

OVER NORMALE WORTELKNOPPEN

DOOR

Dr. M. W. BEIJERINCK. ¹⁾

Onder normale wortelknoppen, moeten, — in tegenstelling van de callusknoppen, welke veelvuldig aan deelstukken van wortels optreden, — die knoppen verstaan worden, welke gedurende den normalen groei bij sommige soorten van planten geheel onafhankelijk van verwondingen aan de wortels worden gevormd. Bij *Populus alba* en bij *Geranium sanguineum* heb ik wortelknoppen gevonden, die tusschen deze beide uitersten in zekeren zin als overgangsgeval kunnen beschouwd worden. Bij beiden ontstaan de knoppen namelijk uit callus, maar dit callus is een product van de normale ontwikkeling der plant. Bij *Populus alba* vormt het zich uit het parenchymatische weefsel van de secundaire schors rondom de aanhechtingspunten der zijwortels; bij *Geranium sanguineum* ²⁾ door metamorphose van sommige, in het parenchym van de secundaire schors des moederwortels verborgen gebleven rustende zijwortels. De laatstgenoemde wijze van het ontstaan van lateraal callus met knoppen, uit rustende wortelbeginsels, kan ook bij sommige oudere wortels van *Solanum Dulcamara* worden waargenomen, hoezeer bij deze plant de meeste wortel-

1) In de volgende regels wensch ik een beknopt overzicht te geven van de resultaten van een uitvoerig onderzoek over de wortelknoppen, dat hier ter plaatse niet in zijn geheel kan verschijnen.

2) Men zie ook Bot. Zeit. 1874, pag. 545.

knoppen op andere wijze, namelijk uit de basis van zijwortels, worden gevormd.

Ook bij twee verschillende variëteiten van *Brassica oleracea* heb ik enkele individuen, onder een groot aantal normaal blijvende exemplaren, wortelknoppen zien voortbrengen, die uit lateraal callus ontsprongen, en wel bij planten, welke na uitgetrokken te zijn op zoodanige wijze omgekeerd werden geplant, dat zich het meerendeel van de bladen onder en het meerendeel der wortels boven den grond bevond.

Behalve deze callusknoppen vond ik bij de roode kool jonge wortelbeginsels (zijwortels van den tweeden rang) onder het callus verscholen, die zich langzamerhand rood kleurden en tegelijkertijd in knoppen schenen te veranderen (de spitsen van de echte wortels mijner planten bleven zelfs in het licht kleurloos, knoppen daarentegen werden steeds reeds zeer vroegtijdig rood). Daar ik beneden zal aantoonen, dat deze merkwaardige vorm van metamorphose bij het ontstaan van wortelknoppen in andere gevallen werkelijk den hoofdrol speelt, zooals bij *Rumex Acetosella* zonder twijfel, en waarschijnlijk eveneens bij *Hippophaë rhamnoides* en bij vele andere planten bij welke de wortelknoppen zich op volkomen overeenkomstige wijze als de zijwortels ontwikkelen, komt het mij belangrijk voor hier ter plaatse alle bekende planten op te geven, waarbij reeds vroeger een directe *verandering van een wortelspits in een blad- of bloemknop* is waargenomen.

Wat de *Vaatcryptogamen* betreft, is mij dienaangaande het volgende bekend.

Sachs ¹⁾ schijnt den overgang van wortelvegetatiepunten, in knoppen bij de varen *Platycerium Willingkii* te hebben waargenomen, hij treedt echter niet in nadere bijzonderheden.

Bij *Ophioglossum vulgatum* berust de vermeerdering der plant langs vegetatieven weg uitsluitend op de vorming van wortelknoppen. Deze staan schijnbaar zijdelings op de wor-

1) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, pag. 29, 1882.

