c Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von K. Goebel.

16. Die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen, Organe, welche zwischen Wurzeln und Sprossen stehen.

Mit 31 Abbildungen.

In einer kürzlich erschienenen Abhandlung „The structure and morphology of the ovule“ [1]) bespricht Worsdell die Einteilung der Pflanzenorgane. Er sagt, es habe sich ergeben, dafs alle die verschiedenen Teile oder Organe der höheren Pflanzen auf einige wenige Hauptkategorieen zurückgeführt werden könnten, die zwar sich sehr verschiedenen äufseren Bedingungen anpassen können, aber doch gewisse wohldefinierte, ausschliefsliche Charaktere der Gestalt, Struktur und Stellung besitzen „which have rendered them during the course of ages of progressive differentiation so stereotyped and fixed as to preclude the possibility of the existence of any intermediate or transitional forms between any two of these categories“. Dieser Satz müfste nun zunächst bewiesen werden, denn er kann eine Giltigkeit natürlich nicht a priori beanspruchen, sondern nur, wenn er Erfahrungstatsachen wiedergibt. Einen solchen Beweis hat Worsdell aber nicht geliefert, nicht einmal eine „Definition“ seiner Hauptkategorieen, die allein schon auf die gröfsten Schwierigkeiten stöfst. Er gibt zu, dafs es in manchen Fällen schwierig, vielleicht sogar unmöglich sei, den „morphologischen Wert“ eines Organs zu bestimmen. Das sei aber nur unserer Unwissenheit und der Unmöglichkeit zuzuschreiben, alle die Stadien zu verfolgen, welche ein derartiges Organ während einer langen phylogenetischen Entwicklung durch Anpassung durchlaufen habe. Er erwähnt als Beispiel die Samenschuppe der Abietineen und die Wasser„sprosse“ von Utricularia. Die ersteren mögen hier aufser Betracht bleiben. Was Utricularia [2]) anbelangt, so ist unsere Unwissenheit meiner Ansicht nach nicht so grofs, wie Worsdell, welcher auch hier keine Begründung seiner Ansicht gibt, annimmt. Vielmehr können wir hier mit grofser Deutlichkeit verfolgen, wie ein Organ, das einem Blatte „gleichwertig“ ist, die Charak-

1) Annals of botany Vol. XVIII No. LXIX. January 1904.

2) Vgl. Goebel, Organographie der Pflanzen pag. 144 und die dort sowie in Pflanzenbiolog. Schilderungen II angeführte Literatur.

tere eines Sprosses annimmt und haben alle Übergangsstufen zwischen beiden. Wer freilich daran „glaubt“, dafs die Organbildung der Pflanzen sich nach bestimmten „stereotypierten“ Kategorieen richte (welche wir doch erst aus der Natur abstrahiert haben), dem müssen solche Fälle unbequem sein. Worsdell erledigt sie mit den Worten: „If we are unable to discover, say, in the submerged organ of Utricularia a prevalence either of the distinctive characters of the phyllome or of those of the caulome, we surely dare not conclude that this organ exhibits within itself a fusion of the two categories! for if, in this particular case, such a fusion actually exists, we ought occasionally to find here and there in other plants, normally or abnormally, true transitional forms between, say, stem and leaf, or leaf and root, etc. If the existence of these could be demonstrated it would, in the writers opinion, prove our morphological categories to be mere figments of the imagination; but he has no hesitation in saying that he believes such transitions never will be demonstrated.“ Was diese Sätze anbelangt, so mufs ich gestehen, dafs die Art der Folgerung mir unverständlich ist. Wenn bei einer Pflanzenform nachgewiesen werden kann, dafs bei ihr Organe vorkommen, welche sich in die üblichen morphologischen Kategorieen nicht einordnen lassen, so ist damit doch keineswegs gegeben, dafs dies auch bei andern Pflanzen der Fall sein mufs. Jeder Pflanzentypus hat doch seine eigene Entwicklung durchgemacht, warum sollten nicht bei einer Gruppe Wege eingeschlagen worden sein, die für andere nicht gangbar waren? Kennen wir z. B. bei irgend einer Pflanzenform so merkwürdige Reduktionserscheinungen wie beim Gynaeceum von Balanophora? Mufs überhaupt ein Vorgang sich notwendig mehrmals wiederholen? Gerade so gut könnte man Worsdells Satz auf die menschliche Geschichte anwenden und z. B. sagen, dafs der gotische Baustil sich allein in Europa entwickelt habe, sei unwahrscheinlich, man müsse doch auch sonst „Übergänge“ zu ihm finden, etwa bei den Bewohnern Centralamerikas oder Afrikas. Aber ganz abgesehen von der Art der Folgerung, können wir uns die Frage vorlegen, gibt es nicht — von der einstweilen genugsam erörterten Utricularia abgesehen — andere Vegetationsorgane, welche in die üblichen Kategorieen nicht passen? Denn der „Glauben“ Worsdells an ihre Nichtexistenz kann nicht ausschlaggebend sein. Wir sehen dabei ganz von der bekannten Tatsache ab, dafs es eine Menge Organe gibt, welche weder Sprosse noch Blätter noch Wurzeln sind; die alte Kategorie der Emergenzen ist z. B., wie ich früher

hervorhob, eine rein negative und es ist eines der Mifsverständnisse Worsdells[1]), wenn er z. B. bei den Samenanlagen annimmt, diejenigen, welche diese Organe als „Emergenzen“ betrachteten, hätten sie als Organe „sui generis“ aufgefafst. Auf solche Mifsverständnisse näher einzugehen, halte ich nicht für erforderlich, vielmehr möchte ich nur eine Gruppe von Organen hier erörtern, die dadurch ausgezeichnet sind, dafs sie teils als Wurzeln, teils als Sprosse betrachtet werden, während sie meiner Ansicht nach derzeit keiner dieser Kategorieen zugezählt resp. phylogenetisch von keiner derselben abgeleitet werden können; während wir die Wassersprosse der Utricularien von Blättern ableiten können, ist bei den hier besprochenen Organen eine Ableitung von Wurzeln und Sprossen, wie gezeigt werden soll, nicht durchzuführen. Gerade dadurch gewinnen sie für unsere Auffassung der Organbildung überhaupt ein besonderes Interesse. Wir haben also zweierlei Arten von „Übergangsformen“ zwischen verschiedenen Organkategorieen zu unterscheiden. In dem einen Falle, welcher durch Utricularia gegeben ist, sehen wir Organe, die ursprünglich Blätter waren, Eigenschaften annehmen, die sonst Sprossen zukommen. Bei dem andern handelt es sich nach der hier vertretenen Auffassung um eine Neubildung von Organen, die phylogenetisch weder Wurzeln noch Sprosse waren, aber Eigenschaften besitzen, wie sie sonst teils Wurzeln, teils Sprossen zukommen. Es wurde auch versucht, über die Bedingungen für das Auftreten dieser Organe und ihre Regenerationsfähigkeit Anhaltspunkte zu gewinnen. Die morphologischen und anatomischen Tatsachen aber sollen nur so weit in Betracht gezogen werden, als sie für die allgemeinere hier erörterte Frage von Interesse sind. Viele Einzelheiten sind also absichtlich nicht mit berücksichtigt.

I. Die Knollenbildungen der Dioscoreen.

Die höchst merkwürdigen Gebilde, um die es sich hier handelt, habe ich seinerzeit bei dem Versuche einer zusammenfassenden Schilderung der Organbildung[2]) der Pflanzen nicht besprochen, ob-

1) Dessen historische Angaben über Auffassungen anderer, soweit sie von Celakovskys Ansichten abweichen, mit Vorsicht aufzunehmen sind. Ich wenigstens mufs mich gegen die Darstellung, die Worsdell von meinen Auffassungen gegeben hat (z. B. über Metamorphose) verwahren. Worsdell citiert auch die Literatur nicht immer richtig; er schreibt mir „an earlier work“ („Vergleichende Untersuchungen“) zu, das mir selbst ganz unbekannt ist. (The new phytologist II pag. 116.) Vermutlich ist die „Vergl. Entwicklungsgesch. d. Pflanzenorgane“ gemeint.

2) Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.

wohl Quevas[1]) treffliches Werk darüber durch die Güte des Verfassers in meinem Besitz war. Es geschah dies, weil ich selbst diese Gebilde nicht genügend aus eigener Anschauung kannte und in dem genannten Buche mich nicht referierend verhalten, sondern aus eigener Anschauung schildern wollte. Inzwischen habe ich versucht, diese Lücke möglichst auszufüllen, und eine kurze Darstellung der Knollenbildung der Dioscoreen dürfte um so weniger überflüssig sein, als Quevas Werk einerseits, wie die neuere Literatur zeigt, selbst in Frankreich wenig bekannt geworden zu sein scheint[2]), andererseits es nicht ganz leicht ist, aus der auf anatomische Verhältnisse das Schwergewicht legenden Darstellung das morphologisch Wichtige herauszuschälen. Indem ich auf Quevas Buch ein für allemal hier verweise, gebe ich im folgenden die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen unter vergleichender Heranziehung der Literatur. Zunächst sei an die gröberen Gestaltungsverhältnisse erinnert.

Die Vegetationsorgane, welche sich bei den Dioscoreen aufser den mit Laubblättern versehenen Sprossen und den Wurzeln vorfinden, lassen sich zunächst in zwei Gruppen einteilen: wir finden bei der ersten Gruppe (z. B. D. quinqueloba, D. villosa, Trichopus ceylanicus) kriechende Rhizome ohne sekundäres Dickenwachstum. Untersucht wurde D. quinqueloba. Die Rhizome sind ausgesprochen dorsiventral, sie tragen auf ihrer Oberseite eine Reihe von Sprossen, auf der Unterseite Wurzeln. Der Aufbau ist ein sympodialer. Erwähnenswert ist, dafs die Rhizome auf der Unterseite auch „Wurzelhaare“ be-

---

1) Queva, Recherches sur l'anatomie de l'appareil végétatif des Taccacées et des Dioscorées. Lille 1894.

2) Es ist z. B. nicht erwähnt in der Abhandlung von Leclerc du Sablon, „Sur le tubercule du Tamus communis (Revue générale de botanique T. XIV 1902 pag. 145, ebensowenig in der Abhandlung von Mifs Dale, On the origin, development and morphological nature of the aërial tubers in Dioscorea sativa Linn., Annals of botany Vol. XV 1901 pag. 491. Es wird hier nur eine kurze Mitteilung Quevas in den Comptes rendus erwähnt. Betreffs der Literatur verweise ich auf diese Abhandlungen und auf die ältere von Bucherer, Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Dioscoreaceen (Biblioth. Botanica 1889 Heft 16). In der Abhandlung von Uline, Eine Monographie der Dioscoreaceen, Englers botan. Jahrb. 26. Bd. finden sich betreffs der Knollenbildung keine eigenen Untersuchungen und Erörterungen. Was die Speziesbezeichnung der im folgenden erwähnten Dioscoreaarten betrifft, von denen ich eine möglichst grofse Anzahl im Münchener botanischen Garten zusammmenzubringen versucht habe, so kann ich für deren Richtigkeit keinerlei Gewähr übernehmen. Denn eine so grofse Autorität wie Hooker (Flora of British India vol. VI pag. 208) hebt hervor, dafs „the species of Dioscorea are in a state of indescribable confusion“!

sitzen, wie solche ja auch bei anderen Rhizomen (z. B. Mercurialis perennis, Corallorhiza innata) bekannt sind. Es haben diese Rhizome also Eigenschaften, welche in nichts Wesentlichem von denen der Rhizome anderer Monokotylen abweichen, sie kommen deshalb hier nur zum Vergleiche mit den Knollenbildungen der zweiten Gruppe in Betracht.

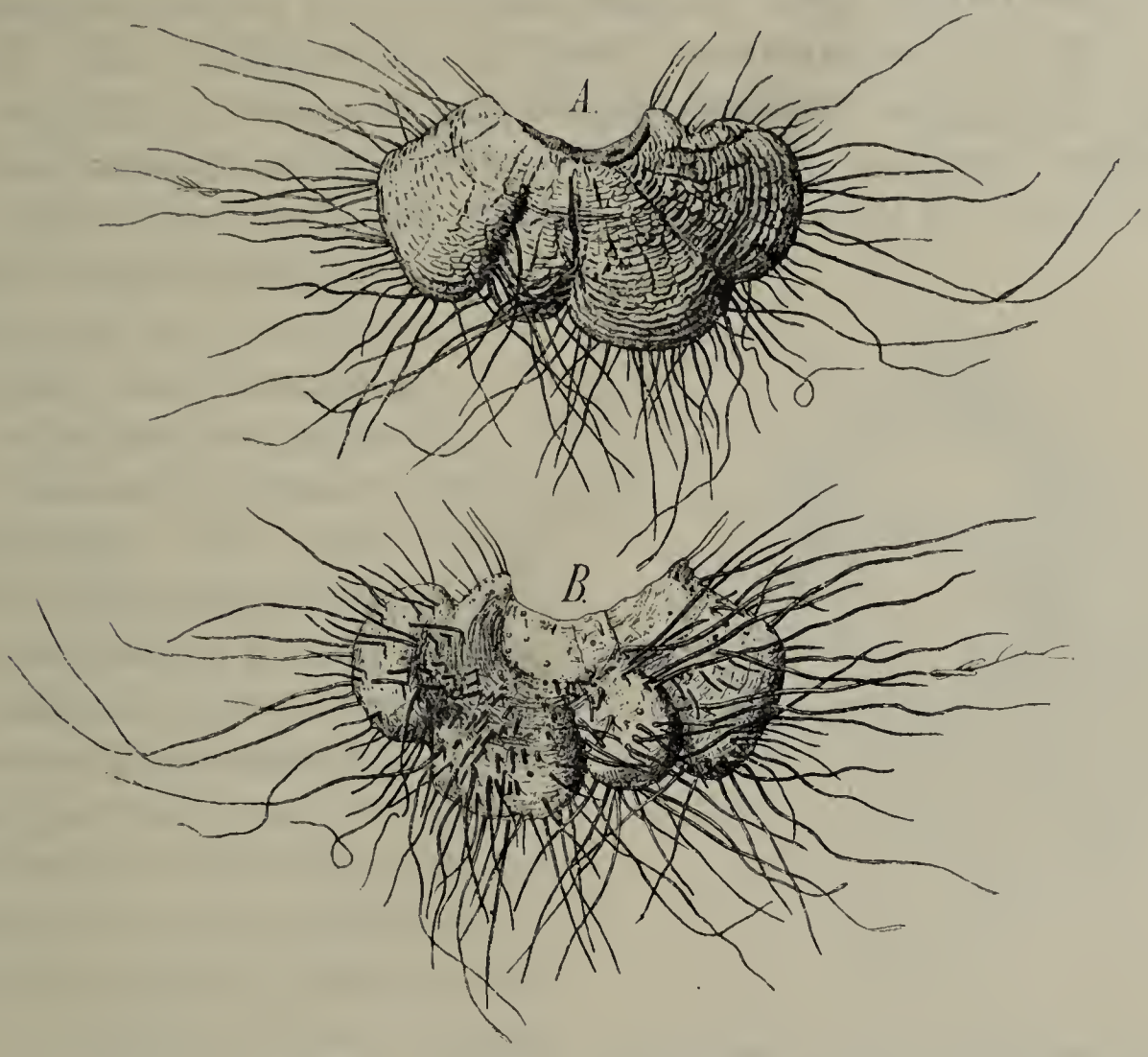

Fig. 1. Dioscorea sinuata. Von der Sprofsachse abgetrenntes Knollenstück. *A* von oben, *B* von unten. ($^1/_3$ der nat. Gröfse.) Die Wurzeln entstehen auf der Unterseite, die jüngsten dem Rande zunächst.

Diese hat Knollen von sehr verschiedener Gestalt, die durch sekundäres Dickenwachstum ausgezeichnet sind, und oft riesige Dimensionen erreichen. Sie lassen sich, von ihren sonstigen Eigenschaften abgesehen, zunächst nach ihrer Symmetrie in zwei Gruppen einteilen, die radiären und die dorsiventralen. Die letzteren sind besonders merkwürdig. Als ihr Typus mögen die von D. sinuata gelten; ihre Knollen sind Gebilde, welche zu den sonderbarsten des Pflanzenreiches gehören. Die flachen, kuchenähnlichen Massen (Fig. 1) liegen, wenigstens bei kultivierten Exemplaren, oberflächlich auf der Erde. Sie sind mit einem äufserlich schuppig zersprengten Peridermmantel bekleidet und tragen auf ihrer Unterseite Wurzeln, welche in nach dem freien (der Anheftungsstelle gegenüberliegenden) Rand der Knollen fort-

schreitender Reihenfolge entstehen. Ein Schnitt rechtwinklig auf die Knollenoberfläche geführt (Fig. 2), zeigt, wie z. B. schon de Bary [1]) hervorhob, dafs ein Cambium (vom Phellogen abgesehen) nur auf der Oberseite der Knollen vorhanden ist; das oberhalb des Cambiums liegende Rindengewebe ist chlorophyllhaltig. Es soll unten gezeigt werden, dafs die Dorsiventralität durch die Lage induciert und nicht umkehrbar ist.

Von den dorsiventralen Knollen unterscheiden sich die radiären durch ein rings herumgehendes Cambium. Auf die Beziehungen zwischen radiären und dorsiventralen Formen wird bei Besprechung der Entwicklungsgeschichte zurückzukommen sein, hier sei nur darauf hingewiesen, dafs die radiären Knollen zwar äufserlich sehr von einander verschieden gestaltet, aber doch im wesentlichen übereinstimmend gebaut sind. Vergleicht man z. B. die riesigen Knollen von D. macroura [2]), welche die Wurzeln der Hauptsache nach alle auf ihrer Oberseite tragen, mit jungen, wurzelähnlichen Knollen von D. japonica u. a., so scheint zwischen beiden ein bedeutender Unterschied zu sein. Junge Knollen von D. macroura (Fig. 3) aber tragen auch die Wurzeln ringsum, mit Ausnahme des untersten Teiles. Dieser wächst später ungemein stark hervor; so kommen die Wurzeln auf die Knollenoberseite. Vermutlich ist D. macroura eine im humosen Urwaldboden wurzelnde Form, für welche die oberflächliche Lagerung der Wurzeln ganz vorteilhaft ist.

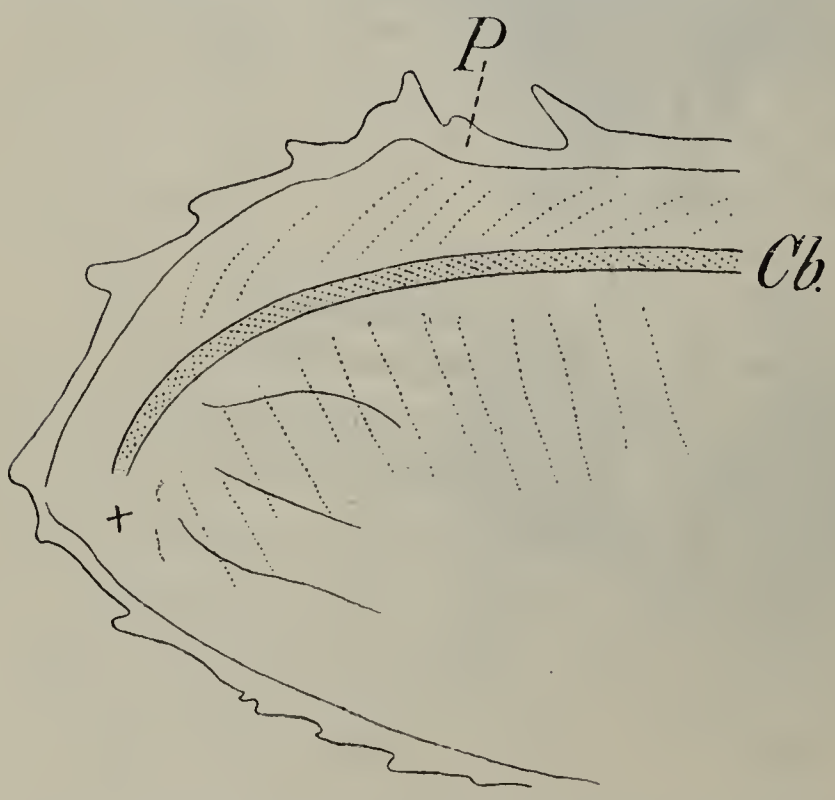

Fig. 2. Längsschnitt durch eine Knolle von Diosc. sinuata. *P* Periderm, *Cb* Cambiumregion, bei × Stelle, wo die jüngsten Wurzeln auftreten. Der Verlauf der Zellreihen im Parenchym der Knolle ist durch punktierte Linien angedeutet.

