

# Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen.

## I. Ueber die Formbildung der Wurzel vom biologischen Gesichtspunkte.

Von

T. Freidenfelt.

(Mit Tafel XVI—XIX und 20 Textfiguren.)

Die vorliegende Untersuchung wurde im Zusammenhang mit umfassenden anatomischen Wurzelstudien vor mehreren Jahren angefangen und lag schon im Jahre 1900 im Wesentlichen fertig vor. Aus mehreren Gründen habe ich nicht, wie es ursprünglich meine Absicht war, die anatomischen Untersuchungen und Resultate, von denen ich in „Botaniska Notiser“ 1900 in grösster Kürze einiges berichtet habe, gemeinschaftlich mit dieser Arbeit veröffentlichen können. Sie werden indessen recht bald dem Drucke überliefert werden. Ich habe deshalb auch schon in dem dieser Abhandlung beigelegten Litteraturverzeichniss die anatomische Litteratur aufgenommen, um eine Zusammenstellung der Wurzellitteratur auf einer Stelle zu geben.

---

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. F. W. C. Areschoug, auf dessen Veranlassung ich meine Wurzeluntersuchungen vorgenommen habe, bitte ich hiermit für die manchen Rathschläge, die mir von seiner Seite gütigst zu Theil wurden, meinen aufrichtigen Dank sagen zu dürfen. Ihm und seinen Nachfolgern, den Herren Professoren S. Berggren und B. Jönsson bin ich ebenso zu grossem Dank verpflichtet für die lebenswürdige Liberalität, mit der sie mir die reichen Sammlungen des botanischen Instituts zu Lund zur Verfügung gestellt haben.

---

### I. Einleitung.

Als man zuerst den Pflanzenkörper von biologischen Gesichtspunkten zu betrachten anfang, war es naheliegend, die Aufmerksamkeit zuerst den oberirdischen Theilen zu widmen. Sie waren der Beobachtung und dem Experimente am leichtesten zugänglich, sie boten durch ihre Vielförmigkeit und den Reichthum der Function

das grösste Interesse dar. Besonders das Blatt ist ja in einer grossen Anzahl experimenteller und beschreibender Untersuchungen, welche die Aufklärung seiner Biologie bezweckt haben, behandelt worden, und auch der Stamm ist von diesem Gesichtspunkte von mehreren Verfassern (Areschoug, Costantin, Hj. Nilsson, Rotherth, Warming u. A.) untersucht worden.

Dagegen ist die Wurzel, was die Klarstellung ihrer Biologie betrifft, sehr stiefmütterlich behandelt worden. Allerdings haben ja betreffend den rein anatomischen und histologischen Bau eine grosse Anzahl beschreibender Abhandlungen, die doch nicht mit den auf Stamm und Blatt sich beziehenden Arbeiten zu vergleichen sind, das Licht erblickt, und zwar haben sich besonders die französischen Forscher auf diesem Gebiete hervorgethan, allein, wie schon hervorgehoben, die vergleichende Biologie und Morphologie der Wurzel ist bis jetzt wenig studirt worden. Demgemäss ist es meistens in Arbeiten mit anderem Hauptzwecke, wo zerstreute Angaben von Interesse über die Biologie der Wurzel angetroffen werden, was natürlich einen Ueberblick über den thatsächlichen Bestand unseres Wissens auf diesem Gebiete in hohem Grade erschwert.

Die Function der Wurzel ist bekanntlich im Wesentlichen eine zweifache: sie dient dazu, die Pflanze im Substrate zu befestigen und die in demselben vorhandenen, für das Gedeihen der Pflanze nöthigen Wasser- und Salzquantitäten aufzunehmen, um diese zu den Stammtheilen zu befördern. Dazu kommt als eine dritte, in vielen Fällen zurücktretende oder ausfallende, in anderen zum Hauptzweck gewordene, die Function als Speicherort für nicht unmittelbar im Pflanzenkörper zur Verwendung gelangende Stoffe zu dienen. In directer Beziehung zu diesen drei Functionen und demgemäss die Organisation der Wurzel beeinflussend stehen dann einerseits die Unendlichkeit wechselnde chemische und physikalische Beschaffenheit des Substrates (Porosität, Wassergehalt, Luftgehalt, Nährgehalt u. s. w.), andererseits das oberirdische System, das immer mit dem Wurzelsystem in genau abgepasster Correlation steht.

Was nun zuerst die Wurzel als Saugorgan betrifft, so ist es einleuchtend, dass in dieser Beziehung dasjenige Organ das Grösste leistet, welches die grösste absorbirende Oberfläche besitzt. Der thierische Organismus zeigt in mehreren Organen Illustrationen zu diesem Satz. Besonders eine Organgruppe bietet instructive Parallelen zu den verschiedenen Wurzelformen. Die Respirationsorgane zeigen in Bezug auf den Grad ihrer Leistungsfähigkeit, d. h. in diesem Falle

in Bezug auf den Grad ihrer Oberflächenentwicklung, viele Serien von Uebergängen von den einfachen fadenähnlichen Kiemen, die bei manchen im Wasser lebenden niedrigen Formen angetroffen werden (z. B. gewissen Borstenwürmern, niederen Kriebsthiere), zu den besen- oder fiederförmigen Kiemen anderer Borstenwürmer, der höheren Kriebsthiere, niederer Wirbelthiere bis hinauf zu dem höchst zusammengesetzten, auf Athmung in der Luft eingerichteten Bronchialbaum der Säugethiere. Ebenso kann man für die Wurzel in Bezug auf die Oberflächenentwicklung eine lange Serie aufstellen und zwar ausgehend von den geraden, unverzweigten, keine Wurzelhaare führenden Wurzeln, die bei manchen Wassergewächsen und auch bei anderen Pflanzen das Saugorgan darstellen, durch die fiederähnlichen, mit einfachen Nebenwurzeln versehenen Wurzeln anderer Wasserpflanzen bis zu den äusserst reich verzweigten, mit unzähligen Wurzelhaaren versehenen Wurzeln der meisten trockeneren Standorten angepassten Gewächse.

Das in Bezug auf die Absorption leistungsfähigste Wurzelsystem ist also dasjenige, welches die grösste Oberfläche besitzt. Allein wie kommt in diesem Falle die möglichst grosse Oberfläche zu stande?

Wenn wir jede Wurzel erster Ordnung für sich betrachten, so leuchtet es ein, dass dieselbe um die möglichst grosse Oberflächenausdehnung zu erreichen, sich in Zweige auflösen muss, welche Zweige sich ihrerseits in derselben Weise verhalten müssen. Da offenbar nur eine gewisse Menge plastischen Materials zur Verfügung steht, so müssen ferner die Zweige möglichst dünn werden, in welchem Falle sie sich auch in möglichst geringem Maasse gegenseitig beeinträchtigen. Sie müssen schliesslich mit so vielen Wurzelhaaren wie nur möglich bekleidet sein.

Die zweite Hauptaufgabe der Wurzel besteht, wie schon hervorgehoben, darin, als Befestigungsorgan zu dienen. Welche Form besitzt nun das am meisten effective Befestigungsorgan? Die als Haftorgan am meisten effective Wurzel (wir betrachten fortwährend jede Wurzel erster Ordnung für sich) ist offenbar eine möglichst kräftige und tiefgehende Wurzel, die sich wenigstens erst gegen die Spitze zu in Zweige auflöst und wo keine grössere Menge von den Wurzelstamm schwächenden (wir müssen fortwährend im Auge behalten, dass die Menge plastischen Materials eine begrenzte ist) Zweigen gebildet werden oder wo die gebildeten Zweigen kräftig sind. Die ideale Speicherwurzel muss wiederum diejenige sein, welche das möglichst grosse innere Volumen besitzt, d. h. bei einer gegebenen Stoffquantität diejenige

Wurzel, welche aus möglichst wenigen Stämmen besteht, die also möglichst unverzweigt ist und die zu gleicher Zeit die kürzesten und leichtesten Ausführwege für die in derselben gespeicherten Stoffe nach den entsprechenden Bestimmungsorten besitzt.

Schon diese theoretischen Erwägungen haben uns also gezeigt, dass die idealen Formen der Wurzel, falls jede ihrer Functionen für sich berücksichtigt wird, recht erheblich von einander abweichen.

Welche Wurzelform kann dann als die am meisten ideale betrachtet werden? Offenbar diejenige, welche so viel wie möglich einer jeden der gestellten Anforderungen entspricht, oder mit anderen Worten, die glücklichste Combination der verschiedenen Idealtypen.

Welche von den faktisch existirenden Wurzeltypen kommt dann dieser idealen Wurzelform am nächsten?

Bevor wir diese Frage zu beantworten suchen, dürfte es angemessen sein, zuerst eine kurze Uebersicht über den Einfluss der Bodenqualität auf die Wurzelorganisation zu geben und dann die in der Natur existirenden Wurzelformen zu betrachten.

## II. Der Einfluss der Aussenwelt auf die Formbildung der Wurzel.

Das Medium, in welchem eine Wurzel leben kann, ist ja von überaus wechselnder Beschaffenheit; Wurzeln können leben und ihre Functionen erfüllen in Luft, in strömendem sowie in stillstehendem Wasser, in Süßwasser und im Meer, in Böden der verschiedensten Beschaffenheit, vom wassergesättigten fetten Schlamm bis zum fast lufttrockenen, äusserst nahrungsarmen Sande, auf Salzsteppen, bei Temperaturen von  $\pm 0^{\circ}$  C. und darunter bis zu den hohen Wärmegraden, welche in den dünnen Bodenschichten auf von der Sonne durchglühten Felsen und Sandfeldern der tropischen Wüsten herrschen -- und es kann nicht bezweifelt werden, dass die äussere und innere Organisation der Wurzel von den Wechselungen eines jeden dieser Factoren beeinflusst wird.

Was zuerst den Einfluss der Temperatur auf die Wurzelorganisation betrifft, so liegen, so viel ich habe finden können, darüber keine Angaben vor, und selbst bin ich nicht in der Lage gewesen, diese Verhältnisse experimentell zu untersuchen.

Durch die experimentellen Untersuchungen von Sachs, Vesque, Kosaroff u. A. wissen wir, dass die Temperatur die Absorption beeinflusst, und es ist wohl zu vermuthen, dass eine analoge, wenn auch schwächere und schwieriger nachweisbare Einwirkung auf die Organisation stattfindet, d. h. dass ein erhebliches Heruntersinken der Tem-

peratur unter das Optimum eine Herabsetzung nicht nur der Wasseraufnahme, sondern auch der Ausbildung der Wurzel für die Wasseraufnahme bedingt.

Die Luft ist ja auf Grund ihres Sauerstoffgehaltes eine Lebensbedingung für alle lebende Organe, folglich auch für die Wurzel, und es steht deshalb schon von vornherein zu erwarten, dass der Luftgehalt des die Wurzel umgebenden Medium auf deren Ausbildung einwirken wird.

Was zuerst die Wurzeln, welche normalerweise in der Luft leben, d. h. die Luftwurzeln, betrifft, so zeigen diese bekanntlich erhebliche Abweichungen von den bei den Bodenwurzeln obwaltenden Verhältnissen, und zwar sowohl bezüglich der Form wie der Structur; da sie indessen ausserhalb des Planes dieser Untersuchungen fallen, so verweise ich hinsichtlich dieser Wurzeln auf die einschlägige Litteratur.

Was dagegen den Einfluss der Luft auf gewöhnliche, in der Luft ausgebildete, Wurzeln betrifft, so sind darüber Beobachtungen und Versuche angestellt worden von Wagner, Costantin, Schwarz, Mer u. A.

Die anatomischen Verhältnisse werden wir künftig etwas näher ins Auge fassen; in diesem Zusammenhange will ich nur hervorheben, dass es sich herausgestellt hat, dass der Luftgehalt des Medium vor Allem auf die Bildung der Wurzelhaare einen Einfluss ausübt. Die Bildung von Wurzelhaaren geschieht am ausgiebigsten in der Luft, n. b. wenn diese den optimalen Feuchtigkeitsgehalt (der unterhalb dem Maximum gelegen ist) besitzt. Die habituellen Eigenthümlichkeiten derjenigen Wurzelsysteme, welche in der Luft ausgebildet worden, sind für unsere Aufgabe ohne Interesse, da sie offenbar pathologisch sind.

In Bezug auf diejenigen Wurzeln, welche unter normalen Verhältnissen im Boden leben, ist es offenbar schwer zu entscheiden, in welchem Maasse gerade der Luftgehalt des Bodens die verschiedene Ausbildung in verschiedenen Bodenqualitäten bewirkt, indem gleichzeitig mit dem Luftgehalt auch die physikalische und chemische Beschaffenheit der Bodenarten geändert werden. Auch hier wären genaue wissenschaftliche Versuche von Nöthen. So viel steht indessen fest — und dies wird auch von den landwirthschaftlichen Erfahrungen bestätigt —, dass, je reicher an Luft eine Bodenart ist, um so grössere Wurzelmasse und um so reichlichere Wurzelhaare von den in diesem Boden wurzelnden Pflanzen gebildet werden, wie auch andererseits, dass eine Verminderung des Luftgehalts des Bodens eine beschränkte

Bildung von Wurzeln und Wurzelhaaren bedingt. — Auch die Zusammensetzung der Bodenatmosphäre, die bekanntlich nicht unerheblichen Schwankungen unterworfen ist, dürfte in gewissem Grade die Wurzelbildung beeinflussen; in welcher Weise, wissen wir nicht.

Der Luftgehalt einer oberflächlich gelegenen Bodenschicht kann in der freien Natur wesentlich auf zwei verschiedene Weisen herabgesetzt werden, und zwar entweder dadurch, dass die Bodenpartikeln dichter zusammengepackt werden und die lufteerfüllten Zwischenräume demgemäss kleiner, oder aber dadurch, dass diese Zwischenräume mit Wasser gefüllt werden. Auf den letzteren Fall werden wir im Folgenden, wenn es sich um den Einfluss des im Boden vorhandenen Wassers auf die Wurzel handelt, zurückkommen. Im ersteren Falle stellt sich wiederum eine Aenderung der physikalischen Qualität des Bodens ein, indem dieser härter wird und dem Wachsthum der Wurzeln einen grösseren Widerstand bietet, eine Verschlechterung, die in gewissen Fällen von noch grösserer Bedeutung als der verminderte Luftgehalt sein dürfte. Figg. 1 und 2 Taf. XVI veranschaulichen den Unterschied zwischen den Wurzelsystemen zweier Individuen, welche spontan dicht an einander auf völlig gleichartigem Boden (Garten-erde) gewachsen waren, von denen aber das eine (Fig. 1) an einer Stelle, wo der Boden locker, das andere (Fig. 2), wo derselbe zugestampft war, eingesammelt wurde. Verschiedene Bodenarten üben zweifelsohne auch durch die Verschiedenheit ihrer physikalischen Eigenschaften an sich einen formbestimmenden Einfluss auf die unterirdischen Theile aus. Auf lockeren Bodenarten findet man vorzugsweise Pflanzen mit langgestreckten unterirdischen Stammorganen und langen Wurzeln, auf steifem Lehmboden dagegen herrschen Formen mit zusammengezogenem Erdstamme und senkrecht abwärts dringenden, in Bündeln gebildeten Wurzeln. (Vgl. 415, pag. 149 ff.; 483, pag. 38 f.)

Ein näheres Eingehen auf diese Fragen wäre gegenwärtig wenig lohnend. Ich hoffe künftig Gelegenheit zu finden, speciell bezüglich der Wurzeln auf diese sowohl theoretisch wie praktisch wichtigen Fragen zurückzukommen.

Im engen Zusammenhange mit der physikalischen Qualität des Bodens steht seine chemische Natur. Vorläufig werden wir uns darauf beschränken, den Zusammenhang zwischen den nothwendigen Nährstoffen und der Wurzelbildung zu betrachten. Hierüber finden sich Angaben von mehreren Verfassern. Moeller (291) hat, um den Einfluss des Nahrungsmangels auf den Nanismus

klarzustellen, Haferkeimlinge in Nährlösungen verschiedener Concentrationen erzogen. Er benutzte vier Nährlösungen, von der Concentr. 1, 0,5, 0,1, 0,05 p. m. — Es stellte sich heraus, dass in der ersten Lösung, die ja die am meisten normale ist, die Ausbildung sowohl der ganzen Pflanze, wie ihrer verschiedenen Theile (auch des Wurzelsystemes) am grössten ausfiel, und dass in den zwei folgenden die ganze Pflanze und das Wurzelsystem gleichmässig nach Maass und Gewicht abnahmen. In der letzten Nährlösung dagegen (0,05 p. m.) ist das Wurzelsystem allerdings absolut kleiner als in den anderen Lösungen, allein relativ, d. h. im Verhältniss zum Sprosssysteem, ist es doppelt grösser. In der 1 p. m.-Cultur verhält sich das Gewicht des Wurzelsystemes zum Gewicht des Sprosssystemes wie 1 : 5,67, in der Salzhungercultur (0,05 p. m.) hingegen wie 1 : 2,29 (291, pag. 170). Das Aussehen des Wurzelsystemes ist auch in dieser letzteren Cultur ein ganz anderes als in den vorhergehenden. In den drei ersten Lösungen bildet es einen „dicht verfilzten Ballen“, indem die mässig langen Wurzeln erster Ordnung sehr zahlreiche Nebenwurzeln tragen, in der letzten dagegen sind die Wurzeln unverhältnissmässig lang, aber arm an Nebenwurzeln. Nahrungsmangel kann also Nanismus hervorrufen, wobei eine Reduction sowohl der oberirdischen Theile, wie des Wurzelsystemes stattfindet, allein weil ersteres von dieser Reduction am meisten betroffen wird, so kommt anscheinend eine Begünstigung des Wurzelsystemes auf Kosten der oberirdischen Theile zu stande.<sup>1)</sup> Tunker und Seelhorst (433) haben auch durch Versuche constatirt, dass ein reichlicher Vorrath von Nährstoffen im Boden zu kräftiger Wurzelbildung reizt. Auf der anderen Seite hat es sich herausgestellt, dass eine allzu reichliche Menge von Nährstoffen einen ungünstigen Einfluss auf die Ausbildung des Wurzelsystemes ausübt. So fand Nobbe (504, pag. 22), dass in einer Nährlösung von 10 p. m. die angelegten Nebenwurzeln nicht zur Ausbildung gelangten.

Die nothwendigen Nährstoffe, als ein Ganzes betrachtet, haben also, wie es auch, nach dem was wir später sehen sollen, mit

1) Gauchery (131), der neulich eine eingehende und umfassende Untersuchung dem „constitutionellen Nanismus“, d. h. spontan gebildeten Zwergformen, die unter denselben Verhältnissen wie die normal ausgebildeten Individuen gewachsen, gewidmet hat, hebt hervor (pag. 154), dass jene keineswegs mit den unter dem Einflusse äusserer Agentien entstandenen Zwergformen identisch sind; bei ersteren (nains constitutionels des Verfassers) sind die unterirdischen Theile (das Wurzelsystem) im Ganzen mehr reducirt als die oberirdischen Theile im Ganzen (pag. 149).

dem Wasser der Fall ist, in ihrem Verhalten zum Wurzelsystem ein Minimum, ein Optimum und ein Maximum.

Was den Einfluss der einzelnen Nährstoffe betrifft, so liegen auch darüber einige Beobachtungen vor. So hat D a s s o n v i l l e (69—71) eine umfassende Versuchsserie auch über die Einwirkung der Mineralsalze auf den Habitus und die innere Structur des Wurzelsystemes angestellt.

Auch R o m a n u s (505) hat gelegentlich seiner Studien über die Functionen der Mineralbasen ihren verschiedenen Einfluss auf die Wurzelbildung berührt.

Es dürfte kaum angemessen sein, in diesem Zusammenhange auf eine nähere Darstellung der von den resp. Verfassern gewonnenen Resultate bezüglich der Einwirkung der einzelnen Mineralsalze einzugehen, besonders da diese Resultate einander in wichtigen Punkten widersprechen und die betreffenden Verhältnisse keineswegs aufgeklärt sind. Ich werde nur als sicher festgestellte Thatsachen hervorheben, dass ein geeignetes Kalksalz immer eine begünstigende Einwirkung auf das Wurzelsystem, das beim Vorhandensein eines solchen immer kräftiger entwickelt wird als in dessen Abwesenheit, ausübt, sowie auch dass das Wurzelsystem beim Vorhandensein sämtlicher nothwendigen Mineralbasen seine kräftigste Entwicklung erreicht.

Speciell über die Einwirkung des Stickstoffes auf die Wurzel sind Versuche von M ü l l e r - T h u r g a u (302) angestellt worden.

Nach dem im Bot. C. erschienenen Referate seiner jüngsten vorläufigen Mittheilung <sup>1)</sup> hat der Verf. constatirt, dass die Wurzelbildung in einer stickstoffhaltigen Nährlösung reichlicher ist und die Wurzelsysteme stärker verzweigt wie in einer stickstofffreien Lösung. Auf Grund der ausgiebigeren Bildung von Nebenwurzeln sind die Wurzeln in der ersteren Lösung weniger langgestreckt, obwohl der Längenzuwachs der einzelnen Wurzel vom Stickstoff begünstigt wird. Die Unterschiede in Bezug auf die Ausbildung der Wurzeln in einer stickstoffhaltigen und stickstofffreien Lösung treten nur für den Fall deutlich hervor, dass die Blätter gesund sind und genügend Licht erhalten <sup>2)</sup> und demgemäss die Zuckerzufuhr zu den Wurzeln ausreichend ist.

Wir kommen nun zu dem Factor, welcher, wie allgemein anerkannt wird, den weitaus grössten Einfluss auf die Ausgestaltung und den Bau der Wurzel ausübt, nämlich das Wasser.

1) Das Original habe ich nicht gesehen.

2) Gesperrt von mir.

Der Einfluss des Wassers auf die Organisation der Wurzel ist der Gegenstand einer sehr grossen Anzahl von Versuchen und Beobachtungen gewesen; in der nächsten Abhandlung werde ich auf diese Frage zurückkommen, insofern es sich um den inneren Bau handelt, und berücksichtige in diesem Zusammenhang nur die äussere Form.

Es wurde schon im Vorhergehenden hervorgehoben, dass die Ausbildung des Wurzelsystems in einer bestimmten Beziehung zum Wasser- und Nährsalzbedarf der Pflanze steht und stehen muss. Wenn das Wurzelsystem zu schwach entwickelt wäre, d. h. wenn die Transpiration grösser ausfiele, als dass sie durch die Absorption der Wurzeln gedeckt werden könnte, so würde ja die Pflanze der Gefahr ausgesetzt werden, durch Welken zu Grunde zu gehen; andererseits wäre es aber zweifelsohne der Pflanze schädlich oder geradezu verderblich, wenn das Wurzelsystem eine solche Entwicklung und Structur hätte, dass fortwährend mehr Wasser als was die oberirdischen Theile nöthig haben, aufgenommen werden würde.<sup>1)</sup> Ausserdem wäre es ja eine Materialverschwendung. Schon diese apriorischen Erwägungen lassen uns erwarten, dass ein Wassergehalt des Bodens über einen gewissen Grad hinaus eine Reduction der Ausbildung des Wurzelsystems bewirken soll. Das ist auch sowohl durch's Experiment wie durch Beobachtungen vollauf bestätigt worden. Allerdings behauptet N o b b e (313, pag. 110) gelegentlich seiner Anpreisung der Wasserculturen, dass eine principielle Verschiedenheit zwischen den Wurzelsystemen von Pflanzen, die im festen Boden cultivirt werden, und von Pflanzen aus Wasserculturen nicht existire, und dass sie habituell möglichst nahe übereinstimmen; allein diese Behauptungen sind, um einen sanften Ausdruck zu gebrauchen, allzu euphemistisch.

Detmer (74, pag. 110) hat constatirt, dass die Längsstreckung der Hauptwurzel resp. der Adventivwurzeln erster Ordnung (bei denjenigen Pflanzen, wo solche die Hauptwurzel ersetzen oder bei den Gräsern) in Wasserculturen (Nährlösung) am grössten, demnächst in Sand und am geringsten in Gartenerde ist.

Perseke (332, pag. 4) hebt hervor, dass Wurzeln, welche im Wasser gewachsen, schlanker und dünner sind, dass ihre Zweige regelmässiger angeordnet sind, und dass sie weniger elastisch (weil wasserreicher) und mehr turgescens sind. Ferner werden sie gerade, weil die spärlichen Wurzelhaare nicht durch Ankleben an die Boden-

1) Vgl. J. Vesque, De l'influence de la température du sol sur l'absorption de l'eau par les racines. Ann. sc. nat. série 6, Bot., tom. 6, 1878, pag. 173 ff.

partikeln dem Geotropismus in der Weise entgegenwirken, wie es bei Wurzeln im trockenen Boden der Fall ist.

Mer (278, pag. 696, 698) constatirt ebenfalls, gestützt auf Experimente mit Keimpflanzen, dass die Wurzeln in Wasserculturen länger, dünner und geradläufiger als in Bodenculturen werden; die Nebenwurzeln werden kürzer und von geringerer Anzahl. In sehr nassem Boden wird das ganze Wurzelsystem weiss, weil keine Bodenpartikel den Wurzelhaaren anhaften. Dagegen wird es dunkel in wenig feuchtem Boden. Sämmtliche Versuchsansteller (vgl. besonders Perseke, Detmer, Mer, Schwartz) sind darüber einig, dass bei Cultur im Boden, dessen Wassergehalt das Optimum übersteigt, oder im Wasser, die Wurzelhaarbildung vermindert oder vollständig unterdrückt wird.

Was nun die mechanische Ursache davon betrifft, dass das Wasser, wenn es den Wurzeln in mehr als optimaler Menge geboten wird, eine verminderte Wurzelbildung bewirkt, so hat man ohne Zweifel in erster Linie den verminderten Luftgehalt zu berücksichtigen. Wasser und ein mit Wasser durchtränkter Erdboden, wo also die Zwischenräume zwischen den Partikeln mit Wasser gefüllt sind, bieten selbstverständlich den Wurzeln viel weniger Sauerstoff dar als ein Erdboden, wo zwischen den Bodenpartikeln eine Luftschicht vorhanden ist; und da, wie wir schon (vgl. pag. 119 f.) gesehen haben, der Luftgehalt des Bodens eine so grosse Bedeutung für die Wurzel besitzt, so liegt es in der Natur der Sache, dass die Wurzelbildung in den erstgenannten Medien durch die Luftarmuth in zurückschreitender Richtung direct beeinflusst werden muss (vgl. Wagner, Detmer, Sachs).

Was die mechanische Seite der verminderten Bildung von Nebenwurzeln betrifft, so ist es dabei auch zu berücksichtigen, dass ein Wassergehalt über das Optimum hinaus die Wurzeln erster Ordnung zum Längenwachsthum anlockt, was natürlich die Bildung der Nebenwurzeln beeinträchtigt.

Es steht also fest, dass es in Bezug auf die Einwirkung des Wassers auf ein bestimmtes Wurzelsystem ein Optimum gibt, wo die kräftigste Ausbildung erreicht wird, und dass beim Ueberschreiten dieses Optimums eine Herabsetzung eintritt. — Ist es dann möglich, dies Optimum zu bestimmen?

Ohne Zweifel, allein sicher auch nur für jede Pflanzenart für sich und nur für jede Bodenart besonders.

Es ist ja eine allgemeine und leicht zu machende Erfahrung, dass

verschiedene Pflanzen die verschiedensten Ansprüche an den Feuchtigkeitsgehalt des Bodens stellen, ein Verhalten, das nicht nur in der Beschaffenheit der oberirdischen Theile und in der specifischen Beschaffenheit im Allgemeinen seine Erklärung findet, sondern auch durch die so wechselnde Ausgestaltung und anatomische Structur des Wurzelsystems bedingt wird. Auf den Zusammenhang zwischen der letzteren — welche, als mehr stabil, hierbei die grösste Bedeutung besitzt — und der Bodenfeuchtigkeit komme ich künftighin zurück; was hingegen die erstere betrifft, so kann diese, wie die Erfahrung lehrt und wie schon erwähnt wurde, bei einer bestimmten Art innerhalb sehr weiter Grenzen vom Feuchtigkeitsgehalt des Bodens beeinflusst werden. Es gibt manche Pflanzen — so z. B. *Nardus stricta* L., *Phragmites communis* Trin., *Festuca rubra* L., *Agrostis*-Arten, *Parnassia palustris* L., *Polygonum Bistorta* L., *Alchemilla*-Arten, *Saxifraga*-Arten u. a. —, welche im Freien sowohl auf exquisit trockenem, wie auf exquisit feuchtem Boden vorkommen. Bei diesen Pflanzen zeigen sich die Veränderungen in der Form des Wurzelsystemes (die anatomischen Differenzen sind, wie wir im anderen Zusammenhange sehen werden, geradezu auffallend gering) nicht so erheblich, wie man es auf Grund der Experimente und nach den Verhältnissen bei verwandten Arten mit in dieser Hinsicht constant verschiedener Anpassung erwarten würde. Die mehr „amphibischen“ Pflanzen haben wohl eine gewisse Plasticität und eine Mittelstellung in ihrer Ausbildung erworben, die es ihnen gestatten, mit relativ geringen Abänderungen unter verschiedenen Feuchtigkeitsverhältnissen zu leben. In diesem Zusammenhang wären auch manche an Sandufern vorkommende Gewächse zu erwähnen, welche oft auf einem Boden mit sehr wechselndem Wassergehalt wachsen. Ein Zug im Habitusbild ist indessen constant bei dem Wurzelsysteme einer Pflanze, welche zufällig oder für immer einen nassen Boden ausgesucht hat, und zwar ist dies das Schwinden der Hauptwurzel und deren Ersatz durch Adventivwurzeln. Wir kommen bei der Behandlung der Hydrophyten auf diesen Punkt zurück.

Wie es nicht möglich ist, den optimalen Feuchtigkeitsgehalt des Bodens anders als für jede besondere Pflanzenart festzustellen, ebenso lässt sich eine derartige Bestimmung nur für jede besondere Bodenart ausführen. — Directe Untersuchungen über die Physik der Bodenarten und dazu anschliessende pflanzenphysiologische Versuche haben gezeigt, dass die Kraft, womit das Wasser vom Boden festgehalten wird, und folglich der Theil der ganzen im Boden enthaltenen

Wassermenge, welcher einem Wurzelsysteme zu Gute kommen kann, bei den verschiedenen Bodenarten überaus verschieden ist. So fängt eine bestimmte Pflanze an zu welken, wenn der Boden 1,5 % (reiner grobkörniger Sand), 8 % (Lehm), 12,3 % (humoser Boden), 47 % (Torfboden) (379, pag. 239; 483, pag. 46) Wasser enthält, welche Zahlen also den für die Pflanze minimalen Wassergehalt dieser Bodenarten bezeichnen, und in bestimmter Relation zu diesen Zahlen stehen natürlich diejenigen, welche den optimalen Wassergehalt angeben. — Andererseits hat aber die verschiedene wasserhaltende Kraft der Bodenarten offenbar eine Bedeutung in gerade entgegengesetzter Richtung. Je zäher eine Bodenart das Wasser festhält, um so gleichmässiger muss die Feuchtigkeit sein, und je leichter sie das Wasser abgibt, um so leichter trocknet sie bei gleicher Wasserzufuhr aus, vorausgesetzt, dass nicht ein andersartiger Untergrund eine Aenderung bedingt.

Diese Verhältnisse, wie auch der verschiedene Luftgehalt, dürfte wohl, mechanisch gesehen, verursachen, dass, wie Warming hervorhebt (481, pag. 234), die Pflanzen der Lehmuferformation schwache, seicht gehende Wurzeln besitzen, während die Wurzeln der an Sanduffern vorkommenden Pflanzen sehr tiefgehend sind.

Auch in anderen Fällen können offenbar verschiedene Eigenschaften einer bestimmten Bodenart in derselben Richtung wirken; was die gewöhnliche Gartenerde betrifft, die ja ein Gemisch von Humusstoffen mit Sand und Lehm ist, so sind es sowohl ein gewisses Quantum satis der wasserhaltenden Kraft, als auch ein geeigneter Nährstoffgehalt, Luftgehalt und eine passende physikalische Beschaffenheit, welche Eigenschaften alle zusammen diese Bodenart dazu befähigen, die Entwicklung der Pflanzen in der bekannten Weise zu begünstigen, die Wachstumsenergie des Wurzelsystems zu erhöhen und das Längenwachstum der einzelnen Wurzel in Bildung von Nebenwurzeln umzusetzen. (Vgl. 74, 278.)

Wir haben jetzt das Verhalten des Wurzelsystemes bei einem optimalen oder noch höheren Wassergehalt des Bodens ins Auge gefasst; allein wie reagirt das Wurzelsystem, wenn der Wassergehalt unter das Optimum herabsinkt? Versuche hierüber sind angestellt worden u. A. von Gain (127), welcher die verschiedenen Formen, die ein Wurzelsystem in einem Boden mit ziemlich normalem Wassergehalt (12—16 Gewichtsprocent) und in exquisit trockenem Boden (3—6 %) annehmen kann, beschrieben hat. Er hat bei seinen Versuchen constatirt (pag. 113 ff.), dass von einem gewissen Zeitpunkt

nach dem Beginn der Vegetation bis zu deren Ende das Wurzelsystem im Verhältniss zum oberirdischen System mehr entwickelt in trockenem als in feuchtem Boden ist. [Hingegen tritt nach dem Blühen im ersteren Falle eine starke Schwächung des Wurzelsystemes und eine Verkürzung der Wachstumsperiode ein, was die Vitalität der Pflanze schnell hemmt, während in feuchterem Boden das Wurzelsystem das Wasser ausnutzt und seine Wachstumsperiode verlängert (pag. 75, 83, 211 ff.).]

Aus seinen Tabellen zieht der Verf. (pag. 121) folgende Schlussfolgerung: Der Wassergehalt des Bodens begünstigt im Allgemeinen die Entwicklung der Pflanze und zwar sowohl bezüglich des oberirdischen wie des unterirdischen Systemes, allein da dies in viel höherem Grade vom ersteren als vom letzteren gilt, so folgt hieraus, dass das Wurzelsystem im Verhältniss zum oberirdischen Systeme mehr entwickelt in trockenem als in dem etwas feuchteren Boden wird. — Ferner constatirt er (pag. 142, 193), dass im trockenen Boden die Hauptwurzel in der Regel wohl ausgebildet ist und bisweilen tief in die Erde hineindringt, bevor sie sich verzweigt, während im feuchteren Boden eine stärkere Verzweigung und ausgiebigere Bildung von Nebenwurzeln eintritt, so dass die Hauptwurzel unter Umständen unmerklich wird (z. B. *Polygonum Fagopyrum* L., *Raphanus sativus* L.).

Es zeigt sich also, dass, wenn wir als Ausgangspunkt einen etwas unter dem Optimum gelegenen Wassergehalt wählen, ein Wurzelsystem beim nochmaligen erheblicheren Sinken des Wassergehaltes bestimmte Formveränderungen erleidet, die denjenigen, welche bei einer Steigerung des Wassergehaltes bis zum Optimum eintreten, gerade entgegengesetzt sind. Das ist ja auch, was man erwarten konnte. Aber es zeigt sich auch, dass wenn der Wassergehalt erheblich über das Optimum hinaus gesteigert wird, die dabei eintretenden Formveränderungen <sup>1)</sup> eines Wurzelsystemes mit denjenigen, welche die Wurzeln im dünnen Boden zeigen, gewissermaassen analog sind, wenn wir nämlich die verminderte Bildung von Nebenwurzeln berücksichtigen und von dem Schwinden der Hauptwurzel im ersteren Falle und dem viel tieferen Abwärtsgehen auch der Adventivwurzeln der Letzteren absehen.