tels ¹⁾ maar zij zijn in werkelijkheid door de metamorphose van het wortelvegetatiepunt gevormd, en de schijnbaar zijdeling-sche stand is daarvan het gevolg, dat de eerste wortel welke uit de basis van den knop komt, snel groeit, zich juist in het verlengde van den moederwortel plaatst en van dezen weldra in geen enkel opzicht is te onderscheiden; het is dus, als of er aan het uiteinde van den wortel een embryo ontstaat. Bij nauwkeurig onderzoek kan men de ware verhouding aan een klein weefselringetje herkennen, dat zich aan den voet van den nieuwgevormden wortel bevindt, en dat ontstaat door dat een dun schorslaagje van de knopbasis bij de ontwikkeling van den eersten wortel doorboord en ter zijde gedrongen wordt. Dit laagje is echter niet meer dan een paar cellen dik. Van Tieghem heeft dit het eerste beschreven en ik heb zijn opgaven volkomen bevestigd gevonden. Volgens dezen schrijver kunnen de Ophioglossumwortels ook nog echte laterale knoppen voortbrengen ²⁾, maar daarvan heb ik niets waargenomen.

Pfeffer ontdekte ³⁾, dat de nog met de plant verbonden worteldragers van *Selaginella laevigata*, *S. Martensii* en *S. inaequalifolia* onder sommige omstandigheden tot takjes konden uitgroeien. Hij bevond dat het afsnijden van de beide vorktakken boven de punten, waar de stengels zich door dichotomie verdeelen, het uitgroeien van de aldaar aanwezige rustende worteldragers tot bebladerde takken bevordert. Ik zelf heb gezien, dat bij het stekken van *Selaginella Martensii*, *S. denticulata* en *S. Galeottiana* ⁴⁾ de onder den grond aanwezige worteldragers tot wortelvorming aan-

1) G. Holle, Ueber Bau und Entwicklung der Vegetationsorgane der Ophioglosseën. Bot. Zeit. 1875, Taf. 3, Fig. 10.

2) Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. Ann. d. sc. nat. Bot. 1872, pag. 114. In zijn Traité de botanique spreekt van Tieghem slechts van één soort van knoppen bij *Ophioglossum*.

3) Die Entwicklung des Keimes der Gattung *Selaginella*, Hanstein's bot. Abh. Bd. 1, Heft 4, pag. 67, 1871.

4) Deze stekproeven werden voor mij door Professor Hugo de Vries genomen.

leiding geven, terwijl de boven den grond voorkomende wortel-dragers tot bebladerde takjes uitgroeien, en het komt mij zoo goed als zeker voor, dat verdere onderzoekingen zullen leeren, dat de vermenigvuldiging der *Selaginella*'s langs vegetatieven weg, steeds op dezen overgang van wortel-dragers in bebladerde stengels berust.

Andere op vaatcryptogamen betrekking hebbende gevallen zijn mij niet bekend.

Onder de *Monocotylen* bezitten de volgende soorten wortelknoppen.

Vooreerst *Neottia Nidus-avis*. Hier schijnt de metamorphose van het wortelvegetatiepunt tot een bladknop het eenig middel te zijn waardoor deze plant, die gewoonlijk één-jarig is ¹⁾ kan perenneeren. Volgens Irmisch brengen dan ook vele planten in het geheel geen wortelknoppen voort, en bij diegenen waar dit wel het geval is, sterft het meerendeel der knoppen af ²⁾. Verandering van den worteltop in een bladknop moet verder volgens Beer ³⁾, ook bij *Catasetum tridentatum* zijn opgemerkt, en Goebel heeft dezen overgang waargenomen bij de Aroidee *Anthurium longifolium* ⁴⁾.

De knollen van *Dioscorea* zijn zonder eenigen twijfel wortelorganen. Poot men ze in hun geheel of na ze vooraf in stukken te hebben gesneden, dan ziet men in beide gevallen overal uit de oppervlakte zijwortels ontstaan, die in hun plaatsing alleen afhankelijk schijnen te zijn van het verloop der meest peripherisch gelegen, aan het pericambium grenzende vaatbundels. Gelijktijdig met één of twee dezer wortels en uit dezelfde groep

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

2) Bremer Abhandl. Bd. 5. Heft 3, 1877, pag. 507.

3) Studien über die Orchideen, pag. 36 (citaat van Irmisch).

4) Ueber Wurzelprossen bei *Anthurium longifolium*, Bot. Zeit. 878, pag. 645.

van moedercellen vormt zich een enkele of een tweetal bladknoppen, die dan later tot de bovenaardsche organen uitgroeien. Ook hier ontwikkelen zich dus evenals bij *Ophioglossum* ware »embryonen" uit den moederwortel ¹⁾).