Was die Entstehung der Knollen anbelangt, so haben wir in Betracht zu ziehen

---

1) De Bary, Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane pag. 640.

2) Die Knollen dieser Art gehören zu denen, die längere Zeit hindurch fortwachsen, während bei manchen Arten mit periodischer Unterbrechung der Vegetation die Knollen im Jahre nach ihrer Anlegung entleert werden und zugrunde gehen.

1. die Entstehung an der Keimpflanze,
2. die Entstehung der Luftknöllchen,
3. die Knollenbildung an aus Luftknöllchen oder bei der Regeneration entstandenen Sprossen,
4. die Knollenbildung aus Wurzeln.

1. Die Entstehung der Knöllchen an der Keimpflanze.

Aufser den älteren Angaben von Mohl über Testudinaria liegen darüber Untersuchungen von Bucherer, Queva und Leclerc du Sablon vor, die teilweise zu verschiedenen Auffassungen geführt haben.

Besonders diente Tamus communis als Untersuchungsobjekt.

Nach Bucherer entsteht das Knöllchen als Anschwellung der epikotylen Achse des Keimlings, in welcher bald eine Wachstumszone auftritt, deren unterster Teil zum Vegetationspunkt wird. Nach Queva entsteht das Knöllchen durch das Wachstum einer primären Region, welche die zwei ersten Internodien der Hauptachse und einen Teil des Hypokotyls umfafst; später tritt in dieser Region ein sekundäres Dickenwachstum ein. Leclerc du Sablon, welchem, wie erwähnt, Quevas Arbeit unbekannt geblieben zu sein scheint, betrachtet das Knöllchen als eine Anschwellung (renflement) des hypokotylen Stengelgliedes („tigelle“). Dafs auch epikotyle Teile der Sprofsachse an der Knöllchenbildung beteiligt sind, ergibt sich übrigens aus Leclercs eigener Abbildung. Jedenfalls läfst sich sagen, dafs das Knöllchen (Fig. 4 u. 5) als eine Verdickung der dem Kotyledon gegenüberliegenden Seite der Sprofsachse des Keimlings auftritt, die

Fig. 3. Dioscorea macroura. Basis einer aus einem „Luftknöllchen“ (*A*) entstandenen Pflanze. Am Grunde der Sprofsachse hat sich eine neue Knolle entwickelt, welche die Wurzeln ringsum trägt. An älteren Knollen sind die Wurzeln durch starkes Wachstum der nach unten gekehrten Partie alle auf die Oberseite verschoben.

sich rasch mit Stärke (in ihrem inneren Teile) füllt, die Hauptwurzel zur Seite drängt, bald selbst Wurzeln erzeugt und, nachdem sie zuerst etwa erbsenförmig war, später beginnt, einer dicken Wurzel ähnlich in den Boden einzudringen. Dieses Wachstum wird dem Knöllchen ermöglicht durch ein Teilungsgewebe, welches Parenchym und in diesem neue Leitbündel erzeugt. Die wurzelähnliche Knolle besitzt an ihrer Basis einen Vegetationspunkt, über dessen Beschaffenheit die genannten Autoren nicht einig sind. Zwar ist darüber kein Zweifel, dafs er bedeckt ist von Periderm, und dafs im Innern ein Cambium sich befindet. Dieses lassen Bucherer und Queva rings herumgehen, während Leclerc du Sablon angibt, dafs am Vegetationspunkte

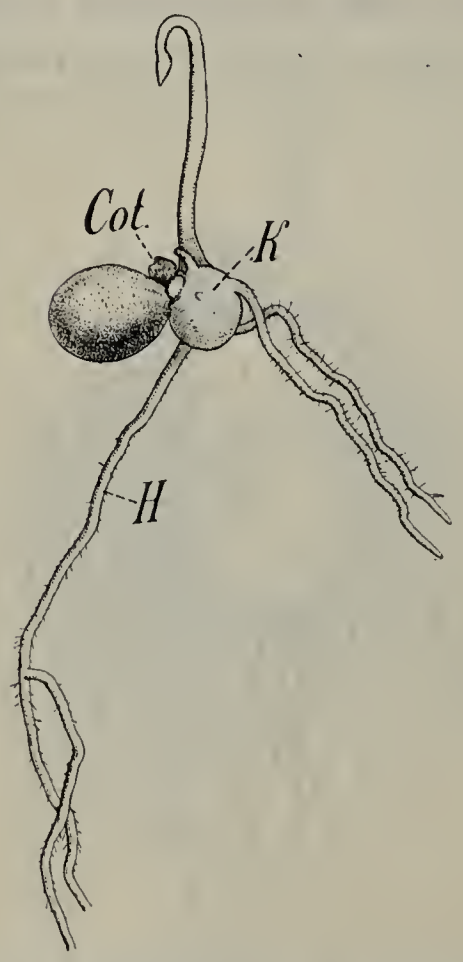

Fig. 4. Tamus communis. Keimpflanze, 2mal vergr. *Cot* Basis des im Samen als Saugorgan steckenden Kotyledons, *K* Knöllchen, *H* erste Wurzel.

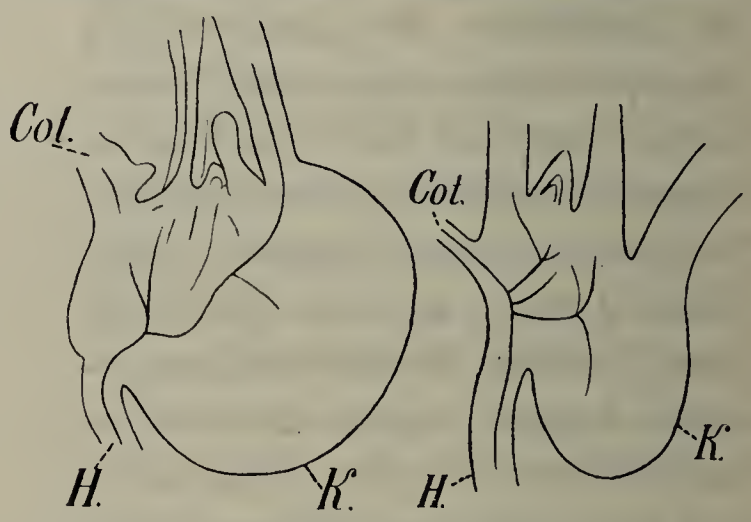

Fig. 5. Links Längsschnitt durch eine Keimpflanze von Tamus communis; rechts durch eine solche von Dioscorea sinuata. Vergr.

kein Cambium mehr zu unterscheiden sei, sondern nur ein Meristem mit allseits erfolgenden Teilungen, das nach den Seiten hin in das Cambium übergeht. Ich habe das Scheitelwachstum der Tamusknollen nicht selbst untersucht, bei anderen wurzelähnlichen Dioscoreaknollen (D. Batatas, japonica) aber mich nicht davon überzeugen können, dafs der Meristemmantel deutlich abgegrenzt auch über den Vegetationspunkt herübergeht. Auch Querschnitte durch die Scheitelregion zeigen, dafs der die Leitbündel enthaltende Centralcylinder zunächst von seiner Peripherie kein deutlich abgegrenztes Cambium aufweist. Dafs hier Teilungen vor sich gehen, zeigt die Tatsache, dafs neue Leitbündel hier angelegt werden. Aber eine

scharfe Abgrenzung des Teilungsgewebes war erst in älteren Knollenteilen wahrnehmbar.

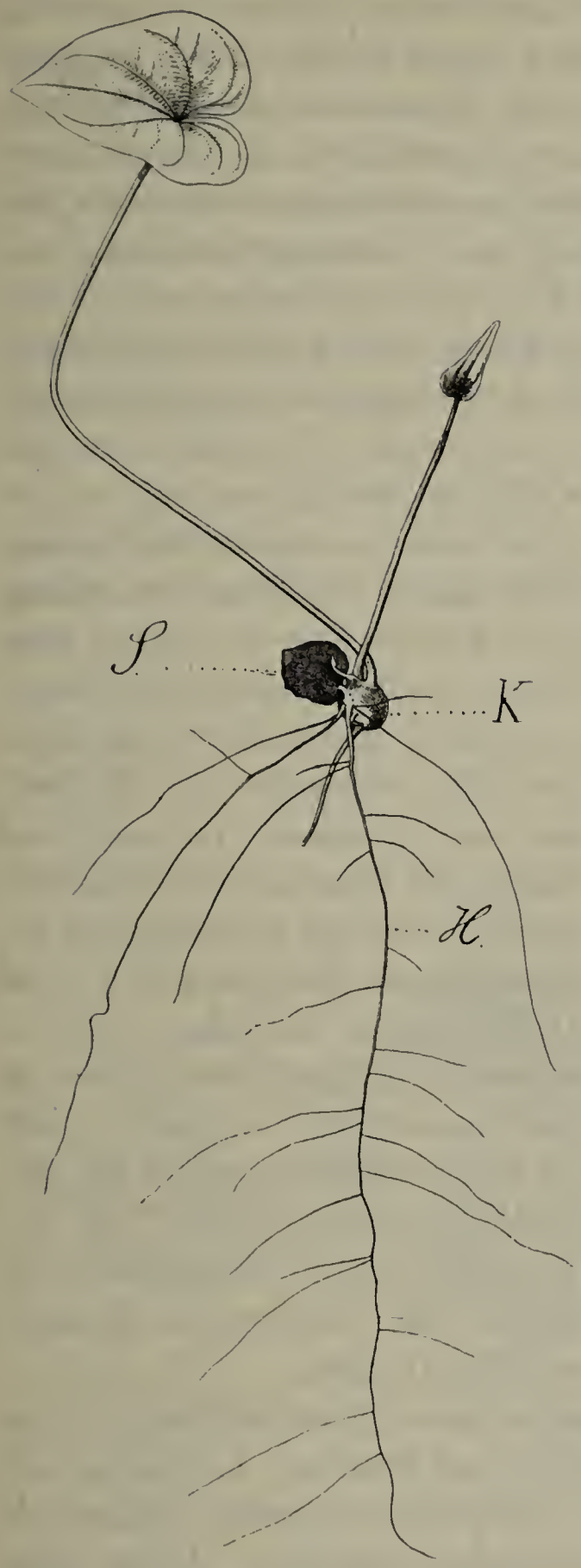

Fig. 6. Keimpflanze von D. sinuata. Das Knöllchen *K* schief von der Unterseite gesehen, das Kotyledon steckt in der Samenschale *S*.

Ganz ähnlich verläuft die Keimung von D. sinuata (Fig. 5 u. 6), nur dafs der anfangs etwas schräg nach abwärts gerichtete knollenförmige Auswuchs bald annähernd horizontal und dorsiventral wird. Auch für Testudinaria dürfte die Entstehung der Knolle dieselbe sein. Samen, welche ich der Güte des Herrn Dr. Marloth in Kapstadt verdankte, keimten leider nicht; ich hatte aufser einer alten Pflanze nur einige junge Knollen zur Verfügung, die ich vor Jahren im botanischen

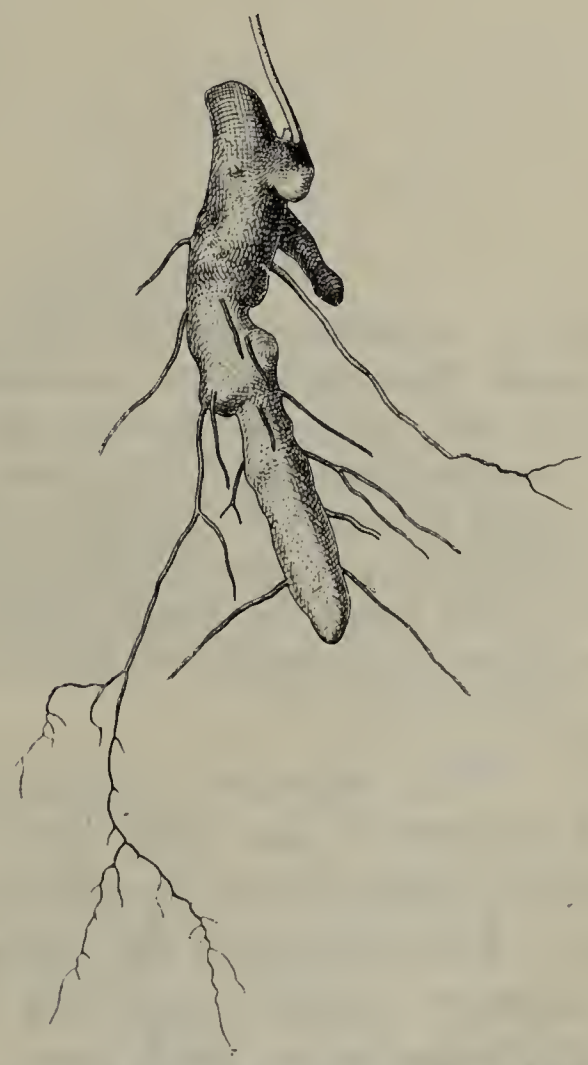

Fig. 7. Ältere Tamusknolle, auf $^1/_3$ verkleinert.

Garten in Marburg aus Samen erzog. Wenn wir uns denken, dafs bei Tamus communis die Anschwellung der Keimpflanzenachse nicht

einseitig erfolgt (vergl. Fig 5 links), sondern auch auf der Seite, wo das Kotyledon steht, so würden wir eine Knolle erhalten, bei welcher die Hauptwurzel in der Mitte steht und später Seitenwurzeln in gegen den Rand der Unterseite der Knolle hin fortschreitender Reihenfolge entstehen, also den Typus der Knollen von Testudinaria. Bekanntlich entwickelt sich hier die Knolle zu einem riesigen oberirdischen Gebilde, bei welchem auch die Peridermausbildung den Lebensverhältnissen entsprechend eine ganz andere ist, als bei den durch ihr Wachstum im Boden geschützten unterirdischen Knollen. Mohls Ansicht, dafs die beblätterten Sprosse, die an der Knolle sich in jeder Vegetationsperiode neu entwickeln, Adventivsprosse seien, kann wohl nicht als zutreffend betrachtet werden.

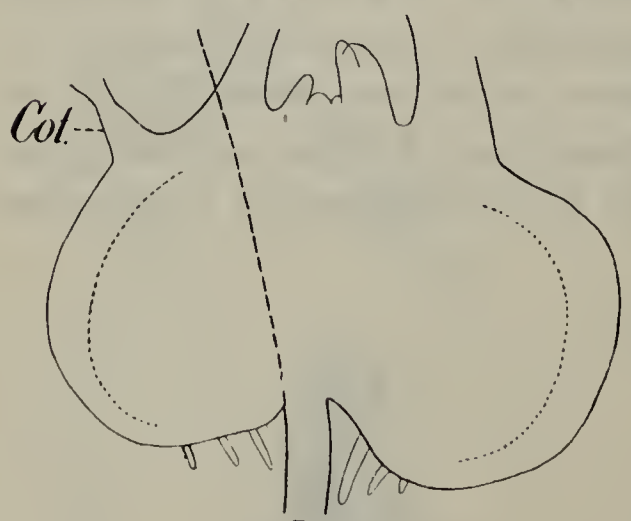

Fig. 8. Schematische Abbildung einer jungen Testudinariaknolle (konstruiert, nicht auf Grund von Beobachtungen). Gestrichelt angedeutet das Cambium. Auf der Unterseite die Wurzeln in ihrer Reihenfolge angedeutet. Wenn man sich die linke Hälfte der Knolle wegdenkt, erhält man die Knolle von D. sinuata.

Offenbar handelt es sich um basale Seitensprosse der alten Sprosse. Eine Knolle von Dioscorea sinuata aber könnte man der Hälfte einer Knolle von Testudinaria vergleichen, nur dafs sie viel flacher ist als diese; an beiden entstehen die Wurzeln auf der Unterseite in nach dem Rande hin fortschreitender Reihenfolge. Auch die Zersprengung des Korkmantels wiederholt sich ja bei D. sinuata in ähnlicher, nur viel schwächer ausgebildeter Weise als bei Testudinaria; offenbar greift auch die Cambiumschicht bei Testudinaria ebensowenig wie bei D. sinuata auf die Grundfläche der Knolle (an welcher die Wurzeln entstehen) über.

Wir sahen also, dafs die besprochenen Knollenbildungen der Keimpflanzen sich trotz ihrer verschiedenen äufseren Ausbildung auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt zurückführen lassen, insofern sie alle Anschwellungen der Keimpflanzen-Achse darstellen. Diese findet entweder allseitig statt (bei Testudinaria, soweit aus späteren Entwicklungsstadien geschlossen werden darf) oder einseitig. Die einseitige Anschwellung bleibt entweder dorsiventral mit einseitigem Meristem (D. sinuata) oder wird durch ein rings herumgehendes Cambium radiär und dann häufig wurzelähnlich. Ob wir diese Reihe, bei welcher Testudinaria das ursprüngliche Verhalten darstellen würde,

die Formen mit wurzelähnlichen Knollen die am meisten abgeleiteten, als eine phylogenetische betrachten dürfen, bleibt natürlich durchaus fraglich. Eine auf mehrere Internodien sich erstreckende knollige Verdickung der Keimachse mit sekundärem Dickenwachstum kommt auch bei anderen Monokotylen, z. B. Beaucarnea tuberculata vor, mit welcher man Testudinaria — was das Verhalten der Keimpflanzen anbetrifft — vergleichen könnte.

Es besteht aber auch die Möglichkeit einer anderen Ableitung der Dioscoreenknollen, welche bei Besprechung der Keimung einer rhizombildenden Form erörtert werden soll.

2. Entstehung der Luftknöllchen.

Eine Anzahl von Formen, z. B. D. Batatas, D. macroura, D. japonica u. a., besitzt bekanntlich eine ungeschlechtliche Vermehrung

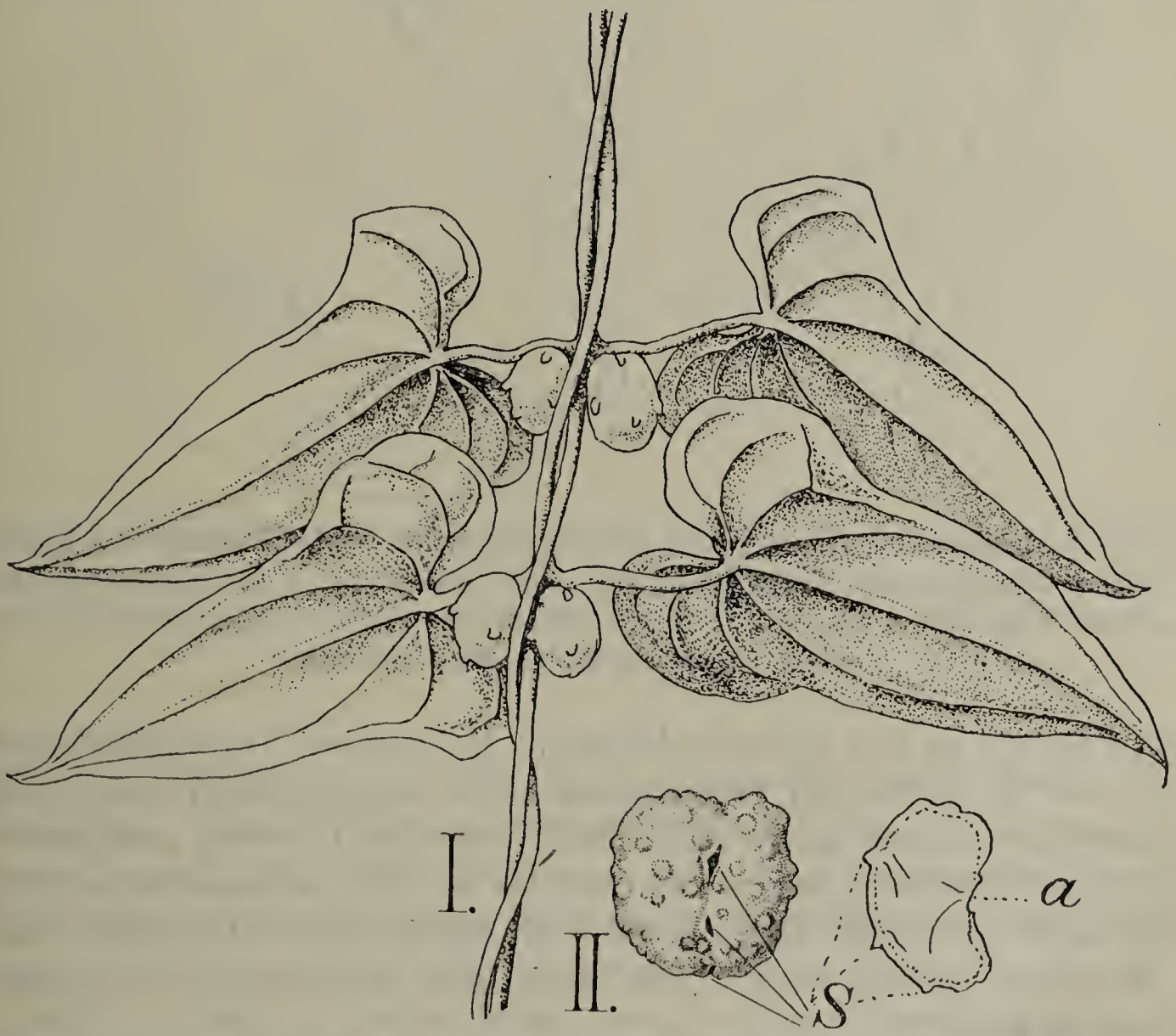

Fig. 9. I. Sprofsstück von D. japonica (welches sich nach abwärts gerichtet entwickelt hatte) mit vier Luftknöllchen. Die kleinen Höcker auf deren Oberfläche sind Wurzelanlagen. II. Luftknöllchen von D. macroura. Rechts von oben sieht man drei Knospen (*S*) in Vertiefungen liegend, links ein Längsschnitt; *a* Anheftungsstelle, punktiert das Cambium.

