. Neben den in Gruppen vereinigten Seitenwurzeln *rl*, *rl'*, *rl*² sieht man den Callus *cl*.

Fig. 15. Die Stellung der Knospen *gr* auf der Kohlwurzel; die Knospen befinden sich entweder, *gr*, auf dem Callus *cl*, oder, *gr'*, auf den Seitenwurzeln *rl* selbst

Fig. 16. Rotherkohlwurzel mit Wurzelsprossen *gr*, Seitenwurzeln *rl* und Callus *cl*.

Fig. 17. Die Stellung der Wurzelsprosse *gr* und der Seitenwurzeln *rl'*, *rl*² auf einem Lateralcallus *cl*, stärker vergrößert.

Fig. 18. Querschnitt durch die untere Seitenwurzel der Fig. 15 am Orte von *gr'*. Die junge Knospe ist noch mit der Wurzelhaube *wm* überdeckt; *cp* die primäre Rinde, im Begriff abgeworfen zu werden; *rl* eine sehr junge Seitenwurzelanlage im Phloem *pr*; *xs* das secundäre Holz.

Nasturtium sylvestre.

Fig. 19. Eine Mutterwurzel *rm* mit zwei Reihen von Seitenwurzeln *rl*. Neben diesen die Wurzelsprosse *gr*. Die Adventivwurzeln *ra* der Sprosse sitzen einzeln oder zu Gruppen vereinigt in den Blattachseln.

Alliaria officinalis.

Fig. 20. Eine junge Pflanze mit hypocotylischen Sprossen und Wurzelsprossen *gr*, *gr'*. Das Hypocotyl *hp* ist oberhalb der Bodenoberfläche *oB* noch theilweise mit der primären Rinde *cp* bedeckt, diese zerreißt nach unten, sodass die Knospen auf der secundären Rinde sitzen. Die Blätter besitzen Stipelpaare *st*.

Fig. 21. Ein kleinen Stück einer Hauptwurzel mit zwei Knospen, welche auf der secundären Rinde *cs* sitzen. Das erste Blatt *f'*, ist nach unten das zweite *f''* nach oben gekehrt; auch hier sind die früh absterbenden Stipeln *st* zu sehen.

Cochlearia Armoracia.

Fig. 22. Gewöhnliches Aussehen eines, viele Wurzelknospen tragenden Meerrettigs. Die Wurzel ist vierstrahlig, die vier den Strahlen entsprechenden Knospenreihen *gr* gehören zu den Seitenwurzelgruppen *rl*, *rl'*.

Fig. 23. Ein als Steckling gepflanzter Meerrettig stärker vergrößert. Jede Knospe sitzt unter auf eine Seitenwurzelbasis *rl* und trägt selbst die erste Adventivwurzel *ra*. Oben sieht man in einer einzigen Gruppe drei Knospen *gr'*, *gr''* und *gr'''*, welche zu den zwei Seitenwurzeln *rl''* und *rl'''* gehören.

Fig. 24. Ein weiter entwickeltes Stadium, übrigens wie die vorige Figur.

Fig. 25. Quadrant eines Wurzelquerschnittes mit einer Sprossknospe auf der Basis einer Seitenwurzel *rl*; *gf* das Gefäßbündelgeflecht von einer Phloemscheide *sh* eingeschlossen.

Fig. 26. Anderer Querschnitt. Beim Dickenwachsthum sind Seitenwurzel *rl* und Knospe vollständig isolirt vom Holzkörper der Mutterwurzel, sodass das Gefäßbündelgeflecht *gf* nicht mit dem Inneren der Wurzel zusammenhängt.

Fig. 27. Die Stellung der Adventivwurzeln *ra* am Stengel. Dieselben stehen in einer horizontalen Reihe rechts und links neben einer Seitenknospe *sk*; *bn* die Blattnarbe.