---

1) Die anatomischen Veränderungen sind dagegen natürlich ganz anderer Natur als diejenigen, welche bei Wurzeln aus einem Boden mit ungenügender Wasserzufuhr auftreten.

Diese Analogie ist wiederum eines der vielen Beispiele davon, dass verschiedene Ursachen theilweise gleiche Resultate hervorrufen können.

Dass das Tiefgehen des Wurzelsystemes grosse Bedeutung für einen Xerophyten besitzt, versteht sich leicht, wenn man bedenkt, dass die unteren Bodenschichten immer mehr Feuchtigkeit als die oberen enthalten. Die Fähigkeit des Wurzelsystemes, tief in den Boden hineinzudringen, entscheidet auch z. Th. über die Fähigkeit einer Pflanze, Trockenheit zu vertragen. Ein diesbezügliches Beispiel erwähnt Déhérain (73), welcher berichtet, dass im Frühling 1893 während einer anhaltenden Trockenperiode *Lolium perenne* L. an derselben Stelle vertrocknete, wo der „blé“ (der Verf. gibt nicht an, was für eine Getreideart er meint) vegetirte. Bei der Untersuchung der resp. Wurzelsysteme stellte es sich heraus, dass sämmtliche *Lolium*-wurzeln „s'épanouissent en une grosse touffe“ in den oberflächlich gelegenen Bodenschichten, und nur wenige Zweige bis an 0,75 m Tiefe hineindringen, während sich die „blé“-Wurzeln bis zu 2 m, wo noch genügende Feuchtigkeit vorhanden war, hineinbohrten (pag. 272).

Noch eine andere Sache verdient in diesem Zusammenhange der Erwähnung, und zwar die Analogie in Bezug auf die Einwirkungen auf die Formbildung eines Wurzelsystemes, welche zwischen Mangel an Nährstoffen im Boden und Wassermangel vorhanden ist (vgl. oben). Diese beiden in solcher Weise zusammenwirkenden Factoren rufen die für die Sandpflanzen charakteristische Wurzelform hervor. Ein näheres Eingehen auf diese Frage dürfte am besten geschehen bei der Behandlung der in der Natur existirenden Wurzelformen, zu welcher wir nun übergehen. Der Uebersichtlichkeit wegen gebe ich zuerst ein etwas anders als die darauffolgende zusammenhängende Darstellung geordnetes Schema der unterschiedenen Typen.

### III. Schematische Uebersicht der im Folgenden aufgestellten und beschriebenen Wurzeltypen.

#### 1. Hauptwurzelformen.

Der Ruderattypus: Wurzelsystem hauptsächlich in den oberen Erdschichten ausgebreitet; Wurzelstamm sich in ein stark entwickeltes Saugwurzelsystem auflösend. pag. 132.

Reducirte Formen:

Typus der annuellen Halbschmarotzer: Wurzelstamm und Saugwurzeln stark reducirt. pag. 137.

Typus der annuellen Waldpflanzen: Wurzelstamm und Saugwurzeln mehr weniger reducirt. Bildung von Adventivwurzeln nicht selten. pag. 137.

Uebergänge zu hydrophilen Typen: Hauptwurzelsystem reducirt; Adventivwurzelbildung. pag. 160 ff.

Der Centraltypus: Wurzelsystem tiefer dringend; Wurzelstamm sich länger erhaltend; seine gröbereren Aeste nicht vollkommen in Saugwurzeln aufgelöst: Mittelform zwischen dem Ruderat- und dem Pfahlwurzeltypus. pag. 133.

Der Pfahlwurzeltypus: Wurzelsystem tiefgehend; Wurzelstamm nicht in Saugwurzeln aufgelöst. pag. 167.

a) bei den Annuellen: Wurzel holzig; Saugwurzelbildung in Vergleich mit dem Ruderattypus vermindert. pag. 168.

b) bei den Biennen: Wurzel holzig oder mehr weniger fleischig. pag. 169.

c) bei den Perennen: Wurzel holzig oder fleischig. pag. 172.

## 2. Adventivwurzelformen.

### A. Mesophile-xerophile Typen.

Der adventive Mull-Saugwurzeltypus: Wurzelstämme sich in zahlreiche Saugwurzeln auflösend. pag. 134.

Der adventive Hauptwurzeltypus: Wurzelstämme gegen die Spitze schmaler werdend, sich in die scharf abgesetzten Saugwurzeln nicht auflösend. pag. 180.

Der Datiscatypus: Gewissermaassen Zwischenform zwischen den genannten Typen. pag. 136.

Saugwurzeltypen: Wurzeln mehr weniger fein, nicht tiefgehend, gewöhnlich ohne Bedeutung als Speicherorgane:

Der Paristypus: Wurzeln kurz, fast ohne Nebenwurzeln. pag. 139.

Der Zwiebelwurzeltypus: Wurzeln fast ohne Nebenwurzeln; Wurzelhaarbildung unterdrückt. Bei stärkeren, tiefergehenden Wurzeln Uebergänge zum Haftwurzeltypus. pag. 145.

Der adventive Saugwurzeltypus der Xerophyten: Nebenwurzeln zahlreich, sehr fein, stark verästelt. pag. 156.

Intermediäre Typen:

Typus der Wiesengräser: Nebenwurzelbildung reichlich, wenn gleich schwächer als beim vorhergehenden Typus; morphologische und anatomische Intermediärstellung zwischen Hydrophilie und Xerophilie. pag. 157.

Der allgemeine Adventivwurzeltypus der Mesophyten: Nebenwurzeln mehr weniger reichlich verästelt. pag. 158.

Der gleichförmig nebenwurzelnbildende Typus mit einfachen Nebenwurzeln: pag. 159.

Haftwurzeltypen: Wurzeln mehr weniger grob und tiefgehend, in der Regel als Speicherorgane functionirend:

Der Ophrydeentypus: Wurzeln spärlich, ohne Nebenwurzeln; Wurzelhaarbildung reducirt; Endodermis dünnwandig; Gefäßbildung schwach. pag. 143.

Der Epipactistypus: Wurzeln zahlreicher und länger, in der Regel ohne Nebenwurzeln; Wurzelhaare vorhanden; Endodermis dickwandig; Gefäßbildung stärker. pag. 144.

Der Podophyllumtypus: Nebenwurzeln spärlich. pag. 141.

Der Asparagustypus: Nebenwurzeln spärlich—zahlreich; Wurzeln zuweilen angeschwollen. pag. 149.

Der Helleborustypus: Nebenwurzeln nicht allzu spärlich, stark, oft verzweigt. pag. 151.

Der Silphiumtypus: Nebenwurzeln gewöhnlich verzweigt, nicht sehr fein, im Gegensatz zu den vorhergehenden Typen hauptsächlich an den unteren Theilen der Wurzeln ausgebildet. pag. 153.

Die Haftwurzeln gewisser dimorphen Wurzelsysteme: Nebenwurzeln verzweigt, sehr fein. pag. 155.

#### B. Hydrophile Typen.

Uebergangsformen bei Annuellen, s. oben.

Hydrophytwurzeln mit reichlicherer Nebenwurzelnbildung: Nebenwurzeln verzweigt. pag. 163.

Der Nymphaeatypus: Nebenwurzeln einfach. pag. 164.

Der Lobeliatypus: Nebenwurzeln werden nicht gebildet. pag. 165.

### IV. Die Wurzelformen vom biologischen Gesichtspunkte.

#### Mesophytenwurzeln im Allgemeinen.

Die einfachste Ausbildung des Wurzelsystemes begegnet uns in dem Falle, wo die Keimwurzel persistirt und einsam, ohne Beihilfe von Adventivwurzeln<sup>1)</sup> zum ganzen Wurzelsystem der Pflanze heranwächst.

1) Mit dem Namen Adventivwurzel oder Wurzel erster Ordnung bezeichne ich im Folgenden jede von einer Stammpartie ausgehende Wurzel, welche nicht die bei der Keimung des Samens gebildete Hauptwurzel ist; die Bezeichnung Nebenwurzel wird ausschliesslich für Wurzeln zweiter und höherer Ordnung benutzt, es sei nun dass sie von der Hauptwurzel oder den Adventivwurzeln ausgehen.

Dies ist bekanntlich besonders bei den Bäumen und den annuellen und biennen Kräutern der Fall.

Die Anforderungen, welche an einem solchen Wurzelsysteme bei einem Baume gestellt werden, sind offenbar sehr gross. Der Baum muss nicht nur den Stürmen, denen er doch einen sehr grossen Windfang bietet, Widerstand leisten, von seiner grossen Blattfläche verdunsten fortwährend grosse Wassermengen, welche das Wurzelsystem dem Boden entziehen muss. Ein Baum braucht also ein sowohl als Befestigungs- wie als Saugorgan sehr entwickeltes Wurzelsystem.

Die Richtigkeit der oben gemachten Erwägung bezüglich der Befestigungswurzel, dass dieselbe nämlich möglichst tiefgehend und spät verzweigt sein muss, um möglichst kräftig zu sein, zeigt sich deutlich hinsichtlich der Bäume. Es hat sich herausgestellt, dass diejenigen Bäume, welche mit einer tiefgehenden Hauptwurzel, die sich erst weit unten in Zweige auflöst, ausgerüstet sind, mit viel grösserer Schwierigkeit vom Sturme umgestürzt werden als solche Bäume, deren Hauptwurzel sich dicht unter der Erdoberfläche in Zweige auflöst.

Das Gebiet, welches vom Wurzelsystem eines hohen Baumes durchspannen wird, schätzt Sachs (379, pag. 18) wahrscheinlich ohne Uebertreibung auf Hunderte von Kubikmetern. — Als Speicherorgan braucht aber das Wurzelsystem eines Baumes offenbar nicht oder doch nur in höchst untergeordnetem Grade zu functioniren. Auch von den immergrünen abgesehen, haben ja alle Bäume in ihren Stämmen und Zweigen so mächtige Speichergewebe, dass das Wurzelsystem keine auf Speicherfunction abzielende Veränderungen zu erleiden braucht.

Noch weniger von Nöthen ist eine solche Umwandlung bei den annuellen Pflanzen, bei denen die Inanspruchnahme des Wurzelsystemes für Speicherezwecke natürlich vollständig wegfällt. Das Wurzelsystem der annuellen Pflanzen ist demgemäss ausschliesslich Befestigungs- und Saugorgan.

Die bei der Keimung einer annuellen dikotylen Pflanze gebildete Hauptwurzel persistirt in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle und bildet zusammen mit ihren Zweigen das ganze Wurzelsystem der Pflanze. Bei den monokotylen Annuellen stellt sie bald ihr Wachstum ein und wird von Adventivwurzeln ersetzt, und dasselbe ist auch bei manchen dikotylen Annuellen der Fall. Diese beiden Kategorien werden wir vorläufig ausserhalb der Rechnung lassen, und wir betrachten in erster Linie nur den ersten Fall.

Die Wurzelsysteme dieser Annuellen sind keineswegs gleichförmig; bei näherer Umschau kann man unter ihnen mehrere Typen unter-

scheiden, welche selbstverständlich durch zahllose Uebergänge ohne Grenze in einander übergehen.

Der Ruderattypus. Wenn wir das Wurzelsystem einer unserer auf cultivirtem Boden gemeinsten dikotylen Annuellen untersuchen, z. B. eine *Galeopsis*- oder *Lamium*-Art, so finden wir, dass es folgendermaassen aussieht: Die Hauptwurzel ist an der Basis ziemlich kräftig, und dringt senkrecht in den Boden hinein, allein dicht unterhalb der Erdoberfläche fangen Zweige an sich zu entwickeln und bald löst sich die Hauptwurzel vollkommen in Zweige auf. Diese verhalten sich ihrerseits auf die gleiche Weise: das Wurzelsystem breitet sich hauptsächlich in den oberflächlich gelegenen Bodenschichten aus und dringt nicht besonders tief hinab, ist dagegen sehr dicht und reich an feinen, im Wachsthum begriffenen, mit dichten Wurzelhaaren bekleideten Zweigen. Der Uebergang von den feineren zu den grössten Zweigen ist vollkommen continuirlich. Uebrigens finden sich natürlich, je nach der Bodenqualität, Grösse der Pflanze überhaupt, oder der speciellen Organisation, alle Uebergänge von einer dünnen Hauptwurzel mit haarfeinen Zweigen zu einer Hauptwurzel von beträchtlicher Dicke und mit stärkeren Zweigen, wie auch von den dichtesten Wurzelsystemen, welche eine verfilzte Masse bilden, zu lockeren u. s. w. Selbstverständlich finden sich bei diesen wie bei allen Typen grosse individuelle Variationen. Dieser Typus findet sich in mehr weniger reiner Form bei einer grossen Menge Annuellen, z. B. *Galeopsis Ladanum* L., *G. Tetrahit* L., *G. versicolor* Cent., *Lamium purpureum* L., *L. intermedium* Fr., *L. amplexicaule* L., *Stachys arvensis* L., *Veronica arvensis* L., *V. verna* L., *V. agrestis* L. und andere *Veronica*-Arten, *Viola tricolor* L., *Myosotis stricta* Link, *M. versicolor* (Pers.) J. E. Sm., *M. collina* Hoffm., auf cultivirtem Boden wachsende *Chenopodium*- und *Atriplex*-Arten, *Centaurea Cyanus* L., *Agrostemma Githago* L., oft bei *Polygonum Lapathifolium* Ait. (Fig. 3 Taf. XVI) und bei anderen *Polygonum*-Arten u. s. w.

Welchen äusseren Bedingungen entspricht dieser Wurzeltypus?

Es ist auffallend, dass sämtliche oben angeführte Beispiele Pflanzen darstellen, welche auf cultivirtem Boden vorkommen, und zwar entweder als Unkraut auf Aeckern und in Gärten oder als Ruderatpflanzen auf entsprechendem Boden. Durch die Beschaffenheit der Standorte sind diese Pflanzen keinen allzu heftigen Bewegungen der Atmosphäre ausgesetzt, d. h. das Bedürfniss einer Verankerung

macht sich nicht so stark geltend. — Insbesondere gilt dies von den Ackerunkräutern, welche ja durch das umgebende Getreide sehr gut gegen den Wind geschützt sind; es ist auch erstaunend, wie wenig tiefgehend, wie schwach als Befestigungsorgan ein solches Wurzelsystem ist. Ein grosswüchsiges Exemplar von *Centaurea Cyanus*, das mehr wie 1 m hoch und reich verzweigt war und dabei ca. 10 Blütenkörbe trug, hatte z. B. ein Wurzelsystem, das nur 1 dm in den Boden hineindrang, und wo die durchaus grösste Menge der Wurzeln sich oberhalb einer Tiefe von 0,5 dm befand (vgl. Fig. 4 Taf. XVI). — An die absorbirende Function werden dagegen grosse Ansprüche gestellt, da die Entwicklung sehr rasch ist — die betreffenden Pflanzen müssen ja in kurzer Zeit ihre ganze vegetative Entwicklung durchlaufen und ihre Samen zur Reife bringen — und die Blattfläche oft erheblich. Es kann demnach kein Wunder nehmen, dass ihr Wurzelsystem zunächst für die Absorption organisirt ist. Dies aus teleologischem Gesichtspunkte.

Andererseits ist ein solcher Erdboden, wo diese Pflanzen wachsen, d. h. ein lockerer, lufthaltiger, mittelfeuchter, genügend nährstoffreicher Boden, im Allgemeinen der für die Entwicklung des Wurzelsystems normale und ideale und bewirkt, falls, wie es hier der Fall ist, das oberirdische System genügend Licht und Luft zur Verfügung hat, eben die Bildung von Wurzelsystemen, wie sie bei diesen Pflanzen vorkommen (vgl. pag. 122). Der jetzt geschilderte Wurzeltypus, den man auf Grund seines Vorkommens und seiner Anpassung als den Wurzeltypus der annuellen dikotylen Unkräuter oder den Ruderattypus bezeichnen könnte, wäre deshalb in doppelter Beziehung als der Normaltypus der monaxilen Wurzelsysteme zu betrachten. Doch möchte ich sofort hierzu einen Zusatz hinzufügen.

Der Centraltypus. Ich denke nämlich hierbei eigentlich an eine bestimmte Form des Ruderattypus, die bei kräftigeren Formen auftritt, und zwar bei solchen, wo das Bedürfniss einer Verankerung sich etwas stärker geltend macht oder die auf trockenerem und nährstoffärmerem Boden wachsen. Hier dringt die Hauptwurzel ein Stück in die Erde hinab, bevor sie sich verzweigt, und zeigt eine mehr weniger ausgeprägte Tendenz, sich während der sonst reichlichen Zweigbildung als Hauptwurzel zu erhalten. — Das Wurzelsystem bei u. a. *Solanum nigrum* L., *Lampsana communis* L., *Matricaria inodora* L., *Draba*-Arten, *Atriplex*-Arten (Fig. 1) zeigt oft eben diese Form.

Diesen Wurzeltypus, welcher einen Uebergang zu einem anderen Typus bildet, mit dem wir im Folgenden nähere Bekanntschaft machen werden, und bei dem der Stamm der Hauptwurzel eine innerhalb des

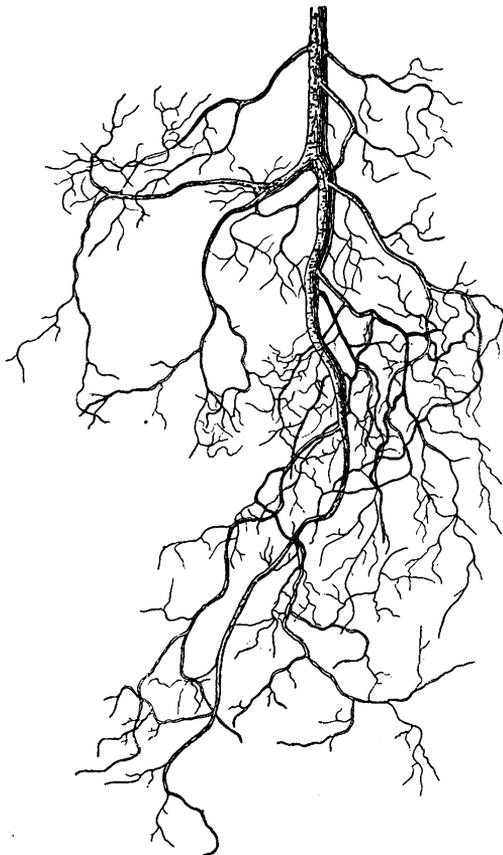


Fig. 1. Wurzelsystem von *Atriplex spec.* auf Sandboden.  $\frac{3}{4}$  nat. Gr.<sup>2)</sup>

Wurzelsystemes dominirende Rolle spielt, möchte ich als den eigentlichen Idealtypus der monaxilen Wurzelsysteme betrachten, und, denselben in's Centrum stellend, von ihm bei der Betrachtung der verschiedenen Formen der Wurzelbildung ausgehen.<sup>1)</sup> Ich möchte diesen Typus als den Centraltypus bezeichnen.

Der adventive Mull-Saugwurzeltypus. Bis jetzt wurde der Ruderattypus nur für die Annuellen und für das System der Hauptwurzel beschrieben. Er ist aber nicht vollständig auf diese Fälle beschränkt. In etwas veränderter Form tritt er auch bei einigen adventiven Wurzelsystemen auf und zwar in Fällen, wo die äusseren Bedingungen seine Entstehung begünstigen. Hinsichtlich der Adventivwurzeln

macht sich hierbei auch ein anderer Factor geltend, nämlich die Menge der Wurzeln, die in unmittelbarer Nähe von einander ausgehen. Es ist einleuchtend, dass wenn zahlreiche Wurzeln dicht bei einander

1) Es mag hervorgehoben werden, dass dieser Wurzeltypus grosse Aehnlichkeit mit dem oberirdischen System mancher Laubbölzer, wie Ulme, Esche u. a., besitzt.

2) Fig. 1 ist vom Verf., Figg. 2, 4, 5, 12, 13 und 19 sind vom Herrn G. Ågren gezeichnet, die übrigen Textfiguren sind von Fräulein L. Bergklint unter der Leitung des Verf. photographirt.



Fig. 2. Theil des Erdstammes von *Datisca cannabina* L. [aus H. B. L.<sup>1)</sup>], mit einer aufwärts wachsenden groben Wurzel.  $\frac{3}{5}$  nat. Gr.

1) H. B. L. bedeutet überall Hortus Botanicus Lundensis.

inserirt sind, so würde eine Ausbildung des Ruderattypus bei jeder einzelnen Wurzel eine Anhäufung der absorbirenden Wurzelzweige auf ein enges, wenig tiefes Gebiet herbeiführen, und dies wäre für die Ausbildung und Function der Wurzel sehr nachtheilig. Wenn viele Wurzeln dicht bei einander ausgehen, werden auch in der Regel andere Typen ausgebildet, wovon Näheres im Folgenden (pag. 145, 156 ff.). Doch finden sich, wie gesagt, einige Wurzelsysteme, wo sich die adventiven Wurzeln erster Ordnung in Zweige auflösen und die also dem Ruderattypus angehören. Es verdient indessen hervorgehoben zu werden, dass die adventiven Wurzeln des Ruderattypus insofern eine von der Hauptwurzel der annuellen abweichende Form zeigen, als der Wurzelstamm (der Stiel so zu sagen) bei ersteren im Allgemeinen nicht oder nur unbedeutend stärker ist als die ersten Zweige. Dieser Unterschied, so unbedeutend er auch erscheinen mag, ist keineswegs unwichtig, da er deutlich zu erkennen gibt, dass dieser adventive Ruderattypus einen Saugwurzeltypus κατ' ἐξοχὴν darstellt — wir könnten ihn mit dem Namen den adventiven Mullsaugwurzeltypus belegen. Bis jetzt habe ich diesen Typus nur in einigen vereinzelt Fällen angetroffen und zwar bei der stammknollenbildenden *Begonia Rex* Putz. und einigen ebenfalls stammknollenbildenden *Gloxinia*-Arten. Doch dürfte er zweifelsohne auch bei anderen Pflanzen anzutreffen sein. Bei zahlreichen Wurzelsystemen von dem gleichförmig nebenwurzelbildenden Typus mit verzweigten Nebenwurzeln (s. unten pag. 158) findet man Uebergänge zu diesem.

Der Datiscatypus. Bei der Behandlung des adventiven Mullsaugwurzeltypus verdient eine eigenthümliche Wurzelform, die ich in genetischen Zusammenhang mit dem Pfahlwurzeltypus (s. unten pag. 167 ff.) bringen möchte, der Erwähnung. Ich denke hierbei an gewisse Fälle, wo entweder von einer Pfahlwurzel oder von einer Stammpartie kurze, kräftige, dicke Wurzeln, welche rasch schmaler werden und sich in feine Zweige auflösen, ausgebildet werden. Solche Wurzeln besitzen z. B. *Datisca cannabina* L. (Fig. 2) und *Heraclium Wilhelmsii* Fisch. et Mey. (von der Pfahlwurzel). Sie erinnern lebhaft an die Form der Pfahlwurzel bei z. B. *Rheum officinale* Baill. Man könnte diese eigenthümliche Wurzelform als den Datiscatypus bezeichnen.

Auch Wurzeln, welche an der Basis zu Speicherorganen angeschwollen sind, können sich gegen die Spitze zu als Saugwurzeln verhalten, d. h. sie werden in Zweige aufgelöst, so z. B. bei *Spiraea Filipendula* L. Die Ausbildung eines Speicherorgans bewirkt hier

wie immer eine schwächere Ausbildung des Wurzelsystemes im Vergleich mit dem, was bei verwandten Typen ohne Speicherorgane der Fall ist.

Der Wurzeltypus der annuellen Halbschmarotzer. Eine ganz besondere Form zeigt das Wurzelsystem der grünen Halbschmarotzer, die in unserer Flora von den Gattungen *Euphrasia*, *Rhinanthus*, *Melampyrum*, *Odontites* und *Thesium* repräsentirt werden. Diese Pflanzen kommen theils an gegen die Winde relativ geschützten Standorten vor, theils sind sie ziemlich klein, und, was von der grössten Bedeutung ist, sie haben auf Grund ihrer Haustorien kein besonders stark entwickeltes Saugwurzelsystem nöthig. Ihr Wurzelsystem ist demgemäss ausserordentlich reducirt und besteht aus einer schwachen Hauptwurzel, die sich bald in wenige Zweige auflöst, und woselbst nur eine geringe Anzahl feinerer Saugwurzeln ausgebildet werden. Diese Wurzelform kann als der Wurzeltypus der annuellen Halbschmarotzer bezeichnet werden.

Diejenigen Gewächse, welche anderen Pflanzen die von diesen aus dem Boden aufgesaugten Säfte entnehmen, brauchen offenbar nicht selbst eine grössere, den Boden ausnutzende Wurzelfläche herzustellen; aber auch diejenigen, bei welchen die Transpiration der oberirdischen Theile wesentlich herabgesetzt ist, haben offenbar keine ausgiebigere Wasserabsorption nöthig. Dies gilt nicht nur von den Hydrophyten, sondern auch von den Waldpflanzen, die in einer ziemlich feuchten Atmosphäre leben und keinem intensiven Sonnenlicht ausgesetzt sind. Wir finden auch, dass das Wurzelsystem solcher Pflanzen im Vergleich mit entsprechenden Arten auf offenem Felde mehr weniger reducirt ist. Hierbei kommt ausser der Beschränkung der Transpiration noch ein anderes causales Moment in Betracht, nämlich der Schatten, worin sie wachsen und welcher bewirkt, dass ihre Assimilation schwächer wird. Die Zuckierzufuhr zu den Wurzeln ist also vermindert (vgl. oben pag. 122). Ferner sind die Waldpflanzen infolge ihrer Standorte gegen heftige Winde geschützt; sie brauchen also kein besonders kräftiges Verankerungsorgan. Es sind eben diese Lebensverhältnisse der oberirdischen Organe, welche die im Vergleich zu den Ruderatpflanzen schwächere Ausbildung des Wurzelsystemes bedingen. Die Wurzelform dieser Pflanzen können wir deshalb als den **Wurzeltypus der Waldpflanzen** oder der **Mullheliophoben** bezeichnen.

**Wurzeltypus der annuellen Waldpflanzen.** Als allgemeiner Charakter dieses Typus kann die geringe Entwicklung her-

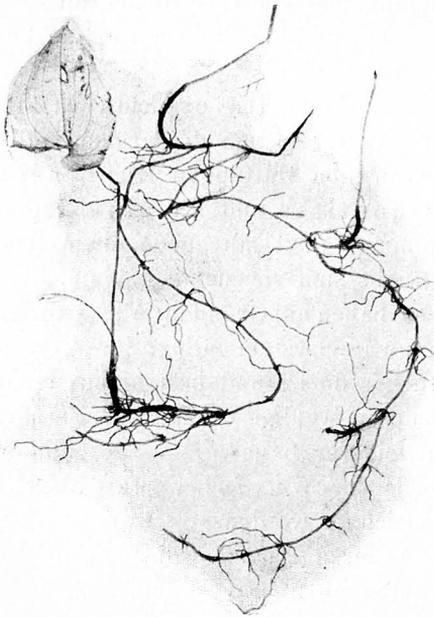


Fig. 3. *Majanthemum bifolium* Schmidt.  
ca.  $\frac{3}{10}$  nat. Gr.<sup>1)</sup>

tica Link (Adventivwurzelbildung wie bei *Impatiens*) u. a.



Fig. 4. *Anemone nemorosa* L. Theil des Rhizoms mit Wurzeln.  $\frac{3}{4}$  nat. Gr.

1) Wo bei einer Text- oder Tafelfigur keine Angabe von den Standortverhältnissen der abgebildeten Pflanze sich findet, stammt sie stets von einem der betreffenden Art typischen Local.

In einer noch extremeren Form gelangen die Mullheliophobtypen zur Ausbildung bei den adventiven Wurzelsystemen gewisser perennen Pflanzen, welche unter denselben Verhältnissen wie die jetzt erwähnten Annuellen leben, bei denen aber die Anforderung an die Haftfunction der Wurzeln infolge des Vorhandenseins eines unterirdischen Stammes noch mehr herabgesetzt ist und die Function als Speicherorgan auch in den Hintergrund tritt.

Der Paristypus. *Paris quadrifolia* L. (vgl. 480, Fig. 19 pag. 78), *Majanthemum bifolium* Schmidt (Fig. 3), *Chrysosplenium alternifolium* L., *Anemone nemorosa* L. (Fig. 4), *A. ranunculoides* L., *A. apennina* L., *A. coerulescens* Lge. (letztere Art, welche ein grobes Rhizom hat, besitzt feinere Wurzeln als die beiden erstgenannten, deren Rhizom schlanker gebaut ist; über die Wurzelbildung bei *A. Hepatica* L. vgl. unten pag. 159) — haben alle mehr weniger spärliche, sehr zarte, ziemlich kurze Wurzeln, bei denen Nebenwurzeln entweder ganz fehlen oder nur in geringer Anzahl und nur unerheblich feiner als die Mutterwurzeln vorhanden sind. Eine ähnliche Wurzelbildung zeigen auch die mit Stammknollen versehenen *Corydalis*-Arten. Diese Wurzelform könnte man mit dem Namen Paristypus belegen.

*Dentaria bulbifera* L., *Epimedium alpinum* L. (mit größeren Wurzeln erster Ordnung), *Circaea intermedia* Ehrh. die krautartigen *Pyrola*-Arten, *Trientalis europaea* L., *Vicia sepium* L. haben ähnliche Wurzelbildung, wenn auch die Nebenwurzeln zahlreicher und relativ dünner sind.

Die Gattung *Viola* besitzt ja nicht wenige Arten, welche der Waldflora angehören. Die Wurzelbildung bei der Gattung *Viola* zeigt Uebergänge zwischen mehreren Typen. Ich habe nicht genügendes Material gehabt, um die verschiedenen Formen, welche das Wurzelsystem hier aufweist, eingehender behandeln zu können; im Allgemeinen waltet hier eine ziemlich grosse Tendenz zur Bildung von Nebenwurzeln. Zum Paristypus kann man das Wurzelsystem von *Viola epipsila* Led.  $\times$  *palustris* L. rechnen, obwohl sogar bei dieser Pflanze die Nebenwurzeln einige Zweige bilden. *Viola silvatica* Lam. hat wiederum immer starke verzweigte Nebenwurzeln und bisweilen werden die Wurzeln in Nebenwurzeln aufgelöst (also der adventive Mull-Saugwurzeltypus).

*Convallaria multiflora* L. und *Polygonatum latifolium* Desf. kommen dem Paristypus am nächsten, obwohl die Wurzeln nicht besonders dünn sind und nicht wenige Nebenwurzeln besitzen.

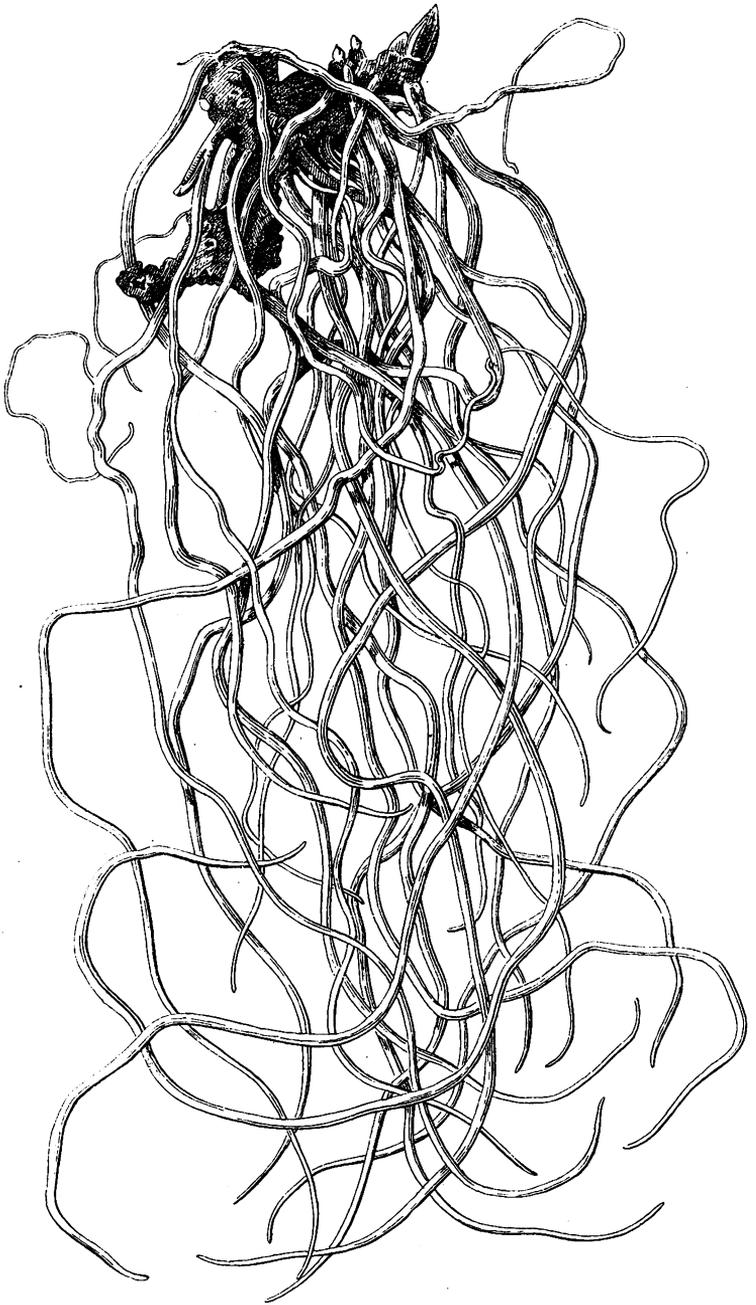


Fig. 5. *Podophyllum Emodi* Wall. (aus H. B. L.).  $\frac{3}{4}$  nat. Gr.

*Convallaria majalis* L., welche ein weit schwächeres Rhizom als die im Vorigen erwähnten Arten hat, besitzt grobe Wurzeln, welche eine noch grössere Anzahl Zweige führen. Durch die relative Dicke der letzteren, sowie durch ihre im Vergleich mit den Verhältnissen bei der adventiven Mullaugwurzel geringe Anzahl verrathet sich doch die biologische Verwandtschaft.

Der *Podophyllum* typus. Noch dickere Wurzeln, welche starke, ziemlich wenige Zweige tragen, besitzen die ebenfalls der Waldvegetation angehörigen (vgl. 174) *Podophyllum Emodi* Wall. (Fig. 5) und *P. peltatum* L. Ihre Wurzelform — um deren Abweichung von dem im Vorhergehenden beschriebenen *Paristypus* [*Epimedium* — *Convallaria multiflora* — *C. majalis* bilden eine Brücke zwischen beiden<sup>1)</sup>] hervorzuheben, bezeichnen wir dieselbe als den *Podophyllum* typus — bildet einen natürlichen Uebergang zu dem Typus, der alsbald unter dem Namen Haftwurzeltypus beschrieben werden soll (s. unten pag. 148 ff.).

Die Neigung, grobe Wurzeln zu bilden, ist übrigens, wie Hjalmar Nilsson (310, pag. 187) bemerkt, charakteristisch für einen natürlichen Verwandtschaftskreis, zu dem wohl auch die Gattung *Podophyllum* gerechnet werden muss; die *Epimedium* gattung, welche gewöhnlich zu derselben Familie wie *Podophyllum* (*Berberidaceae*) gerechnet wird, entfernt sich dagegen durch viele Merkmale von diesem Verwandtschaftskreis, die Wurzeln weichen auch in morphologischer Beziehung erheblich von einander ab und sind, wie wir künftig sehen werden, in anatomischer Hinsicht scharf von einander getrennt.

