

Zur Morphologie und Biologie geophiler Pflanzen.

Von THEODOR SCHMUCKER (München).

Mit dem Ausdruck Geophilie wird eine grosse Anzahl recht verschiedener Erscheinungen zusammengefasst. Geophile Pflanzen sind solche, bei denen Teile, die bei der "Normalpflanze" die Tendenz nach aufwärts, dem Lichte zu, haben, sich in mehr oder minder auffälliger Weise der Erdoberfläche zuwenden oder sogar in das Substrat selbst eindringen, ja in vielen Fällen dauernd in ihm verharren. Das gegensätzliche, also gewöhnliche Verhalten der Sprossorgane wird nach ARESCHOUG als aerophil bezeichnet, wofür GOEBEL mit vollem Recht den Ersatz "photophil" vorschlägt. In sehr vielen Fällen würde man statt geophil besser skotophil sagen. Freilich kann bei der Vielheit der Fälle nie ein Ausdruck jedem einzelnen seiner hauptsächlichlichen Wesenheit nach gerecht werden.

Es war die gestellte Aufgabe, einige dieser Bildungen genau zu beobachten, Beiträge zu deren Organographie und Biologie beizubringen, vor allem auch durch Kultur und Experiment in die Ursachen der Gestaltung nach Möglichkeit vorzudringen. Als Problem schwebte auch stets vor, Gestaltung und physiologisches Verhalten, wie z.B. etwa die Lichtumstimmung des Geotropismus bei -Ausläufern, möglichst auf sogenannte "mechanische" Gründe zurückzuführen oder wenigstens diesem Ziele näher zu kommen. Gerade aber in dieser Hinsicht zeigte sich auch hier, wie weit wir gegenwärtig noch von einer befriedigenden Lösung entfernt sind. Solange eben unsere Kenntnisse von dem, was eigentlich Leben heisst, so gering sind, sind derartige Versuche gewissermassen fundamentlos, es bleibt nichts übrig, als von aussen nach innen tastend vorzudringen ohne Gewähr dafür, ob nicht der eingeschlagene Weg prinzipiell ein Irrweg ist. In diesem Sinne mögen auch die folgenden Ausführungen aufgenommen werden.

STELLARIA NEMORUM.

Stellaria nemorum, eine ziemlich weit verbreitete, feuchtigkeitsliebende, starken Schatten ertragende Caryophyllacee, zeichnet sich neben dem habituell ausserordentlich ähnlichen *Malachium aquaticum* durch ausgesprochene Ausläuferbildung aus, während bei vielen andern Familienangehörigen zwar kriechender oder niederliegender Wuchs, doch nicht echte Stolonenbildung typisch ist. Ersteres Verhalten stellt eine Steigerung der letztgenannten Wuchsform dar unter Zunahme der Differenz zwischen den aufsteigenden, ev. blühenden Sprossen und den kriechenden Seitensprossen. Nach VOLLMANNs Angaben könnte es scheinen, als ob bei der Hainmiere die Erzeugung zahlreicher und langer Ausläufer an ganz besonders schattige und feuchte Standorte, an denen Blütenbildung nicht mehr möglich ist, gebunden sei. Nach andern Angaben wäre nur die zarte Unterart *circaeoides* A. Schwarz dazu fähig. NEGER aber beschrieb bereits solche stark geophile Formen von offenbar nicht extremen Standorten und weist hin auf die Bildung hibernakelähnlicher Gebilde im Herbst am Ende der Ausläufer. Deren Wuchsrichtung bezeichnet er als einzig und allein von (positivem) Geotropismus geleitete "zielbewusste Ortsveränderung", um die Hibernakelbildung an möglichst feuchten Orten, die der Pflanze besonders zusagen sollen, eintreten zu lassen.

Die in der Freilandanlage des Münchener botanischen Gartens kultivierten Bestände von *Stellaria nemorum* subsp. *montana* Murbeck erzeugen an ziemlich lichtreichem, durchaus nicht extrem feuchtem Standort alljährlich ein weit ausgedehntes Gewirr von meterlangen Ausläufern. Diese Beobachtung gab Veranlassung, die oben erwähnten Angaben zu prüfen. Zunächst sei ganz kurz der normale Entwicklungstypus am natürlichen Standort beschrieben.

Zeitig im Frühjahr gehen aus den Überwinterungsorganen im Boden aufrechte, schwächliche Laubsprosse hervor, die sehr rasch erstarken, grosse, lang gestielte

Blätter erzeugen, sich aber infolge der dünn bleibenden Basis nur durch gegenseitige Stütze im Bestand einigermaßen aufrecht erhalten, wobei sehr oft durch wiederholte geotropische Aufrichtung der Spross einen eigenartig geknickten Verlauf nimmt, was ermöglicht, dass an den niedergebeugten Knoten Wurzeln entstehen, die offenbar das Hauptwurzelsystem wesentlich ergänzen. Die aufrechten Sprosse gehen dann in die typisch dichasialen, weitgedehnten, lockern Blütenstände über. Nach vor Beginn der Anthese gehen aus den untern Knoten plagiotrope zarte Ausläufer hervor, die im Laufe des Jahres sehr ansehnlich werden und meterlang werden können. Aufrechte vegetative Verzweigung tritt nur in Ausnahmefällen ein. Nicht alle Ausläufer entstehen derart. Aufrechte, nicht mit Blüten endende Sprosse gehen im Laufe des Sommers unter $\pm$ ausgesprochener passiver Umlegung in fast vollständig ausläuferartige Gebilde über, die in der mittleren Region spärliche Verzweigung tritt nun reichlicher ein und zwar in Form von Stolonen, die gewöhnlich mit kurzen Übergangsstrecken beginnen. Die typischen Ausläufer verzweigen sich nicht reichlich, beim Kriechen über Felsen unterbleibt das oft ganz, doch gehen aus älteren Wandersprossen, besonders solchen, die reichlich Wurzel schlugen, zuweilen reich verzweigte Systeme hervor. Im Spätherbst überwiegen bei weitem meterlange Ausläufer, die noch im Oktober unverändert weiter wachsen und zwar nach allen möglichen Richtungen, den Hang und Felsblöcke auf- und abwärts kriechend und hängend. Von einem auffallenden Hydrotropismus oder gar einer zielbewussten Ortsveränderung ist mir nie etwas aufgefallen, im Gegenteil, das Wachstum macht ganz den Eindruck eines weder von Lichteinfall noch Schwerkraft beeinflussten, der Richtung nach zufälligen. Junge Ausläufer sind aber ausgesprochen plagiotrop, an hängenden Mutteraxen gehen sie unter einem Winkel von etwa 45° nach unten ab, an kriechenden Stolonen streben sie oft zunächst, soweit sie oberseits entspringen, flach aufwärts. Aber in allen Fällen ist das Endresultat gleich; die Axe verhält sich wie ein lebloser, biegsamer Körper, der einfach seinem Gewicht folgt und da ausserdem in der Endknospe eine äusserlich wahrnehmbare, geotropische Reizbarkeit erlischt, so ist es nicht auffallend, dass die Wandersprosse vorwiegend an die tiefsten, gewöhnlich also auch feuchtesten Stellen gelangen, aber im Sinne des eben gesagten mehr zufällig-passiv. Denn auch das Licht wirkt wenig oder gar nicht richtend, die Stolonen dringen auch in dunkle Höhlen und Löcher ein, wachsen aber andererseits gegebenenfalls dem Licht direkt entgegen. Gelangt die Spitze zufällig im Moospolster, unter Laubdecken, unter die Erde, so tritt stärkste Verzweigung und Bewurzelung ein, die Internodien werden kürzer und dicker, bleich, schuppenförmig, d.h. sie nehmen hibernakelähnliche Gestalt an. Diese letzteren überwintern, ebenso geschützt liegende, bewurzelte Ausläufersprosse und aus ihnen geht im Frühjahr die neue aufrechte Pflanze hervor.

Wird die Hainmiere dauernd im temperierten Gewächshaus gezogen, so wachsen die Ausläufer während des Winters zwar weiter, doch merklich gehemmt. Die Internodien werden kurz, die Blätter grösser, z.T. tritt schwache Aufrichtung ein. Im Frühjahr aber verlängerten sie sich sofort wieder in ausgesprochener Stolonenform, ohne dass aufrechte Teile entstanden. Die Lebensverhältnisse waren insofern abgeändert, als erstens die Periode vollständiger Ruhe mit ihren tiefen Temperaturen ausfiel, zweitens die Assimilation, wie die relativ grossen, dicht stehenden Blätter zeigten, in erheblichem Masse weitergieng (dass eine so tiefen Schatten ertragende Art während des Winters bei vollkommen freiem Standort und sonst günstigen Umständen beträchtlich assimiliert, ist zweifellos), drittens die Bewurzelung relativ schwach blieb, sodass im Frühjahr die am natürlichen Standort durch das gewöhnlich noch im Herbst stark entwickelte Wurzelsystem (an den Hibernakeln) relativ sehr stark mit mineralischen Stoffen versorgte Endknospe diesbezüglich unter ganz andere Ernährungsverhältnisse geriet, zumal die Versorgung mit Reservestoffen im Freien bei deren unbedeutender Menge in den Überwinterungsorganen gering bleibt. Diesem letztern Umstand müssen wir wohl neben durch innere Gründe bedingter Periodizität, die sich in auffälliger Wachstumshemmung im Herbst bei relativ günstigen Aussenfaktoren dokumentiert, das oben geschilderte Verhalten der Gewächshauspflanzen zuschreiben. Wenn bei der Samenkeimung ebenfalls zunächst ein aufrechter Spross entsteht, wenn Stecklinge sowohl von auf-

rechten wie stolonenartigen Teilen der Pflanze zunächst ihre obersten Knospen als aufrechte Laubtriebe auswachsen lassen, so handelt es sich auch hier um Umstände, bei denen Aschenbestandteile reichlich infolge rasch einsetzender Bewurzelung verfügbar sind, während Assimilate erst gebildet und rasch verbraucht werden, sodass ihre relative Konzentration nicht hoch ansteigen kann. Die Assimilationstätigkeit der grossblättrigen aufrechten Sprosse erzeugt dann jene Baustoffverhältnisse, die apikal Blütenbildung, basal Ausläuferbildung ermöglicht, wobei letztere anspruchsloser ist als erstere. Die jungen Ausläufer sind anfangs, wie verschiedene Versuche zeigten, von der Mutterpflanze sehr stark abhängig, späterhin werden sie weitgehend selbständig, ihre Baustoffversorgung ist bei der Fülle beeinflussender, von Fall zu Fall stets variabler Umstände aber schwer zu fassen. Jedenfalls tritt in ihnen ziemlich bald eine innere Umstimmung ein. Junge Ausläufer sind ausgesprochen transversal geotrop, richten sich im Dunklen auf, wachsen demgemäss beim Überdecken mit Erde rasch wieder zur Oberfläche heran. Ältere Ausläufer sind nicht mehr ausgesprochen geotrop, ihre Wachstumsintensität ist geringer, im Dunkeln richten sie sich wenig und langsamer auf, mit Erde bedeckt schwellen sie an, Verzweigung und reichliche Bewurzelung tritt ein, eben "Hibernakelbildung" (Fig. 1).



Fig. 1. Hibernakel von *Stellaria nemorum*.

Wenn im Gewächshaus Ausläufer fast 1 Jahr lang freihängend gewachsen und annähernd 2 m lang geworden, so wurde, jedenfalls z. T. durch die immer schlechter werdende Wasserleitung, das Wachstum gehemmt, die Internodien wurden kürzer und dicker, die Blätter etwas grösser, die Sprossenden richteten sich aktiv zur Horizontalen auf. Übrigens zeigte sich, dass riesige Ausläufersysteme auch bei recht trockener Kultur an freien Standorten sich bilden, also durchaus nicht von übergrosser Feuchtigkeit und schwachem Licht abhängig sind. Ausläufer sind die normale vegetative Verzweigungsform der Pflanze, die wie so oft besonders an der Basis auftritt. Das zeigt sich auch daran, dass von Sprosstücken verschiedener Natur bei Stecklingskultur zunächst die oberste (oder einige obere Knospen) Knospe mehr weniger aufrecht auswächst, dann gewöhnlich eine oder mehrere weiter unten von Anfang an oder nach kurzem Übergangsstadium als Ausläufer, ferner, dass die untern Seitenknospen an dem neuen aufrechten Teile ebenfalls Ausläufer sind. Die Induktion der Seitenknospen als Ausläufer tritt also stets ein, wenn diese im basalen Teil eines wachsenden Systems stehen, wird aber leicht aufgehoben, wenn das nicht der Fall ist, Verhältnisse, die sich bei den unten anzuführenden bei *Circaea* wesentlich unterscheiden.

Über die Bedingungen der Bildung hibernakelähnlicher Ausläuferenden wurde folgendes festgestellt: Die Neigung, solche zu bilden, nimmt mit dem Alter der Pflanze und des Ausläufers zu. Bei älteren, äusserlich noch ganz unverändert, vielleicht etwas langsamer wachsenden Stolonen genügen relativ geringe Störungen, Verdunkelung, tiefe Temperaturen (etwa 3–5°), Bedecken mit Erde, um das Wachstum der Endknospe derart zu beeinflussen, dass nun kurze, ziemlich stark verdickte Internodien entstehen, reichlichere Verzweigung eintritt und die Tendenz zur Wurzelbildung zunimmt. So ist verständlich, dass im Herbst beim Eindringen in Laubdecken oder Erde, was bei der oben beschriebenen geotropischen Stimmung leicht statthat, alsbald jene Hibernakeln entstehen. Etwas weniger typisch findet man sie auch am Licht, bei in kaltes Wasser eintauchenden Sprossen u. s. w. Wir lernten oben ähnliche Gebilde kennen, die an alten Ausläufern im Sommer offenbar infolge ungenügender Wasserversorgung entstanden. Die Neigung zu deren Bildung im Spätherbst war auch im Gewächshaus gross, aber die fortdauernd relativ günstigen Wachstumsbedingungen erlaubten ihre typische Ausbildung nicht, das Wachstum wurde zwar verlangsamt, nicht eingestellt. Wenn diese Formen schon im ersten Frühjahr als Ausläufer weiterwachsen,

so haben wir in diesem Verhalten ein Anzeichen für den Einfluss innerer Periodizität, die überhaupt in bezug auf Hibernakelbildung von grosser Wichtigkeit zu sein scheint. Doch sind auch die Umweltfaktoren, wie gezeigt, wesentlich beteiligt. Junge, kräftige Stolonen mit Erde bedeckt bilden zwar auch stark verdickte, etwas gekürzte Glieder, sie lassen aber die Wachstumsgeschwindigkeit nicht so rasch abfallen, werden negativ geotrop und erreichen daher die Oberfläche wieder. Übrigens erweisen sich die Endknospen von Herbsthibernakeln sehr oft als negativ geotrop, dringen aber infolge Wachstumsstillstandes nicht oder kaum mehr hervor. Die Blätter an den Hibernakeln sind gewöhnlich schwach verdickt, im dunkeln fast zur Schuppenform herabgesunken. Der Gehalt an Reservestoffen ist nicht sehr erheblich.

Die gefundenen Wachstumsverhältnisse von Pflanzen, die der winterlichen Ruheperiode beraubt worden waren und bei denen im Frühjahr weder aufrechte Sprosse

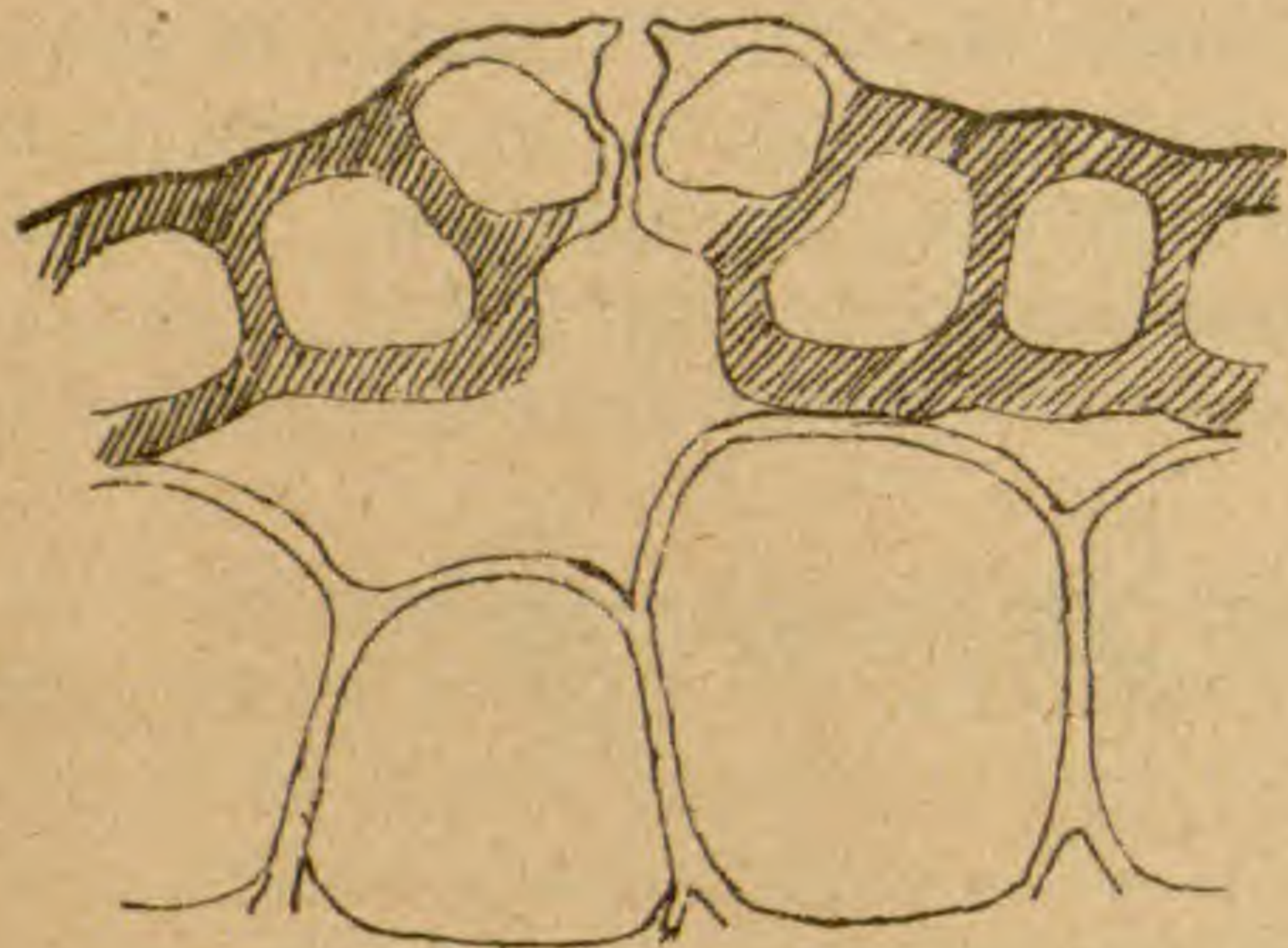


Fig. 2. *Stellaria nemorum*.
Verholzte Epidermis.

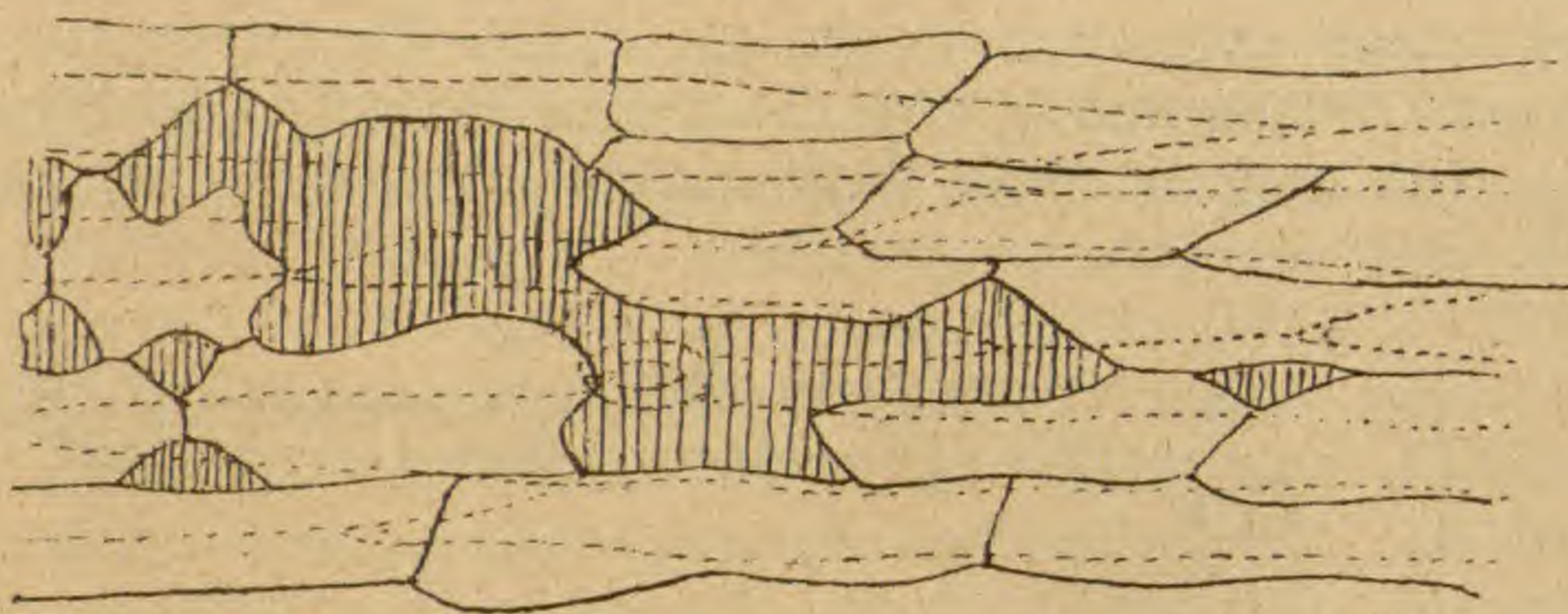


Fig. 3. Hypodermale Interzellularräume in Aufsicht.

noch jemals Blüten auftreten, erinnern z.T. an analoge Erfahrungen an andern Pflanzen, wie sie KLEBS u. a. gemacht. Eine Psychroklinie im Sinne von LIDFORSS konnte bei *Stellaria nemorum* nicht ermittelt werden. Die des Vergleichs halber interessante Messung des Streckungswachstums von Ausläufern ergab eine Länge der wachsenden Zone von 3 - 4 cm, sodass spätestens das dritte Glied ausgewachsen ist. In Boden vordringende Sprosse verhielten sich ganz ähnlich.

Die Sprosse der Hainmiere wie vieler ihrer Verwandter zeichnen sich durch ausserordentliche Brüchigkeit aus. Eine vollständige Trennung an der Bruchfläche findet aber gewöhnlich nicht statt, der Zentralzylinder mit seinem starken Sklerenchym-Hohlzylinder bleibt intakt und wird nur gebogen. Die Pflanze wird auffallend wenig durch solche Brüche beeinflusst. Als deren verursachende Struktureigentümlichkeit wurde sehr starke Verholzung der Epidermis gefunden, eine Eigenschaft, deren Nutzen nicht ersichtlich ist, deren üble Folgen aber nur infolge der besondern Lebens- und sonstigen Bauverhältnisse (starker Zentralstrang, reichliche "Adventiv"-Wurzeln, feuchte schattige Standorte, Wachstum in dichtem Bestand mit Stützhilfe) der Pflanze erst erträglich werden. Ausserdem ziehen sich hypodermal ziemlich ausgedehnte Hohlraum-Systeme hin, den Zusammenhang zwischen Epidermis und Rinde lockernd. Auf dem Querschnitt erscheinen sie als 10 - 20 luftführende Gänge, in die auch ein Teil der Stomata münden, über denen die Epidermis etwas vorgewölbt ist. Die physiologische Bedeutung ist fraglich. (Fig. 2 - 4).

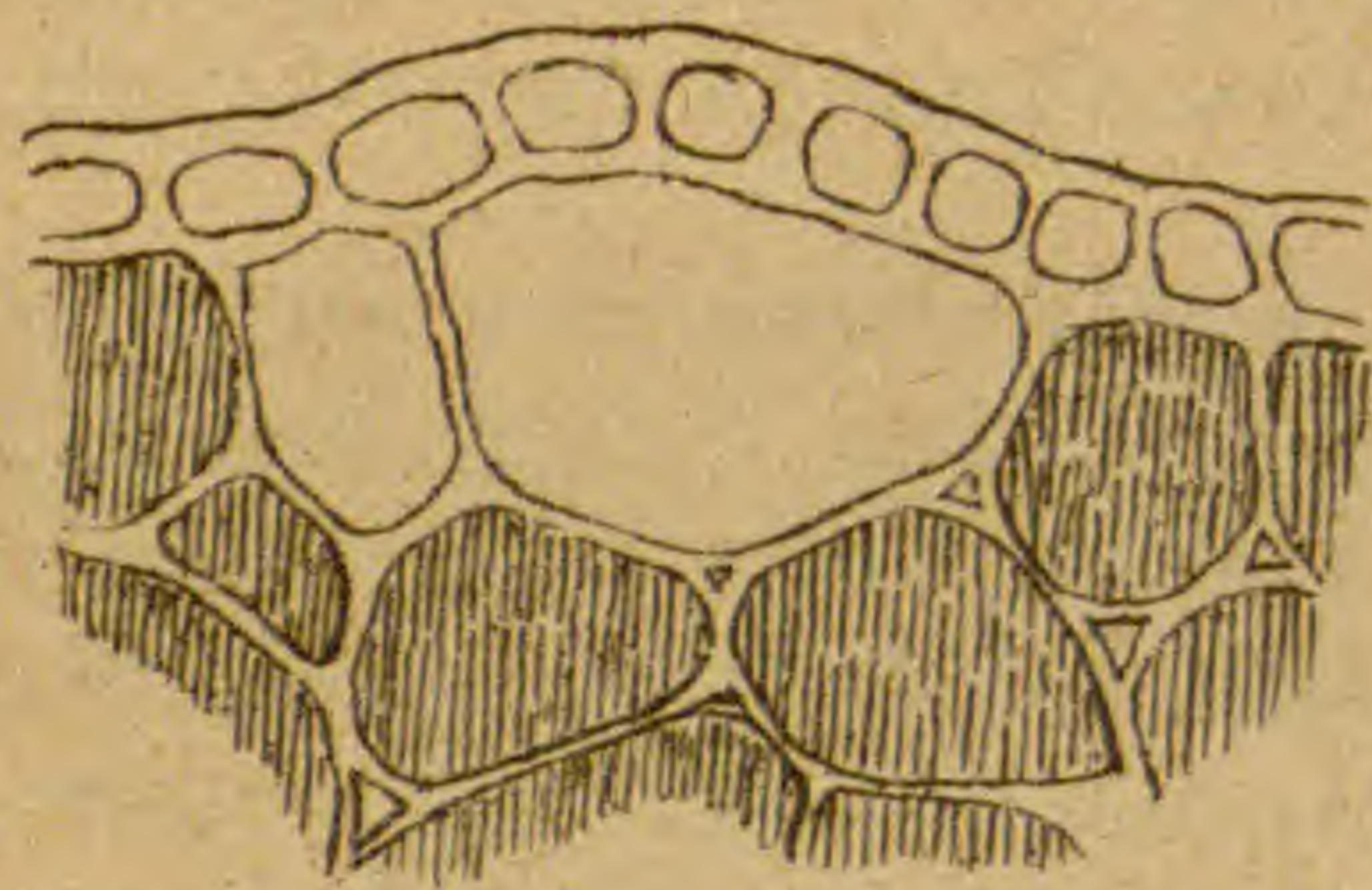


Fig. 4. Hypodermale Interzellularräume im Querschnitt.

Morphologisch besonders auffällig sind alle Sprosse von *Stellaria nemorum* durch ihre extrem eingehaltene Spirotrophie in der Knospenanordnung (Caryophyllaceen-Typ). Auch an den kriechenden Ausläufern ist diese Anordnung vollständig erhalten und wie ausserordentlich fest begründet sie im Vegetationspunkt liegt, bewies der

durchaus negative Ausfall aller Experimente, sie zu verändern. Weder tiefgreifende (physiologische) Änderungen der Lebensverhältnisse, noch experimentell-operative Eingriffe verschiedener Art hatten Einfluss. Dagegen sei hier nebenbei erwähnt, dass bei *Saponaria ocymoides*-Kriechtrieben die Plagiotropie auf die Spirotrophie nicht ohne Einfluss ist und dass hier auch experimentelle Beeinflussung

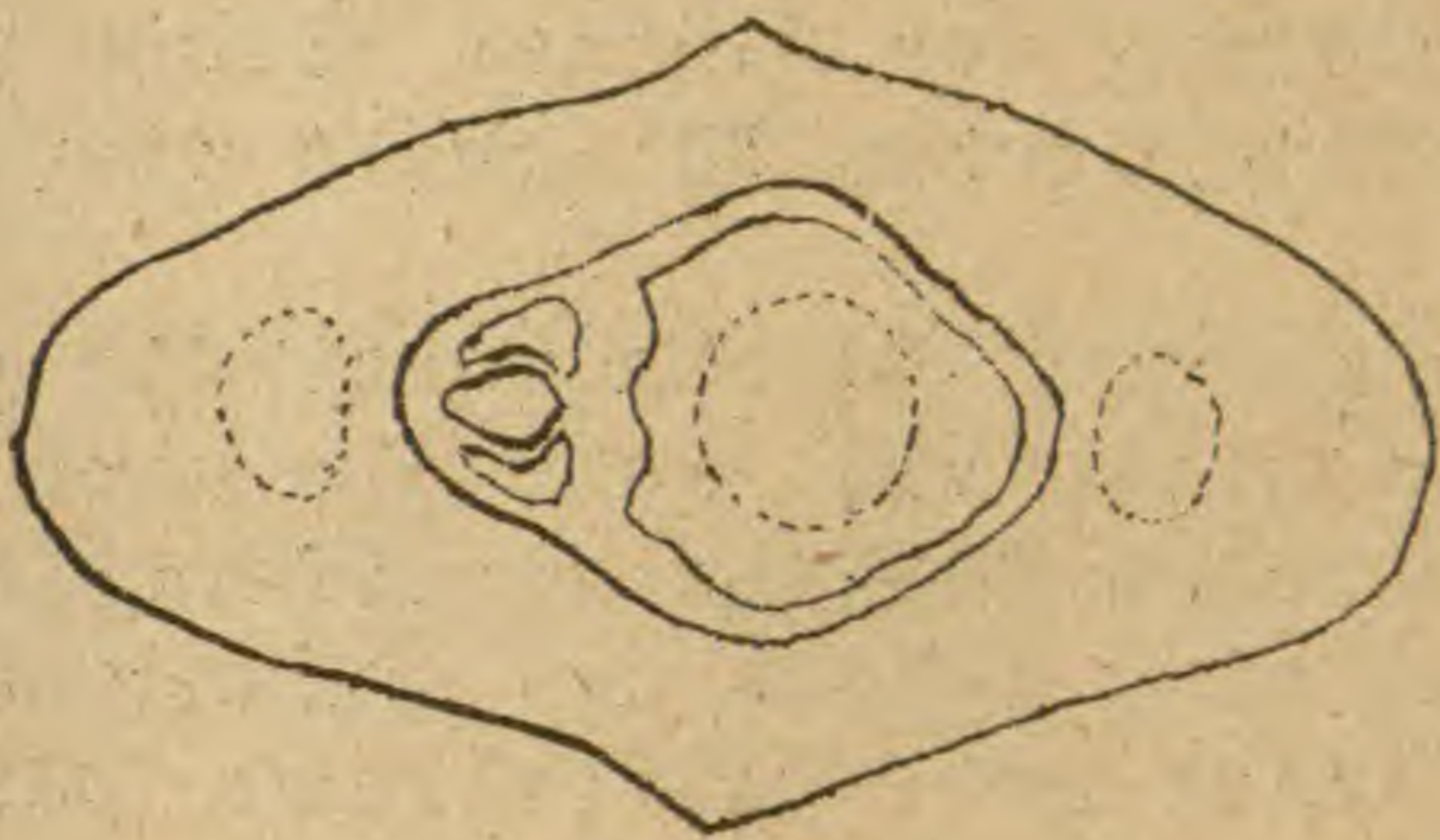


Fig 5.

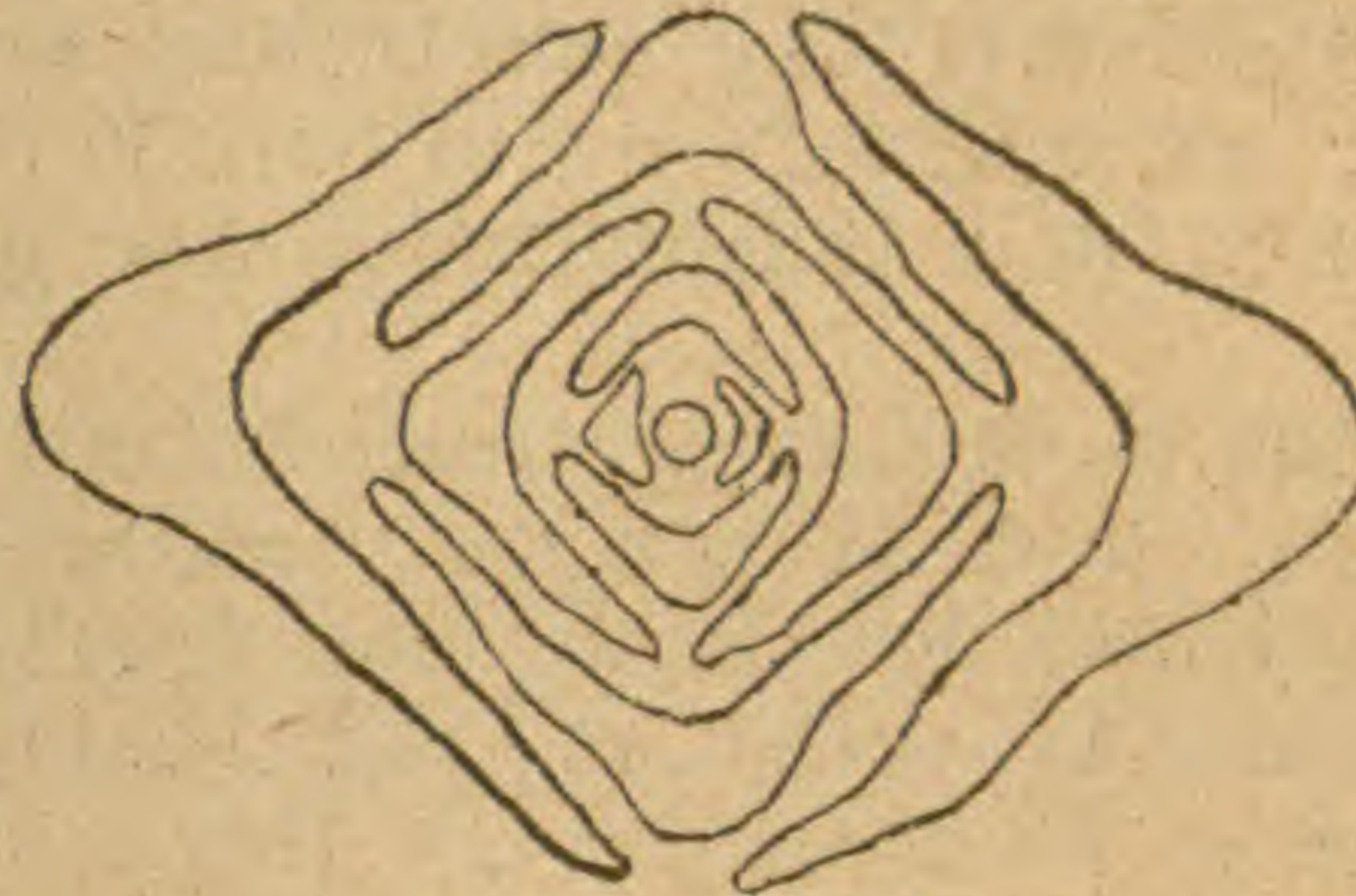


Fig 6.

Fig. 5, 6. Knospenquerschnitte von *Stellaria nemorum*.

en äusserer Spirotrophie und Richtung der Gefässspiralen wurde nur in sehr engem Ausmass gefunden: rechts-spirotrophe Sprosse scheinen durchschnittlich etwas mehr rechts gewundene, also normale, Spiralgefässe zu haben als linksspirotrophe. Trotz

Untersuchung an ziemlich reichem Material soll ein genauerer Bericht erst nach erneuter Nachuntersuchung gegeben werden.

Anhangsweise sei erwähnt, dass von der einst von JAMIESON behaupteten Eiweissbildung bzw. Stickstoffassimilation in den Haaren von *Stellaria media* bei *St. nemorum* durchaus nichts zu finden war. Doch treten in Epidermiszellen und Haaren der im Winter bei gehemmtem Wachstum reichlich assimilierenden Pflanzen sehr zahlreiche Drüsen an den Wänden auf, die wohl aus gummiähnlichen Massen bestanden und einen Teil der Eiweiss-Reaktionen lieferten (Fig. 8, 9).

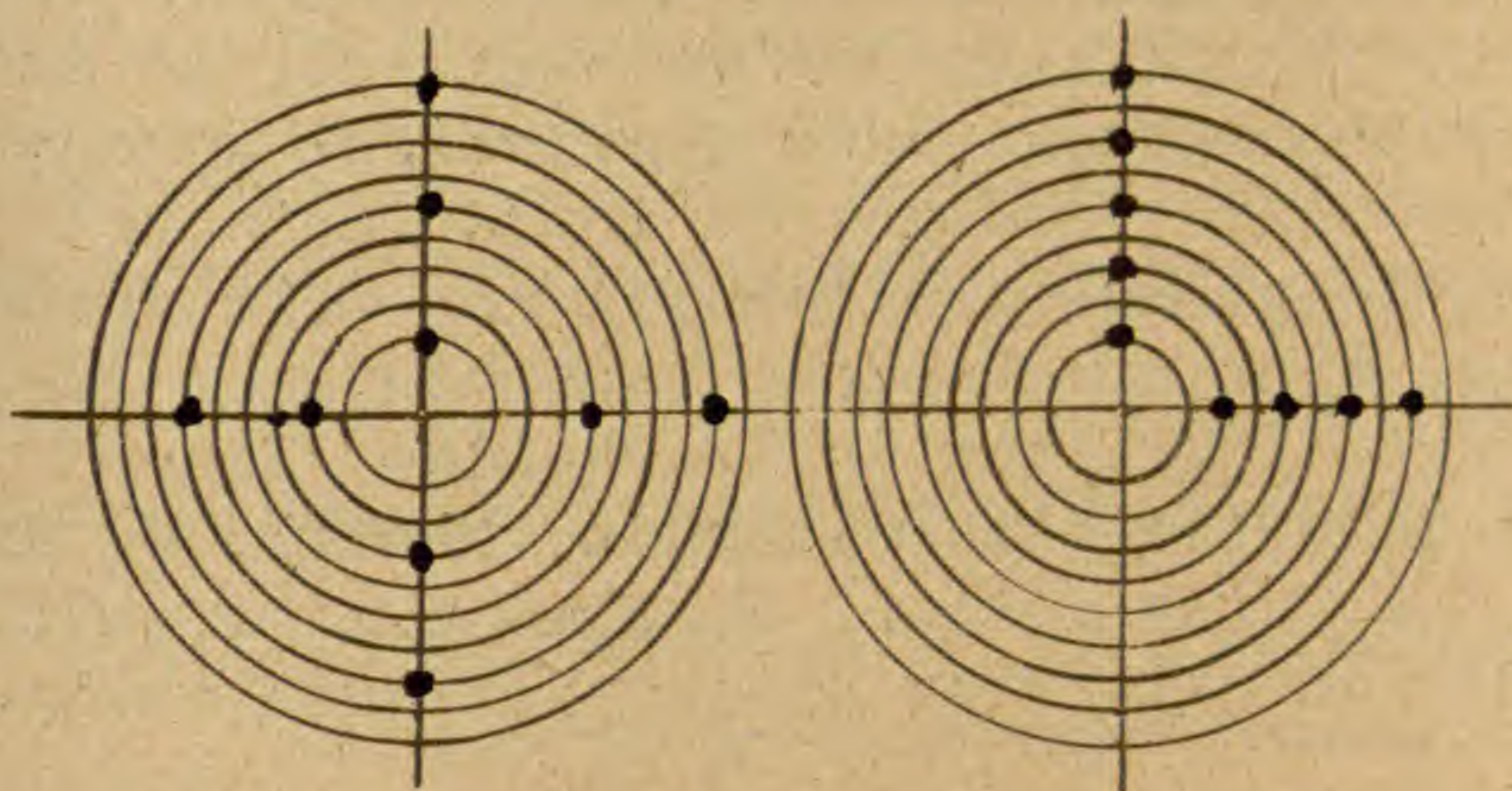


Fig. 7. Schema der Knospenstellung an plagiotropen Sprossen von *Stellaria nemorum* (links) und *Saponaria oxymoides* (rechts).