Geranium sanguineum

Fig. 28. Eine sprossende Wurzel. Die Seitenwurzeln *rl* sitzen neben Callusartigen

Wucherungen *cl*, welche entweder ein oder zwei Rudimente von anderen, nicht weiter entwickelten Seitenwurzeln enthalten, oder Blattknospen *gr* den Ursprung geben.

Fig. 29a (13). Querschnitt durch eine Wurzel mit Callusgeschwulst *cl*, worin man unter den »Centralcylinder« *ax* sieht, welcher auf Seitenwurzelmetamorphose hindeutet und der sich höher im Callus öffnet; zur vollständigen Entfaltung einer Knospe ist der Callus aber nicht gelangt; *xp* die zweizählige primäre Gefässplatte, *sc* Scleremchymfaserbündel, *hg* Holzgefässe des secundären Holzes, *ms* Markstrahlen, *cb* Cambium.

Fig. 29b (13). Längsschnitt einer ähnlichen Callusgeschwulst, wie in der vorigen Figur dargestellt. Der Callus *cl* ergibt sich als eine Hemmungsbildung einer Seitenwurzel.

T A F E L III.

Geranium, Ailanthus, Sium, Euphorbia, Epilobium.

Geranium sanguineum.

Fig. 30 (13). Querschnitt einer Wurzel mit Knospe *gr* und Callus *cl*. Bezeichnung der Buchstaben, wie in voriger Figur.

Ailanthus glandulosa.

Fig. 31. Ansicht einer Wurzel von *Ailanthus glandulosa* mit Seitenwurzeln *rl*, welche jede zwischen zwei Callusstreifen *cl* sitzen, und Wurzelknospen *gr*, diese entweder regellos, oder neben den Callusstreifen.

Fig. 32 (13). Querschnitt einer Wurzel um den Ursprung der Seitenwurzel *rl*, des Callus *cl* (links und rechts) und der Knospe *gr* zu zeigen, *xp* die drei primären Holzbündel, *ms* Markstrahlen, *hg* Gefässe des secundären Holzes, *cb* Cambium, *ph* Phloembündel, *sc* Steinzellgruppen, *pd* Periderm, *gf* Gefässbündelchen der Knospe, welche einen sehr einfachen Centralcylinder bilden, welcher blind im Callus endet.

Sium latifolium.

Fig. 33. Eine *Sium*wurzel, theilweise ohne primäre Rinde *cp* gezeichnet, um die Stellung der Knospen *gr* an der Basis der Seitenwurzeln *rl* zu zeigen, *ra* die ersten Wurzeln der Knospen.

Fig. 34. Gewöhnliche Ansicht einer älteren Wurzel, welche ihre primäre Rinde verloren hat, *gr* die Knospen an der Basis der Seitenwurzeln *rl*.

Fig. 35. Eine Wurzel *rm* mit zwei, zu jungen Pflanzen entwickelten Wurzelknospen,

*

rl die Seitenwurzeln auf deren Basis sie sitzen, *ra* die ersten Nebenwurzeln der jungen Pflänzchen.

Fig. 36 (35). Querschnitt durch eine Wurzel mit Knospe *gr* und Seitenwurzel *rl*, *ra* erste Nebenwurzel. In der primären Rinde befinden sich 15 Luftkanäle *kn*.

Fig. 37. Schema der Stellung der Knospen *gr* neben der Basis der Seitenwurzeln *rl*, in Bezug auf die Mutterwurzel *rm*.

Fig. 38. Schema der Blattstellung der Wurzelsprosse in Bezug auf Seitenwurzel *rl* und Mutterwurzel *rm*; f^1, f^2, f^3 , die drei ersten Blätter einer Knospe.

Euphorbia Esula.

Fig. 39. Ansicht einer knospentragenden Wurzel von *Euphorbia Esula*; *gr* die Wurzelknospen zu den Seitenwurzeln *rl* gehörig; *sk* Stammknospen, diese haben, eben wie die Stengel selbst, nur sehr geringe Neigung zur Erzeugung von Adventivwurzeln. *

Epilobium angustifolium.