Unter den Gramineen und Cyperaceen finden sich zahlreiche Repräsentanten der Waldflora. Die hierher gehörigen Gräser bilden nicht, wie manche Wiesengräser, dichte, sondern lockere Rasen oder sie haben zerstreuten Wuchs mit Ausläufern (vgl. 356, pag. 540). Die Wurzeln sind im Allgemeinen nicht so zahlreich und haben nicht so reich verzweigte und feine Nebenwurzeln, wie es bei den Wiesen- und noch mehr bei den Xerophytgräsern der Fall ist. Doch ist die Wurzelbildung bei den Waldgräsern ebenso wie bei den Wiesengräsern sehr wechselnd, und es kommt mir vor, als hätten wir hier mehrere Typen vor uns. Jedenfalls dürfte es sicher sein, dass auch die Wurzeln der Waldgräser sich hinsichtlich der Ausbildung der Rinde auf verschiedene

1) Zu den Uebergangsformen zwischen dem *Paristypus* und dem *Podophyllum* typus könnte man auch das Wurzelsystem von *Arum maculatum* L. rechnen.

Weise verhalten, dass diese bei einigen zerstört, bei anderen erhalten wird, und parallel mit diesen anatomischen Verschiedenheiten gehen auch habituelle Differenzen. Ich hoffe künftig Gelegenheit zu finden, auf die Gräser und *Carex*-Arten der Waldflora mit Rücksicht auf ihr Wurzelsystem zurückzukommen.

*Luzula pilosa* Willd. (Fig. 2 Taf. XIX) hat, wie die Gattung überhaupt, zunächst den Saugwurzeltypus der Xerophilen.

Die Lebensweise der Waldpflanzen, deren Wurzeln in den organischen Stoffen und Pilzhyphen so reichen Mull eingesenkt sind und deren grüne Theile sich in tiefem Schatten befinden, lockt sie, möchte man fast sagen, dazu, die Wurzeln, anstatt der Blätter, bei der Produktion organischer Substanz zu verwenden. Es ist auch innerhalb dieser Gruppe, wo wir die ganz oder theilweise saprophytischen Gewächse antreffen.

Ueber die Wurzelbildung der chlorophyllfreien Saprophyten wird eine Uebersicht mitgetheilt von Johow (188, pag. 489 ff.), welcher auch das Wurzelsystem einiger exotischen Arten abbildet (Taf. 14 Fig. 1—6). Das unterirdische System ist bei diesen Pflanzen überaus vielförmig; gewisse Formen haben gar keine Wurzeln, sondern eine ungetheilte „Rhizomknolle“ (z. B. *Epipogum nutans* Rehb. u. a.), andere, auch wurzellose Formen, haben ein korallenförmig verzweigtes Rhizom (*Corallorrhiza*, *Epipogum aphyllum* Sw. u. a.); bei denjenigen, welche Wurzeln besitzen, bilden diese meistens eine dichte verfilzte Masse aus entweder dicken, fleischigen (*Neottia*) oder dünnen [*Monotropa*, *Pogoniopsis* (Taf. 14 Fig. 5) u. a.] Wurzeln. Seltener [die *Triuridaceen* (*Sciaphila* abgebildet Taf. 14 Fig. 5), manche *Burmanniaceen* und *Orchideen*] haben die Wurzeln ein normales Aussehen, sind mehr fadenähnlich (Faserwurzeln) und gehen weiter aus einander.

In Bezug auf die eigenthümlichen und von den normalen abweichenden Formen, welche die Wurzeln gewisser tropischen epiphytischen Saprophyten annehmen s. bei Schimper (393).

Charakteristisch für die Saprophyten ist also eine mehr oder weniger weit gehende Tendenz, die Wurzelbildung zu reduciren, wobei das Fehlen feiner Absorptionswurzeln, sowie die Neigung der Wurzeln, von den typischen Wurzelformen abzuweichen und dicke, kurze Formen anzunehmen (d. h. die Oberfläche oder die Absorptionsfähigkeit zu reduciren, vgl. pag. 117), besonders auffallend ist. Das causale Moment bei diesem Vorgang ist offenbar das Fehlen des Chlorophylls. Das Fehlen des Chlorophylls bewirkt, wie z. B. Sachs ausführlich

auseinandersetzt (379, pag. 70 ff., pag. 359 u. a. a. O.), Veränderungen in der ganzen Organisation. Das Bedürfniss grösserer Blattflächen fällt weg, und mit der Oberflächenreduction wird auch die Transpiration reducirt, wie denn auch das Fehlen der Assimilation den mit Mineralsalzen beladenen Transpirationsstrom, sowie dessen Transportweg, den Holzkörper, mehr oder weniger überflüssig macht. Die Reduction oder der Schwund des absorbirenden Wurzelsystemes ist demgemäss eine secundäre Consequenz des Chlorophyllmangels. Es existirt zweifelsohne auch ein Zusammenhang zwischen diesem reducirten Standpunkte des Wurzelsystemes einerseits, und andererseits dem langsamen Wachsthum der Saprophyten und der geringen mechanischen Ausbildung des oberirdischen Systemes (vgl. a. a. O. pag. 368). Das Wurzelsystem der Saprophyten ist biologisch und morphologisch der diametrale Gegensatz zu dem der Annuellen.

Was hingegen die chlorophyllführenden Mullpflanzen betrifft, so ist es noch lange nicht aufgeklärt, welche von diesen zu einem gewissen Grade saprophytisch sind, und es ist sehr möglich, dass unter den oben erwähnten Waldpflanzen sich Halbsaprophyten (so *Pyrola*, vgl. z. B. 483, pag. 281) befinden. Besonders wahrscheinlich ist, dass unsere Orchideen, wenigstens gewisse unter ihnen, halb saprophytisch sind (vgl. 483, pag. 281, über *Goodyera* 356, pag. 325). Unter unseren Orchideen (d. h. unter den überhaupt wurzelbesitzenden) hat *Malaxis* die schwächste Wurzelbildung. *Malaxis paludosa* (L.) Sw. bildet an jedem Sprosse nur eine Wurzel, die, da sie gewöhnlich durch die Rinde des Rhizomes hinabwächst, sich der Aufmerksamkeit entzieht, weshalb die Pflanze oft für wurzellos gehalten wurde (356, pag. 323, wo auch andere Litteratur). *Spiranthes spiralis* (L.) K. Koch hat 1—3 dicke, cylindrische, als Speicherorgan functionirende Wurzeln (356, pag. 327, Fig. 152 B). *Goodyera repens* R. Br. bildet an ihrem kriechenden Rhizome höchst wenige (bisweilen nur eine einzige) kurze, relativ dicke (doch nicht angeschwollene) Wurzeln (356, pag. 325, Fig. 152 A). *Sturmia Loeselii* Reich. hat dünne, kurze, unverzweigte Wurzeln, jedoch in nicht allzu geringer Anzahl (vgl. 356, pag. 321, Fig. 149), — ein Wurzelsystem also, welches demjenigen der Zwiebelgewächse sehr nahe kommt (s. unten pag. 145).

Der Ophrydeentypus. Unsere einheimischen Ophrydeen zeigen hinsichtlich des Wurzelsystemes eine ziemlich grosse Uebereinstimmung unter einander. Allerdings finden sich natürlich Variationen in Bezug auf die Stärke, die Anzahl und das Tiefgehen der Wurzeln, allein

charakteristisch für diese Pflanzen überhaupt sind, ausser der bekannten Wurzelknolle, wenige grobe Wurzeln, welche bisweilen verzweigt sind, die aber nicht dünnere Nebenwurzeln bilden und welche keine Tendenz in die Tiefe zu gehen besitzen. Es dürfte berechtigt sein, diese Form als einen besonderen Typus aufzustellen und dieselbe als den Ophrydeen Typus zu bezeichnen. (Vgl. Figg. 6—8.)

Wir werden in einem anderen Zusammenhange sehen, dass dieser Typus auch in anatomischer Hinsicht durchgreifende Merkmale besitzt.



Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 6. *Orchis ustulata* L. Beinahe  $\frac{1}{2}$  nat. Gr. —

Fig. 7. *Orchis mascula* L. Beinahe  $\frac{1}{2}$  nat. Gr. —

Fig. 8. *Gymnadenia conopsea* R. Br. Beinahe  $\frac{1}{2}$  nat. Gr. —

Was die Variationen der Form der Knolle betrifft, die bekanntlich von systematischem Werth sind, so verweise ich auf die einschlägigen Arbeiten (vgl. auch 356, pag. 327 ff., Figg. 153—164).

Die biologischen Voraussetzungen für den Wurzeltypus der Ophrydeen finden sich theils in der Art ihres Vorkommens (vgl. oben), theils in der Beschaffenheit der Knolle, die nicht, wie z. B. eine Hyacinthuszwiebel ein an und für sich genügendes Haftorgan ist, sondern Haftwurzeln nöthig macht, theils wahrscheinlich auch

in dem constanten Vorkommen von Pilzhyphen in der Wurzelrinde.

Der Epipactistypus. Bei *Cypripedium* und den grünen *Cephalantheren* sind die Wurzeln ebenfalls grob, in der Regel unverzweigt, aber im Allgemeinen erheblich länger als bei den Ophrydeen, wie sie auch einen kräftigeren anatomischen Bau besitzen. Bei *Cypripedium Calceolus* L. erreichen die Wurzeln (356, pag. 307) eine Länge von mehr als 30 cm. Die Epipactis- (vgl. Fig. 9) und *Cephalanthera*-Arten haben zahlreiche grobe Wurzeln, welche ebenso lang und länger als die des *Cypripedium* werden (vgl. 356,

pag. 309, Fig. 143, 144). Bei *Listera ovata* (L.) R. Br. können nach Irmisch (356, pag. 312) die Wurzeln 0,5 m lang werden. Die grössere Länge und kräftigere Ausbildung der Wurzeln bei den grünen Cypripedien und Cephalantereen stehen vermuthlich auch in Zusammenhang damit, dass ihre Wurzeln im Gegensatz zu denen der Ophrydeen mehrere, sogar viele Jahre hindurch leben. Bei *Listera ovata* können sie wenigstens 10 Jahre alt werden (a. a. O.; vgl. 356, pag. 307, 309, 312).

In Anbetracht der jetzt angedeuteten Verschiedenheiten in biologischer, habitueller und anatomischer Hinsicht dürfte es gerechtfertigt sein, das Wurzelsystem der jetzt erwähnten Pflanzen vom Typus der Ophrydeen auszusondern und als besondere Form aufzustellen. Diese Form könnte man als den *Epipactistypus* bezeichnen.

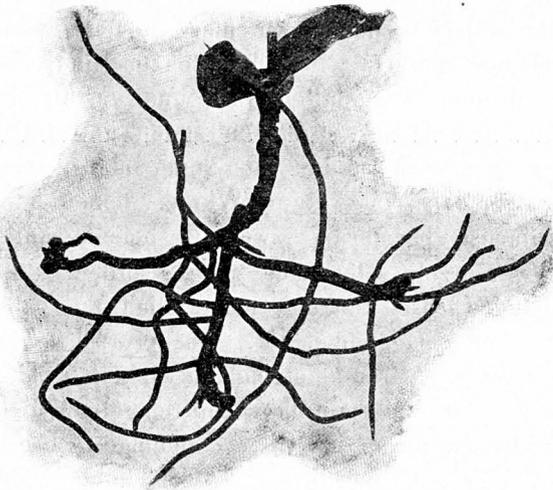


Fig. 9. *Epipactis palustris* Cr., aus H. B. L. ca.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

Zum Paristypus wurde oben das Wurzelsystem der *Corydalis*-Arten, welche ja Knollenstamm besitzen, gerechnet. Wir gelangen damit zur Betrachtung eines anderen Wurzeltypus, der sich allerdings in habitueller Hinsicht demjenigen der Waldpflanzen, insbesondere dem Paristypus, eng anschliesst, der aber in biologischer Beziehung gewöhnlich von diesem abweicht.

Der Zwiebelwurzeltypus. Es wurde schon im Vorigen als ein kausales Moment bei der Ausbildung des Paristypus der Umstand hervorgehoben, dass das Vorhandensein eines unterirdischen Stammes die Ansprüche an die Wurzeln als Haftorgane herabsetzt. Es sind

natürlich nicht nur die Rhizome, welche in dieser Hinsicht von Bedeutung sind, sondern auch die knollenförmigen unterirdischen Stämme. Dazu kommt, dass diese Stämme theils in manchen Fällen in einem Schleimgewebe Wasser aufspeichern (483, pag. 173), wodurch das Bedürfniss einer Wasserabsorption während ungünstiger Umstände beseitigt wird, theils die für die Entwicklung der Sprosse nöthige Reservahrung führen. Das Wurzelsystem ist deshalb bei den hiehergehörigen Arten ziemlich reducirt. Nach den charakteristischsten und zahlreichsten Repräsentanten kann man den betreffenden Typus als den Wurzeltypus der Zwiebelgewächse oder den Zwiebelwurzeltypus bezeichnen. Der Zwiebelwurzeltypus und der Paristypus sind diejenigen Wurzelsysteme, welche (abgesehen von den Wurzeln der Hydrophyten und Saprophyten) sich am meisten von der Hauptwurzel entfernen. Anstatt des so charakteristischen zusammengesetzten verzweigten Ruderattypus finden wir hier einfache, feine, von dem Stamme ausgehende Wurzeln. Man könnte den Eindruck bekommen, dass der Wurzelstamm weggefallen wäre und anstatt dessen mittelfeine Wurzeln an den als Ersatz functionirenden unterirdischen Stamm inserirt worden; genetisch ist die Entstehung natürlich eine andere: anstatt des einzigen stark verzweigten Wurzelstammes sind viele solche aufgetreten, dafür ist aber ihre Verzweigung beinahe auf Null reducirt worden und die Wurzeln selbst sind zart geworden.

Die Zwiebelgewächse kommen bekanntlich am zahlreichsten in heissen und trockenen Gegenden vor. Das Wurzelsystem wäre wohl kaum für ihren Wasserbedarf genügend entwickelt, falls sie in einem solchen Klima das ganze Jahr durch vegetirten, allein dies ist ja nicht der Fall. Die Vegetationsperiode der Zwiebelgewächse ist auf eine kürzere Zeit beschränkt und diese ist eine kühlere und feuchtere Jahreszeit. Dazu kommt, dass die Wurzeln, welche nur eine Vegetationsperiode leben, im Herbst, wenn der Boden feuchter ist, entwickelt werden.

Morphologisch wird der Zwiebelwurzeltypus dadurch charakterisirt, dass meistens ziemlich zahlreiche Wurzeln gebildet werden, welche in der Regel dicht bei einander ausgehen und nicht tief hinabdrängen, mehr weniger fein sind und wenige oder keine Nebenwurzeln bilden und (bei den eigentlichen Zwiebelgewächsen) keine oder nur sehr spärliche Wurzelhaare besitzen. In Bezug auf den Grad der Feinheit kann man innerhalb der Formserie zwei Extremen unterscheiden, von denen die eine durch überaus feinen, bisweilen geradezu haarfeinen, die andere durch

ziemlich-erheblich grobe Wurzeln ausgezeichnet ist. Zum ersten Typus, den man als die Gageaform bezeichnen könnte, gehören in erster Linie die Gattung *Gagea* (vgl. Fig. 10), ferner u. a. *Crocus vernus* Wulf. und *C. speciosus* Bieb., die Gattung *Corydalis*, *Eranthis hiemalis* Salisb. u. a.

Unter den Zwischenformen können *Gladiolus communis* L., *Atherurus tripartitus* Blume, *Muscari botryoides* Mill., *Tulipa Gesneriana* L., *T. silvestris* L. u. a. erwähnt werden.

Zur zweiten Form — wir bezeichnen diese als die *Hyacinthusform* — gehören unter vielen *Hyacinthus orientalis* L., *H. amethystina* L., *Colchicum autumnale* L., *Scilla amoena* L., *S. campanulata* Ait., *S. pratensis* W.&K., *Ornithogalum comosum* L., *O. umbellatum* L., *Fritillaria imperialis* L., *Bulbocodium vernum* L., die *Narcissus*-Gattung, *Galanthus nivalis* L. (Fig. 11) etc.

Innerhalb der Gattung *Allium* walten recht erhebliche Variationen in Bezug auf die Wurzelbildung. Gewisse Arten, z. B. *Allium Orizaba* Hort. und *A. oleraceum* L., haben schwächliche Wurzeln mit spärlichen Zweigen, andere, wie z. B. *A. hymenorrhizum* Ledeb. und *A. senescens* L. haben grobe Wurzeln und zahlreiche Zweige. Es verdient besonderer Erwähnung, dass *A. ursinum* L., obwohl Waldpflanze, grobe, lange Wurzeln mit ziemlich zahlreichen Zweigen besitzt. Dies dürfte wohl damit im Zusammenhange stehen, dass die Zwiebel bei *A. ursinum* relativ klein ist.

*Ficaria verna* Huds. kann auch zum Zwiebelwurzeltypus (am nächsten zur *Hyacinthusform*) gerechnet werden, obwohl sie durch die regelmässig auftretenden Nebenwurzeln ihre Verwandtschaft mit einem anderen Typus (s. unten pag. 159), zu dem sie auch geführt werden kann, darlegt.

Die Zwiebelgewächse zeigen fast durchgängig den oben beschriebenen Wurzeltypus (doch weicht *Montbretia* ab, s. unten pag. 159), während andere besonders dikotyle Pflanzen mit Knollenstamm oft

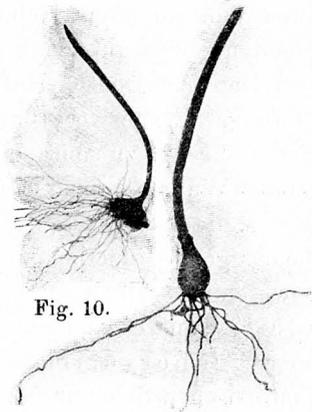


Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 10. *Gagea stenopetala* Reich., aus H. B. L. ca.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

Fig. 11. *Galanthus nivalis* L., aus H. B. L. ca.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

einen anderen Wurzeltypus zeigen. So *Ranunculus bulbosus* L. *Gloxinia* (s. pag. 136) und *Cyclamen*.

Ueber die bei gewissen Zwiebelgewächsen auftretenden Saftwurzeln oder, wie sie Rimbach nennt, Zugwurzeln s. u. a. 356, pag. 244 ff.; 367; 368, pag. 20, 33 etc.

Diejenige Wurzelform, welche wir im Vorhergehenden (pag. 144) als *Epipactistypus* bezeichnet haben, zeigt eine unverkennbare Annäherung an die vorher als *Podophyllumtypus* beschriebene Form. Es wurde bei der Behandlung dieses Typus hervorgehoben, dass diese den Uebergang bildet zu einem Wurzeltypus, welche als *Haftwurzeltypus* beschrieben werden sollte. In der That fliessen sowohl der *Epipactis*- wie der *Podophyllumtypus* ohne Grenze (was den äusseren Habitus betrifft) in diesen Typus hinüber und könnten ebensogut als Formen von diesem eingereiht werden.

Der Ausdruck „*Haftwurzeltypus*“ erheischt eine nähere Erklärung. Er bezweckt nicht, die Bezeichnung eines gewissen engen Formenkreises zu sein, sondern ist ein Collectivname sämtlicher derjenigen Wurzelsysteme oder Theile von Wurzelsystemen, bei Dimorphismus, s. unten pag. 155, bei denen der Habitus der Wurzeln kundgibt, dass die festigende Function ein Hauptfactor beim Zustandekommen des Typus gewesen ist. Doch muss hervorgehoben werden, dass die nahrungsspeichernde Function bei diesem Typus immer eine mehr weniger hervortretende Bedeutung besitzt,<sup>1)</sup> was auch aus der anatomischen Structur ersichtlich ist, und diese Function wird sogar in mehreren Fällen die Hauptaufgabe; die Haftwurzel wird zu einer Speicherwurzel.

Die biologischen Bedingungen für das Zustandekommen eines Wurzelsystemes vom *Haftwurzeltypus* könnten im Allgemeinen folgendermaassen angegeben werden: kräftiges oberirdisches System, nicht allzu stark entwickelter unterirdischer Stamm. Bei der Behandlung der einzelnen hiehergehörigen Typen werden wir Gelegenheit finden, das Gesagte näher zu beleuchten.

Die für den *Haftwurzeltypus* im Allgemeinen bezeichnenden Züge sind: grobe, ziemlich zahlreiche Wurzeln, gewöhnlich ziemlich tiefgehend mit meistens recht groben<sup>2)</sup>, nicht sehr zahlreichen<sup>2)</sup>, zuweilen verschwindenden, typisch nicht erheblich<sup>2)</sup>

1) Bei den psammophilen *Carex*-Arten mit dimorphen Wurzeln (s. unten pag. 155) ist doch diese Function sicher reducirt worden.

2) Auch in dieser Hinsicht weichen die genannten *Cariaces* durch zahlreichere, feinere und mehr verzweigte Nebenwurzeln ab. Im Vergleich mit den Saugwurzeln bei denselben Formen treten doch auch hier die Züge des *Haftwurzeltypus* zu Tage.

verzweigten Nebenwurzeln. Ein für die Wurzeln vom Haftwurzeltypus gemeinsamer Zug — um etwas aus der bald kommenden eingehenderen anatomischen Darstellung zu anticipiren — ist auch die starke Entwicklung der Rinde. Auf dieser beruht grösstentheils die Dicke der Wurzel, und da dieselbe auch in den Nebenwurzeln öfters ziemlich gut entwickelt ist (Ausnahmen s. unten), werden auch diese relativ grob; der Centralcylinder ist auch umfangreich, zeigt aber immer eine Tendenz, Mark zu bilden und das secundäre Wachsthum ist bei den Dikotylen gewöhnlich nicht stark, zuweilen bleibt es aus und in der Regel veranlasst es nicht die Absprengung der Rinde. Mehrere verschiedene Formserien würden sich hier aufstellen lassen; ich werde in diesem Zusammenhange einige hervorheben, bei denen auch die natürliche Verwandtschaft zu Tage tritt.

Der Asparagustypus. Zahlreiche rhizombildende Monokotylen: *Veratrum nigrum* L., *Uvularia grandiflora* Sm., *Anthericum ramosum* L., *Asparagus officinalis* L., *Tradescantia virginica* L. u. a., haben einen Wurzeltypus, welcher hierher geführt werden muss: grobe, lange Wurzeln, die in ihrer ganzen Länge nur wenige oder eine Mehrzahl (z. B. *Uvularia*) Nebenwurzeln bilden. Bei *Hemerocallis flava* L. (Fig. 12), welche auch zu dieser Kategorie gehört, schwellen die Wurzeln hie und da zu Knollen an. Noch mehr ausgeprägt wird die Natur von Speicherwurzeln bei *Asphodelus albus* Willd. und *Eremurus spectabilis* MB., bei denen nur wenige Wurzeln ausgebildet werden, die aber an der Basis (*Eremurus*) oder weiter nach unten (*Asphodelus*) zu cylindrischen Knollen stark anschwellen.

Innerhalb der Familie Gramineae, wo ein ganz anderer Wurzeltypus vorherrschend ist, ist der jetzt beschriebene höchst selten; ich habe nur Gelegenheit gehabt, ganz wenige solche Fälle zu sehen. *Molinia coerulea* Moench besitzt überaus tiefgehende, zahlreiche grobe Wurzeln, welche ziemlich zahlreiche, in der Regel einfache Nebenwurzeln, die doch nicht so grob sind, tragen (Fig. 1 Taf. XVII).

Wenn es oben erwähnt wurde, dass dieser Wurzeltypus unter den Gräsern so selten ist, so erfordert dies eine Berichtigung. Wurzelsysteme mit groben Wurzeln, welche nicht sehr zahlreiche, spärlich verzweigte Nebenwurzeln haben, sind bei Gräsern nicht selten, solche werden bei vielen angetroffen; allein dies gilt von Sumpfformen oder von Formen, welche wenigstens an nassen Stellen wachsen können, und sowohl dieser biologische Umstand, wie der im Zusammenhang

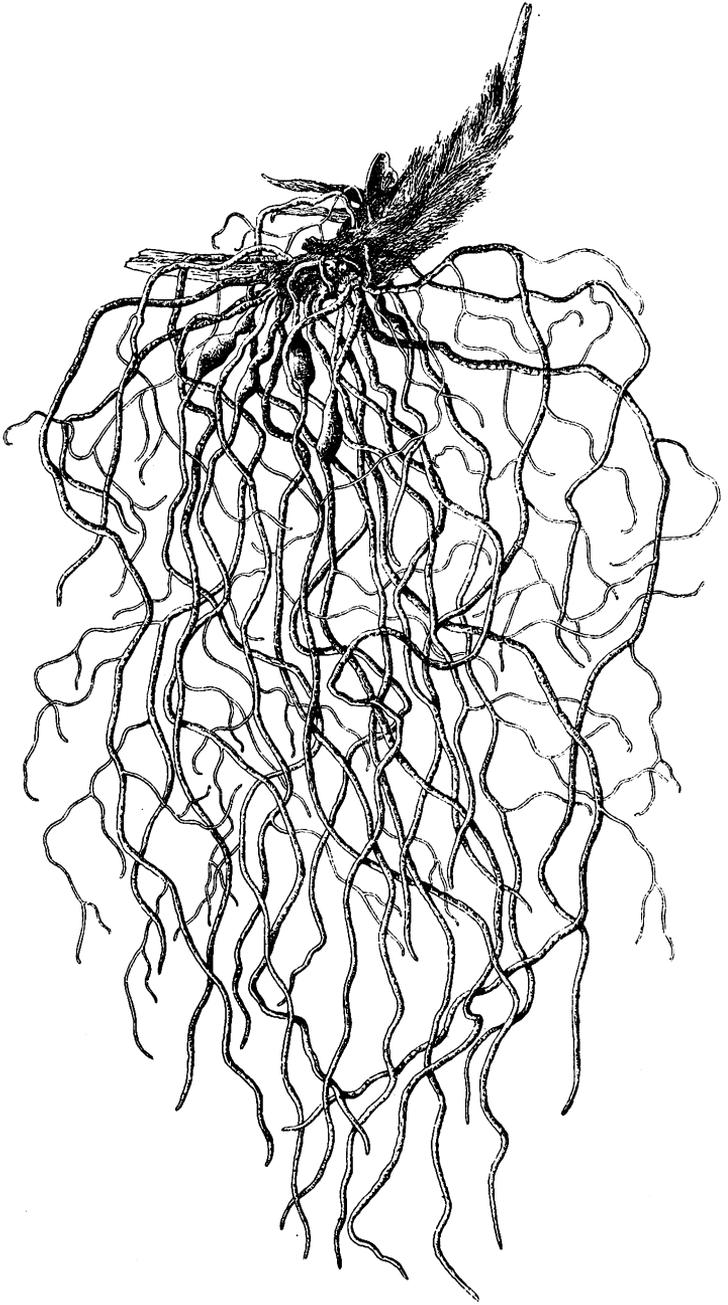


Fig. 12. *Hemerocallis flava* L., aus H. B. L. Etwas weniger als  $\frac{3}{8}$  nat. Gr.

damit stehende anatomische Bau, welcher ein anderer als derjenige des Haftwurzeltypus ist,<sup>1)</sup> machen, dass diese Wurzeltypen richtigerweise nicht zu dieser Gruppe, sondern zu den Hydrophyttypen geführt werden müssen. Diese Eigenschaften sind natürlich charakteristisch nicht nur für die hydrophilen Gräser, sondern auch für die hydrophilen Wurzelsysteme überhaupt, und zeigen, dass diese Wurzelsysteme trotz habitueller Uebereinstimmungen (die ja durch ganz heterogene Factoren hervorgerufen werden können) eine Formserie für sich bilden, die von dem Haftwurzeltypus verschieden ist, wenn auch mannigfache Uebergänge zwischen beiden vorhanden sind.<sup>1)</sup>

*Molinia coerulea* z. B., die ein Wiesengras ist, bildet einen natürlichen Uebergang zwischen der Haftwurzel und der Hydrophytwurzel. Der anatomische Bau ist der der letzteren (vgl. 211, pag. 16, 29). Die Wurzeln der *Molinia coerulea* können durch ihre Länge und Kraft in tiefere feuchtere Bodenschichten hineindringen, unter diejenigen, wo sich die feinen, mit einander verfilzten Wurzeln der Wiesengräser ausbreiten (vgl. unten pag. 153 f.).

Auch *Nardus stricta* L. (Fig. 1 Taf. XVIII) besitzt überaus grobe, tiefgehende Wurzeln erster Ordnung, deren Bau (211, pag. 29) dieselben unter die hydrophilen Typen stellt, während andererseits die feinen Nebenwurzeln auf eine biologische Verwandtschaft mit der xerophilen Haftwurzel (s. pag. 155) hinweisen; die Pflanze kommt auch sowohl an exquisit nassen als exquisit trockenen Standorten vor.

In Bezug auf die Morphologie des Wurzelsystemes schliessen sich *Elymus arenarius* L. und *Psamma arenaria* Roem & Sch. der *Nardus stricta* nahe an. Der anatomische Bau der Wurzeln ist hingegen ein anderer, und zwar ein völlig xerophiler.

Bei den Dikotylen sind es vor Allem zwei grosse Serien von Wurzelformen, welche dem Haftwurzeltypus subsummirt werden können. Die eine dieser Serien findet man bei manchen Ranunculaceen und Verwandten, die andere bei Compositen. Ihnen schliessen sich ausserdem mehr oder weniger vollständig die Wurzelsysteme einiger Pflanzen von anderer Verwandtschaft an.

Der Helleborustypus. Unter den gemeinsamen Zügen einer Mehrzahl von Pflanzen mit beblätterten Rhizomen (*Podophyllum*-Arten *Caulophyllum thalictroides* Mchx., *Sanguinaria cana-*

1) Dass die Haftwurzeln bei gewissen ausgeprägten Xerophilen mit dimorphen Wurzeln (vgl. unten) anatomische Züge haben, welche auf Hydrophilie hindeuten, ist ein eigenthümliches Verhältniss, auf das ich im anatomischen Theile näher zurückkommen werde.

*densis* L., *Astilbe spec.*, *Helleborus viridis* L., *Actaea spicata* L.) führt Nilsson (310, pag. 186 ff.) an, dass sie „durchgängig grobe, hervorstehende, verzweigte Wurzelfäden“ besitzen (310 pag. 187). Der Verf. bemerkt ausserdem, dass die jetzt erwähnten Arten auch in systematischer Hinsicht einander nahe stehen, so zu sagen um die Ranunculaceen gruppiert. Es sind unter den verwandten Pflanzen keineswegs bloss die aufgezählten, welche diesen Wurzeltypus zeigen; derselbe tritt bei manchen anderen Arten, wie z. B. *Trollius asiaticus* L., Clematis-Arten, *Adonis vernalis* L. u. a. auf. Ein für alle diese Pflanzen gemeinsamer Zug ist, dass die Wurzeln grob sind und ebenfalls grobe Nebenwurzeln besitzen. Die Nebenwurzeln sind jedoch meistens nicht so spärlich wie beim *Asparagus*-typus (s. oben pag. 149) und fehlen nimmer; oft sind sie verzweigt und zuweilen lösen sich die Wurzeln erster Ordnung in ihre Zweige auf, wie es bei der oben genannten *Actaea spicata* gewöhnlich der Fall ist und wodurch (rein morphologisch gesehen) ein Uebergang zum Mullaugwurzeltypus zu stande kommt (vgl. pag. 134). Es ist übrigens bei den hierher gehörigen Pflanzen ein ziemlich gewöhnliches Verhältniss, dass gewisse Wurzeln erster Ordnung kürzer und feiner werden und sich in Zweige auflösen, während andere gröbere in die Tiefe gehen und sich erhalten.

Wie schon erwähnt, zeigen zahlreiche Ranunculaceen und Verwandte den beschriebenen Wurzeltypus, und in der That kann man sagen, dass bei den Ranunculaceen durchgängig eine Neigung, grobe Wurzeln zu bilden, vorhanden ist, eine Neigung, der allerdings durch eine xerophile Lebensweise bis zum Schwinden entgegengewirkt werden kann [wenn die normalen Wurzeln nicht zugleich für die Stoffspeicherung beschlagnahmt werden (wie bei *Ranunculus illyricus* L., s. unten)], dadurch, dass die Pflanze klein und niedrig wird (z. B. bei *Ranunculus pygmaeus* Wg. u. a.) oder durch Ausbildung eines kräftig befestigenden und nährstoffspeichernden unterirdischen Stammes bei gleichzeitig verminderten Ansprüchen von Seite des oberirdischen Systemes an die Wurzeln (*Anemone*). Manche Ranunculaceen stimmen bezüglich der groben Wurzeln erster Ordnung mit dem Haftwurzeltypus überein, besitzen aber feine Saugwurzeln. Dadurch entsteht ein anderer Typus, wovon weiter unten pag. 158 f. die Rede sein wird.

Auch Pflanzen einer ganz anderen systematischen Stellung als die genannten haben ein Wurzelsystem vom Haftwurzeltypus; so hat die zu den Polemoniaceen gehörige *Phlox divaricata* L. ein Wurzel-

system, das mit demjenigen z. B. bei *Veratrum* oder *Podophyllum* nahe übereinstimmt.

Der *Silphium*typus. Die dritte Gruppe der Wurzelsysteme vom Haftwurzeltypus würde ich als den Haftwurzeltypus par préférence bezeichnen wollen. Derselbe findet sich besonders bei den Synanthereen, wo zahlreiche Formen von denen, welche eine persistierende Hauptwurzel nicht besitzen, den betreffenden Typus in mehr oder weniger reiner Form zeigen.

Dieser Typus wird dadurch charakterisirt, dass die groben tiefgehenden Wurzeln nicht gleichmässig in ihrer ganzen Länge, sondern vorzugsweise gegen die Spitze zu Nebenwurzeln erzeugen. Die Nebenwurzeln sind relativ grob, ziemlich fein, einfach oder gewöhnlich verzweigt, und die Wurzeln erster Ordnung werden nicht in sie aufgelöst,<sup>1)</sup> sondern der Wurzelstamm setzt sein Abwärtswachsthum fort, um dann aufs neue gegen die Spitze eine Sammlung von Nebenwurzeln zu bilden.

Es ist einleuchtend, dass ein Wurzelsystem dieser Art ein sehr kräftiges Verankerungsorgan sein muss (vgl. pag. 117) und es findet sich auch in seiner typischsten Form bei den hochwüchsigen, blattreichen *Silphium*-Arten, wo der unterirdische Stamm im Vergleich zu den oberirdischen Theilen nicht einen so grossen Umfang besitzt. Ich habe deshalb in meiner vorläufigen Mittheilung (Bot. Not. 1900) den betreffenden Typus unter dem Namen *Silphium*typus beschrieben.

Eben deshalb, weil die groben Wurzeln erster Ordnung nicht durch Auflösung in Zweige ihre Kraft auf eine Menge Punkte zersplittern, können sie wie starke „Ankertae“ in die Tiefe dringen.

Zugleich wird hierdurch auch ein anderer Vortheil erzielt. Die mit diesem Wurzeltypus versehenen Gewächse haben oft ihren Stammsitz an mit Pflanzen dicht bewachsenen Localitäten (Graswiesen, Prärien), wo die obersten Bodenschichten äusserst dicht von einer Menge Wurzeln durchspannen sind, Wurzeln, welche sich in erster Linie dort ausbreiten (besonders die der Mehrzahl der Gräser) und mit deren feinen Absorptionswurzeln, die ihnen sowohl in Anzahl wie Beschaffen-

1) Dies ist in der Regel und bei den für den Typus repräsentativen Wurzeln der Fall; es ist doch auch hier, wie bei dem Haftwurzeltypus der Ranunculaceen, ein sehr gewöhnliches Verhältniss, dass ein Theil der Wurzeln nicht so tief gehen, feiner bleiben und sich in Nebenwurzeln auflösen. Einen anatomischen Unterschied zwischen diesen Wurzelformen habe ich in keinem Falle gesehen (wie natürlich auch keine scharfe habituelle Grenze zwischen ihnen vorhanden ist; auch bei feineren, früh nebenwurzelbildenden Wurzeln setzt der Wurzelstamm oft sein Wachsthum fort).