durch Knöllchen, welche sich in der Achsel der Laubblätter weit oben an den Sprossen bilden (Fig. 9 I). Diese Knöllchen besitzen eine Anzahl von Sprofs- und von Wurzelanlagen. Ihre Entstehung fand ich bei den unten zu erwähnenden Stecklingen von D. Batatas folgendermafsen: In der Blattachsel entwickelt sich zunächst ein Sprofs [1]) (*J* Fig. 10), der an der Knöllchenbildung nicht teilnimmt, sondern sich als Inflorescenz oder vegetativer Sprofs ausbildet. An seiner Basis entsteht deckblattlos ein Seitensprofs zweiter (V_1), an ihm ein solcher dritter (V_2) Ordnung, ein Vorgang, der sich noch weiter erstrecken kann. Nach Queva (a. a. O. pag. 385) beteiligt sich gewöhnlich nur

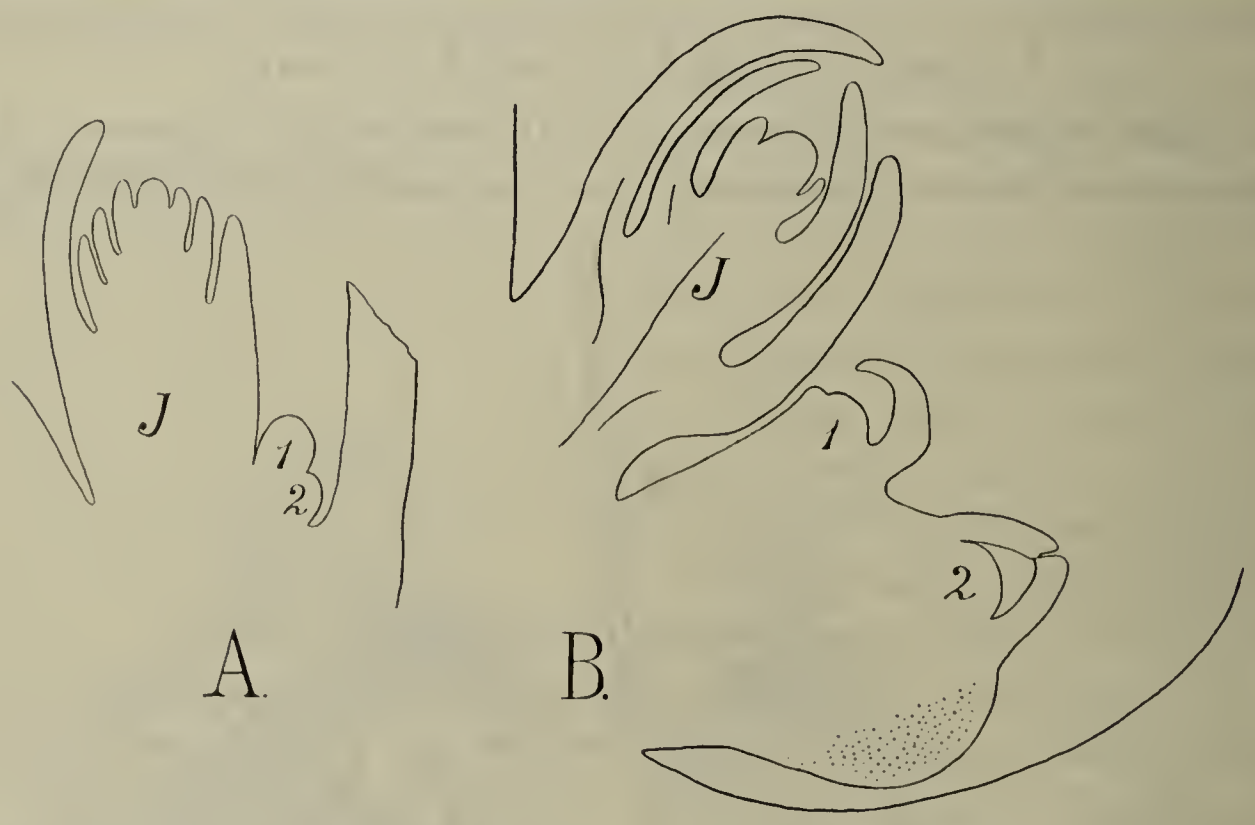

Fig. 10. Luftknöllchenbildung von Dioscorea Batatas im Längsschnitt. *J* Sprofs, welcher nicht an der Knöllchenbildung Anteil nimmt, *1, 2* deckblattlose Seitensprosse von *J*. *A* jünger, *B* älter. Punktiert die meristematische Zone, die später bedeutend an Volumen zunimmt.

ein Sprofs an der Knöllchenbildung. Die beiden Vegetationspunkte V_1 und V_2 werden auf gemeinsamer Basis emporgehoben und rücken durch Entwicklung des zwischen ihnen liegenden Gewebes auseinander, auf der Aufsenseite des ganzen Gebildes ist eine meristematische Zone, die unter gewöhnlichen Umständen ihr Wachstum bald einstellt, aber wie unten gezeigt werden soll, auch zum Weiterwachsen veranlafst werden kann.

An den Luftknöllchen von D. macroura (Fig. 9, II), welche nicht selten die Gröfse des Samens einer Rofskastanie (Aesculus Hippo-

1) In anderen Fällen mehrere.

castanum) erreichen, sieht man oben mehrere Vegetationspunkte (welche hier wie bei den anderen Arten durch Niederblätter geschützt sind) hintereinander liegen. Der Durchschnitt zeigt die Lage der meristematischen Region des Knöllchen. Das Knöllchen entsteht also durch im ersten Jugendstadium erfolgende (primäre) Anschwellung einer oder mehrerer Sprofsachsen. Im letzteren Falle ist das Knöllchen eigentlich eine Art sympodiales Gebilde, es sind Sprofsachsen verschiedener Generationen miteinander in die Bildung des Knöllchens aufgegangen.

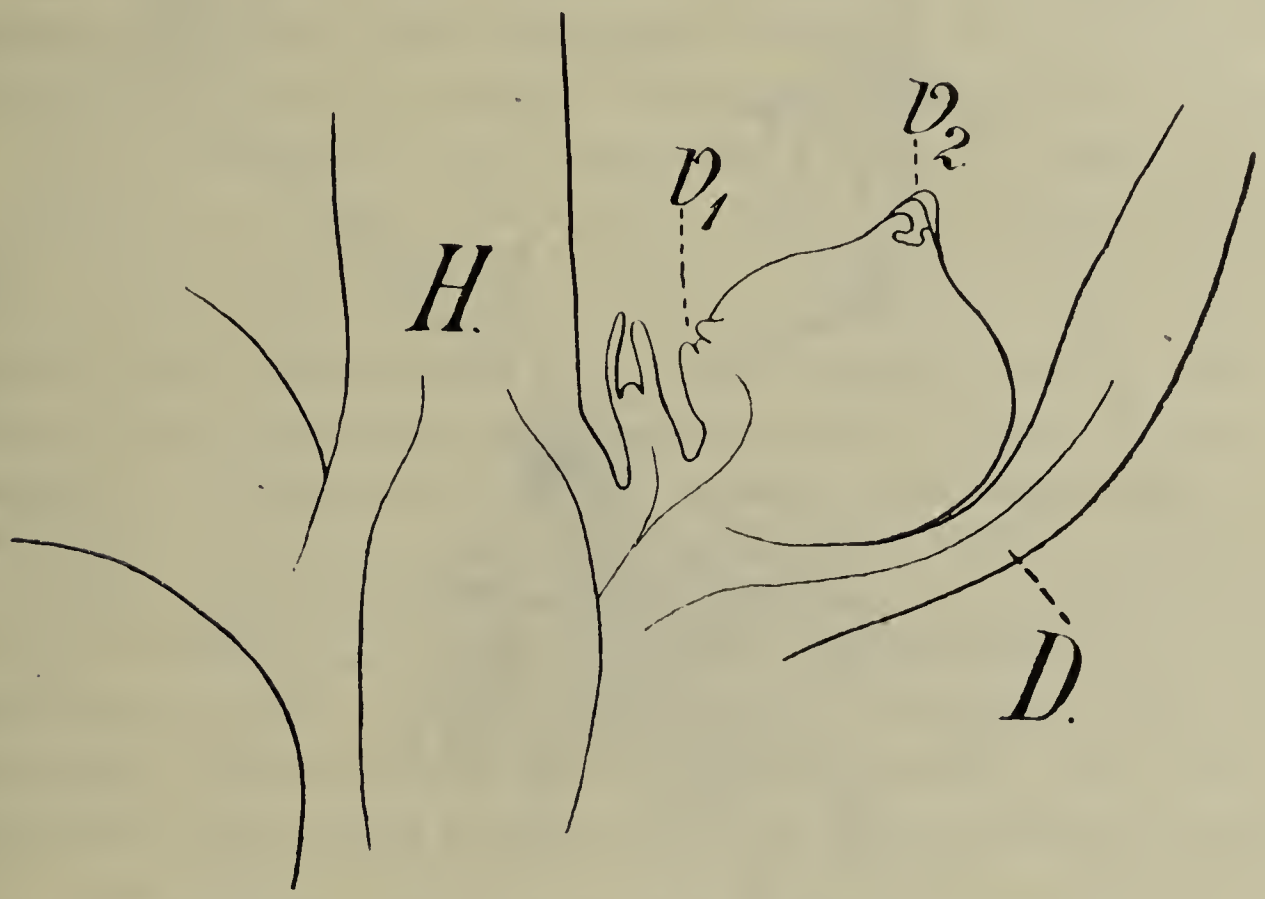

Fig. 11. Längsschnitt durch einen Sprofs von D. japonica, *H* Sprofsachse, *D* Blatt, in dessen Achsel sich ein Luftknöllchen mit zwei Vegetationspunkten V_1 und V_2 gebildet hat. Auf der dem Blatte *D* zugekehrten Seite des Knöllchens eine meristematische Zone.

Als eine Anschwellung der Sprofsachse betrachtet auch Queva die Knöllchen. („Le bulbille du Dioscorea Batatas a donc la valeur d'un bourgeon axillaire renflé). Mifs Dale gibt einige anatomische Einzelheiten, sie meint, dafs aufser den ursprünglichen Knospen der Knolle auch adventive in deren Nähe entstehen. Solche habe ich nicht beobachtet. Dafs die Luftknöllchen nichts anderes darstellen als eine Hemmungsbildung der gewöhnlichen Dioscoreaknollen, wird unten zu zeigen sein; es ist darauf besonderes Gewicht zu legen, weil gerade bei der Bildung der Luftknöllchen der Vorgang der Knollenbildung besonders deutlich verfolgt werden kann.

3. Entstehung der Knollen an aus Luftknöllchen oder aus Adventivsprossen entstandenen Pflanzen.

An der Basis derartiger Sprosse bildet sich frühzeitig eine Knolle. Ihre Entstehung fand ich in den untersuchten Fällen (D. Batatas, D. japonica, D. macroura) im wesentlichen in derselben Weise wie bei den Keimpflanzen vor sich gehend, d. h. die Knollen ent-

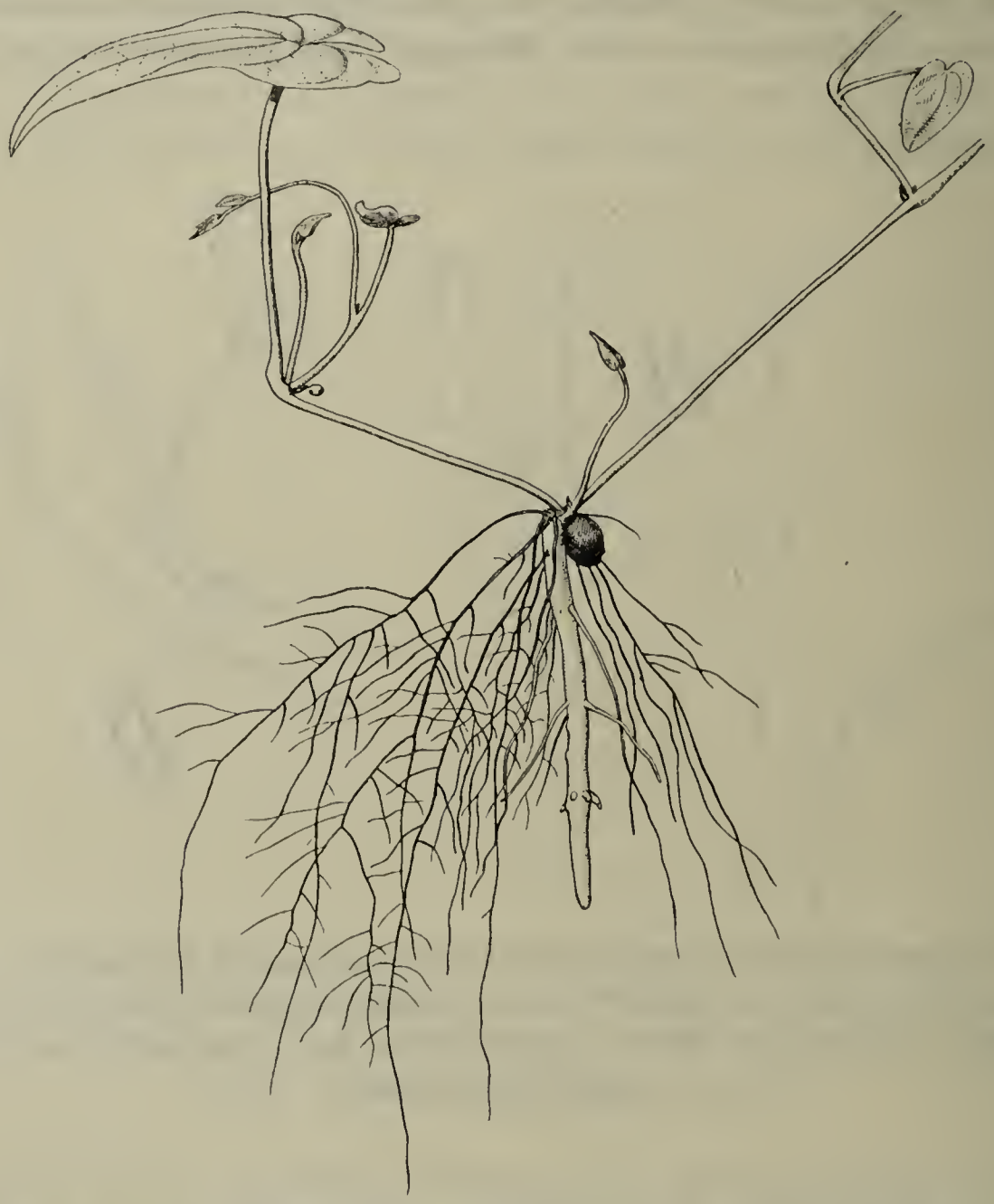

Fig. 12. Dioscorea alata. Junge Pflanze, welche sich aus einem Luftknöllchen (dunkel gehalten) entwickelt hat. Dieses selbst hat einige Wurzeln entwickelt. Die Mehrzahl der Wurzeln aber entspringt aus der neuen, wurzelähnlichen Knolle (hell), welche an der Stammbasis (die auch einige Wurzeln trägt) entstanden ist. ($^1/_2$ der nat. Gr.)

stehen als lokale Anschwellungen der Sprofsachse zunächst „primär", erreichen aber ihre Weiterentwicklung durch den Besitz eines Teilungsgewebes. Eine endogene Entstehung der Knollen, wie man sie nach einer Angabe und Abbildung (Pl. XVI, Fig. 26) Quevas vermuten könnte, konnte ich in keinem Falle nachweisen. Da an der An-

schwellung, welche zur Knolle wird, frühzeitig Wurzeln auftreten, und an der jungen Knolle die Wurzelbildung viel näher nach dem Scheitel der Knolle hin vorrückt, als dies späterhin der Fall ist, so kann man leicht eine (endogen entstehende) Wurzelanlage mit der Anlage einer jungen Knolle verwechseln. Während man aber bei den Wurzeln deutlich erkennt, dafs sie ihrer Entstehung gemäfs das Rindengewebe durchbrechen, ist dies bei den Knollen nicht der Fall. Das äufsere Gewebe der Sprofsachsen setzt sich ohne Unterbrechung in das der Knollen fort. Bei der zweifellosen Homologie, welche zwischen Erdknollen und Luftknollen besteht, wäre es auch sehr merkwürdig, wenn die ersteren anders entständen als die letzteren.

Ein Luftknöllchen von D. macroura, welches ich, statt es in Erde zu pflanzen, auf einem hie und da etwas angefeuchteten Substrate liegen liefs, entwickelte an der Basis einer seiner sich sonst nicht weiter entwickelnden Knospen eine Anschwellung, welche ganz die Gestalt eines Luftknöllchens besafs, aber selbstverständlich nicht wie dieses mehrere Sprofsvegetationspunkte aufwies. Diese Tatsache ist deshalb von Interesse, weil sie die weiterhin noch eingehender zu begründende Anschauung, dafs die Luftknöllchen nichts anderes sind als durch mangelhafte Wasserzufuhr hervorgerufene Hemmungsbildungen der Erdknollen anschaulich erläutert: die Knollenanlage, welche eigentlich zu einer mit zahlreichen Wurzeln versehenen rasch heranwachsenden Erdknolle sich hätte entwickeln sollen, war stehen geblieben und hatte sich zu einem luftknollenähnlichen Gebilde entwickelt.

4. Knollenbildung aus Wurzeln.

Diese untersuchte ich an einer als D. eburnea Lour. var. fusca hort. bezeichneten Pflanze, welche sich ganz ähnlich verhielt wie die von Queva untersuchte D. illustrata. In Fig. 12 ist ein Knöllchen abgebildet, das Wurzeln und (an dem seiner ursprünglichen Anheftungsstelle gegenüberliegenden Ende) einen beblätterten Sprofs getrieben hat, der an seinem ersten Knoten sich ziemlich stark bewurzelt hat. Die Knollen entstehen hier aus Wurzeln, die an ihrer Spitze anschwellen und ihre Struktur anatomisch so verändern, dafs sie der der übrigen Dioscoreenknollen gleicht. Die Wurzeln, welche an ihrem Ende eine Knolle bildeten, hatten an im Gewächshaus ausgepflanzten Exemplaren teilweise eine bedeutende Länge (Fig. 13) (bei einer mafs ich 2 m), so dafs dadurch auch für eine Entfernung der neuen Pflanze von der alten gesorgt ist; andererseits hat Queva an der Insertionsstelle des Sprosses auch der alten Knolle aufsitzende neue beobachtet,

welche wir wohl als aus einer sehr frühzeitig erfolgenden Umbildung von Wurzeln hervorgegangen betrachten dürfen. — Die Knollen leben nur ein Jahr, an der dem früheren Wurzelvegetationspunkt entsprechenden Stelle entsteht (endogen, weil ein Korkmantel vorhanden ist) ein Sprofsvegetationspunkt, der sich zu dem beblätterten Sprosse entwickelt.

Es bleibt nun noch übrig, auf Grund der oben kurz angeführten Tatsachen die morphologische und biologische Bedeutung der Dioscoreenknollen zu erörtern, wobei auch der anatomische Bau kurz zu erwähnen sein wird.