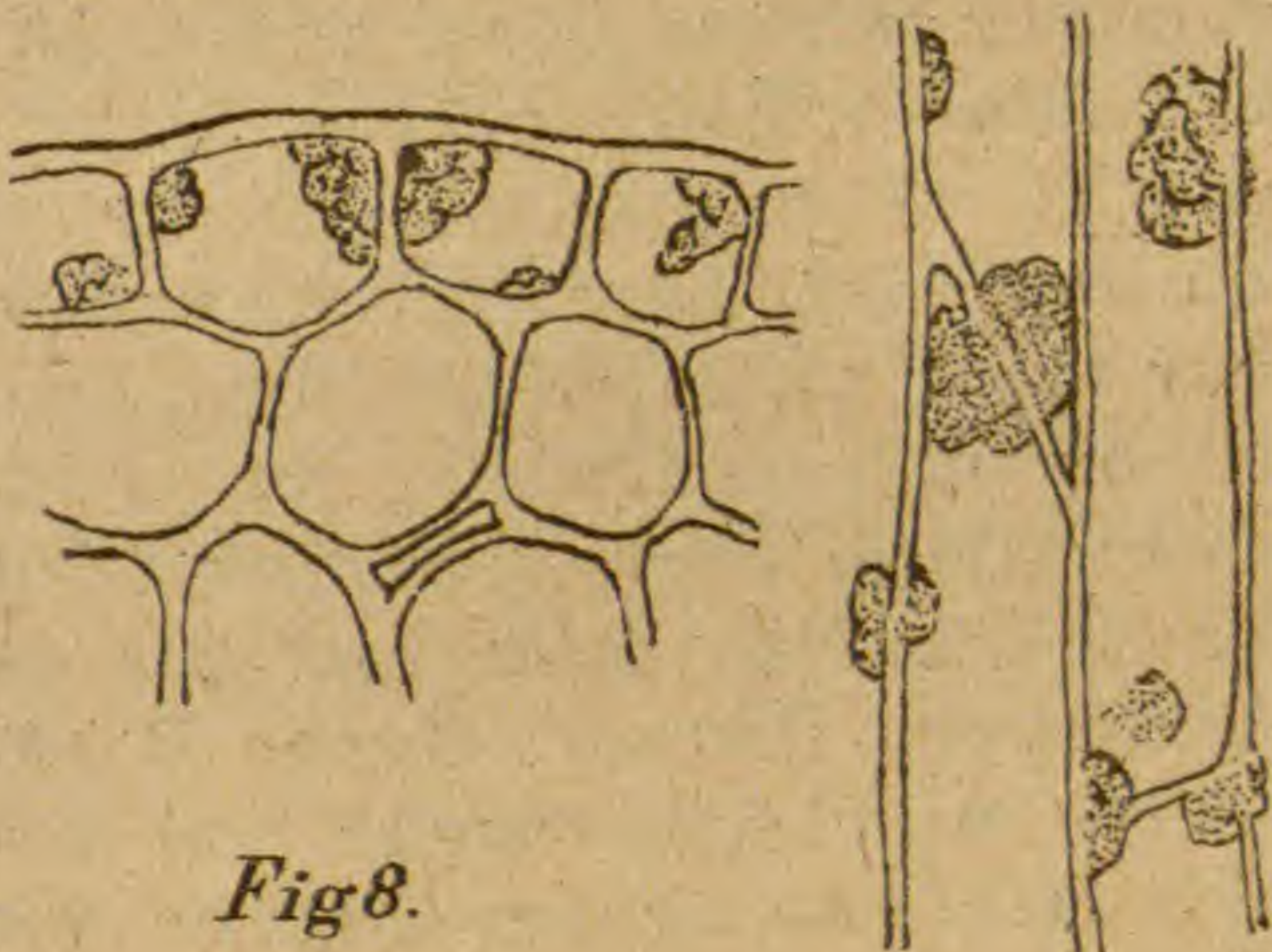


Fig 8.



Fig 9

Fig. 8, 9. Eiweissähnliche Drüsen.

CIRCAEA.

Verschiedene *Circaea*-Arten, besonders *C. intermedia* und *C. lutetiana* sind wiederholt zu experimentellen Versuchen herangezogen worden, besonders von GOEBEL (1880, 1893, 1908) und DOSTAL. Es sei zuerst kurz über die Arbeiten des letzteren Autors berichtet. Er versuchte Einblick in die verschiedene morphologische Qualität der verschiedenen Regionen des Stengels zu gewinnen, indem er isolierte Knotenstücke oder Längshälften davon mit je 1 Knospe als Steckling benützte, wobei die Blätter entweder belassen oder entfernt wurden. Im ersteren Fall

änderte sich die Qualität der Achselknospen in einer kontinuierlichen Reihe von der Basis entnommen bis zu den apikalen Stecklingen, wenn möglichst wenig entwickelte Achselknospen allein verwendet wurden. Die untersten ergeben typische, langgliedrige, kleinblättrige, plagiotrope Ausläufer, diesen folgten Sprosse, deren proximaler Anfang ausläuferartig war, aber nach kurzem Verlauf in einen sich

aufrichtenden, kurzgliedrigen Laubspross übergang; die nächsten lieferten von Anfang an aufgerichtete Laubtriebe begrenzten Wachstums, doch noch ohne Blüten, die obersten fortschreitend ausgesprochen kurze Blütenstände. Alle Seitensprosse zweiter Ordnung waren Ausläufer mit z.T. senkrecht abwärts gerichtetem Wuchs und in solche giengen auch z.T. nicht mit Blüten endende relative Hauptaxen über. Ganz anders die blattlosen Stecklinge. Hier entstanden zunächst stets aufrechte Laubtriebe, die nicht zur Blütenbildung schritten, sondern entweder ihr Wachstum allmählig einstellten oder zu Ausläufern wurden. Verdunkelung der Blätter wirkte wie Entfernung derselben, d.h. die Ausschaltung der physiologischen Tätigkeit wie vollständige Abwesenheit.

Diese Versuche wurden zunächst wiederholt und im grossen Durchschnitt die gleichen Ergebnisse erhalten, doch wichen die einzelnen Pflanzen viel mehr als nach DOSTAL zu erwarten war, von der Regel ab, was freilich schon DOSTALS veröffentlichten beide Protokolle ahnen liessen. Als Mittelbildung sind jedoch die gefundenen Ergebnisse zweifellos ganz richtig und in ihrer Regelmässigkeit auffallend. DOSTAL erklärt die Resultate in erster Linie aufgrund der Verschiedenheit in der Assimilationsleistung der Blätter, wobei er anscheinend auf qualitative Differenzen weniger Wert legt als auf das Verhältnis zwischen mineralischen und organischen Nährstoffen. Relatives Überwiegen der ersteren soll aufrechte Laubtriebe entstehen lassen, starkes Vorwalten der letzteren Blütenbildung bewirken, bei mittleren Verhältnissen sollen Ausläufer entstehen. Wir werden darauf noch zurückkommen, hier aber erwähnen, dass DOSTAL auffallend wenig die so sehr verschiedene Bewurzelung der Stecklinge berücksichtigt. Wenn er z.B. bei blattlosen Stecklingen direkt von einer Überschwemmung mit mineralischen Nährstoffen zu sprechen geneigt ist, so ist das bei unbewurzelten, in Sand (nicht näher bezeichnet) oder Quellwasser gezogenen Stecklingen nicht ganz verständlich, und dass diese wenigstens in der entscheidenden Zeit fast oder ganz wurzellos waren, folgt aus Abbildungen und z.T. Protokollen. Ferner wäre zu berücksichtigen, dass sich die Knospen verschiedener Insertion von allem andern abgesehen auch durch ihr Alter unterscheiden. Eine scharf abgegrenzte, auch physiologisch und potentiell abweichende, blattlose, untere Region kann ich nicht finden, sondern nur eine weitere Zunahme der "basalen Tendenzen". Das Abfallen der Blätter von diesen untersten Knoten ist auch weitgehend von zufälligen Bedingungen abhängig.

Zunächst soll kurz eine Darstellung der Versuche gegeben und dann versucht werden, ein einheitliches Bild zu bekommen.

Es war zu prüfen, wie sich die ganze Pflanze unter verschiedenen Lebensbedingungen bezüglich Form und Formwechsel verhielt, vor allem ob auch hier durch Darbietung von viel oder wenig mineralischen Stoffen bzw. Sonnenlicht zur Assimilation wesentliche Differenzen zu erzielen sind. Die Pflanzen wurden dazu teils in sterilem Sand, teils in fetter Erde, teils in mässigem Schatten bzw. vollem Licht gezogen und trocken oder feucht gehalten. Dabei war nun in allen Fällen der Entwicklungszyklus im wesentlichen derselbe. Es sei nur ein Beispiel gegeben. *Circaea intermedia* unterliess in trockener, sonniger Sandkultur alle oberirdische Verzweigung, im Extrem selbst den Blütenstand, die Pflanzen waren einaxig-aufrecht, verloren ihre Blätter früher, entwickelten aber ganz normal unterirdisch eine freilich kleine Zahl vollkommen normaler Knöllchen. Dicht daneben in nährhafter Erde und bei reichlicher Wasserzufuhr entstanden oberirdisch reich verzweigte Formen, deren Nebenaxen, doch selbst auch die meist schräge Hauptaxe stark zu Plagiotropie und Ausläuferform neigten. Knöllchen normal, zahlreich, nach Entfernung des Topfes vom Ballen als dichter, weisser Ring in 2 - 5 cm Tiefe erscheinend. Ihre weisse Farbe ging am Licht in beiden Fällen rasch in rot über. Ganz analog ist der Unterschied zwischen Hunger- und Normalformen von *Circaea lutetiana*. Hier ergab ein besonders kräftiges Exemplar als Beweis für die enorme vegetative Propagation 95 selbständige "Rhizomknöllchen". Im übrigen zeigte sich, dass wie sonst auch allzu schwache Belichtung und starke mineralische Ernährung die Blütenentfaltung wenigstens relativ hemmt. Weitgehende Entblätterung änderte wenig, gegen vollständige Verdunkelung sind die Pflanzen ziemlich empfindlich, was sich auch darin zeigt, dass schon längere Verdunkelung der Hauptaxe die nächsten Nebenaxen zu Aufrichtung veranlasst.

Der Versuch, die Pflanze durch Umgeben der mittleren Partie mit feuchter Erde (in einem frei gehaltenen Blumentopf) zur Ausbildung einer zweiten "Basis" zu vermögen, misslang; horizontal gelegte, an der Spitze mit Erde bedeckte Triebe richteten ihre belichteten und z.T. ihre eingegrabenen Sprosse einfach wieder auf, an den Knoten, selbst sehr alten, entstanden allmählig gewaltige, einseitig untere Aufschwellungen. Wir ersehen daraus, dass der Entwicklungszyklus und auch die einzelnen Gestaltungen derart nicht wesentlich zu beeinflussen sind, daher also auch unter recht differenten Verhältnissen offenbar aus innerer Notwendigkeit und recht stabil erfolgt, was natürlich nicht heisst, dass er unabänderlich sein müsste.

Durchtrennung der Hauptaxe in verschiedener Höhe ergab folgendes: Der untere bewurzelte Teil wuchs beim Wegnehmen eines kleineren oberen Stücks fast unverändert weiter, sonst richteten sich die nächsten Seitenäste auf, bzw. bisher ruhende Knospen wurden zum Austreiben veranlasst, auch Seitenknospen und wenigstens bis Mitte des Sommers selbst unterirdische Teile verhielten sich so und wuchsen als Zweige aus, die (die basalsten mit grösster Verzögerung) zur Blütenbildung gelangten. Der obere Teil als Steckling erhielt sich selbst bei recht spärlicher Bewurzelung meist sehr gut und setzte die normale Entwicklung fort, wenn er dieselbe auch nicht immer vollenden konnte, was aber meistens einschliesslich der Samenreife geschah. Die Serialknospen solcher Stecklinge bildeten sich zu Ausläufern aus und zwar am jeweils basalen Teil am stärksten, an Stecklingen selbst, die den obersten Teilen entstammten. Von Anfang Oktober ab aber nahmen auch Seitenachsen, die noch nicht durch Blütenbildung dazu unfähig waren, ± Ausläufercharakter an, das gleiche war zuweilen mit der Terminalknospe selbst der Fall (GOEBEL hat das schon vor langem beobachtet) und ebenso, was nachgetragen sei, mit wenig entwickelten Seitenachsen bzw. Knospen, welche basalen Knoten der ursprünglichen Pflanze angehörten. Wir schlossen daraus, dass bis zum Ende des normalen Entwicklungsganges hin derselbe auch nach tiefgreifenden Eingriffen trotzdem eingehalten wird, dass aber ganz gegen Schluss desselben eine gewisse Umstimmung eintreten muss und Formen liefert, die sich auch ergeben durch die Entwicklung von Organen, die ohne Eingriffe sich nicht entwickelt hätten.

Die Ergebnisse der Einzelstecklingskulturen nach DOSTAL brauchen nicht nochmals geschildert, sondern nur einzelnes hervorgehoben zu werden. Auf den Durchschnittscharakter der DOSTALschen Berichte ist schon hingewiesen. Auffallend war zunächst, dass die Qualität der Seitensprosse durch gute oder sehr schlechte Bewurzelung sehr wenig beeinflusst wurde; wurzellose und reich bewurzelte, sonst gleiche Knoten lieferten wenigstens zunächst qualitativ gleiches, dann machte sich schlechte Bewurzelung mehr in Wachstumsverlangsamung als anderweitig bemerkbar. Sehr wesentlich ist auch der Umstand, dass von zwei Knospen oft ganz verschiedene Gebilde hervorgingen, sogar z.B. aus der einen ein kurzer Blütenstand, aus der andern, die gewöhnlich wenigstens anfangs in der Entwicklung zurück war, ein typischer Ausläufer, wohl als Zeichen für die Neu-Ausbildung einer gewissen Polarität in dem neuen Individuum. Bei Stecklingen, denen nur 1 Blatt belassen wurde, sass die Verschiedenheit der beiden Triebe, der Ausläufer, bald in der Blattachsel, bald umgekehrt, lauter Verhältnisse, die man nicht mit dem einfachen Namen Korrelation verdecken kann, wenn man sonst kausales Verständnis anstrebt. Merkwürdig war ferner noch, dass bisher steil aufwärts wachsende Laubtriebe, die sich zum Blühen anzuschicken schienen (entstammten mittleren Knoten, im August), nicht selten zunächst ohne sonstige morphologische Veränderung in scharfem Ruck sich abwärts wendeten, was seltener auch bei Blütenständen selbst sich ereignete. In ersterem Fall ging der Trieb dann allmählig in einen Ausläufer über, was in letzterem Fall nicht beobachtet wurde. Sehr konstant waren alle Seitentriebe relativ zweiter Ordnung unterhalb eigentlicher Blütenstände steil abwärts wachsende typische Ausläufer, die selbst an kurzen, nur mit 2 Laubblättern versehenen Blütenstandszweigen dicht unterhalb der hier gehäuften Blüten entsprangen und z.T. sehr kräftig sich entwickelten. Nur eine Anzahl aus blattlosen Knoten der Mittelregion entsprungene, ausserordentlich kräftige und vor allem sehr reich bewurzelte Laubtriebe, deren proximale Teile also oft horizontal waren, die aber nicht blühten,

hatten als Seitentriebe neben basalen Ausläufern weiter oben kräftige, aufrechte Laubtriebe, also ein bemerkenswerter Fall.

Eigens seien hier die Serialknospen besprochen. Sie entspringen charakteristischer Weise nicht eigentlich an der Hauptaxe selbst, sondern an der Aussenseite der lange wachstumsfähigen ersten Knoten der Seitenäste. Wenn sie normal an der intakten Pflanze nicht austreiben, wird man das mit Recht der Tatsache zuschreiben, dass der "ausläuferbildende" Nahrungsstrom an ihnen vorbei der Basis der Pflanze zuströmt, die offenbar dafür eine stärkere Anziehungskraft besitzt. Isoliert man aber Knoten mit ganz wenig entwickeltem, zum Blütenstand disponiertem Haupt-Seitenast und bereits deutlicher Serialknospe, so entwickeln sich beide beim Steckling trotz der sicherlich nicht wesentlich verschiedenen Ernährung ziemlich gleichzeitig in verschiedener Weise, der Seitenast zum Blütenzweig, die Serialknospe zum Ausläufer. Ihre nun sehr starke Anziehungskraft zeigt sich durch ihr Wachstum, das oft den Blütenzweig weit übertrifft, ihre gute Verbindung mit dem ersteren in der Tatsache, dass oft sehr starke derartig entstandene Pflanzen nur an dem Serialausläufer bewurzelt sind, dessen Basalstück damit gewissermassen umgekehrt zur Basis der neuen Pflanze wurde. Die Serialknospe ist in allen Fällen, selbst weit oben, weitgehend zum Ausläufer disponiert. Sind mehrere hintereinander vorhanden, so entwickelt sich die obere meist schwach und mehr aufwärts, die untere zum typischen Ausläufer. Der Einfluss der Polarität und der durch die Stellung bedingten Induktion wird hier besonders deutlich, beide aber sind nicht ganz stabil, wie wir schon sahen und noch sehen werden.

Benützt man als Stecklinge längere entblätterte, mittlere Sprossstücke, so entwickeln sich alle oberen Knospen trotzdem zu Blütenständen, entfernt man die Knospen frühzeitig, so bilden die oberen Serialknospen aufrechte Laubtriebe, die aber nur verspätet oder gar nicht blühen. Am unterirdischen Teil entwickeln sich vielfach anstatt der absterbenden Knospen die Serialknospen, und zwar als Knöllchen, ein Beweis dafür, wie stark die Anziehung der Serialanlagen für diesbezügliche Baustoffe ist, und zwar ganz zu unterst zu "stiellosen" Knöllchen, weiter oben zu Knöllchenausläufern. Im übrigen weisen derartige Stecklinge bei starkem Wachstum in den Seitenaxensystemen oft ganz unregelmässige, sonst nicht beobachtete Verzweigung auf, indem oft die beiden Blätter eines Paares auseinander treten, indem ferner einzelne Seitenteile höherer Ordnung die relative Grundaxe, die zu einem spärlichen Blütenstand wird, und ihren überholten Partner sympodienartig zur Seite drängen, offensichtlich weil mit Eintritt der neuen Verhältnisse wieder die Bedingungen für vegetatives Wachstum besser werden, die schon weitgehend zu Blütenständen disponierten Seitenachsen zweiter Ordnung aber dazu nicht mehr geeignet sind.

In Wasserkultur gedeihen *Circaea*-Arten sehr gut, bilden ausserordentlich reichlich Ausläufer, deren Bildung an und für sich überhaupt durch Licht nicht beeinträchtigt erscheint, wie DOSTAL angibt, und zwar werden diese Ausläufer ausserordentlich lang, sind aber besonders am Licht nicht imstande, Knöllchen zu erzeugen. Im Dunkeln sind Ansätze dazu vorhanden, allein zu typischer Ausbildung kommt es nicht. Ob zu den Wasserkulturen äusserst verdünnte oder konzentriertere Nährlösung (0,2% KNOP) verwendet wurde, war wesentlich gleichgiltig. Während des Winters warm (15°) gehalten, wuchsen die Ausläufer ununterbrochen, wenn auch langsam weiter.

Wir betrachten nun das Verhalten der Knöllchen, um die Erscheinungen bei deren Austreiben mit den obigen vergleichen zu können. Im Dezember findet man bei *Circaea intermedia* von etwa 15 cm Tiefe bis nahe zur Oberfläche 5-6 cm lange, höchstens 0,5 cm dicke (dickste Stelle weit vorn) typische Knöllchen, während *C. lutetiana* meist in 10 - 20 cm Tiefe mehr oder weniger horizontal liegende, oft stark verkrümmte Rhizomstücke von 10 - 25 cm Länge und geringer Verdickung gegen das Ende zu bildet. Die letzten Internodien sind gewöhnlich schwächer und steil aufwärts gekrümmt. In beiderlei Gebilden findet man sehr reichlich Stärke, fast keinen reduzierenden Zucker. Bis gegen Ende des Jahres lassen sich die Knöllchen nicht antreiben, auch die üblichen Treibverfahren führten zu keinen brauchbaren Resultaten. Von Ende Dezember ab aber setzte im temperierten Haus (15°) Wachstum.

ein. Am Licht bildete *C. lutetiana* ganz langsam einige sehr stark verdickte Knoten, dann wurde das Längenwachstum lebhafter, das Rhizom schlüpfte wieder in den Erdboden hinein, unterhalb der Erdoberfläche war die anfängliche Anschwellung unmerklicher, das Rhizom wuchs als solches langsam weiter. Wir nehmen an, dass die Mobilisierung von Reservestoffen zu einer Zeit eintrat, in der das Wachstum des Vegetationspunktes noch in der Ruheperiode sich befand und jedenfalls noch nicht zu der intensiven Tätigkeit bereit war, wie sie zur Bildung eines aufsteigenden Laubsprosses nötig ist. Zucker war nun im Rhizom ziemlich reichlich vorhanden, die Bewurzelung spärlich. *Circaea intermedia* war zu gleicher Zeit gleichfalls zum wirklichen Austreiben noch nicht bereit, doch drangen hier die langsam sich verlängernden Knöllchen nicht immer in den Boden ein, wuchsen im Gegenteil meist etwas aufwärts, die in der Erde sogar sehr steil bis senkrecht, während sich etwa bildende Seitentriebe als typische Ausläufer in den Boden begaben, wo sie nach einer Anzahl dünner langer Internodien Knöllchen bildeten. Also bereits auf diesem Stadium Ausläuferbildung! Anfang Februar waren die Terminalknospen zu kräftigen Pflanzen geworden, aber das Längenwachstum blieb äusserst gering, der Habitus also fast rosettenartig. Am oberirdischen, mit ziemlich grossen Blättern besetzten Teil entsprangen zahlreiche schwache Ausläufer, die sich sofort in den Boden begaben und

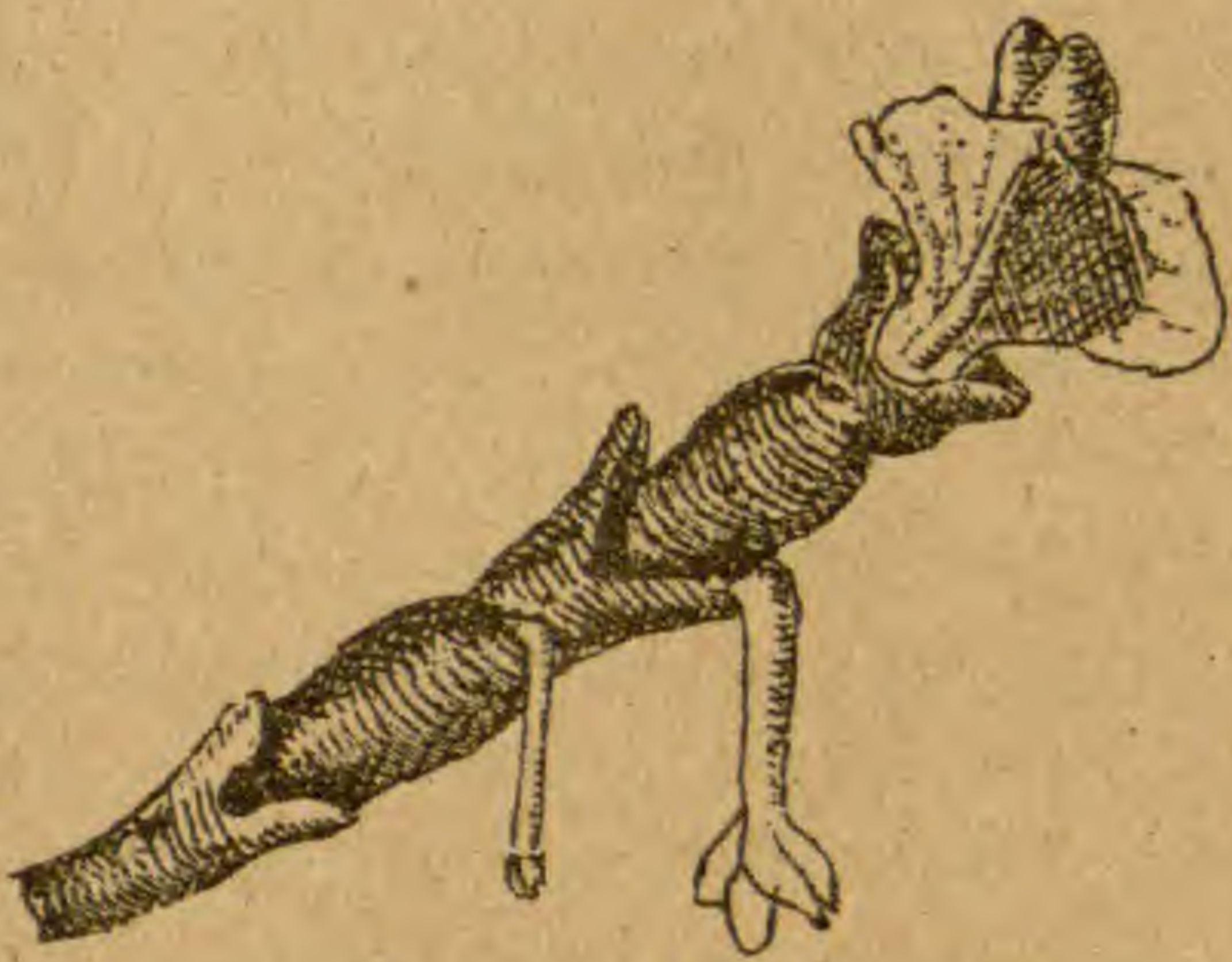


Fig. 10. *Circaea lutetiana*, vorzeitig getrieben.

dort nach kurzem Verlauf, ebenso wie die zahlreichen unterirdischen Stolonen, wieder Knöllchen bildeten (Fig. 10). Ende Februar hatten sich bereits etwa ebenso viele Internodien gebildet als sonst an aufrechten Pflanzen im Laufe des Sommers, aber sie blieben kurz, die Terminalknospe wandte sich schliesslich abwärts und wurde in einigen Fällen sogar zum Ausläufer, alle Seitenäste, die bis zu oberst reichlich entsprangen, drangen sofort in den Boden ein und bildeten Knöllchen. Zucker war in den Rhizomen nun sehr reichlich vertreten. Nicht alle Rhizome hatten so frühzeitig getrieben; diejenigen, welche erst Ende Februar zu treiben begannen, oder solche, welche erst zu dieser Zeit warm gehalten wurden, trieben fast ausnahmslos in normaler Form aus oder zeigten jene Hemmungsformen höchstens als bald überwundenen Übergang. Wir sehen für diese merkwürdigen Vorgänge keine andere Erklärungsmöglichkeit als die, dass die Bereitstellung grösserer Mengen unmittelbar verwendbarer Baustoffe durch die Bedingungen des Experiments zu einer Zeit erfolgt, zu der aus irgendwelchen Gründen das Wachstum noch nicht oder doch nicht mit der Intensität erfolgen kann, wie es zur Bildung eines normalen Sprosses nötig wäre. Wir werden darauf noch zurückkommen.

Bevor auf das Verhalten im Dunkeln austreibender Knöllchen eingegangen sei, muss einiges von den Erfahrungen bei der Wasserkultur angeführt werden. Es wurde schon drauf hingewiesen, dass nur im Dunkeln Knöllchen entstehen, aber auch diese an den stärkeren Zweigen nicht sehr ausgeprägt, insofern sie gewöhnlich "durchwachsen". Es scheint also Dunkelheit und eine gewisse Wasserarmut die Entstehung von Ruheorganen zu fördern 1). Wie GOEBEL betont hat, entstehen am Licht an den Stolonen kleine Laubblätter, im Dunkeln aber Schuppenblätter, und zwar kann man durch wiederholte Belichtung bzw. Verdunkelung diesen Wechsel am gleichen Spross mehrmals hintereinander bewirken. Am Licht wachsen die Ausläufer in Wasserkultur wie in feuchter Luft schräg abwärts, kräftige Triebe meist nur bis etwa 45° geneigt, schwächere Nebenachsen viel steiler. Nach längerem Wachstum in Wasserkultur haben sich die ersteren zuweilen auch am Licht bis fast horizontal gestellt, offenbar eine ähnliche Umstimmung wie sie unter ganz anderen Umständen bei hoch im

1) Im Licht bilden sich gegen Herbst zu zwar auch zuweilen verkürzte und verdickte Internodien, doch lange nicht bei allen Ausläufern und stets nur als bald wieder aufgegebenen Durchgangsform.

Boden entspringenden Stolonen stattfindet, eine Stellung, die aber hier bei weiterem Wachstum wieder in schräg-abwärts übergeht. Im Dunkeln herrscht Plagiotropismus vor, doch nicht ganz konstant. In alten Wasserkulturen kommen die Pflanzen zu normaler Zeit reichlich zur Blüte und erzeugen vor dem Absterben der oberen Teile an der Basis noch zahlreiche, kurz bleibende Ausläufer, die im Gegensatz zu den älteren bald ihr Wachstum einstellen und sich verdicken, also sehr klein bleiben. Alle diese in Wasserkultur erhaltenen Knöllchenformen verhalten sich beim Austreiben ganz ähnlich den normal in der Erde entstandenen, insofern sie nämlich bei vorzeitigem Antreiben in Stolonen auswachsen. Die nicht verdickten Ausläufer-Enden der Lichtkultur wenden sich im Licht nach abwärts und schwellen nun oft zu Knöllchen an, ein Vorgang, der offenbar durch das Abtrennen und die Entfernung aus dem Wasser nun selbst im Licht möglich wird.

Es wurde mit Knöllchen von *Circaea intermedia* versucht, ob bei Austreiben in konstantem Dunkel ähnliche Erscheinungen eintreten, wie sie z.B. bei der Kartoffel bekannt sind. Bei den im Februar vorgenommenen Versuchen wuchs die Hauptaxe vertikal in die Höhe, die Seitentriebe, die normal erst dann sich entwickeln, wenn bereits oberirdische Teile ziemlich reichlich vorhanden und die dann zu Ausläufern werden, wuchsen nach einiger Zeit aus und zwar gewöhnlich nur 2 an der Basis in Form von schwach aufsteigenden, langgliedrigen Zweigen. Über diese dreiaxigen Gebilde, die recht gross (Seitenachsen bis 15 cm lang!) wurden, kamen die Pflanzen nicht hinaus, bildeten dann an den Enden kleine, stärkereiche Knöllchen und starben dann bis auf diese ab. Wurden sie vorher an Licht gebracht, so bildeten sich alle Stolonen zu kurzen, sehr verdickten, aber mit grossen Blättern versehenen Sprossen um, also gewissermassen beblätterte Knöllchen, die dann ihr Wachstum zunächst einstellten und erst nach längerer Zeit zu kleinen normalen Pflanzen auswachsen. Das Licht hat hier also einmal das Längenwachstum der pathologisch veränderten Pflanzen gehemmt, was im Zusammenhang mit dem Nachströmen von mobilen Reservestoffen zur Anschwellung führte, es hat aber anderseits die Blätter zur Entwicklung gebracht. Es war also gelungen, das Wachstum zu einer Zeit zu hemmen, zu welcher längst die Disposition zur Bildung aufrechter, grossblättriger Sprosse bestand, sich aber wegen des Lichtmangels nicht verwirklichen konnte und dadurch jene sonderbaren Mittelbildungen zu erhalten. Übrigens erwies es sich als gleichgültig, ob man nach Überführung an das Licht den Pflanzen reichlich mineralische Nährstoffe bot oder nicht.

Es mussten noch positive Befunde über den Chemismus erhoben werden, um damit eine versuchte Erklärung der Erscheinungsreihen in Einklang zu bringen. Eine Aschengewichtsbestimmung ist hier von nicht allzu hoher Bedeutung, schon des in allen Teilen der Pflanze vorhandenen vielen Oxalats wegen. Ferner kommt ja für eine Theorie nicht der Mineralstoff-Gehalt des Ganzen in Betracht, sondern der in den Vegetationspunkten, zwei voneinander nicht notwendig direkt abhängige Grössen. Immerhin musste die Bestimmung von Interesse sein und ergab (vorgenommen im Juli) folgendes Resultat (*Circaea lutetiana*):

Oberirdische Teile der Pflanzen:	Frischgewicht	12,0 g
	Trockengewicht	3,27 g = 27,2%
	Asche	0,25 g = 7,7% d. Tr.
Rhizom:	Frischgewicht	42,0 g
	Trockengewicht	12,49 g = 29,8%
	Asche	0,5 g = 4,56% d. Tr.

Also während der Wassergehalt fast gleich war, zeigte sich der Aschengehalt in den oberen Teilen der eben aufblühenden Pflanze wesentlich höher. Wie gesagt ist es leider nicht möglich, die Konzentrationsverhältnisse der zirkulierenden Lösungen bzw. der jeweils mobilen Stoffe zu ermitteln und dadurch wird dem an sich ganz interessanten Resultat viel von seinem Wert genommen.

Zucker fand sich im Spätherbst in den Rhizomen fast gar nicht, während des Winters war seine Menge gering, stieg aber im Frühjahr rasch an und zur Zeit des Austreibens war die so beweglich gemachte Stoffmenge recht reichlich, doch überwog sicherlich noch die unbewegliche Stärke. Mitte April, als die Erdknospen eben die Oberfläche erreichten, war im hintersten Teil des Rhizoms von *C. luteti-*

ana nurmehr sehr wenig Stärke zu finden, desgleichen der meiste Zucker schon ausgewandert, im mittleren Teil neben wenig Stärke ziemlich reichlich Zucker, im vordersten auch noch etwas Stärke, aber ausserordentlich viel Zucker. Wenn man also Zuckers als mobilen und jederzeit verwendbaren Baustoff ansieht, so ist davon zur Zeit des Austreibens sehr reichlich vorhanden, ein Umstand, der für die Erklärungsversuche entwicklungsgeschichtlicher Art sehr inbetracht kommt, wobei aber auch zu betonen ist, dass zu dieser Zeit auch ein reich entwickeltes Wurzelsystem an allen Rhizomteilen (mit Ausnahme der ältesten) zur Verfügung stand.

Bevor wir nun versuchen uns ein Gesamtbild zu entwerfen, sollen einige allgemeine Bemerkungen vorausgeschickt sein. Wir können die pflanzliche Form bzw. den Formwechsel einer Art unter drei Gesichtspunkten betrachten:

1. Rein beschreibend, eine Aufgabe, die in gewissen, mehr äusserlichen Grenzen voll lösbar ist und für sich selbst besteht.

2. Wir können die Tatsachen gewissen, durch vielerlei vergleichende Beobachtung gewonnenen Begriffen unterzuordnen suchen und damit ein gewisses Verständnis anbahnen. Solche Begriffe wären etwa Stimmung der Pflanze bzw. Periodizität, Induktion, Polarität, Korrelation. Zu betonen ist, dass es sich dabei keineswegs um reine Begriffskonstruktionen handelt, die nur vom Menschen aus irgendwelchen Gründen und nur für ihn zweckmässig willkürlich in das Pflanzenleben hineingeschoben wurden, sondern zweifellos um gewisse Realitäten, deren tiefere Ursache zunächst unerörtert bleibt. So kann unter Verzicht auf Letztes doch ein gewisses Verständnis, vor allem eine vergleichende Vereinheitlichung der unendlichen Mannigfaltigkeit pflanzlichen Geschehens erzielt werden. Aber einerseits dürfen diese Begriffe, bzw. das, was dahinter steckt, nicht als etwas unabänderlich und starr herrschendes betrachtet werden, sodass in allen Fällen mathematisch sicher Vorherbestimmung des kommenden möglich wäre (was freilich der Fall sein müsste, wenn wir den jeweiligen Ausgangszustand genügend genau kennen würden, wovon aber nirgends die Rede sein kann), andererseits dürfen wir nicht glauben, das wirkliche Geschehen in diese Begriffe, denen trotz allem doch eine gewisse Subjektivität anhaftet, unbedingt und immer hineinpresse zu können.

3. Wir versuchen, den Formwechsel rein kausal bzw. konditional auf chemisch-physikalisches Geschehen zurückzuführen, eine Aufgabe, die abgesehen von ihrer ungeheuren Komplexität zur Zeit deshalb nicht voll lösbar sein kann, weil wir einerseits nicht wissen, inwieweit das Lebensgeschehen überhaupt so begreiflich ist, andererseits aber noch viel weniger, wie wir uns die Ergänzung vorzustellen hätten. Freilich der einzelne Vorgang verläuft zweifellos rein "mechanisch", aber schon hier dürfen wir mit ungeheurer Steigerung einen Satz gelten lassen, den jüngst K. A. HOFFMANN für einfachste anorganisch-chemische Reaktionen aussprach: "Wenn die Reaktion eintritt, was von bis jetzt meist noch rätselhaften Bedingungen abhängt, ..." dann verläuft sie gesetzmässig. Man beachte das "wenn" und den Nebensatz. Dazu kommt weiters die enzymatische Natur, also wohl Lebensvorgänge. Ebenso wichtig wie die Konstellation der reaktionsfähigen Stoffe ist das Vorhandensein oder Fehlen von Enzymen, damit etwas geschieht und wie spezialisiert und bedingt ihrerseits wieder deren Wirksamkeit ist, ahnen wir bereits. Und endlich kommt noch die rätselhafte Selbstregulationsfähigkeit des Lebenden dazu, die das Geschehen in vorerst dem Grund nach noch ganz unverständlicher Weise massgebend beeinflusst.

Aus all' diesen Erwägungen heraus können wir eine allzu einfache "mechanische" Erklärung der Lebensvorgänge, besonders der entwicklungsgeschichtlichen, nicht annehmen; wollen aber unsererseits auch unsere Zuflucht nicht zu ganz schleierhaften Begriffen, wie "Lebenskraft" u.s.w. nehmen.

Versuchen wir nun den durch Versuche dargestellten Entwicklungsgang von *Circaea* danach zu verstehen. Im Frühjahr tritt normal die Endknospe des mit Reservestoffen, auch bereits mobilisierten, reich versehenen Überwinterungsorgans aus und entwickelt sich schnell. Dass das durch den Reichtum von gespeicherten Assimilaten erst möglich wird, ist selbstverständlich, aber keine notwendige Folge davon, denn wir sehen, dass bei früherem Antreiben zwar auch eine weitgehende Umwandlung der Reservestoffe eintritt und doch ein ganz anderes, meist viel langsames Wachs-

tum eintritt, indem der auch tropistisch ganz anders gestimmte Spross als Ausläufer in den Boden kriecht. Ebenso kann neben einem schwachen, normalen Laubspross durch offenbar die gleichen Reservestoffe ein dicht dahinter befindlicher Seitenpross als typischer Ausläufer bzw. Knöllchen sich ausbilden und sogar das Grossteil der Reserven sich aneignen. Endlich fanden wir, dass bei frühzeitigem Austreiben unter Umständen zwar ein Laubspross entsteht, der aber nur ganz schwach in die Länge wächst, eine Art Rosette bildet und oft sogar schliesslich als Ausläufer in den Boden zurückkehrt, was seine zahlreichen Seitensprosse schon vorher getan. Die Endknospe ist zur Zeit des Austreibens durch die Tätigkeit eines reichen Wurzelsystems zweifellos auch mit Aschenbestandteilen reichlich versorgt. Doch war beim vorzeitigen Austreiben das Wurzelwerk immer relativ zurück. Aber abgesehen davon, dass wir das auch erst "erklären" müssten, scheint der damit mögliche verschiedene Wert des Verhältnisses der mineralischen Substanzen zu den organischen Stoffen doch nicht morphogenetisch von allzu hoher Bedeutung im angezogenen Fall. Wie die diesbezüglichen Verhältnisse am entscheidenden Vegetationspunkt wirklich liegen, bleibt verborgen, denn einerseits ist die Versorgung mit beiden reichlich; andererseits auch der Verbrauch, die Bilanz also, unsicher. Äussere Einflüsse, wie Entfernung des grössten Teils des Reservestoffbehälters oder schwache bzw. stark mineralische Ernährung konnten in Versuchen nur quantitative, nie ausgesprochen qualitative Änderungen hervorrufen. Es bleibt nichts über das Vorhandensein eines Stoffes, etwa eines Enzyms, im Vegetationspunkt anzunehmen, der als Wachsenzym zunächst über die Intensität des Wachstums entscheidet. Wir könnten annehmen, während des Winters sei die Umstimmung des Vegetationspunktes zum Laubspross, möglicherweise auf enzymatischer Natur, noch nicht genügend erfolgt und so geschieht das Austreiben bei vorzeitiger Mobilisation der Reservestoffe als Ausläufer bzw. Knöllchen. Das Steckenbleiben bereits als gestauchte Laubtriebe entwickelter Terminalknospen wäre auf noch nicht genügende Aktivität bzw. vorzeitige Erlahmung des Wachsenzyms zurückzuführen. In ähnlicher Weise (siehe unten) wäre das Verhalten von Seitenknospen zu erklären. Was wir sonst "Stimmung" nennen, führen wir zurück auf stoffliche Basis, was freilich bis zum wirklichen Nachweis solcher Stoffe seine Berechtigung nur durch Analogie mit mancherlei Erfahrungen, besonders im Tierreich, hat. Anders als durch ein derartiges Abklingen eines Wachsenzyms können wir auch die Knöllchenbildung an bisher in die Länge wachsenden Ausläufern schwer verstehen; denn diese tritt auch bei Konstanz der äusseren Faktoren ein und zwar trotz reichlichster Stoffzufuhr, wie der Stärkereichtum des Knöllchens beweist. Ähnliches kommt ja bei vielen Speicherorganen vor. Schon GOEBEL hat als wahrscheinlichsten Grund für das Verhalten vorzeitig getriebener *Circaea*-Knöllchen allzu starke Überflutung des Vegetationspunktes mit mobilisierten Reservestoffen angenommen und unserer Auffassung ist das ja auch der Fall, doch nehmen wir weiter als Ursache dieser Überflutung, gestützt auf unsere Erfahrungen über Enzyme und Hormone, die enzymatisch bedingte Wachstumshemmung an, die in Verbindung mit der reichen Stoff-Zufuhr ein Knöllchen entstehen lässt. Wenn im Licht die Knöllchenbildung offenbar gehemmt ist, so kann das auf verschiedenen, nicht näher fassbaren Ursachen beruhen, ebenso wie wir ja auch den Grund des Entstehens von kleinen Laubblättern anstatt Schuppen im Licht kennen, nicht verwunderlich, da uns doch selbst der Mechanismus der Anthocyanrötung durch Belichtung, also ein viel einfacherer Prozess, noch ganz unbekannt ist.