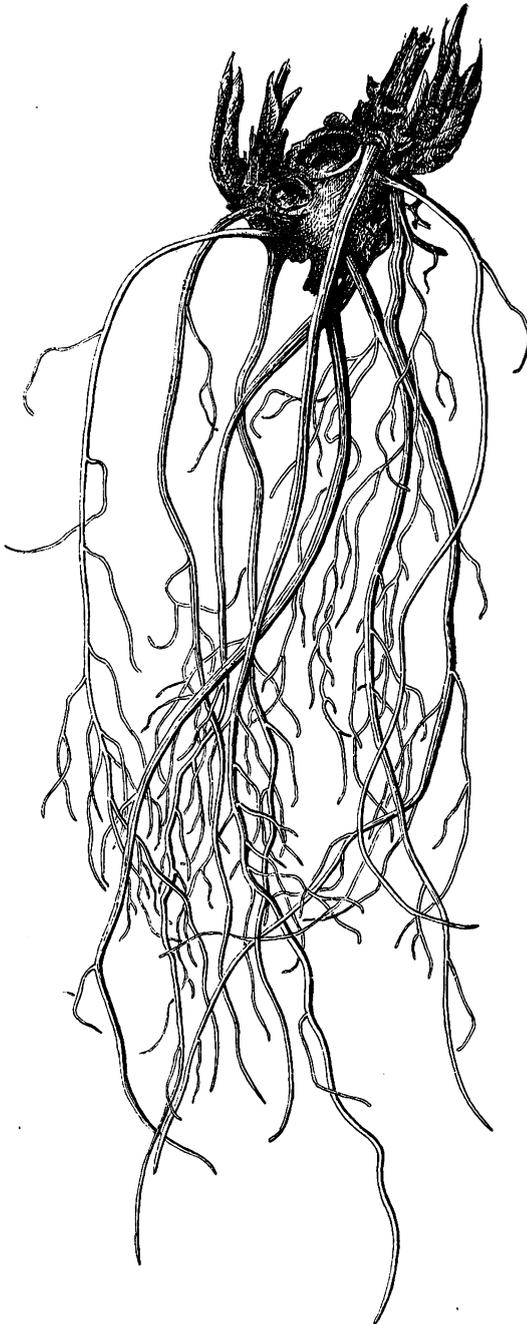


Fig. 13. *Silphium trifoliatum* L. (H.B.L.).  
Theil des Pseudo-Rhizomes. ca.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

heit überlegen sind, die Absorptionswurzeln des in Rede stehenden Typus nicht mit Aussicht auf Erfolg würden wetteifern können. Dadurch aber, dass die Wurzelstämme in die Tiefe dringen und, ihre Kräfte ersparend, dort in von Wurzeln weniger durchspannten, wasser- und nährstoffreicheren Bodenschichten die Hauptmasse der Absorptionswurzeln entwickeln, wird diese Konkurrenz vermieden oder wenigstens vermindert.

Die Wurzelsysteme von diesem Typus betheiligen sich an der Bildung der tieferen Wurzelschicht, welche gegenüber den oberflächlich gelegenen so zu sagen eine unterirdische Parallele zu den höher gelegenen Schichten der überirdischen Vegetation im Vergleich zu den niedrigeren bildet.

Dieser Wurzeltypus findet sich nach meinen Beobachtungen bei *Silphium laevigatum* Pursh., *S. trifoliatum* L. (Fig. 13) und *S. conatum* L., bei zahlreichen *Hieracium* - Arten, *Chrysanthemum* *Leucanthemum* L.

[*Gnaphalium sylvaticum* L. und *G. norvegicum* Gunn.<sup>1)</sup>], *Arnica montana* L., und er kommt zweifelsohne bei einer grossen Anzahl anderer Compositen vor, ferner bei *Pulmonaria officinalis* L. u. a.

Der Papilionacé *Orobus vernus* L. hat auch ein Wurzelsystem, das am nächsten mit diesem Typus verwandt ist, indem die Mehrzahl der groben Wurzeln erst gegen die Spitze hin Nebenwurzeln bilden und zwar hier in Form eines starken Bündels aus relativ groben, wiederholt verzweigten Nebenwurzeln, in welche sich der Wurzelstamm nicht auflöst. Es kommt mir vor, als wäre eine Tendenz zu ähnlicher Wurzelbildung bei manchen Papilionaceen vorhanden.

Haftwurzeln bei Dimorphismus. Es bleiben zuletzt übrig einige Formen des Haftwurzeltypus, die eine ganz besondere Gruppe bilden, indem bei den resp. Pflanzen nicht die ganzen Wurzelsysteme, sondern nur gewisse Wurzeln diese Form besitzen. Die betreffenden Wurzelsysteme sind nämlich dimorph; ausser den feinen Saugwurzeln, welche sehr stark verzweigt sind und sich in den oberen Bodenschichten ausbreiten, werden grobe, kräftige Wurzeln gebildet, welche spärlichere Nebenwurzeln bilden und sich tief in den Boden hineinbohren. Dies ist der Fall bei *Carex arenaria* L. (Fig. 5 Taf. XVI), wo Buchenau (36), Warming (482) und Erikson (97) diese langen Wurzeln, die von Erikson „Haftwurzeln“, von Warming „Sicherheitswurzeln“ (482, pag. 181, Fig. 23 B) genannt werden, beschrieben haben. Warming bemerkt, dass diese Wurzeln, abgesehen davon, dass sie die Pflanze in dem losen Boden, wo die Winde mit dem Sande herumtaumeln, kräftig befestigen, zugleich Wasser aus grösseren Tiefen, wo auch in den trockenen „Klitten“ immer Feuchtigkeit vorhanden ist, heraufholen (l. c.; 483, pag. 166, 210). Selbst habe ich (an einem Sandstrande in Halland) Haftwurzeln von *Carex arenaria* ausgegraben, welche mehr als meterlang waren und eine stark feuchte Schicht von grobem Kies erreichten. (In der Oberfläche war der feine Sand dem Gefühlssinn lufttrocken.) Sie endigten hier mit ausgeplatteten Spitzen, die den Steinen förmlich angesaugt waren und an die Formen, welche die Spitzen der Wurzelhaare öfters annehmen, stark erinnerten (vgl. 404; 379, Fig. 9). Die Haftwurzeln bilden hie und da, meistens tiefer abwärts, feine verzweigte Nebenwurzeln, welche doch nicht die Entwicklung deren der Saug-

1) bilden einen Uebergang zu dem gleichförmig nebenwurzelnbildenden Typus.

wurzeln erreichen. Es ist ziemlich sicher, dass mehrere andere psammophile *Carices* einen ähnlichen Dimorphismus besitzen. So habe ich denselben bei *C. Schreberi* Schrank. constatirt, wo er ebenso ausgeprägt und in ganz derselben Form wie bei *C. arenaria* auftritt; bei *C. incurva* Lightf. ist er vorhanden, obwohl in weniger ausgeprägter Form als bei *C. arenaria*. Bei *C. obtusata* Liljebl. kann dagegen von einem Dimorphismus kaum die Rede sein; allerdings finden sich sowohl tiefgehende gröbere als mehr oberflächlich verlaufende feinere, mehr verzweigte Wurzeln, allein die beiden Arten divergiren relativ wenig und gehen ohne Grenze in einander hinüber.

In diesem Zusammenhange verdienen auch die u. a. bei gewissen Zwiebelgewächsen vorkommenden Saftwurzeln (*Rauunkiaer*) oder Zugwurzeln (*Rimbach*) genannt zu werden. Für nähere Beschreibung und Litteratur sei besonders auf 356, 367, 368, 142 (II pag. 472) verwiesen.

Es wurde oben als Haftwurzel par préférence derjenige Wurzeltypus bezeichnet, wo die Nebenwurzeln vorzugsweise an den unteren Theilen der Wurzelstämme ausgebildet werden. Dies ist indessen selbstverständlich mehr ein Ausnahmefall, der nur bei einer geringen Anzahl adventiver Wurzelsysteme zu finden ist. Denken wir uns hingegen die Nebenwurzeln aufwärts gerückt und gleichmässig auf den ganzen Wurzelstamm, der in dieselben nicht aufgeht, vertheilt, so erhalten wir das Bild desjenigen Wurzeltypus, welcher bei Adventivwurzeln jeder Art der gewöhnlichste ist.

Der adventive Saugwurzeltypus der Xerophyten. In Bezug auf die Dicke des Wurzelstammes und die Masse, Verzweigung und relative Stärke der Nebenwurzeln können zwei auseinander gehende Formserien unterschieden werden. Der in der einen Richtung extremste Typus ist ausgezeichnet durch dünne Wurzeln erster Ordnung, welche eine grosse Menge Nebenwurzeln entsenden, die ihrerseits reich und wiederholt in äusserst feine Endzweige getheilt sind. Dieser Wurzeltypus ist also vor allem ein Saugwurzeltypus, und da sowohl seine morphologische als anatomische Organisation auf seine Anpassung an das Bedürfniss einer kräftigen Absorption hindeutet, könnte man denselben als den adventiven **Saugwurzeltypus** der Xerophyten bezeichnen.<sup>1)</sup> Dieser Typus tritt in ausgeprägter Form bei den psammophilen *Ca-*

1) Dass diese Wurzeln fast ausschliesslich für Absorptionszwecke gebildet werden, erhellt auch daraus, dass sie, wie Erikson (95) und Warming constatirt haben, vom Rhizome in allen Richtungen, auch aufwärts, hinauswachsen.

rices mit dimorphen Wurzeln auf (vgl. pag. 155) wie *Carex arenaria* (s. Fig. 5 Taf. XVI), *C. Schreberi*, *C. incurva*, ferner bei *Carex praecox* Jacq., *C. obtusata* Liljebl., bei der Gattung *Luzula* (vgl. Fig. 2 Taf. XIX) und bei *Juncus trifidus* L. (Fig. 1 Taf. XIX, [vgl. unten pag. 163 ff.], die Bildung und Verzweigung der Nebenwurzeln ist jedoch hier weniger stark; die allerdings äusserst feinen Nebenwurzeln sind nicht lang und zuweilen einfach), bei einer grossen Anzahl Gräser, in erster Linie natürlich bei den ausgeprägt xerophilen, wie *Festuca ovina* L. (Fig. 2 Taf. XVII), *Festuca rubra*-Formen aus trockenem Sandboden, *F. sciuroides* Roth, *Corynephorus canescens* P.B., *Aiopsis caryophyllea* Fr., *A. praecox* Fr., *Phleum arenarium* L., *Poa bulbosa* L., *Holcus mollis* L. (vgl. auch oben pag. 141; über psammophile Gräser mit andersartiger Wurzelbildung siehe pag. 151), aber auch bei anderen wie *Holcus lanatus* L., *Anthoxanthum odoratum* L. (wo die Wurzelmasse doch nicht so bedeutend ist), welche beide wohl zur Wiesenvegetation gezählt werden müssen (vgl. 356, pag. 542), bei *Ranunculus illyricus* L. u. s. w.

Was die Wiesengräser betrifft, so sagt Raunkiaer von ihnen (356, pag. 541), dass sie unter sich sehr verschieden und namentlich in sehr ungleichem Grade xerophil gebaut sind. Der Verf. bezieht sich hierbei auf die Blätter, das nämliche gilt aber auch von den Wurzeln und zwar sowohl in Bezug auf den anatomischen Bau wie den Habitus.

Der Wurzeltypus der Wiesengräser. Die Mehrzahl unserer gemeinsten eigentlichen Wiesengräser [wie *Phleum alpinum* L. (Fig. 3 Taf. XVII) und *Ph. pratense* L., *Alopecurus pratensis* L., *Agrostis canina* L., *Festuca rubra* L., wenn sie auf reicherem, feuchterem Boden wächst, *Avena elatior* L. u. a.] haben eine Wurzelbildung, die sich ziemlich nahe der oben geschilderten anschliesst; sie weicht nur durch etwas gröbere Wurzeln erster Ordnung und etwas weniger starke Entwicklung der Nebenwurzeln ab. Diesem Typus schliessen sich habituell die Wurzelsysteme einiger Carices an, die vorwiegend auf trockenem Boden wachsen und wo besondere Haftwurzeln fehlen, wie *Carex leporina* L., und vermuthlich auch vieler anderer Pflanzen; auf Grund der hier dominirenden Stellung der Gräser würde man indessen den betreffenden Typus als den Wurzeltypus der Wiesengräser bezeichnen können.

Dass die eigentlichen Wiesengräser einen so xerophilen Habitus im Wurzelsysteme zeigen, kann eigenthümlich erscheinen, da ja die

Feuchtigkeit im Boden der Wiese ziemlich gross ist (60—80% des Sättigungszustandes: 483, pag. 273) und die Wiese nach Warming (l. c.) als ein Genossenschaftstypus, der sich auf der Grenze zwischen den mesophilen und den hydrophilen Genossenschaften befindet, aufzufassen ist. Allein man darf dabei nicht vergessen, dass diese Pflanzen auch auf erheblich trockenerem, magererem Boden gedeihen können (483, pag. 275 ff.; über Grasfluren 356, pag. 543) und dass, wie schon oben (pag. 153 f.) angedeutet wurde, die Wurzeln der dicht wachsenden, öfters rasenbildenden Gräser, welche nicht sehr tief gehen, sondern eine dichte, wirre Masse in den obersten Bodenschichten bilden, infolge dessen in einen starken gegenseitigen Wettkampf um Platz, Wasser und Nährstoffe gerathen und zur Bildung zahlreicher, feiner Saugwurzeln getrieben werden. Doch ist die weniger intensive Nebenwurzelsbildung und die im Vergleich mit dem Saugwurzeltypus der Xerophilen etwas grössere Stärke der Wurzeln ein Zeugniß davon, dass der Wurzeltypus der Wiesengräser eine Annäherung an eine mesophile-hydrophile Anpassung zeigt, ein Umstand, der bei der künftigen Behandlung der anatomischen Structur noch deutlicher hervortreten wird. Wir werden dabei sehen, dass die Wiesengräser, wie sie in ihrem Vorkommen so zu sagen zwischen Xerophilie und Neigung zur Hydrophilie schwanken und wie diese Intermediärstellung im Habitus des Wurzelsystemes zum Vorschein kommt — und zwar nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern auch bei einer bestimmten Art mit Anpassungsfähigkeit an verschiedene Standorte, wie die in den verschiedensten Bodenarten gedeihende *Festuca rubra* (vergl. oben pag. 125, 157) — dies Schwanken zwischen Xerophilie und Hydrophilie ebenfalls, und zwar am deutlichsten, im anatomischen Baue der Wurzeln zeigen.

Ueber Wiesengräser mit anderweitiger Wurzelbildung siehe oben pag. 151.

Der allgemeine Adventivwurzeltypus der Mesophyten. Der Wurzeltypus der Wiesengräser führt uns auf eine andere, weit umfassendere Serie von derselben allgemeinen Form (gleichförmig nebenwurzelsbildende Wurzeln), eine Serie, welcher vielleicht die Mehrzahl adventiver Wurzelsysteme überhaupt angehören und die in noch höherem Grade als der vorhin erwähnte Graswurzeltypus eine Centralstellung unter den adventiven Wurzelsystemen einnimmt. Ich denke hierbei an diejenigen Formen, wo die Wurzeln erster Ordnung mittelmässig zahlreiche und mittelmässig feine Nebenwurzeln bilden, welche ihrerseits mehr weniger reich, aber doch nicht

sehr stark verzweigt sind. Es liegt in der Natur der Sache, dass dieser Wurzeltypus, der gleichförmig nebenwurzelbildende Adventivwurzeltypus mit mässig dicken, verzweigten Nebenwurzeln, vorzugsweise bei mesophyten Pflanzen zu finden ist. Auf Grund seiner allgemeinen Verbreitung könnte man denselben vielleicht gar als den allgemeinen Adventivwurzeltypus der Mesophyten bezeichnen. Im Uebrigen zeigt er in Bezug auf die Stärke der Nebenwurzeln alle denkbaren Abstufungen, und zwar von den relativ groben Nebenwurzeln mancher Formen, wie *Anemone Hepatica* L., *Montbretia crocosmiflora* Hort.<sup>1)</sup> (obs. die Verschiedenheit von der Wurzelbildung der Zwiebelgewächse im Allgemeinen [vgl. pag. 145 ff.]), bis zu den feinen Nebenwurzeln anderer Arten, wie z. B. *Geum*-Arten, *Bartsia alpina* L.

Bei verschiedenen Wurzelbildungen von diesem Typus zeigt sich eine Annäherung oder ein Uebergang zum *Silphium*typus (vergl. pag. 153), in dem die Nebenwurzeln vorzugsweise an den unteren Theilen der Wurzelstämme gebildet werden; so öfters bei *Anemone Hepatica*, *Veronica spicata* L., *Thalictrum Kochii* Fr.

Der gleichförmig nebenwurzelbildende Typus mit einfachen Nebenwurzeln. Ebenso, wie einerseits zahlreiche Uebergangsformen von dem jetzt abgehandelten Wurzeltypus zu dem adventiven Saugwurzeltypus der Xerophyten bei Pflanzen mit entsprechender Anpassung sich finden, so finden sich andererseits alle möglichen Nuancen zwischen dem ersteren und dem dieser hinsichtlich der Entwicklung der Nebenwurzeln in entgegengesetzter Richtung nächststehenden Typus, dem gleichförmig nebenwurzelbildenden Typus mit einfachen Nebenwurzeln. Die Gattung *Ranunculus* z. B. ist instructiv in Bezug auf die Wurzelbildung. Der auf trockenem Boden wachsende *R. illyricus* hat Wurzeln, welche dem Saugwurzeltypus der Xerophyten am nächsten kommen, *R. nemorosus* DC. hat zunächst den gleichförmig nebenwurzelbildenden Typus mit mittelfeinen, reich verzweigten Nebenwurzeln, *R. repens* L. und *R. acris* L. schwanken je nach der Beschaffenheit des Standortes (in erster Linie nach dem Feuchtigkeitsgehalt) zwischen dem gleichförmig nebenwurzelbildenden Typus mit verzweigten und dem mit einfachen Nebenwurzeln, *R. nivalis* L. und *R. glacialis* L. haben den letztgenannten Typus, und die Zahl der einfachen Nebenwurzeln ist gering, ja sie können sogar fehlen; dies scheint bei *R.*

1) Die Wurzelsysteme dieser beiden Arten zeigen eine Annäherung an den Mullaugwurzeltypus (vgl. pag. 134).

*pygmaeus* Wg. sogar Regel zu sein, und die Wurzelbildung dieser Art repräsentirt demgemäss ein Extrem, das demjenigen bei *R. illyricus* entgegengesetzt ist.

*Thalictrum Kochii* wurde schon unter denjenigen Formen, welche verzweigte Nebenwurzeln besitzen, genannt; *Th. aquilegiaefolium* L., *Th. simplex* L. und *Th. tuberosum* L. haben dagegen einfache Nebenwurzeln.

Auf dem Uebergange zwischen beiden Typen, dem letzteren am nächsten stehend, mit spärlichen Wurzeln dritter Ordnung versehen, befinden sich die Wurzelsysteme z. B. mehrerer Compositen, wie *Achillaea Millefolium* L., *Antennaria dioica* Gaertn., *Bellis perennis* L., ferner *Succisa pratensis* Moench., *Veronica saxatilis* Scop. u. a. *Saussurea alpina* DC. hat in der Regel einfache Nebenwurzeln.

*Primula officinalis* Jacq. hat grobe Wurzeln erster Ordnung mit verzweigten Nebenwurzeln, *P. farinosa* L. und in noch höherem Grade *P. stricta* Horn. haben feine Wurzeln erster Ordnung mit einfachen Nebenwurzeln.

Wenn man von dem Typus mit verzweigten Nebenwurzeln behaupten kann, dass er vorzugsweise den Mesophyten angehört, so ist dies dagegen nicht bei den mit einfachen Nebenwurzeln der Fall. Allerdings gibt es eine ganze Reihe Mesophyten, welche diesen Wurzeltypus besitzen (vgl. auch die angeführten Beispiele), allein er ist doch bei diesen weit seltener als bei den hydrophilen Pflanzen, zu deren Wurzelbildung wir jetzt übergehen.

### Hydrophytenwurzeln.

Uebergangsformen bei Annuellen. Auch bei der Betrachtung der hydrophilen Wurzelsysteme bietet das Wurzelsystem der Annuellen den besten Ausgangspunkt dar. Wie bei diesen alle Uebergänge von dem ausgeprägten Ruderattypus zum Pfahlwurzeltypus, d. h. zu den Formen, wo die Bedeutung der Hauptwurzel bis zum Dominiren gesteigert wird, angetroffen werden, so finden wir hier auch nuancirte Uebergangsformen in der entgegengesetzten Richtung, d. h. zu solchen Formen, bei denen die Hauptwurzel immer mehr an Bedeutung verliert, um schliesslich zu verschwinden und von Adventivwurzeln ersetzt zu werden.

Den ersten Schritt in dieser Richtung nehmen diejenigen Annuellen, deren Keimwurzel allerdings nicht abstirbt und verschwindet, aber doch dadurch reducirt wird, dass Adventivwurzeln am

hypocotylen Stammtheile erzeugt werden. Dies ist der Fall bei z. B. *Senecio vulgaris* L. (Fig. 2 Taf. XVIII), *Polygonum lapathifolium* Ait. (Fig. 3 Taf. XVI), *P. Persicaria* L. (vgl. 480, pag. 11), *Impatiens noli tangere* L., *Cardamine silvatica* Link. (vgl. oben pag. 138) u. a.

Es ist einleuchtend, dass, je mehr die adventiven Wurzeln an Kraft gewinnen, um so stärker die Reduction der Hauptwurzel wird.

Noch einen Schritt in dieser Richtung machen die annuellen Ranunculaceen. Bei diesen<sup>1)</sup> ist nämlich (s. besonders 24, z. B. pag. 635 ff.) Regel, dass die Hauptwurzel äusserst dünn bleibt und keine bedeutendere Rolle spielt, während dagegen vom hypocotylen Stammtheile oder sogar auch weiter oben Adventivwurzeln ausgehen, welche allmählich ein kräftiges Wurzelsystem bilden. So wird bei der Keimung von *Myosurus minimus* L., mit welchem angeblich *Ceratocephalus falcatus* Pers. in dieser Hinsicht übereinstimmt, eine Hauptwurzel gebildet, welche 4—6 Mal dünner ist, als der hypocotyle Stammtheil und keine Nebenwurzeln erzeugt. Dagegen wird an der Basis des hypocotylen Stammtheiles ein Kranz von Wurzeln angelegt (denen sich bisweilen andere weiter oben anschliessen), die sich später verzweigen und eine dichte Wurzelmasse erzeugen, in welcher es schwer hält, die immerfort einfache Hauptwurzel zu entdecken (angef. Arb. pag. 554). In seiner grossen Arbeit über *Ranunculus arvensis* L. beschreibt Nihoul dessen Wurzelsystem in folgender Weise (309, pag. 21): „L'axe hypocotylé se continue inférieurement dans une racine principale toujours peu développée et ne portant que quelques radicelles grêles. Au contraire, de fortes racines adventives se sont développées aux premiers noeuds de la tige principale. Ces racines portent elles mêmes quelques ramifications grêles et sont disposées autour de l'axe hypocotylé avec lesquelles on pourrait les confondre.“ Diese Form des Wurzelsystemes erinnert ja, wie auch der Verf. sofort hinzufügt,<sup>2)</sup> lebhaft an die bei vielen monokotylen Keimpflanzen herrschende.

Bei den erwähnten Pflanzen, die ja terrestrisch sind, scheint es wirklich, als ob die Neigung die Hauptwurzel mit Adventivwurzeln zu ersetzen mit einer erblichen Disposition in Zusammenhang stünde,

1) Mit Ausnahme von den Adonis-Arten (24, pag. 552).

1) Diese Aehnlichkeit der Ranunculaceen mit den Monokotylen ist schon von Bonnier bemerkt worden.

Flora, Ergänzgsbd. 1902.

und man kann nicht behaupten, dass sie hier von der Lebensweise direkt bedingt wird<sup>1)</sup>.

Dies ist dagegen zweifelsohne der Fall bei einer anderen Serie annueller Gewächse, wo dieselbe Erscheinung angetroffen wird, nämlich bei den hydrophilen.

Beispiele von Uebergangsformen zwischen dem Ruderatypus und einem Wurzelsystem aus Adventivwurzeln vom Hydrophyttypus mit reducirter Hauptwurzel bieten z. B. *Gnaphalium uliginosum* L. (Fig. 5, Taf. XVIII), *Bidens tripartita* L. und *B. cernua* L. u. a. Bei *Ranunculus sceleratus* L. ist die Hauptwurzel schon bedeutungslos.

Worauf beruht dann dieser Zug, der, wie wir schon bei der allgemeinen Betrachtung des Zusammenhanges zwischen Bodenqualität und Wurzelform hervorgehoben haben, durchgängig alle Pflanzen mit hydrophiler Anpassung auszeichnet und der darin besteht, dass die Hauptwurzel verschwindet und von Adventivwurzeln ersetzt wird?

Die Ursache ist nicht schwer zu finden.

Es ist leicht, in der Natur zu constatiren, dass die Wurzeln der Hydrophyten überhaupt nur eine kurze Zeit leben, was auch Schenck bei der Behandlung der Biologie der Wasserpflanzen hervorhebt (389). Aller Wahrscheinlichkeit nach beruht dies auf dem mangelnden Luftgehalt, wodurch die Intensität des Lebensprocesses herabgesetzt wird und der bei dem im Sumpfboden vorhandenen Reichthum an organischen Stoffen die Entstehung von die Wurzeln angreifenden Fäulnisprocessen begünstigt (vgl. 379, pag. 238). Andererseits wirkt der Wassergehalt des Bodens als ein Reiz zu steter Bildung neuer Wurzeln von der Stammpartie aus.

Von teleologischem Gesichtspunkte ist es einleuchtend, dass diese Anordnung für die Hydrophyten von grosser biologischer Bedeutung ist; wenn sich die Keimwurzel zu einem reich verzweigten Wurzelbaum und zum Träger sämtlicher Wurzeln entwickelte, so würde ja, da sie vom Tode getroffen wurde, dadurch das ganze Wurzelsystem der Pflanze zerstört werden und somit das ganze Wurzelmaterial verloren gehen. Hingegen bedeutet es für die Vitalität der Pflanze wenig, wenn die auf einem primären Stadium stehende Keimwurzel und die wenig verzweigten Adventivwurzeln allmählich absterben, da, wie ge-

1) Bei *Impatiens noli tangere* und *Cardamine silvatica* dürfte wohl dagegen die schwache Entwicklung und das Schwinden der Hauptwurzel mit der Lebensweise in Zusammenhang stehen. Vgl. oben pag. 138 f.

sagt, neue Wurzeln mit Leichtigkeit am zuwachsenden Stamm gebildet werden.

Um nun zu einer Betrachtung der Adventivwurzeln der Hydrophilen überzugehen, so muss zuerst hervorgehoben werden, dass diese in Aussehen und Bau nicht mit den an Landpflanzen experimentell hervorgerufenen Wasserwurzeln übereinstimmen. Letztere sind im Allgemeinen dünn, erstere dagegen meistens relativ dick; sie haben sich durch Ausbildung grosser Luftlacunen dem Medium angepasst.

Hydrophyt-Adventivwurzeln mit reichlicherer Nebenwurzelsbildung. Wie oben (pag. 160) erwähnt wurde, sind die Wurzeln der Sumpfpflanzen im Allgemeinen gleichförmig nebenwurzelsbildend mit einfachen oder wenig verzweigten Nebenwurzeln. Auch letztere sind in der Regel ziemlich stark. Doch gibt es eine Anzahl Sumpfpflanzen, deren Nebenwurzeln in dieser Hinsicht einen Uebergang zu einem auf eine energischere Absorption abgesehenen Typus bilden, indem sie sowohl ziemlich reich verzweigt als auch fein sind. Hierher gehören z. B. *Juncus squarrosus* L. (Fig. 3 Taf. XVIII) (die Nebenwurzeln äusserst fein), *J. effusus* L. (Fig. 4 Taf. XVIII), *J. conglomeratus* L. und *J. filiformis* L. (Nebenwurzeln etwas stärker). Auch *Phragmites communis* Trin. hat Nebenwurzeln, die ein paar Mal verzweigt sind. Alle diese Arten wachsen in der Regel auf nährstoffärmeren Standorten und können ja auch auf stets oder zeitweise trockenem Boden vorkommen. Besonders gilt dies von *Juncus squarrosus* und *Phragmites communis*. Bezüglich des ersteren bemerkt Buchenau (38, pag. 46), dass er „auf dürre Heiden hinausgeht“ und (38, pag. 185), dass er „auf Heiden und feuchtem Sandboden verbreitet ist“. Er constatirt zugleich, dass die Blätter xerophile Anpassung zeigen (38, pag. 46).<sup>1)</sup>

Dass *Phragmites communis* auf trockenem Sand vorkommen kann, ist von Buchenau und von Warming (482, pag. 182) constatirt worden. In diesem Zusammenhang könnte auch *Nardus stricta* angeführt werden, dessen Wurzelbildung (die oben pag. 151 behandelt wurde) derjenigen von *Juncus squarrosus* ähnelt, und der wie diese Art sowohl auf exquisit nassen (nährstoffarmen) als auf exquisit trockenen (sandigen) Localitäten auftritt<sup>2)</sup>.

Einmal verzweigte Nebenwurzeln, d. h. Wurzeln dritter Ordnung, sind bei den Sumpfpflanzen gar nicht selten; man trifft sie mehr

1) Vgl. auch N. H. Nilsson, Einiges über die Biologie der schwedischen Sumpfpflanzen. Bot. C. Bd. 76, 1898, pag. 3.

2) Vgl. 482, pag. 188; 154; Nilsson l. c., etc.

weniger constant bei manchen Carices, *Scirpus lacustris* L., *S. maritimus* L., *Glyceria fluitans* R. Br., *Myosotis palustris* Roth, *Menyanthes trifoliata* L., *Valeriana dioica* L. u. a.

Der Nymphaeatypus. Bei der Mehrzahl der Sumpfpflanzen sind indessen die Nebenwurzeln einfach oder tragen nur ver-

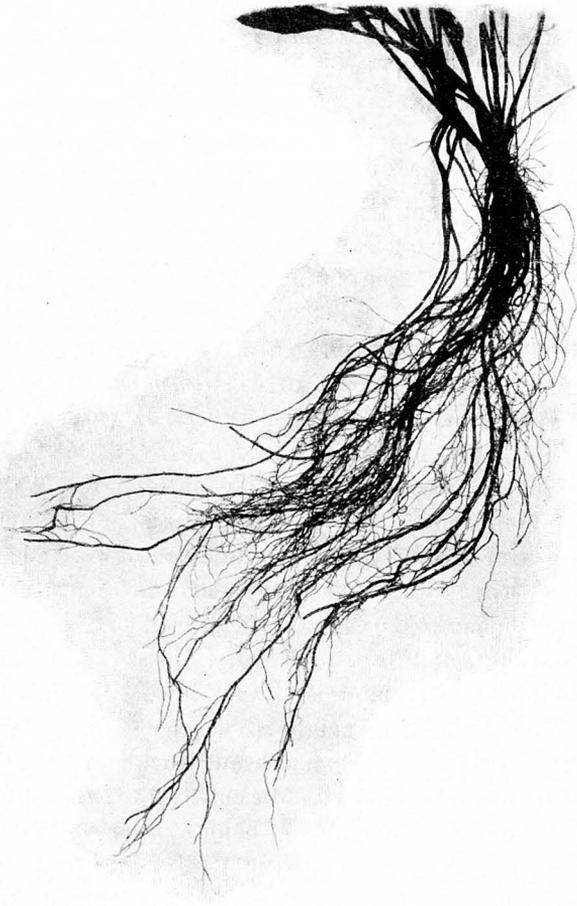


Fig. 14. Wurzelsystem von *Ranunculus Flammula* L. ca.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

einzelte Zweige. Dies ist der Fall z. B. bei *Sium angustifolium* L. und *S. latifolium* L., *Ranunculus Lingua* L. und *R. Flammula* L. (Fig. 14)<sup>1)</sup>, *Caltha palustris* L., *Naumburgia thyrsoflora* Reich. (Fig. 4 Taf. XVII), *Senecio paludosus* L., bei den

1) Aus Versehen ist in meiner vorläufigen Mittheilung (Bot. N., 1900, pag. 215) *Ranunculus Flammula* dem *Lobelia*typus subsummirt worden.

Sparganium-Arten, *Acorus Calamus* L., *Juncus castaneus* Sm. (Fig. 15), *J. biglumis* L. und *J. triglumis* L., *Triglochin palustre* L., *Alisma Plantago* L., *Eriophorum angustifolium* Roth., *Eleocharis palustris* R. Br. u. a.

Auch der Classe der Limnaeen angehörige Pflanzen (vgl. 483, pag. 127 ff.) haben Wurzeln von diesem Typus, und zwar besonders die mit Schwimmblättern versehenen, wie *Nymphaea* und *Nuphar*, aber auch Arten mit gänzlich submersen Spross wie *Hippuris vulgaris* L. v. *fluviatilis*.

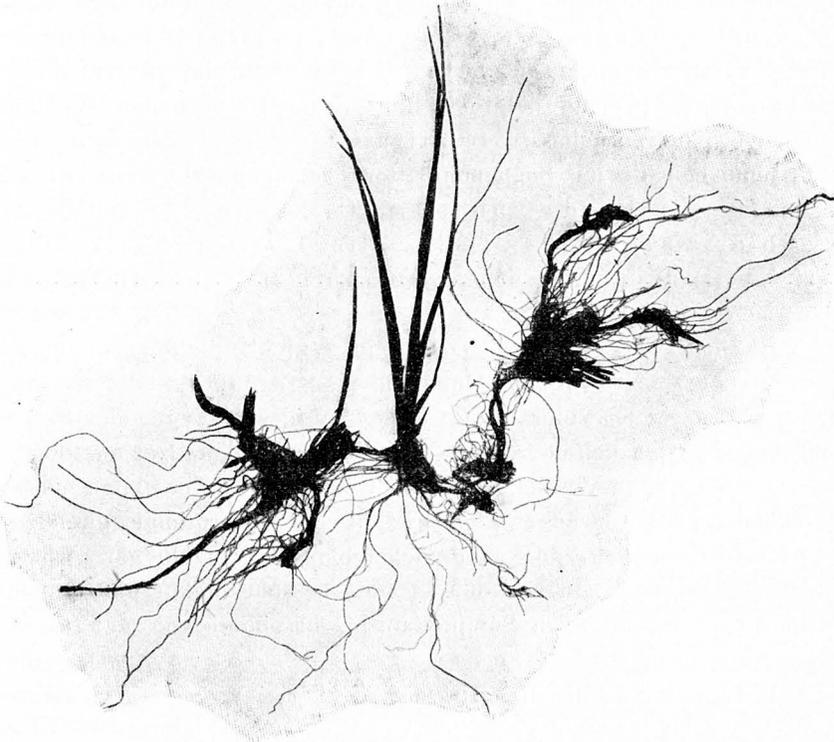


Fig. 15. *Juncus castaneus* Sm., aus nassem Lehm Boden. Beinahe  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

Der betreffende Typus findet sich sogar bei Pflanzen, welche auf dem Uebergange zur Genossenschaftsclassen der Hydrochariten stehen (vgl. 483, pag. 116 ff.), indem sie wenigstens können frei schwimmend sein, z. B. *Myriophyllum*-Arten, *Pontederia*.