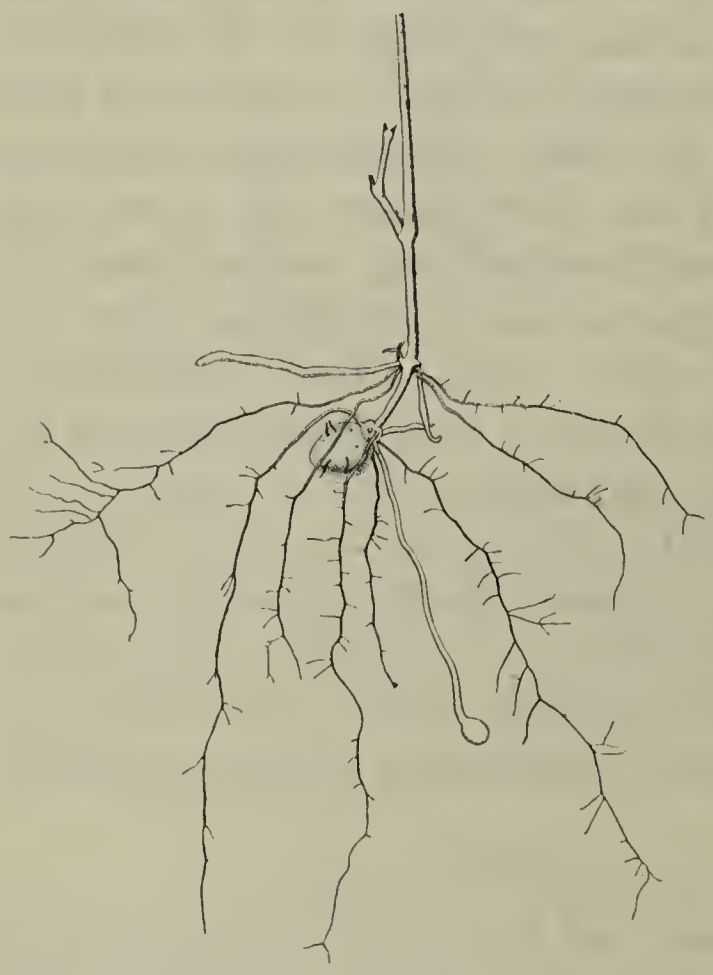

Fig. 13. Dioscorea eburnea. Aus einer Knolle entstandene Pflanzen. An der Knolle hat sich neben gewöhnlichen Wurzeln auch eine entwickelt, welche an der Spitze zu einer Knolle angeschwollen ist.

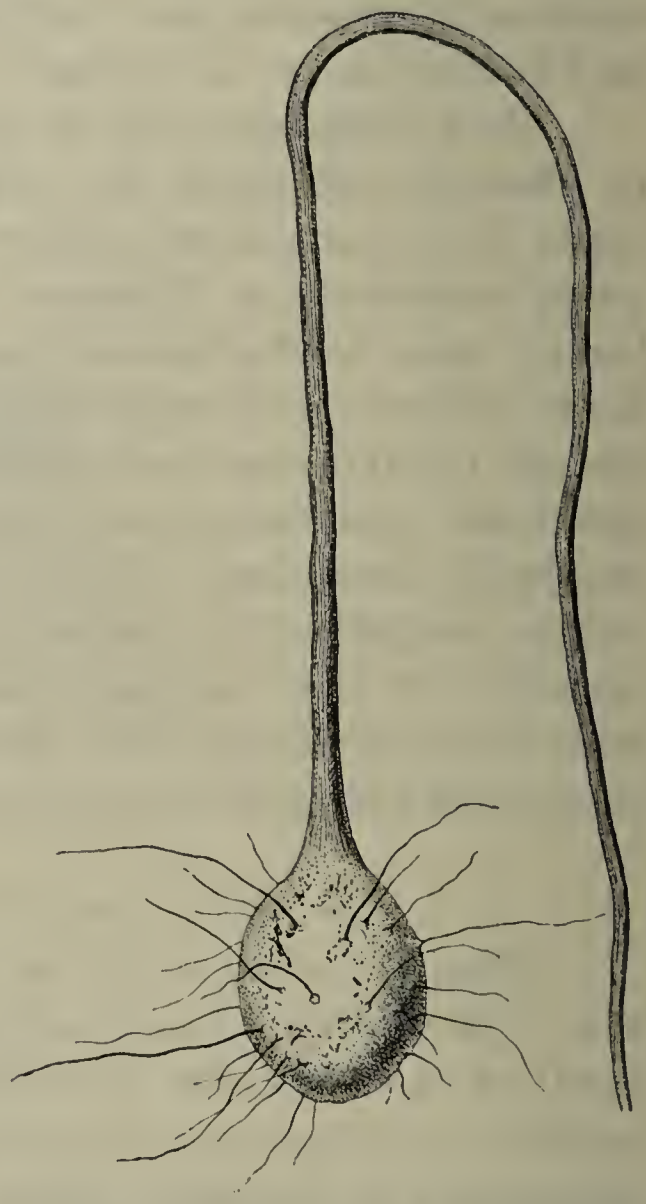

Fig. 14. Ende einer 2 m langen Wurzel, welche eine Knolle gebildet hat.

1. Morphologische Bedeutung. Zunächst sei hervorgehoben, dafs die Knollen, so sehr sie auch äufserlich voneinander verschieden sind, doch einander in ihrem Bau und ihrer Entstehung so sehr gleichen, dafs wir nicht daran zweifeln können, dafs sie homologe Gebilde sind. Alle haben einen von zahlreichen Leitbündeln (deren Bau im wesentlichen der der Sprofsleitbündel ist) durchzogenen centralen Teil und an dessen Peripherie meist ein Teilungsgewebe,

das den sekundären Zuwachs der Knolle vermittelt, sowie weiter aufsen Phellogen. Es sind nun drei Möglichkeiten gegeben: entweder sind die Knollen aus Umbildung anderer Organe hervorgegangen, und zwar entweder blattlose Sprosse oder Wurzeln, oder sie sind Neubildungen, Organe „sui generis“, welche teils Sprofs, teils Wurzelcharaktere aufweisen. Wenn man eine junge äufserlich aufserordentlich wurzelähnliche Knolle von D. Batatas, D. japonica u. a. sieht (Fig. 10), wenn man bemerkt, dafs diese jungen Knollen nicht nur Wurzelhaare haben (welche aber, wie wir sahen, auch an den Rhizomen von D. quinqueloba sich finden), sondern auch einen Vegetationspunkt, der vom Dauergewebe bedeckt dem einer Wurzel gleicht, ferner, dafs ihre Streckungszone wie bei den Wurzeln eine sehr kurze ist[1]) und auch eine ähnliche Lage habe wie bei den Wurzeln, so versteht man leicht, wie Sachs und andere Forscher diese Organe als echte Wurzeln ansprechen konnten. Man könnte für die Wurzelnatur auch die Entstehung der Knollen von D. illustrata anführen, bei welcher wir ja sehen, wie eine Wurzel in der Spitze direkt sich in eine Knolle umwandelt. Die merkwürdige Gestalt der Knollen von D. sinuata wäre kein Grund, ihnen die Homologie mit Wurzeln abzusprechen; einigermafsen ähnliche flache Wurzeln homologer Gebilde finden sich ja auch z. B. bei einigen Podostemaceen. Ferner wird sich ergeben, dafs die „Polarität“ bei der Regeneration dieser Knollen im allgemeinen mit der der Wurzeln übereinstimmt. Aber trotzdem sind sie sicher keine Wurzeln. Nicht nur ihr anatomischer Bau, auch ihre Entstehung an der Keimpflanze, ferner die Bildung der Luftknöllchen zeigen, dafs sie keine Wurzeln sein können, sondern durch eigenartige Verdickung von Sprofsachsen zustande kommen. Wie sollte man z. B. die mit mehreren Vegetationspunkten versehenen Luftknöllchen von D. macroura, deren Entstehung die Entwicklungs-

---

1) Es zeigt sich dies bei horizontal gelegten Knollen, bei denen die Abwärtskrümmung kurz hinter der Spitze erfolgt. Die bekannte Methode der Anbringung von Teilstrichen gab keine befriedigenden Resultate. Die Pflanzen leiden bei dem Ausgraben und Wiedereinsetzen; es findet dementsprechend vielfach eine Wachstumshemmung der Knollen statt und es wäre erwünscht, die Ermittelung der Wachstumsverteilung in ihnen eingehender vorzunehmen. Dafs es aber wurzelähnliche Organe gibt, welche auch in ihrer Wachstumsverteilung den Wurzeln gleichen, scheint mir auch aus einer Beobachtung an den aufserordentlich wurzelähnlichen Ausläufern von Herminium Monorchis (die später an der Spitze zu einer Knolle anschwellen), hervorzugehen; ich fand bei zweien derselben eine Streckungszone von nur $1^1/_2$—2 mm Länge. Diese Ausläufer besitzen auch Wurzelhaare, sie gleichen also Wurzeln aufserordentlich, sind aber bekanntlich eigentümlich modifizierte Sprosse.

geschichte uns zeigt, als Wurzeln betrachten können? Zudem haben die Wurzeln der Dioscoreen ganz den normalen Bau und die gewöhnliche Entstehung. Die Tatsachen liegen nach dieser Richtung wie mir scheint, so klar, dafs sie keiner ausführlicheren Erläuterung bedürfen. Bliebe die Möglichkeit, die Knollen als blattlose Sprosse aufzufassen, womit die anatomische Struktur übereinstimmen und wofür auch sprechen würde, dafs es tatsächlich Dioscoreen mit Sprofsrhizomen gibt. Man müfste dann annehmen, dafs die Blattbildung verloren gegangen sei, und dafs diese blattlos gewordenen Sprosse teils die Gestalt und die Wachstumsweise von Wurzeln, teils die eigenartiger Reservestoffbehälter angenommen hätten. Für eine solche Annahme liefse sich auch die Entwicklung der Rhizome von D. quinqueloba (mit welcher wahrscheinlich die anderen rhizombildenden Arten übereinstimmen) anführen. Der Keimsprofs wird hier zum ersten aufrecht wachsenden beblätterten Sprofs (*St* Fig. 15). In der Achsel eines Schuppenblattes (*N* Fig. 15) bildet sich an seiner Basis an der dem Kotyledon gegenüberliegenden Seite ein sich knollig verdickender Seitensprofs (St_1 Fig. 15), mit welchem der sympodiale Aufbau des Rhizoms beginnt. Diesem ersten Seitensprosse könnte man die Knollen anderer Dioscoreen homolog setzen. Aber doch nur mit Zuhilfenahme einer Anzahl von Hypothesen, die sich — bis jetzt wenigstens — nicht überzeugend begründen lassen. Man müfste annehmen, dafs die Blattbildung diesen Sprossen vollständig verloren gegangen sei und dafs deren Deckblatt ganz und gar verkümmert sei. Wenn die Knollen phylogenetisch blattlos gewordene Sprosse wären, sollte man erwarten, dafs ihr Vegetationspunkt leicht in einen beblätterten Sprofs übergeführt werden könnte. Bis jetzt ist dies nicht gelungen und auch bei den an Wurzeln entstandenen Knollen von D. eburnea u. a. handelt es sich nicht um eine direkte

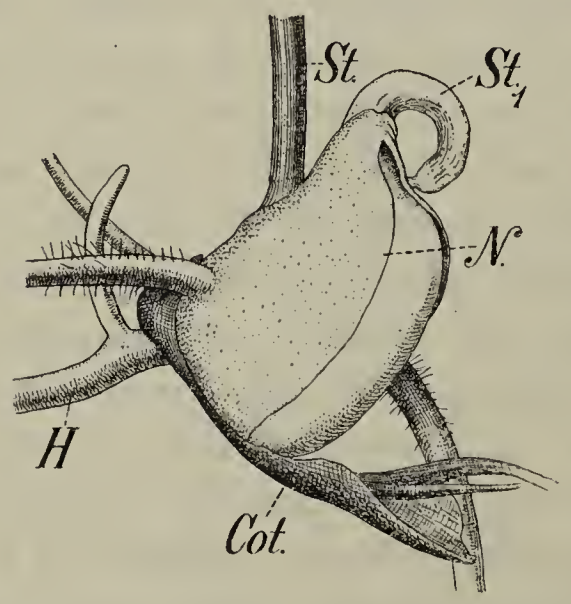

Fig. 15. Unterer Teil einer Keimpflanze von Dioscorea quinqueloba. *Cot* zerfetzter, ursprünglich mit seinem Ende in der Samenschale (welche oberhalb *H* an der linken Seite der Abbildung liegen würde) steckender Kotyledon. *H* Hauptwurzel, *St* Keimsprofs, *N* Niederblatt, in dessen Achsel sich der Sprofs St_1 entwickelt hat; es ist durch die Anschwellung von dessen basalem Teile schon der Länge nach gesprengt.

Überführung des Knollenvegetationspunktes in einen Sprofsvegetationspunkt. Zudem ist zu bedenken, dafs tatsächlich die knollenbildenden Dioscoreen, wie schon der Besitz des Cambiums zeigt, eine von den übrigen andern abweichende Entwicklungsweise darstellen. Wenn also auch die Eigenschaften der Dioscoreenknollen sich viel mehr nach der Sprofsseite als nach der Wurzelseite neigen, so erblicke ich darin doch keinen ausschlaggebenden Grund, sie phylogenetisch auf Sprosse, welche die Blattbildung ganz und gar verloren haben, zurückzuführen. Auch würde die Knollenbildung von Testudinaria schlecht zu einer solchen Annahme stimmen, während wir oben sahen, dafs wir auf Grund der Entwicklungsgeschichte die sämtlichen Knollenbildungen der Dioscoreen in befriedigender Weise miteinander in Beziehung setzen können.

Wir haben also zwei verschiedene Auffassungsmöglichkeiten: die eine mufs eine Anzahl von hypothetischen Annahmen aufstellen, um die Möglichkeit, die Knollen als umgebildete Sprosse zu betrachten, zu retten. Die andere schmiegt sich unmittelbar den Tatsachen an.

Warum sollten wir diese Gebilde als etwas anderes auffassen, als das, was sie nach der unmittelbaren Beobachtung sind: in den meisten Fällen als Auswüchse der Sprofsachse, in einigen als Umbildungen von Wurzelenden, welche dadurch, dafs sie mit einem Teilungsgewebe ausgerüstet sind, die Möglichkeit der Weiterbildung in sehr auffallender und merkwürdiger Weise erhalten haben? Wohl aber haben sie Eigenschaften, welche wir sonst bei Sprossen und bei Wurzeln getrennt finden, in sich vereinigt. Auf die ersteren wurde soeben hingewiesen, und einzelne dieser Knollen sind, wie gleichfalls erläutert wurde, so auffallend wurzelähnlich, dafs hervorragende Forscher sie unbedenklich als Wurzeln betrachtet haben.

Dafs diese Knollen es sind, welche den Dioscoreen ihre rasche Entwicklung und die teilweise mächtige Entwicklung der schlingenden Sprofsachsen ermöglichen, ist klar; immerhin wird es nicht überflüssig sein, kurz zu erwähnen, wie dies geschieht. Übrigens ist die Knollenbildung keineswegs auf die grofsen Dioscoreen beschränkt. Die merkwürdige, mit kurzen, nicht schlingenden Sprossen versehene D. pyrenaica besitzt gleichfalls Knollen, an deren von einem Schopf von Niederblättern gekröntem Gipfel die Sprosse entspringen. Leider konnte ich die Keimung hier nicht verfolgen, wahrscheinlich gehören die Niederblätter den aufeinanderfolgenden Sprofsachsen an.

2. Was die Funktion der Dioscoreen-Knollen anbelangt, so hat man sie allgemein und mit vollem Rechte als Reservestoffbehälter betrachtet.

Aber damit ist ihre Funktion nicht erschöpft. Sie sind vor allem auch „Wurzelträger“, Organe, welche die Ausbildung eines viel reicheren Wurzelsystems ermöglichen, als es sonst der Pflanze zu Gebote stehen würde. Wie die kleinen, mir aus eigener Anschauung nicht bekannten chilenischen Dioscoreaarten sich verhalten mögen, vermag ich nicht zu sagen, vielleicht ähnlich wie D. pyrenaica, bei welcher an der Basis der entwickelte Knollen einseitig ein Büschel Wurzeln entspringt. Die bedeutende und rasche Entwicklung der windenden Dioscoreen aber ist nicht nur durch das Vorhandensein von Reservestoffen ermöglicht, sondern namentlich auch durch das an den Knollen befindliche Wurzelsystem. Ein Blick auf die Abbildungen (z. B. von Dios. sinuata Fig. 1, D. alata und Batatas Fig. 12, 17) genügt, um diese Bedeutung klar zu machen.

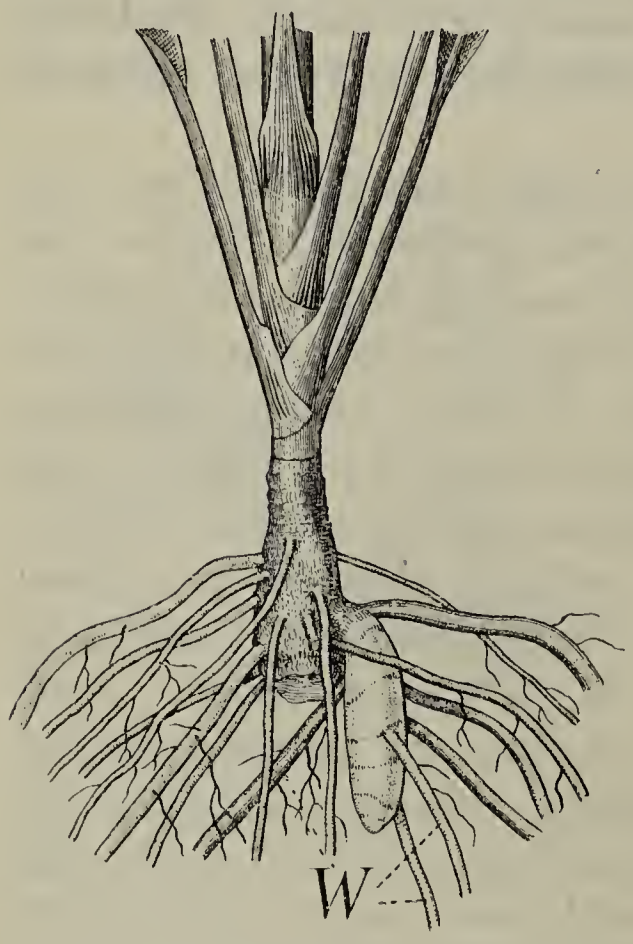

Fig. 16. Cordyline terminalis. Basis einer Pflanze, deren unterer mit Knollensprossen versehener Teil entfernt worden war. Es hat sich nahe dem basalen Ende des Stecklings ein neuer, positiv geotropischer Sprofs entwickelt, aus welchem Wurzeln entspringen.

Sehen wir uns nach Organen analoger Bedeutung bei den Monokotylen um, so kommen hier vor allem die Knollen von Dracaena und Yucca in Betracht. Die senkrecht nach abwärts wachsenden Knollen dieser Pflanzen erreichen bedeutende Länge und Dicke, namentlich die baumartigen Dracaenen haben mächtige unterirdische Knollen. Es sind mit Niederblättern versehene Sprofsknollen, welche aber normal [1]) nie zu Laubsprossen auswachsen. Sie entstehen, wie ich an den Keimpflanzen von Cordyline australis beobachtete, frühzeitig, schon ehe es zur Ausbildung einer deutlich hervortretenden oberirdischen Sprofsachse kommt. Macht man einen Kopfsteckling von Dracaena, so bildet er zum Ersatz für die verlorenen Knollen ein

1) Für Yucca hat Sachs (Gesammelte Abhandlungen pag. 1188) gezeigt, dafs die Knollen, wenn der Laubsprofs entfernt oder im Wachstum gehemmt wird, austreiben können. Aber dies ist eben ein bei normalem Verlauf der Vegetation nicht eintretender Vorgang.

oder mehrere Knollensprosse an seiner Basis (Fig. 16). Dafs nun diese Knollen nicht nur als Reservestoffbehälter (speziell für die Samenbildung) in Betracht kommen, sondern namentlich als Wurzelträger, zeigt schon ein einfacher Versuch. Man kann nämlich ein Dracaena- oder Cordyline-Stämmchen so abschneiden, dafs nur die Wurzeln eines Knollensprosses in der Erde vorhanden sind. Es zeigte sich, dafs diese für die Deckung des Transpirationsverlustes des Stämmchens genügen. Selbstverständlich wird bei den bedeutende Höhe erreichenden Stämmen z. B. von Cordyline ausstralis, welche einen so charakteristischen Bestandteil mancher neuseeländischer Vegetationsbilder darstellen, durch diese knolligen Wurzelträger auch eine festere Verankerung im Boden erzielt, als sie sonst möglich wäre, zumal diese Pflanzen nicht die starke Bewurzelung aus der Stammbasis besitzen wie sie bei anderen baumartigen Monokotylen, z. B. vielen Palmen, den Pandaneen u. a. auftritt. Je nach dem Verhältnis der sonstigen Bewurzelung der Pflanze kann die Bedeutung der Bewurzelung der Reservestoffbehälter natürlich eine mehr oder minder grofse Wichtigkeit für den Gesamthaushalt der Pflanze gewinnen. Die Knollen einer Anzahl von Dioscoreen und die der genannten Liliaceen aber sind gerade als Wurzelträger zweifellos für die Pflanze von besonderer Bedeutung und das mag auch, abgesehen von den morphologischen Fragen, rechtfertigen, dafs sie hier mit den Wurzelträgern der Selaginellen zusammen besprochen werden.