Fig. 40. Uebersicht aller beobachteten Modificationen in der Seitensprossung einer älteren 4-strahligen Wurzel, im October ausgegraben.

- a Ein Sprossverband, welches 3 Jahrgänge umfasst.
 - I. Die Narbe des vorjährigen Stengels.
 - II. Basis des diessjährigen, unten nicht abgestorbenen Stengels mit Seitenknospen *sk*, welche in ihren Achseln Adventivwurzeln *ra* erzeugen,
 - III Die Winterknospe.
- b. Vereinzelt hervorsprossende Wurzeln.
- c. Eine Wurzel mit einer Wurzelknospe.
- d. Zwei Wurzeln mit einer Knospe.
- e. Gruppe von zwei Wurzeln.
- f. Zwei Wurzeln mit einer Knospe.

* In der letzten Zeit untersuchte ich auch *Euphorbia Paralias* (Seedünen bei Loosduinen), die Wurzelknospen verhalten sich genau, wie die der übrigen Arten. Adventivwurzeln an den Stengeln sind auch hier selten, jedoch leichter zu finden wie bei *E. Esula*, dieselben sitzen vereinzelt unterhalb der Knospen, und durchbohren die Blattbasis, oder befinden sich in dieser Richtung noch etwas tiefer hinab.

- g. Eine Wurzel mit zwei Knospen.
- h. Gruppe von drei Wurzeln.
- i. Gruppe von zwei Wurzeln und zwei Knospen.
- k. Gruppe von zwei Wurzeln mit einer Knospe.
- l. Eine Knospe neben einer Wurzel auf einer Seitenwurzel, um zu zeigen, dass die Knospe in der »Unterachsel« der zugehörigen Seitenwurzel sitzen kann.
- m. Eine Gruppe von drei Wurzeln auf der Seitenwurzel.

T A F E L IV.

Hippophae, Rubus, Rosa, Spiraea, Coronilla, Monotropa, Convolvulus.

Hippophae rhamnoides.

Fig. 41a. Uebersicht der beobachteten Modificationen.

- a. Gruppe von zwei Wurzeln.
- b. Eine Wurzel.
- c. Gruppe von drei Wurzeln.
- d. Gruppe von zwei Wurzeln mit 4 Knospen, wahrscheinlich umgewandelte Wurzeln.
- e. Wurzel mit einer Knospe daneben.
- f. Zwei Wurzeln mit 4 Knospen daneben.
- g. Wurzel mit Knospengruppe.
- h. Wurzel mit Knospe auf der Basis.

Fig. 41b. Querschnitt einer zweizähligen Wurzel, eine Knospe und eine Seitenwurzel treffend.

Rubus Idaeus.

Fig. 42. Eine 4-strahlige Wurzel, die Wurzelsprosse stehen in den Reihen der Seitenwurzeln, übrigens von diesen gewöhnlich unabhängig; *a*, *b* und *c* treibende Knospen, *d* ruhende Knospen, *e* eine in der Achsel einer Seitenwurzel sitzende Knospe.

Rosa pimpinellifolia.

Fig. 43. Eine Knospe *gr*, welche aus der secundären Rinde *cs* einer dreistrahligen Wurzel entstanden ist und welche das Periderm *pd* zerrissen hat; sie entspricht ungefähr einer der primären Markstrahlen *ms* aber übt durchaus keinen Einfluss auf die anatomische Structur der Wurzel aus, sodass die Sklerenchymfaserbündeln *sc* ununterbrochen unterhalb der Knospe verlaufen. In der Rinde sind angegeben das luftführende Gewebe *lg* und das luftfreie Gewebe *lf*, welches letztere z. Th. aus den Phloembündeln

andernteils aus dem Stärkgewebe besteht. In dem secundären Holze *xs* sieht man die Gefässe, und im Centrum der Wurzel die drei primären Holzbündel *xp*.