Der Lobeliatypus. Gleichwie alle Uebergänge zwischen dem Typus mit verzweigten und dem mit einfachen Nebenwurzeln vorhanden sind, so geht der letzterwähnte ohne Grenze in einen noch

weiter reducirten Typus, wo die Wurzeln erster Ordnung keine Nebenwurzeln bilden, über.

Uebergangsformen dieser Art trifft man schon bei gewissen Sumpfpflanzen wie *Scirpus pauciflorus* Lightf., *Catabrosa algida* Fr., *Iris spuria* L., *Stratiotes aloides* L. u. a., unter den Limnaeen bei z. B. *Hottonia palustris* L. (die ja auch freischwimmend sein kann) und die submersen *Potamogeton pectinatus* L. und *P. crispus* L., welche feine Wurzeln mit einzelnen Nebenwurzeln besitzen.<sup>1)</sup>

In der Regel ganz ohne Nebenwurzeln sind unter den Sumpfpflanzen *Ranunculus pygmaeus* Wg., die *Drosera*-Arten (Fig. 7 Taf. XVIII), *Scirpus parvulus* Roehm. et Sch., *Hydrocotyle vulgaris* L. (welche habituell und biologisch sich den Waldmullpflanzen nahe anschliesst), *Saxifraga rivularis* L. u. a., unter den Limnaeen die mit Schwimmblättern versehene *Hydrocleis*, die submersen *Bulliarda aquatica* DC., *Elatine*-Arten, *Montia*, *Subularia aquatica* L., *Lobelia Dortmanna* L. (Fig. 6 Taf. XVIII) u. a., unter den Hydrochariten *Hydrocharis Morsus Ranae* L. und *Lemnae*.<sup>2)</sup>

Es liegt auf der Hand, dass ein Wurzelsystem aus einfachen Adventivwurzeln sowohl als Haft- wie als Saugorgan wenig leistungsfähig sein muss, besonders wenn, wie es bei diesem Typus der Fall ist, Wurzelhaare gänzlich oder so gut wie gänzlich fehlen. Der anatomische Bau ist bei diesen Wurzeln auch kein solcher, dass er einigermaassen erheblichere Anforderungen an Festigkeit oder Absorption erfüllen kann. Solche Ansprüche werden aber auch an diese Wurzeln gar nicht gestellt. Dies gilt schon von den in stets nassem Boden und feuchter Atmosphäre vegetirenden Sumpfpflanzen, besonders von den niedrig-

1) Auch eine und dieselbe Art kann je nach dem Vorkommen an verschiedenen Localitäten sowohl diesen stark reducirten als einen vollkommeneren Wurzeltypus besitzen. Dies ist der Fall z. B. bei *Parnassia palustris* L., die auf trockenem Boden zahlreiche und sogar ziemlich reich verzweigte Nebenwurzeln entwickeln kann, auf Sumpfboden dagegen öfters vollkommen ohne Nebenwurzeln auftritt.

2) Erst nachdem diese Abtheilung schon lange fertig vorgelegen hatte, kamen mir Warming's Botaniske Exkursioner 3 Skarridsö (484) in die Hände. In dieser Arbeit beschreibt der Verf. an mehreren Stellen als die typische Wasserwurzelform die mit kurzen, unverzweigten, dichten Nebenwurzeln versehene, und bemerkt, dass es noch einen anderen Typus von Wasserwurzeln gibt, nämlich die nicht nebenwurzelnbildenden (wie bei *Lobelia Dortmanna*); a. Arb. siehe namentlich pag. 171, 196, 197.

wüchsigen, aber natürlich in noch höherem Grade von den im Wasser untergetauchten Pflanzen, bei denen ja die Transpiration wegfällt (vgl. 389, 390) und von den freischwimmenden. Innerhalb der Gruppe der letzteren werden auch die ganz wurzellosen *Lemna arrhiza* L., *Ceratophyllum* (wo doch bei der Keimung Wurzeln gebildet werden), *Utricularia* u. a. angetroffen.

### Die Pfahlwurzel.

Wir kehren jetzt zu unserem Ausgangspunkt, die Hauptwurzel der Annuellen, zurück. Es wurde oben (pag. 132 f.) hervorgehoben, dass der Ruderattypus in erster Linie einen Saugwurzeltypus darstellt und dass er ausgebildet wird, wenn die Ansprüche an die absorbirende Function grösser, die Ansprüche an die Haftfunction aber geringer sind und wenn die Bodenqualität für eine ausgiebige Saugwurzelbildung geeignet ist. Es wurde darauf als ein Centraltypus unter den primären Wurzelsystemen eine Form hingestellt, welche angeblich bei *Atriplex*-Arten, *Lampsana* u. a. vorkam, eine Form, welche offenbar grösseren Anforderungen an das Wurzelsystem als Haftorgan bei etwas weniger günstigen Bedingungen für die Nebenwurzelbildung entspricht. Ebenso wie von diesem Typus alle Uebergänge zu dem „exclusiven Ruderattypus“, wenn ich so sagen darf, d. h. zu dem Typus, wo der Hauptwurzelstamm immer mehr für die absorbirenden Nebenwurzeln zurücktritt, so findet sich auch eine vollständige Serie von Uebergangsformen in der entgegengesetzten Richtung. In dem Maasse nämlich, wie einerseits die Bedingungen für die Saugwurzelbildung weniger günstig werden, andererseits die Anforderungen an die Haftfunction der Wurzeln grösser werden, übernimmt der Wurzelstamm die Führung innerhalb des Wurzelsystemes, seine Kraft wird vermehrt, er geht tiefer in den Boden hinab und wird zu einer Pfahlwurzel. Mit dem Namen Pfahlwurzel hat man öfters ein von einer Hauptwurzel mit ihren Nebenwurzeln gebildetes Wurzelsystem im Allgemeinen bezeichnet. Es dürfte indessen angemessen sein, dieser Benennung einen besonderen, engeren Sinn zu geben. Ich bezeichne also mit dem Namen Pfahlwurzel einen öfters pfahl- oder zapfenähnlichen, mehr weniger tief hinabdringenden, nach unten schmaler werdenden Hauptwurzelstamm, der sich nicht in Zweige auflöst und in den völlig typischen Fällen nur Absorptionswurzeln bildet, welche durch ihre Feinheit sich stark von jenem unterscheiden. Wenn wir uns der im Vorhergehenden (pag. 117, 127 f.) dargestellten Auseinandersetzungen und Versuchsergebnisse erinnern, auf

welche, um Wiederholungen zu vermeiden, hier hingewiesen wird, so werden wir zu erwarten haben, dass der Pfahlwurzeltypus theils bei Pflanzen, die eine starke Verankerung nöthig haben, theils bei Xerophyten anzutreffen sei. Ausserdem bleibt noch ein anderes wichtiges Moment zu berücksichtigen.

In den allgemeinen Betrachtungen über die Functionen der Wurzeln (pag. 117f.) wurde als das idealste Speicherorgan derjenige Wurzeltypus charakterisirt, der bei der geringsten Verzweigung das grösstmögliche innere Volumen und die kürzesten Transportwege für die Reservenernahrung besitzt. Es ist einleuchtend, dass gerade der Pfahlwurzeltypus diesem Ideale am besten entspricht. Auch ist die Pfahlwurzel, wenn sie zur typischen Ausbildung gelangt, in der Mehrzahl der Fälle ein Speicherorgan. Sie kann als haftende und nahrungsspeichernde Hauptwurzel charakterisirt werden.

#### A. Die Pfahlwurzel bei den Annuellen.

Die eigentlichen Annuellen haben ja ein besonderes vegetatives Speicherorgan nicht nöthig; auch hat die Hauptwurzel, falls sie auch vom Pfahlwurzeltypus ist, bei ihnen nicht den Charakter einer Speicherwurzel. Wir werden in einem anderen Zusammenhange eingehend nachweisen, wie in Abhängigkeit hiervon sich ein Unterschied im anatomischen Baue der annuellen Hauptwurzel, sie mag nun von Ruderat- oder Pfahlwurzeltypus sein, und der bienen-perennen geltend macht. Hier wie in der Mehrzahl der Fälle decken sich die morphologischen und anatomischen Typen nicht mit einander. Ohne hier auf Einzelheiten einzugehen, will ich nur hervorheben, dass die bienen-perenne Hauptwurzel im Zusammenhange mit ihrer Function als Speicherorgan und im Zusammenhange damit, dass schon ihre Form, abgesehen von ihrem Baue, sie zu einem guten Haftorgan macht, im Allgemeinen einen mehr parenchymatischen Bau und schwächer ausgebildete Holzelemente besitzt als die annuelle Hauptwurzel, die sich dagegen durch ihren starken Holzkörper auszeichnet.

Was die Annuellen betrifft, so sind es also nur die beiden vorher berührten Momente, das Verankerungsbedürfniss und die Bodenqualität, welche mit der Entstehung eines Wurzelsystemes vom Pfahlwurzeltypus im Zusammenhang stehen.

Von annuellen Pflanzen, deren Wurzelsysteme sich dem Pfahlwurzeltypus mehr weniger nähern, ohne ihn doch völlig zu erreichen, erwähne ich *Polygonum aviculare* L. (Fig. 16), *Cakile mari-*

tima Scop., *Atriplex litoralis* L. und andere *Atriplex*-Arten, *Saxifraga tridactylites* L. (vgl. unten pag. 170), *Draba nemorosa* L. u. a.

Eine mehr typische Pfahlwurzel haben unter anderen Annuellen *Gentiana campestris* L., *Arnoseris minima* (L.) Schweig. et Koerte, *Hypochaeris glabra* L. (völlig typisch), *Arabis Thaliana* L., *Spergularia campestris* Aschers., *Torilis Anthriscus* (L.) C. G. Gmel., *Cannabis sativa* L. (Fig. 17).<sup>1)</sup>

Indessen liegt es ja in der Natur der Sache, dass die Pfahlwurzel in ihrer typischen Form bei den Annuellen nicht gemein sein kann, ist sie ja doch nicht die Wurzelform, welche an die rasche Entwicklung und energische Absorption jener Pflanzen angepasst ist.

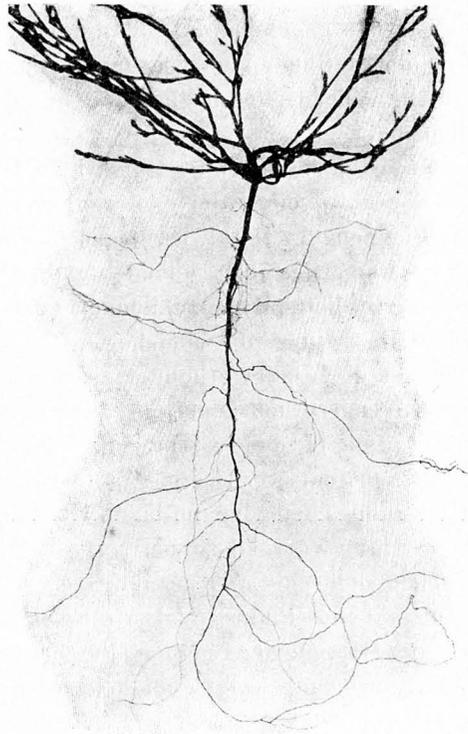


Fig. 16. *Polygonum aviculare* L. Etwas mehr als  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

#### B. Die Pfahlwurzel bei den Biennen.

Dagegen ist die fragliche Wurzelform um so häufiger bei den Biennen, ja sie ist die typische Wurzelform der Biennen. Bei den zweijährigen Gewächsen bleibt bekanntlich die bei der Keimung gebildete persistierende Hauptachse während des ersten Jahres unentwickelt und erzeugt in dieser Zeit nur eine Rosette von grundständigen Blättern und eine Knospe, aus welcher der florale Stamm des nächsten Jahres hervorgeht (vgl. z. B. 480, pag. 14; 310, pag. 33; 2, pag. 4). Ihre Entwicklung ist also erheblich langsamer als die der Annuellen und die Transpiration der basalen Blattrosette selbst-

1) Es verdient hervorgehoben zu werden, dass einige von diesen Pflanzen in morphologischer Beziehung einen Uebergang zu den biennen Pflanzen bilden (vgl. 480, pag. 13).

verständlich gering; das Absorptionsbedürfniss ist infolge dessen in diesem ersten Jahre auch gering. Wenn im folgenden Jahre grössere Ansprüche in dieser Beziehung an das Wurzelsystem gestellt werden, hat es schon genügende Ausbildung erreicht, um sie erfüllen zu können. Die hier stattfindende langsamere Entwicklung des Wurzelsystemes steht in voller Uebereinstimmung mit dem Lebensprocesse der ganzen Pflanze.

Es ist erst bei den zweijährigen Gewächsen, wo die Pfahlwurzel den Charakter eines Speicherorganes bekommt. In der Regel ist bei den Biennen die Pfahlwurzel das eigentliche Speichermagazin, indem die Stammartie allzu unbedeutend ist, um in dieser Hinsicht eine grössere Rolle spielen zu können (vgl. 480, pag. 14). Was für eine grosse Bedeutung die speichernde Function bei der Entstehung der Pfahlwurzel besitzt, erhellt auch daraus, dass, wie Warming (480, pag. 15) hervorhebt, eine Anzahl Biennen, wie *Draba verna* L., *Saxifraga tridactylites* u. a., bei denen die rosettenförmig angeordneten Blätter sich den Winter über frisch erhalten und zweifelsohne einen Theil der nöthigen Reservenahrung führen, eine recht kleine Hauptwurzel besitzen. Diese bilden ja auch einen Uebergang zwischen den ein- und zweijährigen Pflanzen (480, pag. 13, 15). In Bezug auf die Pfahlwurzel als Speicherorgan finden sich also innerhalb der Gruppe der Biennen alle Abstufungen von dem einen Extremtypus, der Hauptwurzel bei den soeben erwähnten, sich unmittelbar an die Annuellen anschliessenden Pflanzen, bei denen ihre Bedeutung und Ausbildung in dieser Hinsicht gering ist, zu dem anderen Typus, der von den in der Cultur entstandenen Wurzeln der Rübe, Pastinake u. s. w. repräsentirt wird, und wo die Speicherfunction in einer fast abnormen Weise in den Vordergrund getreten ist. Dabei erreichen die oben erwähnten Veränderungen ihren Höhepunkt; die Holzelemente werden bis zum Schwinden reducirt, die Nebenwurzeln werden spärlicher und erlangen ganz und gar den Charakter von Saugwurzeln; der Unterschied zwischen ihnen und der Hauptwurzel wird demgemäss immer mehr verschärft.

Dass die Saugwurzelbildung beim Vorhandensein unterirdischer Speicherorgane, sie mögen diesen oder jenen morphologischen Werth besitzen, herabgesetzt wird, ist eine Erscheinung, die überall vorkommt; sie ist auch nicht schwer zu verstehen, wenn man sich vergegenwärtigt, dass die Pflanze in der safterfüllten Parenchymmasse des Speicherorganes zugleich ein werthvolles Wasserreservoir besitzt. Dass wiederum die vorhandenen Nebenwurzeln in der Regel zarte

Saugwurzeln bleiben und in ein Verstärkungsstadium, worin sie gröber und kräftiger werden, nicht eintreten, kann auch nicht befremden, denn ausser der starken Pfahlwurzel sind keine Haftwurzeln von nöthen; die mit einer solchen Wurzel versehene Pflanze kann mit einer Bildsäule, die auf einem im Boden befindlichen Sockel ruht, verglichen werden.

Die biennen Culturpflanzen, deren Pfahlwurzel zu einer mehr weniger stark deformirten Speicherwurzel verwandelt worden, sind ja allbekannt: Pastinak, Mohrrübe, Rübe, Kohlrübe, Runkelrübe, rothe Rübe sind einem jeden bekannte Formen. Von wildwachsenden zweijährigen Pflanzen hat beispielweise *Campanula Rapunculus* L. (Fig. 18) eine ausgeprägte Speicherwurzel.

Bei den wildwachsenden zweijährigen Pflanzen, und zwar auch bei den Stammformen der oben erwähnten Culturpflanzen, hält sich doch im Allgemeinen die Pfahlwurzel als Speicherorgan so zu sagen innerhalb mehr normaler Grenzen; sie

hat keine so grosse Umwandlung von dem Bau der Hauptwurzel der Annuellen erlitten; die Zugfestigkeits- und die Wassertransportorgane, d. h. die verholzten Elemente, sind hier lange nicht so reducirt. In ihrem Habitus haben diese Pfahlwurzeln auch ein mehr normales Gepräge: der Stamm ist schmaler, mehr tiefgehend und trägt zahlreichere Nebenwurzeln.

Von Biennen mit Pfahlwurzel von diesem Typus erwähne ich: *Dipsacus pilosus* L., *Reseda luteola* L., *Plantago Coro-*

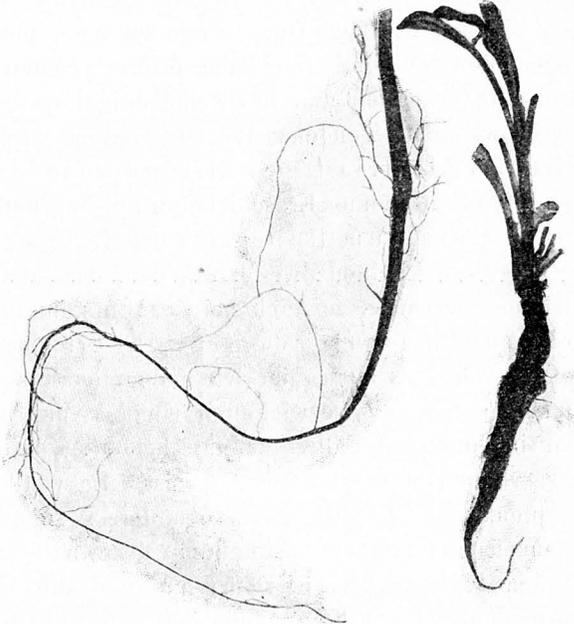


Fig. 17. Wurzelsystem von *Cannabis sativa* L. Beinahe  $\frac{1}{2}$  nat. Gr. — Fig. 18. *Campanula Rapunculus* L. Beinahe  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

nopus L. (die ja auch einjährig sein kann), *Carum Carvi* L., *Erysimum hieraciifolium* L., *Brassica campestris* L.  $\beta$  biennis Metzg., *Lepidium campestre* L. (R. Br.), *Oenothera biennis* L., die wildwachsenden Formen von *Daucus Carota* L. und *Pastinaca sativa* L. u. s. w.

Es liegt in der Natur der Sache, dass ebenso wie alle Uebergangsformen zwischen der typischen Pfahlwurzel und der extremen Speicherhauptwurzel vorhanden sind, und gleichwie bei den Annuellen eine continuirliche Serie Zwischenformen den Uebergang zwischen dem Ruderattypus und dem Pfahlwurzeltypus vermittelt, so auch bei den Biennen derartige Uebergänge zwischen den letzterwähnten Typen angetroffen werden. Ich habe öfters gesehen, wie die Pfahlwurzel frühzeitig gespalten und in Zweige aufgelöst worden war (wenn auch diese Zweige die Tendenz sich zu erhalten selten aufgeben), z. B. bei *Silene rupestris* L., *Saxifraga adscendens* L. (sie wachsen ja auch oft in dünner Erdschicht auf Felsengrund), *Arabis Gerardi* Bess., *Geranium Robertianum* L. u. a.

Es dürfte keinen Zweifel erleiden, dass gleichwie bei der Wurzelbildung überhaupt, so auch bei der Entstehung der Pfahlwurzel und der Speicherhauptwurzel die Erbllichkeit eine bedeutungsvolle Rolle spielt, wenn es auch hier wie immer äusserst schwer und meistens unmöglich ist, die verwickelten Knäuel von Einflüssen zu entwirren und in concreten Fällen zu entscheiden, was auf die Rechnung der angeerbten Tendenz zu schreiben ist. So viel lässt sich indessen behaupten, dass gleichwie gewisse andere Wurzeltypen vorzugsweise bei Pflanzen aus einem bestimmten Verwandtschaftskreise angetroffen werden (vgl. den *Silphium*typus und die Compositen [pag. 153] sowie den bei den Ranunculaceen und Verwandten vorherrschenden Wurzeltypus [pag. 151 f.] und den Wurzeltypus der Orchideen [pag. 143 f.] u. s. w.), so scheint auch die Neigung, pfahlförmige Hauptwurzeln zu bilden, bei gewissen Familien grösser als bei anderen zu sein. Ich denke hierbei insbesondere an Umbellaten und Cruciferen, unter denen eine grosse Anzahl sowohl von Annuellen als Biennen und Perennen eine mehr weniger typische Pfahlwurzel besitzen.

### C. Die Pfahlwurzel bei den Perennen im Allgemeinen.

Es wurden die Perennen erwähnt. Wir haben uns bis jetzt ausschliesslich mit der Pfahlwurzel der Annuellen und Biennen beschäftigt; allein sie ist ja keineswegs auf diese beschränkt. Bei einer grossen Anzahl mehrjähriger Gewächse persistirt bekanntlich die Keim-

wurzel während des ganzen Lebens der Pflanze (oder wenigstens während längerer Zeit) und stellt ihr eigentliches Perennierungsorgan dar. Wie bedeutungsvoll das Vorhandensein oder Fehlen einer persistirenden Hauptwurzel für die krautartigen Perennen auch sein mag, so dürften doch diese Verhältnisse schwerlich einen geeigneten Grund für die Eintheilung dieser Pflanzen in morphologische Hauptgruppen abgeben können. Die Dauerhaftigkeit der Hauptwurzel wird allzu sehr von der Umgebung direct beeinflusst, um dazu geeignet zu sein (vgl. oben pag. 125 ff.). Es könnte dabei auch nicht vermieden werden, dass einerseits morphologisch weit verschiedene Formen zusammengeführt werden würden und dass andererseits Formen, welche sowohl systematisch als morphologisch, und zwar in Bezug auf ihre ganze Entwicklungsweise, offenbar nahe mit einander verwandt sind, getrennt werden müssten, wie z. B. *Primula*-Arten (s. unten pag. 183 f.) und *Plantago*-Arten. Warming, welcher dem Persistiren der Keimwurzel eine grosse Bedeutung bei einer morphologischen Gruppierung der Perennen beimisst, macht selbst auf das soeben erwähnte Verhältniss aufmerksam (480, pag. 27), wobei er als Beispiele die *Plantago*-Arten sowie *Taraxacum* (mit Pfahlwurzel) und *Leontodon autumnale* L. (das ein Rhizom mit Adventivwurzeln besitzt) anführt. Andererseits ist es unzweifelhaft, dass das Persistiren oder Schwinden der Keimwurzel ein wichtiges Moment bei einer natürlichen morphologischen Gruppierung der Perennen sein muss.

Bevor ich zur Besprechung der Pfahlwurzel bei verschiedenen Arten von Perennen übergehe, will ich die Bemerkung vorausschicken, dass die Pfahlwurzel der krautigen Perennen, ebenso wie die der Biennen, Uebergangsformen zum Ruderattypus zeigen kann. Allerdings hat sie fast immer den für den Pfahlwurzeltypus charakteristischen Zug, dass sie von der Basis nach unten zu schmaler wird, allein es ist gar keine ausnahmslose Regel, dass der Wurzelstamm durch das ganze Wurzelsystem erhalten wird. Auch hier findet man häufig Fälle, wo der Wurzelstamm sich in Zweige spaltet und in diese mehr weniger vollständig aufgeht, wodurch ja das Wurzelsystem sich dem Ruderattypus nähert. Diese Form des Wurzelsystems sah ich öfters, z. B. bei Rasenperennen wie *Cerastium*-Arten, *Sagina nodosa* Fenzl, wo auch Adventivwurzeln vorhanden sind (wie bei den Rasenperennen überhaupt).

Im Uebrigen zeigt natürlich die Pfahlwurzel der mehrjährigen Pflanzen, je nach der Beschaffenheit des oberirdischen Systemes der Pflanze, der grösseren oder geringeren Bedeutung der Wurzel als

Speicherorgan, der Bodenbeschaffenheit u. s. w., einen unendlichen Formenreichthum.

In Bezug auf die Beschaffenheit des Wurzelstammes kann man bei der Hauptwurzel, sie sei nun annuell, bienn oder perenn, zwei Hauptformen, die im engsten Zusammenhange mit dem inneren Bau stehen, unterscheiden. Eine Hauptwurzel kann entweder fleischig oder holzig sein. Die erstere hat vorwiegend parenchymatischen Bau und erheblichere Dicke, letztere ist dünner und stärker verholzt. Es muss hervorgehoben werden, dass, was von der Hauptwurzel gesagt wurde, keineswegs nur von ihr gilt; auch die Adventivwurzeln können gleichwie die Hauptwurzeln fleischig<sup>1)</sup> oder holzig genannt werden, je nachdem die parenchymatischen oder die verholzten Elemente der Wurzel ihr Gepräge aufdrücken; und immer sind die Wurzeln der ersteren Art mehr weniger dick, die letzteren dünn. So sind z. B. die Wurzeln vom Saprophyttypus fleischig, die Adventivwurzeln der Xerophyten hingegen gewöhnlich holzig. Bei den Adventivwurzeln werden aber die Unterschiede nicht so scharf ausgeprägt wie bei den Hauptwurzeln, was ja nicht befremdend ist, da ja die secundären Veränderungen bei jenen nicht so gross sind; eine grosse Anzahl — die Mehrzahl — der Adventivwurzeln kann eigentlich weder zur einen, noch zur anderen Kategorie geführt werden.

Was dagegen die Hauptwurzeln betrifft, so zeigt, wie schon angedeutet wurde, die Hauptwurzel der Annuellen fast immer den holzigen Typus; bei den Biennen ist sie (vgl. pag. 170 f.) in dieser Hinsicht schwankend und oft intermediär, bald fast holzig, bald exquisit fleischig.

Es wurde erwähnt, dass die Adventivwurzeln der Xerophyten gewöhnlich holzig sind; dies ist dagegen durchaus nicht mit der Hauptwurzel perennirender Xerophyten der Fall (bei den annuellen Xerophyten ist sie ausgeprägt holzig); *Pulsatilla pratensis* Mill. z. B. hat eine ausgeprägt fleischige Pfahlwurzel. Andere Beispiele von Perennen mit fleischiger Pfahlwurzel sind *Eryngium maritimum* L., *Stenhammaria maritima* Reich., *Plantago maritima* L. u. a. Eine holzige Pfahlwurzel besitzt dagegen z. B. *Plantago lanceolata* L. — Ich will in diesem Zusammenhange nicht auf die hierbei einwirkenden causalen Momente eingehen; eine bessere Gelegenheit dazu wird sich bei der künftigen

1) Als eine „Varietät“ von der fleischigen Wurzel kann man die schwammige Wurzel der Hydrophyten bezeichnen, wo das stark entwickelte Parenchym durch einen Desorganisationsprocess lacunös wird.

Behandlung der anatomischen Structur der betreffenden Wurzelformen darbieten.

Was den Einfluss der Bodenbeschaffenheit auf die Ausbildung einer Pfahlwurzel überhaupt bei den Perennen betrifft, so muss zuerst bemerkt werden, dass natürlich auch hier ein grösserer Wassergehalt des Bodens die Bildung von Adventivwurzeln anstatt einer persistirenden Hauptwurzel constant veranlasst.

Auch dürfte man in grösster Allgemeinheit behaupten können, dass ein höherer Grad von Trockenheit des Bodens auch hier die Entstehung einer Pfahlwurzel begünstigt. Doch gestalten sich die Verhältnisse hier weit complicirter als bei Annuellen und Biennen, indem man bei den krautigen Perennen auch mit dem so vielgestaltigen und ebenfalls von den Bodenverhältnissen beeinflussten unterirdischen Stamme zu rechnen hat. Denn offenbar steht die Ausbildung der Keimwurzel zu einer persistirenden Pfahlwurzel, wie auch ihr Schwinden und Ersetztwerden durch Adventivwurzeln bei einer perennen Pflanze im engsten Zusammenhange mit ihrem ganzen Entwicklungslauf.

Es dürfte keinem Zweifel unterliegen, dass die Ausbildung des Wurzelsystemes einer keimenden Pflanze in derselben Weise, wie sie von anderen Verhältnissen, wie der Reservenernährung des Samens und der Beschaffenheit des oberirdischen Theiles der Keimpflanze, abhängig ist, auch in einem gesetzmässigen Zusammenhange mit der ganzen Beschaffenheit des definitiven Pflanzenkörpers und besonders des definitiven Wurzelsystemes steht. Es ist mir nicht möglich, in diesem Zusammenhange auf diese schwierigen und überaus wechselnden Verhältnisse einzugehen; ich hoffe jedoch künftig Gelegenheit zu finden, einzelne diesbezügliche Beobachtungen zu erweitern und zu vervollständigen.

Indessen dürfte es angemessen sein, über einige biologische Hauptgruppen von krautigen Perennen mit besonderer Rücksicht auf verschiedene Fälle von der Ausbildung der Keimwurzel zu einer persistirenden Pfahlwurzel einen kurzen Ueberblick zu nehmen. Hinsichtlich der Perennirungstypen schliesse ich mich der Uebersicht an, die auf diesem Gebiete von Areschoug (2) und H. J. Nilsson (310) gegeben worden ist.

Noch eine allgemeine Bemerkung bezüglich der Pfahlwurzel der perennen Gewächse muss ich indessen machen. Die Ausbildung und Dauerhaftigkeit der Pfahlwurzel steht offenbar im engsten Zusammenhange mit entsprechenden Eigenschaften beim Stamme. Für die Aus-

bildung einer kräftigen Pfahlwurzel mit den tiefgreifenden anatomischen Umwandlungsprocessen, die damit verbunden sind, wird ja ein grosses Quantum Assimilationsmaterial, viel Energie der Pflanze verbraucht; von vornherein steht es deshalb zu erwarten, dass eine solche Wurzel nicht zur Entwicklung gelangt, wenn die obwaltenden Verhältnisse bewirken, dass sie in kurzer Zeit überflüssig wird oder sogar abstirbt.

Das erstere ist offenbar der Fall theils bei Pflanzen mit verlängerten Stamminternodien, falls diese mehr weniger horizontal sind und Adventivwurzeln bilden, welche genügend zahlreich und kräftig sind, um die Function der Hauptwurzel übernehmen zu können, theils bei solchen, wo die Rolle der Hauptwurzel als Haft- und Speicherorgan von einem unterirdischen Stamme übernommen wird.

Das letztere ist hingegen der Fall theils bei den Hydrophyten (vgl. oben pag. 125), theils bei manchen anderen Pflanzen, wo ein bald eintretendes successive verlaufendes Absterben der älteren Partien stattfindet, ein Process, der die verschiedensten Formen annehmen kann und sich in dem extremsten Falle als ein Absterben der ganzen Pflanze mit Ausnahme von einer Knospe, in anderen Fällen aber als ein Aufheben der Continuität zwischen den älteren Stamm- partien und den jüngeren abspielt.

Es zeigt sich auch in der That, dass dieser Vorgang — der ja in seinem Wesen nur eine der wechselnden Aeusserungen der Begrenzung der Lebenskraft ist — ebenso wie die erstgenannten Fälle (und Combinationen von diesen Einwirkungen erblicken wir auch) eine stufenweise stattfindende Reduction der Ausbildung und Lebensdauer der Pfahlwurzel hervorruft. Specielle Beispiele werden sich im Folgenden darbieten.

#### D. Die Pfahlwurzel bei den verschiedenen Perennirungstypen.

Bei der Gruppe unter den mehrjährigen Pflanzen, welche Areschoug Rasenperennen nennt (2, pag. 5), bildet sich bei der Keimung eine oberirdische Achse, welche persistirt und die floralen, nach dem Blühen absterbenden Achsen erzeugt. Blätter und Zweige sind dicht zusammengedrängt, daher der Name. Die Rasenperennen schliessen sich also in ihrer Entwicklungsweise den Annuellen und zwar besonders den herbstkeimenden nahe an (2, pag. 5, 14; 480, pag. 13, 15). Dies ist auch in Bezug auf das Wurzelsystem der Fall, indem sich die Keimwurzel gewöhnlich zu einer bleibenden Hauptwurzel entwickelt.

Es ist jedoch hierbei zu bemerken, dass bei Formen, welche lange, kriechende, wurzelnde Ausläufer entwickeln, wie *Saxifraga oppositifolia* L. und viele andere, die an den Ausläufern gebildeten Adventivwurzeln natürlich eine Herabsetzung der Bedeutung und Ausbildung der Hauptwurzel herbeiführen.

Auch die adventiven Wurzeln, welche an den vom Stamme ausgehenden neuen Sprossen angelegt werden, scheinen bei Formen mit mehr gedrängtem Wuchs, so viel meine allerdings allzu spärlichen Beobachtungen bezeugen, im Allgemeinen Hauptwurzeltypus zu besitzen.<sup>1)</sup> Die functionelle Hauptwurzel der Rasenperennen, ob primär oder secundär, kann allerdings oft von der Basis gespalten werden und sich bald in grobe Zweige auflösen, wodurch sie nicht selten an den *Datisca*typus erinnert (pag. 136); allein der bei ihrem Wurzelsysteme gewöhnlich scharf ausgeprägte Unterschied<sup>2)</sup> zwischen den äusserst feinen absorbirenden Nebenzweigen und den gröbereren haftenden Wurzeln ist charakteristisch und hat seine biologische Bedeutung.

Dass ein Wurzelsystem, wo die haftenden Organe von einer oder wenigen Hauptwurzeln repräsentirt werden, für manche Rasenperennen das vortheilhafteste sein kann, begreift man leicht bei Betrachtung ihrer Wuchsform. *Saxifraga*- und *Sempervivum*-Arten z. B., welche hoch oben an Felsen wachsen, heftigen Winden ausgesetzt, in engen Ritzen, wo das Wurzelsystem wenig Gelegenheit hat, sich nach den Seiten zu entwickeln, können eine oder wenige kräftige Wurzeln, welche ihnen eine willkommene Befestigung geben, von nöthen haben. Man sieht auch zuweilen eine solche Hauptwurzel von z. B. *Saxifraga Cotyledon* L. die Felsenritze, wo die Pflanze sich festgesetzt hat, völlig ausfüllen und bis zu ihrem Grund eindringen.

Die Hauptwurzel der alpinen Rasenperennen erreicht bisweilen eine kolossale Entwicklung; sie gibt *Seignette* an (413, pag. 563), dass er bei *Silene acaulis* L., wo der oberirdische Stamm bekanntlich niedrig und kriechend ist, Wurzeln von beinahe 3 m Länge gefunden hat.

Innerhalb der Gruppe, welche *Areschoug* (2, pag. 8) im Anschluss an *Hj. Nilsson* (310, pag. 37, 92, 100) Stengelbasis-

1) Ueber den von *Koch* bei gewissen *Sedum*-Arten beschriebenen Dimorphismus der Wurzeln vgl. 216.

2) Der auch im inneren Bau ausgeprägt ist, wie wir in einem anderen Zusammenhange sehen werden.

perennen oder Pseudorhizompflanzen nennt, waltet ein unerhörter Formenreichthum sowohl im Stamm- als im Wurzelsysteme. Um die Organisation auch des letzteren völlig zu verstehen, wäre es hier nothwendig, den ganzen Entwicklungsgang zu betrachten und sich nicht auf eine Betrachtung des fertiggestellten Wurzelsystemes der ausgewachsenen Pflanze zu beschränken.

Auch die Stengelbasisperennen bilden ebenso wie die einjährigen Pflanzen bei ihrer Keimung eine verlängerte blättertragende oberirdische Achse.