Für die Charakterisierung eines Organs genügt heutzutage nicht mehr seine Schilderung in formal-morphologischer Hinsicht und seine biologische Bedeutung, vielmehr ist sein Verhalten in verschiedener Beziehung auch experimentell zu prüfen.

Die Fragen, über welche ich zunächst Aufklärung zu erhalten suchte, sind folgende:

1. die Bedingungen für die Bildung der Luftknöllchen, welche bei manchen Arten auftreten;
2. die Regenerationserscheinungen.

In beiderlei Hinsicht bieten die Dioscoreen sehr geeignetes Untersuchungsmaterial dar.

1. Die Luftknöllchen

unterscheiden sich dadurch von den in der Erde wachsenden, dafs sie im Jahre ihrer Anlegung sich nicht weiter ausbilden, sondern in einen Ruhezustand übergehen. Im nächsten Jahre entwickeln sie sich gewöhnlich nicht weiter, sondern es treibt eine (oder auch mehrere)

der Knospen des Knöllchens aus, und an der Basis des neu gebildeten Sprosses entsteht eine neue Knolle. Indes kommen mancherlei Schwankungen darin vor. Ich fand die Angabe Quevas[1]) und Mifs

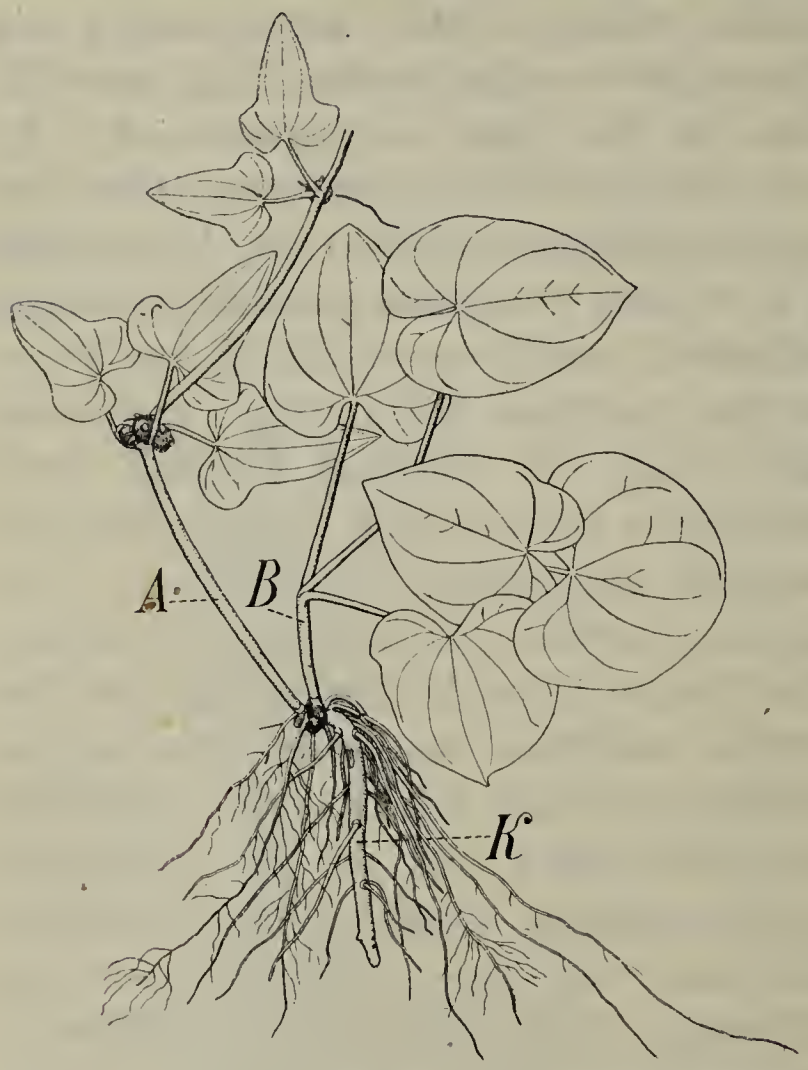

Fig. 17. Unterer Teil eines Sprofsstecklings (*A*) von Dioscorea Batatas. In den Ästen der oberen Blätter haben sich Luftknöllchen gebildet. In der Achsel des untersten Blattes (welches zugrunde gegangen ist) hat sich ein vegetativer Achselsprofs *B* ausgebildet, an seiner Basis eine Knolle *K*, aus welcher zahlreiche Wurzeln entspringen. Diese Knolle ist nichts als eine Weiterentwicklung der Luftknöllchen.

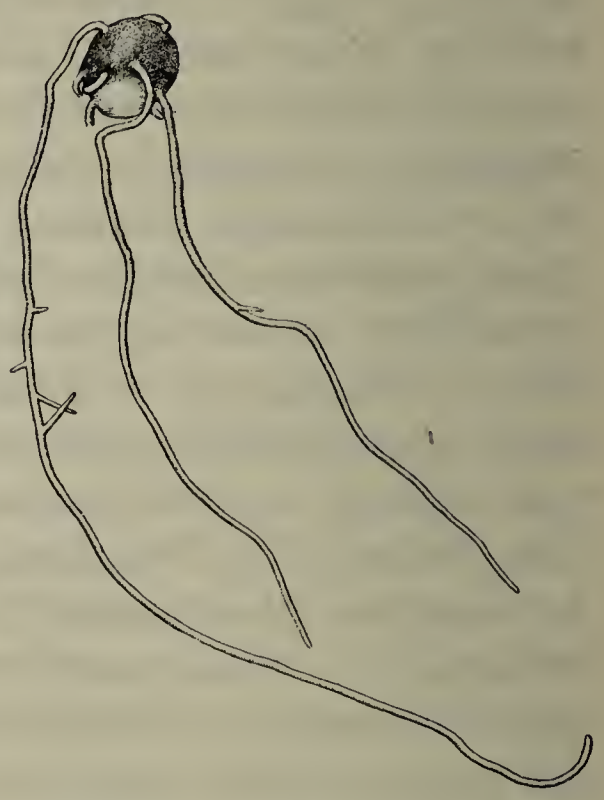

Fig. 18. Dioscorea japonica. Luftknöllchen, welches im Juli frisch von der Pflanze weg in die Erde gebracht wurde. Es hat lange Wurzeln entwickelt (während sonst die Wurzelanlagen an den Luftknöllchen in einen Ruhezustand übergehen) und ist an dem hell erscheinenden Ende eine Zeitlang weitergewachsen. Eine Entwicklung der Sprofsanlagen des Knöllchens hatte nicht stattgefunden.

Dales, dafs die Wurzelanlagen des alten Knöllchens sich nicht entwickeln, nicht bestätigt, da ich sie nicht selten im nächsten Jahre

1) a. a. O. pag. 385: „Lorsque la bulbille a été desséchée, ces racines ne se développent plus“. Ebenso Mifs Dale a. a. O. pag. 496: „no use is made of the numerous well-developed roots already formed in the tuber“. Es ist dabei zu beachten, dafs die Luftknöllchen der kultivierten Dioscorea-Arten von den Gärtnern ganz trocken aufbewahrt werden, was die Sprofsanlagen auch ganz gut vertragen, während die Wurzelanlagen offenbar dadurch vielfach ihre Entwicklungsfähigkeit einbüfsen. In der Natur fallen die Knöllchen auf den Boden und sind dort durch Blätter etc. viel mehr gegen starke Austrocknung geschützt.

austreiben sah; es kommt wahrscheinlich auf den Grad des Austrocknens, welchem die Knöllchen unterworfen waren, an, ob die Wurzelanlagen entwicklungsfähig bleiben oder nicht; jedenfalls ist aber das Erstere nicht selten der Fall. Nur einmal beobachtete ich (in Übereinstimmung mit einer Angabe von Mifs Dale, a. a. O. pag. 497) bei einem als von „Dioscorea divaricata“ bezeichneten Luftknöllchen, dafs es nicht nur einen Sprofs mit neuer Knolle erzeugt, sondern selbst wurzelartig sich verlängert hatte, also zu einer Erdknolle weitergewachsen war. Bei Diosc. alata trat dies Auswachsen der Luftknöllchen zu „Erdknollen“ sogar spontan an einer sehr feucht kultivierten Pflanze an weit über dem Boden an der Pflanze befindlichen Knöllchen ein.

Dieselbe Erscheinung läfst sich nun mit Sicherheit herbeiführen, wenn man Sprosse von Dioscorea Batatas als Stecklinge benützt [1]). Es zeigt sich dann zunächst, dafs an diesen Stecklingen die Bildungvon Luftknollen viel rascher eintritt, als an den unverletzten Sprossen. Die Knöllchenbildung trat im Juli an Sprofsstecklingen nach 14 Tagen zu einer Zeit auf, wo an den im Freien stehenden Pflanzen noch keine Spur davon zu finden war. Sie tritt bei diesen erst später ein, gegen Ende der Vegetationsperiode. Das Abschneiden der Sprosse hat eine Wachstumshemmung herbeigeführt. Dafs diese das Auftreten der Knöllchen begünstigt, zeigt sich auch daran, dafs diese auch sonst bei Gewächshauspflanzen an solchen Sprossen auftraten, welche am Ende der grofsen Wachtumsperiode angelangt waren. An Sprossen von D. Batatas, welche eben über die Erde hervorgetreten waren und dann als Stecklinge benutzt wurden, liefs sich Knollenbildung an der Basis hervorrufen, also an einer Stelle, von der normal diese nie eintrat. Die Stecklinge bewurzelten sich an der Basis, es bildete sich dann eine Erdknolle an der Basis des an den untersten Knollen entwickelten Achselsprosses. Eine Luftknöllchenbildung trat nicht auf, vielmehr trieben die oberen Achselknospen Seitensprosse. Es scheint also zur Luftknöllchenbildung eine gewisse „Reife“ zu gehören.[2])

An dem basalen in der Erde steckenden Teil der Stecklinge war statt einer Luftknolle eine wurzelähnlich weiterwachsende Erdknolle aufgetreten. Wir sehen somit, dafs der Ruhezustand, in welchen die Luftknöllchen normal übergehen, ein zunächst durch äufsere Verhältnisse, speziell die Austrocknung begründeter ist, denn ein von Anfang an in feuchter Erde

1) Vgl. auch Decaisne, Flore des serres t. X pag. 8.

2) Diese dürfte namentlich durch das Vorhandensein von Baumaterialien bedingt sein.

befindliches Knöllchen wächst, wie wir sahen, sofort weiter. Auch frisch von der Pflanze weg in feuchte Erde gebrachte Knöllchen von D. japonica entwickelten grofse Wurzeln und wuchsen an dem in Fig. 18 hell erscheinenden Ende eine Zeitlang weiter; schliefslich werden sie natürlich, wie die Knollen aller Dioscoreen mit periodischer Entwicklung in einen Ruhezustand übergehen, aber die Verschiedenheit ihres Verhaltens den Erdknollen gegenüber ist offenbar durch äufsere Verhältnisse, speziell durch Austrocknung bedingt, ähnlich etwa wie die „Sklerotien"bildung eines Myxomycetenplasmodiums.

Stecklinge von Dioscoreen-Arten, welche, wie z. B. D. sinuata, keine Luftknöllchen bilden, gingen stets zugrunde, die Fähigkeit der Wurzelbildung ist bei allen Dioscoreen, von der Hauptwurzel abgesehen, hauptsächlich (aber nicht auschliefslich) auf die Knollen beschränkt, also an Stecklingen an die Fähigkeit, Luftknöllchen zu bilden, gebunden.

2. Regenerationserscheinungen.

Darüber liegen bis jetzt nur einige Angaben von Sachs[1]) vor, welcher die Knollen von D. sativa und japonica untersuchte, die er für echte Wurzeln hielt, welche später ihre Wurzelhaube verlieren. Er fand, als er diese Knollen in Stücke geschnitten und in verschiedener Lage in den Boden gebracht hatte, zu seiner Überraschung, dafs „nicht etwa wie gewöhnlich an gewissen Stellen des Mutterstücks Sprosse und an andern Wurzeln entstehen; zwar treiben die alten Stücke selbst auch neue Wurzelfäden, allein die Hauptsache ist, dafs aus gewissen Punkten der alten Knollenstücke junge Pflanzen entspringen, welche sich genau wie junge Keimpflanzen verhalten", d. h. es entsteht nach seiner Auffassung eine von vornherein aus Hauptwurzel und Hauptsprofs bestehende Knolle. In einem Zusatz bespricht er die Einwirkung der Schwere auf den Ursprungsort der neuen Sprosse an den Knollenstücken. Es ergibt sich aus seinen Versuchen, dafs die neue Pflanze stets (oder doch in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle) an dem ursprünglich nach oben gekehrten Stück der Knolle entstand, was er als eine Nachwirkung der Schwere auffafst, worin ich ihm nach den unten anzuführenden Tatsachen nicht beistimmen kann. Das Verständnis der Sachs'schen Abbildungen wird dadurch erschwert, dafs in der beigegebenen Erläuterung ein Irrtum sich offenbar eingeschlichen hat. Sachs sagt: „Die Pfeile zeigen die Richtung der Schwerkraft für die betreffenden Teile

1) Stoff und Form der Pflanzenorgane. Gesammelte Abhandlungen II, pag. 1220 ff.

der Mutterknolle im vorigen Jahre.“ Dies ist aber nicht richtig. Sie zeigen vielmehr, welche Teile der betreffenden Knolle nach oben gerichtet waren, die Pfeile sind also der Richtung der Schwerkraft entgegengesetzt orientiert. In Wirklichkeit spielt nun die Schwerkraft keine irgend in Betracht kommende Rolle bei der Regeneration (wohl aber, wie gezeigt werden soll, bei der Entstehung neuer Knollen) vielmehr können wir sagen: neue Sprosse entstehen an Stücken von Dioscoreaknollen an dem Ende der Knolle, welches ursprünglich dem Sprofs zugekehrt war.

Fig. 19. Knollenstück von D. sinuata, welchem der vordere Rand und der der ursprünglichen Sprofsachse zugekehrte Teil genommen worden war. Am vorderen Rande haben sich Wurzeln, am hinteren vier Adventivsprofse entwickelt. ($^1/_3$ der nat. Gr.

Dies ergibt sich deutlich aus dem Verhalten der Knollen von D. sinuata. Diese stellen, wie oben erwähnt, flache kuchenförmige Gebilde dar, die nur auf der Unterseite in nach dem Rande fortschreitender Reihenfolge Wurzeln erzeugen. Sie sind transversal geotropisch. Pflanzt man sie umgekehrt ein, so krümmt sich der fortwachsende Rand nach unten (im ersten Jahre). Später bog er sich konvex nach unten ein und suchte so die ursprüngliche Oberseite wieder nach oben zu bringen. Eine Umkehrung der Seiten fand nicht statt. An der dem ursprünglichen Sprofs zugekehrten Seite entstehen Adventivsprosse aus dem Cambium der morphologischen Oberseite und an diesen finden sich flache neue Knollen, welche von Anfang an die normale Orientierung haben[1]), eine Orientierung, welche also bei an umgekehrt eingepflanzten Knollenstücken der der Mutterknolle entgegengesetzt ist, an nicht umgekehrten mit ihr überein-

1) Es wurde nicht festgestellt, ob — was wohl wahrscheinlich ist — diese Knollen aus der Basis der Adventivsprosse hervorgehen, wie bei der Keimung, oder auch aus dem Cambium.

stimmt. Darauf wird unten zurückzukommen sein. Die Knollenstücke, denen auch der fortwachsende äufsere Rand genommen war, gingen in meinen Versuchen meist zugrunde. Bei einigen aber wurde beobachtet, dafs aus der dem Rande zugekehrten Wundfläche, und zwar aus der Cambiumzone der Oberseite, Wurzeln entstanden waren. (Fig. 19.) Die Knolle zeigt also ihrer Längserstreckung nach eine polare Differenzierung, welche der entspricht, welche die Wurzeln bei der Regeneration zeigen. Damit ist kein Beweis für die Wurzelnatur der Knolle gegeben, vielmehr ist das Verhalten offenbar darauf zurückzuführen, dafs normal am äufseren Teile der Knolle nach dem Rande hin fortschreitend Wurzeln entstehen, also auf das physiologische Verhalten der Knolle. Gerade darin, dafs ein Organ, das morphologisch keine Wurzel ist, sich in der Regeneration mit den Wurzeln übereinstimmend verhält, liegt das grofse Interesse dieser Tatsache. Dafs bei den von Sachs untersuchten Knollen von Dioscorea Batatas und D. sativa eine Polarität, was die Wurzelbildung anbelangt, nicht hervortrat, dürfte darin beruhen, dafs er alte ausgewachsene Knollen benützte. In diesen ist die nach der Knollenspitze hin fortschreitende Wurzelbildung nicht mehr vorhanden. Eine solche aber ist nach meiner Auffassung eben erforderlich, wenn eine Polarität eintreten soll. In meinen Versuchen trat, was die Sprofserzeugung an derartigen Knollenstücken betrifft, zwar in der Mehrzahl der Fälle die von Sachs hervorgehobene Erscheinung hervor, dafs die Adventivsprosse nach dem oberen Knollstückende hin auftraten. Indes fanden sich gar nicht selten auch Fälle, in denen Adventivsprosse an andern Stellen, z. B. in der Mitte des Knollenstücks oder selbst dessen basalem Ende genähert, hervortraten.

Die Knollen von Testudinaria elephantipes (welche aufrecht stehen) wurden durch einen Querschnitt ihres oberen Teiles samt den Sprossen beraubt. Eine ging ohne Regeneration zugrunde, die zweite bildete nach längerer Zeit aus der (apikalen) Schnittfläche zwei Adventivsprosse an der Cambiumregion. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dafs die Testudinariaknollen an ihrem basalen Ende, wenn hier ein Stück abgetragen würde, Wurzeln in der Nähe der Cambiumregion, ähnlich wie D. sinuata, erzeugen würden.

Wenn man die Regenerationsfähigkeit der wurzelähnlichen Knollen von D. Batatas, japonica u. a. nicht wie dies in den Sachsschen und den oben kurz angeführten Versuchen geschah, von ausgewachsenen, in den Ruhezustand übergegangenen, sondern an noch in der Entwicklung begriffenen Knollen untersucht, ergibt sich eine

sehr bedeutende Regenerationsfähigkeit. Entfernt man den Vegetationspunkt dieser Knollen, so wird er direkt regeneriert. Die histologischen Vorgänge wurden nicht näher untersucht. Trägt man ein gröfseres Stück der Spitze ab, so erfolgt aus der Cambiumregion Regeneration, welche verschieden ausfällt, je nach der Kräftigkeit, d. h. dem Ernährungszustand der Pflanze. In Fig. 20 ist eine Knolle abgebildet, welcher an der Spitze ein Stück von 5 cm Länge genommen worden war. Es hatte sich an der Schnittfläche *S* eine neue Knolle gebildet, welche sich annähernd in die Verlängerung der alten Knolle ein-

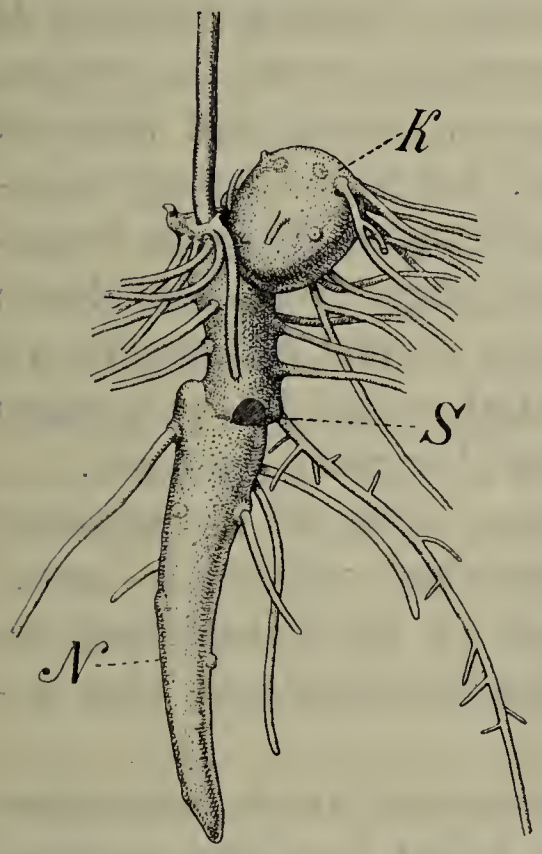

Fig. 20. D. japonica. Basis einer aus einem Luftknöllchen (*K*) entwickelten Pflanze. Der an dieser entstandenen Knolle wurde das Endstück in der Länge von 5 cm genommen. *S* ist die Schnittfläche. Es hat sich eine neue Knolle (*N*) entwickelt, welche annähernd in die Richtung der alten sich eingestellt hat, manchmal aber auch knieförmig von ihr abgebogen ist.