Spiraea Filipendula.

Fig. 44. Stück einer fleischigen dreizähligen Wurzel als Steckling gepflanzt. Die Knospen *gr* entstehen aus der Seitenwurzelbasis. Neue Seitenwurzeln *rl'* entstehen ebenfalls nur neben den schon alten Seitenwurzeln *rl*.

Coronilla varia.

Fig. 45. Die gewöhnlich vorkommenden Fälle, wobei die Wurzelknospen *gr* in der Oberachsel der secundären Seitenwurzeln stehen; so ist es jedoch nicht immer.

Fig. 46. Schema der Knospenstellung in Bezug auf die secundären Seitenwurzeln.

Fig. 47. Querschnitt einer dreistrahligen Wurzel mit einer Seitenwurzel *rl* und einer Knospe *gr*. Diese Letztere ruht auf dem Gewebe des Knospenkernes *kw'*; *kw* der Kern der längsdurchschnittenen Seitenwurzel, *cs* secundäre Rinde, *xs* secundäres Holz, *cb* Cambium, *ms* Markstrahlen.

Fig. 48. Schema der Stellung der ersten Blätter an den Wurzelknospen *gr* in Bezug auf die zugehörige Seitenwurzel *rl*, die Pfeile deuten die Wachstumsrichtung der, beiden gemeinsamen Mutterwurzel an.

Monotropa Hypopitys.

Fig. 49a. Ein sorgsam präparirtes Wurzelsystem mit vier Sprossknospen *gr*, wovon zwei, abweichend von dem gewöhnlichen Verhalten, in den, der Mutterwurzelspitze zugekehrten Achseln der zu ihnen gehörigen Seitenwurzeln *rl* sitzen. Die Sprosse stehen an den Stellen von Seitenwurzeln.

49b (13). Längsschnitt einer Wurzel mit zwei Knospen *gr* und *gr'*, und einer Seitenwurzel *rl*, *cp* die primäre Rinde, welche nicht abgeworfen wird, *pr* die Producte des Pericambiums.

49c (13). Querschnitt einer Wurzel um zu zeigen, dass die Seitenwurzel nicht allein aus dem dreistrahligen Centralcylinder, sondern auch aus den inneren Schichten der primären Rinde entsteht.

Convolvulus arvensis.

Fig. 50. Keimpflanze im October, mit Wurzelknospen *gr* auf Hypocotyl und Wurzel, *OB* Bodenoberfläche.

Fig. 51 (13). Längsschnitt durch das Hypocotyl zwei Knospen treffend; f', f^2 deren erste Blätter, kz äussere, krystalführende Zellschicht des Centralcylinders, pr aus dem Pericambium hervorgegangene Producte, xs secundäres Holz, cp primäre Rinde.

Fig. 52, 53 (und 54^uTaf. V). Successive Querschnitte des Hypocotyls an der Stelle, wo eine Knospe steht; die Luftkanäle lk liegen ringförmig um den Centralcylinder angeordnet. In den Blättern f' und f^2 sind drei Gefässbündel sichtbar. Uebrige Buchstaben, wie in Fig. 51.

T A F E L V.

Convolvulus, Solanum, Linaria.

Convolvulus arvensis.

Fig. 54. Erklärung bei der vorigen Figur.

Fig. 55 (13). Querschnitt der eine Knospe tragende Uebergangsstelle des Hypocotyls in die Hauptwurzel, die 8 Holzbündel xs sind noch getrennt.

Fig. 56 (26). Querschnitt durch eine Wurzel mit Wurzelknospe. Die 8 Holzbündel xs des Hypocotyls sind zu vier verschmolzen, xp die vier primären Gefässplatten der Wurzel, pr Producte des Pericambiums, lk Luftkanäle, cp primäre Rinde, vp Vegetationspunkt der Knospe, f Blatt.