In den allerdings mehr zu den Ausnahmen gehörigen Fällen [Nísson (310, pag. 38) führt als Beispiele *Phlox paniculata* L. und *Delphinium formosum* Hort. an], wo bei den hieher gehörigen Pflanzen das Blühen schon im Keimungsjahre eintritt, befindet sich die Pflanze überhaupt und auch das Wurzelsystem offenbar in ganz derselben Lage wie bei einjähriger Vegetation.

Tritt wiederum (wie es ja Regel ist) das Blühen nicht im ersten Vegetationsjahre ein, so kann es eintreffen, dass das ganze vegetative System und auch die Keimwurzel während dieses Jahres auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe stehen bleibt, allein es scheint doch gewöhnlicher zu sein, dass sowohl das oberirdische System wie das Wurzelsystem während des Keimungsjahres einen höheren Grad von Ausbildung erreicht und an die Stammform, die Annuellen, erinnert (vgl. 310, pag. 37; 2, pag. 8, 14).

Wenn also die Stengelbasisperennen während der ersten Lebensperiode einen Anschluss an die einjährigen Pflanzen zeigen, so schlagen sie bei ihrer späteren Entwicklung ganz andere Bahnen ein. Bei den Annuellen stirbt ja der ganze oberirdische Spross ab, nachdem die Samenreife eingetreten ist, und die Samen allein bleiben zurück, um die neue Generation zu erzeugen. Anders bei den Pseudorhizompflanzen. Der oberirdische Spross stirbt allerdings hier wie dort ab, allein der unterirdische Stammtheil überwintert und an ihm werden Knospen angelegt, die im folgenden Jahre zu neuen Stengeln auswachsen. Diese verhalten sich auf dieselbe Weise, d. h. ihre oberirdischen Theile sterben ab, während die im Boden befindlichen Theile fortleben und sich dem vorjährigen Stamme anschliessen; das im Boden befindliche Stammsystem nimmt in dieser Weise jährlich an Umfang und Stärke zu. Wenn die Stammgrundlage einer Pseudorhizopflanze eine erheblichere Entwicklung erreicht hat, so befindet sich also das Wurzelsystem in Bezug auf die an dasselbe gestellten Ansprüche unter ganz anderen Bedingungen als im ersten oder in

den ersten Vegetationsjahren, als das primäre Wurzelsystem das ganze Haftorgan darstellte. Der unterirdische Stamm bildet offenbar ein Haftorgan, das genügend effektiv sein kann, um eine Reduction der haftenden Wurzeln zu erlauben. Hier wie sonst treten überall, in mannigfachen Formen, die Correlationen zwischen der Ausbildung von Stamm und Wurzeln zu Tage. So z. B. schildert Koch in seiner monographischen Arbeit über die Crassulaceen (216, pag. 6—7), wie bei *Sedum Aizoon* L. und *S. Telephium* L. ein entgegengesetztes Verhältniss in Bezug auf die Entwicklung des oberirdischen Stammes und der Wurzeln waltet. Bei *Sedum Aizoon* ist es der unterirdische Stamm, welcher am meisten entwickelt ist und vorzugsweise die Reservnahrung birgt, bei *Sedum Telephium* (oder richtiger bei der ganzen Gruppe *Telephium*) ist dagegen diese Partie wenig entwickelt, während die Wurzeln die Speicherorgane bilden und quantitativ sowie qualitativ überlegen sind. Uebrigens wird bekanntlich (216, pag. 3 ff.; 480, pag. 34, 35, Fig. 3) die Hauptwurzel hier, obschon sie in der Regel zapfenähnlich anschwillt, doch von gleichfalls anschwellenden Adventivwurzeln, welche Knospen an der Stengelbasis angehören, überflügelt.

Ueberhaupt ist, wie Nilsson (310, pag. 101) hervorhebt, die Bildung von Speicherwurzeln bei den Pseudorhizompflanzen eine ziemlich gewöhnliche Erscheinung, die sich dadurch erklärt, dass der perennirende Stammtheil gewöhnlich einen geringen Umfang besitzt. So findet man sie z. B. bei *Dahlia variabilis* Desf., *Salvia patens* Benth., *Spigelia marylandica* L., *Asclepias*-Arten und vielen andern, deren unterirdischer Stamm stark reducirt ist (vgl. 310, pag. 93, 116—117, 127).

Auch in einer anderen Weise äussert sich bei einer Mehrzahl Pflanzen von diesem Typus die Neigung, die Function von Perennirungsorgan vom Stamm- auf das Wurzelsystem zu verlegen. Bei den soeben erwähnten Pflanzen gewinnen die Wurzeln auf Kosten des unterirdischen Stammes an Bedeutung als Perennirungsorgane, indem sie als Speicherorgane ausgebildet werden. Bei einer anderen Serie von Pseudorhizompflanzen, welche man (F. W. C. Areschoug, in Vorlesungen) als Wurzelperennen bezeichnen könnte, und zu welchen z. B. *Apocynum*-Arten, *Euphorbia Cyparissias* L., *Linaria vulgaris* Mill., *Aristolochia Clematitis* L., *Convolvulus arvensis* L., *Chamaenerium angustifolium* (L.) Scop. gehören, haben die Wurzeln eine mehr normale Gestaltung, sind lang und schmal; allein hier werden an horizontal kriechenden

Wurzeln Knospen angelegt, welche zu oberirdischen Stengeln auswachsen.<sup>1)</sup> (Siehe 480, pag. 85; 310, pag. 47, 95, 117, 121 ff.)

Bei den jetzt erwähnten Pflanzen fungirt also das adventive Wurzelsystem als ein Centrum für die Regeneration, welche hier stattfindet (vgl. 310, pag. 47, 117 ff.). Bei diesen — den Wurzelwanderern — wie auch bei den Pseudorhizompflanzen, wo der unterirdische Stamm das Centralorgan darstellt, und die in der Weise wandern, dass der horizontale unterirdische Stamm jährlich mit einem effectiven adventiven Wurzelsysteme versehen wird, wird die Bedeutung der Hauptwurzel, wie schon hervorgehoben, mit der vorschreitenden Entwicklung der Pflanze immer geringer, bis sie schliesslich zusammen mit der ältesten Stammpartie abstirbt und verschwindet.

Es gibt aber zahlreiche Pseudorhizompflanzen, bei denen der Entwicklungsgang insofern ein anderer ist, als die Hauptwurzel immer mehr an Stärke gewinnt und (zusammen mit dem mehr aufrechten unterirdischen Stamm) das eigentliche Centralorgan der Pflanze darstellt. Diese Pflanzen werden also im Gegensatz zu den vorhin erwähnten, um den Warming'schen Ausdruck zu benutzen, „stavnshundne“. So z. B. *Potentilla argentea* L., *Agrimonia*-Arten (480, pag. 24, 25), *Bocconia cordata* Willd., *Dielytra spectabilis* DC. (310, pag. 47, 128) u. a. In Zusammenhang hiemit findet eine Regeneration vom ältesten Stammtheile oder von der Pfahlwurzel statt (310, pag. 47, 128).

Adventive Hauptwurzeln. Es ist nicht die primäre Pfahlwurzel allein, die als ein Centrum für die Regeneration functioniren kann. Abgesehen von den soeben erwähnten Wurzelwanderern, wo Knospen an Nebenwurzeln gebildet werden, finden sich auch Pseudorhizompflanzen, bei denen einzelne Adventivwurzeln erster Ordnung eine kräftigere Ausbildung als die übrigen erlangen und, wenn man so sagen darf, fast die Rolle **secundärer (adventiver) Hauptwurzeln** spielen. Hj. Nilsson gibt an, dass bei *Amsonia salicifolia* Pursh. diese oder jene Wurzel (offenbar Adventivwurzeln erster Ordnung) stärker entwickelt und verdickt wird, wodurch eine Art Centralisation entsteht, die wiederum eine deutliche Regeneration zur Folge hat (310, pag. 116).

Diese Erscheinung, dass Adventivwurzeln eine Ausbildung erlangen, wodurch sie sich in Function und Bau einer Hauptwurzel nähern, verdient sicher eine grössere Aufmerksamkeit. Die Factoren, welche

1) Diese Erscheinung (Knospenbildung an Wurzeln) ist bekanntlich keineswegs auf die Pseudorhizompflanzen beschränkt (vgl. 478, 20, 21, 497 etc.)

hier wirksam sind, dürften dieselben wie bei der Entstehung der primären Pfahlwurzel sein, und zwar das Bedürfniss von Speicherorganen und von kräftiger Verankerung an gewissen Stellen sowie die erbliche Disposition dazu, Wurzeln vom Hauptwurzeltypus zu bilden.

Was den ersten Factor betrifft, so schliessen sich die „adventiven Hauptwurzeln“ den besonders bei Pseudorhizompflanzen (siehe oben pag. 179), aber auch bei Pflanzen von anderem morphologischen Typus vorkommenden Fällen an, wo gewisse Adventivwurzeln zu ausgeprägten Speicherorganen umgebildet werden; doch kommt es mir vor, als wären bei der Entstehung der „adventiven Hauptwurzeln“ die beiden letzteren Momente von grösserer Bedeutung.

Dutailly (88, pag. 1217) hat beobachtet, dass bei *Campanula Rapunculoides* L. an den Schuppen der Stolonen, falls die Schuppe steril bleibt, gewöhnliche verzweigte Wurzeln gebildet werden, aber an den Ausgangsstellen der Lichtsprosse eine spindelförmige Wurzel. Diese letzteren fungiren allerdings als Speicherorgane (310, pag. 178), allein bei einem Vergleich mit den Differenzen in der anatomischen Structur, welche Nilsson (310, pag. 132) bei *Campanula Trachelium* L. zwischen den entfernten und den dicht an den Lichtsprossen befindlichen Speicherwurzeln beobachtet hat, dürfte es mehr als eine Vermuthung sein, dass die Ausbildung der oben erwähnten, groben, tiefgehenden Wurzeln bei *C. Rapunculoides* auch mit dem Bedarf des Lichtsprosses an kräftiger Stütze im Zusammenhang steht. Andererseits äussert sich innerhalb der Gattung *Campanula* eine unverkennbare Tendenz zur Bildung von Hauptwurzeln<sup>1)</sup> (vgl. 478; 310, pag. 47, 130, 178).

Noch deutlicher tritt die Bedeutung der Haftfunction und der inhärenten Disposition in den Fällen hervor, wo bei einer Pflanze nicht einzelne Adventivwurzeln, sondern sämmtliche Hauptwurzeltypus erhalten. Dieser Fall scheint ziemlich selten zu sein. Er kommt indessen, ausser bei gewissen Rasenperennen (s. oben pag. 177), auch bei z. B. *Urtica dioica* L. (Fig. 19) vor. Die Adventivwurzeln sind hier grob, werden von der Basis allmählich zugespitzt, tragen vom Wurzelstamme wohl getrennte feine Zweige, in welche jener sich nicht auflöst — also Adventivwurzeln vom Pfahlwurzeltypus. Auch bei den terrestrischen grösseren *Epilobien* nähern sich die Adventivwurzeln mehr weniger dem Hauptwurzeltypus. Den erwähnten Fällen

1) Es verdient auch angeführt zu werden, dass Seignette (413, pag. 530) beobachtet hat, dass die Reservestoffe vorzugsweise in der Hauptwurzel gespeichert werden.

dürften sich auch verschiedene andere anschliessen; die Erscheinung verdiente zweifelsohne näher untersucht zu werden.



Fig. 19. *Urtica dioica* L. ca.  $\frac{3}{4}$  nat. Gr.

Die Rosettenperennen in der Abgrenzung, die Areschoug (2, pag. 9, 10) diesem Typus gibt, sind dadurch ausgezeichnet, dass sie bei der Keimung eine mehr weniger aufrechte, zum grössten Theile unterirdische Hauptachse bilden, welche kurze Internodien besitzt, im ersten Jahre eine Blattrosette entwickelt und (wenigstens in den typischen Fällen) während des ganzen Lebens der Pflanze als Centralorgan functionirt.

Wie Areschoug (2, pag. 11, 12, 14) gezeigt hat, findet sich bezüglich der Keimungsweise und der Ausbildung der Hauptachse oder überhaupt in Bezug auf den Entwicklungsgang des vegetativen Systemes ein continuirlicher Uebergang von den Annuellen durch die Biennen zu den Rosettenperennen. Auch hinsichtlich der Ausbildung des Wurzelsystemes schliessen sich die Rosettenperennen den Biennen unmittelbar an. Bei den letzteren wird ja die Keimwurzel typisch zu einer persistirenden Pfahlwurzel, welche unmittelbar in den Erdstamm übergeht und zusammen mit ihm das Centralorgan der Pflanze bildet, und dies dürfte auch bei den Rosettenperennen der ursprüngliche Entwicklungsgang sein. Es ist auch leicht zu verstehen, dass die aufrechte Lage und zusammengezogene Form des Erdstammes, wodurch eine Wanderung ausgeschlossen wird, die Ausbildung einer persistirenden Pfahlwurzel begünstigt. Eine solche haben unter anderen hieher gehörigen Arten z. B. *Taraxacum officinale* Web., *Hypochaeris maculata* L., *Armeria elongata* Koch, die *Stalice*-Arten u. s. w.

Doch tritt die Pfahlwurzel keineswegs durchgängig innerhalb dieser Gruppe auf. Es sind hier besonders zwei Gattungen, welche interessante Serien von Uebergängen von solchen Fällen, wo die Keimwurzel zu einer persistirenden Pfahlwurzel ausgebildet wird, zu solchen, wo constant Adventivwurzeln ihre Function übernehmen, darbieten. Diese Gattungen sind *Primula* und *Plantago*. Bei sämtlichen unseren *Primula*-Arten stirbt bekanntlich die Keimwurzel bald ab und wird von Adventivwurzeln ersetzt, allein dies Verhalten ist keineswegs bei dieser Gattung durchgängig der Fall V. Tieghem und Douliot (457), welche die Untersuchungen Kamienski's über die *Primulaceen* (199) erweitert und auch das Verhalten des Wurzelsystemes für systematische Zwecke verwendet haben, stellen innerhalb der Gruppe I, welche einen normalen Stamm besitzt, drei Sectionen auf, *Sinenses*, *Cortusioides* und *Officinales*. Bei *Sinenses*, welche die wenigsten sind, persistirt

die Hauptwurzel<sup>1)</sup> und Adventivwurzeln werden nicht gebildet, bei *Cortusioides* verschwindet die Hauptwurzel und wird von langlebigen Adventivwurzeln, bei denen die Rinde abgeworfen wird und sekundäres Wachstum stattfindet, ersetzt, bei *Officinales* endlich, der meist umfassenden Gruppe, verschwindet die Hauptwurzel ebenfalls und wird von kurzlebigen, immer in acropetaler Folge entstehenden Adventivwurzeln mit sehr schwachem sekundärem Wachstum und persistirender Rinde ersetzt.

Ich kenne nichts Näheres über die Bedingungen, unter denen die Arten aus der Section *Sinenses* leben; indessen liegt die Vermuthung nahe, dass sie an trockenerem und steinigem Boden<sup>2)</sup> vorkommen als die *Officinales*, welche ja der Wiesen- und Waldvegetation angehören und zuweilen in ihrem Vorkommen und, wie wir in einem anderen Zusammenhange sehen werden, auch in der Wurzelorganisation sich den Sumpfpflanzen nähern.<sup>3)</sup> Sollte diese Vermuthung sich als richtig erweisen, so würden wir zweifelsohne dazu berechtigt sein, den allmählich stattfindenden Schwund der Hauptwurzel mit der Verlegung jener Pflanzen von trockenerem und nährstoffärmerem zu feuchterem und nährstoffreicherem Boden in Zusammenhang zu bringen. *Cortusioides* würde dann gleichwie in der Structur und Lebenslänge der Adventivwurzeln auch in ihrer damit zusammenhängenden Anpassung ein Bindeglied zwischen *Sinenses* und *Officinales* darstellen.

Die Gattung *Plantago* umfasst ebenfalls sowohl Formen, bei denen die Keimwurzel zu einer persistirenden Pfahlwurzel ausgebildet wird, als solche, wo sie abstirbt und von Adventivwurzeln ersetzt wird. *Plantago maritima* L. hat, so viel ich habe finden können, constant eine perennirende Pfahlwurzel (die sehr kräftig und tiefgehend wird) und ähnliches scheint auch bei *Pl. media* L. der Fall zu sein (so geben für beide Arten auch Warming [480, pag. 26] und für *Pl. media* Nilsson [310, pag. 195] an). Nach dem erstgenannten Verfasser (l. c.) soll *Pl. lanceolata* L. sich in der nämlichen Weise verhalten. Ich habe indessen zu wiederholten Malen Wurzelsysteme

1) In einer Pfahlwurzel von der hieher gehörigen *Primula bracteata* Fr. hat V. Tieghem bis zu 25 Jahresringe im Holze rechnen können; die Wurzel war also 25 Jahre alt, da jährlich ein deutlicher Ring gebildet wird (444, pag. 96).

2) Vielleicht Schuttboden?

3) Es verdient vielleicht in diesem Zusammenhange angeführt zu werden, dass bei der bekanntlich feuchtigkeitsliebenden *Primula farinosa* L. die Internodien des Erdstammes (und folglich auch ihre Wurzeln) sehr kurzlebig sind und meistens nur ein, höchstens zwei Jahre leben (310, pag. 95, 162, 163).

von *Pl. lanceolata* ausgegraben, bei denen die Pfahlwurzel abgestorben und verschwunden und von zahlreichen kräftigen Adventivwurzeln ersetzt war, und zwar nicht nur an älteren Individuen, wo die Todesursache vielleicht Altersschwäche hätte sein können, sondern auch bei anscheinend jungen Exemplaren (vgl. Fig. 20 A. und B.).

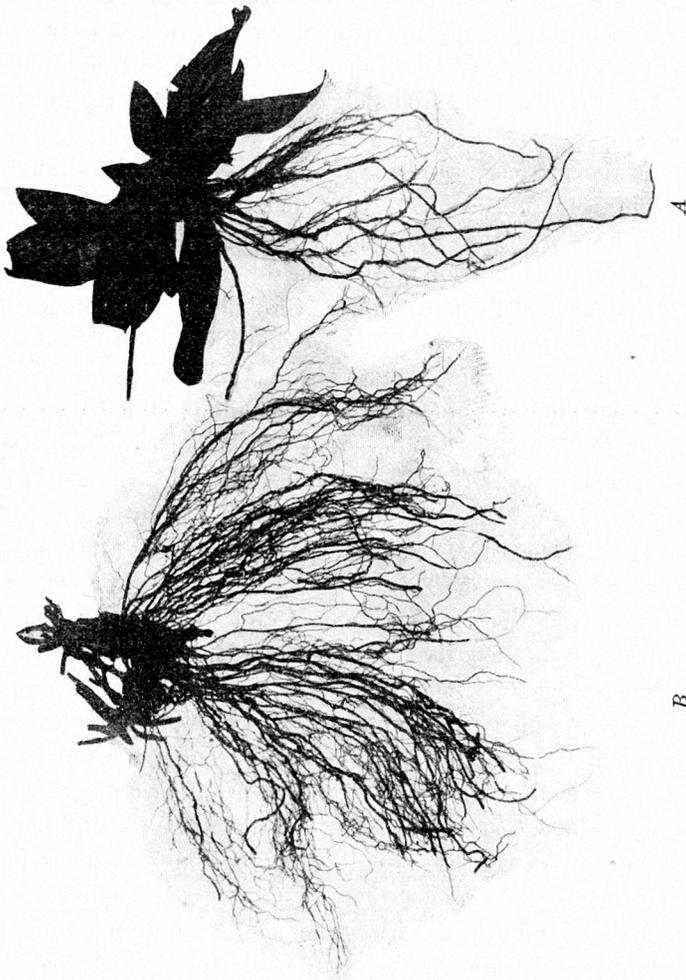


Fig. 20. *Plantago lanceolata* L. *A* Individuum, dessen Hauptwurzel abgestorben und von Adventivwurzeln ersetzt worden ist. Beinahe  $\frac{3}{4}$  nat. Gr. *B* Individuum mit lebender Hauptwurzel. Beinahe  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

Hj. Nilsson scheint ähnliche Beobachtungen gemacht zu haben, denn er sagt (l. c.) von *Pl. lanceolata*: „hier lebt meistens<sup>1)</sup> die Pfahlwurzel ziemlich lange<sup>1)</sup> fort“. *Pl. lanceolata* bildet also, in Bezug auf das Verhalten der Hauptwurzel, einen Uebergang

1) Gesperrt von mir.

von *Pl. maritima* und *Pl. media*, wo sie ein persistirendes Centralorgan ist, zu *Pl. major* L., wo sie constant verschwindet, um von Adventivwurzeln, welche sogar hier wie bei *Primula farinosa* nebst den Internodien, von denen sie ausgehen, jährlich absterben (480, pag. 27; 310, pag. 197), ersetzt zu werden. Man kann also sagen, dass in Bezug auf das Wurzelsystem *Pl. maritima* bis zu einem gewissen Grade eine Analogie zur Gruppe *Sinenses*, *Pl. lanceolata* zu *Cortusioides* und *Pl. major* zu *Officinales* darstellen. An die erwähnten Arten schliessen sich zweifelsohne andere, mit ihnen übereinstimmende.

Wir sahen oben (pag. 143 f., 145 ff.), bei der Behandlung der Adventivwurzeln, einige Beispiele von den Formen, welche diese bei den Pflanzen, wo das Centralorgan von einer Stammknolle gebildet wird, annehmen können. Zu diesen Stammknollengewächsen, bei denen das Centralorgan von reiner Stammnatur ist, und die Rolle der Hauptwurzel von Adventivwurzeln übernommen wird, schliesst sich indessen eine andere Gruppe perennirender Pflanzen, wo eine als Centralorgan functionirende Knollenbildung durch Anschwellung des hypocotylen Gliedes und der persistirenden Hauptwurzel zu stande kommt. Hieher gehören z. B. *Bryonia alba* L. und *B. dioica* Jacq., *Rhynchocharpa africana* Aschers., *Phyteuma spicatum* L., *Mirabilis longiflora* L. (480, pag. 28; 2, pag. 9.)

Die Rhizomperennen (im Sinne Areschougs [2, pag. 10]) zeichnen sich dadurch aus, dass sie bei der Keimung eine unterirdische Hauptachse bilden, welche das persistirende Centralorgan der Pflanze wird, die aber hier, im Gegensatz zum Verhalten der Rosettenperennen, während des ersten Vegetationsjahres entweder nur Niederblätter oder ganz wenige Laubblätter hervorbringt. Hier wird also die Energie der Pflanze schon von vornherein auf die Bildung des Erdstammes concentrirt. Es ist deshalb nicht befremdend, dass innerhalb dieser Gruppe das Wurzelsystem im Grossen genommen so zu sagen mehr in den Hintergrund tritt und die Ausbildung einer persistirenden Pfahlwurzel seltener ist. In den extremsten Fällen bleibt die Keimwurzel auf einem sehr niedrigen Entwicklungsstadium stehen und verschwindet bald vollständig. Dies ist der Fall z. B. bei *Anemone nemorosa* L. und *A. ranunculoides* L. (480, pag. 67, Fig. 13) und wohl überhaupt dort, wo das Rhizom langgestreckt und kriechend wird. In anderen Fällen dagegen, wenn das Rhizom mehr aufrecht und der „Wanderungstrieb“ geringer ist, kann die Keim-

wurzel mehr entwickelt und langlebiger oder sogar zu einer bestehenden Pfahlwurzel werden.

Bei den eigentlichen Brutknospenperennen (310, pag. 41 ff.; 97; 2, pag. 6 ff.), wo an der Basis der Hauptachse ein neues Centralorgan als eine überwinternde Knospe jährlich angelegt wird, während das vorjährige Centralorgan abstirbt, ist ja die Lebenszeit der Keimwurzel eo ipso auf das erste Vegetationsjahr beschränkt und die Bildung einer persistirenden Hauptwurzel ausgeschlossen.

Bei den Pflanzen wiederum, welche H. J. Nilsson allerdings zu derselben Gruppe führt, die aber, wie auch der Verf. (310, pag. 42) bemerkt, sich den Pseudorhizompflanzen nähern, und bei denen die Erdstamminternodien mehrere Jahre persistiren, kann die Keimwurzel auch schwach sein resp. verschwinden, wie bei *Scrophularia nodosa* L. (vgl. 480, pag. 65, Fig. 12), sie kann aber auch, wie bei den *Hypericum*-Arten, zu einer persistirenden Pfahlwurzel ausgebildet werden.

### Litteraturverzeichnis.

Da eine Zusammenstellung der Litteratur über die Wurzel bis jetzt nicht vorliegt, habe ich in dieses Verzeichniss alle mir bekannten bis Schluss des Jahres 1900 erschienenen Schriften, welche die Biologie, Morphologie und Anatomie der Wurzel behandeln, aufgenommen. Arbeiten rein physiologischen Inhalts sind dagegen im Allgemeinen nicht aufgeführt. Es braucht ja kaum hinzugefügt zu werden, dass dieses Verzeichniss auf Vollständigkeit nicht Anspruch macht. Aber das ist ja auch gegenwärtig nicht zu erreichen.

Arbeiten, die mir nur der Titel nach bekannt sind, sind mit einem \* bezeichnet. Einige derselben gehören vielleicht nicht hierher.

Die Namen der periodischen Publicationen sind in derselben Weise verkürzt wie in „Botanischer Jahresbericht“. — Ausserdem sind folgende stärkere Verkürzungen benutzt:

Abh. Senck. Ges. = Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft. Frankfurt a. M.

Amer. Nat. = The American Naturalist. Philadelphia.

Ann. B. = Annals of Botany.

Arch. Néerl. = Archives Néerlandaises des sciences exactes et naturelles. Haarlem.

Arch. Pharm. = Archiv der Pharmacie.

Arch. sc. ph. et nat. = Archives des sciences physiques et naturelles. Gèneve.

Bibl. bot. = Bibliotheca botanica.

Biol. C. = Biologisches Centralblatt.

Bull. S. sc. Nancy = Bulletin de la Société des sciences de Nancy.

J. R. H. S. = Journal of the Royal Horticultural Society.

Landw. Jahrb. = Landwirthschaftliche Jahrbücher.

- Mém. cour. et Mém. sav. étr. = Mémoires couronnées et Mémoires des savants étrangers, publiées par l'Académie royale de Belgique.
- Mém. S. L. Normandie = Mémoires de la Société Linnéenne de Normandie. Caen.
- N. A. Leop.-Car. Ak. = Nova Acta der kais. Leopoldinisch-Carolinischen Akademie der Naturforscher. Halle a. S.
- Proc. nat. sc. Ass. St. Isl. = Proceedings of the natural science Association for Staten Islands.
- Sc. G. = The Scientific Gossip.
- Unters. Tübingen = Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen.
- Verh. Ak. Amsterdam = Verhandelingen der koninklijke Akademie van Wetenschappen. Amsterdam.
- Versl. Ak. Amsterdam = Verslagen en Mededeelingen der kon. Akademie van Wetenschappen. Amsterdam.
1. Andreae, E., Ueber abnorme Wurzelanschwellungen bei *Ailanthus glandulosa*. Inaug.-Diss. Erlangen 1894.
  2. Areschoug, F. W. C., Beiträge zur Biologie der geophilen Pflanzen. Acta Reg. Soc. Phys. Lund., tom. 6, 1896.
  3. Avetta, C., Contribuzione allo studio delle anomalie di struttura nelle radici delle Dicotiledoni. Ann. Ist. Bot. Roma, vol. 3, fasc. 1, 1887.
  4. — —, Contribuzione all'anatomia ed istologia della radice e del fusto dell'*Antigonon leptopus* Hook. Ann. Ist. Bot. Roma, vol. 3, fasc. 2, 1888.
  5. — —, Ricerche anatomo-istologiche sul fusto e sulla radice dell'*Atraphaxis spinosa* L. Ibid.
  6. Bailey, Ch., Remarks on the anatomy of the *Iris sibirica*. Mem. and Proceed. of the Manchester Litt. and Phil. Soc., vol. 9, 1895.
  7. Baldini, A., Sopra alcuni produzioni radicali del genere *Podocarpus*. Mlp. Ann. 1, 1887.
  8. Batalin, A., Ueber Cultur von Salzpflanzen ohne Salz. Internat. Congress für Botanik und Gartenbau in St. Petersburg 1884.
  9. Beauvisage, G. E. C., Formation de suber péricyclique dans une racine d'*Iris germanica*. B.S.B. Lyon, No. 1, 1887.
  10. — —, Sur les fascicules criblés enclavés dans le bois secondaire de la Belladonne. J. de B., tom. 5, 1891.
  11. Becker, C., Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Portulacaceen. Inaug.-Diss. Erlangen 1895.
  12. Bergendal, D., Bidrag till örtartade Dikotyledoners jämförande anatomi. Lunds Univ. Årsskr., tom. 19, 1883.
  13. Berggren, Sven, Ueber Wurzelbildung bei australischen Coniferen. Bot. C., 1887.
  14. Berlese, A., L'altération des racines du Mûrier. Revue mycologique, 1891.
  - \*15. Bernácsky, J., Adatok az endotrop Mykorhizak ismeretéhez. Természettudományi Füzetek, Bd. 22, 1899.
  - \*16. — —, A gombalakta gyökerekről (Ueber Mycorrhizabildungen). Ibid., Bd. 23, 1900.
  17. Berthoumieu, Sur les tuberculoides des Légumineuses. Revue scientifique du Bourbonnais et du Centre de la France, tom. 11, 1898.
  18. Bertrand, C.-Eg., Théorie du Faisceau. Bull. scientif. du département du Nord, sér. 2, année 3, 1880.

- \*19. Bessey, C. E., The big-rooted plants of the Plains. *Amer. Nat.*, vol. 23, 1889.
20. Beyerinck, M. W., Over normale wortelknoppen. *Neederlandsch kruidkundig Archief.*, Ser. 2, Deel 4, 1884.
21. — —, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. *Ver. Ak. Amsterdam*, Deel 25, 1886.
22. Bloch, O., Untersuchungen über die Verzweigung fleischiger Phanerogamenwurzeln. *Inaug.-Diss.* Berlin 1880.
23. Boirivant, A., Sur le remplacement de la racine principale par une radicle, chez les Dicotylédones. *C. R. Paris*, tom. 125, 1897.
24. Bonnier, G., Observations sur les Renonculacées de la Flore de France. *Revue générale de Bot.*, tom. 1, 1889.
25. — —, Observations sur les Berbéridées, Nymphaeacées, Papavéracées et Fumariacées de la Flore de France. *Revue générale de Bot.*, tom. 2, 1890.
26. Boodle, L. A., and Worsdell, W. C., On the comparative Anatomy of the Casuarineae, with special reference to the Gnetaceae and Cupuliferae. *Ann. of B.*, vol. 8, 1894.
27. Bouché, Ueber die eigenthümliche Wurzel- und Knospenbildung der *Laportea pustulata* Wedd. *Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde Berlin*, 1880.
28. Boullu, Influence des milieux sur quelques plantes aquatiques. *B. S. B. Lyon*, tom. 9, 1892.
29. Bourquelot, E., et Hérissé, H., Sur la membrane cellulaire de la racine de gentiane. *Journal de Pharmacie et de Chimie*, tom. 9, 1899.
30. Breithaupt, A. P., The structure of *Leptandra*. *Pharm. Journ.*, Bd. 69, 1897.
31. Brick, C., Beiträge zur Biologie und vergleichenden Anatomie der baltischen Strandpflanzen. *Schriften der naturforsch. Ges. Danzig*. N. F. Bd. 7, 1888.
32. Briosi, G., e Tognini, F., Intorno alla anatomia della canapa (*Cannabis sativa* L.) Parte II. Organi vegetativi. *Atti dell' Ist. Bot. dell' Università di Pavia*, ser. 2, vol. 5, 1899.
33. Brundin, J. A. Z., Ueber Wurzelsprosse bei *Listera cordata*. *Bot. Ca. Beih.*, 1897.
34. Briquet, J., Monographie du genre *Galeopsis*. *Mém. cour. et Mém. sav. étr.*, tom. 52, 1892.
35. Brunotte, C., Sur l'origine de la double coiffe de la racine chez les Tropaeolées. *C. R. Paris*, tom. 126, 1898.
36. Buchenau, Fr., Ueber die Vegetationsverhältnisse des „Helms“ (*Psamm. arenaria* Röm. et Sch.) und der verwandten Dünengräser. *Abh. d. naturw. Ver. Bremen*, Bd. 10, 1889.
37. — —, Ueber den Aufbau des Palmietschilfes (*Pronium serratum*) aus dem Caplande. *Bibl. bot.*, H. 27, 1893.
38. — —, *Monographia Juncacearum*. *Engl. J.*, Bd. 12, 1890.
39. Bucherer, E., Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Dioscoraceen. *Bibl. bot.*, H. 16, 1889.
40. Bunting, M., Structure of the cork tissues in roots of some rosaceous genera. *Publications of the Univ. of Pennsylvania*, New Ser. Nr. 5. *Contribut. fr. the Bot. Laboratory*, Vol. 2, 1898.