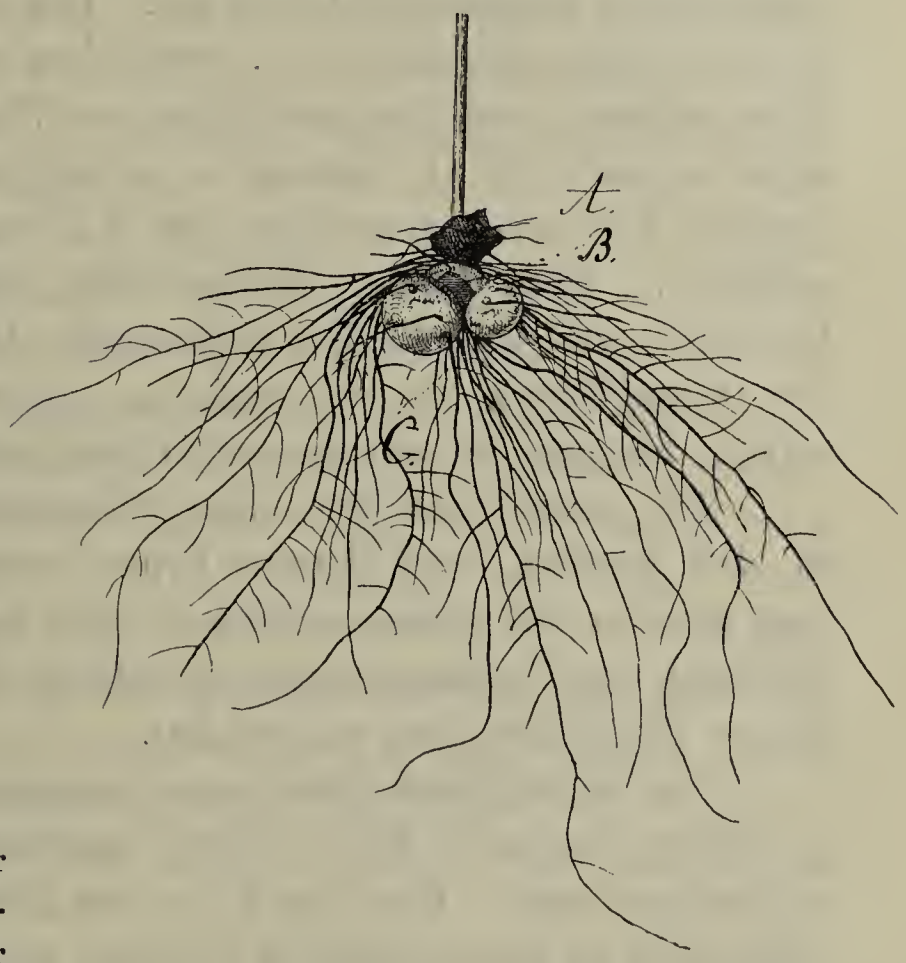

Fig. 21. D. japonica. Analoger Regenerationsversuch wie der in Fig. 20 abgebildete von dem alten Luftknöllchen, aus welchem die Pflanze entsprang. *B* Stummel ihrer Erdknolle ($1^1/_2$ cm lang). Es haben sich zwei kleine rundliche Knöllchen (*C*) als Regenerate entwickelt.

gestellt hat und so die abgetragene Spitze der Knolle ersetzt; in anderen Fällen bildet die neue Knolle, wenigstens zunächst, einen Winkel mit der alten. An schwächlicheren Pflanzen erhält man als Regenerat statt einer wurzelähnlichen cylindrischen Knolle kleine, mehr kugelige Knöllchen, wie deren in Fig. 21 zwei (bei *C*) vorhanden sind. Sie gleichen einigermafsen den Luftknöllchen, nur dafs sie keine

Sprofsvegetationspunkte besitzen und sind dadurch von Interesse, dafs sie aufs neue zeigen, dafs die annähernd kugeligen, nicht mit einem Vegetationspunkt versehenen Knöllchen nur Hemmungsbildungen der wurzelähnlich fortwachsenden darstellen [1]). Dafs an den amputierten Knollen auch Wurzeln entstehen, sei nur nebenbei bemerkt, da auf die Anordnung dieser Wurzeln nicht näher geachtet wurde. Niemals aber wurde beobachtet, dafs etwa eine Wurzel an einer der amputierten Knollen sich zu einer Knolle umgebildet und in die Verlängerung der Knolle gestellt hätte, wie etwa eine Nebenwurzel an einer amputierten Hauptwurzel dies tut. Ein solcher Vorgang erscheint ja an sich nicht unmöglich, da, wie oben erwähnt, normal bei einigen Dioscoreaarten die Knollenbildung an Wurzeln erfolgt, und vielleicht wäre es auch bei D. Batatas u. a. möglich, bei Verhinderung anderweitiger Knollen-Regeneration die Knollenbildung an Wurzeln herbeizuführen. Eine solche Beobachtung wäre sogar von besonderem Interesse, weil sie eine bei bestimmten Arten normal eintretende Art der Organbildung als bei anderen „potentia“ vorhanden nachweisen würde; bis jetzt ist ein derartiger Nachweis aber nicht gelungen.

Wir sehen aus dem oben Mitgeteilten, dafs die Regeneration an den Knollen vom Batatas-Typus verschieden verläuft, je nachdem man es mit ausgewachsenen oder noch in der Entwicklung begriffenen, im Zusammenhang mit einem Sprofs befindlichen oder isolierten Knollenstücken zu tun hat.

Ein abgetrenntes Stück einer ausgewachsenen Knolle regeneriert an seinem apikalen Ende nichts, sondern bildet dort nur ein Vernarbungsgewebe. Eine noch in der Entwicklung begriffene Knolle regeneriert an ihrem apikalen Ende je nach den äufseren Bedingungen und dem Entwicklungszustand eine neue, fortwachsende Knolle oder ein bis zwei bald in den Ruhezustand übergehende Knöllchen.

An sprofslosen Stücken ausgewachsener Knollen aber entstehen stets neue Sprosse, welche sofort zur Knollenbildung an ihrer Basis übergehen. Diese Tatsachen erscheinen mir von Bedeutung für die allgemeine Auffassung der Regeneration, es soll deshalb, nachdem auch bei Selaginella die Regenerationserscheinungen besprochen sind, nochmals darauf hingewiesen werden.

---

1) Inwieweit etwa die Länge des stehen gebliebenen Stummels von Einfluſs ist auf die Gestalt des Regenerats wurde nicht näher untersucht; es ist aber klar, dafs eine um so gröfsere Schwächung der Pflanze eintreten mufs, je mehr von der Knolle entfernt wird, denn es kommt nicht nur der Substanzverlust an Baumaterialien, sondern auch der der aus der Knolle entspringenden Wurzeln in Betracht.

Schliefslich sei kurz besprochen die Einwirkung der Schwerkraft auf die Orientierung und Anlegung der Knollen.

Für D. sinuata wurde oben angeführt, dafs eine Umkehrung der Dorsiventralität nicht zu erreichen war, dafs aber die an der Basis von Adventivsprossen an umgekehrt gelagerten Knollen entstandenen neuen Knollen ihre beiden Seiten sofort in normaler Orientierung ausbilden. Es liegt nahe, darin eine Schwerkraftswirkung zu sehen, wenigstens wüfste ich nicht, welchen Faktor man sonst für die Orientierung der Knollen, die ja, wie wir sahen, auch transversal geotropisch sind, verantwortlich machen sollten, zumal die Knollenbildung in der Erde, also bei Lichtabschlufs vor sich ging. Eine Beeinflussung seitens der alten Knolle kommt nicht in Betracht, denn die Orientierung der neuen Knollen war ja die umgekehrte wie bei der alten, nicht, wie man, falls eine solche Beinflussung stattfände, erwarten müfste, eine mit der alten Knolle gleichsinnige. Auch andere Tatsachen sprechen für eine Beziehung der Schwerkraft für Knollenbildung. Pflanzt man Knollen von D. macroura oder einer anderen Art umgekehrt ein, so krümmt sich der aus der Knolle hervorgehende Sprofs scharf negativ geotropisch nach oben. Die neue Knolle bildete sich an seiner nach unten gekehrten Seite. Man könnte hier annehmen es sei dies darauf zurückzuführen, dafs dies die Konvexseite sei und die neue Knolle sich sehr bald zur Richtung der Schwerkraft (von der aber ihre Anlegung nicht beeinflufst wäre) in der üblichen Weise einstelle. Indes spricht für die Schwerkraftswirkung auch eine Angabe von Leclerc du Sablon. Dieser pflanzte Tamus-Knollen horizontal und beobachtete nach einiger Zeit nicht nur, wie zu erwarten war (da der positive Geotropismus der Dioscoreen-Knollen schon früher bekannt war), eine geotropische Abwärtskrümmung der fortwachsenden Knollenspitze, sondern auch die Anlegung einer neuen Knolle auf der Unterseite der alten, eine Beobachtung, welche dafür spricht, dafs wirklich die Knollenbildung auf der nach unten gekehrten Seite gefördert ist. Inwieweit das Auftreten einer solchen seitlichen Knolle etwa durch eine mit der Lagenveränderung der alten verbundene Wachstumshemmung begünstigt wird, wäre näher zu untersuchen, aber selbst wenn dadurch das Auftreten einer seitlichen Knolle begünstigt werden sollte, würde deren Lage auf der Unterseite der alten eine Erklärung fordern.

II. Die Wurzelträger von Selaginella.

Die Wurzelträger der Selaginellen sind bekanntlich Gebilde, welche man teils als Wurzeln, teils als blattlose Sprosse, teils als

Organe sui generis betrachtet hat. Was zunächst das Vorkommen dieser Organe betrifft, so haben schon Nägeli und Leitgeb angegeben, dafs sie nicht bei allen Selaginellen vorhanden seien, sie sollen z. B. bei S. laevigata und cuspidata an den unteren Gabelungsstellen des Stammes fehlen; ich selbst habe behauptet [1]), dafs S. denticulata und helvetica Wurzelträger überhaupt nicht besitzen. Diese Angaben sind aber, wie eingehendere Untersuchung mir gezeigt hat [2]), ebenso irrig als die von Wojinowic [3]), wonach S. lepidophylla keine Wurzelträger haben soll. Vielmehr sind in diesen Fällen die Wurzelträger nur verhältnismäfsig kurz. Mann kann aber deutlich sehen, dafs das hintere Ende der „Wurzeln“ keine Wurzelhaare bildet und seine Epidermis von der der Wurzeln sich mehr oder minder deutlich unterscheiden läfst [4]), auch gelingt bei S. helvetica die Umwandlung der Wurzelträger in Sprosse (Fig. 22). Wie sehr die Länge der Wurzelträger variabel ist, zeigt ein einfacher Versuch. S. Martensii hat Wurzelträger von mehreren Centimetern Länge. Macht man aber sehr kleine Stecklinge und legt diese auf feuchten Torf, so kann man Wurzelträger erzielen, welche nur 1 bis 2 mm lang sind, also denen der Arten gleich kommen, denen man Wurzelträger absprach.

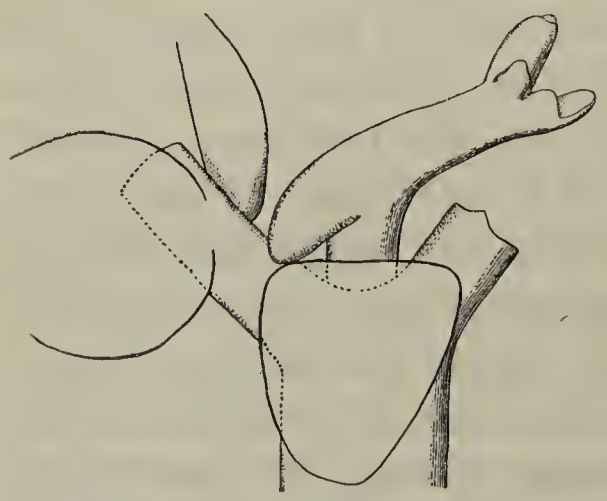

Fig. 22. Selaginella helvetica. Sprofsstück, dessen beide Gabeläste abgeschnitten wurden, von unten. Der untere Wurzelträger hat sich zu einem beblätterten Sprofs entwickelt, an dessen Basis sich (ausnahmsweise) ein sporenförmiger Auswuchs zeigt, der sich nicht weiter entwickelte.

Für die Auffassung, dafs die Wurzelträger blattlose Sprosse seien, hat man namentlich die Tatsache angeführt, dafs sie sich leicht in beblätterte Sprosse umbilden lassen, worauf zuerst Pfeffer aufmerksam gemacht hat. Auf seine Untersuchungen und die der andern

---

1) Vgl. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane 1883 (Schenks Handbuch III, 1 pag. 343).

2) Vgl. namentlich auch Bruchmann, Untersuchungen über Selaginella spinulosa A. Br. Gotha 1897.

3) Wojinowic, Beitr. zur Morphologie, Anatomie und Biologie der Selaginella lepidophylla. Breslauer Inauguraldiss. 1890 pag. 21: „Wurzelträger wurden nicht beobachtet“.

4) Vgl. Bruchmann a. a. O. — Wenn man Wurzelträger von Sel. Martensii mit der Spitze in Wasser tauchen läfst, sieht man die Wurzelträgerepidermis an der Ansatzstelle der Wurzeln oft manschettenartig hervorragen.

angeführten Autoren sei hier verwiesen. Es schien mir zunächst von Interesse, hervorzuheben, dafs es eine Selaginellaart gibt, die an bestimmten Stellen regelmäfsig ohne äufseren Eingriff statt eines Wurzelträgers einen Sprofs hervorbringt.

Es ist dies Sel. grandis, eine aus Borneo stammende, in botanischen Gärten vielfach kultivierte Art. Die Pflanze besitzt ein auf bzw. in dem Boden kriechendes, ziemlich starkes und derbes Rhizom; Wurzelträger entstehen an diesem auf der Unterseite an den Gabelungsstellen, aber vielfach bleibt einer der Gabeläste zurück, so dafs die Wurzelträger scheinbar seitlich am Rhizom ihren Ursprung nehmen.

Fig. 23. Habitusbild eines Sprofsstückes von Selaginella grandis. Zweimal vergr. *M* die „Mittelsprosse“ (an Stelle je eines der Sprofsunterseite angehörigen Wurzelträgers stehend).

Nach einiger Zeit erheben sich die Rhizomäste über den Boden und bilden die der Assimilation (und später der Sporenbildung) vorzugsweise dienenden Sprofssysteme, die eine bedeutende Mächtigkeit erreichen und keine Wurzelträger mehr bilden. Untersucht man aber die Stellen, wo die letzteren sonst sich bilden, genauer, so findet man

an den ersten Gabelstellen der Assimilationssprofssysteme einen weifslichen Fleck. Hier liegt in einer kleinen Vertiefung eine kaum über die Oberfläche vorspringende Gruppe meristematischer Zellen, zu der auch ein Gewebestrang, der aber keine Tracheiden enthält, sich von der Gabelstelle hinzieht. Weiter oben stehen an denselben Stellen andere Gebilde. Die über die Erde sich erhebenden Sprofssysteme, welche auch die Blüten an ihren Enden erzeugen, sind flach fächerförmig ausgebreitet und von begrenztem Wachstum. Betrachtet man die Gabelungsstellen[1]) der Sprosse genauer, so sieht man in den Gabeln Sprosse (Fig. 23, 24), welche durch ihre von der der übrigen abweichende Gestalt und dadurch ausgezeichnet sind, dafs sie klein bleiben und sich normal an den festsitzenden Sprossen nicht weiter entwickeln, trotzdem aber ihre Entwicklungsfähigkeit beibehalten.[2]) Am längsten werden sie nach den Sprofsenden zu. Zwischen den Blüten finden sich bis 4 mm lange „Mittelsprosse“ wie sie genannt sein mögen; sie gleichen den Blüten auch in ihrer Beblätterung (Fig. 25), nur dafs diese keine ganz so dichte ist, wie bei den letzteren. Die Mittelsprosse stehen in der Gabel der Unterseite des Sprofssystems genähert, ziemlich genau vor dem Blatte, das in der Mitte zwischen den zwei Gabelzweigen steht. Die in den Mittelsprofs eintretende Stele vereinigt sich im Gabelungswinkel der in die beiden Zweige tretenden Stelen. Doch läfst sich manchmal wahrnehmen, dafs sie mehr der des einen Zweiges genähert ist.

Fig. 24. Sprofsstück von Sel. grandis mit Mittelsprofs. Viermal vergr.

---

1) Die Frage, ob echte Gabelung oder monopodiale Verzweigung vorliegt, kann hier aufser Betracht bleiben.

2) Weder in der Originalbeschreibung von Moore (Gardeners Chronicle, 1882, II pag. 40), noch sonst habe ich diese Sprosse erwähnt gefunden. Beiläufig sei bemerkt, dafs Moore eine Makrospore abbildet, diese also nicht (wie in den „Nat. Pflanzenfamilien“ angenommen wird) unbekannt ist.

Diese Sprosse zeichnen sich durch weniger dunkles Grün und, wie schon erwähnt, durch ihre Beblätterung aus. Die sonst bei S. grandis stark hervortretende Anisophyllie ist fast ganz verschwunden und die zweizähligen Blattwirtel kreuzen sich unter einem fast rechtem Winkel (Fig. 25), wodurch etwa die oben erwähnte Annäherung an die Gestaltung der Blüten zustande kommt. Die Mittelsprosse sind häufig verzweigt, zuweilen tritt die Verzweigung schon vor der Blattbildung in dem untern stielartigen Teile ein.

Diese „Mittelsprosse“, welche sich in von unten nach oben zunehmender Kräftigkeit an den oberirdischen Sprofssystemen ausbilden, stehen wie ohne weiteres ersichtlich ist, an Stelle der Wurzelträger. Wir sehen, dafs zwischen der Sprofsregion, an welcher die Wurzeln, und der, an welcher die Mittelsprosse stehen, eine sozusagen neutrale Region eingeschaltet ist, in welcher sich an der Stelle dieser Organe nur ein ruhender Vegetationspunkt befindet.

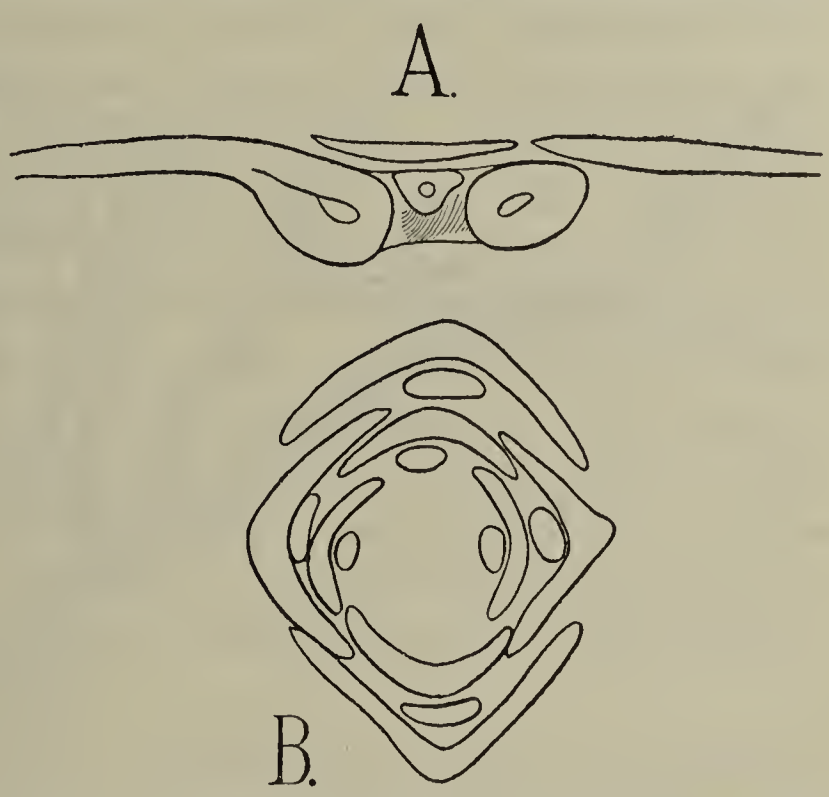

Fig. 25. *A* Querschnitt durch eine Sprofsgabel von Selaginella grandis (die untere Seite ist in der Figur nach oben gerichtet). In der Achsel des vor der Gabel stehenden Blattes die quergetroffene Basis eines Mittelsprosses. *B* Querschnitt durch die Knospe eines Mittelsprosses (der innere Teil nicht gezeichnet).