Solanum Dulcamara.

Fig. 57. Ansicht einer horizontal in feuchten Sand gelegten Wurzel mit Callus cl neben den Seitenwurzelbasen rl , und daraus entstandene Wurzelknospen gr .

Fig. 58. Eine als Steckling behandelte Wurzel, welche keine Sprossknospe sondern neue Seitenwurzeln entwickelt hat; neben zwei Seitenwurzeln rl' ist eine zweite Seitenwurzel rl_1 der nämlichen Ordnung entstanden.

Fig. 59 und 60 (13). Entwicklung einer solchen nachkommenden Seitenwurzel der ersten Ordnung rl_1 , dieselbe entsteht in der Tiefe der secundären Rinde cs ; pd Periderm, cb Cambium, xs secundäres Holz, xp primäre Gefässplatten, rl' gewöhnliche Seitenwurzel.

Fig. 61 (26). Eine Knospe gr hat sich scheinbar genau an der Stelle der nachkommenden Seitenwurzel entwickelt, jedoch muss dieselbe wahrscheinlich als zum Callus cl gehörig betrachtet werden; gf die Gefässbündelverbindung der Knospe mit dem Holzcyylinder der Mutterwurzel.

Fig. 62 (13). Querschnitt durch einen Callus *cl* mit vier Knospen *gr*, der Centralcylinder *cc* einer Seitenwurzel ist in der Mitte sichtbar.

Linaria vulgaris.

Fig. 63. Keimpflanze mit sechs hypocotylischen Knospen und Sprossen 1–6, *hp* das Hypocotyl, *ct* die Cotyledonen, 65 und 66 die Stellen, wo die Querschnitte für die Figuren 65 und 66 genommen sind.

Fig. 64 (13). Drei Knospen auf dem Hypocotyl *hp*, dieselben sind exogen.

Fig. 65 und 66 (13). Querschnitt der Verbindungsstelle des Hypocotyls *hp* mit dem Sprosse 6 der Fig. 63; *cp* primäre Rinde, *pr* periphere Producte des Pericambiums, *cc* Centralcylinder von Spross 6, *xs* secundäres Holz vom Hypocotyl.

Fig. 67. Ansicht einer sprossenden Wurzel; ein bis vier Sprosse *gr* stehen ringsum die Basis der Seitenwurzeln *rl*.

Fig. 68 (17) und 69 (38). Entwicklung der Knospen *gr* aus der primären Rinde *cp*² der Seitenwurzel *rl*, welche noch in der primären Rinde *cp*¹ der Mutterwurzel *rm* eingeschlossen liegt, *xs*¹ secundäres Holz der Mutterwurzel, *xs*² der Seitenwurzel; *cs*¹ und *cs*² secundäre Rinde, *kw* verholzter Kern der Nebenwurzel im Holz der Mutterwurzel.

Fig. 70. Schema der Stellung der Knospen *gr* in Bezug auf Mutterwurzel *rm* und Seitenwurzel erster Ordnung *rl*¹ und zweiter Ordnung *rl*².

T A F E L VI.

Orobanche, Cirsium, Picris, Aristolochia.

Orobanche galii auf *Galium verum*.

Fig. 71. Verwachsung zweier dicken Orobanchewurzeln *ow* mit den Wurzeln von *Galium verum* *gw*; auf den Orobanchewurzeln sitzen »Morgensterne« mit Wurzelknospen *gr*, diese haben wieder Adventivwurzeln *ra* erzeugt; *hs* Haustorien, welche theilweise mit Galiumwurzeln verwachsen sind.

Fig. 72. Eine Galiumwurzel *gw* mit einer sprossenden und Haustorien *hs* führenden Orobanchewurzel *ow*.

Fig. 73. Entwicklung eines Haustoriums *hs* aus der primären Rinde *cp* augenscheinlich hinter einem Siebtheile des dreistrahligen Centralcylinders *cc*.