Wenden wir uns nun der auffallenden Erscheinung der polaren Verteilung verschiedener Seitensprossformen zu, die insbesondere von DOSTAL in gewisser Richtung so genau studiert wurde, so ist von vornherein möglich, dass die einzelnen aufeinander folgenden Knospen von Anfang an verschieden "gestimmt" sind. Wir finden ja einen ganz bestimmten Entwicklungsgang bzw. Formwechsel z.B. bei vielen auch unter voller Konstanz der Faktoren einen bestimmten Zyklus durchlaufenden Annuellen, wir sehen aus rein innern Gründen die immer gleiche Aufeinanderfolge der Kreise in den Blüten, ein Verhalten, das bei noch geschlosseneren Systemen, wie etwa bei Tieren, die vergleichsweise hier genannt seien, noch gesteigert erscheint. Je offener ein System ist, desto leichter lässt es sich beeinflussen, die normale Entwicklungsreihe abändern, was bei Blüten, deren Anlagen jeweils

das Material für die Grundlegung des ganzen Gebildes bereits in sich tragen, auch infolge der raschen Aufeinanderfolge und der engen Raumverhältnisse begreiflicher-weise schwer oder derzeit unmöglich ist. Ist die Entscheidung darüber, ob die Blüte überhaupt entsteht, gefallen, dann ist der weitere Entwicklungsgang fast stets ein ganz bestimmter, insbesondere die Reihenfolge der Anlage ganz konstant. Wir nehmen also auch für *Circaea* in diesem Sinne eine von vornherein bestehende Induktion der Knospen an, d.h. die Knospe ist von vornherein besonders zu einer gewissen Entwicklung vorzugsweise geneigt. Ob hierher auch die starke Entwicklungshemmung der basalen, oberirdischen Knoten von *Circaea* gehört, kann ich nicht entscheiden. Was aber aus der Fülle der verschieden stark ausgeprägten Potenzen wirklich wird, das entscheidet sicherlich die Ernährung. Neben der Quantität der Nährstoffe ist entscheidend deren Qualität, einmal der organischen an sich, worüber unten noch einmal einiges erwähnt sein soll, dann besonders das Verhältnis der Assimilate zu den Aschenbestandteilen. Wir beobachten z.B., dass immer, wenn bei *Circaea* aufrechte, wachstumsfähige Laubtriebe entstehen, dabei reiche Aufnahme v. Aschenbestandteilen stattfindet, sowohl bei der Samenkeimung wie beim Austreiben im Frühjahr. Ebenso lernten wir bei unsern Versuchen über Stecklingspflanzen einen Fall kennen, wo gerade besonders reich bewurzelte Pflanzen abweichend auch Seitenachsen als aufrechte Laubtriebe ausbildeten und ebenso ist uns wiederholt die von andern Pflanzen schon bekannte Erscheinung aufgefallen, dass relativ reiche mineralische Ernährung die Blütenbildung verzögert, was sich hier z.B. darin äusserte, dass reich bewurzelte Stecklinge relativ lange beblätterte Triebe machten und dann erst zur Blüte schritten. Wir glauben aber nicht, dass bei DOSTALs Versuchen mit entblätterten Stecklingen die sehr reichliche mineralische Ernährung von Einfluss war, schon weil, wie gesagt, Wurzeln meist fehlten. Die Triebe unterschieden sich von denen an beblätterten Stecklingen nicht nur durch ihre Form, sondern auch durch ihre Grösse, denn sie waren ausserordentlich klein. Es liegt nahe anzunehmen, dass der Mangel an Nährstoffen überhaupt von vornherein die anspruchsvollere Ausläuferform nicht aufkommen liess. Es erscheint sehr wahrscheinlich, dass d. reichere Aschengehalt das Aufkommen von Laubtrieben nicht bloss passiv ermöglichte, sondern aktiv daran beteiligt ist, etwa durch Umstimmung der entscheidenden Verhältnisse in den Vegetationspunkten, was ja durch die kolloidchemisch festgestellte umfassende und tiefgreifende Beeinflussung kolloidaler Systeme allein schon wohl begreiflich ist. Doch ergaben die Versuche mit *Circaea*, dass die bloss Darbietung der Aschenbestandteile nicht immer ausschlaggebend sein kann, es kommt eben die Disposition der Pflanze hinzu sie aufzunehmen und zu verwenden. Demgemäss und im Zusammenhalt mit dem über Induktion gesagten sind Fälle, in denen in mineralreichem bzw. armen Boden keine wesentlichen qualitativen Differenzen auftreten, wie wir sie oft beobachteten, kein Gegengrund für die Annahme von der Bedeutung jenes Stoff-Verhältnisses.

DOSTAL nimmt an, die Verschiedenheit der Achselsprosse an beblätterten Stecklingen verschiedener Regionen beruhe auf wesentlicher Verschiedenheit der jeweils erzeugten Baustoffe bzw. der Qualität der Blätter. Wir können ihm da nicht ganz folgen. Die "ausläuferbildenden" Baustoffe stammen doch aus viel höher gestimmten Regionen (an der normalen Pflanze!) und werden nach unten nur zugeleitet. Wenn man aber die Baustoff-Verschiedenheit in der Art des jeweils gebildeten Plasmas sieht, so nähert man sich stark der obigen Annahme einer Induktion, denn diese letztere muss natürlich in dieser oder ähnlicher Weise begründet sein. Ferner ist ein Seitenzweig in der mittleren und höheren Region nicht von Anfang an tatsächlich "höher gestimmt" (die Erkennung dieser Stimmung beruht bei DOSTAL auf der Qualität der Achselsprosse!), die höhere Stimmung äussert sich nicht, wie b. alleiniger Bedeutung der jeweils verfügbaren Baustoffe zu erwarten wäre, sofort real an den Seitenzweigen, diese beginnen vielmehr mit $\pm$ zahlreichen Knoten, deren normal ruhende Achselknospen stark zu Ausläufern neigen, also niedriger gestimmt sind. Nach unserer Annahme würde die von Anfang an vorhandene Natur der Knospen im Zusammenhang mit der Art der Ernährung sie befähigen, rasch die niederen Stufen zu durchlaufen und nach oben an der Pflanze hin zunehmend früher zur Blütenbildung zu gelangen. Vielleicht spricht auch die "niedere" Stimmung der Serial-

und tropfenweise mit KOH versetzt, liefern wieder jene rote Lösung. Auffallend ist, dass z.B. mit 1 ccm 1/1 normal KOH die Rotfärbung in 2 ccm Presssaft sehr rasch und intensiv eintritt, mit 1/1 normal Ammoniak aber ausbleibt. Beim Erwärmen fällt das Kolloid sofort aus. Jod färbt ziemlich stark rosenrot (Jod-Alkohol wie Jod-Jodkali). Die Versuche, aus diesem interessanten Gerbstoff mittels Oxydation oder Reduktion zu bemerkenswerten Derivaten zu gelangen, insbesondere einen genetischen Zusammenhang mit dem Anthocyan zu finden, schlugen bisher nach allerdings nicht sehr zahlreichen Experimenten fehl.

Erwähnt mag noch sein, dass bei den *Circaea*-Arten die Anatomie von Sprossachsen und Knöllchen im wesentlichen übereinstimmt, dass Ausläufer und Knöllchen keine Andeutung von Dorsiventralität erkennen lassen, dass oft in ganz auffallender Weise die Endodermis durch ihren Stärkemangel mitten in dem sonst (mit Ausnahme der Gefässe) ganz von dichten Stärkemassen erfüllten Querschnitt auffällt, besonders nach Jodfärbung.

ADOXA MOSCHATELLINA.

Das Moschuskraut, heute als einzige Art einer Familie in die Nähe der Caprifoliaceen gestellt, ist eine zirkumpolar verbreitete Pflanze, die insbesondere wegen ihrer merkwürdigen und variablen Blütenverhältnisse viel untersucht wurde (verg. EICHLER, EICHINGER). Darauf soll hier aber nur gelegentlich eingegangen werden, vielmehr die Eigenschaften des Rhizoms, die Periodizität und etwaige Beeinflussbarkeit der Gestaltung den Gegenstand der Untersuchung bilden.

Adoxa ist eine typisch geophile und zwar monopodiale Pflanze. Nur das Hypokotyl wendet sich als einzige Hauptaxe nach oben. Das Epikotyl, das zwischen den relativ grossen, oft $\pm$ synkotylen Keimblättern entspringt, wendet sich am Licht alsbald nach abwärts, dringt unter einem Winkel von etwa 45° in den Boden ein, den nurmehr die Stammknospe nie mehr aktiv verlässt. Nach LAGERBERG erstreckt sich die Assimilationstätigkeit des Kotedonen bis in den Herbst hinein (zu Upsala), während hier die älteren Pflanzen im Juli zu assimilieren aufhören. Ich erhielt Keimpflanzen, die aus dem Winterfrost ausgesetzten, zu 1/3 gekeimten Samen hervorgegangen waren, Mitte April 1922, konnte mich aber von deren besonderer Langlebigkeit nicht überzeugen. Sie waren etwa 1 Monat später als unter gleichen Bedingungen kultivierte ältere Pflanzen assimilationsbereit und starben ca 6 Wochen nach diesen ab. Möglicher Weise hat LAGERBERG kultivierte Keimpflanzen, denn in der Natur fand er solche nicht, mit älteren Pflanzen am natürlichen Standort verglichen, was nach unsern Erfahrungen zu Irrtümern führen muss. Im Keimungsjahr bildet sich in der Regel nur das erste Primordialblatt, das nahe dem Epikotylanfang sass, als Laubblatt aus, blieb aber meist klein, erreichte selten eine Laminargrösse von 1 qcm, war aber oft samt Stiel nur 5 - 8 mm lang; seine Spreite war fast ungegliedert oder nur schwach dreigeteilt, der Stiel stets deutlich. Die folgenden blieben, auch wenn belichtet, zungenförmige Schuppen. LAGERBERG sah zuweilen etwa das dritte Blatt, obwohl unterirdisch dicht hinter dem Knöllchen entspringend, als aus dem Boden tretendes Laubblatt ausgebildet, was mir nie vorkam, wohl aber ähnliches an Ausläufern älterer Pflanzen. Die Gestaltungsfolge der Blattformen ist für uns wichtig wegen des Vergleichs mit analogen Erscheinungen im späteren Entwicklungsgang der Pflanze, wo unter erheblich andern Verhältnissen ähnliches beobachtet wird (siehe unten). Ferner erkennen wir schon an der Keimpflanze, dass nicht das Licht die Ausbildungsform der Blattanlagen in erster Linie bestimmt. Die unterirdische Keimaxe schwillt Ende Mai in 2 - 3 cm Tiefe zum ersten Knöllchen an, bei kräftigen Pflanzen folgen ihm bis in den Juli hinein einige sekundäre, an Axen zweiter Ordnung entstandene Knöllchen. Diese Seitenachsen entspringen aus den Niederblättern des Ausläufers, seltener des primären Knöllchens selbst. Von nun ab ist der Entwicklungsgang ein periodisch gleichheitlicher.

Die Hauptaxe bleibt, wie gesagt, stets unterirdisch. Von einem wellenförmigen Auf- und Absteigen konnte ich nichts bemerken oder wenigstens nicht ausgesprochen. Tatsache ist nur, dass der im Frühjahr austreibende Ausläufer zuweilen, besonders bei seicht liegenden Pflanzen, zunächst etwas schräg abwärts verläuft.

ein regelmässiges Ansteigen des Endes vor der Knöllchenbildung findet nicht statt. Freilich trifft man sehr oft im Frühjahr die austreibenden Knöllchen sehr wenig tief unter der Oberfläche. Allein das ist nicht die Folge eines Schräg-aufwärts-wachsens, man trifft die Knöllchen nämlich im Herbst meist wesentlich tiefer (bis etwa 6 cm normal). Höher gelagert werden sie nun sehr häufig rein passiv durch das sogenannte "Ausfrieren", was an vielen von *Adoxa* bewohnten Standorten (wenig bewachsener Boden unter Gebusch, Lockerboden u.s.w.) besonders stark stattfindet (analog in den Gartenbeeten der Gärten!) und gerade deshalb dürfte die unten genannte Umstimmung der Ausläufer durch Licht der Pflanze besonders dienlich sein. Die schräge Lage vieler im Frühjahr treibender Rhizomknöllchen scheint auch durch Knöllchenform und Lage des Wurzelansatzes bedingte Ausfriererscheinung zu sein, wenigstens fand ich das in vielen Fällen bestätigt.

Im Mai bilden sich die ersten Knöllchen, gegen Anfang August von Nachzüglern abgesehen die letzten, aber merkwürdigerweise beginnt bei allen ziemlich gleichzeitig, wenigstens nie mit so grossem Zeitintervall, die weitere Entwicklung. Da wir für diese keine Aussenfaktoren direkt verantwortlich machen können, so müssen wir für deren Beginn eine innere, stoffliche Umwandlung annehmen, die nicht vom Alter des einzelnen Knöllchens, sondern von dem des ganzen Systems abhängt, indem eben die später entstandenen Knöllchen schon mit "reiferen" Baustoffen beschickt werden. Zuerst entwickelt sich eine Wurzel, die zunächst lange unverzweigt senkrecht abwärts geht, dann in ihrem obersten Ende eine Anzahl starker, zunächst flach streichender Seitenwurzeln bildet, sodass schon Ende Oktober meist ein reich entwickeltes Wurzelsystem vorhanden ist, das auffällt durch die langen, unverzweigten apikalen Strecken, bedeckt mit langen Wurzelhaaren, Solche bedecken als bis 5 mm hoher, zarter aber dichter Flaum die Wurzeln aller Feuchtluftkulturen. Mykorrhizen wurden nicht gefunden. Mehr als eine Wurzel bzw. Wurzelsystem bildet ein Knöllchen äusserst selten, der Ansatz liegt stets an der Unterseite. An unverdickten Ausläufern konnte ich trotz vielen Versuchen keine Wurzelbildung erzwingen. *Adoxa* stellt also gewissermassen eine allorhiz gewordene Homorhiza dar, denn das Knöllchen als Individuum betrachtet, was ja tatsächlich vom Herbst an zutrifft, ist trotz dem Mangel einer "Hauptwurzel" allorhiz, seine Wurzel als Adventiwurzel zu bezeichnen wird trotz dem stammbürtigen Ursprung niemand vertreten wollen.

Es erhebt sich die Frage, wodurch der Ort des Wurzelansatzes bedingt wird. Dazu muss vorausgeschickt werden, dass das Rhizom streng bilateral-symmetrisch gebaut ist ohne Andeutung von Dorsiventralität. Der Zentralzylinder hat wie eine diarche Wurzel 2 Gefässbündel, die ohne typisches Mark aneinanderstossen, das Xylem im Zentrum, das Phloem bei gewöhnlicher Lage oben und unten von der $\pm$ einheitlichen Xylemmasse. Die beiden Blattreihen liegen lateral, normal in der Horizontalebene. Diese normale Lage des Knöllchens kann bis um 90° ohne anatomische Änderung gedreht sein, Verhältnisse, auf die noch zurückzukommen sein wird. Die Wurzel entspringt nun genau auf der Unterseite, normal also mit den Blattreihen gekreuzt, kann aber bei anomaler Knöllchenlage fast bis zur Blattmedianen verschoben sein. Zweifellos bestimmt die Schwerkraft den Ort der Anlage. Dreht man ein Knöllchen nach Anlage der Wurzel um, so bildet sich eine neue an der jetzigen Unterseite nur dann, wenn die Anlage noch sehr jung, äusserlich nicht oder kaum sichtbar war. Sonst wächst die bereits angelegte Wurzel im Bogen nach unten. Entfernt man operativ eine junge Wurzelanlage, so ist die Pflanze nicht oder doch nur schwer in der Lage, eine neue zu bilden, beides Beweise, wiesehr die Einzahl der Wurzel festgehalten wird. Die Nebenwurzeln erster Ordnung, die grösstenteils dicht an der Hauptwurzel-Basis entspringen, sind anscheinend fast xyrotrop, stehen zunächst unter einem annähernd rechten Eigenwinkel ab und ragen z.B. in Feuchtluft-Dunkelkulturen bei horizontal liegender Hauptwurzel auch senkrecht nach oben. Solche Kulturen zeigen auch schon den Einfluss der Schwerkraft auf den Ort der Anlage. Hier wurden nämlich im Herbst an gewissen Kulturen kurze, schief nach abwärts strebende, knöllchenartige Ausläufer beobachtet. An ihnen war auch bei inverser Lage des Mutterknöllchens (Wurzelansatz nach oben) die Wurzel an der absoluten Unterseite entsprungen, also inbezug auf die ganze Pflanze gewissermassen

auf der entgegengesetzten Seite, da Torsionen nicht stattfanden.

Wie schon STAHL angegeben, stimmt mit der Nicht-Dorsiventralität des Rhizoms die Tatsache überein, dass irgendwie orientierte Ausläufer bei Belichtung sich stets in der jeweiligen Vertikalen krümmen, ohne Rücksicht auf innere Symmetrie, also rein tropistisch. Ich konnte in solchen Fällen selbst die dritte Knöllchengeneration noch in der so entstandenen anomalen Lage finden, es scheint aber doch langsam eine Orientierung zur "fixen" Lage durch schwache Torsionen stattzufinden. In der Natur findet man demgemäss normal liegende Knöllchen recht selten.

Um die Zeit der Anlage der Wurzel, also etwa im Spätsommer, tritt in den Knöllchen offenbar eine tiefgreifende Umstimmung ein. 1) Entfernt man späterhin die Wurzelanlage, so ist die Pflanze, wie erwähnt, nur schwer mehr in der Lage, sie zu ersetzen. Ob das auf eine anderweitige Umsetzung "wurzelbildender Stoffe" hinweist, ist möglich, aber nicht zu beweisen. 2) Wurden vorher Knöllchen belichtet, so wachsen sie als Ausläufer aus, später ist das nicht mehr der Fall. 3) Im Zusammenhang damit steht offenbar die nun einsetzende erhöhte Tätigkeit in der Anlage von Blättern, dann auch Infloreszenzen für das nächste Jahr. Mit andern Worten: die bisherige Ruhezeit ist abgelaufen, der Vegetationspunkt lässt sich auch durch Licht nicht mehr zum Ausläuferwachstum anregen. Bezüglich der Blattbildung sei auf GOEBEL (Bot. Ztg. 1880) hingewiesen, hier nur erwähnt, dass Blütenstände sowohl in den Achseln von Laubblättern als auch Niederblättern entspringen können u. gleiches gilt für Ausläufer von Knöllchen selbst, womit bewiesen ist, dass zwischen Ausbildungsform des Blattes und Achselprodukt kein inniger Zusammenhang besteht, was selbst bei so reservestoffreichen Gebilden auffällt. Wie die individuellen Schwankungen bei *Adoxa* recht grosse sind, was schon STAHL wiederholt hervorhebt, so auch die Ausbildungsform der Seitensprosse je nach der Lage am Knöllchen.

Die Pflanze überwintert mit bereits ziemlich gestreckten Laubblättern, deren Lamina scharf nach innen und unten eingekrümmt ist, und mit weit entwickelten Blütenständen, deren Blüten der Anlage nach meist ziemlich fertig sind. In Frühjahr entfalten sich diese Organe, der Ausläufer tritt hervor und aus ihm geht ein zuweilen sehr reichlich verzweigtes System hervor (bis Axen dritter Ordnung), dessen Axen schliesslich in Knöllchen enden. Da oft aus Seitentrieben des Knöllchens ähnliche Systeme entstehen, so ist die vegetative Vermehrung sehr ausgiebig. Die Assimilationskraft der relativ kleinen Blattfläche muss eine sehr hohe sein, zumal ihre Tätigkeit sich gewöhnlich auf 2 1/2 - 3 Monate beschränkt, an auch im zeitigen Frühjahr nicht voll besonnten Standorten stattfindet und doch relativ sehr grosse Stärkemengen entstehen. Wahrscheinlich begünstigt der hohe CO₂-Gehalt der bodennahen Luft, worauf ja LUNDEGARDH neuerdings wieder hingewiesen, und die ausgezeichnete phototropische Reizbarkeit der Blätter, für die GUTTENBERG typische Epidermis-Lichtsinnesorgane angibt, dieses. An trockeneren, sonnigen Standorten verschwindet *Adoxa* schon Ende Mai von der Oberfläche, an schattigen, feuchten trifft man sie noch Ende Juli, und zwar ergab Vergleich verschiedener Standorte und Kulturen, dass insbesondere reiche Bewässerung und Luftfeuchtigkeit die Lebensdauer der Blätter erhöht; das frühzeitige Absterben ist ein Vertrocknen, vielleicht nach Lichtbeschädigung. Die Knöllchenbildung hängt mit dem Vorhandensein der funktionierenden Laubblätter nicht direkt zusammen, noch nach deren Verschwinden kann durch Mobilisierung und retropetalen Stofftransport unter Entleerung der hinteren Ausläuferteile Spitzenwachstum stattfinden. Nach meiner Erfahrung aber veranlasst grosse Bodentrockenheit raschere Knöllchenbildung, wohl bedingt durch Mangel an Wasser und mineralische Nährstoffe. Übrigens sind Ausläufer und Knöllchen gegen Transpirationsverlust recht wenig geschützt.

Stellen wir zunächst die Frage, unter welchen Umständen tritt Ausläuferbildung ein? Durch STAHL ist bekannt, dass die äusserlich zur Ruhe gekommene Terminalknospe von Knöllchen durch Belichtung zum Weiterwachsen und zwar als Ausläufer veranlasst werden kann. Wenn er aber weiter sagt, während des Sommers und Herbstes sei das der Fall, so dürfte das nicht voll zutreffen. So war z.B. Mitte Juni 1921 ein Teil der Knöllchen aus dem Freien selbst im Warmhaus durch Licht nicht mehr zum Austreiben zu bringen, auch das Ergrünen erfolgte nur langsam. Im Frühjahr aber wächst die Terminalknospe auch ohne Belichtung zum Ausläufer aus, der erst nach

der erst nach etwa 1 Monat und Bildung langgestreckter Internodien ein Knöllchen erzeugt. Das Ausläuferstadium ist im allgemeinen umso beschränkter, je später d. betreffende Ausläufer am System entsteht und schliesslich entstehen selbst fast "sitzende" Knöllchen als Seitenachsen. Belichtet man nun ein frisch gebildetes Knöllchen schwach, etwa nach Dämpfung des vollen Lichtes durch 2 - 3 Lagen dünnen Seidenpapiers, so treiben sie aus; schwächeres Licht bleibt auch nach längerer Zeit meist unwirksam. Nimmt man ältere Knöllchen, so ist höhere Lichtintensität nötig. Gleichzeitig nimmt die Treibmöglichkeit ohne Rücksicht auf das Alter des einzelnen Knöllchens im ganzen ab und etwa im August lassen sich nur mehr einzelne treiben, im September noch weniger und im Oktober nur mehr vereinzelt. Wird das Austreiben im Frühjahr nun durch die Belichtung der Blätter bedingt? Das ist nicht der Fall. Schon im Freien beobachtet man, dass das Ausläufer-Wachstum einsetzen kann bevor noch die Blätter die Erdoberfläche erreichen, gleichzeitig ein Beweis, dass die Reservestoffe des Knöllchens wohl imstande sind, auch ohne neue Assimilate direkt in das neue unterirdische System überzugehen. Es wurden im Frühjahr Pflanzen im Dunkeln gezogen. Sie bildeten etioliierte Blätter und Blütenstände, wovon die Rede noch sein wird, und lange dünne Ausläufer, und zwar sowohl bei Kultur auf peinlich gewaschenem Sand wie auf Erde. Diese wuchsen zunächst sehr rasch, nach 3 - 4 Wochen stellten sie offenbar aus Nahrungsmangel ihr Wachstum ein, bildeten aber nur z.T. kleine Knöllchen. Daraus geht hervor: a) dass hier ein sehr lange anhaltendes Ausläuferwachstum ohne irgendwelche Lichtwirkung eingetreten war; b) dass die Knöllchenbildung auch bei recht schwachem Nährstoff-Zustrom einsetzen kann, denn dass davon nach Bildung von 2 - 3 bis 20 cm langen Blättern, einem ebenso langen Blütenstand, mehreren bis 40 cm langen Ausläufern kein Überfluss vorhanden sein konnte, ist klar, ihre Bildung überhaupt nur durch fortgesetzte transitorische Stoffwanderung nach vorn möglich, wie denn schliesslich tatsächlich die hinteren, noch ganz gesunden Ausläuferteile fast stärkefrei werden. Wir müssen weiterhin eine allmähliche, aus innern Gründen eintretende Umstimmung des Vegetationspunktes annehmen, da wir keine Aussenfaktoren direkt verantwortlich machen können, zumal unter ganz verschiedenen Kulturbedingungen im Prinzip gleichartiges eintrat. Zunächst ist freilich die Annahme einer Umstimmung nur eine Umschreibung, doch dürfte dem wohl eine Enzymwirkung zugrunde liegen, eine Annahme, die nach neueren Erfahrungen besonders von HABERLANDT und MAGNUS weniger hypothetisch erscheint. Nach der Winterruhe wäre, vielleicht infolge der aitiogenen Wachstumshemmung, dieser Faktor, wie wir vorsichtigerweise statt Enzym lieber sagen wollen, entweder qualitativ oder quantitativ aktiviert, seine Wirksamkeit klingt später ab, lässt sich aber eine Zeitlang durch Licht wieder hervorrufen. Aber das ist ein vom Licht hervorgerufener, von seiner Gegenwart stets abhängiger Zwangszustand, wenn auch immerhin eine gewisse Nachwirkung besteht. Bei spät getriebenen ist diese ganz kurz, die belichteten Ausläufer geben, sobald ein nur wenige mm langes Terminalstück verdunkelt wird, gewöhnlich nach wenigen Tagen Knöllchen. Früher im Jahr dauert die Nachwirkung der Belichtung besonders bei kräftigen Exemplaren tage-, zuweilen selbst wochenlang an, doch stört auch hier eine zahlenmässige Feststellung die ausserordentliche Verschiedenheit scheinbar sehr gleichartiger Individuen. Belichtete Ausläufer wuchsen bis in den Juli hinein fort, schliesslich recht langsam, blieben dann ohne Knöllchenbildung stehen (in seltenen Fällen kamen kleine, wenig typische Knöllchen zustande); aber schon starke Beschattung, etwa in lockeren Moospolstern, liessen Knöllchen rasch entstehen. In Wasser und verdünnten Nährlösungen hell und dunkel verhielten sich die Ausläufer nicht wesentlich anders als in feuchter Luft, litten aber allmählig stark Not, was noch mehr bei Kulturversuchen in trockener Luft der Fall war. Bei letzteren schien die Neigung zur Knöllchenbildung erhöht.

Es erhebt sich nun die Frage, wie verhalten sich die Pflanzen, wenn man sie der winterlichen, erzwungenen Ruhe nicht aussetzt? Es wurden daher im Früherbst Pflanzen aus dem Boden genommen und dauernd im temperierten Haus (15°) kultiviert, teils derart, dass die Knöllchen selbst am Licht, teils eingegraben lagen. In beiden Fällen waren normale Laubblätter bereits Anfang Dezember vorhanden und Mitte Dezember blühten die Pflanzen bereits. Aber während normal fast gleichzeitig

mit den Blättern die Ausläuferbildung einsetzt, war das hier nicht der Fall. Erst im März bildete sich bei den eingegrabenen Knöllchen ein kurzer Ausläufer, der aber nach 1 - 2 cm bereits ein Knöllchen bildete, und zwar von riesigen Dimensionen: etwa 15 mm lang, 10 - 12 mm hoch und 8 mm dick. Eine Verzweigung war nicht eingetreten. Die Dickenzunahme war begründet in Zunahme der Rindenzellen von etwa 7 - 8 auf 12 - 13 Schichten, doch auch durch erhebliche Grössenzunahme der einzelnen Zellen. Alle waren sie mit auffällig unregelmässigen Stärkekörnern dicht erfüllt. Wir können annehmen, die Ausläuferdisposition sei zur Zeit des Antreibens noch nicht vorhanden gewesen, die Nährstoffe gestatteten eine sehr gesteigerte Blattentwicklung (Blätter waren kurz gestielt, aber der Fläche nach etwa doppelt normal und auffallend derb), später stellte sich schwache Ausläuferförmigkeit am terminalen Vegetationspunkt ein, deshalb begann sehr rasch Knöllchenbildung und nun flossen die reichlichen Assimilate nach dorten ab, das Riesenknöllchen erzeugend. An diesem waren der Zahl nach normal einige Niederblätter, dann Laubblätter aufgetreten und im August entfalteten sich diese bereits, desgleichen Blütenstände in ihren Achseln. Ausläufer zeigten sich erst 4 Wochen später und auch sie blieben kurz. Die Bewurzelung der Knöllchen war ausserordentlich stark, die Blätter der alten Pflanze waren von Dezember bis Juli am Leben und starben erst dann ganz allmählig ab, sodass sie zum Teil noch in September grün geblieben waren. Direkte Besonnung war stets vermieden worden, für gute Bewässerung gesorgt.

Die Pflanzen mit belichteten Knöllchen hatten selbst im September 1922 terminal noch keine Ausläufer gemacht. Fort und fort entstanden am dicht geschlossenen Vegetationspunkt Laubblätter, die sich langsam entfalteten und abgesehen von ihrer relativ ziemlich vergrösserten Basis und ihrer etwas kleineren Lamina ganz den normalen Laubblättern glichen, insbesondere in bezug auf Spreitengliederung. Ausserdem waren sie auffallend derb. So kamen allmählig an einer Pflanze bis 16 Laubblätter hervor. Die in ihren Achseln vorhandenen Blütenstände entwickelten sich nur zum Teil, viele verkümmerten früher oder später. Dieser Teil der Pflanzen, also der terminale, machte im ganzen den Eindruck einer sozusagen widerwilligen, erzwungenen Entwicklung, die nicht stillstehen kann. Ganz anders die Blütenstände am hinteren und auch noch am mittleren Teil der Pflanze. Die ältesten noch im Freien angelegten, entwickelten sich normal, aber noch bevor die Anthese vorüber war, traten in den Achseln der beiden Blätter am Blütenstandsteil kleine Knospen auf. Aus ihnen entwickelten sich z.T. ganz normale sekundäre Blütenstände mit 2 grossen Laubblättern an der Axe und 5-zähliger Infloreszenz, z.T. aber auch typische Ausläufer, die sofort senkrecht abwärts gingen und im Boden alsbald den oben beschriebenen ganz ähnliche Riesenknöllchen bildeten. Diese verzweigten sich nicht weiter, oder wenn das der Fall war, so entstanden an ihnen dicht ansitzend etwas kleinere, stiellose Knöllchen. Sekundäre Blütenstände bzw. Ausläufer fanden sich auch ziemlich oft in den Achseln eines Blattorgans am ursprünglichen Blütenstand, ein Verhalten, das an oben gesagtes über Verteilung von Blütenständen und Ausläufern an Knöllchen erinnert. Damit war das Wachstum noch nicht beendet. In den Blattachsen sekundärer Blütenstände entwickelten sich Axen vierter Ordnung, wieder teils Ausläufer, teils Blütenstände. Zuweilen blieb das Blütenköpfchen an der Axe dritter Ordnung rudimentär, die beiden Tochterachsen wuchsen aus. Weiter entstanden in mehreren Fällen aus unverkennbaren Blütenstandstielen mit 2 grossen, oft vereinfachten Blättern aus Terminalknospe und beiden Achselknospen Ausläufer. Besonders bei Axen höherer Ordnung kamen vielerlei Unregelmässigkeiten vor, z.B. Auseinanderrücken des Blattpaars, grosse grüne aber fast ungeteilte oder nur einfache 3-teilige Blätter etc. (Vergl. Fig. 11 - 16). Solche Charaktere zeigten schon gewissermassen Hinneigung zum Ausläuferstadium an. Aber es treten noch typischere Mittelformen auf. Z.B. äusserlich ganz einem oberirdischen Ausläufer gleichende Sprosse, deren Gipfel eine einzige Blüte trug, die sich nah vor der Anthese nach abwärts wandte, im Dunkeln aber wieder aufrichtete; oder ausläuferartige, auffällig gewundene Sprosse als Mittelast eines 3-teiligen Systems von oberirdisch entstandenen Ausläufern mit 3 ziemlich weit voneinander stehenden Blüten (Fig. 11). Die hinterste derselben war in der Krone 5-zählig, ein Staubblattpaar petaloid, das Gynoeceum rudimentär, die nächste hatte nur einen rudimentären Kelch, 3 Blütenblätter, ein

ganz rudimentäres Gynoeceum, die vorderste eine ziemlich normale 4-zählige "End"-blüte. Tragblätter waren nicht vorhanden. An andern Knöllchen, besonders solchen, die aus oberirdisch entspringenden Ausläufern entstanden waren, fiel auf, dass die sehr frühzeitig angelegten Blütenstandsachsen im Boden mehrere cm lang ganz horizontal verliefen. Schliesslich sei erwähnt, dass besonders reichlich mineralisch ernährte Pflanzen abgesehen von schwächerer Blütenbildung nicht wesentlich abwichen.

Die einzelnen der vielen Sonderfälle anzuführen hätte kein Interesse, da der Grund für das jeweilige Verhalten doch nicht anzugeben wäre.

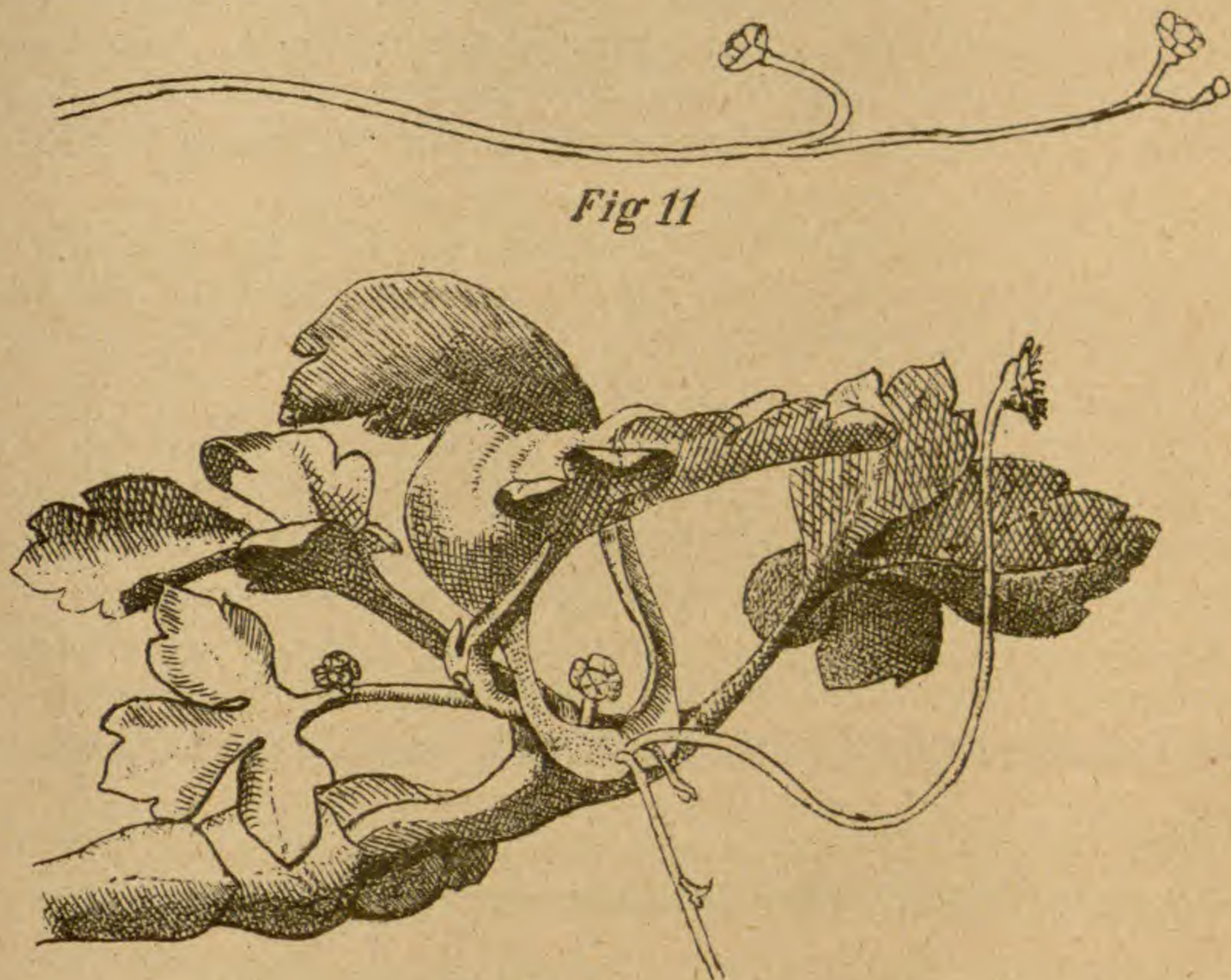


Fig 11

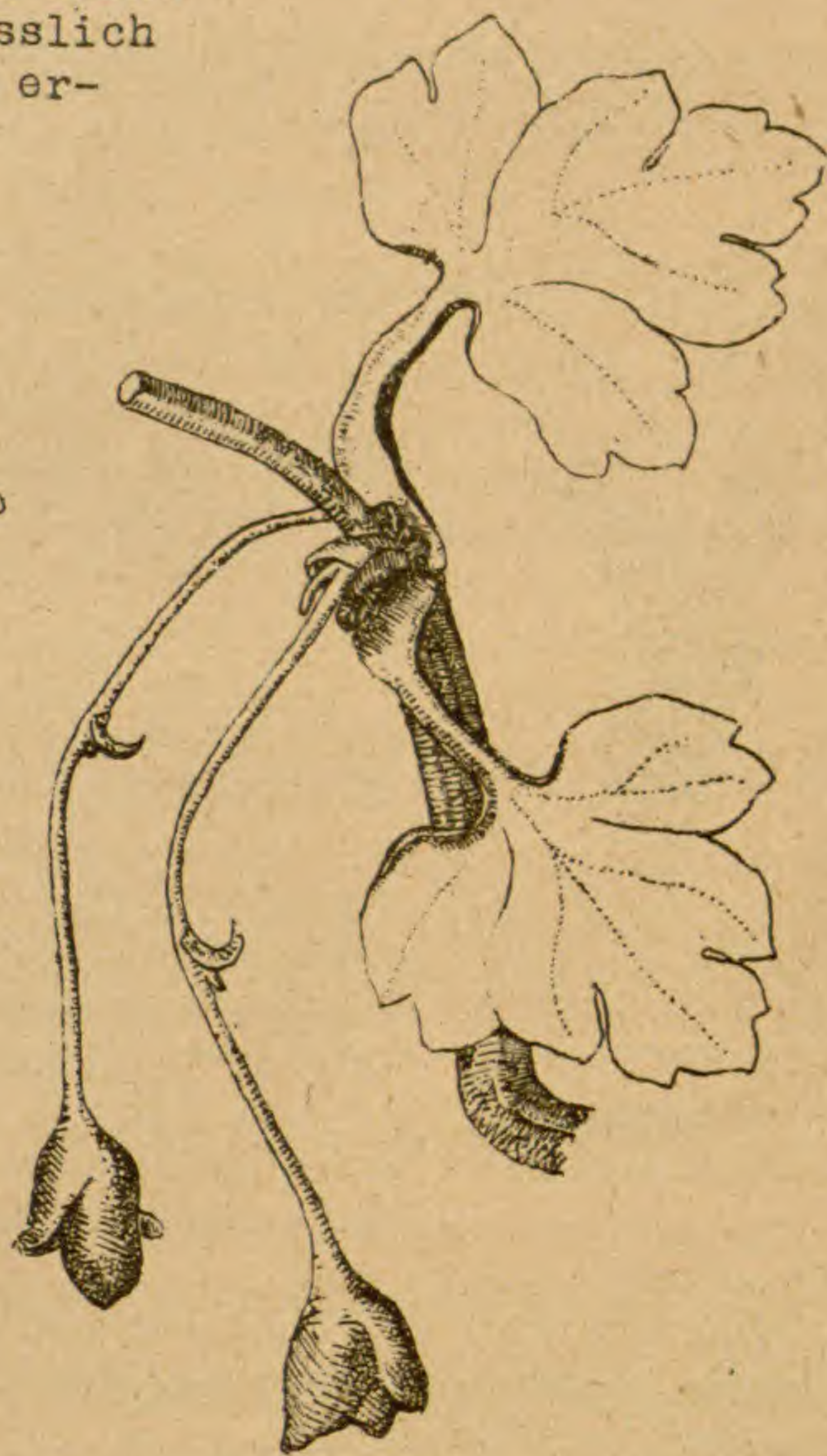


Fig 13

Fig 12

Fig. 11 - 13. *Adoxa moschatellina*. Oberirdische Sprosssysteme. Bei 13 sind die beiden Knöllchen im Oktober oberirdisch entstanden.

Zusammenfassend sei festgestellt:

1. Die bisher allein bekannte, im vegetativen Aufbau so ausserordentlich konstante Form aus einem Knöllchen, daran 2 - 3 Laubblätter, 0 - 2 aufrechten Blütenständen und einem terminalen Ausläufer ist nicht die einzig mögliche.