Das regelmäfsige Auftreten von Sprossen an Stelle der Wurzeln ist meines Wissens bis jetzt bei keiner anderen Selaginella beobachtet worden. Pfeffer[1]) erwähnt, dafs er in manchen Dichotomiewinkeln von Sel. inaequalifolia aus dem Bonner Garten kleine beblätterte Sprosse fand, welche die Stelle von Wurzelträgern einnahmen. Diese Sprosse verhielten sich nach der Bildung von ein oder zwei abnormen Blättern in ihrer Blattbildung den Zweigen gleich, also anders als die von S. grandis. Auch bei S. Martensii und S. laevigata kommen gelegentlich solche Sprosse

1) Die Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella, in Hanstein, Bot. Abh. I 4, Bonn 1871. — Behrens, Über Regeneration bei den Selaginellen. Flora, 84. Bd. (Ergänzgsbd. z. Jahrg. 1897) pag. 159 ff.

vor[1]), indes stellen sie in allen diesen Fällen doch nur ausnahmsweise auftretende Umbildungen der Wurzelträger dar, während sie bei S. grandis nicht nur an den Exemplaren des Münchener botanischen Gartens, sondern auch an andern beobachteten stets sich fanden.

Die biologische Bedeutung dieser Sprosse war mir zunächst unklar. Anfangs dachte ich, sie seien vielleicht Brutknospen, welche sich ablösen, und so der ungeschlechtlichen Vermehrung dienen könnten,

Fig. 26. Selaginella grandis. Mittelsprofs, welcher sich an einem als Steckling behandelten Sprofsstück (dessen Astenden abgeschnitten waren) entwickelt hat; etwa 7fach vergr. Die Isophyllie geht allmählich in Anisophyllie über. An der unteren Gabel haben sich zwei Wurzelträger entwickelt. An dem Gabelast rechts ist ein Sprofs zurückgeblieben, so dafs scheinbar der Wurzelträger seitlich entspringt.

etwa vergleichbar den Brutknospen, wie sie bei einigen Lycopodium-Arten, z. B. Lyc. Selago, bekannt sind. Eine Ablösung der Mittelsprosse habe ich aber nie beobachten können. Allerdings aber stellen sie „Organreserven“ dar. Wenn man ein Sprofsstück von S. grandis,

---

1) Ich beobachtete sie auch bei S. Willdenowii u. a., so dafs die Fähigkeit „spontaner“ Sprofsbildung aus Wurzelträgeranlagen bei Selaginellen wohl als eine weit verbreitete angesehen werden darf. Neuerdings gibt Gibson auch von S. Lobbii an, dafs „frequently, at all events in the material I possess, the upper papilla is replaced by a leafy branch“. (Annals of botany vol. XVI pag. 455.)

das einen Mittelsprofs enthält, abschneidet und warm und feucht hält, so tritt bald eine Weiterentwicklung des letzteren ein; er entwickelt sich zu einem anisophyllen Trieb und bewurzelt sich, die Wurzelträger treten ganz an den gewönlichen Stellen, oben und unten an der Gabel, auf, während an anderen Stellen eine Wurzelbildung niemals eintrat. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dafs auch in der freien Natur die über den Boden sich erhebenden Sprofssysteme begrenzten Wachstums leicht ganz oder teilweise abbrechen oder durch Regen, Belastung mit abgefallenen Blättern u. dergl. auf den Boden zu liegen kommen. Dann kann von den Mittelsprossen eine neue Entwicklung ausgehen und so eine ungeschlechtliche Vermehrung der Pflanze eintreten, während eine Bewurzelung der älteren als Stecklinge benutzten Sprofsteile nicht beobachtet wurde. Ein Austreiben der Mittelsprosse läfst sich auch an nicht abgeschnittenen Sprofssystemen herbeiführen, wenn an im Wachstum begriffenen Pflanzen die Zweigspitzen oberhalb der Mittelsprosse entfernt werden. Die letzteren entwickeln sich dann, bilden aber keine Wurzeln, ein Umstand, der entweder auf dem Zusammenhang mit dem bewurzelten Teile der Pflanze beruhen kann[1]), oder darauf, dafs die Bildung der Wurzelträger durch Feuchtigkeit und Dunkelheit bei den Stecklingen begünstigt wird, während an oberirdischen Sprofssystemen der Mangel dieser Bedingungen das Unterbleiben der Wurzelträgerbildung veranlassen könnte.

Sel. grandis gehört zu den Selaginellen, welche Wurzelträger nur an der Basis der sich über dem Boden erhebenden assimilierenden Sprofssysteme bilden, während bei S. Martensii u. a. auch an den letzteren Wurzelträger auftreten; derartige Formen verhalten sich dann ähnlich wie die kriechenden (S. helvetica, serpens u. a.). Es fragte sich zunächst, ob die oberirdischen Sprofsteile der erstgenannten Selaginellen die Fähigkeit, Wurzelträger zu bilden, verloren haben oder nicht. Es lag nahe anzunehmen, dafs die Wurzelträgerbildung von äufseren Verhältnissen, speziell dem Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung, abhängig sei, ähnlich wie dies ja von der Entwicklung der Wurzeln an den Wurzelträgern bekannt ist. Diese erfolgt gewöhnlich erst, wenn die Wurzelträger in den Boden eingedrungen sind, bei sehr feucht gehaltenen Pflanzen aber auch in freier Luft. Dafs in der Tat die Bildung der Wurzelträger von äufseren Verhältnissen

1) Vgl. die analogen Verhälnisse bei Bryophyllum, Goebel, Über Regeneration bei Pflanzen (Biol. Centralbl. Bd. 24 pag. 421), sowie das oben pag. 194 von Dioscorea Angeführte.

beeinflufst wird, zeigt die Tatsache, dafs sie bei S. Martensii an feuchten Standorten viel ausgiebiger ist als an trockenen. Aber die einzelnen Arten verhalten sich verschieden, wie schon daraus hervorgeht, dafs neben einander in demselben Gewächshaus stehende, also denselben äufseren Bedingungen ausgesetzte Arten Sprofssysteme mit oder ohne Wurzelträger (im oberen Teile) aufwiesen. Dafs die Wurzelbildung an den Wurzelträgern von Selaginella durch die Feuchtigkeit des Mediums hervorgerufen wird, geht schon aus den Angaben von Sachs, Pfeffer und Treub hervor, die von Sarauw[1]) ausführlich bestätigt wurden.

Sel. pulcherrima, welche zu den Formen gehört, welche an den Assimilationssprossen keine Wurzelträger bilden (solche finden sich nur an dem kriechenden Rhizom) wurde im Warmhaus im „Schwitzkasten“ kultiviert, wo die Sprosse beständig von Feuchtigkeit trieften. Trotzdem die Sprosse hier (und zwar etwas etioliert) weiterwuchsen, war selbst nach Wochen Wurzelträgerbildung nicht zu erzielen und dies auch dann nicht, wenn die Sprosse auf feucht gehaltene Torfstücke aufgebunden wurden. Wohl aber trat diese ein, wenn die Sprosse abgeschnitten und auf feuchte Erde oder Torfstücke gelegt wurden, aber nur an den jugendlichen, neu zuwachsenden Teilen, die älteren haben die Fähigkeit der Wurzelbildung verloren. Es wurden nicht nur Sprofsstücke isoliert und auf Torf gelegt, sondern an einer Pflanze, deren Sprofsenden im „Schwitzkasten“ auf Torf gebunden worden waren, bei einigen die Verbindung mit dem Hauptsprofs durch einen Querschnitt aufgehoben. Diese brachten nach einiger Zeit Wurzelträger hervor, die anderen nicht.[2]) Man könnte annehmen, dafs die abgeschnittenen Sprofsenden insofern anderen äufseren Bedingungen ausgesetzt gewesen seien, als sie durch die Schnittfläche hätten Wasser aufnehmen können, und so eine reichere Wasserzufuhr stattgefunden habe, so dafs also die äufseren Bedingungen zwischen abgeschnittenen und nicht abgeschnittenen Sprofsenden verschieden gewesen seien. Indes ergibt sich die Unwahrscheinlichkeit dieser Annahme schon aus den ganzen Versuchsbedingungen. Die, wie erwähnt, etwas etiolierten, übrigens aber mit tiefgrünen Blättern versehenen, in dem feuchten Raume entwickelten

---

1) G. F. L. Sarauw, Versuche über die Verzweigungsbedingungen der Stützwurzeln von Selaginella. Ber. der d. bot. Ges. IX (1891) pag. (51)ff. Daselbst auch weitere Literatur.

2) Nach monatelanger Kultur unter diesen Bedingungen traten auch an den nicht abgetrennten Sprossen einige Wurzelträger auf. (Nachtr. Anm.)

Sprofsenden können Wasser offenbar auch durch ihre Oberfläche aufnehmen, da sie sich wochenlang frisch erhalten und für die Neubildungen Wasser verbrauchen. Ich habe keinen Zweifel, dafs die Erscheinungen dieselben sein würden, wenn man die Schnittfläche sofort verschliefsen würde; zudem trieben auch solche abgeschnittene Sprofsenden Wurzelträger, deren Schnittfläche nicht dem Torfe auflag, sondern frei in die Luft ragte.

Wir sehen also, dafs an allen Sprossen dieser Selaginellen die Bildung von Wurzelträgern eintreten kann, die an den oberirdischen Assimilations-Sprofssystemen aber latent bleibt und bald verloren geht. Eine Abtrennung des Sprosses aber genügt (wenn die notwendigen äufseren Bedingungen vorhanden sind), um die Entwicklung der Wurzelträger anzuregen. Wir sahen deutlich, dafs zur Bildung der Wurzelträger die äufseren Bedingungen nicht genügen, erst wenn die „inneren“ Bedingungen in den Sprossen sich ändern, wird die Reaktionsfähigkeit eine andere. Gewifs wird es möglich sein, diese Änderung der inneren Bedingungen auch auf anderem Wege als den des Abschneidens herbeizuführen[1]); es würde dies von besonderem Interesse sein, weil wir dadurch vielleicht einen Einblick in die Ursachen der Verschiedenheit in der Wurzelträgerbildung zwischen den verschiedenen Selaginella-Arten erhalten würden, einstweilen aber müssen wir uns mit den oben mitgeteilten Tatsachen begnügen, die sich auch so aussprechen lassen, dafs bei einer Anzahl Selaginellen die oberirdischen Sprosse die Fähigkeit, Wurzelträger selbst unter günstigen äufseren Bedingungen dann nicht haben, wenn sie in Verbindung mit den bewurzelten unteren Teilen sind. Dafs trotzdem die Möglichkeit, Wurzelträger zu bilden, latent vorhanden ist, könnte man zu der Annahme benützen, dafs die Formen, die an ihren oberirdischen Teilen keine Wurzelträger haben, von solchen abstammen, welche diese Organe auch an den Assimilationssprossen besitzen.

Es fragt sich nun zunächst, ob das regelmäfsige Vorkommen beblätterter Sprosse an Stelle von Wurzelträgern einen Grund dafür bieten kann, die letzteren phylogenetisch als blattlos gewordene Sprosse zu betrachten. Meiner Ansicht nach ist dies nicht der Fall; die Mittelsprosse von S. grandis betrachte ich nicht als Urform der Wurzelträger. Wären Sie dies, so müfste man erwarten, dafs sie namentlich in den Jugendstadien der Pflanze auftreten und irgendwelche Übergänge zu den Wurzelträgern darbieten, etwa noch Blätter besitzen, aber an ihrer Spitze direkt Wurzeln erzeugen. Beides ist

1) Vgl. die Anm. 2 auf voriger Seite.

nicht der Fall. Zwar lagen mir Keimpflanzen von S. grandis nicht vor, aber es ist mit grofser Wahrscheinlichkeit zu sagen, dafs sie von den Keimpflanzen anderer Selaginellen nicht abweichen werden, bei diesen aber treten die Wurzelträger in derselben Gestalt wie später auf und die Mittelsprosse stellen keine Mittelformen zwischen Wurzelträgern und gewöhnlichen Selaginellasprossen vor, sie sind gewöhnliche, nur einem eigentümlichen Ruhezustand angepafste Sprosse, welche selbst wieder Wurzelträger bilden. Wir sehen also nur, dafs hier eine Entwicklung der Wurzelträger eintritt, welche sonst nur unter bestimmten nicht immer vorhandenen Bedingungen vor sich geht. Die Möglichkeit, dafs die Wurzelträger leicht in Sprosse übergehen, ist kein Beweis dafür, dafs sie phylogenetisch von solchen abzuleiten sind, wohl aber dafür, dafs sie allerdings in ihrem inneren

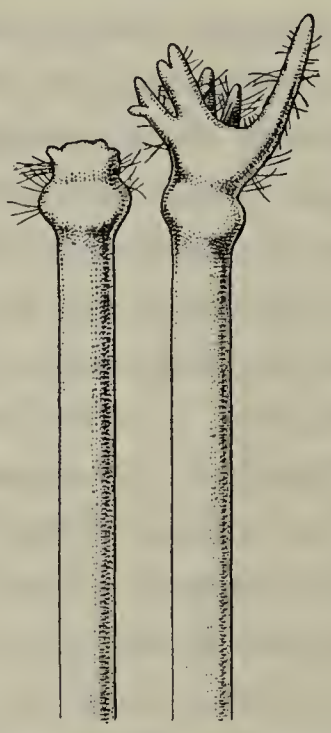

Fig. 27. Regeneration von Wurzeln an der Spitze von Wurzelträgern von Selaginella Martensii. Links jünger, rechts älter.

Fig. 28. Schnitt durch das Ende eines Wurzelträgers, welchem 1 cm (von der Spitze ab) genommen worden war. Es hat sich seitlich an dem Centralcylinder *C* links eine Wurzel gebildet, welche unterhalb des Rindengewebes hervorwächst, in anderen Fällen dieses sprengt.

Aufbau Sprossen sehr nahe stehen. Die Möglichkeit, die Wurzelträger zu Sprossen umzubilden, habe ich früher (Vergl. Entwicklungsgesch. 1883) auf eine „erhöhte Zufuhr plastischer Substanzen“ zurückgeführt, wie sie z. B. eintritt, wenn die Sprofsenden oberhalb der Wurzelträgeranlagen entfernt werden. Damit scheint mir übereinzustimmen, dafs diese Umbildung normal eintritt bei einer Selaginella-Art, welche durch die besonders stattliche Entwicklung ihrer Assimilationsorgane bezüglich der Produktion plastischer Substanzen sehr leistungsfähig ist; auch stimmt damit überein, dafs die Mittelsprosse von S. grandis im oberen Teil der Sprofssysteme auftreten.

Die Wurzelträger der Selaginellen sind nun sehr geeignete Objekte zur Untersuchung der Regenerationserscheinungen.[1])

Entfernt man die Spitze eines Wurzelträgers, an welchem die Wurzeln noch nicht hervorgetreten sind, durch einen Querschnitt, so tritt nach einiger Zeit eine Anschwellung des Endes ein und es bilden sich an dieser Anschwellung mit Wurzelhaaren versehene Wurzeln (Fig. 27). Wurzelhaare treten auch an der apikalen Anschwellung selbst auf und auch unterhalb dieser an der Oberfläche des Wurzelträgers, dessen Epidermis normal keine Wurzelhaare bildet.

Es wurde zunächst nur ein kleines Stück der Spitze entfernt, da nach den Erfahrungen an Wurzeln nicht wahrscheinlich schien, dafs nach Entfernung eines gröfseren Stückes Regeneration auftreten werde. Aber selbst wenn 2, selbst 4 mm der Spitze entfernt wurden, trat Regeneration ein, allerdings langsamer als wenn nur die Apikalregion entfernt wurde. Bei diesen Wurzelträgern waren an der Schnittfläche schon Tracheiden ausgebildet. Wenn 1 cm entfernt wurde, trat Regeneration erst nach vier Wochen, meist aber noch später ein. Es bildete sich dann in mehreren Fällen hinter der Schnittfläche eine Wurzel, welche das Rindengewebe in einem Längsspalt sprengte oder am Ende der Schnittfläche aus dem sie manschettenförmig umgebenden Rindengewebe hervortrat (Fig. 28). Es darf wohl angenommen werden, dafs in diesen Fällen das Rindengewebe an der Schnittfläche durch die Verletzung beschädigt oder abgestorben war und deshalb die Regeneration erst weiter hinten erfolgte. Die histologischen Vorgänge wurden nicht im einzelnen untersucht (sie mögen je nach der Länge des abgetragenen Stückes etwas verschieden sein), aber festgestellt, dafs Zellteilungen an dem verletzten Ende sowohl im Centralcylinder als namentlich in dem ihn umgebenden Rindengewebe auftreten. Es bildet sich ein Callus, an dessen Bildung die Zellen um so weniger beteiligt sind, je weiter sie vom Centralcylinder entfernt sind. In diesem Callus entstehen nahe der Oberfläche ein oder mehrere Wurzelvegetationspunkte. Der hinter diesen Vegetationspunkten gelgene Teil des Callus wird mit zur Bildung des Wurzelkörpers herangezogen. Dieser erhält demzufolge in seinem hinteren Teile eine Epidermis, die offenbar aus Zellen verschiedener

1) Aus brieflichen Mitteilungen des Herrn Prof. Bruchmann in Gotha erfuhr ich vor kurzem, dafs auch er sich seit längerer Zeit mit dem Studium der Regenerationserscheinungen bei Selaginellen beschäftigt hatte. Ich schlug ihm deshalb vor, unsere Arbeiten, die beide der Hauptsache nach schon abgeschlossen waren, gleichzeitig zu veröffentlichen und verweise auf die in diesem Hefte gedruckte Abhandlung Bruchmanns.

Abstammung aufgebaut ist. Die Wurzeln, welche sich teilweise frühzeitig gabeln, erhalten einen Centralcylinder, welcher mit dem des Wurzelträgers in Verbindung tritt (Fig. 29).

Es zeigte sich also, dafs bei der Regeneration nur Wurzeln auftreten, nicht etwa neue Wurzelträger oder gar Sprosse. Der Versuch, eingewurzelte abgeschnittene Wurzelträger an ihrem basalen Ende zur Sprofsbildung zu bringen, ist bis jetzt nicht gelungen. Von der Regeneration der Wurzeln unterscheidet sich die der Wurzelträger aber sehr beträchtlich schon durch die bedeutende Länge des Stückes, welches entfernt werden kann, ohne dafs Regeneration unter-

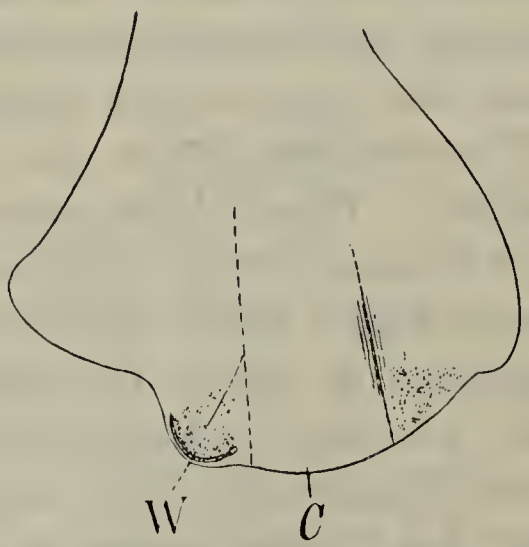

Fig. 29. Längsschnitt durch das Ende eines amputierten Wurzelträgers von Sel. Martensii. *C* Centralcylinder. Die Bildung neuer Zellen ist eine besonders intensive an der Aufsenseite des Centralcylinders (an den punktierten Stellen); bei *W* ist eine Wurzelanlage getroffen, welche einen Centralstrang ausgebildet hat, der sich seitlich an den des Wurzelträgers ansetzt.