Fig. 74. Eine Knospe *gr* auf einer Orobanchewurzel *rm*; exogene Entstehung der Adventivwurzel *ra*; *cp*¹ und *cp*² primäre Rinde der Mutterwurzel *rm* und der Adventivwurzel *ra*.

Cirsium arvense.

Fig. 75. Die verschiedenen zu beobachtenden Sprossungen einer Wurzel. Gewöhnlich sitzt jede Knospe *gr* in der Oberachsel ihrer Seitenwurzel, also *rm* zugekehrt, bisweilen aber gesondert, wie *gr*¹; *ra* Nebenwurzeln der Sprosse; 76 Erhabenheit innerhalb welcher ein Wurzel und Sprossanlage. Das erste Blatt der Knospe ist der Seitenwurzel zugewendet.

Fig. 76. Die Erhabenheit 76 voriger Figur in Längsschnitt; *gr* die Knospe auf der Basis der Seitenwurzel *rl*, *cp* primäre Rinde, *sc* Secreträume der Endodermis, *cs* sekundäre Rinde.

Fig. 77. Querschnitt einer Wurzel zugleich mit einer alleinstehenden Knospe *gr* und einer Seitenwurzel *rl*, *ep* Epidermis, *cp* primäre Rinde, *sz* secretführende Interceillarräume der Endodermis, *sb* primäre Siebbündel, *cs* sekundäre Rinde, *xs* sekundäres Holz, *xp* zweistrahliges Gefäßplatte, *kw* verholzter Wurzelkern.

Picris hieracioides.

Fig. 78. Eine junge Pflanze deren Hauptwurzel an den Austrittstellen der Nebenwurzeln kleine Geschwülste erzeugt hat, aus welchen die Knospen hervorbrechen, welche oft in der Oberachsel sitzen; die Lateralwurzeln sind nicht selten paarig.

Fig. 79. Querschnitt einer Wurzel mit einer Seitenwurzel *rl*, welche zwei Knospen *gr* an ihrer Basis trägt.

Fig. 80. Eine Knospe in der Achsel der Seitenwurzel *rl*, *cp* primäre Rinde, mit Lufträumen *lk*, *cs* sekundäre Rinde, *xs* sekundäres Holz, *gf* Gefäßbündelverbindung der Mutterwurzel.

Aristolochia Clematidis.

Fig. 81. Sprossende Wurzel *rm* und wurzelnder Spross *gr-sk*; *ra* die Nebenwurzeln deren Stand in Bezug auf Knospe und Mutterorgan in den nebenstehenden Skizzen angegeben, der Wurzelspross *gr* trägt nur eine mediane, der Stammspross *sk* zwei laterale Nebenwurzeln, *f*¹ bis *f*⁵ die Blätter eines Wurzelsprosses.

Fig. 82 (18). Längsschnitt einer Wurzel mit der exogenen Knospe, *cp* die primäre Rinde, *f*¹ und *f*² die zwei ersten Blätter der Knospe, *gf* die centripetal entstehende Gefäßbündelverbindung der Knospe mit dem Centralcylinder der Mutterwurzel.

C 19

Fig. 83 (18). Querschnitt einer 4-strahligen Wurzel mit einer Knospe *gr*, *cp* primäre Rinde, *f'* erstes Blatt der Knospe.

Fig. 84 (18). Eine sechsstrahlige Wurzel mit Seitenwurzel, welche beinahe gänzlich exogen entsteht, *cp*¹ und *cp*² primäre Rinde von Mutter- und Seitenwurzel *rl*.

Fig. 85 und 86 (18). Entwicklung der Knospe *gr* aus der Rinde einer sechsstrahligen älteren Wurzel. Eine Beziehung zwischen Stand der Knospe und Stellung der Gefässplatten existirt augenscheinlich nicht.