2. a. Es wurde durch Kultur auf möglichst trockenem, sterilem Sand im Dunkeln

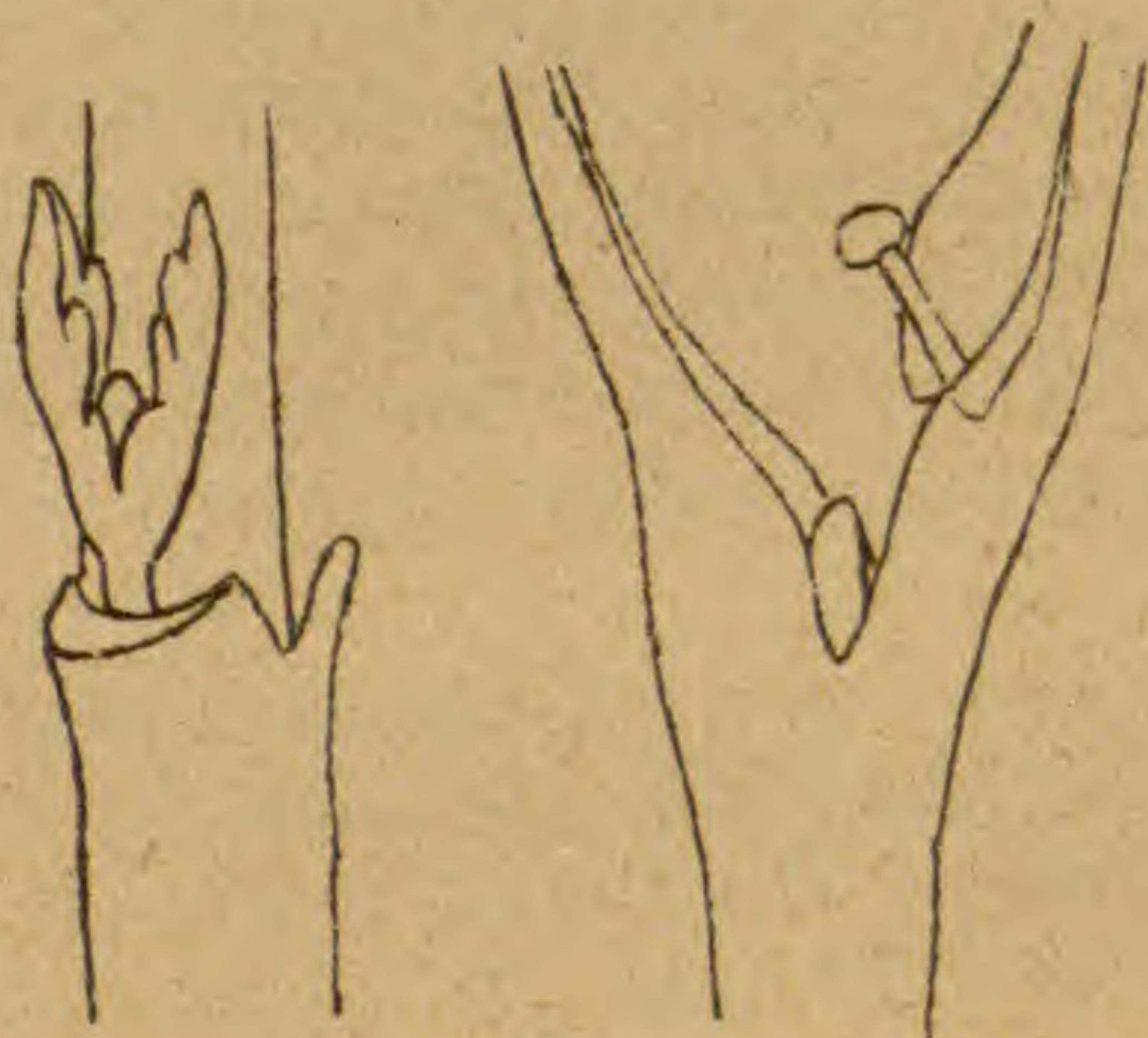


Fig 14



Fig 15

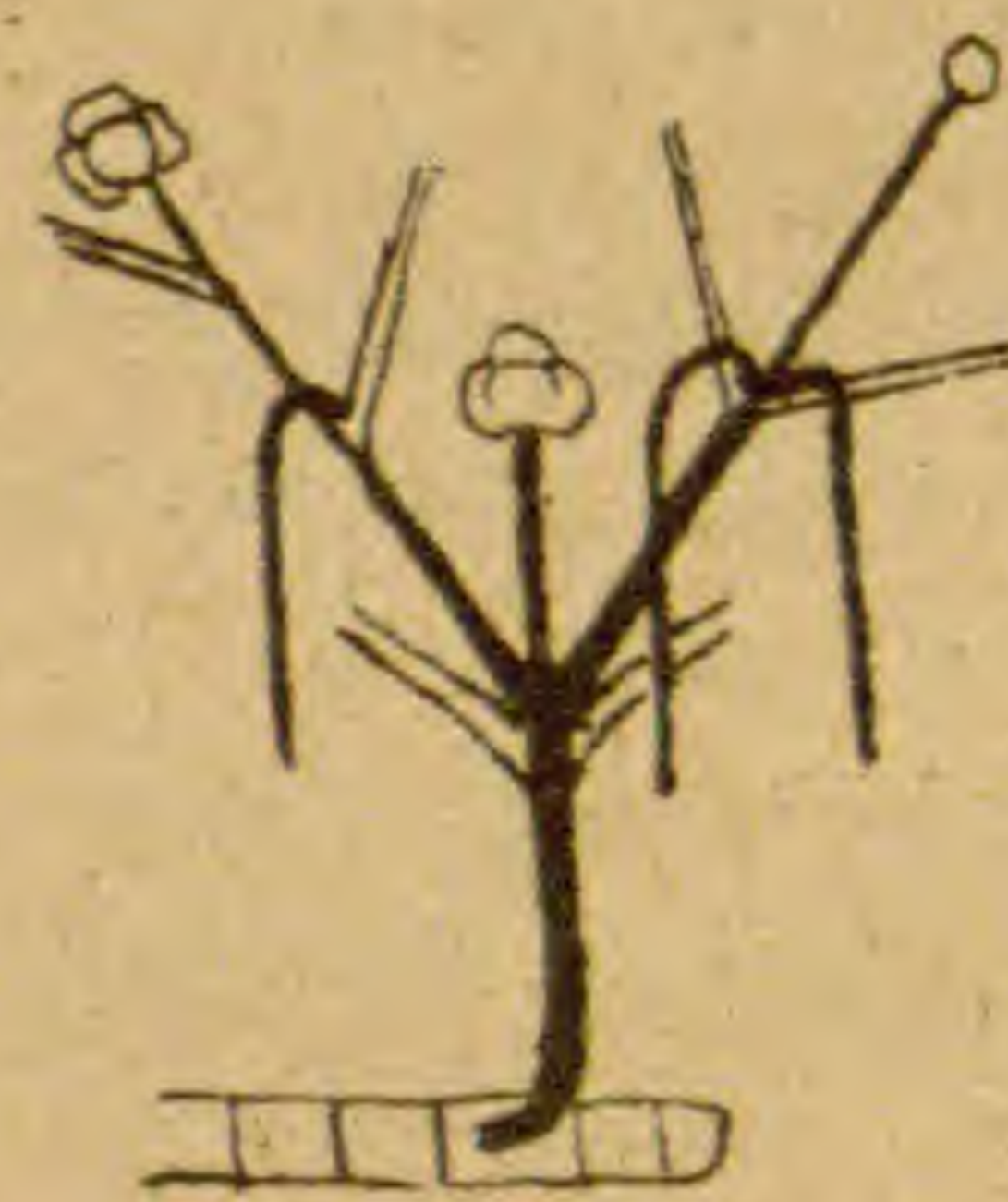


Fig 16

Fig. 14 - 16. *Adoxa moschatellina*. Oberirdische Sprosssysteme. 15 und 16 Schemata.

die Ausbildung von 5 - 6 sonst normal zu Laubblättern gewordener Anlagen zu Niederblättern mit ganz unentwickelter Spreite erzielt (Fig. 17).



Fig. 17. Getriebenes Knöllchen mit reduzierten Laubblättern.

2. b. Belichtete Knöllchen, deren Ausläufer nicht auswachsen, bildeten statt der sonst höchstens 3 - 4 nun bis 16 Laubblätter und zwar fortlaufend bis in den Spätsommer hinein.

2. c. Die normal am Ausläufergrund befindlichen, zwar stark differenzierten, aber unentfaltet und klein bleibenden 1 - 2 Blätter lassen sich zur Entfaltung bringen.

2. d. Am Ausläufer können lang gestielte typische Laubblätter auftreten.

3. a. Die Ausbildung der oberirdischen Sprosse kann weit über das bisher bekannte Mass hinausgehen, bei dem nur 2 Blätter ein Stück unterhalb des 5-teiligen Blütenköpfchens stehen. Es können bis zu Axen vierter Ordnung erzwungen werden. (Die von EICHLER erwähnte Bereicherung der Verzweigung durch Bildung 7-blütiger Köpfchen lässt sich damit nicht vergleichen.)

3. b. Ausläufer und Blütenstände können an völlig gleichartigen Stellen im System auftreten (z.B. in den Achseln eines Blattpaars), erstere auch oberirdisch.

3. c. Zwischen Ausläufern und Blütenständen mit ihrer im Extrem so ausserordentlich verschiedenen Ausbildung gibt es mancherlei Übergangsformen (vor allem auch bezüglich Auseinandertretens opponierter Blätter und Blüten), wobei die beiderseitigen Charaktere oft bunt durcheinander gemischt sind.

4. (Nachträglich beobachtet) Im Spätherbst können an oberirdisch entspringenden Ausläufern von Pflanzen, welche schon seit vielen Monaten assimilierten, Knöllchen auch oberirdisch entstehen.

Was ist nun die Ursache des oben beschriebenen eigentümlichen Verhaltens von Pflanzen, denen die Winterruhe entzogen wurde? Das Primäre dürfte die Verhinderung der Ausläuferbildung zu normaler Zeit am normalen Ort sein. Worauf sie mutmasslich beruht, wurde schon gesagt, dass sie im Licht besonders auftritt, mag seinen Grund z.T. in der dadurch bewirkten, deutlichen Anregung der Laubblattbildung haben, die vielleicht korrelativ das Auswachsen der Ausläufer hemmt. Übrigens hüllen diese Laubblätter den Vegetationspunkt derart ein, dass er fast in vollem Dunkel bleibt. Jedenfalls findet die bei der ausnehmend reichlichen, langlebigen Beblätterung erzeugte Assimilatmenge nicht ihren normalen Abfluss, es werden daher sonst ruhende Vegetationspunkte zur Entwicklung angeregt und da die Stoffe die sonst für die Ausläufer geeigneten, die sonstigen Verhältnisse aber wesentlich andersartig sind, so ist das Auftreten von allerlei gestaltlichen Schwankungen wohl verständlich, wenn auch im einzelnen nicht direkt kausal zu erklären. Nebenbei sei bemerkt, dass die Entfernung aller Ausläufer an austreibenden Knöllchen, aber sonst normalen Verhältnissen kein so gutes Ergebnis lieferte. Gerne würde man die Sistierung der terminalen Ausläufer nach den Erfahrungen von KLEBS u.s.w. an andern Pflanzen dem Mangel an Frosteinwirkung zuschreiben und das scheint tatsächlich eine Mit-Ursache zu sein. Aber Pflanzen, die ungestört bei dauernd gleichmässiger Temperatur gehalten wurden, erzeugten immerhin ein Ausläufersystem, wenn es auch relativ kurz blieb und die Knöllchen auch hier auffallende Grösse besaßen.

Lässt sich der zur Ruhe gekommene Vegetationspunkt auch anderweitig als durch Licht antreiben? Zunächst gelingt das für laterale Vegetationspunkte leicht, wenn man nicht zu spät nach Eintritt der Ruhe den terminalen Vegetationspunkt abschneidet; dann wachsen einzelne seitliche zu kurzen Ausläufern mit Knöllchen aus, sind also noch weniger weit fortgeschritten. Später, wenn der Haupt-Vegetationspunkt auch seine Licht-Reizbarkeit verloren, erlischt auch das Treibevermögen der Seitenknospen allmählig, ist aber selbst im September nicht ganz verschwunden. Die anregende Wirkung von Wundreiz war nicht bedeutend. Es wurde nun versucht, die Lichtwirkung durch Injektion von Wasser bzw. verdünnten Lösungen zu ersetzen. Da-

zu wurden mit PRAVAZ-Spritze 28 verschiedene Substanzen eingespritzt (Säuren, Alkalien, Salze, Anästhetica, Alkaloide, artfremde Eiweisse, Enzyme, anorganische und organische Gifte). Niemals konnte die Terminalknospe selbst erweckt werden, wenn sie auch nach längerer Zeit lockerer wurde und langsam in der Produktion von Blattanlagen fortfuhr, was aber als Folge der Feuchtluft-Dunkelkultur anzusehen war, auch im August und September nicht besonders auffällig ist. Der Versuch selbst wurde anfang Juli angestellt. Leider waren in Jahre 1922 zahlreiche Knöllchen unerwartet zeitig zur Vollruhe übergegangen, auch durch Licht nicht mehr alle zu erwecken, weshalb der Versuch erst noch wiederholt werden muss, um völlig einwandfrei zu sein. Im Dunkeln reagierten nur 4 von den 31 Gruppen (28 injizierte, 3 verschiedene Kontrollen): bei Verwendung von 1 promille Coffein sowie 2% Diastase trieben etwa die Hälfte der Knöllchen (6 bzw. 5 von 12) lateral mit kurzen, schief aufrechten, mit Knöllchen endenden Ausläufern aus, mit Chloralhydrat (1 promille) und Emulsin (1%) behandelte ähnlich zu 1/3 (je 4 von 12). Ausserdem streckten sich die Laubblattanlagen bzw. deren Basen bei den mit Eosin (1:1000) behandelten, dauernd ziemlich stark rot gefärbten, auffallend auf mehr als das Doppelte des Normalen. Injektion von Presssaft belichteter Knospen, die eben austrieben, war erfolglos. Man wird auf diese Resultate keinerlei Schlüsse fundieren wollen. Die sonstigen Treibversuche mit Kälte und Wärme, Rauch, Äther, Gas u.s.w. sollen nicht mehr angeführt werden, da sie keine genügenden Ergebnisse zeitigten. Die Versuche mit farbigem Licht, mit den üblichen gefärbten Glashäuschen, also nicht genügend vollkommen, angestellt, ergaben zeitig im Jahr eine wesentlich stärkere Wirkung des blauen Lichtes als des roten, doch machte sich die allgemeine Lichtschwächung sehr stark geltend und war sicher ausschlaggebend.

Die Annahme einer ausschlaggebenden Bedeutung rein innerer Verhältnisse, also etwa ausgedrückt als Plasmakonstitution, Enzymwirkung etc., die wir oben machten, erhält eine Stütze durch interessante Parallel-Erscheinungen bei der Samenkeimung, die W. KINZEL mitgeteilt hat. Die Samen von *Adoxa*, deren Schalenbau und physiologisches Verhalten übrigens sehr für die Verwandtschaft mit den Caprifoliaceen spricht, keimen nur nach starker Frostwirkung und entwickeln sich, abgesehen vom gelegentlichen Auftreten allererster Stadien, nur bei nachfolgender Belichtung. Die Belichtung kann wenigstens zum Teil durch wiederholte, lang andauernde Frostwirkung ersetzt werden. Es kehren da Tatsachen wieder, die wir in ähnlicher Weise wiederholt bei ganz andersartigen Lebensvorgängen von *Adoxa* antreffen, was offenbar auf eine im Artcharakter tief begründete innere Eigenart deutet.

Auf eine Eigenart sei noch hingewiesen. Untersucht man im Freien Pflanzen nach Austreiben des Ausläufers, so findet man fast regelmässig an dessen hinterster Basis, also an der Stelle der einstigen Knospe, 1 - 2 ganz umgestaltete, aber reich differenzierte Laubblattanlagen, die offenbar durch das Ausläuferwachstum korrelativ an der Entfaltung verhindert wurden. Am Licht entwickeln sie sich gewöhnlich ziemlich vollständig, zeigen dann eine etwas verkleinerte und vereinfachte Spreite und überbrücken somit ein wenig den sonstigen sehr grossen Gegensatz zwischen dem letzten Laubblatt und der ersten Schuppe am Ausläufer. Auch durch nicht allzu späte Entfernung des Ausläufers lassen sie sich ziemlich sicher zur Entfaltung anregen.

Zum mindesten teilweise unabhängig von der antreibenden Wirkung des Lichts ist eine andere, die ebenfalls schon vor 40 Jahren von GOEBEL und STAHL erkannt wurde, die Umstimmung des transversalen zum positiven Geotropismus. Jeder wachsende Ausläufer wird am Licht positiv geotrop. Die Angaben STAHLs fand ich voll zutreffend. Ob von der Seite oder von unten beleuchtet, wuchsen die Ausläufer nach unten, auf dem horizontal rotierenden Klinostaten einseitig beleuchtet erwiesen sie sich nicht als ausgesprochen heliotrop, führten auch sonst keine konstante Richtungsbewegung aus. Also liegt auch keine durch Licht direkt induzierte physiologische Dorsiventralität vor. Jedoch wurde beobachtet, dass sowohl bei starker einseitig-horizontaler Beleuchtung wie bei vorgenanntem Klinostatenversuch bis zu 2/3 der austreibenden Ausläufer bei gleicher Möglichkeit sich nach der vom Licht abgewandten Seite zu bewegten, wahl ein Zeichen für schwachen negativen Heliotropismus, der aber normal gegen den induzierten positiven Geotropismus nicht wesent-

lich aufkommen kann. Die durch SMALLs neue Geotropismus-Theorie angeregten Versuche, durch Ammoniak-, Salzsäure- und Essigsäure-Dämpfe die geotropische Licht- und Dunkelstimmung zu verändern, führten bisher zu keinen diesbezüglichen Resultaten, auch nicht, wenn die Dosierung gerart gelang, dass das Wachstum nur wenig geschädigt wurde. In Leuchtgas und Äther trat ebenfalls keine Umstimmung ein, bzw. die Ausläufer wurden stark geschädigt. Chemische Veränderungen nach Belichtung konnten nicht aufgefunden werden. Ein tieferes Eindringen in den Mechanismus der Umstimmung des Geotropismus durch Licht war daher nicht zu erzielen. In diesem Zusammenhang sei auch erwähnt, dass die Angabe von LAGERBERG, die Tiefenlage sei direkt von den Lichtverhältnissen bedingt, nicht bestätigt werden konnte. Wenn oberirdisch entstandene Ausläufer an zufällig frei gelegten Knöllchen im Freien dann oberirdisch bleiben, wenn der Pflanzenwuchs des Standorts sie stark beschattet, so hängt das eben damit zusammen, dass zur Umstimmung des Geotropismus eine ziemlich ansehnliche Lichtintensität gehört. In solchen Fällen können zuweilen auch Knöllchen oberirdisch entstehen, wiewohl diese in Kulturen bei nur einigermaßen starkem Licht nicht entstanden, auch nicht z.B. in Kohlensäure-reicher Atmosphäre verschiedener Konzentration. Eine genaue Regelung der Tiefenlage tritt überhaupt nicht ein, an tief und flach gesetzten Knöllchen verliefen die Ausläufer ziemlich gleich, meist zunächst etwas absteigend, dann horizontal. Wenn ROYER *Adoxa* zu jener Gruppe von Pflanzen rechnet, die in 4 - 20 cm Tiefe ihre normale Ruhelage hätten, so dürfte eher richtig sein, sie in 0 - 10 cm zu suchen. Dass starke Ausläufer selten am Licht senkrecht abwärts wachsen, wie schwache, hat schon GOEBEL beobachtet und in meinen Versuchen zeigten z.B. Dunkelkulturen auf Sand von Anfang an horizontal gehaltene Ausläufer, auf Erde drangen sie meist unter etwa 20 - 30° nach unten vor, um nach einiger Zeit horizontal zu werden. Die wiederholt genannten schwachen, nachträglich entstandenen Ausläufer von dunkel gehaltenen Feuchtluftkulturen aber wuchsen sogar bis 50° nach oben. Wenn man daraus eine Theorie auch für die Einhaltung der Tiefenlage konstruieren wollte, so könnte man etwa vermuten, bei ganz flacher Lage kämen die Laubblätter eher zur Assimilationstätigkeit, dem Vegetationspunkt flössen frühzeitiger neue Assimilate zu, bei tieferer Lage aber sei eine durch die Wurzelstätigkeit bedingte stärkere Ernährung mit mineralischen Stoffen gegeben und diese rufe eine schwach positive geotropische Stimmung hervor. In der Tat wird ja in den genannten Feuchtluftkulturen bei völligem Abschluss mineralischer Ernährung die Stimmung sogar negativ. Aber schon der Umstand, dass doch ohne Vermittelung der Blätter, wie wir sehen, Nährstoffe aus dem alten Knöllchen direkt in den Ausläufer fliessen können, spricht nicht für die Annahme einer Beeinflussung der Reizlage bzw. Tiefenlage durch den relativen Gehalt an Aschenbestandteilen im genannten Sinn. Freilich auch der mehr oder minder grosse Verbrauch an Baustoffen beim Durchbruch durch eine ± dicke Erdschicht kommt nicht in Betracht. Entfernung des grössten Teils des Reservestoff-Behälters bzw. frühzeitige Wegnahme der Blätter bleibt auf den Ausläufer lange Zeit wirkungslos. Erwähnt mag noch sein, dass schon eine völlige Verfinsterung einer etwa 2 mm langen apikalen Strecke zur Umstimmung meistens genügt.

Die Ausläufer sind nicht nur äusserlich wurzelähnlich, auch in der Anatomie nähern sie sich etwas diversen Wurzeln und vor allem gleichen sie diesen durch ausgesprochenes Spitzenwachstum. Nachdem festgestellt war, dass dieserhalb im Boden u. in feuchter Luft kein wesentlicher Unterschied besteht, wurde an letzteren eine grosse Zahl von Messungen vorgenommen. Da zwischen den einzelnen Ausläufern erhebliche Differenzen auftreten, mag davon im einzelnen nichts erwähnt sein, sondern nur als Gesamtergebnis: 1) Die Kürze der wachsenden Region wird nicht direkt von dem Wachstum im Boden bedingt; 2) Die Wachstumsgeschwindigkeit ist bei Tag und Nacht, im Licht und Dunkel unter sonst gleichen Verhältnissen nicht sehr verschieden; 3) Die sich streckende Zone ist höchst selten 10 mm lang, meist etwa 3 - 5 mm, die Zone maximaler Streckung liegt noch erheblich weiter vorne, z.T. dicht hinter dem Vegetationspunkt; 4) Die durch Belichtung angeregte Wachstumsbeschleunigung an jungen Knöllchen bzw. Übergangsstadien zu solchen, hält lange, zum Teil über eine Woche an.

Bei der Regeneration wurde eigenartigerweise ein Vorgang beobachtet, der in

etwas an den Ersatz ein. abgeschnittenen Wurzelspitze erinnert. Entfernt man nämlich ein etwa 1 mm langes Stück an der Ausläuferspitze, so entsteht unter schwacher, kallusähnlicher Anschwellung anstelle des verlorenen ein neuer Vegetations-



Fig. 18. Ausläufer-Regenerat.

punkt, der in gleicher Weise das Wachstum fortsetzt, sodass nach einiger Zeit von der Operation nicht mehr viel zu sehen ist. Bekanntlich ist ein direkter Ersatz eines Spross-Vegetationspunktes ausserordentlich selten; hier haben wir einen Fall, der dem sehr nahe kommt. - Die Regeneration trat in 10% der Fälle ein (Fig. 18).

Adoxa gehört zu jenen Pflanzen, die sich bei reichlicher vegetativer Vermehrung die Samenbildung fast ganz geschenkt haben. Die weitaus überwiegende Mehrzahl der Blüten bleibt steril, auch künstliche Bestäubung ändert daran nichts. Nur an feuchten Standorten findet man recht spärlich ausgebildete Früchte, an trockeneren Standorten fast nichts. Wenn z.B. im Münchener Botanischen Garten auf einem etwa 1 qm grossen, dicht mit *Adoxa* bestandenen Fleck trotz günstigen Umständen auch nicht eine Frucht zu finden war (1822), so könnte daran eventuell die nahe Blutsverwandschaft zahlreicher Pflanzen infolge der vegetativen Vermehrung schuld sein. Doch auch am natürlichen Standort war es nicht viel besser, in Kultur sah ich nur einmal einige Früchte. In KNUTHs Handbuch findet man zwar allerlei über Bestäubungseinrichtungen und Besucher, aber von der Erfolglosigkeit nichts. Ein "Aushungern" der Früchte kann wenigstens nicht allein infrage kommen, da ich auch an ausläuferlos gemachten Pflanzen keine Früchte erhielt. Auch die auffallende Herabbiegung nach der Anthese hat daher zumindestens heute keine Bedeutung mehr, sie ist nicht abhängig vom Fruchtansatz, unterblieb aber bei Entfernung des Blütenköpfchens. Über die Kautelen der Samenkeimung wurde schon das hier notwendige gesagt; es ist nur noch hervorzuheben, dass zu jenen rasch vergänglichen Frühlingspflanzen gehört, deren Embryo im ausfallenden Samen noch wenig entwickelt ist und einer Nachreife bedarf.

Von Interesse ist das Verhalten der durch den Boden brechenden Blätter. Ihre

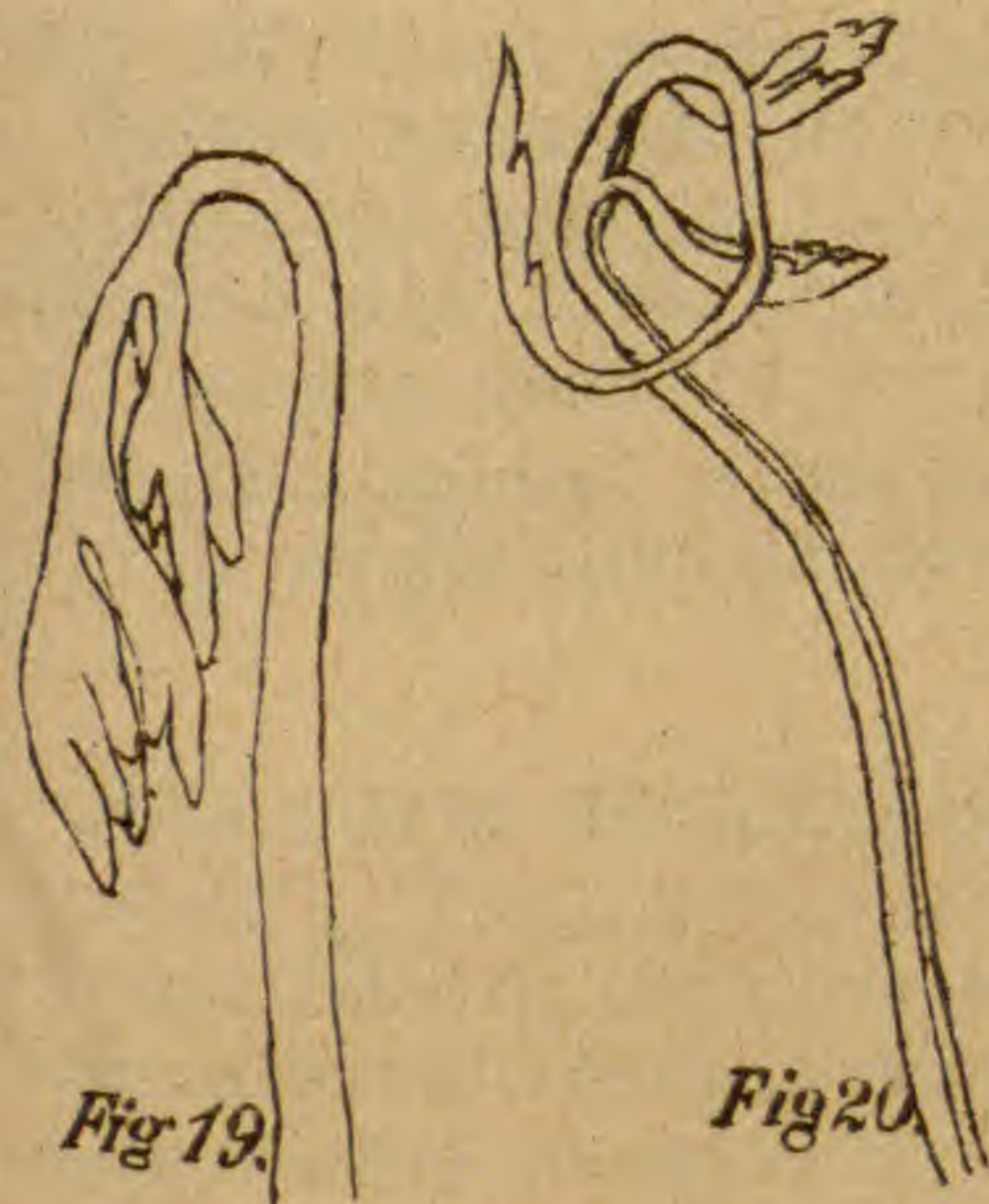


Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 19, Laubblatt beim Durchbruch. Fig. 20. Etioliertes Laubblatt.

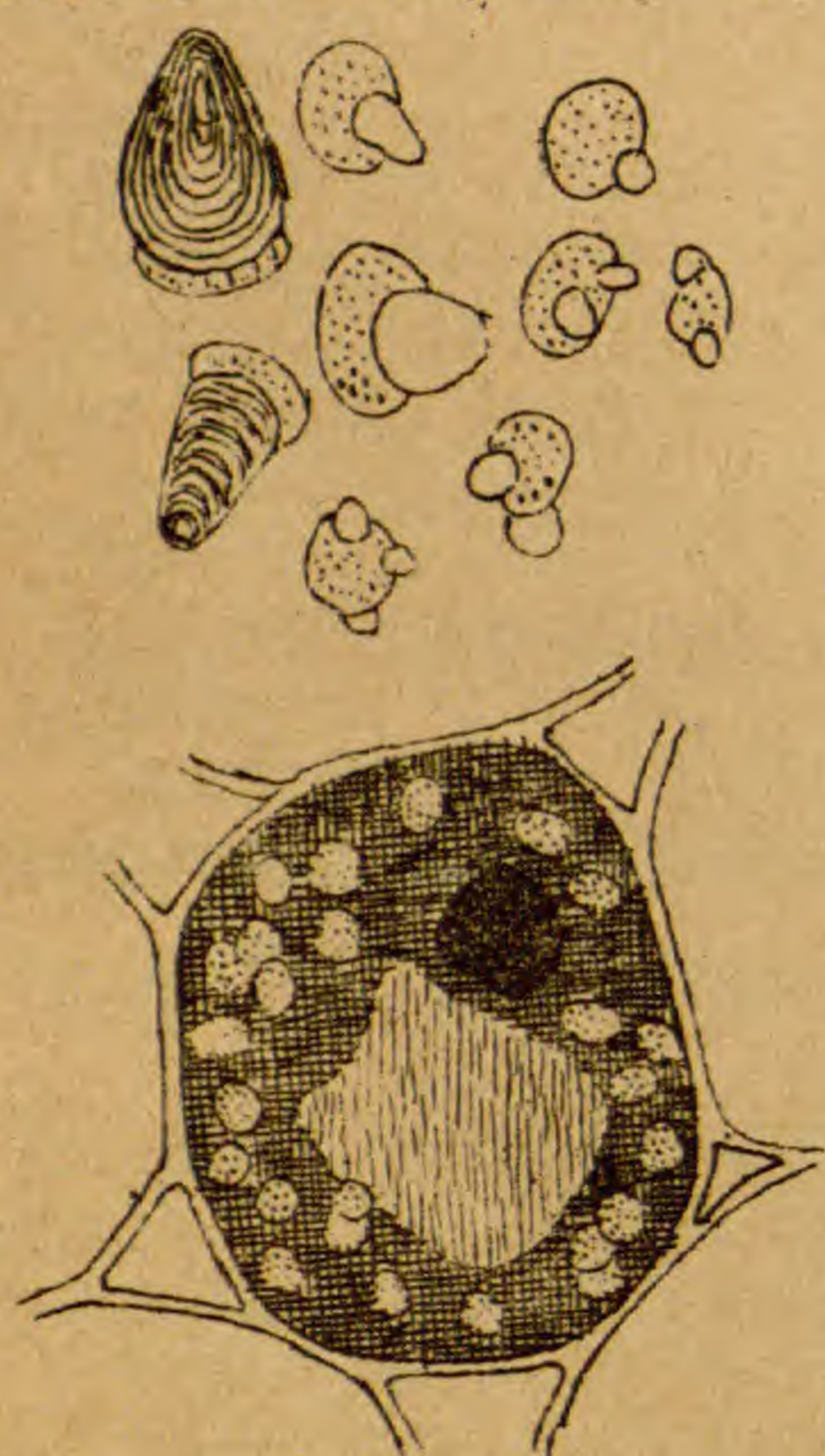
Lamina ist nach unten umgeschlagen, wie das ja oft in derartigen Fällen vorkommt und für das Blatt offenbar beim Durchdringen durch den Boden nützlich ist. Allein wie GOEBEL für *Ranunculus repens* gezeigt hat, handelt es sich um eine Hyponastie, die nur im Dunkeln zur Geltung kommt. Werden bei *Adoxa* die jungen Blätter beleuchtet, so tritt eine Epinastie ein, d.h. das Blatt schlägt sich um fast 180° zurück und breitet seine Teile annähernd horizontal auseinander. Ganz anders etioliierte Blätter. Ihr Stiel wird bis 20 cm lang, die Spreite bleibt klein, die beiden normal einander gegenüber sitzenden Seitenteile rücken zuweilen um 1 cm auseinander, die Blatteile bleiben ± hyponastisch eingerollt und insbesondere der Mittelteil wird durch fortdauerndes hyponastisches Wachstum in Partialstiel und Lamina schliesslich zu einem vollen Kreis gebogen. Auffallend war auch, dass sehr oft die Entfaltung der das Blütenköpfchen schützenden beiden Blätter schon im Boden derart weit fortschritt, dass die Blütenanlagen gerade an der gefährdetsten Stelle lagen; also

sicher nicht ein "zweckmässiger" Vorgang.

Die Rhizome wurden auch fortlaufend chemisch untersucht. Es wurde während der Zeit der "Stärkewanderung" die mobile Form, der Zucker, niemals in grösseren Mengen nachgewiesen. Im Herbst waren die Knöllchen, besonders die Rinde, mit grossen Stärkekörnern dicht vollgepfropft, Zucker fand ich nicht. Im Freien konnte im Januar Zucker nur in sehr kleinen Mengen nachgewiesen werden, ziemlich reichlich Ende März, als die Pflanzen austrieben, doch war zu diesem Zeitpunkt schätzungs-

weise erst etwa die Hälfte der gesamten Stärke mobilisiert. Die im Gewächshaus frühgetriebenen *Adoxa*-Exemplare begannen bald nach Laubentfaltung vom hinteren Knöllchenrande her hyalin zu werden. Die Untersuchung ergab, dass aus diesen Teilen die Stärke fast vollständig ausgewandert war, Zucker fand sich noch. Weiter vorn waren Zucker und Stärke reichlich vorhanden. Aus den Befunden im Freien ergab sich auch, dass die Reservestoffe des Knöllchens stets in nicht unbeträchtlicher Menge direkt zum Aufbau der neuen Ausläufer verwandt wurden. Sehr auffällig waren in den Rhizomen die z.T. ausserordentlich grossen Kerne von 20 - 30 μ Durchmesser und fast kugelig oder etwas abgeplatteter Gestalt. Sie scheinen späterhin sogar noch an Grösse zuzunehmen und es wurden in Speicherzellen, die bereits den grössten Teil ihrer Stärke abgegeben hatten, äusserlich noch ganz gesund erscheinende Kerne von 48 - 50 μ Durchmesser gefunden, ein neuer Beweis, dass zwischen Grösse einer Pflanze und Kerngrösse nicht notwendig ein Zusammenhang bestehen muss.

Nebenher wurde noch eine Beobachtung an den Plastiden gemacht, die hier erwähnt werden soll. Die einzige diesbezügliche Angabe fand ich nachher in MOLISCH'S Pflanzenchemie, dort heisst es, in den nicht ergrünten Blattstielen fänden sich



nur rote Chromatophoren. Diese Stengelteile bzw. Blätter enthalten nun in ihren Zellen ausser den epidermalen einen gelben bis orangeroten Farbstoff diffus verteilt und ausserdem erblickt man in den noch nicht ergrünten Chloroplasten + zahlreiche, sehr kleine, lebhaft orangerote Körperchen, die den Eindruck von Kristallen machen. Beiderlei Farbstoffe bewirken die oben genannte Eigenfarbe. Diese Kriställchen sind zweifellos Carotin, sie färben sich mit Jodjodkali augenblicklich intensiv blauschwarz, ganz ähnlich wie stark gefärbte Stärkekörnchen dies tun würden, mit konz. Schwefelsäure werden sie ebenfalls fast schwarz. In den ergrünten Chloroplasten besonders der oberen Blattzelllagen, findet man sie zuweilen ausserordentlich zahlreich, vorhanden sind sie stets. An älteren Blättern suchte ich sie oft vergeblich. Die Leukoplasten, welche Reservestärke aufbauen, enthalten sie selten, zuweilen ein oder wenige grössere Stücke. Ergrünende, weil belichtete Leukoplasten sind übrigens deshalb interessant, weil sie den Zusammenhang von Stärkekorn mit seinem Bildner ebenso

Fig. 21. Ergrünende Leuko- schön zeigen wie die bekannte *Pellionia Davvaueana*, am plasten. 22. Chlorophyll- schönsten in ergründenden Basen von Laubblättern. körper m. Karotinkrist. (Fig. 21, 22)

ÜBER EINIGE AUS BLÜTENSTÄNDEN HERVORGEANGENE AUSLÄUFER-ÄHNLICHE BILDUNGEN.

Bei einer beträchtlichen Anzahl von Pflanzen, besonders solchen mit kurzen vegetativem Axen, sind die Blütenstände unter grösserer oder geringerer Abänderung in den Dienst der vegetativen Vermehrung und Verbreitung in kleinerem Umkreis getreten. GOEBEL hat (Organographie, spezieller Teil, I. Abt.) darüber Mitteilungen gegeben. Hier sollen einige an solchen Pflanzen gemachte Beobachtungen mitgeteilt werden.

FRAGARIA.

Die Gattung *Fragaria* besitzt bekanntlich (vergl. z.B. SOLMS-LAUBACH l.c.) lange oberirdische Ausläufer, die an der Pflanze in gleicher Stellung wie die Blütenstände auftreten und (abgesehen von *F. collina* nach SOLMS) in sympodiale Wuchs weite Strecken zurücklegen, wobei Verzweigung zurücktritt. Es wurde an 3 Arten (*F. vesca*, *F. indica* und *F. chiloensis*) auf die Art des Längenwachstums der Ausläufer untersucht. In allen Fällen ergab sich ziemlich das gleiche: Erst streckt sich der Ausläufer in seiner ganzen Länge, bis er etwa 5 cm lang gewor-

den, dann lässt das Wachstum am hintern Ende nach und bei längeren Ausläufern ist der hintere Teil bereits voll ausgewachsen, wenn der apikale Teil noch lebhaft weiterwächst. Bei der kräftigen *F. chiloensis* war die gesamte wachsende Region oft über 10 cm lang, doch war zwischen 10 und 5 cm die Streckung meist gering, am stärksten annähernd 3 cm hinter der Spitze. Das Vorblatt störte das Wachstum sehr wenig, auch das halb entwickelte Laubblatt gab noch nicht das Signal zum Stillstand, aber die Geschwindigkeit der vorgeschobenen Endknospe nahm sehr rasch ab und sobald die Wurzeln an der Terminalpflanze erschienen, erlosch es. Die andern beiden Arten verhalten sich ähnlich. *Fragaria chiloensis* erreichte selbst bei nicht sehr günstigem Wetter einen absoluten Tageszuwachs von 2 cm. Im ganzen ergibt sich also, dass bei diesen stets oberirdischen Ausläufern kein auf eine kurze apikale Zone beschränktes Spitzenwachstum zu konstatieren ist.

LAGOTIS STOLONIFERA.

Die Gattung *Lagotis*, nach ENGLER-PRANTL zu den *Scrophulariaceae-Digitaleae* gehörig, umfasst einige Arten ausdauernder, meist kleiner, rosettenförmiger Kräuter besonders des gemässigten Asiens, deren blaue Blüten in $\pm$ hohen, seitenständigen Ähren angeordnet sind. *Lagotis (Gymnandra) stolonifera* Maxim., eine Pflanze der Hochgebirgsmatten von Kleinasien und Armenien, hat eine bodenständige Rosette bis 15 cm langer, schmaler, etwas ledriger Blätter auf kurzem, vertikalem, unterirdischem, sehr reich bewurzeltem Rhizom. Aus Blattachseln etwas unterhalb der Erdoberfläche entspringen die Blütenstände, kurze Ähren, und an ebensolchen Stellen auch die Ausläufer, welche für die Spezies im Gegensatz zu ihren Verwandten charakteristisch sind. Ein typischer Ausläufer steigt erst schräg empor, biegt sich dann in $\pm$ flachem Bogen abwärts, kriecht noch eine Strecke weiter und treibt nach höchstens 30 - 40 cm Länge die Apikalknospe zu einem rasch sich bewurzelnden Pflänzchen aus. Interessant ist die Pflanze aber deshalb, weil hier alle Übergangsformen vom Blütenstand bis zum Ausläufer tatsächlich auftreten. Im Mai 1922 beobachtete ich dies im botanischen Garten zu München, wo die Art sowohl im Alpium wie in der Anzuchtanlage in zahlreichen Exemplaren auf steinigem Untergrund vorhanden ist. Äussere Umstände konnten für das verschiedene Verhalten der einzelnen Pflanze bzw. Sprosse nicht verantwortlich gemacht werden, experimentelle Untersuchung war noch nicht möglich. Die genannte Eigenart schien bisher noch nicht beschrieben zu sein.