- \*41. Böhlm, J., Ueber Beziehungen zwischen Wurzelentwicklung und Blattgrösse. Tageblatt d. 49. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Hamburg 1876. Beilage.
42. Campbell, A., A morphological study of *Najas* and *Zannichellia*. *Proceed. of the Californian Acad. of sc., ser. 3 Bot., Vol. 1, 1897.*
43. Caspary, R., Bemerkungen über die Schutzscheide und die Bildung des Stammes und der Wurzel. *Pr. J., Bd. 4, 1865—1866.*
44. — —, Eine Wruke (*Brassica Napus* L.) mit Laubsprossen auf knolligem Wurzelausschlag. *Schriften d. phys.-ökon. Ges. zu Königsberg, Jahrg. 14, 1873.*
45. — —, Ueber erbliche Knollen- und Laubsprossenbildung an den Wurzeln der Wruken (*Brassica Napus* L.). *Pr. J., Bd. 12, 1879.*
46. Cerulli-Irelli, G., Contribuzione allo studio della struttura delle radici nelle Monocotiledoni. *Rend. Lincei, ser. 5, vol. 1, 1892.*
47. — — Arbeit mit demselben Titel in *Ann. Ist. Bot. Roma, vol. 5, 1894.*
48. Chatin, A. d., Anatomie des racines des Orchidées. *Mém. de la Soc. imp. des sc. nat. de Cherbourg, tom. 4, 1856.*
49. Chauveaud, G. L., Sur le mode de formation des faisceaux libériens de la racine des Cypéacées. *B. S. B. France, tom. 42, 1895.*
50. — —, Sur la structure de la racine de l'*Hydrocharis Morsus Ranae*. *Rév. gén. de Bot., tom. 9, 1897.*
51. Choay, E., Recherches anatomiques et physiologiques sur les Dryadées. Paris 1888.
52. Chodat, R., et Lendner, L., Sur les mycorrhizes du *Listera cordata*. *Bull. de l'Herb. Boiss., Ann. 4, 1896.*
53. Clements, Fr. E., Contributions to the histogenesis of the Caryophyllales I. *Transact. of the Amer. Microscop. Soc., vol. 20, 1899.*
54. Cleveger, S. V., The causes of Cypress knees. *Amer. Nat., vol. 24, 1890.*
55. Clos, D., Des racines caulinaires. Troisième mémoire sur la rhizotaxie. *Mém. Acad. Toulouse, sér. 8, tom. 5, 1884.*
56. — —, De la partition des axes etc. *Mém. Acad. Toulouse, sér. 8, tom. 7, 1885.*
57. — —, Du nanisme dans le règne végétal. *Mém. Acad. Toulouse, sér. 9, tom. 1, 1889.*
58. Clothier, G. L., Root propagation of *Ipomaea leptophylla*. *Bot. G., vol. 25, 1898.*
59. Colozza, A., Contributo all' anatomia delle Alstroemerieae. *Mlp., vol. 12, 1898.*
60. Cornu, M., Explication mécanique de quelques particularités relatives à l'accroissement des radicelles des plantes. *B. S. B. France, tom. 28, 1881.*
61. Costantin, J., Influence du milieu sur la structure anatomique de la racine. *B. S. B. France, tom. 30, 1883.*
62. — — Recherches sur l'influence qu'exerce le milieu sur la structure des racines. *Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 1, 1885.*
63. Courchet, M., Étude anatomique sur les Ombellifères et sur les principales anomalies de structure que présentent leurs organes végétatifs. *Ann. sc. nat. Sér. 6, Bot., tom. 17, 1884.*
64. Dammer, U., Beiträge zur Kenntniss der vegetativen Organe von *Limnobium stoloniferum* etc. *Inaug.-Diss. Freiburg 1888.*
65. Dangeard, P. A. C., Nouvelles observations sur les *Pinguicula*. *B. S. B. France, tom. 35, 1888.*

66. Daniel, L., Sur les racines napiformes transitoires des Monocotylédones. Revue gén. de Bot., tom. 3, 1891.
67. Danielli, J., Studi sull' Agave americana. N. G. B. I., vol. 17, 1885.
68. Dannemann, J. Fr., Beiträge zur Kenntniss der Anatomie und Entwicklung der Mesembryanthema. Inaug.-Diss. Halle 1883.
69. Dassonville, Ch., Action des sels sur la forme et la structure des végétaux. Revue générale de Bot. tom. 8, 1896.
70. — —, Action des sels minéraux sur la forme et la structure du Lupin. C. R. Paris, tom. 125, 1897.
71. — —, Influence des sels minéraux sur la forme et la structure des végétaux. Revue générale de Bot., tom. 10, 1898.
72. De Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen u. Farne. Handb. d. physiol. Bot. v. W. Hofmeister, Bd. 3. Leipzig 1877.
73. Déhérain, P.-P., Sur l'inégale résistance à la sécheresse de quelques plantes de la grande culture. C. R. Paris, tom. 117, 1893.
74. Detmer, W., Ueber den Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Wurzelentwicklung. Landwirthsch. Versuchsstat., Bd. 15, 1872.
75. Devaux, H., Croissance des poils radicaux. B. S. B. France, tom. 38, 1891.
76. — —, Accroissement tangentiel du pérycycle. C. R. Paris, tom. 128, 1899.
77. Dietz, A. v., Beiträge zur Kenntniss der Substratrichtung der Pflanzen. Unters. Tübingen, Bd. 2, 1888.
78. Doassans, M. E., Recherches sur la structure de *Thalictrum macrocarpum*. Thèse. Paris 1881.
79. Dodel, A., Der Uebergang des Dicotyledonenstengels in die Pfahlwurzel. Pr. J., Bd. 8, 1872.
80. Drobnig, M., Beiträge zur Kenntniss der Wurzelknollen. Inaug.-Diss. Rostock 1892.
81. Droysen, K., Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Zuckerrübe. Inaug.-Diss. Halle 1877.
82. Drude, O., Die Biologie von *Monotropa Hypopitys* L. und *Neottia Nidus avis* L. Gekrönte Preisschrift. Göttingen 1873.
83. Duchartre, P., Développement et structure des *Bégonias* tubéreux à l'état jeune. C. R. Paris, tom. 97, 1883.
84. Dutailly, G., Sur la structure des racines tubéreuses des Cucurbitacées. B. S. L. Paris, Nr. 11, 1875.
85. — —, Observations sur le *Menyanthes* et l'*Hydrocleis*. B. S. L. Paris, Nr. 21, 1878.
86. — —, Sur quelques phénomènes déterminés par l'apparition tardive d'éléments nouveaux dans les tiges et les racines des Phanérogames. Thèse. Bordeaux 1879.
87. — —, La torsion dans les racines. B. S. L. Paris, Nr. 125, 1892.
88. — —, Racines et rhizomes tuberculeux. B. S. L. Paris, Nr. 154, 1897.
89. Duval-Jouve, J., Des *Salicornia* de L'Hérault. B. S. B. France, tom. 15, 1868.
90. — —, Particularités de *Zostera marina* et *nana*. B. S. B. France, tom. 20, 1873.
91. — —, Étude histotaxique des *Cyperus* de France. Mém. Acad. Montpellier, Section des sciences, tom. 8, 1874.

- \*92. Eidam, E., Ueber Pilzentwicklung in den Wurzeln der Orchideen. Schles. Ges., Bd. 57, 1879.
- \*93. Ekkeft, J., Ueber Keimung, Bestockung und Bewurzelung der Getreidearten etc. Leipzig 1873.
94. Elfert, W., Morphologie und Anatomie von *Limosella aquatica* L. Inaug.-Diss. Erlangen 1895.
95. Erikson, J., Om icke geotropiska och negativt geotropiska rötter hos sandväxter. Bot. N., 1894.
96. — —, Studier öfver hydrofila växter. Bot. N., 1895.
97. — —, Studier öfver sandfloran i östra Skåne. Sv. V. Ak. Bih., Bd. 22, Afd. III, No. 3, 1896.
98. — —, Zur Biologie und Morphologie von *Ranunculus illyricus*. Vorl. Mitth. Bot. C., 1897.
99. Eriksson, J., Om Leguminosernas rotknölar. Akad. Afhandl. Lund 1874.
100. Falkenberg, P., Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotylen. Stuttgart 1876.
101. Figdor, W., Experimentelle und histologische Untersuchungen über die Erscheinung der Verwachsung im Pflanzenreiche. S. Ak. Wien, Bd. 100, Abth. 1, 1891.
102. Flahault, Ch., Sur les rapports de la radicule avec la tigelle dans l'embryon des Phanérogames. B.S.B. France, tom. 24, 1877.
103. Flinck, J. A., Om den anatomiska byggnaden hos de vegetativa organen för upplagsnäring. Akad. Afhandl. Helsingfors 1891.
- \*104. Francforter, G. B., and Ramaley, F., The root of *Phytolacca decandra*. Amer. Journ. of Pharmacy, vol. 69, 1897. Ref. Bot. C. Beih., Bd. 7, 1898.
105. Frank, A. B., Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. D. B. G., Bd. 3, 1885.
106. — —, Neue Mittheilungen über die Mycorrhiza der Bäume und der *Monotropa Hypopitys*. Tageblatt d. 58. Vers. D. Naturforscher u. Aerzte, 1885. Ber. D. B. G., Bd. 3, 1885.
107. — —, Ueber die Mikroorganismen des Erdbodens. Ber. D. B. G., Bd. 4, 1886.
108. — —, Ueber die Quellen der Stickstoffnahrung der Pflanzen. Ibid.
109. — —, Ueber die Wurzelsymbiose der Ericaceen, besprochen von Tschirch. Tagebl. d. 60. Naturforsch.-Vers. zu Wiesbaden 1887.
110. — —, Ueber Ursprung und Schicksal der Salpetersäure in den Pflanzen. Ber. D. B. G., Bd. 5, 1887.
111. — —, Ueber neue Mycorrhiza-Formen. Ibid.
112. — —, Ueber die physiologische Bedeutung der Mycorrhiza. Ber. D. B. G., Bd. 6, 1888.
113. — —, Ueber die auf Verdauung von Pilzen abzielende Symbiose der mit endotrophen Mycorrhizen begabten Pflanzen, sowie der Leguminosen und Erlen. Ber. D. B. G., Bd. 9, 1891.
114. — —, Die Ernährung der Kiefer durch ihre Mycorrhizapilze. Ber. D. B. G. Bd. 10, 1892.
115. — —, Die Assimilation freien Stickstoffs bei den Pflanzen etc. Landw. Jahrb., Bd. 21, 1892.
116. Franke, M., Beitrag zur Kenntniss der Wurzelverwachsungen. Inaug.-Diss. Breslau 1881.

117. Franke, M., Qualche nuovo caso di fusione delle radici. N. G. B. I., vol. 14, 1882.
118. Fraustadt, A., Anatomie der vegetativen Organe von *Dionaea muscipula* Ellis. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 2, 1876.
119. Frémont, A., Sur les tubes criblés extra-libériens dans la racine des Oenotheracées. J. de B., Bd. 5, 1891.
120. — —, Note sur les tubes criblés extra-libériens dans la racine de *Lythrum*. Ibid.
121. Fron, G., Sur la racine des *Suaeda* et des *Salsola*. C. R. Paris, tom. 125, 1897.
122. — —, Sur la cause de la structure spiralée des racines de certaines Chenopodiacées. C. R. Paris, tom. 127, 1898.
123. — —, Recherches anatomiques sur la racine et la tige des Chenopodiacées. Ann. sc. nat. Sér. 8, Bot., tom. 9, 1899.
124. Fruwirth, C., Ueber die Ausbildung des Wurzelsystems der Hülsenfrüchte. Forsch. Agr., Bd. 18, 1895.
125. Gaillard, Note sur les deux termes, tige et racine, et sur leur signification anatomique. B. S. B. France, tom. 16, 1869.
126. Gain, E., Influence de l'humidité sur le développement des nodosités des Légumineuses. C. R. Paris, tom. 116, 1893.
127. — —, Rôle physiologique de l'eau dans la végétation. Thèse. Paris 1895.
- \*128. Garcin, A.-G., Recherches sur les Apocynées. A. S. B. Lyon, tom. 15, 1887.
129. Gaucher, L., La racine des Euphorbes cactiformes. J. de B., vol. 13, 1899.
130. — —, Étude anatomique du genre *Euphorbia* L. Thèse. Montpellier 1898.
131. Gauchery, P., Recherches sur le nanisme végétal. Ann. sc., sér. 8, Bot. tom. 9, 1899.
132. Gay, J., Exemple de racines déviées et ascendantes pénétrant les tissus d'une ancienne hampe florale. B. S. B. France, tom. 5, 1858.
133. Gérard, R., Recherches sur le passage de la racine à la tige. Ann. sc. nat. Sér. 6, Bot., tom. 11, 1881.
134. — —, Structure de l'axe des Oenanthe et considérations sur leurs formations anomaies. C. R. Paris, tom. 97, 1883.
135. Gernet, C.-V., Xylogische Studien. Ueber die Strukturverhältnisse des Stengels von *Thalictrum flavum* L. B. S. N. Mosc., Bd. 24, 1861.
136. Gheorghieff, St., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Chenopodiaceen. Bot. C., Bd. 30, 1887.
137. Gilg, E., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der Restiaceae. Inaug.-Diss. Berlin 1891. Auch in Engl. J., Bd. 13, 1891.
138. Goebel, K., Ueber Wurzelsprosse von *Anthurium longifolium*. Bot. Z., 1878.
139. — —, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenk, Handbuch der Botanik, Bd. III, 1. Breslau 1883.
140. — —, Ueber die Luftwurzeln von *Sonneratia*. Ber. D. B. G., Bd. 6, 1886.
141. — —, Wasserpflanzen. Pflanzenbiolog. Schilder., Th. 2, Lief. 2. Marburg 1893.
142. — —, Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena 1898—1900.
143. Gravis, A., Recherches anatomiques sur les organes végétatifs de l'*Urtica dioica* L. Mém. cour. et Mém. sav. étr., tom. 47, 1885.
144. — —, Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Tradescantia virginica* L. Mém. cour. et Mém. sav. étr., tom. 57, 1899.
145. Gregg, Anomalous thickenings in the roots of *Cycas Seemanni*. Ann. B., vol. 1, 1887.

146. Grignon, É., Étude comparée des caractères anatomiques des Lonicérinées et des Asteroidées. Thèse. Paris 1884.
- \*147. Griset, H. E., Notes on the modifications of roots. *Sc. G.*, vol. 27, 1895.
148. Grosse, Fr. E., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Onagraceen, einschliesslich besonderer Berücksichtigung der Entwicklung und des anatomischen Baues der Vegetationsorgane von *Trapa natans*. Inaug.-Diss. Erlangen. Dresden 1899.
149. Grünewald, R., Vergleichende Anatomie der Martyniaceae und Pedaliaceae. Inaug.-Diss. Erlangen 1897.
- \*150. Guber, C., Études anatomiques, physiologiques et biologiques sur les Cistes de Provence. *Annuaire de la Faculté des sc. de Marseille*, 1899.
151. Gulybe, Ueber die periodische Thätigkeit des Cambiums in den Wurzeln der Bäume. Ref. von Borodin. *Arb. Petersb. naturf. Ges.*, Bd. 18, 1887.
152. Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl. Leipzig 1896.
- \*153. Hackel, E., Die Lebenserscheinungen unserer Gräser. Jahresbericht der niederösterreich. Landesoberrealschule zu St. Pölten 1877.
154. — — Ueber einige Eigenthümlichkeiten der Gräser trockener Klimate. *Z.-B. G.* Wien, 1890.
155. Hansen, A., Ueber Adventivbildungen. *Sitz.-Ber. der physikal.-mediz. Societät zu Erlangen*, H. 12, 1880.
156. — — Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen. *Abh. Senck. Ges.*, Bd. 12, 1881.
157. Hansteen, B., Om stammens og rodens anatomiske bygning hos *Dipsacaeerne*. *Christiania Vidensk.-Selsk. Forhandl.*, 1893, Nr. 3.
158. Hargitt, C. W., Preliminary notes on *Isopyrum biternatum*. *Bot. G.*, vol. 15, 1890.
159. Hartwich, Ueber einige bei *Aconitum*-Knollen beobachtete Abnormitäten. *Bot. C.*, 1897.
160. Heckel, E., Schlagdenhauffen et Mourou, Étude monographique de la famille des Globulariacées. Paris 1894.
161. Heinricher, E., Die grünen Halbschmarotzer. I. *Odontites*, *Euphrasia* und *Orthanta*. *Pr. J.*, Bd. 31, 1898.
162. — — Die grünen Halbschmarotzer. II. *Euphrasia*, *Alecterolophus* und *Odontites*. *Pr. J.*, Bd. 32, 1899.
163. Hesselmann, H., Om mykorrhizabildningar hos arktiska växter. *Sv. V. Ak. Bih.*, Bd. 26, 1900.
164. Hildebrand, F., Die Lebensverhältnisse der *Oxalis*-Arten. *Ber. D. B. G.*, Bd. 2, 1884.
165. — — Ueber die Knollen und Wurzeln der *Cyclamen*-Arten. *Bull. Herb. Boiss.*, Ann. 5, 1897.
166. Hielscher, Die Anatomie und Biologie der Gattung *Streptocarpus*. *Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen*, Bd. 3, 1874.
167. Hieronymus, G., Beiträge zur Kenntniss der *Centrolepideen*. *Abh. naturf. Ges. Halle*, Bd. 12, 1873.
168. Hill, T. G., *Roots of Bignonia*. *Ann. B.*, vol. 12, 1898.
169. — — The structure and development of *Triglochin maritima*. *Ann. B.*, vol. 14, 1900.
170. Hiltner, Ueber die Ursachen, welche die Grösse, Zahl, Stellung und

Wirkung der Wurzelknöllchen der Leguminosen bedingen. Arbeiten aus der biolog. Abtheil. für Land- u. Forstwirthsch. am kais. Gesundheitsamte, H. 2. Ref. Bot. C., Bd. 85, 1900.

- \*171. Hitchcock, A. S., Studies on subterranean organs. I. Compositae of the vicinity of Manhattan, Kansas. Transactions of the Acad. of sc. of St. Louis. vol. 9, 1899.
- \*172. — —, Studies on subterranean organs. II. Some dicotyledonous herbaceous plants of Manhattan, Kansas. Ibid., vol. 10, 1900.
173. Holfert, J., Ueber die primäre Anlage der Wurzeln und ihr Wachsthum. Arch. Pharm., Reihe 3, Bd. 27, 1889.
174. Holm, Th., Podophyllum peltatum. A morphological study. Bot. G., vol. 27, 1899.
175. Holmes, E. M., Alkanet root. Pharmaceutical Journal, ser. 4, No. 1413, 1897. Ref. Bot. C., Beih., Bd. 7, 1898.
176. Horn, E., Beitrag zur Kenntniss der Entwicklungs- und Lebensgeschichte des Plasmakörpers einiger Compositen. Inaug.-Diss. Göttingen 1888.
177. Hovelacque, M., Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utriculariées. Paris 1888.
178. Hultberg, J. A., Anatomiska undersökningar öfver Salicornia, företrädesvis Salicornia herbacea L. Lunds Univ. Årsskr., tom. 18, 1883.
179. Hämmerle, J., Zur physiologischen Anatomie von Polygonum cuspidatum Sieb. et Succ. Inaug.-Diss. Göttingen 1898.
180. Höveler, W., Ueber die Verwerthung des Humus bei der Ernährung der chlorophyllführenden Pflanzen. Pr. J., Bd. 24, 1892.
181. Irmisch, Th., Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig 1853.
182. — —, Einige Bemerkungen über Neottia Nidus avis L. und einige andere Orchideen. Abh. naturw. Ver. Bremen, Bd. 5, 1876—1878.
183. Janczewski, É. de, Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 2, 1885.
184. — —, Études morphologiques sur le genre Anemone. Chapitre troisième: La Racine. Revue générale de Bot., tom. 9, 1897.
185. Jeffrey, E. C., The morphology of the central cylinder in the angiosperms. Transact. Canad. Inst., 1900.
- \*186. Jennings, A. Vaughan and H. Hanna, Corallorrhiza innata R. Br. and its mycorrhiza. Scient. Proceed. of the R. Dublin Soc., vol. 9, 1898.
187. Johow, Fr., Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens. Pr. J., Bd. 16, 1885.
188. — —, Die chlorophyllfreien Humusbewohner nach ihren biologischen und anatomischen Verhältnissen. Pr. J., Bd. 20, 1889.
189. Jost, L., Ein Beitrag zur Kenntniss der Athmungsorgane der Pflanzen. Bot. Z., 1887.
190. — —, Die Erneuerungsweise von Corydalis solida. Bot. Z., 1890.
191. — —, Die Zerklüftung einiger Wurzeln und Rhizome. ibid.
192. Juel, H. O., Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Wurzeln. Sv. V. Ak. Bih., Bd. 9, 1884.
193. Jumelle, H., Étude anatomique du Cissus gongyloides Burch. Revue générale de Bot., tom. 9, 1897.

194. Jäggi, J., Die Wassernuss, *Trapa natans*, und der *Tribulus* der Alten. Zürich 1883.
195. Jörgensen, A., Bidrag til Rodens Naturhistorie. I. Om Bromeliaceernes rødder. Bot. T., Raekke 3, Bd. 2, 1878.
196. — —, Bidrag til Rodens Naturhistorie II — VI. Bot. T., Raekke 3, Bd. 3, 1879.
197. — —, Ueber haubenlose Wurzeln. Bot. C., Bd. 2, 1880.
198. — —, Sympodiale Entwicklung der Wurzelaxe. Bot. C. Bd. 3, 1880
199. Kamiensky, Fr., Vergleichende Anatomie der Primulaceen. Abh. naturf. Ges. Halle, Bd. 14, H. 1 u. 2, 1878.
200. — —, Les organes végétatifs de *Monotropa Hypopitys*. Mém. Soc. sc. nat. Cherbourg, sér. 3, tom. 24, 1882.
201. Kattein, A., Der morphologische Werth des Centralcylinders der Wurzel. Bot. C., Bd. 72, 1897.
- \*202. Keller, Ida A., Notes on hyacinth roots. Proceed. of the Acad. of nat. sc. of Philadelphia, 1900.
203. Keller, L., Anatomische Studien über die Luftwurzeln einiger Dicotyledonen. Inaug.-Diss. Heidelberg 1889.
204. Keller, R., Biologische Studien. I. Ueber die Anpassungsfähigkeit phanerogamischer Landpflanzen an das Leben im Wasser. Biol. C., Bd. 17, 1897 u. Bd. 18, 1898.
205. Kerr, W. C., Buttressed roots. Proc. nat. sc. Ass. St. Isl., vol. 6, 1897.
206. Kionka, H., Die Wurzelknöllchen der Leguminosen. Biol. C., Bd. 11, 1890.
207. Kirchner, O., Die Wurzelknöllchen der Sojabohne. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 7, 1895.
208. Klebahn, H., Die neuesten Untersuchungen über die Wurzelknöllchen. Humboldt, Jahrg. 8, 1890.
209. Klein, J., *Pinguicula alpina*. Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, Bd. 3, H. 2, 1880.
210. Klein, J., und Szabó, T., Zur Kenntniss der Wurzeln von *Aesculus Hippocastanum* L. Flora, Bd. 38, 1881.
211. Klinge, J., Vergleichend-histologische Untersuchung der Gramineen- und Cyperaceenwurzeln, insbesondere der Wurzelleitbündel. Mém. Acad. St. Pétr., sér. 7, tom. 26, 1879.
212. Kny, L., Botanische Wandtafeln mit erläuterndem Text. Abth. 2, Taf. 11 bis 20. Berlin 1876.
213. — —, Ueber den Ort der Nährstoffaufnahme durch die Wurzel. Ber. D. B. G., Bd. 16, 1898.
214. Koch, L., Untersuchungen über die Entwicklung der Cuscuteen. Hanstein's Botanische Abhandlungen, Bd. 2, H. 3, 1874.
215. — —, Zur Entwicklungsgeschichte der Cuscuteen. Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg. N. Folge, Bd. 1, H. 1, 1874.
216. — —, Untersuchungen über d. Entwicklung d. Crassulaceen. Heidelberg 1879.
217. — —, Die Klee- und Flachsseide (*Cuscuta Epithymum* und *Epilinum*). Heidelberg 1880.
218. — —, Ueber die directe Ausnützung vegetabilischer Reste durch bestimmte chlorophyllhaltige Pflanzen. Ber. D. B. G., Bd. 5, 1887.
219. Koll, O. v., Ueber eine abnorme Wurzelanschwellung bei *Cupressus sempervirens*. Bot. C., Beih., Bd. 8, 1898.

220. Kosaroff, P., Einfluss verschiedener äusserer Factoren auf die Wasseraufnahme der Pflanzen. Inaug.-Diss. Leipzig 1897.
- \*221. Kramář, O., Studie o mykorhize u hruštičky okrouhlostí (Pyrola rotundifolia L.). Abhandl. d. böhm. Akad. in Prag, Jahrg. 8, 1899.
- \*222. Krassnow, A., Ueber die Wurzelbildung bei der Keimung von *Lepidium sativum*. L. Arb. Petersb. naturforsch. Ges., Bd. 16, 1885 (Russisch).
223. Kraus, G., Das Wurzelsystem der Runkelrüben. Forsch. Agr., Bd. 11, 1888.
224. — —, Untersuchungen über die Bewurzelung der Culturpflanzen in physiologischer und cultureller Beziehung. Forsch. Agr., Bd. 15, 1892.
225. — —, Forts., Forsch. Agr., Bd. 17, 1894.
226. Krause, H., Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Lathraea Squamaria* L. Inaug.-Diss. Breslau 1879.
227. Kubin, E., Die Entwicklung von *Pistia Stratiotes*. Mitgetheilt von J. Fr. Müller. Bot. Abhandl., hrsggb. v. J. Hanstein, Bd. 3, H. 4, 1878.
228. Kutsomitopulos, D., Anatomie der Vegetationsorgane von *Litorea lacustris* L. Inaug.-Diss. Erlangen 1882.
229. Lamborn, The knees of *Taxodium distichum*. Amer. Nat., vol. 24, 1890.
230. Leclerc du Sablon, Observations anatomiques sur la structure et le développement des suçoirs de *Melampyrum pratense* L. B. S. B. France, tom. 34, 1887.
231. — —, Sur le développement des suçoirs du *Thesium humifusum*. Ibid.
232. — —, Sur les suçoirs des Rhinanthacées et des Santalacées. C. R. Paris, tom. 105, 1887.
233. — —, Sur les poils radicaux des Rhinanthacées. B. S. B. France, tom. 35, 1888.
234. — —, Sur les tubercules d'Orchidées. C. R. Paris, tom. 125, 1897.
235. Lecoyer, C., Étude morphologique sur les *Thalicttrum*. B. S. B. Belg. tom. 16, 1878.
236. Léger, L.-J., Recherches sur l'appareil végétatif des *Papaveracées* Juss. (*Papaveracées* et *Fumariacées* DC.). Mém. S. L. Normandie, tom. 18, 1895.
237. Leisinger, B., Ueber die Entwicklungsgeschichte des interxylären Lepetoms bei den Dicotyledonen. Bot. C., Bd. 80, 1899.
238. Leitgeb, H., Ueber kugelförmige Zellverdickungen in der Wurzelhülle einiger Orchideen. S. Ak. Wien, Bd. 49, 1864.
239. — — Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschr. Ak. Wien, Bd. 24, 1865.
240. Lemaire, A., Recherches sur l'origine et le développement des racines latérales chez les Dicotyledones. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 3, 1886.
241. Lenfant, C., Contribution à l'anatomie des *Renonculacées*. Le genre *Delphinium*. Arch. Inst. bot. Liège, tom. 1, 1897.
242. Lesage, P., Contributions à la physiologie de la racine. C. R. Paris, tom. 112, 1891.
243. Lewakoffski, N., In betreff des Einflusses des Wassers auf Wurzel und Stamm einiger Gewächse. Gelehrte Schriften d. kais. Universität in Kasan, Nr. 5 u. 6, 1873. (Russisch; ref. in B. S. B. France und Bot. J., 1873.)
244. — —, Ueber den Einfluss des Wassers auf die Entwicklung von einigen *Salix*-Arten. Beilage zu dem Protocolle der 91. Sitzung der Naturforschergesellschaft an d. Univ. Kasan, 1877. (Russisch; ref. in Bot. J., 1877).
245. Licopoli, G., Sulle radici della *Wistaria chinensis*. Rendiconti dell' Acad. delle scienze fis. e nat. a Napoli, vol. 21, 1883.

246. Lierau, M., Ueber die Wurzeln der Araceen. Engl. J., Bd. 9, 1887.
247. Lignier, O., Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthacées, Melastomacées et Myrtacées. Thèses. Paris 1887.
248. Linde, O., Beiträge zur Anatomie der Senegawurzel. Inaug.-Diss. Rostock 1886.
249. Lohrer, O., Vergleichende Anatomie der Wurzeln. Inaug.-Diss. Marburg 1886; auch in Wigand's botan. Hefte, H. 2.
250. Lotar, H. A., Essai sur l'anatomie comparée des organes végétatifs et des téguments séminaux des Cucurbitacées. Lille 1881.
251. Lotsy, J. P., The formation of the so-called Cypress-knees on the roots of *Taxodium distichum*. John Hopkin's Univers., Studies from the biological Laboratory, vol. 5, 1893.
252. Lund, Samsøe, Notiser fra Universitetets botaniske Have. Vid. Medd., 1883.
253. Lund, S., og Kjaerskou, H., Morfologisk-anatomisk Beskrivelse af *Brassica oleracea* L., *B. campestris* L. og *B. Napus* L. etc. Bot. T., Bd. 15, 1885. Auch sep., Kjöbenhavn 1885.
- \*254. Mac Dougal, D. T., and Lloyd, Francis E., The roots and mycorrhizas of some of the Monotropaceae. Bull. of the New York Bot. Gard., vol. 1, 1900.
255. Mac Dougal, D. T., On the root-tubercles of *Isopyrum*. Minnesota Botanical Studies, 1894.
256. — —, The mycorrhiza of *Aplectrum*. B. Torr. B. C., vol. 25, 1893.
257. Macfarlane, J. M., A mycorrhiza in the roots of the liliaceous genus *Philesia*. Bot. G., Bd. 25, 1898.
258. MacFarlane, W. D., Beiträge zur Anatomie und Entwicklung von *Zea Mays*. Dissert. Göttingen 1900.
259. Magnus, P., Knospenbildung an Wurzeln. Verh. Brand., Bd. 20, 1878.
260. Magnus, G., Beiträge zur Anatomie der Tropaeolaceen. Inaug.-Diss. Heidelberg 1898.
261. Magnus, W., Studien an der endotrophen Mycorrhiza von *Neottia Nidus avis* L. Pr. J., Bd. 35, 1900.
262. Mangin, L., Sur les racines adventives des Monocotylédones. Bull. S. sc. Nancy. Sér. 2, tom. 5, 1880.
263. — —, Origine et insertion des racines adventives et modifications corrélatives de la tige des Monocotylédones. Thèse. Paris 1883.
264. Mansion, A., Contribution à l'anatomie des Renonculacées: Le genre *Thalictrum*. Arch. Inst. bot. Liège, tom. 1, 1897.
265. Marié, P., Recherches sur la structure des Renonculacées. Ann. sc. nat. Sér. 6, Bot., tom. 20, 1884.
266. Marloth, R., Die *Naras*. *Acanthosicyos horrida* var. *namaquana* mihi. Engl. J., Bd. 9, 1888.
267. Martius, Ch., Mémoire sur les racines aërifères ou vessies natatoires du genre *Jussiaea*. Mém. Acad. Montpellier, tom. 6, 1868.
268. Masclef, A., Sur l'adaptation du *Pteris aquilina* aux sols calcaires. Revue générale de Bot., tom. 4, 1892.
269. Massey, W. F., In regard to Cypress knees. B. Torr. B. C., vol. 15, 1889.
270. Masters, M. T., Notes on root-hairs and root-growth. J. R. H. S., vol. 5, 1880.
271. Maury, P., Études sur l'organisation et la distribution géographique des Plombaginées. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 4, 1886.

- \*272. Maury, P., Anatomie comparée de quelques espèces caractéristiques du Sahara algérien. Ass. franç. pour l'avanc. sc. Toulouse 1887.
273. Maxwell, F. B., A comparative study of the roots of Ranunculaceae. Bot. G., vol. 17, 1892.
274. Mazel, A., Études d'anatomie comparée sur les organes de végétation dans le genre Carex. Basel 1891.
275. Meehan, T., Cypress knees. B. Torr. B. C., vol. 15, 1889.
276. Mer, É., De l'influence des milieux sur la structure des racines. C. R. Paris, tom. 88, 1879.
277. — —, Recherches expérimentales sur les conditions de développement des poils radicaux. Ibid.
278. — —, Des modifications de structure et de forme qu'éprouvent les racines suivant les milieux où elles végètent. Ass. franç. pour l'avanc. sc., Compte rendu de la 9:e session. Reims 1880. Ref. B. S. B. France, tom. 28, 1881.
279. — —, De la constitution et des fonctions des poils radicaux. Ibid. Ref. Ibid.
280. — —, Nouvelles recherches sur les conditions de développement des poils radicaux. C. R. Paris, tom. 98, 1889.
281. — —, Reveil et extinction de l'activité cambiale dans les arbres. C. R. Paris, tom. 114, 1892.
282. — —, Des variations qu'éprouve la réserve amylicée des arbres aux diverses époques de l'année. B. S. B. France, tom. 44, 1898.
283. Meyer, A., Beiträge zur Kenntniss pharmaceutisch wichtiger Gewächse: III. Ueber Aconitum Napellus L. und seine wichtigsten nächsten Verwandten. Arch. Pharm., Reihe 3, Bd. 19, 1881.
284. — —, Beiträge etc. IV. Ueber Veratrum album L. und V. nigrum L. Arch. Pharm., Reihe 3, Bd. 20, 1882.
285. — —, Beiträge etc. V. Ueber Gentiana lutea L. und ihre Verwandten. Arch. Pharm., Reihe 3, Bd. 21, 1883.
286. — —, Beiträge etc. IX. Ueber die Bedeutung des eigenthümlichen Baues der Senegawurzel. Arch. Pharm., Reihe 3, Bd. 25, 1887.
287. — —, Ueber die Knollen der einheimischen Orchideen. Arch. Pharm., Reihe 3, Bd. 24, 1886.
288. Meyer, A., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Ranunculaceen. Inaug.-Diss. Marburg 1884; auch in Wigand's Botan. Heft., H. 1, 1885.
289. Mirabella, M. A., Sui laticiferi delle radici aeree di Ficus. Contribuzioni alla Biologia vegetale, vol. 2, 1898.
290. Moebius, M., Die mechan. Scheiden d. Secretbehälter. Pr. J., Bd. 16, 1885.
291. Moeller, H., Beiträge zur Kenntniss der Verzweigung (Nanismus). Landw. Jahrb., Bd. 13, 1884.
292. Mollberg, A., Untersuchungen über die Pilze in den Wurzeln der Orchideen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 17, 1884.
293. Montemartini, L., Contribuzione allo studio del passaggio della radice al fusto. Atti dell' Ist. Bot. della Univ. di Pavia, ser. 2, vol. 6, 1898.
294. — —, Ancora sul passaggio della radice al fusto. Ibid. 1899.
295. Mori, A., Saggio monografico sulla struttura istologica delle Crassulaceae. N. G. B. I., vol. 11, 1879.
296. Morini, F., Contributo all' anatomia della radice delle Casuarinee. Mem. Ac. Bologna, ser. 5, vol. 6, 1897.

297. Morot, L., Note sur les prétendus faisceaux collatéraux de certaines racines. B. S. B. France, tom. 29, 1882.
298. — —, Observations sur les tubercules des Ophrydées. Ibid.
299. — —, Recherches sur le pérycycle ou couche périphérique du cylindre central chez les Phanérogames. Ann. sc. nat. Sér. 6, Bot., tom. 20, 1885.
300. Müller, Fr., Untersuchungen über die Structur einiger Arten von Elatine. Flora, Bd. 60, 1877.
301. Müller, P., Om regnormenes forhold til Rhizomplanterne, isaer i Bøgeskove. Overs. danske Vid. S. Forh., 1894.
302. Müller-Thurgau, H., Influence of nitrogen upon root formation. U. S. Department of Agriculture; Experiment Station Record, vol. 8, 1897.
- \*303. Mycorrhizas of Orchids. Journ. of the New York Bot. Garden, vol. 1, 1900.
304. Möller, H. J., Cladopus Nymanni n. gen. n. sp., eine Podostemacée aus Java. Ann. Buitenzorg, sér. 2, vol. 1, partie 1, 1899.
305. Nabokirch, A., Ueber die Functionen der Luftwurzeln. Bot. C., Bd. 80, 1899.
306. Naegeli, C., Wachsthum des Stammes und der Wurzel bei Gefäßpflanzen. Beiträge zur wiss. Botanik, H. 1.
307. Nicolai, Das Wachsthum der Wurzeln. Schriften d. phys.-ökon. Ges. Königsberg, Jahrg. 6, 1865.
308. Nielsen, P., Om Ukrudtplanter Følfod (Tussilago). Ugeskrift for Landmaend, Bd. 2, 1877.
309. Nihoul, E., Contribution à l'étude anatomique des Renonculacées. Ranunculus arvensis L. Mém. cour. et Mém. sav. étr., tom. 52, 1891.
310. Nilsson, N. H. J., Dikotyla jordstammar. Ak. Afh. Lunds. Univ. Årsskr., tom. 21, 1885.
311. Nilsson, L. A., Studien über die Xyrideen. Sv. V. Ak. Hdlr., Bd. 24, 1892.
312. Noack, F., Ueber Schleimranken in den Wurzelintercellularen einiger Orchideen. Ber. D. B. G., Bd. 10, 1892.
313. Nobbe, F., Die Züchtung der Landpflanzen im Wasser betreffend. Landwirthsch. Versuchsstat., Bd. 7, 1865.
314. — —, Die Pflanzencultur im Wasser und ihre Bedeutung für die Landwirthschaft. Ibid., Bd. 11, 1869.
315. — — und Hiltner, L., Die endotrophe Mycorrhiza von Podocarpus und ihre physiologische Bedeutung. Die landwirthsch. Versuchsstat., Bd. 51, 1899.
316. Noll, F., Ueber eine neue Eigenschaft des Wurzelsystems. Sitzungsberichte der Niederrhein. Gesellsch. für Natur- u. Heilkunde zu Bonn, 1894; auch in Bot. C., Bd. 60, 1894.
317. Notice sur l'organisation de Montbretia Pottsii. Belg. hort., 1882; übers. aus G. Chr., 1880.
318. Nypels, P., Observations anatomiques sur les tubercules d'Apios tuberosa et d'Helianthus tuberosus. B. S. B. Belg., tom. 31, 1892.
319. Oels, W., Vergleichende Anatomie der Droseraceen. Inaug.-Diss. Breslau 1879.
320. Olivier, L., Recherches sur l'appareil tégumentaire des racines. Ann. sc. nat. Sér. 6, Bot., tom. 11, 1881.
321. Oudemans, C., Ueber den Sitz der Oberhaut bei den Luftwurzeln der Orchideen. Verh. Ak. Amsterdam, Deel 9, 1861.
322. Paratore, E., Sulla presenza d'un fascetto legnoso supranumerario in una radice secondaria di Dolichos melanophthalmus DC. Mlp., vol. 11, 1897.