Fig. 86 (200). Die Uebergangsstelle 86 der vorigen Figur einer Knospenanlage in das Gewebe der Mutterwurzel; *cp* die schwarze Epidermis der letzteren, *gr* das Knospenmeristem.

REGISTER

DER

G A T T U N G S N A M E N.

A.

Aconitum, 44.
 Adoxa, 9, 27.
 Aesculus, 58.
 Agave, 127.
 Ailanthus, 11, 61.
 Ajuga, 97.
 Alliaria, 50.
 Alnus, 34.
 Aloe, 31.
 Amelanchier, 73.
 Amorphophallus, 30.
 Amygdalus, 73.
 Anagallis, 81.
 Anemone, 43, 72.
 Antholyza, 28.
 Anthurium, 18.
 Antirrhinum, 92.
 Apios, 76.

Aquilegia, 45.
 Arabis, 54.
 Aralia, 58.
 Araucaria, 23.
 Aristolochia, 11, 105,
 115.
 Artemisia, 99.
 Asclepias, 99.
 Aspidium, 22, 133.
 Atherurus, 30.
 Atriplex, 121.
 Aucuba, 29.
 Azalea, 81.
 Azolla, 8, 21.

B.

Begonia, 119, 121.
 Berberis, 45.
 Betonica, 97.

Botrychium, 15, 22.
 Brassica, 15, 46, 115, 117.
 Broussonetia, 35.
 Bryonia, 115.
 Bryophyllum, 5, 68.
 Bulliardia, 68.
 Bunias, 54, 116.

C.

Calla, 27.
 Calliopsis, 120.
 Calycanthus, 45.
 Campanula, 99.
 Cardamine, 54.
 Carlina, 104.
 Castanea, 34.
 Catalpa, 97.
 Catasetum, 17.
 Cecidomyia Poae, 10.

Cecropia, 35.
 Cephalanthera, 26, 115.
 Cerastium, 43.
 Chondrilla, 104.
 Cichorium, 116.
 Cirsium, 66, 100.
 Clethra, 81.
 Cochlearia, 51, 57, 96, 122.
 Comptonia, 35.
 Convolvulus, 66, 82.
 Cornus, 59.
 Coronilla, 76.
 Corydalis, 28.
 Corylus, 34.
 Cotoneaster, 73.
 Crambe, 116.
 Crassula, 68.
 Crocus, 27.
 Cunninghamia, 23.
 Curculigo, 30.
 Cydonia, 73.
 Cynosurus, 120.
 Cytisus, 76, 121.

D.

Daucus, 46, 65, 116.
 Dentaria, 127.
 Deutzia, 59.
 Diervilla, 100.
 Dionaea, 119, 121.
 Dioscorea, 24.
 Drimia, 30.

E.

Elodea, 30.
 Eopepon, 100.
 Epilebium, 69, 71.
 Epipogium, 18.

Eryngium, 65, 116.
 Erythraea, 98.
 Equisetum, 8, 19, 68.
 Eucomis, 30.
 Euphorbia, 62, 140.
 Evonymus, 58.

F.

Falcaria, 65.
 Ficaria, 45.
 Ficus, 29, 35.
 Fontinalis, 19.
 Fritillaria, 31.

G.

Galium, 9, 100.
 Gaultheria, 81.
 Genista, 76.
 Gentiana, 98.
 Geranium, 15, 59, 61, 115.
 Gingko, 23.
 Glaux, 82.
 Gleditschia, 120.
 Gnaphalium, 104.
 Gratiola, 96.
 Gymnocladus, 76.
 Gypsophila, 43.

H.

Halophila, 30.
 Haplomitrium, 131.
 Humulus, 35.
 Hippophae, 71.
 Hippuris, 71.
 Hyacinthus, 31.

Hydrangea, 59.
 Hypericum, 58.

I.

Iberis, 50.
 Impatiens, 18.
 Inula, 104.
 Isatis, 54.
 Isnardia, 71.
 Isoetes, 22.