Die Blütenstände entspringen meist kurz unter der Erde, wenden sich in nach

oben konvexem Bogen nach oben und zur Vertikalen und tragen wenige cm über Niveau eine gedrungene Blütenähre. Auffallend ist der flache, fast geflügelte Querschnitt des basalen Stengels. Vielfach kommt es nun vor, dass die dichte, rötliche Spitzenknospe während der fortschreitenden Anthese plötzlich auswächst, längere Internodien erzeugt, erst schief aufwärts strebt und sich dann langsam im Bogen niedersenkt, wo dann sofort am Ende eine junge Pflanze auftritt. Der ausläuferartige Teil ist auffallend unregelmässig mit zungen-

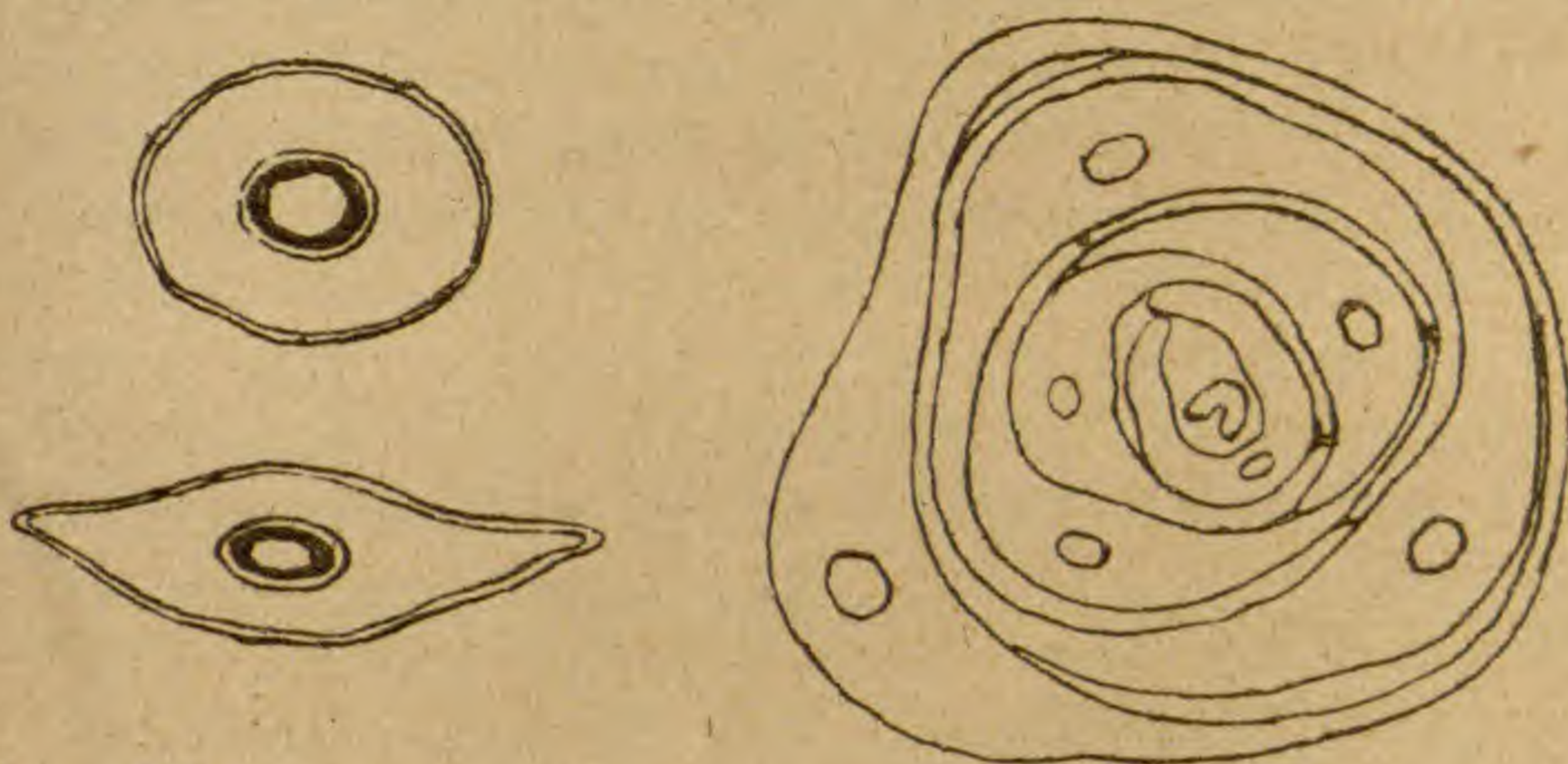


Fig. 23. Sprossquerschnitte a. d. Basis und weiter oben.

Fig. 24. Querschnitt durch d. Ausläuferknospe.

förmigen Blättern besetzt, in deren Achseln man zunächst noch Rudimente von Blütenanlagen findet. Äusserlich aber kann der Übergang von dichter Blütenähre zu typischem Ausläufer vollkommen unvermittelt sein. Es wurden auch Formen beobachtet, bei denen nur eine Auflockerung am oberen Ährenende eintrat. Als Mittelformen treten Blütenstände auf, die nie vertikal werden, blütenärmer, lockerer sind und dann zu Ausläufern werden, ferner Ausläufer, an deren unterm Ende einige Blü-

ten in grösserem Abstand sitzen. Die Ausläufer selbst sind schon kurz charakterisiert, sie haben wie die Blütenstände eine auffallend abgeflachte Basis, werden weiterhin fast stielrund, sind ebenso wenig wie die Mittelformen im Bau deutlich dorsiventral, haben nur mässig verlängerte, auffallend ungleiche Internodien und eine äusserlich kaum erkennbare, annähernde 2/5-Blattstellung. In den untern Blattachseln findet man stets noch als Reste der Blüten die eigenartig einseitig geschlitzten Kelche mit degenerierendem, bräunlichem Inhalt, aber sehr klein. Die Ausläufer sitzen an der Pflanze im Durchschnitt etwas tiefer als die Blütenstände.

Die Blütenähren blühen, wie dies ja bei vielen Scrophulariaceen der Fall sein kann, am Ende normal nicht ganz auf, die apikalen Knospen bleiben unentwickelt, der Vegetationspunkt wird nicht aufgebraucht. Daher leitet sich die Möglichkeit des Auswachsens als Ausläufer. Ein Nachlassen der "Blütenbildungstendenz" ist aber schon vorher zu erkennen. Während die untern Blüten eine ± stark 2-geteilte Oberlippe und eine oft 3-teilige Unterlippe besitzen (Fig. 25), folgen im Durchschnitt (im Einzelfall nicht immer ganz zutreffend) solche mit 2-teiliger Ober- und Unterlippe, die Teilung wird schwächer, die Oberlippe schliesslich einfach und am Ende findet man häufig nur mehr 2 ungeteilte Korollappen. Die Sporophylle selbst ändern sich nicht wesentlich. Im übrigen kann man auch an den auch bei geneigter

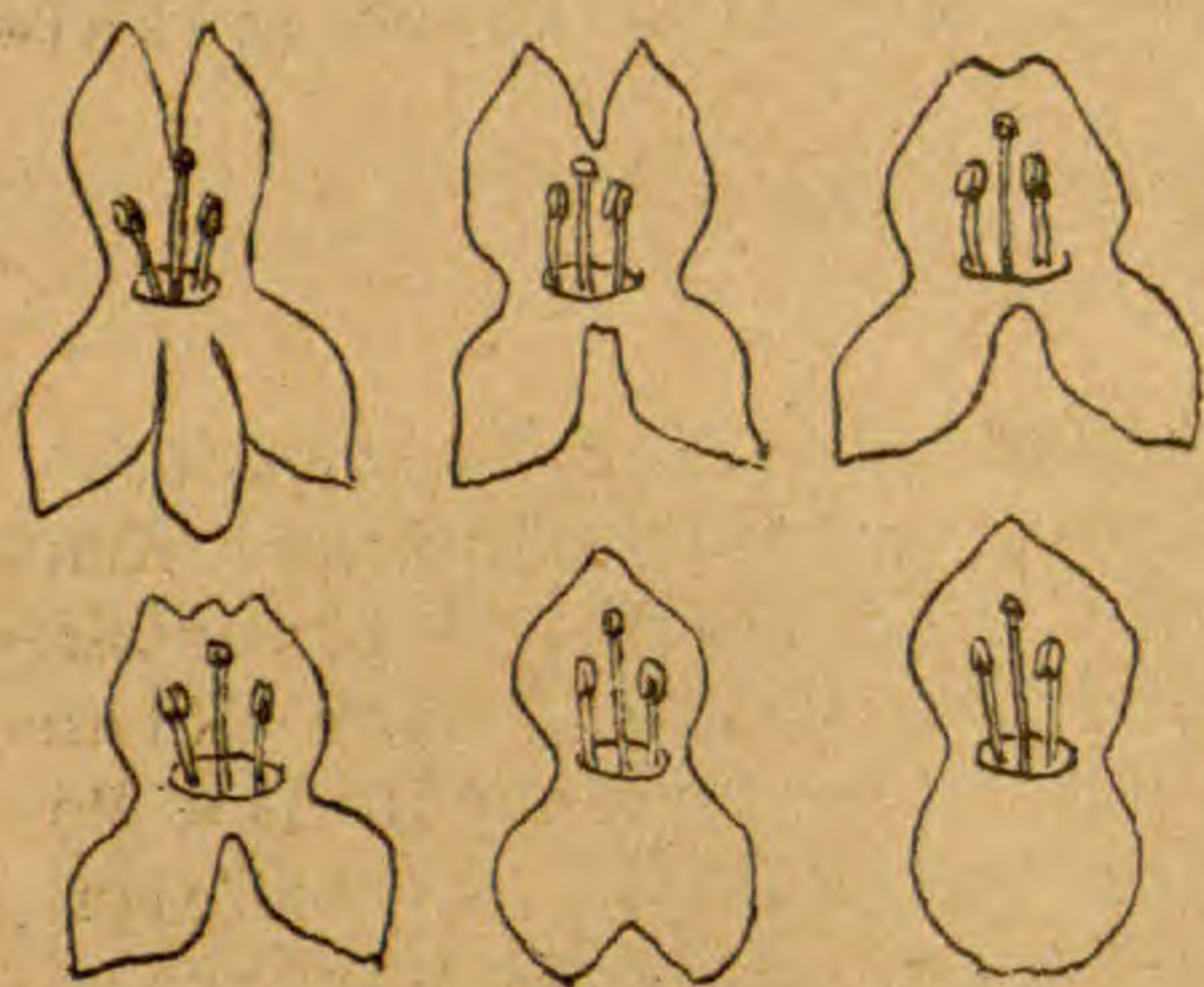


Fig. 25. Blütenschemata. Lage radiären Blütenständen noch ± deutlich 2 laterale Stengelkanten erkennen.

Lagotis stolonifera ist also ein ausgezeichnetes Beispiel einer Pflanze, bei der anscheinend spontan selbst am gleichen Exemplar die Übergangsformen zwischen Blütenähre und Ausläufer mit terminaler "Adventivpflanze" auftreten und zeigt weiter eine Stengelorganisation, in der bilaterale und radiäre Züge in eigenartiger Weise gemischt sind. Die KLEBSschen Versuchsergebnisse mit *Ajuga reptans* seien hier als z.T. ähnlich angeführt.

TULIPA SILVESTRIS.

Die Waldtulpe hat ihre eigentliche Heimat wahrscheinlich in den Steppen und lichten Wäldern Südrusslands und Kaukasiens und ihre für solche Verhältnisse günstige Periodizität hat sie auch, wie viele andere Zwiebelgewächse, in ihrem weiteren, wohl grösstenteils anthropogenen Verbreitungsbezirk in Mittel- und Nordeuropa bewahrt. Eine genaue Darstellung des über die Pflanze bisher bekannten findet sich in der "Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas". Im Dezember lassen sich die Zwiebeln im Warmhaus bereits treiben, die Winterruhe (nicht die Ruhe ab Juli!) in unsern Klimaten ist also eine erzwungene. Es wurde zunächst das Längenwachstum der eigentümlichen Ausläufer gemessen und festgestellt, dass die Wachstumsverteilung in Erde bzw. künstlich in Luft oder Wasser nicht wesentlich differiert. Die sich streckende Zone ist gewöhnlich 2 - 3 cm lang, also immerhin nicht ganz kurz, wobei das Maximum der Streckung nicht über 1 cm von der Spitze entfernt liegt. Die zum Vergleich herangezogenen Blütenstandsachsen, die ja auch terminal durch Knospen abgeschlossen sind und interkalar sich strecken, hatten erheblich längere Wachstumszonen (bis 15 cm), die Lage des Maximums wechselte stark, war aber meist nicht mehr als 3 cm von der Knospe entfernt. Bedenkt man, dass es sich bei den Ausläufern um knotenlose, eigentlich durch Tätigkeit eines nahezu apikalen Meristems sich aufbauende Axen handelt, so wird man die Art der Wachstumsverteilung nicht als besonders auffälligen Ökologismus bezeichnen können. Am Licht konnte wirkliche Zwiebelbildung nie beobachtet werden. Es trat eine Wachstumssthemmung ein, die hypodermalen Lagen verholzten wohl z.T. infolge davon, die Hülle vermochte daher dem Druck der nun schwellenden Knospe nicht zu folgen, diese platzte und langsam entwickelte sich frei auf der etwas eingekrümmten Ausläuferspitze stehend ein kleines Zwiebelchen. Im Dunkeln unterblieb die frühe Verholzung, das Längenwachstum hielt an und es entstanden schliesslich normale Zwiebeln frei an der Luft.

Die Morphologie der Ausläufer wurde wiederholt untersucht. Die Fig. 26 soll einen diesbezüglichen aus den Querschnitten Fig. 27 u. ä. konstruierten Längsschnitt geben. Man sieht, wie in den Stolo auf der "inneren" Seite die rasch umbiegenden, vom Zwiebelkuchen aufsteigenden stammeigenen Gefässe eintreten und eine eigenartig unregelmässige, übrigens auch recht wechselvolle Gruppe im "Stengelteil" des Ausläufers bilden. Nicht selten macht die ganze Gruppe im Querschnitt durch Zusammenrücken den Eindruck eines einzelnen, besonders grossen bikollateralen Bündels (Fig. 30), aber nur selten unterscheidet es sich von den andern gar

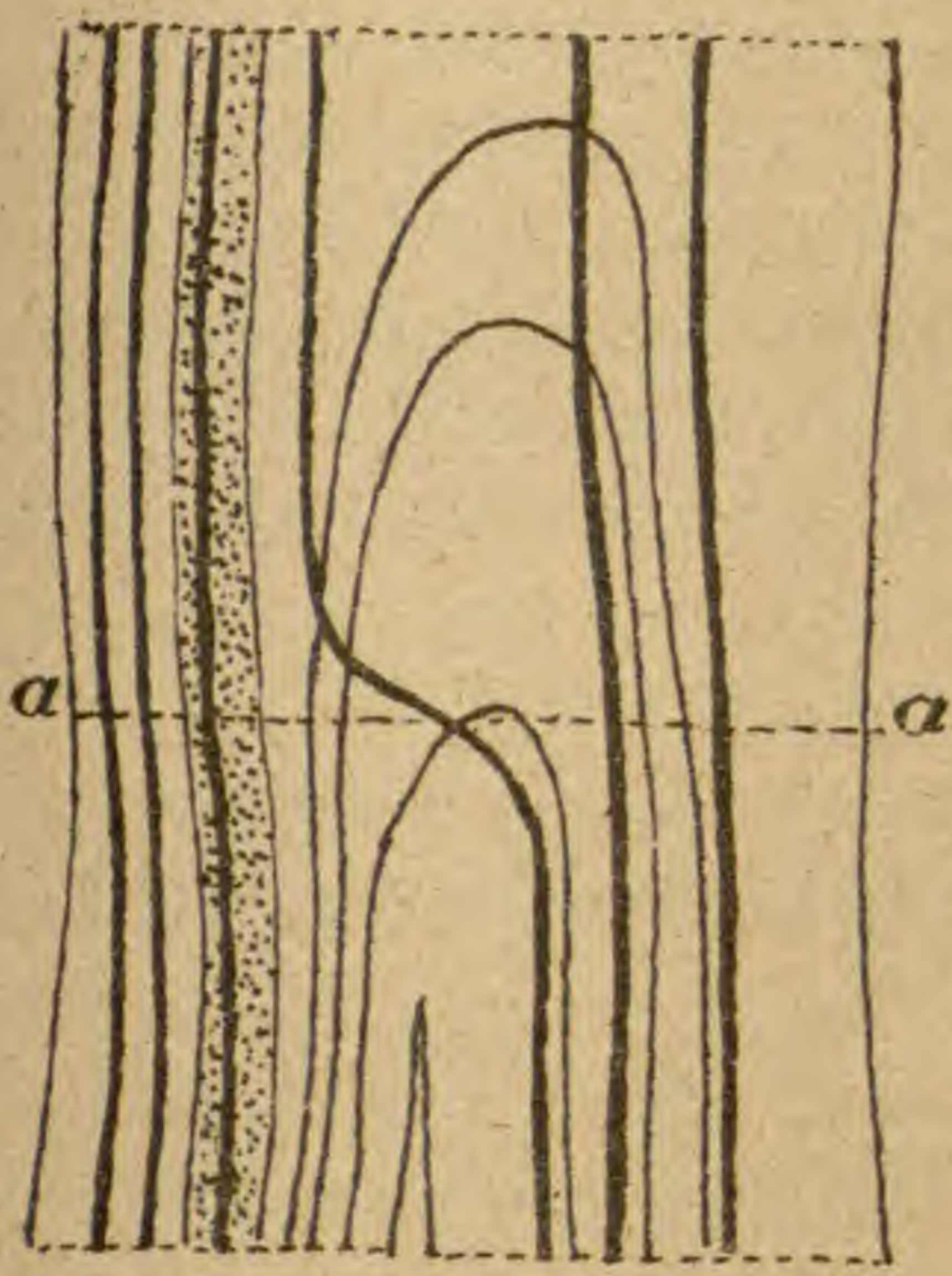


Fig 26



Fig 27

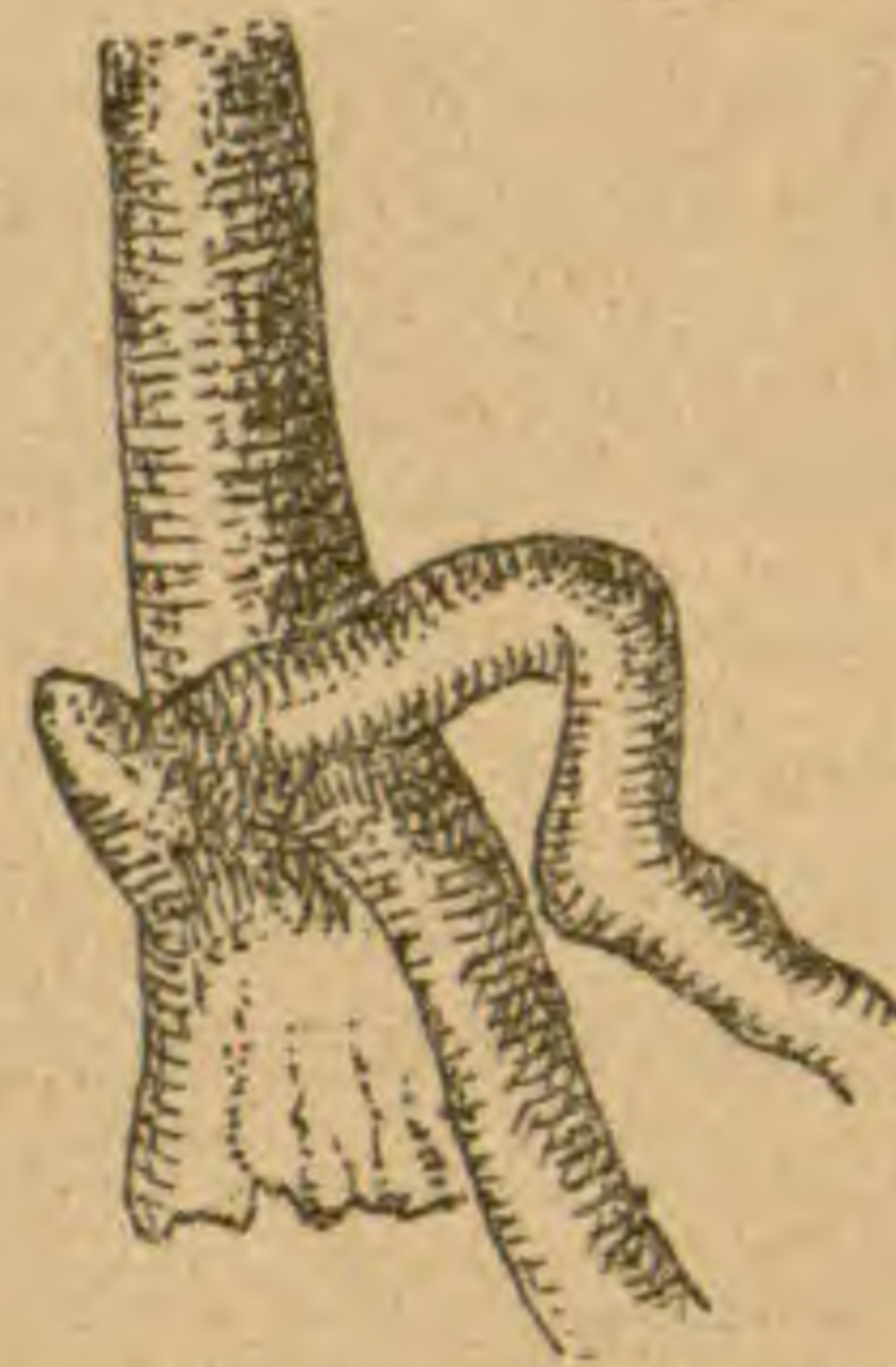


Fig 28

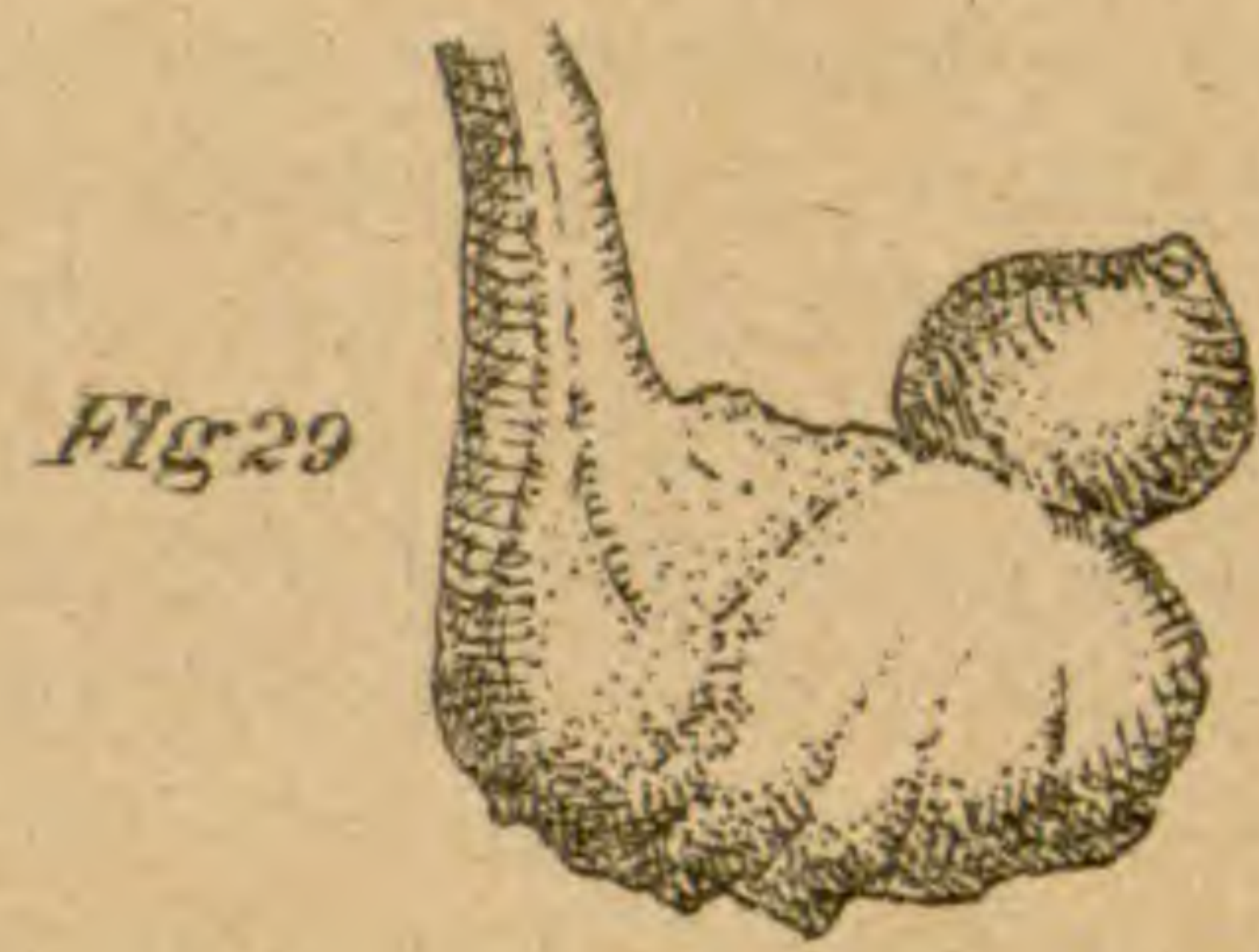


Fig 29

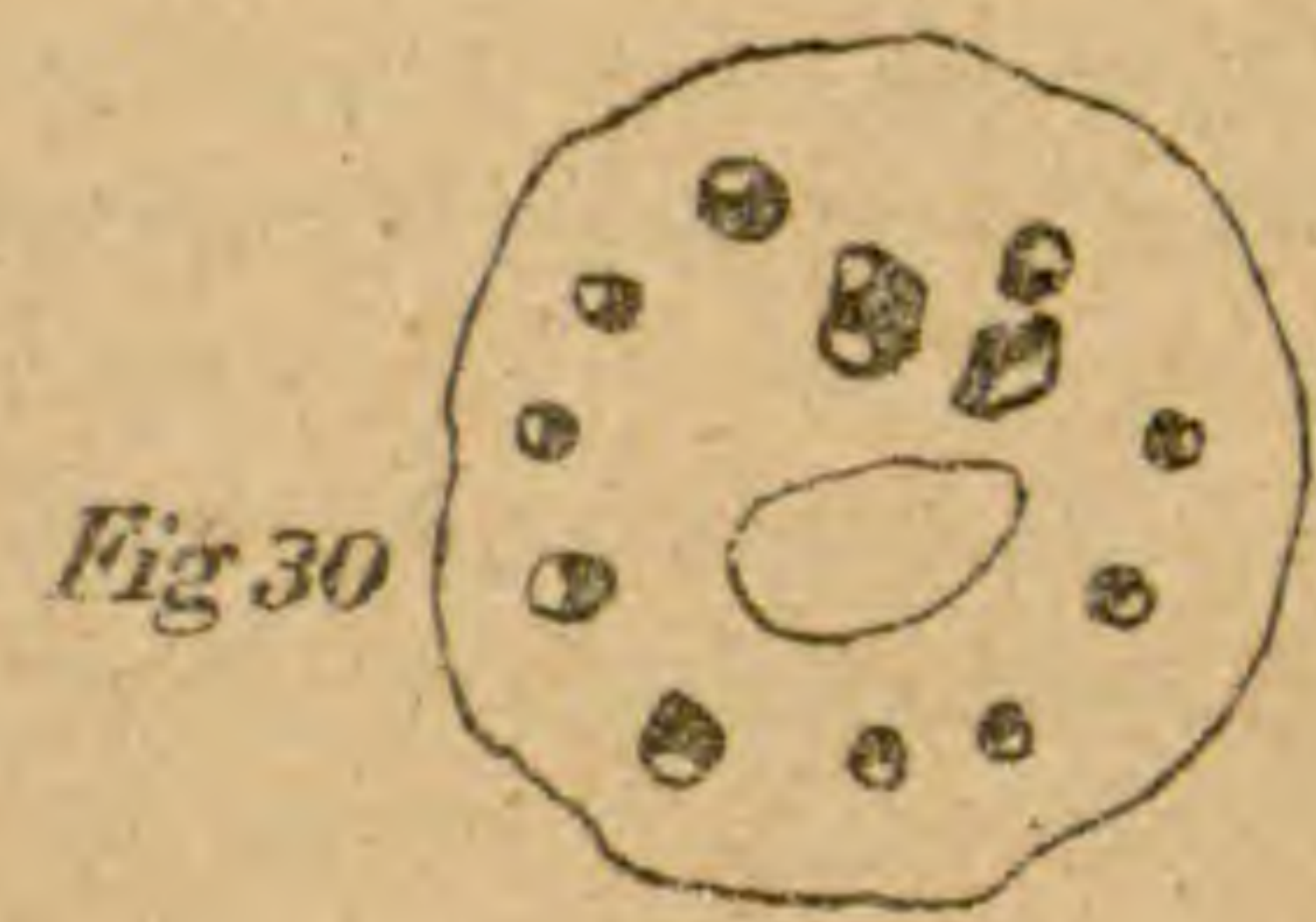


Fig 30

Tulipa silvestris. Fig. 26. Gefässbündelverlauf an d. Ausläuferbasis. 27. Querschnitt a - a. 28. Ausnahmefall mit 2 Ausläufern. 29. Ausläufer-Regenerat. 30. Ausläufer-Querschnitt.

nicht mehr, sodass also die viel verbreiteten Bilder, die ein fast vollkommen radiales Organ darstellen, nicht typisch sind. In einem einzigen Fall war neben d. Terminalknospe auch die Axillarknospe zum Ausläufer geworden (Fig. 28), wobei sich aber, wie ja zu erwarten, nicht das Speicherblatt der alten Zwiebel an der Ausläuferbildung beteiligte, sondern dieser morphologisch ganz aus der Achselknospe hervorging (vergl. dazu die Angaben in "Lebensgeschichte"). Bei der komplexen Struktur des Stolo musste von Interesse sein, wie er sich bei Regeneration verhielt. Wurde ein etwa 0,5 cm langes Spitzenstück (mit dem Zwiebelchen natürlich) abgeschnitten, so bildete sich in mehreren Fällen ein grosser Kallus, auf dessen Oberseite ganz gleich orientiert wie das verlorene ein neues Zwiebelchen entstand (Fig. 29).

Die Frage der Einhaltung einer bestimmten Tiefenlage hat schon RAUNKIAER bei *Tulipa silvestris* untersucht. Er kam zu keinem allgemeineren Ergebnis. Da zu vermuten war, dass die vom assimilierenden Blatt zu durchstossende Erdtiefe insofern von Bedeutung sei, weil dabei $\pm$ der Stoffreserve aufgebraucht wird, so wurde von einer Anzahl Zwiebeln der Reservestoffbehälter vorsichtig entfernt. Die Pflanzen trieben ein mittelgrosses Laubblatt und einen kurzen, steil nach abwärts gehenden Stolo mit terminaler Zwiebel, ein Resultat, das jener Vermutung entgegenspricht. Die Einhaltung einer bestimmten Tiefenlage war überhaupt an älteren, aber noch nicht blühenden Zwiebeln durchaus keine strenge. Tief und flach gesetzte Zwiebeln verhielten sich fast ganz gleich, horizontal gelegte trieben den Ausläufer oft knapp unter der Erdoberfläche ein langes Stück vor, bogen dann am Ende um und hier entstand dann alsbald die neue Zweibel; vertikal stehende hatten in verschiedener Tiefe erst ziemlich senkrecht nach unten gehende, dann flacher streichende Ausläufer. Jedenfalls eignet sich die Waldtulpe wenig zu solchen Versuchen, wenn auch die in unsern Gegenden ihr nicht recht zusagenden Verhältnisse hier ungünstig eingewirkt haben mögen. Wurde das assimilierende Blatt rechtzeitig entfernt, so unterblieb die Bildung eines Stolo fast ganz, Verhältnisse, die an die blühende Pflanze erinnern, wo ja auch durch die Bildung des Blütenstands die Ernährungsverhältnisse der vegetativen Knospen ungünstiger werden. In diesem Zusammenhang sei

an die Angabe von SOLMS-LAUBACH erinnert, dass in den seltenen Fällen, wo die Gartentulpe einen Ausläufer treibt, gleichzeitig "das Vorblatt an der Haupt-Seitenzwiebel" sich laubblattartig entwickelt. Wahrscheinlich erfolgt aber ganz allgemein mit Eintritt der Blühfähigkeit eine Umstimmung zu ungunsten der Ausläuferbildung, denn es gelang nicht durch frühzeitige Entfernung des oberen Teils des Blütenprozesses die Axillarknospen zur Stolonenbildung anzuregen. Andererseits war das bei Entfernung der Ausläuferanlage an starken, doch nicht blühreifen Zwiebeln auch nur in der Minderzahl der Fälle möglich, die Axillarknospe wurde einfach an Ort u. Stelle zur Ersatzzwiebel. Ihr fehlte offenbar die Induktion zum Stolonenwachstum, womit wir vorläufig uns noch unbekannte innere Gründe umschreiben müssen.

Einigermassen ähnlich *Tulipa silvestris* ist das Verhalten einer ganz andern, fernstehenden Pflanze, *Phylloglossum Drummondii*. Auch hier wird von der noch nicht "blühreifen" Pflanze der terminale Vegetationspunkt zum Ausläufer ganz ähnlicher Natur (nach SAMPSON eventuell nur scheinbar, indem vielleicht der eigentliche Terminaltrieb verkümmert), später bildet sich die Endknospe zum Blütenstand aus, während aber hier nun ein Seitenast auch weiterhin die Ausläuferbildung aufrecht erhält. Der Grund für die Umstimmungen ist auch hier noch ganz unbekannt.

Schliesslich sei noch darauf hingewiesen, dass ähnliche Gebilde ganz vereinzelt, nie grossen Gruppen gemeinsam, sporadisch in der ganzen Pflanzenwelt auftreten: Marsupien mancher Lebermoose, Ausläuferknöllchen von *Phylloglossum*, Ausläufer von *Tulipa* und manchen Orchideen, Karyophore von *Arachis*. Überall durch eigenartige interkalare Wachstumsvorgänge Entstehung eines sonst fehlenden Organs, das die junge Generation an der Spitze unentwickelt, also rings eingeschlossen in sich trägt. Überall handelt es sich wohl vor allem um Schutz der Nachkommenschaft bzw. um Verbreitung zwar nicht auf grosse Strecken, doch in sicherer Form.

LIMNANTHEMUM HUMBOLDTII.

Der vegetative Aufbau der Vertreter der Sect. *Nymphaeanthus* der Gattung *Limnanthemum* wurde insbesondere von GOEBEL klargelegt. Sie hierher zu zählen findet seine Berechtigung in dem Umstand, dass in Achselgegend der "blütentragenden" Schwimmblätter mit oder nach der Anthese ein Beispross als Adventivpflanze auswächst und selbständig wird. In der Wirkung allerdings kann dieser Aufbau mit den gewöhnlichen Ausläuferformen besonders von Landpflanzen nicht verglichen werden. Die blühende Pflanze entwickelt aus einem kurzen Rhizom eine grössere Anzahl lang gestielter Schwimmblätter, die kleinen Seerosenblättern weitgehend gleichen. Dann sinkt unvermittelt die Blattform zum kurzen, häutigen Niederblatt herab, in dessen Achsel Gebilde entspringen, die den Schwimmblättern durchaus gleichen, aber kurz unterhalb der Lamina die Blüten tragen. Wie schon die Stellung andeutet, handelt es sich hier um Infloreszenzen mit einem kurz gestielten Schwimmblatt, während der übrige Blattstiel der langgestielten Schwimmblätter durch die Infloreszenzaxe ersetzt ist, ein höchst auffälliger Fall von Konvergenz. Die Pflanze soll hier wegen ihrer bisher noch unbekannten ausserordentlichen Regenerationsfähigkeit angeführt werden.

Schneidet man ein Primärblatt oder Schwimmblatt ab und legt es im Warmhaus in Wasser, so entwickelt sich von den Gefässgruppen ausgehend ziemlich rasch ein oft sehr mächtiger Kallus. Auffallend ist schon, dass ein derartig lockeres, gewissermassen nur einem Plattengerüst von Zellflächen entsprechendes Gewebe fast mit Sicherheit ohne Fäulnis Regeneration ergibt. Ferner ist nicht ohne weiteres einzusehen, wenn man sich auf den HABERLANDTschen Standpunkt betr. Wundhormone stellt, wie diese bei einer ständig frei im Wasser liegenden Schnittfläche so mächtig wirksam sein können. Aus dem Kallus entspringen dann ± zahlreiche Wurzeln und unabhängig von ihnen bis zu 5 Adventivpflanzen, von denen selbst 3 sich weiter entwickeln können. Sie beginnen mit einem kleinen, einfach-spatelförmigen Primärblatt, es folgen mehrere Übergangsblätter, dann kommen Schwimmblätter, deren Spreite oft nicht über 1 cm Durchmesser besitzt. Wurzeln haben sich inzwischen an den jungen Pflanzen zahlreich entwickelt, das Mutterblatt stirbt ab, die Nachkömlinge werden selbständig. Versucht man gleiches mit scheinbar "blütentragen-

den" Blättern, also Blütenständen, so erhält man mit fast gleicher Sicherheit ähnliche Resultate, sowohl wenn man das "Blatt" oberhalb wie unterhalb der Blüten durchtrennt, nur dass im allgemeinen auf das einfache erste Blatt rascher z.T. winzige, aber sonst normale Schwimmblätter folgen. Von Interesse ist besonders d. letztere Fall, denn hier handelt es sich um ein Axengebilde, das Polarität zeigen sollte. In der Tat entstehen hier gewöhnlich, doch nicht immer, zuerst am Kallus Wurzeln, aber stets kommen zwischen ihnen kleine Sprosse mit Blättern dazu, was recht auffällig ist, da doch die am Kallus bewurzelte Pflanze eigentlich ein polar richtiges, sozusagen vollständiges Gebilde darstellt. Übrigens ist es für die Sicherheit der Regeneration von Vorteil, doch keineswegs nötig, die Blüten und Blütenknospen zu entfernen. Die normale Adventivpflanze am Blütenstand wird durch das Abschneiden des Blütenstandsstiels nicht sehr beeinträchtigt. Lässt man die so vorbehandelten Pflanzen weiter wachsen, so entstehen an beiden Enden, sowohl an der Basis des allmählig absterbenden Schwimmblattes als auch am Kallus, eine bis einige Adventivpflanzen, die sich bewurzeln und selbständig werden. Schneidet man ihnen am Kallus fortgesetzt die Wurzeln weg, so können sie unter lang dauernder Erhaltung des ursprünglichen Blütenstandsstiels von der andern Seite her versorgt werden, wobei also in diesen der Strom nun umgekehrt verläuft. Man kann das beweisen, indem man das Kallusende mit seinen Pflanzen nach Entfernung der Wurzeln aus dem Wasser hebt. Verwendet man Stücke aus der Infloreszenzaxe selbst zur Regeneration, so faulen diese ziemlich leicht, doch gelingt es zum Teil auch, sie zu erhalten. Dann entstehen Kalli und daraus Sprosse wie Wurzeln an beiden Enden ganz gleichmässig, also Polarität ist hier kaum angedeutet. Dieses Charakteristikum von Sprossachsen ist mithin bei diesen Pseudo-Blattstielen recht schwach ausgeprägt. Es sei unentschieden, ob etwa ein Zusammenhang mit der erwähnten Tatsache, dass hier ein grosser Teil der Spiralgefässe rechts statt links gewunden ist, besteht, etwa derart, dass beides auf gleicher Endursache beruht.

Regeneration erhält man auch an abgeschnittenen Blüten und Blütenstielen, und zwar ziemlich sicher, doch müssen sich die Kalli ziemlich rasch entwickeln, ehe die vergänglichen Gebilde durch Fäulnis zerstört sind. Wurzeln treten hier viel seltener primär auf, meist entstehen sie erst an den Adventivpflanzen. Diese stellen ganz winzige, aber blühreife Individuen dar. Zwar das erste Blatt ist stets ein mindestens ziemlich einfaches, kleines Primärblatt, das folgende gewöhnlich eine Übergangsform oder ein Schwimmblatt, dann aber kommt oft bereits ein Blütenstand mit ausserordentlich dünnem, einige cm langem Stiel und noch nicht 6 mm breiter Lamina. Blütenknospen sind vorhanden, kommen aber an diesen Zwergen nicht zur Entfaltung. Es ist von besonderem Interesse, zu sehen, wie ausserordentlich rasch und in welcher winzigen Dimensionen hier sozusagen die ganze Entwicklung abgekürzt durchlaufen wird, wenn die Regenerate an Blütenstielen entstanden. Das weist mit Sicherheit auf das tatsächliche Vorhandensein blütenbildender Stoffe oder Stoff-Konstellationen von grosser Selbsterhaltungsfähigkeit hin, umso mehr, als bei Vornahme der Versuche sowohl in Regenwasser wie in 1:1000 KNOP das Resultat ziemlich gleich ausfiel (stärkere mineralische Nährlösung schädigt).

Die anatomische Untersuchung liess keine grösseren Mengen von Gerbstoff u. dgl. die man wegen der Fäulnis-Resistenz erwartete, erkennen, doch enthalten die peripheren Lagen viel Anthocyan. Auffallend war die ganz ausserordentlich rasche und intensive Holzreaktion der Sternhaare mit Phloroglucin. Das Vorkommen dieser Gebilde bei zwei systematisch so entfernt stehenden Gruppen ist höchst auffallend und wohl lange nicht genügend beachtet, besonders im Hinblick auf entwicklungsmechanische und deszendenztheoretische Hinsicht. In diesem Zusammenhang darf vielleicht auch an die Hydropoden erinnert werden.

Die Vergleichsversuche mit andern *Limnanthemum*-Arten (*L. nymphaeoides*, *trachyspermum*, *geminatum*, *laminosum*, *Villarsia*) ergaben, dass die Fähigkeit zu Kallusbildung überall ziemlich reichlich vorhanden ist, aber bereits Wurzelbildung viel spärlicher als bei *L. Humboldtii* erfolgt, noch viel seltener Sprossregeneration. Bei letzterer Art kann auch am apikalen Rand von Einschnitten in die Blattlamina die Entstehung von bewurzelten Adventivpflänzchen erzwungen werden.