323. Paratore, E., Ricerche istologiche su itubercoli radicali delle Leguminose. Mip., vol. 13, 1899.
324. Pax, F., Monographische Uebersicht über die Arten der Gattung *Primula*. Engl. J., Bd. 10, 1888.
325. — —, Ueber Wurzeln von *Anthriscus nitidus* mit Adventivknospen. Schles. Ges., Jahresber. 67, 1890.
326. Pearson, H. H. W., Anatomy of the seedlings of *Bowenia spectabilis* Hook. f. Ann. B., vol. 12, 1898.
327. — —, Apogeotropic roots of *Bowenia spectabilis* Hook. f. Rep. 68 meet. of the Brit. Assoc. for advanc. of sc., Bristol 1898.
328. Penzig O., Untersuchungen über *Drosophyllum lusitanicum*. Inaug.-Diss. Breslau 1877.
329. — —, Studi botanici sugli agrumi e sulle piante affini. Annali di Agricoltura, No. 116, 1887.
330. Perrot, E., Anatomie comparée des Gentianées aquatiques (*Menyantheae*). B. S. B. France, sér. 3, tom. 4, 1897.
331. — —, Anatomie comparée des Gentianacées. Ann. sc. nat. Sér. 8, Bot., tom. 7, 1899.
332. Perseke, K., Ueber die Formveränderungen der Wurzel in Erde und Wasser. Inaug.-Diss. Leipzig 1877.
333. Petersen, O. G., Bemaerkninger om den anatomiske Bygning af Rod og Rodstok hos nogle Monokotyledoner. Auktorref. in: Den botaniske Forenings virksomhed fra Juni 1872 til 1:ste Januar 1874. Bot. T., Bd. 7 (Raekke 2, Bd. 3), 1874.
334. — —, Nogle Undersøgelser over Traernes Rodliv. Overs. danske Vid. S. Forh., 1898.
335. Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. Leipzig 1881.
336. Pfitzer, E., Beobachtungen über Bau und Entwicklung der Orchideen. 10. Ueber zwergartige Bulbophyllen. Ber. D. B. G., Bd. 2, 1884.
337. — —, Grundzüge einer vergleich. Morphologie d. Orchideen. Heidelberg 1885.
338. Pilger, R., Vergleichende Anatomie der Gattung *Plantago* mit Rücksicht auf die Existenzbedingungen. Engl. J., Bd. 25, 1898.
339. Pirotta, R., e Buscalioni, L., Sull' origine degli elementi vascolari nell'apice vegetativo della radice delle Monocotiledoni. Rend. Lincei, vol. 7, 1898.
340. Pistone, A., Di alcune cisti tannifere. N. G. B. I., vol. 2, 1895.
341. Poulsen, V. A., Anatomiske Studier over *Eriocaulaceerne*. Kiöbenhavn 1888.
342. — —, Om den abnorme Rodbygning hos en Art of Slaegten *Myristica*. Vid. Medd., 1895.
243. Prantl, K., Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. Engl. J., Bd. 9, 1888.
- \*344. Preston, C. E., Observations on the root system of certain Cactaceae. Bot. G., vol. 30, 1900.
345. Prillieux, E., De la structure anatomique et du mode de végétation du *Neottia nidus avis*. Ann. sc. nat. Sér. 4, Bot., tom. 5, 1856.
346. — —, Étude sur la nature, l'organisation et la structure des bulbes des Ophrydées. Ann. sc. nat. Sér. 5, Bot., tom. 4, 1865.
347. — —, Aperçu général de l'organisation des racines des Orchidées. B. S. B. France. tom. 13, 1866.

348. Prillieux, E., Anatomie comparée de la tigelle et du pivot de la betterave pendant la germination. B. S. B. France, tom. 24, 1877.
349. — —, Sur un détail de structure de l'enveloppe des racines aériennes des Orchidées. B. S. B. France, tom. 26, 1879.
350. Prollius, F., Ueber Bau und Inhalt der Aloineenblätter, -stämme und -wurzeln. Arch. Pharm., Reihe 3, Bd. 22, 1884.
351. Queva, C., Les bulbilles des Dioscorées. C. R. Paris, tom. 117, 1893.
352. — —, Le tubercule du *Tacca pinnatifida* Forst. Ass. franç. pour l'avanc. sc. C. R. de la 22 sess. à Besançon 1893. Paris 1894.
353. — —, Anatomie des tubercules des Uvulariées. Ass. franç. pour l'avanc. sc., Congrès de Saint-Etienne, 1897.
354. — —, Recherches sur l'anatomie de l'appareil végétatif des Taccacées et des Dioscorées. Extr. des Mém. de la Soc. des sc. de Lille, 1894.
355. — —, Contributions à l'anatomie des monocotylédonées. I. Les Uvulariées tubéreuses. Travaux et Mém. de l'Univ. de Lille, tom 7, 1899.
356. Raunkiaer, C., De danske Blomsterplanter Naturhistorie. Første Bind: Enkimbladede. Kiöbenhavn 1895—1899.
357. Reinhardt, O., Das leitende Gewebe einiger anomal gebauter Monocotylenwurzeln. Pr. J., Bd. 16, 1885.
358. Reinke, J., Untersuchungen über Wachstumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel. Hanstein's Botan. Abhandl., Bd. 1, 1871.
359. — —, Zur Kenntniss des Rhizoms von *Corallorhiza* und *Epipogon*. Flora, Jahrg. 56, 1873.
360. — —, Morphologische Abhandlungen. Leipzig 1873.
361. Resa, Fr., Ueber die Periode der Wurzelbildung. Inaug.-Diss. Bonn 1877.
362. Rimbach, A., Beitrag zur Kenntniss der Schutzscheide. Inaug.-Diss. Jena 1888.
363. — —, Ueber die Ursache der Zellhautwellung in der Endodermis der Wurzeln. Ber. D. B. G., Bd. 11, 1893.
364. — —, Ueber die Ursache der Zellhautwellung in der Exodermis der Wurzeln. Ibid.
365. — — Zur Biologie der Pflanzen mit unterirdischem Spross. Ber. D. B. G., Bd. 13, 1895.
366. — —, Lebensverhältnisse des *Allium ursinum*. Ber. D. B. G., Bd. 15, 1897.
367. — —, Die contractilen Wurzeln und ihre Thätigkeit. Fünfstück, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, Bd. 2, 1897.
368. — —, Beiträge zur Physiologie der Wurzeln. Ber. D. B. G., Bd. 17, 1899.
- \*369. Roots of plants. G. Chr., vol. 25, 1886. Auch im Report of New York Agricultural Station, 1886.
370. Rosanoff, S., Ueber den Bau der Schwimmorgane von *Desmanthus natans* Willd. Bot. Z., Jahrg. 28, 1870.
371. Rosenberg, O., Om den anatomiska byggnaden hos *Parnassia palustris*. Bot. N., 1896.
372. — —, Die Stärke der Pflanzen im Winter. Vorl. Mitth. Bot. C., Bd. 45—46, 1896.
373. Ross, H., Beiträge zur Anatomie abnormer Monocotylenwurzeln (*Musaceae*, *Bambuseae*). Ber. D. B. G., Bd. 1, 1883.
374. — —, Contribuzione alla conoscenza del periderma. Mlp., vol. 3 e 4, 1890.
375. Rowlee, W., The rootsystem of *Mikania scandens*. Bot. G., vol. 17, 1892.

376. Rüger, G., Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Carica*. Inaug.-Diss. Erlangen 1887.
377. Russow, E., Betrachtungen über das Leitbündel- und Grundgewebe. Dorpat 1875.
378. Saccardo, F., Ricerche sull' anatomia delle Typhaceae. Mlp., Anno 9, 1895.
379. Sachs, J., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Zweite Aufl. Leipzig 1887.
380. Saint-Pierre, Germain de, Recherches sur la nature du faux bulbe des Ophrydées. B. S. B. France, tom. 2, 1855.
381. Sarauw, G. F. L., Rodsymbiose og Mykorrhizer, særlig hos Skovtræerne. Bot. T., Bd. 18, 1896.
382. Sargent, E., A new type of transition from stem to root in the vascular system of seedlings. Ann. B., vol. 14, 1900.
383. Sauvageau, C., Sur la présence de diaphragmes dans les canaux aërifères de la racine. C. R. Paris, tom. 104, 1887.
384. — —, Sur la racine du *Najas*. J. de B., tom. 3, 1889.
385. — —, Contribution à l'étude du système mécanique dans la racine des plantes aquatiques. Les *Potamogeton*. Ibid.
386. — —, Contribution à l'étude du système mécanique dans la racine des plantes aquatiques. Les *Zostera*, *Cymodocea* et *Posidonia*. Ibid.
387. Schellenberg, J., Observations sur la végétation de *Molinia coerulea*. Arch. sc. ph. et nat., 1896.
388. Schenck, H., Ueber Structurveränderung submers vegetirender Landpflanzen. Ber. D. B. G., Bd. 2, 1884.
389. — —, Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1885.
390. — —, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibl. bot. von Uhlworm und Haenlein, H. 1, 1886.
391. — —, Ueber das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. Pr. J., Bd. 20, 1889.
392. — —, Ueber die Luftwurzeln von *Avicennia tomentosa* und *Laguncularia racemosa*. Flora, 1889.
393. Schimper, A. W. F., Ueber Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. Bot. C., Bd. 17, 1884.
394. Schlicht, A., Ueber neue Fälle von Symbiose der Wurzeln mit Pilzen. Ber. D. B. G., Bd. 6, 1888.
395. — —, Beiträge zur Kenntniss der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorrhizen. Inaug.-Diss. Erlangen 1889.
396. Schmitz, Fr., Ueber die anatomische Structur der perennirenden Convolvulaceenwurzeln. Sitz.-B. naturf. Ges. Halle, 1874.
397. Schneider, A., The morphology of root tubercles of Leguminosae. Amer. Nat., vol. 27, 1893.
398. Scholtz, E., Morphologie der Smilaceen mit besonderer Berücksichtigung ihres Sprosswechsels und der Anatomie der Vegetationsorgane. Programm des Landes-Realgymnasiums zu Stockerau in Niederösterreich, 1888. Ref. in Bot. C., Bd. 38, 1889.
399. Schrenck, H. v., Notes on *Limnanthemum lacunosum*. B. Torr. B. C., vol. 12, 1885.
400. — —, On the histology of the vegetative organs of *Brasenia peltata*. B. Torr. B. C., vol. 15, 1888.

401. Schumann, P., Beiträge zur Kenntniss der Variation im anatomischen Bau derselben Pflanzenart. Inaug.-Diss. Heidelberg 1891.
- \*402. Schumann, K., Ueber die Beziehungen zwischen Lebensweise und Bau der Pflanzen, welche trockene Standorte bewohnen. Monatschrift für Cacteenkunde, Bd. 5, 1895.
- \*403. Schütze, C., Untersuchungen an Coniferenwurzeln. Osterprogramm des herzogl. Gymnasiums Blankenburg a. H., 1892.
404. Schwartz, F., Die Wurzelhaare der Pflanzen. Unters. Tübingen, Bd. 1, 1885.
405. Schwendener, S., Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen. Leipzig 1874.
406. — —, Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abhandl. d. kgl. Ak. d. Wiss. zu Berlin aus dem Jahre 1882, Berlin 1883.
407. Scott, D. H., On some points in the anatomy of *Ipomœa purpurea*. Ann. B., vol. 5, 1891.
408. — —, Notes on internal phloëm in the Dicotyledons. Report of the 61 Meeting of the British Association for the Advancement of Science. London 1892.
409. — —, On two new instances of spinous roots. Ann. B., vol. 11, 1897.
410. Scott, D. H., and Wager, H., On the floating roots of *Sesbania aculeata*. Ann. B., vol. 1, 1888.
411. Scott, D. H., and Brebner, G., On internal phloëm in the root and stem of Dicotyledons. Ann. B., vol. 5, 1891.
- \*412. Scott-Elliott, G. F., The influence of soil upon the growth of annuals. G. Chr., 1890.
413. Seignette, A., Recherches sur les tubercules. Revue générale de Bot., tom. 1, 1889.
414. — —, Note sur les tubercules du *Spiraea Filipendula* et du *Veratrum album*. B. S. B. France, tom. 36, 1889.
415. Senft, E., Der Erdboden nach Entstehung, Eigenschaften und Verhalten zur Pflanzenwelt. Hannover 1888.
416. Sewell, Roots and their works. G. Chr., vol. 26, 1886.
417. Shibata, K., On the anatomical structure of vegetative organs of Bamboo plants. Bot. M. Tok., vol. 14, 1900.
418. Siedler, P., Ueber den radialen Saftstrom in den Wurzeln. Inaug.-Diss. Rostock 1891. Auch in Cohn's Beitr. z. Biolog. d. Pflanzen, H. 5, 1892.
419. Sokolowa, C., Ueber das Wachsthum der Wurzelhaare und Rhizoiden. B. S. N. Mosc., No. 2, 1897.
420. Solereder, H., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Aristolochiaceen. Engl. J., Bd. 10, 1888.
421. — —, Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899.
422. Stahl, E., Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Eine vergleichend-biologische Studie. Pr. J., Bd. 34, 1900.
423. Stroever, V., Ueber die Verbreitung der Wurzelverkürzung. Inaug.-Diss. Jena 1892.
424. Tavernier, Formation des grumeux gypseux autour des radicules des Orangers et des Grenadiers. B. S. B. France, tom. 37, 1890.
425. Terras, J., The relation between the lenticels and adventitious roots of *Solanum Dulcamara*. Tr. Edinb., 1900.

426. Thiel, H., Bewurzelung. H. v. Nathusius, Wandtafeln für den naturwiss. Unterricht, Serie 4. 53 Photographien mit Text. 1875.
427. Thomas, W. B., Root-system of Pogonia. Proceedings of the Indiana Academy of Sciences, 1894.
428. Thomé, O. W., Entwicklung der Wurzel des Wasserschieflings. Bot. Z., Jahrg. 23, 1865.
429. Thouvenin, M., Contribution à l'étude des racines de la famille des Compositées. Thèse. Nancy 1884.
430. — —, Recherches sur la structure des Saxifragacées. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 12, 1890.
431. Triebel, R., Ueber Oelbehälter in den Wurzeln der Compositen. N. A. Leop.-Car. Ak., Bd. 50, 1885.
432. *Trientalis europaea* L. (Verf. anonym) G. Chr., Bd. 26, 1886.
433. Tunker, M., und Seelhorst, C. von, Der Einfluss, welchen der Wassergehalt und der Reichthum des Bodens auf die Ausbildung der Wurzeln und der oberirdischen Organe der Haferpflanze ausüben. Journ. f. Landw., 1898.
434. Van Tieghem, Ph., Observations sur la Ficaire. Ann. sc. nat. Sér. 5, Bot., tom. 5, 1866.
435. — —, Recherches sur la structure des Aroidees. Ann. sc. nat. Sér. 5 Bot., tom. 6. 1866.
436. — —, Recherches sur la symmetrie de structure des plantes vasculaires. Ann. sc. nat. Sér. 5, Bot., tom. 13, 1871.
437. — —, Sur les canaux oléiferes des Composées. B. S. B. France, tom. 18, 1871.
438. — —, Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes. Ann. sc. nat. Sér. 5, Bot., tom. 16, 1872.
439. — —, Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées. B. S. B. France, tom. 29, 1882.
440. — —, Sur la situation de l'appareil sécréteur dans la racine des Composées. B. S. B. France, tom. 30, 1883.
441. — —, Sur les canaux sécréteurs des Liquidambarées et des Simarubacées. B. S. B. France, tom. 31, 1884.
442. — —, Sur la structure et les affinités des Pittosporées. Ibid.
443. — —, Second mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 1, 1885.
444. — —, Structure de la tige des Primevères nouvelles du Jun-Nan. B. S. B. France, tom. 33, 1886.
445. — —, Structure de la racine et disposition des radicelles dans les Centrolépidées, Eriocaulées, Joncées, Mayacées et Xyridées. J. de B., tom. 1, 1887.
446. — —, Recherches sur la disposition des radicelles et des bourgeons dans les racines des Phanérogames. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 5, 1887.
447. — —, Réseau sus-endodermique de la racine des Caprifoliacées. B. S. B. France, tom. 34, 1887.
448. — —, Réseau sus-endodermique de la racine des Crucifères. Ibid.
449. — —, Réseau sus-endodermique de la racine des Rosacées. Ibid.
450. — —, Sur l'exoderme de la racine des Restiacées. Ibid.
451. — —, Sur le second bois primaire de la racine. Ibid.
452. — —, Sur les poils radicaux gémérés. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 6 1888.

453. Van Tieghem, Ph., Sur le réseau de soutien de l'écorce de la racine. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 7, 1888.
454. — —, Sur le réseau sus-endodermique de la racine chez les Légumineuses et les Ericacees. B. S. B. France, tom. 35, 1888.
455. — —, Sur les fibres libériennes primaires de la racine des Malvacées. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 7, 1888.
456. — —, Structure de la racine dans les Loranthacées parasites. B. S. B. France, tom. 41, 1894.
457. — — et Douliot, H., Groupement des primevères d'après la structure de leur tige. B. S. B. France, tom. 33, 1886.
458. — —, Origine, structure et nature morphologique des tubercules radicaux des Légumineuses. B. S. B. France, tom. 35, 1888.
459. — —, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 8, 1889.
460. — — et Monal, E., Sur le réseau sous-épidermique de la racine des Géraniacées. B. S. B. France, tom. 35, 1888.
461. — — et Morot, S., Anatomie des Stylidiées. Ann. sc. nat. Sér. 6, Bot., tom. 19, 1884.
462. Vines, J. H., and Green, J. R., The reserve protein of the Asparagus root. Proceed. of the R. Soc. London, vol. 52, 1892.
463. Volkaert, A., Untersuchungen über den Parasitismus der Pedicularis-Arten. Inaug.-Diss. Zürich 1899.
464. Volkens, G., Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen dargestellt. Berlin 1887.
465. Vries, H. de, Over de contractie van Wortels. Versl Ak. Amsterdam, Reeke 2, Deel 15, 1880.
466. — —, Studien over Zuigwortels. Maandblad voor Naturwetenschappen, 1886.
467. Vuillemin, P., Note sur le raccord des systemes sécréteurs. B. S. B. France, tom. 31, 1884.
468. — —, Remarques sur la situation de l'appareil sécréteur des Composées. Ibid.
469. — —, L'exoderme. B. S. B. France, tom. 33, 1886.
470. — —, Les mycorrhizes et les théories nouvelles de la vie complexe en biologie. Revue générale des sciences pures et appliquées, tom. 1, 1890.
471. Waage, Th., Ueber haubenlose Wurzeln der Hippocastaneen und Sapindaceen. Ber. D. B. G., Bd. 9, 1891.
472. Waechter, W., Beiträge zur Kenntniss einiger Wasserpflanzen. Flora, Bd. 83, 1897.
473. Wagner, in: Journal f. Landwirthsch., 1870.
474. Wahrlich, W., Beitrag zur Kenntniss der Orchideenwurzelpilze. Bot. Z., Jahrg. 44, 1886.
475. Warming, Eug., Om rødderne hos Neottia Nidus avis L. Vid. Medd., 1874.
476. — —, Smaa biologiske og morfologiske bidrag. Bot. T., Række 3, Bd. 1, 1876.
477. — —, Støllingsverhältnisse von Wurzeln. Bot. N., 1876.
478. — —, Smaa biologiske og morfologiske bidrag. Bot. T., Række 3, Bd. 2, 1877.
479. — —, Familjen Podostemaceae. D. kgl. Danske Videnskabernes Selskabs

- Skrifter. Række 6, naturvidenskab, og mathem. Afdel., Bd. 2, 1881, Bd. 4, 1888, Bd. 7, 1891.
480. War ming, Eug., Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse. Festskrift i Anledning af Den Naturhistoriske Forenings Bestaaen fra 1833—1883. — — — udgivet — — i 1883. Kjöbenhavn 1890.
481. — —, Botaniske Ekursioner 1. Fra Vesterhavskystens Marskegne. Vid. Medd., 1890.
482. — —, Botaniske Ekursioner 2. De psammofile Formationer i Danmark. Vid. Medd., 1891.
483. — —, Plantesamfund. Grundtraek af den ökologiske Plantegeografi. Kjöbenhavn 1895.
484. — — Botaniske Ekursioner 3. Skarridsö. Vid. Medd., 1897.
485. Weiss, J. E., Anatomie und Physiologie fleischig verdickter Wurzeln. Flora 1880.
486. Went, F. A., Ueber Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epi-phyten. Ann. Buitenzorg, vol. 12, partie 1, 1894.
487. Westermaier, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Pflanzen. Mon. Berl., 1881.
488. Wieler, A., Nelumbium speciosum. Eine monographische Studie. Bibl. bot., H. 11, 1888.
489. — —, Ueber Anlage und Ausbildung von Libriformfasern in Abhängigkeit von äusseren Verhältnissen. Bot. Z., Jahrg. 47, 1889.
490. — —, Ueber die Periodicität in der Wurzelbildung der Pflanzen. Forst-wissenschaftl. Centralbl., Bd. 16, 1894.
491. — —, Die Function der Pneumathoden und des Aërenchyms. Pr. J., Bd. 32, 1898.
492. Wiesner, J., Ueber das Saftperiderm. Oest. B. Z., Bd. 40, 1890.
493. Wilson, W. P., The production of aërating organs on the roots of swamp and other plants. P. Philad., 1889.
494. Wisselingh, C. van, De Kernscheede bij de wortels der Phanerogamen. Versl. Ak. Amsterdam, Reeke 3, Deel 1, 1884.
495. — —, La gaine du cylindre central dans la racine des Phanérogames. Arch. Néerl., tom. 20, 1885 (Abriss von 494).
496. — —, Sur l'endoderme. Ibid.
497. Wittrock, V. B., Om rotskott hos örtartade växter, med särskild hänsyn till deras olika biologiska betydelse. Bot. N., 1884.
498. — —, Några bidrag till kännedomen om *Trapa natans* L. Bot. N., 1887.
499. — —, *Viola*-studier. I. Acta Horti Bergiani, Bd. 2, No. 1, 1897.
500. Worsdell, W. C., Comparative anatomy of *Encephalartos*. Transact. of the Linn. Soc., Bot., Ser. 2, vol. 5, 1900.
- \*501. Yokoi, T., On the development of the plumule and radicle of Rice seed with various quantities of water in the germinating medium. Imp. Univ. Tokyo, College of Agriculture, Bulletin, vol. 5, 1898.
502. Zawodny, J., Beitrag zur Kenntniss der Wurzel von *Sorghum sacharatum* Pers. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 70, 1898.
503. Zipperer, P., Beitrag zur Kenntniss der *Sarraceniaceen*. Inaug.-Diss. Erlangen 1885.

504. Nöbbe, F., und Siegert, T., Pflanzenkultur in Lösungen. Landwirthsch. Versuchsstat., Bd. 6, 1864.
505. Romanus, A., Bidrag till kannedomen om de nödvändiga mineralbasernas (Kalk, Kali, Magnesia) funktioner i de högre växterna. Ak. Afh. Acta Reg. Soc. Phys. Lund, tom. 8, 1899.

---

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel XVI.

- Fig. 1. *Stellaria media* Cyrill. aus lockerer Gartenerde. Beinahe  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.
- „ 2. *Stellaria media* Cyrill. aus zugestampfter Gartenerde. Nat. Gr.
- „ 3. *Polygonum lapathifolium* Ait. Wurzelsystem aus trockenem Boden. ca.  $\frac{2}{3}$  nat. Gr.
- „ 4. *Centaurea Cyanus* L. aus lehmhaltiger Ackererde. Beinahe  $\frac{1}{4}$  nat. Gr.
- „ 5. *Carex arenaria* L. Theile des kriechenden Rhizoms mit Haft- und Saugwurzeln, von einem Sandstrande. ca.  $\frac{2}{3}$  nat. Gr.

#### Tafel XVII.

- Fig. 1. *Molinia coerulea* Moench. Theil eines Rasens. ca.  $\frac{3}{7}$  nat. Gr.
- „ 2. *Festuca ovina* L. Theil eines Rasens aus dürrer Sandboden. ca.  $\frac{2}{3}$  nat. Gr.
- „ 3. *Phleum alpinum* L. Aus dürrer Sandboden. ca.  $\frac{5}{6}$  nat. Gr.
- „ 4. *Naumburgia thyrsiflora* Reich. Basaltheil des Stengels mit Ausläufern. ca.  $\frac{2}{3}$  nat. Gr.

#### Tafel XVIII.

- Fig. 1. *Nardus stricta* L. Theil eines Rasens aus dürrer Sandboden. Beinahe  $\frac{2}{3}$  nat. Gr.
- „ 2. *Senecio vulgaris* L. Aus Humus. ca.  $\frac{5}{8}$  nat. Gr. H die Hauptwurzel.
- „ 3. *Juncus squarrosus* L. Theil eines Rasens aus einem sandigen Seeufer. ca.  $\frac{7}{10}$  nat. Gr.
- „ 4. *Juncus effusus* L. Theil des Rhizoms. ca.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.
- „ 5. *Gnaphalium uliginosum* L. ca.  $\frac{3}{4}$  nat. Gr. H die Hauptwurzel.
- „ 6. *Lobelia Dortmanna* L. Wurzelsystem eines Individuums aus einer See mit sandigem Boden. ca.  $\frac{3}{5}$  nat. Gr.
- „ 7. *Drosera spec.* ca.  $\frac{3}{4}$  nat. Gr.

#### Tafel XIX.

- Fig. 1. *Juncus trifidus* L. Der vordere Theil der Sprosskette. Nat. Gr.
- „ 2. *Luzula pilosa* Willd. Theil eines Rasens aus etwas feuchtem Humusboden. Nat. Gr. Die Nebenwurzeln sind in der Wirklichkeit noch ein wenig feiner.



*L. Bergkiani* phot. auct. dir.

L. Thomas Lith. Inst. Berlin S. 53.



Fig. 4.

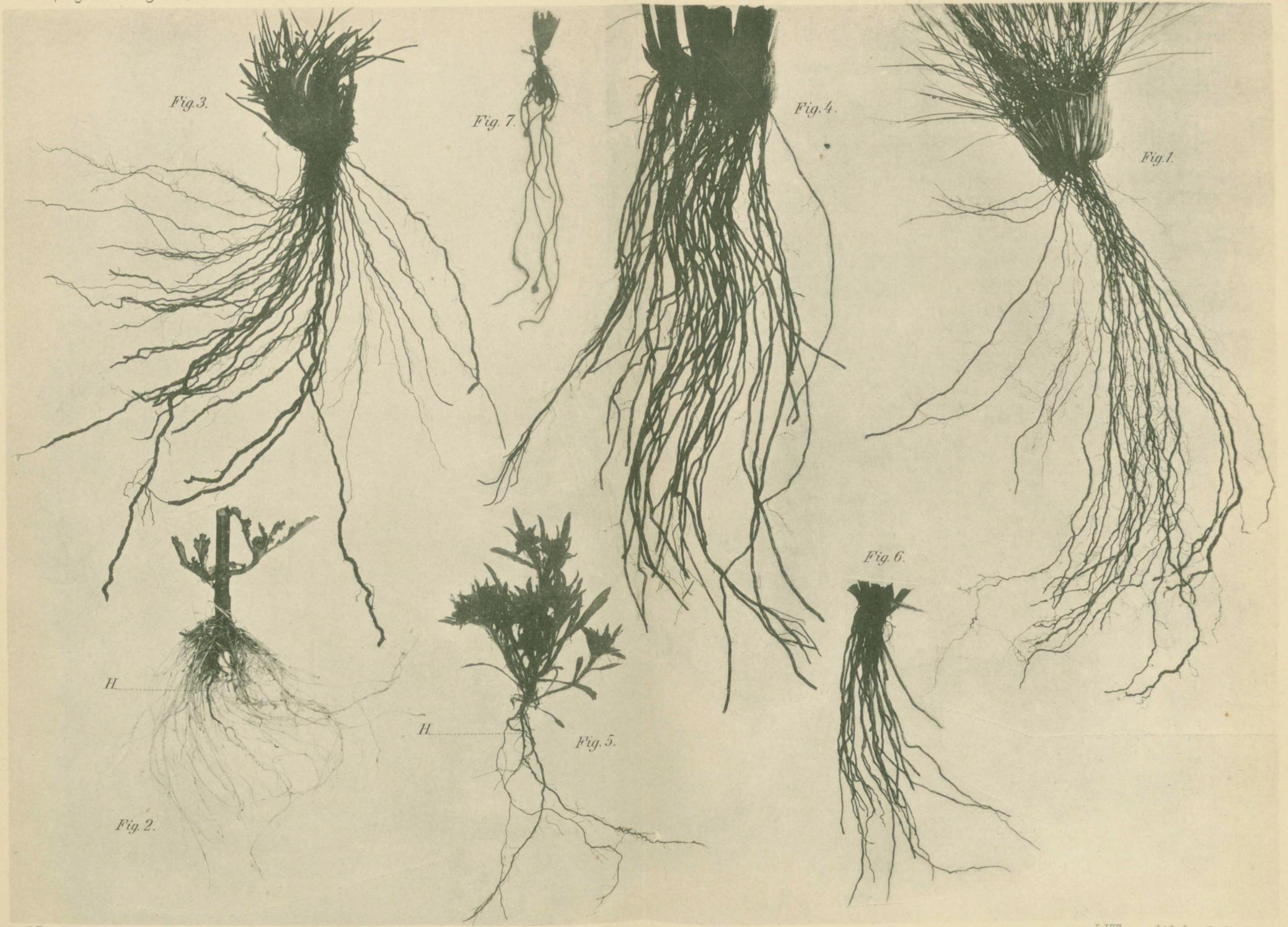
Fig. 2.

Fig. 1.

Fig. 3.

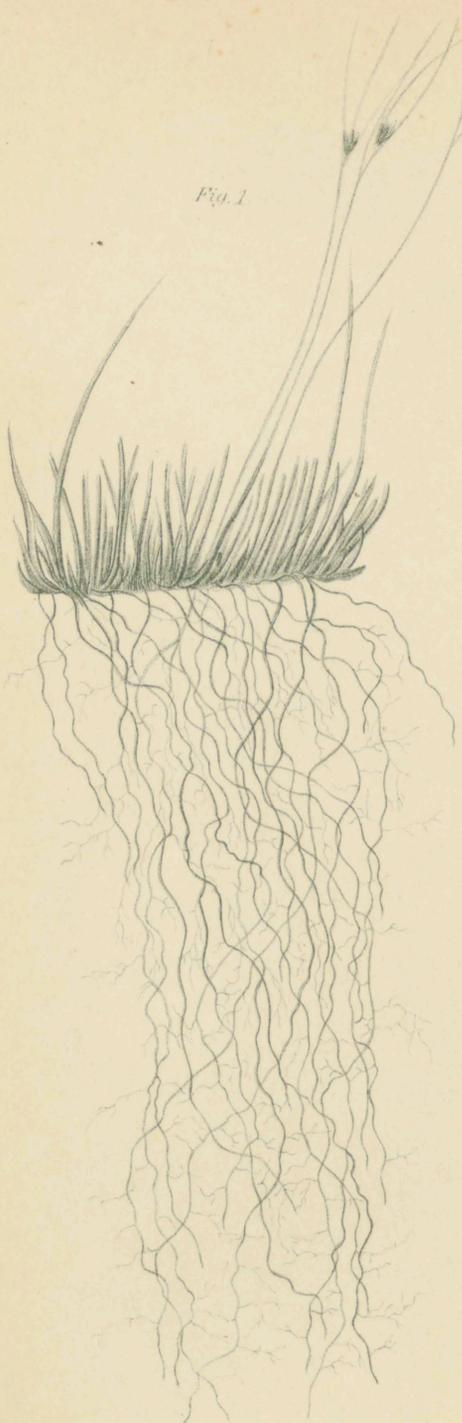
L. Bergklimm phot. auct. dir.

L. I. Thomas lith. Inst. Berlin S. 53.

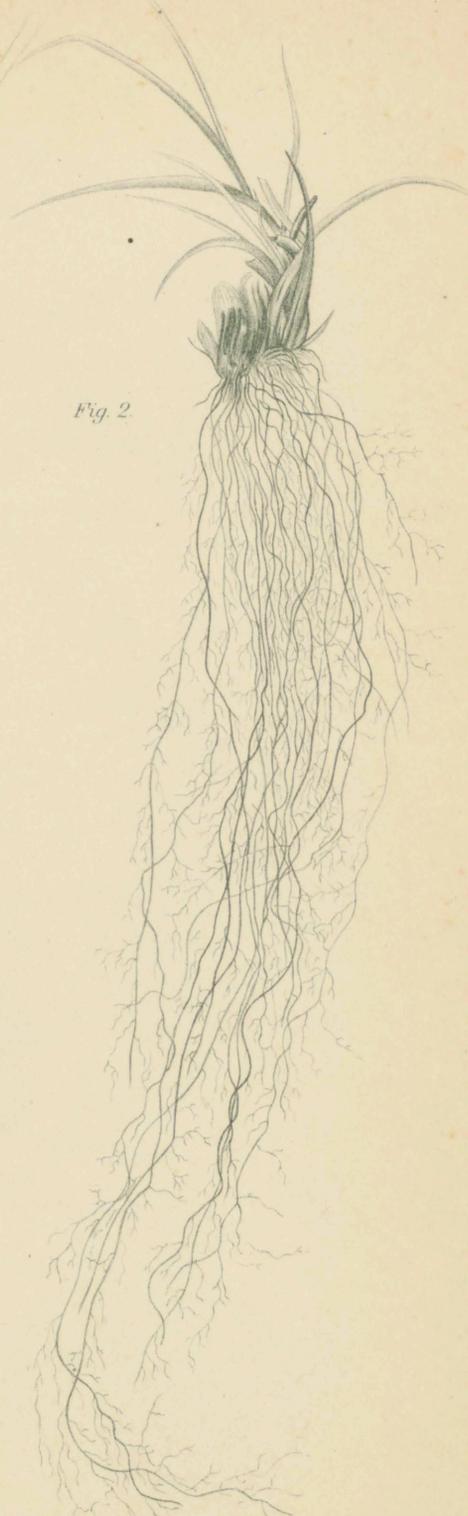


L. Bergklint phot. auct. dir.

L. I. Thomas Lith. Inst. Berlin S. 53.



*Fig. 1*



*Fig. 2*

*L. Bergklint del.*

*L. Thomas, Lith. Inst. Berlin, 8.02.*

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [91](#)

Autor(en)/Author(s): Freidenfelt Teodor (Theodor) Magnus Fredrik

Artikel/Article: [Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. I. Ueber die Formbildung der Wurzel vom biologischen Gesichtspunkte. 115-208](#)