J.

Jasminum, 98.
 Juniperus, 23.
 Jurinaea, 104.
 Jussiaea, 71.

K.

Kerria, 73, 75.

L.

Lactuca, 104.
 Lamium, 96.
 Laserpitium, 116.
 Lathyrus, 78.
 Lepidium, 54.
 Lilium, 29, 31, 32.
 Linaria, 66, 87, 92, 96, 115, 119.
 Linnaea, 100.
 Lonicera, 100, 120.
 Lycopodium, 1, 21, 22, 121.
 Lycopus, 97.
 Lysimachia, 82.

M.

Maclura, 35.
 Magnolia, 45.
 Mahonia, 45.
 Malachium, 43.
 Malaxis, 25, 30.
 Marsilia, 8, 20, 68.
 Melissa, 96.
 Menispermum, 45.
 Monotropa, 78, 109.
 Morus, 35.
 Myosurus, 45.
 Myrica, 35.
 Myriophyllum, 71.
 Muhlenbeckia, 9.
 Musa, 127.

N.

Nasturtium, 49, 54, 57.
 Neottia, 17, 25, 57, 109.

O.

Ophioglossum, 15, 17, 22.
 Orchis, 27.
 Ornithogalum, 30.
 Orobanche, 92, 93, 115.
 Oxalis, 61.

P.

Paeonia, 45.
 Panax, 58.
 Pastinaca, 46, 65, 117,
 118.
 Paulownia, 92.
 Phalaenopsis, 26.
 Philadelphia, 59.

Phlomis, 97.
 Phylloglossum, 17.
 Phyteuma, 116.
 Picris, 100.
 Pilularia, 8, 21.
 Pimpinella, 65, 116.
 Plantago, 98.
 Platycerium, 15.
 Poa, 10, 120.
 Polygonum, 43, 120.
 Polypodium, 22.
 Populus, 14, 36, 87, 115.
 Posidonia, 30.
 Potamogeton, 30.
 Proserpinaca, 71.
 Psilotum, 11, 119, 121.
 Prunus, 73.
 Pyrola, 80.
 Pyrus, 73.

R.

Ranunculus, 45.
 Reseda, 54, 115.
 Rhamnus, 58.
 Rhus, 58.
 Ribes, 59.
 Robinia, 76.
 Rosa, 73, 127.
 Rubus, 73.
 Rumex, 39, 66.
 Ruppia, 30.

S.

Salix, 38, 121.
 Saponaria, 43.
 Sapotea, 35.
 Scilla, 24.
 Scorzonera, 46.

Sedum, 67.
 Selaginella, 1, 3, 8, 16,
 22, 68.
 Sendtnera, 131.
 Silaus, 65.
 Silene, 99.
 Sium, 64.
 Solanum, 85, 87, 96,
 122.
 Soldanella, 82.
 Sonchus, 100.
 Sphagnum, 19.
 Spiraea, 73, 115.
 Spiranthes, 25.
 Staphylea, 58.
 Stellaria, 43.
 Sturmia, 25.
 Symphoricarpos, 120.
 Syringa, 22.

T.

Tamus, 24.
 Taxus, 23.
 Tecoma, 97.
 Thalictrum, 45.
 Thesium, 109.
 Thladiantha, 99.
 Thymus, 96.
 Thuja, 23.
 Tilia, 58.
 Tillaea muscosa, 68.
 Tragopogon, 46, 116.
 Trientalis, 82.
 Trifolium, 78.
 Triticum, 27.
 Tropaeolum, 127.

U.

Ulmus, 35.

Urtica, 35.
Utricularia, 120.

V.

Vaccinium, 81.
Vallisneria, 29.
Veronica, 96.
Viola, 58.

Viscum, 108.

W.

Wistaria, 76.

X.

Xanthophyllum, 45.

Xanthorhiza, 58.

Z.

Zanichellia, 30.
Zostera, 30.