Vergleicht man die von MOLISCH (Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei)

gegebene Zusammenstellung, so ergibt sich, dass sowohl der systematischen Verwandtschaft nach als auch innerhalb der biologischen Gruppe der Wasserpflanzen der beschriebene Fall von Blatt-Regenerationsfähigkeit recht vereinzelt dasteht und umso mehr Interesse verdient, als hier einmal die verschiedensten Teile der Pflanze relativ leicht regenerieren, darin also Blätter und "Pseudoblätter", d.h. Sprosse inbezug auf Regenerate kaum verschieden sind.

ARACHIS HYPOGAEA.

Es sollen hier einige Beobachtungen über die Physiologie der Fruchtbildung von *Arachis hypogaea*, der Erdnuss, mitgeteilt werden. Eine Arbeit, die das über die wichtigsten Geokarpen bekannte zusammenfasst und ergänzt, sowie Literatur gibt, stammt von E. THENNE. Durchmustert man die über *Arachis*, also eine ausserordentlich wichtige Kulturpflanze, vorliegende Literatur, so findet man abgesehen von vorwiegend chemischen Arbeiten über die Stoffe des Samen auffallend wenig. Insbesondere die Physiologie der höchst eigenartigen Frucht- und Samenbildung hat auch in neuerer Zeit ganz wenig Beachtung gefunden. DARWIN hat in seinem Buch "Bewegungsvermögen der Pflanzen" im Anschluss an seine Beobachtungen über die Nutation der Karpophore einiges mitgeteilt, neuerdings liegen Angaben von RICHTER, Van der WOLK und THENNE vor.

Die Hauptfrage ist: Unter welchen Umständen schwillt das Karpophor-Ende zur Frucht mit keimfähigen Samen an. DARWIN ist noch nicht voll überzeugt, ob das Eindringen in die Erde eine *conditio sine qua non* dazu sei. Spätere Autoren haben dann festgestellt, dass in feuchter Luft niemals Fruchtbildung eintritt, weder im Licht noch im Dunkeln, und auch ich kann das nur bestätigen. Über die Wachstumsverhältnisse von *Arachis* lauten die Angaben recht verschieden. Es scheint bei dieser wild überhaupt nicht sicher bekannten alten Kulturpflanze verschiedene Rassen zu geben, teils vorwiegend aufrecht, teils niederliegend wachsende. Meine Pflanzen gehörten zur ersteren Gruppe. Karpophore entstanden noch 50 cm über dem Boden, während sie andere Autoren nur knapp über dem Boden auftreten sahen, ja weiter oben befindliche Blüten überhaupt für $\pm$ steril halten. Beieinzeln in Töpfen stehenden Pflanzen entsprangen auch in meinen Kulturen Blüten und noch mehr Karpophore ganz vorwiegend basal, bis etwa 10 cm Höhe; bei dicht stehenden mit gegenseitiger Beschattung dagegen unterblieb eine ausgesprochene basale Anhäufung, dafür traten noch weit oben Blüten auf, wenn auch nicht allzu reichlich. Auch diese letzteren waren wohl befähigt, Karpophore zu erzeugen, ein physiologischer Unterschied besteht also dieserhalb nicht. Wohl aber scheint eine Korrelation derart einzutreten, dass bei reichlicher Blütenbildung an der Basis deren weitere Bildung auch bei kräftigen Pflanzengehemmt wird, was immerhin auffällig ist. Verhinderung der Fruchtbildung im untern Teil kam deutlich der Fruktifikation weiter oben zugute. Jedenfalls gehört die ganze Erscheinung in die gerade bei Leguminosen ziemlich weit verbreitete der basalen Tendenz der Blütenbildung, die ja auch die häufige Amphikarpie ermöglicht. Die Karpophore wurden in feuchter Luft 30 cm lang und waren

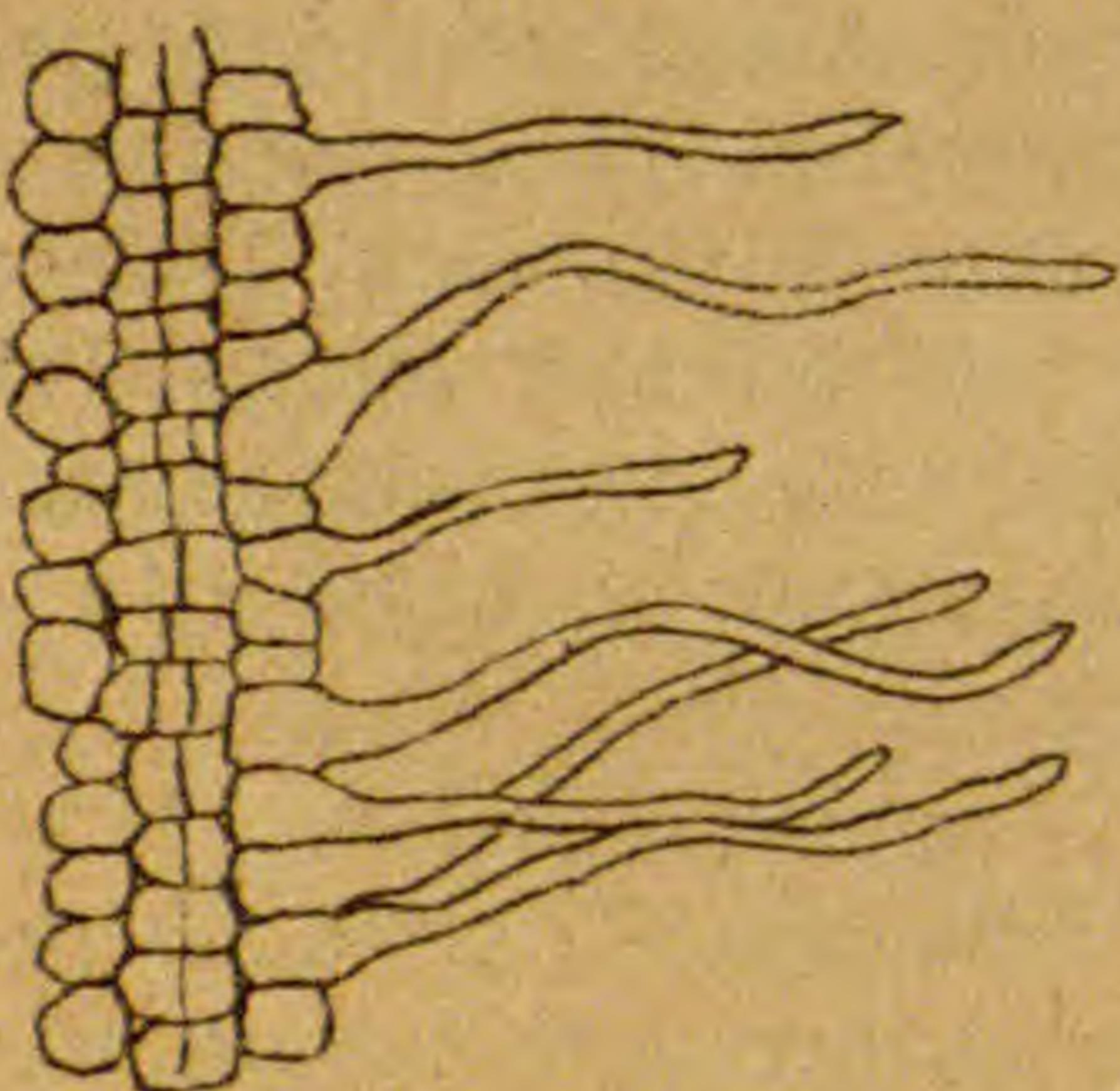


Fig. 31. Absorbierende Haare am Karpophor. Zeit hindurch durch die Karpophore mit Wasser versorgt werden können. Ich fand dieses Vermögen ziemlich beschränkt, doch gelingt es, kleinere belaubte Zweige mit Karpophoren, die in Wasser tauchen, in nicht zu trock-

oft selbst dann noch befähigt, beim Einbetten der Früchte in die Erde Früchte zu erzeugen. Unterirdisch entspringende Karpophore fanden sich selten, desgleichen unterirdische kleistogame Blüten. RICHTER nennt *Arachis* eine Pflanze, welche im Übergang von Chasmogamie zu (teilweise unterirdischer) Kleistogamie weit fortgeschritten sei, doch ist das bei verschiedenen Rassen in recht verschieden hohem Grade der Fall.

STOCKTON zeigte, dass die an Karpophoren in feuchter Luft bzw. Erde entstehenden wurzelähnlichen Bildungen zur Aufnahme von Lösungen befähigt sind und daher *Arachis*-Pflanzen nach Durchtrennung der Hauptaxe sogar einige

ener Luft einige Wochen frisch zu erhalten. Mittels KNO_3 und Eisensalzlösungen wurde die Aufnahmefähigkeit experimentell bestätigt, aber als nicht sehr rasch und reichlich gefunden. Die starke Schädigung in 1:10000 CuSO_4 weist in gleicher Richtung. Vor der Bildung dieser Haare bzw. der oft die ganze Oberfläche ziemlich dicht bedeckenden lockern Lentizellen-Wucherungen findet keine Aufnahme statt. Diese Gebilde verkorken übrigens späterhin. VAN DER WOLK stellte fest, dass weder durch künstliche Nachahmung der mechanischen Verhältnisse des Bodens, noch in ganz trockenem oder mit Regenwasser befeuchtetem Sand noch in Regenwasser selbst Fruchtbildung zu erzielen sei, wohl aber in wässerigen Bodenauszügen. Er kommt zu dem Schluss, die Fruktifikation sei eine Folge der Aufnahme chemischer Stoffe des Bodens und zwar dieser allein, was letzteres aus seinen Versuchen betreffend Licht, mechanische Verhältnisse nicht unbedingt folgt.

Seine Versuche wurden wiederholt und im wesentlichen gleiche Resultate erhalten (v.d. WOLK arbeitete in Buitenzorg), doch trat zuweilen in gut gewaschenem, feuchtem Sand schwache Anschwellung, nicht mehr, ein. Um weiter zu kommen, wurden folgende Versuche angestellt:

1. Karpophore hängen in kalt bereitetem wässerigen Auszug von Ackerboden. In Licht und Dunkel "normale" Fruchtbildung (siehe unten); das Licht macht also die Fruchtbildung nicht unmöglich.

2. Abgekochter Bodenauszug, nicht filtriert. Wie oben. Bakterielle Wirkung u. dergl. scheidet aus.

3. Boden erst geglüht, dann ausgezogen. Wie oben. Organische Stoffe des Bodens scheiden aus.

4. So bleiben nur die Bodensalze über. KNOPSche Lösung (0,1% und 0,3%) ergaben denn auch reichlich Fruchtbildung (1% Lösung schädigte bereits).

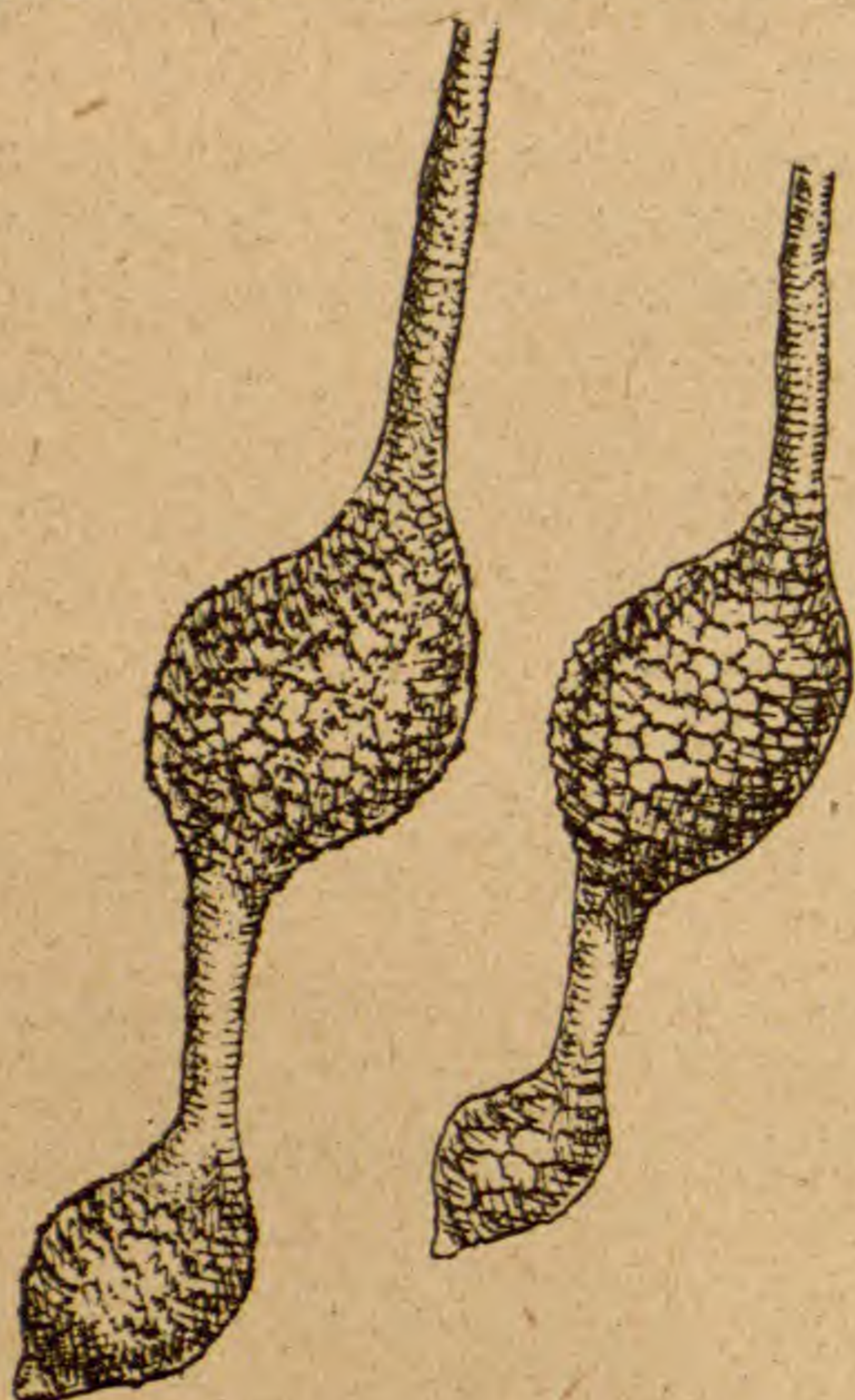
5. Zuckerlösungen verursachten nur schwache Anschwellungen oberhalb der Karpophorspitze, nie Fruchtbildung. Osmotische Wirkung scheidet mit Wahrscheinlichkeit aus.

6. Es waren die wichtigsten anorganischen Salze einzeln zu untersuchen. Verwendet wurden 0,1% und 0,5% Lösungen, als Kationen K, Na, NH_4 , Ca, dann Fe, Cu, Zn hochverdünnt als Reizstoffe (welche sich aber als unwirksam erwiesen); als Anionen SO_4 , NO_3 , Cl, PO_4 bzw. H_2PO_4 in verschiedener Konzentration. Es ergab sich, dass in allen Lösungen, die kein K enthielten, nur schwache und unregelmässige Ansätze zur Fruchtbildung eintraten, jedoch nie mehr, dass dagegen bei Gegenwart von K regelmässig ziemlich grosse Früchte entstanden, die auch normale, keimfähige Samen enthielten. Am besten bewährte sich KH_2PO_4 in 0,1 - 0,3% Lösung. Am nächsten kamen noch NaH_2PO_4 und lösliche Ca-Salze, wenn sie auch sehr weit zurückstanden.

Wie schon VAN DER WOLK fand, muss die Berührung mit der Nährlösung eine dauernde sein. Halb entwickelte Früchte in feuchter Luft, aber sonst unverändert an der Pflanze gehalten, bleiben ziemlich bald stehen. Es ist also gezeigt, dass die Fruchtbildung nur bei Aufnahme anorganischer Salze stattfindet und zwar spielt das Kalium hierbei eine nur ganz partiell zu ersetzende Rolle, von den Anionen wirkt Phosphorsäure am besten. In der Literatur fand ich betr. Kultur im Grossen von einigen Angaben über die Vorzüge eines kalkhaltigen Bodens nur folgende Stelle bei REINHARDT: "Bei völligem Mangel an Kalk bringt nämlich die Erdmuss, wie eingehende Versuche (von wem?) unwiderleglich bewiesen haben, ihre Früchte nicht zu voller und ausgiebiger Entwicklung".

Zunächst seien noch einige Versuchsergebnisse angeführt, die z.T. mit älteren Angaben übereinstimmen. Die Karpophore werden durch positiven Geotropismus, der sich sehr früh geltend macht, in die Erde geführt, Heliotropismus ist höchstens ganz untergeordnet daran beteiligt. Im Dunkeln bleibt die Wachstumsrichtung unverändert. Im Boden findet in einer Tiefe von 4 - 8 cm eine Umstimmung zur Transversalität statt. THIENNE erhielt am Klinostaten Früchte, die sich in der Verlängerung der Karpophoraxe entwickelten. Es ist zu betonen, dass die Karpophorspitze von vornherein ein dorsivetrales Organ ist und dass nur sie die Umstimmung gleichzeitig mit dem Beginn der Fruchtbildung erleidet. Es wurde aber gefunden, dass bei den in mineralischer Nährlösung im Licht erzielten Früchten diese ebenfalls

genau in der Verlängerung des Karpophors standen, also vertikal hingen. Daraus ergibt sich, dass die geotropische Umstimmung an sich nicht durch die Aufnahme von Aschenbestandteilen allein bedingt sein kann, denn im Licht blieb sie ja aus. Ebenso ist sie von der Fruchtbildung unabhängig. Ferner wurde beobachtet, dass sich Karpophorspitzen am Licht in mineralischer Nährlösung, selbst in ganz verdünnter



CuSO_4 -Lösung beträchtlich umbogen. Das Karpophor bedeckt sich in Wasser u.s.w. unter Auflösung der Oberhaut weitgehend mit weisslichem, schwammigem Gewebe, das zuweilen anstatt der normalen, harten Fruchtschale auch die Frucht umgibt. Nicht in allen Fällen war die Frucht normal, sondern recht oft entstand zunächst eine fast kugelige Anschwellung, die bis 1,3 cm Durchmesser haben konnte und nur einen Samen enthielt, dann aber wuchs die Spitze abwärts in der Art des Karpophors weiter und erzeugte nach 1 - 3 cm einen zweiten, meist kleineren Samen. Also auch die Teile der Fruchtwand selbst sind zu derartigem Wachstum befähigt (Fig. 32). Von Interesse ist auch, dass die Samen der Nährlösungskulturen sofort nach ihrer Reife unter Sprengung der Fruchtwand keimten, was der Theorie, die Ruhezeit der Samen sei wenigstens zum Teil durch Wasserentzug bedingt, entsprechen würde. Nochmals sie betont, dass diese "künstlich" erzeugten Samen voll keimungsfähig waren.

Es war zu vermuten, dass *Arachis* infolge des gänzlichen Mangels von Wurzelhaaren und deren teilweisen Ersatz durch lockeres, schwammiges, subepidermales Gewebe (STOCKTON) an der Aufnahme der Bodensalze gehindert sei und deshalb die vorderen

Früchte auf deren eigene Aufnahme angewiesen seien. Immerhin macht das kräftige vegetative Wachstum diese Annahme schon zweifelhaft. Aschenanalysen, an Gewächshauspflanzen vorgenommen, ergaben folgendes (5 Analysen zu verschiedener Zeit):

	Wasser	Trockensubst.	Asche	Kaligehalt d. Reinasche (K_2O).
Blätter %	78 - 83	17 - 22	9,6 - 15,4	16,3 - 27,9
Stengel %	72 - 81	19 - 28	6,3 - 10,2	

Also der Aschengehalt der vegetativen Teile ist durchaus nicht abnorm gering, der Kaligehalt ziemlich normal. Die vegetativen Teile der Pflanze sollen ja übrigens auch ein ausgezeichnetes Viehfutter sein und bei Kühen den Milchertrag steigern (TAUBERT). WEHMER gibt an für Samen der Erdnuss 2,2 - 4,2% Asche (nach FLÜCKIGER Samen 2,8%, Samenschale 0,72%), davon 27,6% P_2O_5 , 14,47% MgO , HCaO , 0,13% SO_3 , 47,7% K_2O , also nichts auffallendes. Eine sehr kräftige, im Gewächshaus erzogene Pflanze hatte 39,6 gr Samen erzeugt, diese würden bei einem Aschengehalt von 3% = 1,19 g Mineralstoffe brauchen, davon 0,567 K_2O . Im ganzen lassen diese Zahlen keine Anhaltspunkte dafür erkennen, warum die Pflanze die werdenden Samen nicht vom Mittelspross aus mit Aschenbestandteilen versorgen könnte.

Es war zu versuchen, durch besonders reichliche mineralische Ernährung die Fruchtbildung auch oberirdisch zu erzielen. Wasserkulturen eignen sich dafür nicht sehr, da im Gegensatz zu RICHTERs Befunden die Pflanzen zwar ziemlich leicht bis zur Blüten- und auch Samenbildung gelangten, aber doch immer etwas kränklich blieben. Es wurden daher Topfkulturen reichlich in verschiedener Weise mineralisch stark gedüngt. K- und Ca-Düngung einerseits, dann Phosphorsäure waren besonders fördernd, Stickstoff als Nitrat gegeben wirkte ebenfalls günstig, da die Knöllchen bei der Mehrzahl dieser Pflanzen nur schwach entwickelt waren. Es ergab sich, dass besonders bei reicher Volldüngung die Karpophore im allgemeinen viel weniger weit

eindringen als sonst (1 - 2 cm gegen sonst 6 - 8). Ganz liess sich die Karpophorbildung nie unterdrücken, doch gelang es bei Entfernung der meisten Karpophore, die übrigen nach einem Wachstum von 1,5 cm zur Fruchtbildung auch oberirdisch zu bringen. Da an diesen Kulturen die Blüten, wie oben schon erwähnt, sehr basal u. gehäuft standen, lagerten diese Früchte, infolge ihres Gewichtes herabgebogen, schliesslich mit ihrem unteren Vorderende am Boden, doch erst zu einer Zeit, wo die Fruchtwand für eine Aufnahme von Stoffen nicht mehr in Betracht kam. Unreif waren sie oberseits stark ergrünt.

Es erübrigt noch ein kurzer Vergleich mit andern geokarpen Pflanzen, besonders Leguminosen. Mit den ziemlich zahlreichen amphikarpen Leguminosen ist die Ähnlichkeit nicht sehr gross, denn *Arachis* hat im wesentlichen nur einerlei Blüten, wenn diese auch manchmal unterirdisch stehen und geschlossen bleiben können. Aber sie besitzt einen ganz auffallenden Mechanismus, die werdenden Früchte in die Erde zu schieben, während bei jenen die Früchte annähernd dort sich entwickeln, wo die Blüte sass. *Arachis* kann ferner normal die Früchte nur innerhalb des Bodens entwickeln. Überraschend ähnlich verhält sich die systematisch ziemlich entfernte *Kerstingiella macrocarpa* (*Phaseoleae*), die ebenfalls Gynophore besitzt, deren Früchte nach THENNE aber auch oberirdisch reifen können. *Voandzeia subterranea*, der vorigen habituell sehr ähnlich, schiebt bereits die Blütenknospen an stark positiv geotropem Stiel in die Erde. Trotzdem führen auch hier die Blütenstiele noch Bewegungen aus, zwecklose wie VAN DER WOLK wohl mit Recht annimmt, oberirdisch bleiben die Früchte klein, Bodenauszug wirkt wie bei *Arachis*. *Trifolium subterraneum* zeigt deutlich eine Weiterbildung von Eigenschaften, die schon bei nicht geokarpen *Trifolium*-Arten auftreten. Der Versuch ergab, dass die eindringenden jungen Köpfchen vermittels ihrer Behaarung absorptionsfähig sind, aber anderseits, dass in sterilem Sand, in Wasser und Nährlösung, schliesslich auch in Luft, sowohl im Hellen wie Dunkeln, die Samen ausgebildet werden. DARWIN gibt an, dass oberirdische Köpfchen viel spärlicher fruchteten, nach THENNE ist lediglich das Durchschnittsgewicht der Samen um 30% niedriger, was wohl z.T. auf niedrigerem Wassergehalt beruhen wird. Ich erhielt unter allen angeführten Verhältnissen keimfähige Samen von ziemlich gleicher Grösse, doch lagen infolge der sehr ungünstigen Witterung im Jahre 1922 abnorme Verhältnisse vor, womit es wohl zusammenhängt, dass von beiden Samen, oberirdisch wie unterirdisch entstandenen, nur etwa ein Drittel keimte. Die Vermutung, dass es sich um Dunkelkeimer handle und damit wenigstens eine teleologische Erklärung der Geokarpie gegeben sei, erwies sich hier wie bei *Arachis* als irrig. Wir sehen also, dass *Arachis* in bezug auf Geokarpie ein einzigartiges Extrem darstellt.

Ungelöst ist die Frage, wie die aufgenommenen Mineralstoffe in den Stoffwechsel eingreifen und warum sie normal nicht von der Wurzel her genügend zugeleitet werden sollten, da es sich doch nicht um allzu grosse Mengen handelt. Es hat freilich, wie oben gezeigt und wie auch VAN DER WOLK hervorhebt, den Anschein, als ob tatsächlich eine fortgesetzte Zufuhr dieser Stoffe, mithin eine Ernährung im eigentlichen Sinn des Wortes, nötig sei. Es war nun von Interesse, in einem ganz andern Fall in mancher Hinsicht auffallend ähnliche Verhältnisse zu finden. LINSBAUER fand anlässlich einer Untersuchung über eine in Südtirol aufgetretene Apfelerkrankung, dass "es das Kali ist, dem ein entscheidender Einfluss auf die normale Fruchtbildung zukommt, ein Schluss, der auch mit den in andern Fällen gemachten Wahrnehmungen der formativen Wirkung des Kalium-Ions übereinstimmt". Weiter ergab sich, dass nicht direkt Mangel an Kali im Boden die Schuld trug, dass der Schaden durch Kalidüngung nicht zu beheben war, sondern dass Mangel an Phosphorsäure die abnormen Verhältnisse der Aschenbestandteile verursachte und deshalb Düngung damit Besserung bewirkte. Das stimmt gut mit dem zusammen, was wir oben für die Wirkung des Phosphorsäure-Ions in unserm Falle fanden, nur dass hier, wo es sich ja nicht um eine Erkrankung handelt, auch das Kalium-Ion auch selbst wirksam sein kann. Ein weiteres Eindringen war auch LINSBAUER einstweilen nicht möglich. Die Tatsache, dass gerade Kali und Phosphorsäure im Spiele sind, legt die Vermutung nahe, es handle sich um die Reaktion, d.h. die Konzentration von H-Ionen in der Pflanzenzelle bzw. ent-scheidenden Teilen davon. Vielleicht wirkt das Kali z.T. derart, dass freie Säuren,

die bei der Einwanderung des Fettes bzw. seiner Baustoffe notwendig waren, nun bei der Ablagerung neutralisiert werden müssen. Unsere noch sehr geringen Kenntnisse gerade über den Fett-Stoffwechsel in der Pflanze lassen eine baldige Lösung nicht erwarten. R. H. SCHMIDTs Beobachtung über die leichtere Durchgangsfähigkeit von Fetten mit einem Gehalt an freien Säuren geben möglicherweise auch in unserm Fall einen Fingerzeig.

MENTHA.

Die bei uns heimischen oder verwilderten Arten der Gattung *Mentha* können inbezug auf Ausläuferbildung etwa in folgende Reihe gebracht werden:

- Mentha longifolia* (L.) Huds. = *silvestris* L. Fast nur unterirdische Ausläufer.
- " *villosa* Huds. (= *longifolia* x *rotundifolia*) Unterirdische weit überwiegend.
- " *arvensis* L. Ober- und unterirdische, letztere überwiegend.
- " *aquatica* L., *rotundifolia* L., *Pulegium* L. Ober- und unterirdische.

Das physiologische Verhalten der Ausläufer sollte experimentell untersucht werden.

1. *Mentha longifolia*. - Fast alle Ausläufer entspringen unterirdisch und treten nie hervor. BRIQUET gibt an, bei Belichtung erfolge Ergrünen und Aufrichtung derselben. Das Experiment ergab, dass im Sommer im Zusammenhang mit der Mutterpflanze gelassene Ausläufer im Licht zwar stets ergrünt, oder sich rötlich färbten, dass jedoch eine ausgesprochene Aufrichtung nicht eintrat. Gegen Anfang des Herbstes aber gelang es, schwächere, nicht mehr stark wachsende Ausläufer durch Belichtung zu allmählicher Aufrichtung zu veranlassen. Sie wuchsen dann noch eine zeitlang schräg aufwärts weiter, trieben Laubblätter, ihre Achseltriebe stellten sich senkrecht. Als Stecklinge in die Erde gelegte Ausläuferstücke entwickelten meist ihre mittleren Seitenknospen zu aufrechten Laubtrieben, die Terminalknospe blieb zurück, wandte sich zuweilen nach oben, oder wuchs späterhin als Ausläufer weiter. Im Licht wuchs auch die Endknospe als Laubtrieb aus. Kurze Terminalstücke der Ausläufer nach Entfernung der Seitenknospen als aufrechte Stecklinge verwendet ergaben rasch aufrechte, selbständige Pflanzen.

2. *Mentha rotundifolia*. - Die ausserordentlich kräftigen Pflanzen haben sowohl ober- wie unterirdische Ausläufer, welche letztere flach in geringer Tiefe dahinstreichen. Sie haben dicke, ziemlich kurze Internodien, oberirdisch mit kleinen, derben Laubblättern, unterirdisch mit dünnen, etwas vereinfachten Schuppenblättern. Die vordringende Knospe zeigt keine besondere Anpassung an ihre Aufgabe, den Boden zu durchbrechen, die wachsende Zone ist etwa 3 - 4 cm lang, in Anbetracht der kurzen Internodien relativ ebensolang wie an aufrechten Trieben. Verdunkelung ändert die Wachstumsrichtung nicht, ebenso wenig Belichtung bisher unterirdischer, und so kommt es, dass im Freien Ausläufer ohne wesentliche Änderung (abgesehen von der vom Licht abhängigen, doch auch nicht sehr verschiedenen Erscheinungsform der Blätter) teils im, teils über dem Boden wachsen können. An unterirdischen Ausläufern wächst nur ein Teil der Seitenknospen aus und zwar der Mutteraxe ähnlich, doch bilden sich bei mechanischer Hemmung der Endknospe ganze Besen aus Seitenzweigen. An oberirdischen Ausläufern bilden sich an der Unterseite vor allem einzelne Seitenknospen als Ausläufer aus, die lateralen und oberen aber bleiben weitgehend unentwickelt meist in Form ganz kurzer, aufrechter Triebe. Aus ihnen und den Lateralknospen der unterirdischen entwickeln sich im nächsten Jahr die Laub- und Blütenprosse. Zieht man Pflanzen andauernd im temperierten Haus, so sterben im Spätherbst die aufrechten Triebe ab, die Ausläufer aber wachsen während des ganzen Winters als solche weiter, wobei die eben genannten aufrechten, zeitlich gehemmten Triebe als Assimilatoren dienen mögen. Im Frühjahr gehen daraus unter rascher Bewurzelung aufrechte Sprosse hervor (auffallenderweise im Gewächshaus und im Freien fast gleichzeitig), die mit Blüten enden. Die Ausläuferenden aber wachsen als solche weiter. Ausläufer im Zusammenhang mit der Mutterpflanze vertikal gestellt kehren in grossem Bogen langsam zur Horizontalen zurück. Grössere Ausläuferstücke abgetrennt, behalten im Ganzen ihren Charakter und lassen Seitenspros-

se als aufrechte Laubsprosse allmählig auswachsen. Kleinere Ausläuferteile als Stecklinge ergeben ziemlich rasch aufrechte Pflanzen, die später an ihrer Basis Ausläufer bilden.

Es wurde versucht, aufrechte Triebe zum Ausläufer umzustimmen. Dazu wurden etwa zur Zeit der ersten Anlage der Blüten solche Sprosse mitsamt dem Topf horizontal gelegt und

- a. mit Regenwasser,
- b. in mit 0,2% KNOP getränktes Sphagnum eingeführt,
- c. mit Holzklammern an feucht gehaltener Erde angepresst.

In allen 3 Fällen bildeten sich rasch Wurzeln, doch richtete sich die Spitze sofort wieder auf und wuchs zunächst vegetativ ohne Blütenbildung weiter. Es wurden daher Sprosse schräg abwärts etwa 15 - 20 cm tief in Erde eingeführt, ohne sie von der Mutterpflanze zu trennen. Zunächst trat Wachstumshemmung ein, dann (nach Entfernung der stärksten am oberirdischen Teil befindlichen Seitensprosse) unter Aufkrümmung vertikaler oder doch sehr steiler Durchbruch durch die Erde unter reichlicher Bewurzelung. Nach dem Austritt aus dem Boden legten sich die Sprosse in $\pm$ scharfem Bogen der Oberfläche an und wuchsen als Ausläufer weiter. Die unterirdisch entsprungenen Seitenzweige verhielten sich ebenso, die oberirdischen nahmen Übergangscharakter mit schrägem Wuchs an. Die Umstimmung des Blüten sprosses zum Ausläufer ist wohl auf den Verbrauch der organischen Stoffe beim Durchbruch durch den Boden und gleichzeitiger starker mineralischer Ernährung zurückzuführen. Nur durch Kombination der beiden gelang sie bisher.

Um Aufschluss über den Grad der Labilität der Endknospen zu erhalten, wurden solche von aufrechten Trieben auf Ausläuferenden mit Keilschnitt gepfropft und umgekehrt. Ein Teil wuchs an, blieb aber stets etwas kümmerlich. Im ersteren Fall trat sofort Aufrichtung ein, die Sprosse kamen verspätet zur Blüte. Im letzteren Fall wuchsen die Knospen stets nach einiger Zeit zum Laubspross aus, Blüten entstanden nur sehr selten, wenige und verspätet. Der Versuch zeigt, dass im ersteren Fall die Knospen zunächst ihre bisherige Stimmung auch an fremdem Ort beibehalten und dann nach Bildung von Assimilationsorganen dies auch dauernd tun, dass aber in letzterem Fall, wohl bedingt einerseits durch die Störung bei der Operation, andererseits durch die neuen Ernährungsverhältnisse eine partielle Umstimmung eintrat. Im übrigen wurde auch beobachtet, dass Sprosse, die nicht zur Blüte gelangten, in sehr feuchter Luft im Herbst deutlich gewisse Ausläufer-Merkmale annehmen (kleine Blätter, geotropische Umstimmung), ferner dass im Herbst die Enden von Laubtrieben von Hunger-Trockenkulturen nach Umlegen und starker Bewässerung nun, wenn auch recht langsam, ausläuferähnlich nach Form und Tropismus weiterwuchsen. Auch hier ist die plötzliche reichliche Versorgung eines fast erschöpften Vegetationspunktes mit Aschenbestandteilen wohl der Grund der Änderung.

Wurden Pflanzen der *Mentha rotundifolia* mit Ausläufern unter Wasser versenkt, sodass etwa das unterste Drittel der aufrechten Sprosse bedeckt war, so trat stets unter starker Hemmung der Ausläuferknospen deren Aufrichtung ein, desgleichen wuchsen Seitenknospen nun als langgliedrige, schwächliche, aufrechte Triebe aus.

3. *Mentha aquatica*. - Der Natur ihrer Ausläufer nach verhält sich die Art ähnlich wie die vorige. Angeführt seien nur einige Ergebnisse mit in Wasser versenkten Pflanzen. Wurden sehr feucht aufgezogene Pflanzen eingesenkt, z.T. so tief, dass nur noch eine Anzahl apikaler Internodien hervorragte, so behielten alle stärkeren Ausläufer ihr Wachstum bei, wuchsen sogar z.T. sehr üppig unter Bildung auffällig grosser, zarter Laubblätter schräg abwärts. Bei schwächeren Ausläufern kam besonders bei gleichzeitiger Beschattung schwache Aufrichtung zustande und, im Gegensatz zu den vorigen, unter Hemmung der Terminalknospe Bildung aufrechter Achselsprosse. Der Versuch wurde zu verschiedenen Jahreszeiten angestellt. Fand das Einsenken in das Wasserbecken eines sehr warmen Gewächshauses statt, so trat stets der letztere Fall ein. Wurden Pflanzen, die möglichst trocken auf recht schlechtem Boden gezogen worden waren, eingesenkt, so hoben sich stets in scharfem Knick die Ausläuferenden, blieben einige Zeit stehen und wuchsen dann der Wasseroberfläche zu, was auch die zahlreichen nun austreibenden Seitensprosse taten. Überblicken wir das ganze, so ergibt sich, dass nur sehr kräftige Ausläufer feucht

erzogener Pflanzen das Einsenken in Wasser ohne weiteres ertragen, dass aber jede stärkere Störung der bisherigen Lebensverhältnisse im Anschluss an Wachstums- hemmung Aufrichtung der Endknospe und Austreiben der aufrechten Seitenzeweige zur Folge hat.

4. *Mentha piperita* (nach BRIQUET *M. viridis* x *aquatica*). - Von verschiedenen Orten stammende Zuchtpflanzen waren habituell ausserordentlich verschieden, hatten bald vorwiegend ober- bald unterirdische Ausläufer, die stets sehr stark entwickelt waren. Die Ausläufer verhalten sich im wesentlichen wie bei *M. aquatica*.

5. *M. canadensis*. - Diese etwas empfindliche Art, die ich gleich der vorigen der Güte des Herrn Prof. Dr. ROSS verdanke, zeichnet sich aus durch lückenlose Ausbildung aller Übergangsformen der Seitenäste an einer Pflanze. Aus Kopfstecklingen erzogene Pflanzen hatten unterirdische, sehr starke Ausläufer, am Boden krochen solche oberirdisch, doch dicht angepresst dahin, dann folgen schräg abwärts verlaufende Laubspresse, die oft den Boden berühren und wurzeln, höher hinauf horizontale, dann schräg aufsteigende Seitenäste, am Ende oft vertikal aufgerichtet. Von Interesse war, dass alle diese Sprossformen mit Ausnahme der unterirdischen Ausläufer bei Verwendung als Stecklinge ± rasch zu aufrechten Pflanzen wurden, deren Basis wieder Ausläufer trieb. Die unterirdischen Ausläufer verhielten sich verschieden, waren aber auch nach Isolierung meist noch recht stabil induziert. Im Gegensatz zu dem bei *Circaea* Gefundenen treiben hier alle basalen Knoten nach kurzem Übergangsstadium zu aufrechten Pflanzen aus, was wohl vor allem in der rasch und stark einsetzenden Bewurzelung und der damit frühen Selbständigkeit des neuen Individuums beruht, dessen starkes Wachstum durch die jeweiligen Aussenverhältnisse dirigiert wird und abweichende frühere Induktion rasch überwindet.

Drei Aschenanalysen von *Mentha rotundifolia* (gesammelt am 15. VIII.) ergaben folgendes Mittel:

	Trockengewicht.	Aschengewicht
Kriechtriebe	31,5%	16,4% d. Trockengew.
Aufrechte, nicht blühende Triebe	27,9%	13,3% "
Blühende Triebe	30,6%	11,0% "

Es zeigt sich also, dass der Gehalt an Aschenbestandteilen in den Kriechtrieben relativ sehr hoch ist, da doch diesen die sonst so aschenreichen Blätter weitgehend fehlen. Der niedere Wert für die blühenden Triebe ist ebenfalls charakteristisch.

STACHYS PALUSTRIS.

Neben den Menthen fällt unter den Labiaten besonders die Gattung *Stachys* durch eine Anzahl ausläufertragender Arten auf. Untersucht wurde *Stachys palustris*, das durchaus nicht nur an sehr feuchten Standorten vorkommt. Die Ausläufertriebe weichen hier von den Lichttrieben sehr stark ab, nicht nur durch unterirdischen Ansatz und Verlauf, sondern auch durch ihre zu Schuppen reduzierten Blätter und durch ihr knöllchenförmiges Anschwellen am Ende der Vegetationszeit.

Am Licht ergrünen die Ausläufer, erheben sich aber nicht, ihre Schuppen werden zu kleinen, stark vereinfachten Laubblättchen. In Wasserkultur wuchsen die Ausläufer in grosser Zahl über 0,5 m lang aus. Die Internodienlänge nahm sehr bald nach dem Ansatz langsam ab, die Dicke zu, es findet also einigermassen ein Übergang zu den gegliederten Endanschwellungen statt:

Länge d. Intern. in mm (15 cm abgest.)	25	24	22	21	20	16	14	14	11	8	6	5	4	3	2,5	2,5	2	1,5	1
Dicke in 0,1 mm	15	15	16	16	18	19	20	21	30	35	35	40	34	30	27	24	20	16	6

Im September bildeten die Enden in der belichteten Wasserkultur tiefgrüne Knöllchen mit ziemlich ansehnlichen schuppenartigen Blättchen, während weiter basal kleine Laubblätter sassen. In dauerndem Dunkel ist abgesehen von den durchaus schuppigen Blättern das Verhalten ganz ähnlich. Der Licht-Einfluss ist also nicht erheblich. Der vierkantige Querschnitt des Ausläufers geht im Knöllchen in einen runden über, die Achselknospen entwickeln sich sehr spärlich, wenn spät direkt als sitzende Knöllchen. Auffallenderweise bleibt die steif borstige Behaarung der Lichtsprosse auch an den Kriechsprossen erhalten.