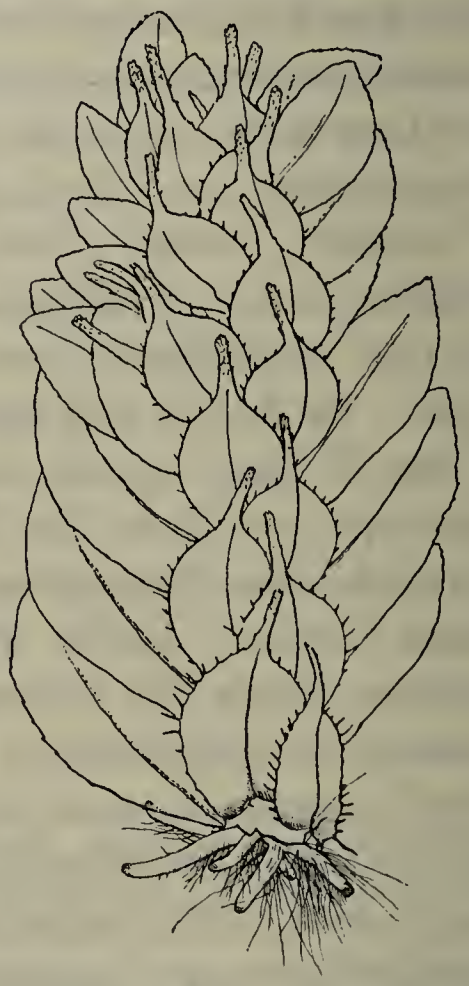

Fig. 30. Selaginella Martensii. Sprofssteckling (etwa 6mal vergr.), welcher an der basalen Schnittfläche Wurzeln entwickelt hat.

bleibt. Einige Wurzeln von Selaginella, denen ich 1 mm der Spitze nahm, zeigten keine Regeneration derselben; vielleicht wäre bei Abtragung eines kürzeren Stückes Regeneration zu erzielen; mir kam es nur darauf an, festzustellen, ob Wurzelträger und Wurzeln sich bei der Regeneration verschieden verhalten, und das ist sicher der Fall. Es fragte sich nun, wie die Sprosse sich bei der Regeneration verhalten. Bis jetzt hat man wohl allgemein angenommen, dafs die Selaginellasprosse, welche Wurzelträger besitzen, das Vermögen, an anderen Stellen Wurzeln zu bilden, nicht besitzen, und wenn man

ältere Sprofsstücke als Stecklinge benützt, wird man in ihrem Verhalten einen Beweis für diese Auffassung finden. Aber trotzdem ist sie nicht haltbar, denn Sprofsenden von S. Martensii, welche als Stecklinge benutzt wurden, liefsen an ihrem basalen Ende vielfach Adventivwurzeln hervortreten (Fig. 30).[1]) Offenbar geschieht dies namentlich dann, wenn die Wurzelträgeranlagen noch zu unentwickelt waren, um rasch zur Wurzelbildung schreiten zu können; wo Wurzelträger sich entwickeln, unterbleibt gewöhnlich (aber nicht immer) die Wurzelbildung an der Schnittfläche. Übrigens fand selbst an 5 cm langen Stecklingen zuweilen noch Wurzelbildung an der Basis statt.

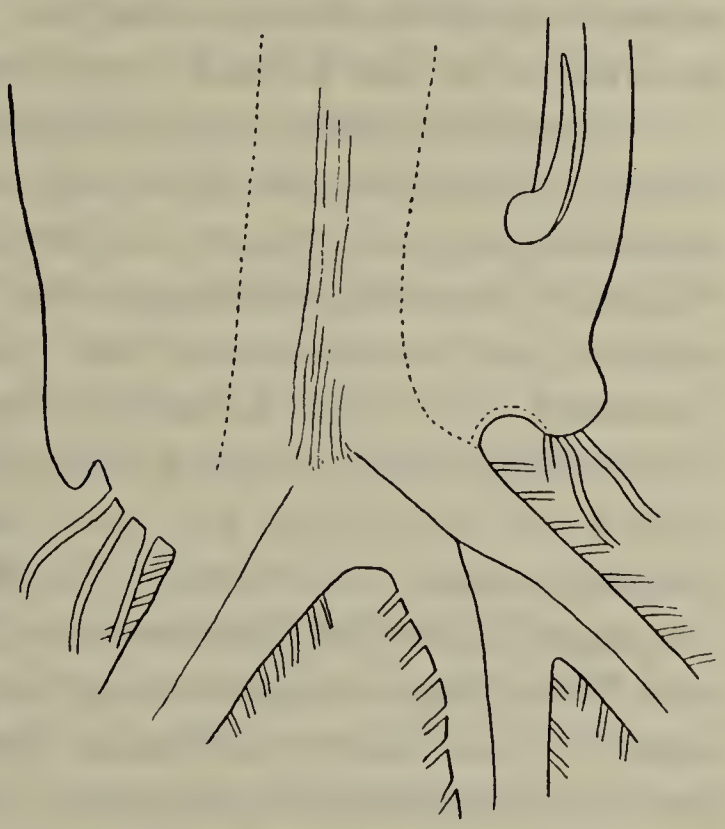

Fig. 31. Selaginella Martensii. Längsschnitt durch die Basis eines bewurzelten Stecklings. „Wurzelhaare" haben sich aus dem Callus und an der Aufsenfläche der Stecklingsbasis entwickelt; zwei Wurzeln sind getroffen.

Der Callus, welcher die Wurzelbildung vorausgeht, geht aus der Peripherie des Centralcylinders hervor. Das Rindengewebe hat in den beblätterten Sprofsachsen, in welchen die Gewebedifferenzierung ja viel rascher fortschreitet, als in den Wurzelträgern offenbar seine Entwicklungsfähigkeit früher verloren. An der Wundfläche resp. dem Callus können Wurzelhaare entstehen, ja solche traten zuweilen auch auf auf der Aufsenfläche der ursprünglichen Sprofsachse, ganz ähnlich wie dies für die Regeneration der Wurzelträger oben geschildert wurde. Wir können wohl annehmen, dafs zur Bildung der Wurzelhaare einerseits bestimmte äufsere Bedingungen, andererseits eine bestimmte „innere"

1) Es scheint dies bis jetzt nicht bekannt gewesen zu sein. Beijerinck (Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln, veröffentlicht durch die Kgl. Akademie der Wissenschaften zu Amsterdam pag. 56), welcher die Pfeffer'sche Beobachtung der Umbildung der Wurzelträger in Sprosse wiederholt hat, sagt ausdrücklich: „Andere adventive Sprossungen wie diese aus Wurzelgebilden entstandenen habe ich bei Selaginella nicht bemerkt und ich bin überzeugt, dafs die vegetative Vermehrung dieser Pflanzen ausschliefslich und immer auf der hier beschriebenen Umwandlung beruht". Diese Ansicht ist nicht mehr haltbar, man kann, wie oben gezeigt, Selaginella auch durch echte Stecklinge vermehren.

Beschaffenheit der oberflächlich gelegenen Zellen gehört, namentlich auch eine bestimmte Beschaffenheit der Zellmembran, welche wachstumsfähig sein mufs. Die Zellvermehrung, welche infolge der Verwundung vor sich geht, führt nun offenbar auch in den der Wundstelle benachbarten Epidermiszellen der Sprofsachse zuweilen die Veränderung herbei, welche für den genannten Vorgang notwendig ist. Man könnte sich ihn ganz mechanisch als ein durch Dehnung herbeigeführtes Dünnerwerden der äufseren Zellmembranen darstellen, indes ist es selbstverständlich durchaus fraglich, ob eine solche Vorstellung zutrifft. Jedenfalls ist die Tatsache von Interesse, dafs Sprofsachsen, welche — so weit wir wissen — bei Selaginella Martensii normal nie „Wurzelhaare" bilden, dies als Stecklinge tun können; eigentümliche Zellenwucherungen, die man an der Stecklingsbasis zuweilen antrifft, stellen vielleicht Hemmungsbildungen dar. Als Korrelat der Wurzelbildung könnte man voraussetzen, dafs die Selaginellasprosse am entgegengesetzten Pole auch Adventivsprosse entwickeln könnten. Es ist mir aber nicht gelungen, dies zu beobachten. Wo Sprosse sich entwickelten, liefsen sie sich stets als aus Umbildung von Wurzelträgeranlagen hervorgegangen nachweisen. Die Möglichkeit einer Sprofsregeneration an jugendlichen Selaginellasprossen, bei denen die Weiterentwicklung von Wurzelträgeranlagen unmöglich gemacht wird, bleibt aber immerhin bestehen; die bisher unbekannt gebliebene, durch die Wurzelbildung in den Wurzelträgern korrelativ verhinderte Wurzelbildung an den Selaginellasprofsachsen mahnt zur Vorsicht hinsichtlich der Beurteilung.

Wir sehen also, dafs sich Wurzelträger und Sprosse insofern bei der Regeneration gleich verhalten, als sie beide dabei Wurzeln direkt, ohne Vermittlung von Wurzelträgern bilden; dafs dies bei den letzteren an der Spitze, bei den ersteren an der Basis erfolgt, hängt zweifelsohne damit zusammen, dafs bei den Wurzelträgern normal an der Spitze Wurzeln angelegt werden, während die Sprosse das Wurzelsystem an ihrer Basis haben. Die Wurzelträger bieten ein lehrreiches Beispiel von im Verlauf der Entwicklung erfolgender Induktion. So lange sie noch keine Wurzeln angelegt haben, lassen sie sich leicht in Sprosse umbilden. Ist die Wurzelbildung aber einmal eingetreten, so regeneriert der Wurzelträger, auch wenn die Wurzelanlagen entfernt werden, immer nur Wurzeln. Es wurden bei einer Anzahl von Sprossen die Sprofsenden und die Wurzelträgerenden entfernt, um zu sehen, ob die letzteren nicht nach Entfernung der Wurzelanlagen zur Sprofsbildung veranlafst werden könnten; das Resultat war aber ein negatives, d. h. die Wurzelträger regenerierten wie sonst Wurzeln, die

sonst nicht zur Entwicklung gelangenden Wurzelträger (welche nicht verletzt worden waren) bildeten Sprosse.

Was nun die morphologische Bedeutung der Wurzelträger anbelangt, so erscheint es mir zweifellos, dafs keiner der Gründe, welcher für die Sprofs- oder für die Wurzelnatur angeführt wurden, ausschlaggebend ist. Betrachtet man die Wurzelträger als Auswüchse der Sprofsachse, welche die Wurzelanlagen hervorbringen, so ist auch ihre anatomische Struktur, welche man für die Wurzelnatur angeführt hat, leicht verständlich; es setzt sich eben der Wurzelbau wie auch sonst ein Stück weit in die Sprofsachse fort. Hier hat sich dieser Teil der Sprofsachse schon frühzeitig stark gestreckt, eine Erscheinung, deren biologische Bedeutung ja eben so einleuchtend ist, wie etwa die analoge Bildung der „Pseudopedien" einiger Moose. Meine Auffassung der Wurzelträger schliefst sich also an an die Bruchmanns [1]). Obwohl also die Wurzelträger phylogenetisch nicht als blattlos gewordene Sprosse aufgefafst werden, stehen sie doch, ebenso wie die Knollen der Dioscoreen, in ihrer inneren Beschaffenheit den Sprossen näher als den Wurzeln.

Fragen wir zum Schlusse noch, ob auch bei anderen Pflanzen Ähnliches vorkomme, so möchte ich namentlich auf die „Beutel" geokalyceer Jungermannieen hinweisen. Auch diese sind Auswüchse der Sprofsachse, die ein eigenes Meristem haben, aber keine Blätter zu bilden imstande sind [2]), sie erreichen verhältnismäfsig bedeutende Gröfse und bei einer Form (Acrobolbus unguiculatus) fand ich sogar eine der Wurzelhaube analoge Bildung. Ich verweise auf die eingehende Schilderung dieser Gebilde in meinen demnächst erscheinenden „Beiträgen zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten". Sobald ein Teilungsgewebe vorhanden ist, ist die Möglichkeit einer reicheren Ausgestaltung gegeben. Auf andere Organe „sui generis" möchte ich hier nicht näher eingehen, zumal die grofse Mehrzahl der Botaniker wohl kaum die im Eingang erwähnte, aus einer früheren Periode der Morphologie stammende Ansicht Worsdells teilt, wonach es nur einige wenige Organkategorieen geben soll, auf die sich alles andere zurückführen lasse. Dafs es zwischen Wurzel und Sprofs und zwischen Blatt und Sprofs Übergänge gibt in dem doppelten oben erörterten Sinne, ist meiner Ansicht nach nach dem jetzigen Stand-

---

1) Vgl. dessen oben zitierte Abhandlung über Selaginella spinulosa.

2) Die Angabe von Schiffner, wonach dies bei den Beuteln von Calypogeia der Fall sein soll, beruht, wie ich schon früher (Organographie pag. 315) hervorhob, auf einem Irrtum.

punkt unserer Kenntnisse so lange als festgestellt zu betrachten, bis es gelingt, das Gegenteil, nicht auf Grund von subjektiven Erwägungen, sondern durch neue Tatsachen zu erweisen.

Schliefslich mag auf die allgemeinere Bedeutung der oben kurz erörterten Regenerationserscheinungen noch hingewiesen werden. Ich habe früher die Anschauung vertreten, dafs die „Polarität“ bei der Regeneration bedingt sei durch die Richtung, in welcher die Baustoffe in der unverletzten Pflanze wandern, dafs die Vegetationspunkte als Anziehungscentren für diese Baustoffe dienen und dafs die hinter ihnen liegenden Gewebe z. B. in Sprofsachsen so ausgebildet seien, dafs sie nach den Sprofsvegetationspunkten hin am wegsamsten für die zur Sprofsbildung dienenden Baumaterialien, in gewöhnlich entgegengesetzter Richtung für die zur Wurzelbildung dienenden seien. Die für Selaginella und die Dioscoreaknollen mitgeteilten Beobachtungen scheinen mir diese Anschauung zu unterstützen. Für Selaginella sei erinnert an die Verschiedenheit zwischen Sprofsachsen und Wurzelträgern bei der Regeneration, an die Tatsache, dafs der Wurzelträger, sobald an seiner Spitze Wurzelanlagen entwickelt sind, nach Entfernung dieser neue Wurzelanlagen in apikaler Richtung erzeugt; für Dioscorea auf die Verschiedenheit in der Regeneration alter und junger Knollen vom Batatas-Typus und daran, dafs die „Polarität“ beim Sinuata-Typus ebenso wie bei den anderen offenbar mit der Richtung, in welcher normal die Organbildung vor sich geht, zusammenhängt. An anderem Orte[1]) habe ich dafür aufser den oben dargelegten auch noch andere Beispiele angeführt, solche von Pflanzen, bei denen nicht ein Wurzelsystem an der Basis der Sprosse sich befindet, sondern die Wurzelbildung in nach dem Sprofsscheitel fortschreitender Reihenfolge vor sich geht; so z. B. bei den Rhizomen von Iris Pseudacorus. Schneidet man ein mit Knospen besetztes Rhizomstück ab und entfernt alle Wurzeln, so treiben ein oder mehrere am apikalen Ende gelegene Seitensprosse aus. Aber es entstehen nicht etwa Wurzeln am basalen Ende des Rhizomstückes. Bilden sich solche an dem alten Sprofsstück überhaupt, so entstehen sie der normalen Entwicklungsfolge entsprechend gegen das apikale Ende zu, die meisten aber an den neu austreibenden Sprossen, weil eben die Wurzelbildung hier eine progressiv nach der Sprofsspitze hin gerichtete ist. Unter denselben Gesichtspunkt fallen die Erscheinungen, bei denen es sich um einen direkten Ersatz verloren gegangener Or-

1) Allgemeine Regenerationsprobleme, Vortrag auf dem intern. botan. Kongrefs, Wien 1905.

gane handelt. Entfernt man z. B. von einer Pflanze von Nicotiana paniculata alle Sprofsvegetationspunkte, so sieht man an der Schnittfläche, von der die Seitenknospen entfernt wurden, nicht selten Adventivknospen auftreten, und analoge Fälle liefsen sich in gröfserer Anzahl aufführen; es sei indes auf die in dem angeführten Vortrage gegebene Darstellung verwiesen.

Zusammenfassung.

1. Es gibt Organe, die ohne aus einer Umbildung von Wurzeln oder Sprossen hervorgegangen zu sein, in ihren Eigenschaften teils den Sprossen teils den Wurzeln, nahestehen. Dahin gehören die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen.

2. Die Dioscoreenknollen entstehen teils als Anschwellungen von Sprofsachsen, teils als solche von Wurzeln. Sie dienen als Reservebehälter und als Wurzelträger und sind teils radiär, teils dorsiventral gebaut. Die Dorsiventralität ist, wenn einmal induciert, nicht mehr umkehrbar. Die Lage bestimmt, welche Seite zur Ober-, welche zur Unterseite wird, wahrscheinlich auch den Ort der Knollenbildung. Die Luftknollen, welche sich bei einigen Dioscorea-Arten finden, stellen durch äufsere Einwirkungen bedingte Hemmungsbildungen der von ihnen gestaltlich oft sehr verschiedenen Erdknollen dar. Ihre Bildung läfst sich auch an Stellen, wo sie normal nicht auftreten, willkürlich hervorrufen. Die Dioscoreenknollen zeichnen sich aus durch bedeutende Regenerationsfähigkeit. Diese ist eine verschiedene, je nachdem es sich um in den Ruhezustand übergegangene oder in Entwicklung begriffene Knollen handelt. Bei der Regeneration fortwachsender Knollen tritt eine Polarität unabhängig von der Einwirkung der Schwerkraft insofern hervor, als Wurzeln sich an dem Ende bilden, gegen welches hin normal Wurzelbildung erfolgt, Sprofsbildung an dem (dem künstlich entfernten) Sprosse zugekehrten, ganz gleich, ob die Knolle aufrecht (Testudinaria), horizontal (D. sinuata) oder mit der Spitze nach abwärts (D. Batatas u. a.) gerichtet ist.

3. Eine Bildung von Sprossen an Stelle von Wurzelträgern findet normal bei S. grandis statt, wo diese Sprosse als Ruheknospen ausgebildet sind; sie kann künstlich herbeigeführt werden, auch bei solchen Arten, denen irrtümlich der Besitz von Wurzelträgern abgesprochen wurde. Die Bildung der Wurzelträger an den oberirdischen Sprossen, welche bei manchen Selaginella-Arten normal unterbleibt, kann an abgeschnittenen Sprossen (unter günstigen

äufseren Bedingungen) leicht herbeigeführt werden. Die Wurzelträger zeichnen sich aus durch beträchtliches Regenerationsvermögen: wenn die Spitze, welche die Wurzelanlagen enthält, entfernt wird, bilden sich neue Wurzelanlagen aus, selbst dann, wenn das entfernte Stück über 1 cm Länge besafs.

Auch die Sprosse von S. Martensii (wahrscheinlich auch anderer Arten) besitzen die Fähigkeit, sich an der Basis zu bewurzeln und zwar speziell dann, wenn es nicht zur Entwicklung von Wurzelträgern an den Sprofsgabeln kommt; es besteht eine deutliche, wenn auch nicht ausnahmslose Korrelation zwischen beiden Vorgängen.

4. Die angeführten Beobachtungen über Regeneration wurden benützt zur weiteren Begründung der Ansicht, dafs die Anordnung der Regenerate (Polarität u. a.) bedingt sei durch die in der unverletzten Pflanze vorhandene Richtung der Stoffwanderung. Weitere Belege dafür bieten die im Texte angeführten Beobachtungen von Iris und anderen Pflanzen.

Über chemische Labilität in physiologischer Hinsicht.

Von **Oscar Loew.**

In einem kürzlich erschienenen Werke: „Die Biochemie der Pflanzen“ urteilt F. Czapek in absprechender Weise über die meisten bisher vertretenen Plasmatheorien. Es wird (pag. 44) erklärt: „Manche Plasmatheorien sind unstreitig zu sehr von phantastischen molecular-theoretischen Vorstellungen beeinflufst, als dafs sie eine brauchbare Stütze für die Forschung abgeben könnten.“ Nachdem nun in den folgenden Zeilen Ansichten von Pflüger, Detmer, Verworn, Loew und Bokorny verworfen werden, heifst es bezüglich der Ansichten der letzteren: „Auch werden Atomschwingungen und ähnliche Vorstellungen zu Hülfe genommen, die nichts als Phantasiegebilde sind.“

Diese Sätze sind weder objektiv, noch irgendwie begründet worden. Ferner sollte man als bekannt voraussetzen, dafs Energien in Schwingungszuständen bestehen, dafs Wärmeenergie in Schwingungen von Moleculen und Atomen begründet ist, und dafs diese thermische Energie leicht in die ebenfalls auf Atomschwingungen basierende chemische Energie übergeht.[1]) Um welche Energieformen handelt

1) Die Atomschwingungen der chemischen Energie haben entweder gröfsere Schnelligkeit oder, was wahrscheinlicher ist, eine bedeutendere Amplitude als die Atomschwingungen der thermischen Energie bei gleichem Temperaturgrad, da

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 95

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl [Eberhard] Immanuel

Artikel/Article: Morphologische und biologische Bemerkungen. Die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen, Organe, welche zwischen Wurzeln und Sprossen stehen 167-212