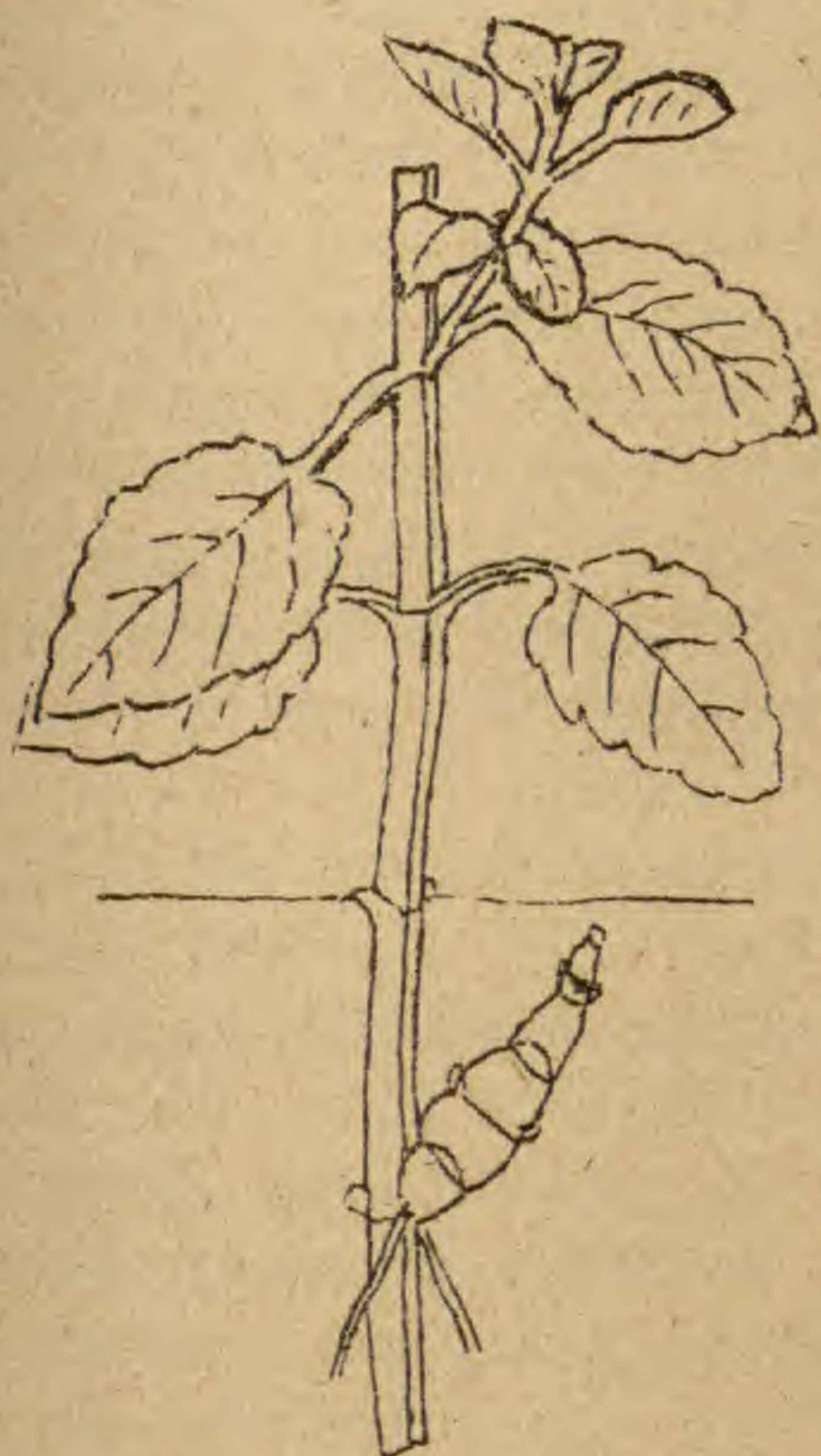


Fig. 33. *Stachys palustris*, Sprossteeckling.

Stecklinge aus verschiedenen Teilen der aufrechten Sprosse im Sommer gemacht, wuchsen am oberen Teil als aufrechte Laubtriebe aus, die untern Achselknospen bildeten rasch ganz kurz gestielte konische Knöllchen, die z.T. schräg aufrecht, z.T. abwärts wuchsen (Fig. 33). Bei sehr hoch entnommenen Stecklingen wuchsen fast alle Seitenknospen als Laubtriebe aus, deren Seitenachsen oft zu rasch absteigenden Ausläufern wurden. Die Verhältnisse erinnern also stark an die bei *Circaea* gefundenen. In diesem Zusammenhang sei weiter erwähnt, dass auch bei *Symphytum tuberosum* - die oberirdischen Teile in Wasser gesteckt - in den Achseln der mittleren Stengelblätter (die unteren faulten) die sonst ruhenden Knospen zu kleinen, zunächst fast kugeligen Gebilden wurden, die auf Erde gelegt sich zu Rhizomen weiter entwickeln. Die Knöllchen von *Stachys* trieben im Gewächshaus im März und April wieder aus. In dauernder Verdunkelung in feuchter Luft ging aus der Terminalknospe sofort wieder ein typisches Gliederknöllchen hervor (Fig. 34); bei Dunkelkulturen, die rasche Bewurzelung in Erde ermöglichten, entstand ein etiolierter Spross, an dessen Seitentrieben nach kurzem Knöllchen auftraten, besonders bei wenig reichlicher Bewässerung. (Die Ergebnisse erinnern also ziemlich an die bekannten mit Kartoffeln erzielter.) Bei Kulturen am Licht fiel auf, dass die Sprosse erst nach Ausbildung eines starken Wurzelsystems wirklich aufrechte Laubsprosse machten, vorher aber mehr niederliegend wuchsen und aus ihren Achseln zahlreiche schwächliche absteigende Ausläufer hervorbrachten. Auch hier erinnern wir uns sofort an ähnliches bei *Circaea*. Die dort vorgetragenen Erklärungsversuche können auch für vorliegenden Fall angewendet werden.

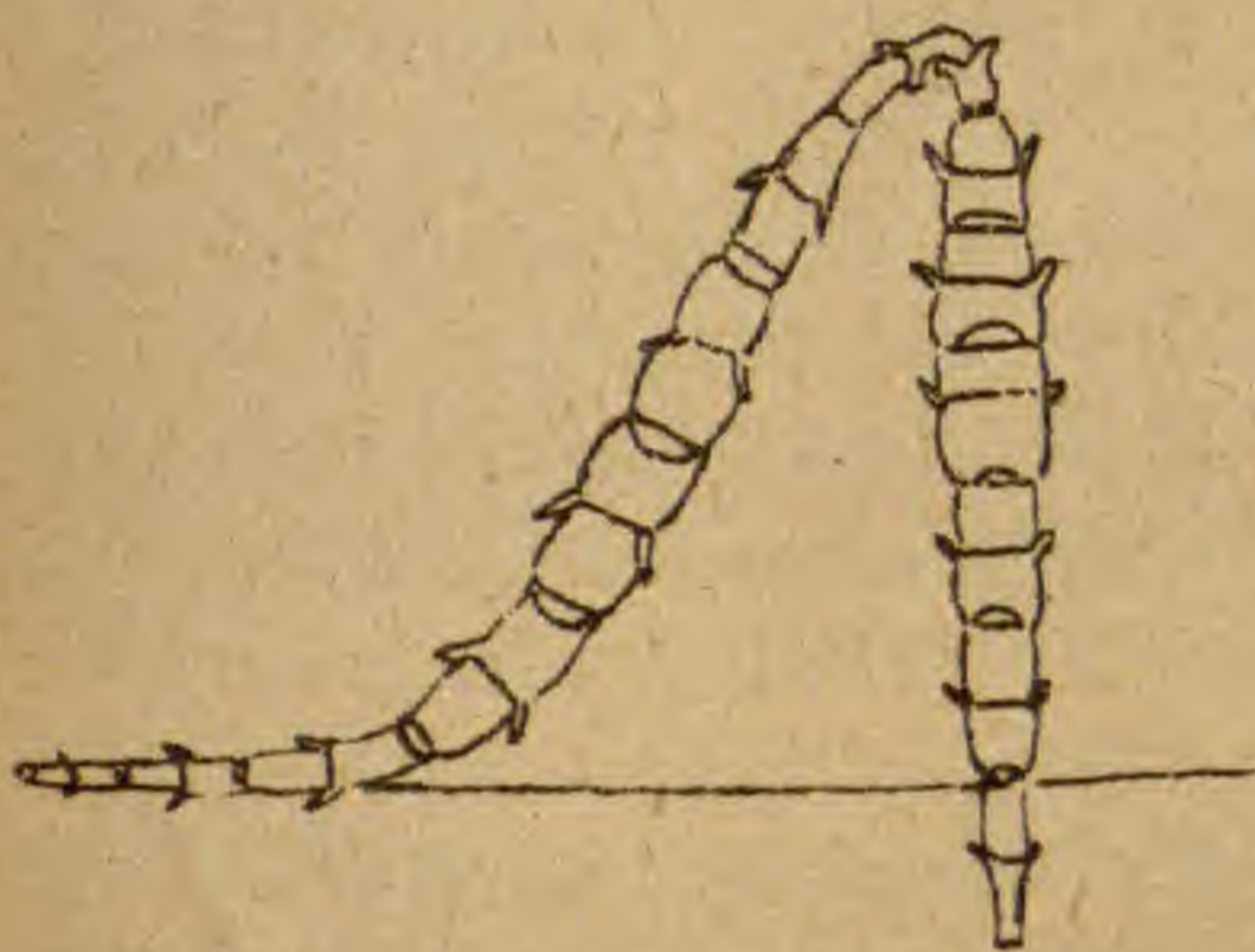


Fig. 34. *Stachys palustris*, Knöllch. im Dunkeln getrieb.

In den am Licht erzogenen Knöllchen fand sich wie normal bis gegen Ende der Vegetationsperiode keine Reservestärke u. nur wenig reduzierender Zucker. Das typische Reservematerial, die Stachyose, eine Tetrabiose, aber liess sich mit alkoholischer Kalilauge in grossen Mengen nachweisen. In den peripheren Schichten der belichteten Knöllchen traten ausserordentlich reich tiefgrüne Chloroplasten auf und in ihnen interessanterweise reichlich Stärke in kleinen Körnchen, was zeigt, dass auch bei einer Pflanze mit so abweichendem Kohlenhydrat-

Haushalt Stärke primär in den Assimilatoren entsteht. In reifen Knöllchen fand sich dann Stärke mässig reichlich auch als Reservematerial, in belichteten relativ mehr als in unbelichteten.

ZINGIBERACEEN.

Die Rhizome der Zingiberaceen sind trotz der praktischen, insbesondere pharmazeutischen Bedeutung eines Teils derselben nur rein anatomisch vollständiger bekannt. Betrachtet man z.B. die bekannte, von ARTHUR MEYER herrührende, auch in KARSTEN-OLTMANN'S Pharmakognosie übergegangene Abbildung (Fig. 39 der 2. Aufl.)

des Rhizoms von *Curcuma longa*, so wird man nicht einsehen, wie eine Pflanze mit derartiger Wachstumsweise nur einigermaßen eine bestimmte Tiefenlage erhalten kann. Trotzdem ist sie im Prinzip ganz richtig, wie sich ergeben wird.

Zingiber officinale hat in jungen Exemplaren eine verhältnismässig einfache Rhizomverzweigung, indem nämlich jederseits 1 - 2 Seitenknospen der Hauptaxe ähnlich aufwärts wachsen und beiderseits Knospen tragen. Von diesen sind die jeweils untern stark gefördert ohne dass die innern immer gehemmt wären. Durch fortgesetzte Verzweigung nach diesem "exotrophen" Schema kommen dann nacheinander Schraubelartige, aufrecht im Boden stehende, ausserordentlich kompakte Systeme zustande.

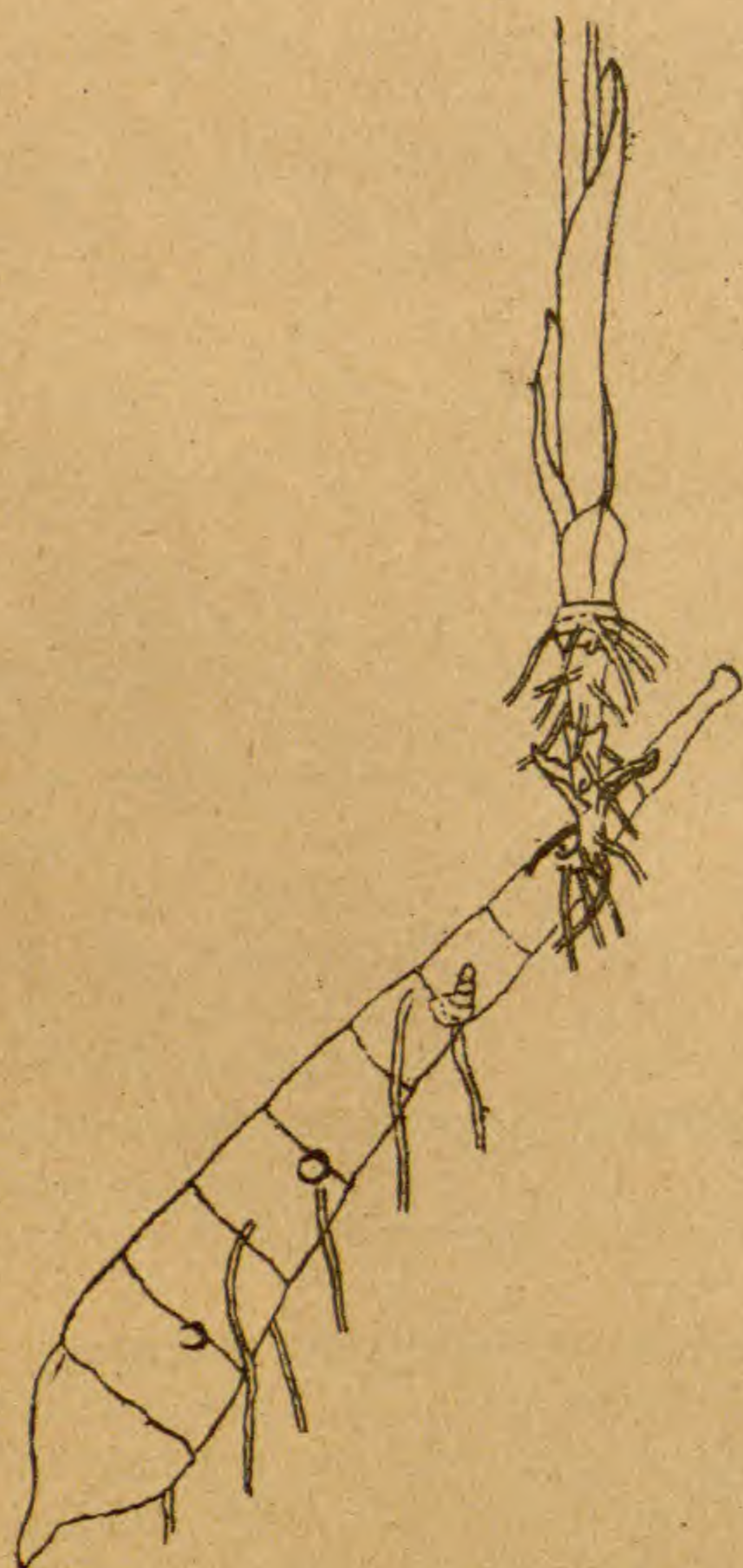


Fig. 35. *Maranta arundinacea*. Austreibende Knolle.

Curcuma longa und *C. Amada* weichen insofern ab, als sich hier an der Basis der Laubtriebe eine ansehnliche, aufrechte Knolle bildet, von der in der Vertikalebene aber sonst nach allen Richtungen Seitensprosse ausstrahlen. Diese sind nun äusserlich alle ziemlich gleichartig, dicke, kurze Speicherprosse, die vornehmlich an der Unterseite ähnliche Sprosse dritten Grades entwickeln. Bleibt das ganze Gebilde ungestört liegen, so treiben nach Abschluss der Ruhezeit 1 - 2 Endknospen der primären Seitenzweige zu Laubtrieben aus und erzeugen an ihrer Basis neue Zentralknollen und zwar sind das fast stets solche aus der mittleren Region der Knolle, die von vornherein horizontal oder schwach auf- bzw. abwärts gerichtet waren, während die weiter unten sitzenden Seitensprosse ± steil aufwärts gerichtet sind, beim Austreiben der oberen ihrer Reservestoffe beraubt werden und nur selten die eine oder andere ihrer Knospen entwickeln. Die Einhaltung der Tiefenlage wird nun leicht verständlich. Dass ein so steil absteigender Ast wie in der angegebenen Zeichnung die Erneuerungsknolle erzeugt, kommt vor, ist aber nicht Regel. Treibt stets nur eine (oder doch nur ganz wenige) Seitenknospen aus, so entstehen im Prinzip schraubelige Sympodien wie bei *Hedychium* und etwas abgeändert bei *Alpinia*. Die verwandte *Maranta arundinacea* verhält sich, soweit an dem in unsern Gewächshäusern ausgepflanzten Material ersichtlich, etwas anders. Hier entwickeln sich nur basal einige Seitensprosse, dringen schräg abwärts in den Boden tiefer ein und schwellen rasch zu eigenartigen kugeligen Gebilden an, die die Ruheperiode überdauern. Hierauf entwickeln sich einzelne Knospen am oberen, dünneren Ende zu neuen, oberirdischen Pflanzen (Fig. 35).

Curcuma longa und *C. Amada* dienen zur Aufklärung einiger Fragen. Zunächst ergab sich, dass die Ruheperiode offenbar durch innere Gründe bedingt ist. Die oberirdischen Triebe sterben nach einer Assimilationsdauer von etwa einem halben Jahr ab, die Rhizome liessen sich dann während der nächsten 2 Monate nicht zum Antreiben bringen. Gegen Ende dieser Ruhezeit findet man ziemlich viel Zucker in den Knollen, der rasch verbraucht wird. Auffallenderweise erhalten sich aber die Reservestoffbehälter auch nach vollkommener Entleerung noch lange frisch, vielleicht eine Folge des reichlich vorhandenen Sekrets. Noch sehr verspätet können an ihnen einzelne Knospen als schwache Pflanzen austreiben und gleiches ist der Fall mit noch vorhandenen Augen in den Laubblattachsen vorjähriger Zentralknollen. Die Knollen sind gegen Transpiration ausgezeichnet geschützt, selbst nach 1-jährigem Aufenthalt im Trocknen und dunkeln waren sie wenig geschrumpft, sind also zum Überdauern von Trockenzeiten trefflich eingerichtet. Übrigens treiben die Knollen bei genügender Wärme mit Sicherheit auch ohne Erde und Wasser nach höchstens einem halben Jahr aus.

Es war zu untersuchen, ob die Schwerkraft das so auffällige Austreiben gerade

der unterseits entspringenden Seitenknollen dritter Ordnung bedingt. Waren an genügend jungen, kräftigen Pflanzen durch Umlegen bisher ungefähr horizontale Seitenachsen vertikal gestellt, so war der Unterschied der beiden Flanken diesbezüglich viel geringer, ebenso, wenn solche um 90° um die Längsaxe gedreht wurden. Die wenigen oberseits entspringenden bogen sich alsbald zur Horizontalen um, bis sie d. Mutterspross dicht anlagen, die waren stets schwach. Auch sonst sind Seitenachsen höherer Ordnung schwach positiv geotrop, doch wird wenigstens zunächst die Richtung durch diejenige der Mutteraxe bestimmt, von der sie annähernd senkrecht abgehen. In frei hängenden Kästen erzogene Pflanzen (Kastenboden ein weites Gitter) verhielten sich ganz ähnlich, die zu Laubtrieben sich entwickelnden, invers aus dem Gitterboden hervorschauenden Triebe wandten sich alsbald nach oben und durchdrangen die Erdschicht, die Reservesprosse aber wuchsen unbeeinflusst von Licht nach abwärts. Aus dem Gesagten geht hervor, dass dafür die Schwerkraft allein herangezogen werden kann. Sind allerdings die Knospen bereits zu weit fortgeschritten, so gelingen die Experimente nur mehr schlecht.

Weiter war zu untersuchen, ob die normal ruhenden, sehr zahlreichen Knospen zum Austreiben befähigt sind, etwa wenn sie $\pm$ isoliert werden. Längsschnitte zeigten, dass es sich hier um wohl differenzierte Gebilde handelt, von den ausserordentlich verbreiterten Basen der Niederblätter dicht bedeckt. Es ergab sich, dass sie alle Laubsprosse bilden können, dass aber die Endknospen primärer Seitenäste dazu mit zunehmendem Alter wenig geneigt sind. Steckt man einen isolierten Rhizomast aufrecht in die Erde, so wächst bei jungen meist die Endknospe, bei älteren gewöhnlich eine oder mehrere der jüngern (selbst oberen) Seitenknospen aus. Versuche in verschiedener Lage ergaben, dass von vornherein nicht zu bestimmen ist, welche Knospe an einem Stück auswachsen wird. Einzelne Knospen mit einem Stück des Reservestoffbehälters isoliert, liefern eine ganze Pflanze.

Im Anschluss an die Rhizome mag hier auf eigenartige Bildungen hingewiesen sein, die vielfach falsch gedeutet wurden, die Brutknöllchen der *Globba*-Arten. SCHUMANNs Bearbeitung in den Natürl. Pflanzenfamilien führt von 73 *Globba*-Arten 20 als bulbillenträgend an, davon 12, und zwar diejenigen, welche diese Eigenschaft am deutlichsten zeigen, aus der 31 Arten zählenden Sektion *Marantella*, während die grosse Sektion *Ceranthra* keine Bulbillen besitzt. In CURTIS' Bot. Mag. 1877 steht betr. *Globba*: and many are remarkable for bearing on the flowering panicle solid ovaries without perianth alls or ovules, which fall off and produce new plants. Obwohl EICHLER (Berl. Jahrb. I) im Jahre 1881 die Natur der Gebilde als Bulbillen mit vorwiegender Ausbildung der Wurzel als Reservestoffbehälter erkannte, wurden sie noch bis in neueste Zeit als aus kleistogamen Blüten hervorgehend u.s.w. bezeichnet. SCHUMANN meint, es sei möglich, dass die Knöspchen reduzierte Blütenanlagen seien, dass möglicherweise Blütenteile in Anlage nachweisbar seien, allerdings sicher nicht bei *Globba exobolus*, wo Bulbillen auch in den Achseln von Laubblättern auftreten. Untersucht wurde *Globba Schomburgkii* Hook. fil.

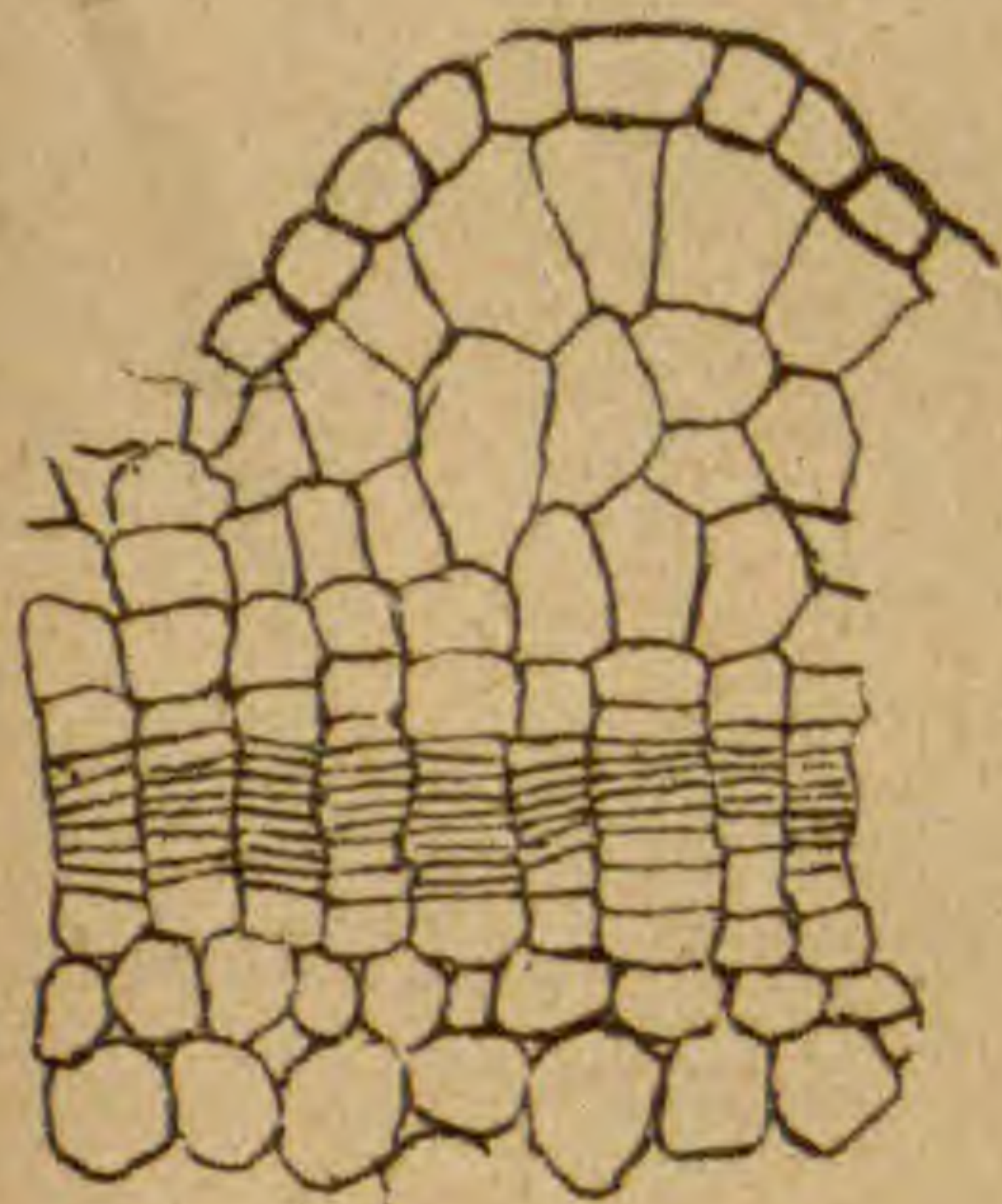


Fig. 36.

Die Axe endet hier in einen herabgebogenen Blütenstand mit winkelligen Partialinfloreszenzen in traubiger Anordnung. Unterhalb desselben ist die Axe dicht bedeckt mit etwa eiförmigen, semmelgelben, von warziger Aussenschicht (Fig. 36) überzogenen, bis 7 mm langen Körperchen, die in Achseln von brakteen-ähnlichen Blättern stehen. An der Innenseite erkennt man an diesen Gebilden am abgeflachten Ende eine dicht anliegende Sprossanlage. Was nun d. Deutung dieser Gebilde anbetrifft, so ist hervorzuheben, dass sie überhaupt nicht anstelle von Blüten entstehen, sondern von Partialblütenständen. Wenn sie für Ovarien, Früchte u.s.w. gehalten wurden, so hat dies seinen Grund wohl in zwei Umständen: Einmal treten sie, wie gesagt, bei oberflächlicher Prüfung im Blütenstand, d.h. dessen untern Teilen auf und stehen in Brakteen-Achseln, die im Ganzen spiralig nach $2/5$ angeordnet sind. Obwohl diese Ordnung besonders im untersten Teil keine allzu genaue ist

(vor allem ist die "Knotenlänge" recht verschieden) ordnen sie sich später, offenbar mit durch den gegenseitigen Druck der stark anschwellenden Bulbillenkörper be-

dingt, recht regelmässig an, wobei 5 schraubige Parastichen auffallen. Dann gleicht die Oberfläche tatsächlich auffällig der der Fruchtknoten, vielleicht auch der Früchte, ist korkig-zerrissen, weisslich gelb wie bei diesen. (Reife Früchte standen mir nicht zu Gebot.)

Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass es sich um einfache Axillarsprosse handelt, die sehr früh nach aussen einen mächtigen, als Reservestoffbehälter dienenden

Wurzelkörper entwickeln, an dem innerhalb von zahlreichen Niederblattscheiden die Stammknospe ansitzt (Fig. 37). Das Vorblatt des Seitensprosses deckt sie zu, ist von langen Borsten dicht bedeckt und hat oftmals eine ziemlich entwickelte Achselknospe. Untersucht man eine blühende Pflanze weiter, so findet man, dass nicht nur im sogenannten Blütenstand in Brakteenachsen, sondern in den Achseln der Laubblätter bis hinab zur Basis solche Knöllchen auftreten, hier allerdings durch die Raumverhältnisse bedingt sehr schmal und hoch entwickelt (Fig. 38), oft aber auch das Tragblatt am Rücken sprengend. Betrachtet man die vegetative Verzweigung der Pflanze, so sieht man, dass die aus Niederblattachsen entspringenden Seitenäste sehr früh eine seitliche Wurzel stark ausbilden und dann in die Höhe wachsen (Fig. 39). Damit ist gezeigt, dass die Knöllchen nichts weiter sind als eigenartige Umbildungen der gewöhnlichen vegetativen Verzweigung, mit dieser lückenlos verbunden. Auffallend ist, dass hier die vegetative Verzweigung am Spross bis in eine Region vordringt, in der der Vegetationspunkt bereits aus der Distichie zur Fünfzeiligkeit und Hochblattbildung übergegangen ist.



Fig. 37. Junges Knöllchen im Längsschnitt. W = Anlage der Speicherwurzel.

An jüngeren und schwächeren Pflanzen endet die Bulbillenähre mit äusserlich kaum sichtbaren, sehr unentwickelten Anlagen eines Blütenstandes, der nicht zur Entwicklung kommt, selbst dann nicht, wenn man alle Knöllchen möglichst zeitig entfernt. *Globba marantina* soll nach SCHUMANN überhaupt nie fertile Blüten bilden. Bei *Gl. Schomburghii* wurden nie Früchte erzielt, auch an dem wenigen Herbarmaterial keine solchen gesehen. Bei dieser Art ist zwischen Bulbillenregion und Blütenstand kein grosser Zwischenraum, wie dies bei *Gl. timorensis* der Fall zu sein scheint. Dass die beiden Regionen überhaupt nicht sehr scharf abgegrenzt sind, ergibt sich aus der Tatsache, dass gar nicht selten noch oberhalb der



Fig. 38

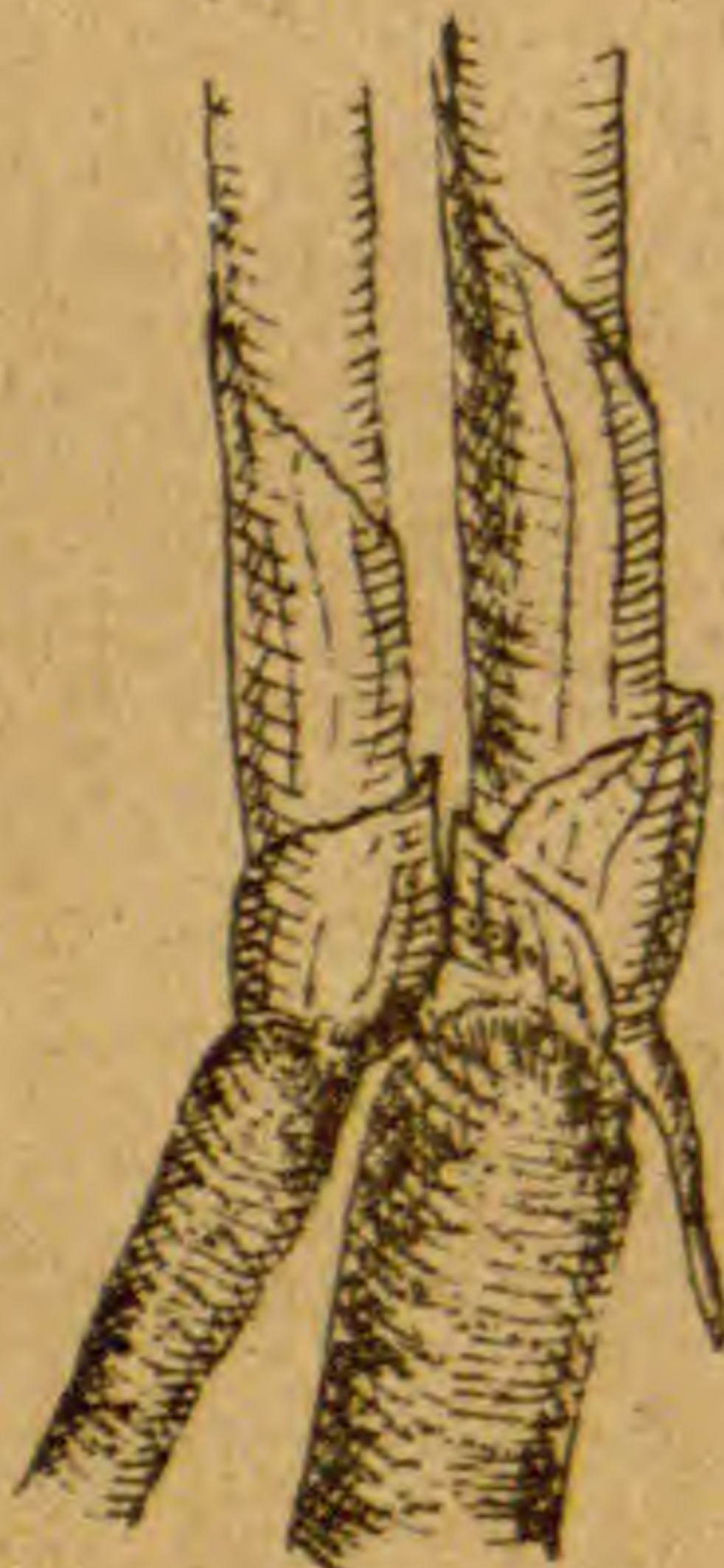


Fig. 39

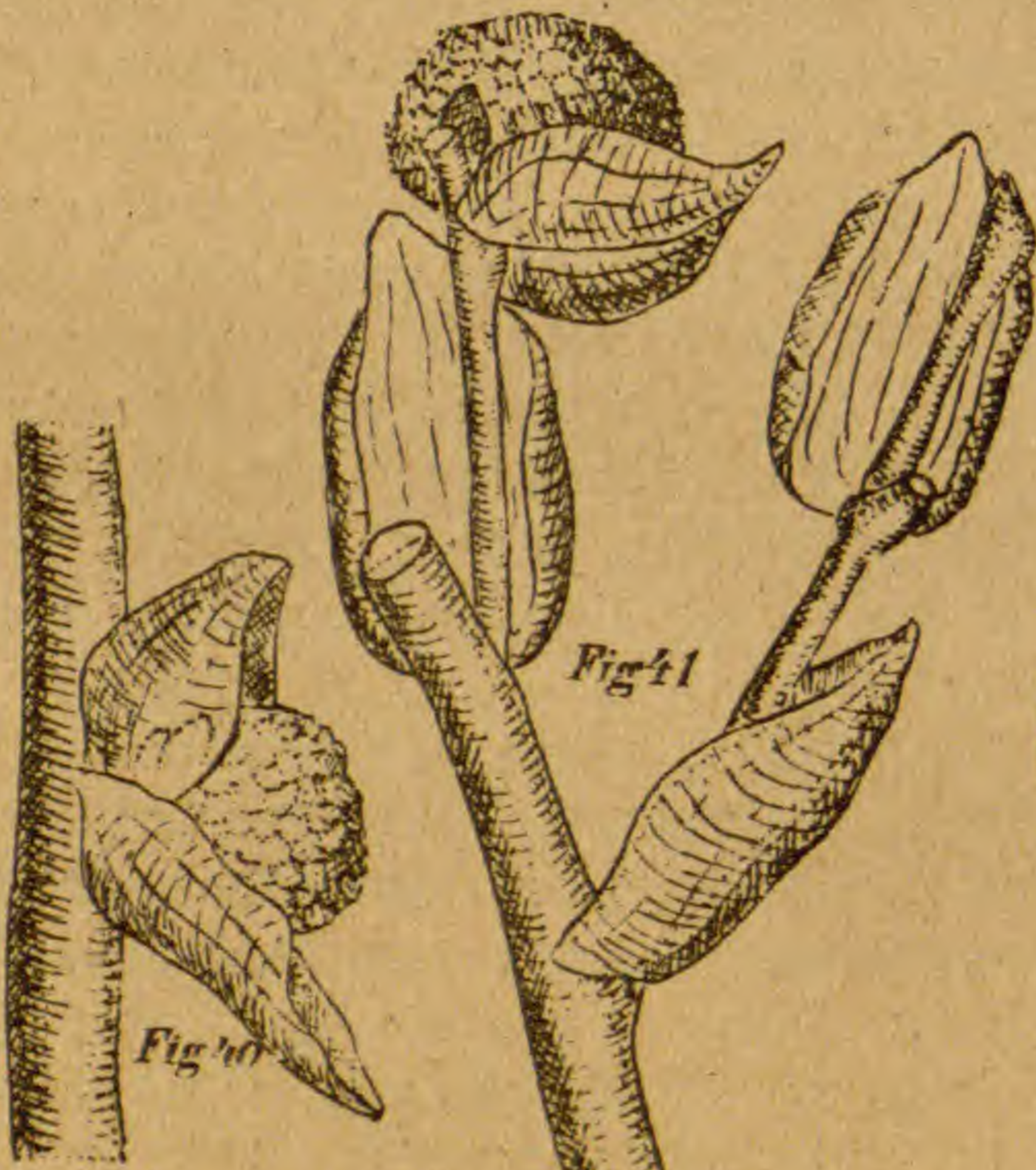


Fig. 40

Fig. 41

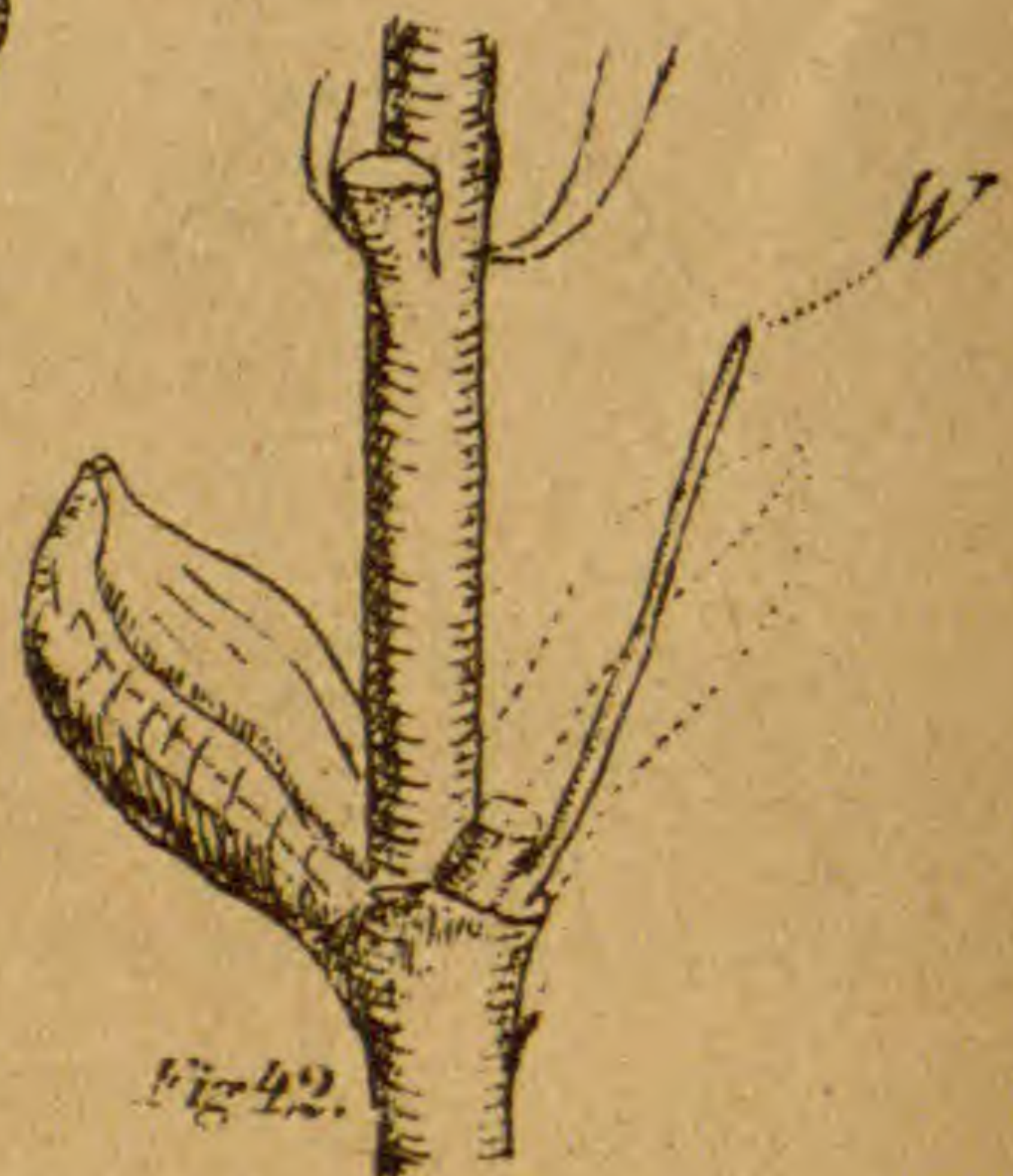


Fig. 42

Fig. 38 - 42. *Globba Schomburghii*. 38. Knöllchen i. d. Achsel v. Laubblättern. 39. Verzweigung a. d. Basis. 40, 41. Knöllchen im Blütenstand. 42. Abnorm im Blütenstand entsprungene Wurzel W.

der untersten Partialblütenstände einzelne typische Bulbillen an der Hauptaxe auftreten. Bemerkenswert dabei ist, dass in jedem solchen Fall der Ansatz von Bulbilen-
 lentragsblatt und nächst oberem oder unterem Partialblütenstand nahezu auf gleicher Höhe standen, was auf eine Störung in der Tätigkeit des Vegetationspunktes hinweist, dass ferner ersteres sich mit seiner grünen Farbe auffallend von den rasch gelb werdenden eigentlichen Brakteen unterschied. An Stelle von Einzelblüten oder in den apikalen Blütenstandsteilen fanden sich Bulbillen nie, auch experimentell konnten sie nicht hervorgerufen werden.

Gelegentlich treten noch eigenartige Ausbildungsformen spontan auf. Ein Knöllchen kann z.B. an Stelle der oberen Teile einer Partialinfloreszenz sitzen (Fig. 41); nach-dem deren Hauptaxe noch den ersten Knoten mit einer einzelnen Blüte abschloss; das Vorblatt des Knöllchensprosses kann brakteenartig ausgebildet sein (Fig. 40); in der Achsel eines Tragblattes einer Partialinfloreszenz kann zwischen dieser und Tragblatt eine dünne Wurzel entspringen (Fig. 42). - In letzterem Fall ist anscheinend noch im letzten Augenblick, nachdem bereits die Wurzelanlage eines Bulbillensprosses erfolgt, dessen Vegetationspunkt doch noch in die Bahn seiner "normalen" Ausbildung als Partialinfloreszenz zurückgelenkt worden.

Die reifen Bulbillen machen eine Ruhezeit durch oder besser gesagt, deren Sprossvegetationspunkt. In feuchter Luft bemerkt man auch an noch nicht abgefallenen Pflanzen ziemlich zahlreiche kleine, weisse Nebenwurzeln aus der Borke des Reservestoffbehälters hervorgehen. Verdunkelt man die Bulbillenregion in feuchter



Fig 43

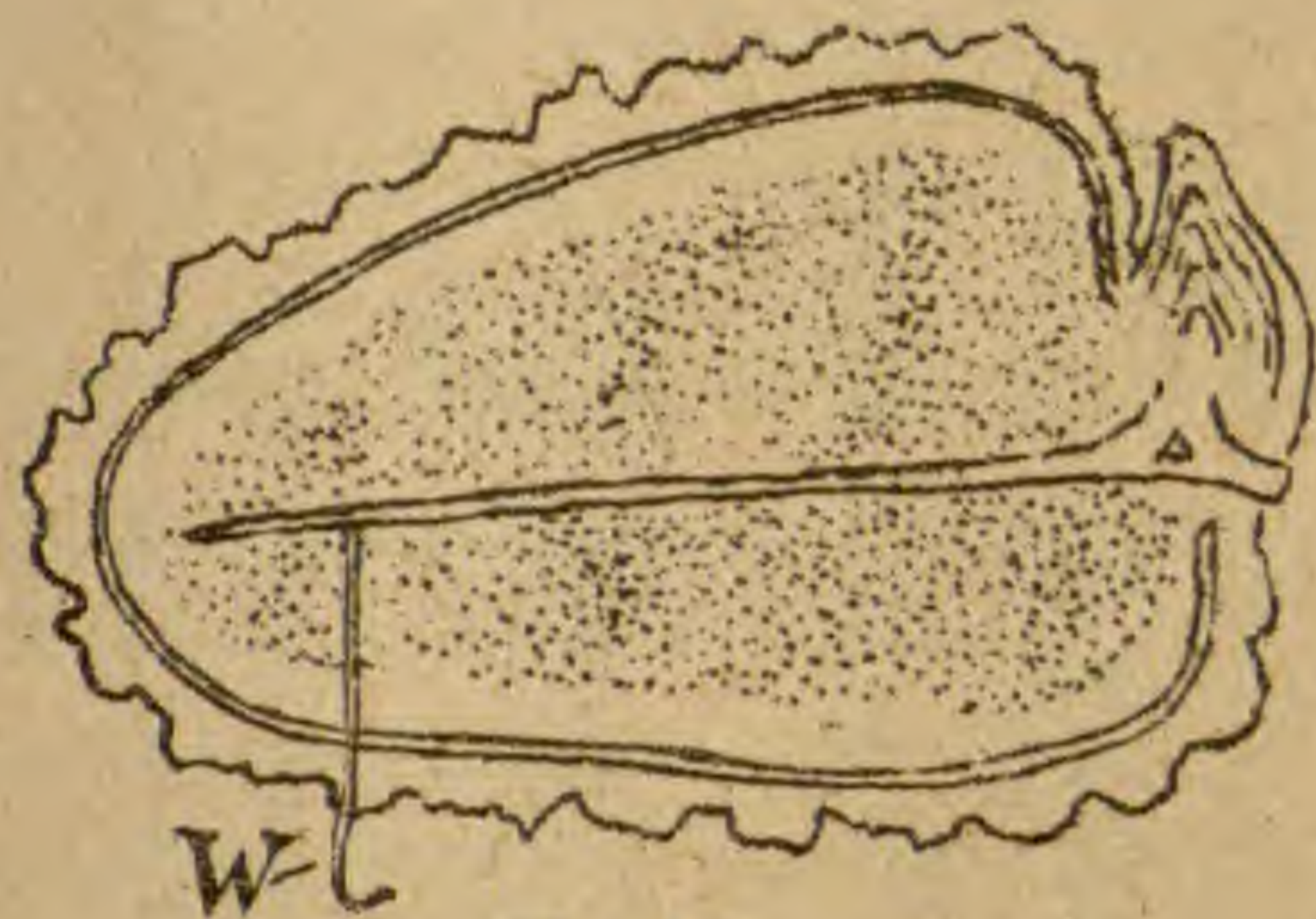


Fig 44

Fig. 43 - 44. *Globba Schomburghii*. 43. Knöllchen m. im Dunkeln ausgew. Wurzel, 44. Knöllchen im Längsschnitt, W = Seitenwurzel. (- Fig. 36, p. 241 Korkbildung des Knöllchens.)

Luft oder bedeckt man sie mit Erde, so wächst das distale Bulbillenende ohne Pause zu einer mehrere cm langen Wurzel aus, während der Spross stille steht (Fig. 43). Lässt man an kräftigen Pflanzen nur einige wenige Bulbillen stehen, so werden diese merklich grösser, ihre Achselknospen entwickeln sich weiter als normal, besonders die unterste, aber weiter kommen sie nicht. Der Versuch, die Knöllchen vorzeitig anzutreiben, gelang nur sehr teilweise; z.B. Erwärmen in Wasser von $40 - 45^{\circ}$ oder Abkühlen auf $+ 3^{\circ}$ (je auf 12 bzw. 24 Stunden) schädigte viele, die Überlebenden trieben aber etwa nach 2 Wochen bereits zur Hälfte aus, während das bei nicht vorbehandelten nur ganz selten, meist erst nach 3 Monaten eintrat. Dagegen sind die Bulbillen trotz ihrer relativ sehr wenig geschützt liegenden Stammknospe gegen Austrocknen sehr resistent und ertragen im trockenen, eingeschrumpften Zustand noch Temperaturen von -5° . Solche 15 Monate völlig trocken aufbewahrte Bulbillen trieben nach Aufweichen in lauem Wasser schon nach wenigen Tagen fast ausnahmslos an. Sie stellen also ein ausgezeichnetes, gegen Trockenheit widerstandsfähiges Material für vegetative Verbreitung dar. Die jungen Pflanzen schreiten sehr bald zur Entwicklung von Seitensprossen an

ihrer Basis, die gleichfalls Bulbillennatur besitzen. In ausgesprochenem Masse war dies der Fall bei einer Anzahl aus Siam stammender etwa 8 cm hoher Pflänzchen, die übrigens terminal eine lockere, weniggliedrige Bulbillenreihe besaßen.

Wir haben hier einen merkwürdigen Fall vegetativer Verbreitung im Jugendzustand vor uns. Übrigens können an noch kaum ausgetriebenen Bulbillensprosser noch an der Mutteraxe selbst sekundäre Bulbillen auftreten.

Was die Anatomie der Bulbillen anbelangt, so sei hier nur erwähnt, dass von Bulbillenansatz und Sprossanlage ein gerader Leitstrang zum distalen Ende führt (Fig. 37), von dem senkrecht ziemlich zahlreich dünne Seitenstränge abzweigen; dass das Speichergewebe rings um denselben, doch nicht in der Peripherie, dicht mit Stärke erfüllt ist; dass eine eigenartig zerrissene, ziemlich schwach verkorkte "Borke" den ganzen Körper mit Ausnahme des vom Vorblatt geschützten Vegetationspunkts umgibt, auch an der Stelle, wo man die Wurzelhaube erwarten sollte. Diese

ist beim Durchbruch der exogenen Anlage der Speicherwurzel wohl zu erkennen, desgleichen beim Auswachsen des distalen Endes. *Globba Schomburgkii* und Verwandte stellt also einen Fall dar, wo im Gegensatz zu andern Zingiberaceen, die freilich z.T. auch ihren "radices filipendulae" biologisch ähnliches besitzen, spindelig verdickte, sehr frühzeitig entwickelte Wurzeln als Reservestoffbehälter wirken, was Ausgangspunkt für die äusserlich so auffällige vegetative Vermehrungsart wurde, die anscheinend bei verschiedenen Arten die so hochkomplizierten Blüten weitgehend funktionell ersetzt. Ferner haben wir hier ein schönes Beispiel, wie umgekehrt zu den früher behandelten geophilen Sprossen ein normal geophiles Organ unter teilweiser Aufgabe dieser Eigenschaft in den Dienst einer besonderen Aufgabe getreten ist. Ein ähnliches Verhalten soll endlich zum Schluss noch angeführt werden, wobei allerdings die Funktion, das heisst die etwaige Bedeutung im Leben der Pflanze, nicht sicher gestellt ist.

IPOMOEA BATATAS.

An den spiralig beblätterten Sprossen entstehen unterhalb des Blattgrundes 2 Reihen von Wurzeln. Sie bleiben in der Luft fast unverzweigt, entwickeln auch im Boden erst in ziemlichen Tiefen fiedrige Seitenwurzeln. Wurden derartige Wurzeln

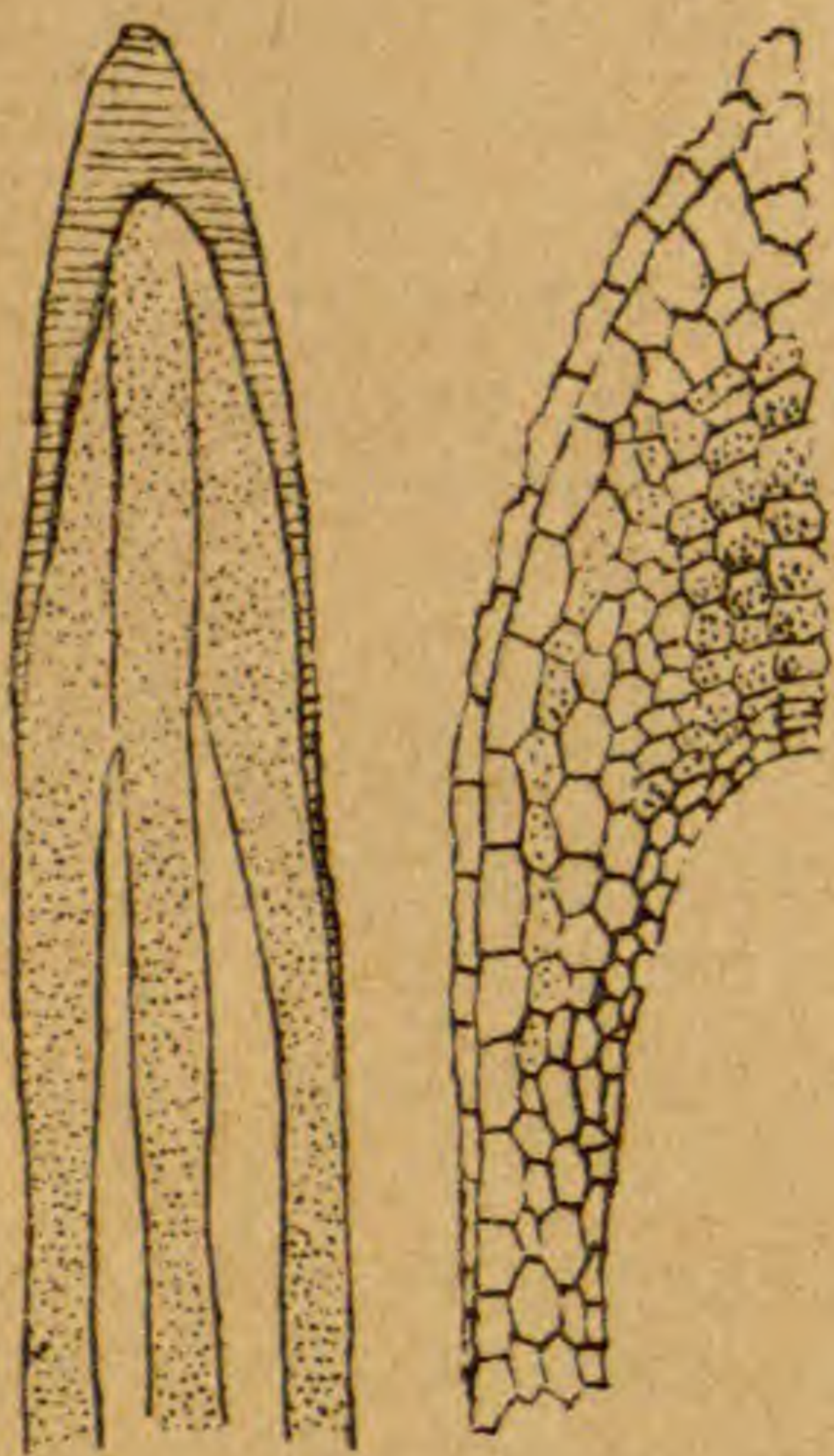


Fig45 Fig46

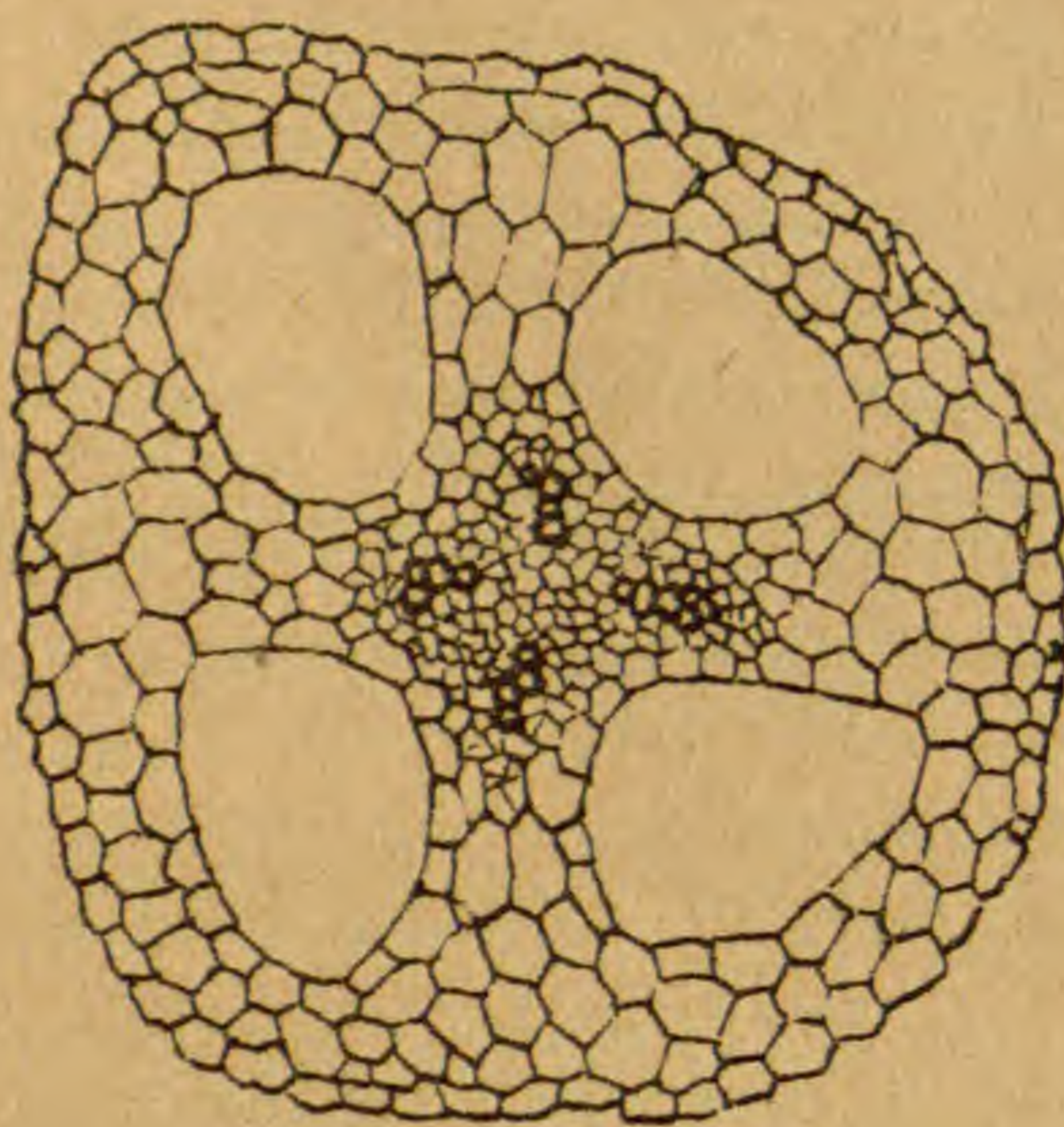


Fig47

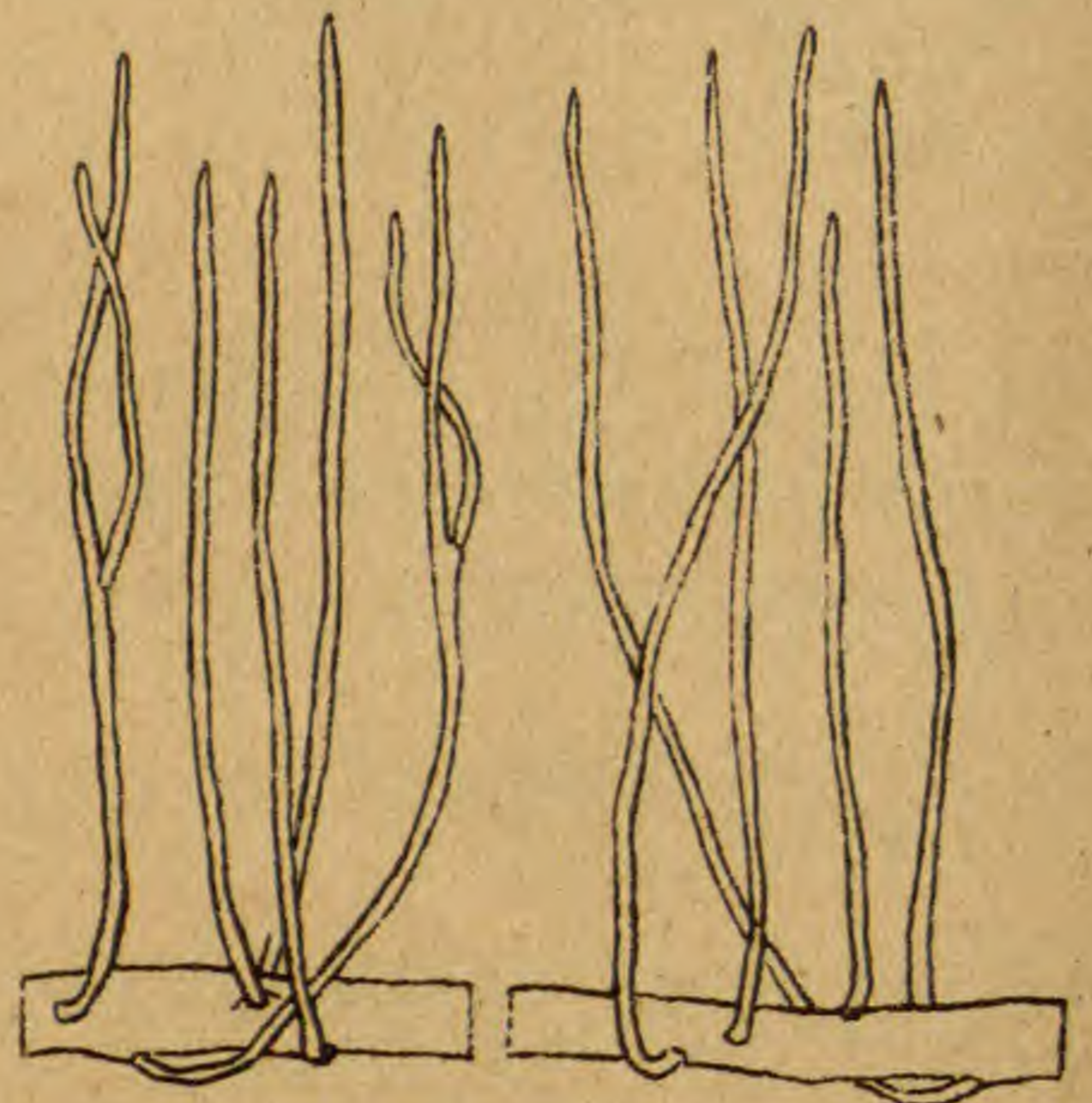


Fig48

Fig. 45 - 48 *Ipomoea Batatas*. 45. Aufrechte Wurzel im Längsschnitt; 46. desgl. Spitze; 47. desgl. Querschnitt; 48. Aufrechte Seitenwurzeln.

gezwungen, in der sehr dünnen Erdschicht eines flachen Beckens, das bis etwa über die Erdoberfläche mit Wasser gefüllt wurde, zu wachsen, so ergrüntten die horizontal streichenden Wurzeln, soweit sie belichtet waren. Es entstanden an ihnen, wie auch an den langen, weissen Wurzeln innerhalb des Bodens, zahlreiche kurze Seitenwurzeln, die sich senkrecht nach oben wandten, selbst dann, wenn sie unterseits entsprangen. Sie wurden bis 4 cm lang, blieben unverzweigt, grün und stellten dann ihr Wachstum ein. Der Querschnitt zeigte, dass 4 weite Interzellulargänge in der Rinde auftraten, von denen an normalen Wurzeln nichts zu sehen war. In Wasserkultur hell unterblieb Verzweigung fast ganz, im Dunkeln entstanden viele lange, dünne Seitenwurzeln, die abwärts wuchsen. Bei im Schlamm kriechenden Wurzeln bildeten sich jene aufrechten Wurzeln auch im Dunkeln. Dem Bau nach könnten sie wohl als "Atemwurzeln" dienen und in der Tat machten sie in ihrer Gesamtheit ganz den Eindruck eines ziemlich dichten Bestands von solchen, erinnernd an das bekannte Beispiel von *Sonneratia* im kleinen. Was diese eigenartigen Bildungen veranlasst, war nicht zu ermitteln, vielleicht der Sauerstoffmangel des Substrats, vielleicht Zersetzungsprodukte in demselben. In reinem Wasser traten sie, wie gesagt, nicht auf.

Übrigens können unter den genannten Bedingungen auch Erdwurzeln sich ebenso verhalten (Fig. 45 - 48).

Der Fall ist von Interesse weil

1. aufrechte Wurzeln nur selten auftreten (Pneumatophoren von Mangrove-Pflanzen, *Jussiaea*, Nestwurzeln von *Gramatophyllum* u. a. epiphytischen Orchideen, Wurzeln an Knöllchen von *Gagnepainia*, Wurzeln von *Anthericum triflorum*, vielleicht auch "Korallenwurzeln" von Cycadeen),

2. hier pneumatophorenähnliche Gebilde ausnahmsweise auftreten, während sie normal offenbar fehlen, und zwar unter Umständen, die sie als zweckmässig erscheinen lassen und auch bei andern Pneumatophor-Wurzeln gegeben sind.

Es sei noch angeführt, dass die normal runden Sprosse der Pflanze recht häufig Bandform annehmen, ohne dass damit die Anatomie wesentlich geändert wäre. Der Vegetationspunkt erscheint dann als schmales, bis 5 mm langes, 0,2 - 0,3 mm breites Gebilde, an dem kaum noch schwache Andeutung der ursprünglichen Blattstellung zu erkennen ist. Diese Sprosse können gewissermassen als Vorstufe zu den eigenartigen Lianenformen mancher Convolvulaceen-Stämme aufgefasst werden.

LÄNGENWACHSTUM UND TIEFENLAGE.

In eine allgemeine Besprechung der Gestaltung und Bedeutung geophiler Organe soll hier nicht eingetreten werden. Man vergleiche hierüber GOEBEL, Organographie und NEGER, Biologie. Nur auf zwei Punkte soll hingewiesen werden.

Die offenbar zweckmässige Kürze der Streckungszone der Wurzeln findet sich bei einzelnen geophilen Sprossorganen wieder. Allein es handelt sich hier z.T. um Formen, die von der normalen Sprossgestalt ausserordentlich stark abweichen, wie etwa die Ausläufer von *Tulipa*, die Karpophore von *Arachis*, die Ausläufer von *Hermium*, meist Organe, die mit interkalarem Meristem wachsen, während die Spitze von zeitweilig ruhenden Organen eingenommen wird. Sie sind deshalb mit den Wurzeln nicht direkt zu vergleichen, wenn auch diese in der Wurzelhaube apikal ein Dauer- gewebe voranstellen. Die Kürze der Wachstumszone ist also nur eines der auffallenden Charaktere dieser Gebilde und deshalb kann man diese Eigenschaft nicht schlechthin als zweckmässige Abänderung des gewöhnlichen Sprosswachstums ansehen. Bei *Mantha*-Arten ist der Streckungsmodus typischer ober- wie unterirdischer Stolonen gleich, die relative Kürze der Wachstumszone im Vergleich mit den aufrechten Sprossen hängt mit der relativen Kürze der stark verdickten Internodien zusammen. In beiden Fällen streckt sich spätestens das vierte Internodium nach der Knospe nicht mehr. Eine auffallende Anpassung der unterirdischen Teile ist nicht vorhanden. Bei den oberirdischen Stolonen der *Fragaria*-Arten ist die Streckungszone sehr lang. Bei *Potamogeton coloratus*, dessen Sympodiumaxe entweder in ganz lockerem Schlamm flach kriecht oder ausserhalb des Substrats frei im Wasser wächst, wurde die Wachstumsverteilung folgendermassen gefunden: Wenn ein neues Sympodienglied aus dem Knospenstadium heraus sich zu strecken beginnt, so ist das vorhergehende fast ausgewachsen, das neue Glied streckt sich in seiner ganzen Länge selbst wenn es schon mehrere cm lang ist, später stark nur mehr im apikalen Teil. Die wachsende Zone ist demgemäss anfangs ganz kurz, dann ziemlich lang, eine besondere Anpassung an unterirdisches Wachstum ist nicht vorhanden, vielleicht auch hier nicht notwendig. Andere *Potamogeton*-Arten verhalten sich ähnlich. Es sei bemerkt, dass der Sympodi- Aufbau hier äusserst regelmässig ist. In der Achsel jedes zweiten, bei der Distichie stets nach unten gewandten Blattes der Sympodien-Axe entsteht ein neues Sympodienglied, durch Umdrehen der Axe lässt sich die Dorsiventralität nicht stören, sondern es treten Torsionen ein. Von Interesse ist auch der starke Gegensatz zwischen aufrechter, grossblättriger relativer Hauptaxe und horizontal kriechender, eventuell im Wasser frei hängender Sympodienaxe, die nur Schuppenblätter trägt. Diese Gestaltung erhält sich auch bei voller Belichtung des ganzen Systems. Eine auffällig kurze Wachstumszone unterirdischer, beblätterter Sprosse besitzt *Adoxa*, und zwar als ausgeprägte, zum mindesten jetzt innerlich bedingte Eigenart, über deren Gensis kaum etwas sicheres zu sagen ist, zumal es hier an verwandtem Vergleichsmaterial fehlt. Obwohl eine grössere Anzahl von Arten untersucht wurde,

fand sich wirklich auffällige Kürze der Streckungszone unterirdischer Organe gegenüber vergleichbaren oberirdischen kaum je, wenn man nur die sonstigen Verhältnisse, wie absolute Grösse (*Herminium*), Internodienlänge u.s.w. berücksichtigt.

Nebenbei wurde auch auf die alte, sehr schwierige Frage der Einstellung einer bestimmten Tiefenlage geachtet. Bei *Tussilago Farfara* z.B., desgleichen bei *Mentha silvestris* mit ihren unterirdischen Ausläufern wurde bei Pflanzung in sehr steile Böschung bzw. schief gestellte Kästen die Einhaltung einer nur einigermaßen konstanten Tiefenlage nicht beobachtet, sondern die Ausläufer hatten absolut genommen ziemlich gleiche Richtung wie bei horizontalem Boden, drangen daher einerseits sehr tief unter die jeweilige Oberfläche ein, stiegen anderseits bis zu dieser heran, kamen ans Licht und erlitten hier Umstimmung. Für die Auffassung, der $\pm$ grosse Verbrauch von Reservestoffen für den Durchbruch des Bodens, je nach dessen Tiefe, bewirke die Wachstumsrichtung der unterirdischen Organe, ergaben sich keine Anhaltspunkte. Die Entfernung des grössten Teils der Reservestoffbehälter z.B. bei *Tulipa*, *Adoxa* u.s.w. war auf die Richtung der Ausläufer ohne Einfluss. Es müssen also komplizierte Korrelationen noch unbekannter Art zwischen ober- und unterirdischen Teilen vorliegen oder die übrigens oft nicht allzu genaue Einhaltung einer bestimmten Tiefe ist begründet in den verschiedenen Eigenschaften übereinander liegender Bodenschichten betr. Wärme, Feuchtigkeit, Bodengase u.s.w., deren Gradient als Reiz-Anlass wirken könnte.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. *Stellaria nemorum*. - a. Die normale Form vegetativer Seitensprosse ist die von Ausläufern; deren typische Ausbildung ist nicht an extreme Feuchtigkeit und Licht-Armut gebunden.

b. Die Ausläufer wachsen bei möglichster Ausschaltung der ungünstigen winterlichen Verhältnisse sehr lange (vielleicht unbegrenzt) als solche fort, wenn auch eine, wohl z.T. in innerlicher Periodizität begründete winterliche Wachstumshemmung eintritt, mit der auch die Gestaltung etwas beeinflusst wird.

c. Die hibernakelähnlichen Überwinterungszustände entstehen an den älteren Ausläufern durch Veränderung der bisherigen, dem Wachstum günstigen Faktoren im Sinne einer Hemmung derselben. Die Hibernakeln weichen gestaltlich von den Ausläufern nicht allzu sehr ab.

d. Von der Mutterpflanze abgetrennte Ausläufer wachsen als solche meist weiter, Stücke davon als Stecklinge verwendet, ergeben halb aufrechte oder kurze aufrechte Pflanzen, an deren Basis alsbald wieder Ausläuferbildung einsetzt.

e. Die Spirotrophie der Knospen ist auch an den plagiotropen Zweigen extrem ausgebildet und, wie danach schon zu erwarten, experimentell sehr schwer beeinflussbar.

f. Die Ausläufer erfahren aus vorwiegend innern Gründen mit zunehmenden Alter eine Umstimmung, indem der anfängliche Plagiotropismus, der im Dunkeln in negativen umschlägt, einem auffallenden, fast atropistischen Verhalten platz macht, während gleichzeitig die Neigung zur Hibernakelbildung steigt.

g. Wahrscheinlich ist das wenigstens teilweise kausal bedingt durch relative Zunahme der Assimilate den Aschenbestandteilen gegenüber.

2. *Circaea*. - a. Das von DOSTAL nachgewiesene verschiedene Verhalten der Achselknospen je nach ihrer Stellung am Spross wurde bestätigt. Zur Erklärung dieser und ähnlicher Erscheinungen musste aber eine gewisse Stimmung der Knospen von Anfang an herangezogen werden, die ihren Grund in der jeweiligen, durch die verschiedene Stellung an der Pflanze bedingten, innern Bedingungen hat. *Circaea* ist ein ausgezeichnetes Beispiel für die von MOLISCH als Topophysis bezeichnete Erscheinung.

b. Eine stabile Induktion von Seitenknospen findet aber nicht statt, denn experimentell gelangen zahlreiche Umstimmungen. Die Serialknospen sind in besonders hohem Grade zur Ausläuferbildung geneigt.

c. Die Vorgänge beim vorzeitigen Austreiben lassen sich am besten verstehen bei Annahme einer umfassenden Aktivierung der Reservestoffe bei noch nicht hinreichender Umstimmung bzw. Wachstumsgeneigtheit der Endknospe.

d. Der Entwicklungszyklus ganzer Pflanzen läuft auch unter recht verschiedenen Umweltsbedingungen recht ähnlich ab, d.h. die fortschreitende Änderung der inneren Bedingungen am Vegetationspunkt erfolgt auch dann weitgehend gleichsinnig.

e. Am Licht behalten die Ausläufer ihre Form bei, nur die Blätter werden dabei zu kleinen Laubblättern.

3. Adoxa. - a. Die anscheinend so stabile zweiaxige Ausbildungsform der vegetativen Teile erwies sich in mancher Beziehung als stark beeinflussbar, vor allem die Sprossfolge, weniger die Blätter.

b. Die periodischen Erscheinungen liessen sich experimentell weitgehend beeinflussen.

c. Die von STAHL erkannte antreibende Wirkung des Lichtes auf Knöllchen klingt mit deren zunehmendem Alter rasch ab und war trotz vielen Versuchen anderweitig nicht ersetzbar. Die geotropische Umstimmung durch Licht lässt sich einstweilen kausal nicht voll verständlich machen.

d. Die Rhizome erwiesen sich in jeder Beziehung als nicht dorsiventral, der Ort der stets nur in Einzahl auftretenden Wurzel wird durch die Schwerkraft bestimmt.

e. Die rote Färbung noch unbelichteter Blätter beruht grösstenteils auf dem Auftreten zahlreicher, sehr kleiner Carotinkristalle in den sonst noch bleichen Chloroplasten, die auch nach Ergrünung erhalten bleiben. Die Rhizome ergrünen am Licht intensiv und liefern ausgezeichnete Beispiele für Umwandlung von Leukoplasten in Chloroplasten.

4. Lagotis stolonifera - Ist ein ausgezeichnetes Beispiel für die Ableitung von Ausläufern aus Blütenständen, denn alle Mittelformen kommen vor.

5. Tulipa silvestris. - Mit der neuerdings bestätigten Natur des Stolo als aus Blatt- und Stengelteilen zusammengesetzt wurde die Art der Regenerationsfähigkeit in Einklang gefunden, seine Streckungszone zu meist weniger als 2 cm gemessen und die Verhinderung wirklicher Zwiebelbildung am Licht ermittelt.

6. Limnanthemum Humboldti. - Die durch merkwürdige, ausläuferartige Blütenstände ausgezeichnete Wasserpflanze zeichnet sich durch besonderes Reproduktionsvermögen aus, sowohl der Sprosse wie der Blätter. Die Qualität der Regenerate ist weitgehend von den regenerierenden Organen abhängig, ganz unabhängig von der Höhe der "Adventivpflanze". Die äusserlich Blattstiel-ähnlichen Blütenachsen weichen in bezug auf Polarität vom normalen Verhalten ziemlich ab.

7. Arachis hypogaea. - Die Ausbildung der Früchte erwies sich als abhängig von der direkten Zufuhr von Aschenbestandteilen, wobei das K-Ion eine besondere Rolle spielt. Für die kausale Notwendigkeit dafür liessen sich aus dem Gesamtverhalten der Pflanze keine sichern Schlüsse ziehen.

8. Mentha. - Das Verhalten der auch normal recht verschiedenartigen Ausläufer war auch im Experiment recht verschieden, insbesondere was die Möglichkeit einer Umstimmung durch Licht-Entzug, Versenken in Wasser u.s.w. betrifft. Doch gelang auch Umstimmung aufrechter Sprosse zu Ausläufern.

9. Stachys palustris. - Die Umstimmung von Seitenknospen zu Ausläufern bzw. Reservestoffbehältern gelingt ziemlich leicht, eine Topophysis ist, wenn auch schwächer als bei Circaea lutetiana, vorhanden. Im Dunkeln und bei Verhinderung von Bewurzelung in Erde konnte der sofortige Übergang der Knöllchen-Terminalknospe in ein neues Knöllchen erzwungen werden.

10. Curcuma. - Die Rhizomform ist bedingt durch den Verzweigungsmodus und die Einwirkung der Schwerkraft. Eine Ruhezeit aus inneren Gründen ist vorhanden. Die zahlreichen ruhenden Knospen der Rhizomzweige sind bei entsprechender Isolierung wachstumsfähig.

11. Globba. - Die Brutknöllchen der Globba Schomburgkii sind normale, vegetative Seitensprosse, die im Prinzip mit der gewöhnlichen Verzweigung der Pflanze übereinstimmen, mit dieser lückenlos durch Übergänge verbunden sind und sich durch frühzeitige abnorme Vergrösserung der Wurzel zum Reservestoffbehälter auszeichnen. Die Spross-Vegetationspunkte besitzen eine Ruheperiode, die experimentell verkürzt werden kann, die Wurzel wächst im Dunkeln und bei genügender Feuchtigkeit noch leichter unmittelbar aus. Die Knöllchen sind gegen Trockenheit ausserordentlich widerstandsfähig. Mit Blüthen haben die Knöllchen gar nichts zu tun.

Doch kann die vegetative Verzweigung d.h. die Knöllchenbildung auch in den Blütenstand selbst übergreifen. Diese Knöllchen stehen an der Stelle von Partialblütenständen. An jungen Pflanzen tritt sehr häufig Knöllchenbildung auf, auch an der Basis, eine ausserordentlich intensive vegetative Vermehrungsart.

12. *Ipomoea Batatas*. - Die Wurzeln können bei Wachstum in wasserdurchtränkten Schlammschichten offenbar negativ geotrope, aufrechte Seitenwurzeln bilden, deren Anatomie auf eine Funktion als Pneumatophoren hinweist.

LITERATUR-ÜBERSICHT.

BERG u. SCHMIDT, Atlas der offizinellen Pflanzen. Leipzig 1893. - DOSTAL, Zur experimentellen Morphogenese von *Circaea* und einiger anderer Pflanzen. Flora 1911. - EICHINGER, Vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Adoxa* und *Chrysosplenium*. Diss. München 1907. - EICHLER, Über einige Infloreszenz-Bulbillen. Jahrb. bot. Gart. Berlin I (1881). - GOEBEL, Organographie d. Pflanzen, 2. ed. Jena 1913 f. - GOEBEL, Beiträge zur Anatomie u. Physiologie d. Blattes, in Bot. Ztg. 1880. - GOEBEL, Einleitung in die experimentelle Morphologie d. Pflanzen. Leipzig und Berlin 1908. - GOEBEL, Morphologische und biologische Studien, Annales di Jardin de Buitenzorg IX (1891). - GUTTENBERG, Die Licht-Sinnesorgane von *Adoxa*, in Ber. D. bot. Ges. 1905. - HEGI, Flora v. Mitteleuropa. München. - HOOKER (Beschreibung von) *Globba Schomburgkii* in Curt. Bot. Mag. 1877. - KNY, Die physiologische Bedeutung der Haare von *Stellaria media*, in Ber. D. bot. Ges. 1909; Erwiderung darauf: JAMIESON ebenda 1910. - KINZEL, Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei d. Samenkeimung. Stuttgart 1913 - 15. - LAGERBERG, Organografiska studier ofver *Adoxa moschatellina*, Ark. f. Bot. III (1904), Ref. Bot. Zentralbl. IIC, 1905. - LIDFORSS, Über den Geotropismus einiger Frühlingspflanzen, Pringsh. Jahrb. XXXVIII (1903). - LINSBAUER, Über eine Stoffwechselerkrankung an Apfelbäumen und deren Heilung, Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1922. - LOEW und KIRCHNER, Gattung *Tulipa* in "Lebensgesch. d. Blütenpfl. Mitteleuropas. Stuttgart 1914. - NEGER, Über die Bildung v. hibernakel-ähnlichen Sprossen bei *Stellaria nemorum*. Flora 1904. - REINHARDT, Kulturgeschichte der Nutzpflanzen. München 1911. - RICHTER, Beiträge zur Biologie von *Arachis hypogaea*. Diss. Breslau 1899. - RIMBACH, Aufsätze über Tiefenlage in Ber. D. bot. Ges. 1896/97 u. in Fünfstücks Beitr. 1897/98. - SAMPSON, Morphology of *Phyloglossum Drummondii*, Annals of Bot. 1922. - SCHUMANN, Zingiberaceen im "Pflanzenreich". - SOLMS-LAUBACH, Über unsere Erdbeere u. ihre Geschichte. Bot. Ztg. 1907. - STAHL, Über den Einfluss d. Lichts auf den Geotropismus einiger Pflanzen, Ber. D. bot. Ges. II. - STOCKTON-PETIT, *Arachis hypogaea*, Mem. Torr. Bot. Cl. IV (1895). - THENNE, Beiträge zur Biologie einiger geokarper Pflanzen, in Cohn's Beitr. XIII (1917). - TSCHIRCH-OESTERLE, Anatomischer Atlas. Leipzig 1904. - VAN DER WOLK, Publications sur la Physiologie végétale II. Nimèges 1914. - WARMING, Underground Runners, Mém. Ac. Darm. 1918.

Navicula ventralis n. spec.

Von G. KRASSKE (Cassel).

Dadurch, dass die Beschreibung im Manuskript auf der Rückseite eines Einlagezettels stand, wurde die Art bei der Drucklegung im Bot. Archiv III. übersehen. Sie ist l.c. p. 200 Fig. 13 abgebildet und p. 197 hinter *M. variostrata* einzuschieben:

Navicula ventralis nov. spec. - Elliptisch mit vorgezogenen, breit kopfig gerundeten Enden. Längsaxe schmal, Zentralarea quadratisch, Streifen strahlend, etwa 25 in 10 μ . Länge 14 - 16 μ , Breite 6 μ . - Fundort: Schwarzenborner Teich (Knüll) zwischen Desmidiaceen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Schmucker Theodor

Artikel/Article: [Zur Morphologie und Biologie geophiler Pflanzen. 201-248](#)