Het ontstaan van laterale wortelknoppen bij de *Dioscorea* knollen is dus een gemakkelijk waar te nemen verschijnsel. De overgang van het terminale vegetatiepunt van zulk een knol in »eenige bladknoppen" schijnt daarentegen slechts éénmaal, en wel door *Karsten* te zijn opgemerkt ²⁾.

Met betrekking tot de *Dicotylen* heb ik in de literatuur slechts twee voorbeelden van de verandering van wortelspitzen in knoppen vermeld gevonden. Het eene heeft betrekking op een waarneming van *Wiedler* aan *Viola sylvestris* ³⁾; maar dit geval is niet volkomen duidelijk, want *Wiedler* zegt dat de knop »fast an der spitze der Wurzel" bevestigd was.

Het andere voorbeeld dat ik hier nog moet noemen is zeer merkwaardig. Er vormde zich namelijk uit den top van een adventiefwortel ⁴⁾, welke aan een der lagere knoopen van den stengel van een dubbele tuinbalsamine vastzat, een drietal bloemknoppen; kort nadat de wortel door de schors naar buiten was gebroken opende zich een dezer knoppen en bracht een dubbele bloem voort gelijk aan de overige bloemen der plant. Dit geschiedde in den warmen zomer van 1858 bij een plant die aan een, tegen het oosten gekeerd venster, in de volle zon had gestaan. *Karsten* heeft den bloemendragenden wortel afgesneden en aan *A. Braun* gegeven. Het gelukte hem niet om door kunstmatige invloeden de verandering op nieuw te doen plaats hebben.

Na deze uitweiding keer ik terug tot de verdere bespreking van de normale laterale wortelknoppen.

Bij bijna elke plantensoort, waar men wortelknoppen aantreft,

1) Men vergelijk ook *Sachs*, Arbeiten d. Bot. Inst. Würzburg, Bd. 2, pag. 709, 1882.

2) Die Vegetationsorgane der Palmen, pag. 113.

3) Ueber subcotyledonare Sprossbildung, Flora 1850, pag. 338.

4) Blumenentwicklung aus einer Wurzelspitze, beobachtet von *H. Karsten*, Flora 1861, pag. 232.

is de wijze waarop deze ontstaan door een of andere morphologische bijzonderheid gekenmerkt, die aan de betrokken soort eigen is, en waardoor deze zich van alle overige soorten meer of minder onderscheidt; alleen bij zeer na aan elkander verwante plantensoorten, zooals *Nasturtium sylvestre* en *Cochlearia Armoracia*, verloopt het proces der knopvorming op identieke of op bijna identieke wijze. Tengevolge van de zooeven genoemde verschillen is het niet moeielijk om de planten met wortelknoppen tot een zeker aantal meer of minder scherp gekarakteriseerde groepen te brengen. Een punt, dat hierbij in de eerste plaats in aanmerking komt, is de vraag naar de natuur van de weefsels en de weefselsystemen van den moederwortel, die bij de vorming der wortelknoppen zijn betrokken. Ten aanzien van dit punt moet vooreerst worden opgemerkt, dat wortelknoppen evenals zijwortels hetzij zeer vroegtijdig, bijna onmiddellijk achter de in groei verkeerende, zeer jeugdige deelen van de wortels, of ook later, aan oudere wortels kunnen worden aangelegd ver verwijderd van de vegetatiepunten en den streek van den lengtegroei. Geschiedt het eerste dan is het pericambium — soms met enkele daaraan grenzende cellagen van de primaire schors — het knopvormende weefsel; de eigenlijke bevoorrechte plaatsen voor de knopvorming, zijn daarbij veelvuldig maar niet altijd, die celgroepen, welke rondom, of juister, aan en op de basis van jonge zijwortels gelegen zijn. Geschiedt daarentegen het laatste, dat is, heeft de knopvorming plaats op worteldeelen, die ver van den voortgroeienden top zijn verwijderd, dan kunnen zich de volgende gevallen voordoen: *Ten eerste*: de knop kan ontstaan door directe metamorphose van een in rustenden toestand verkeerend beginsel van een zijwortel. *Ten tweede*: de knoppen ontstaan uit dat gedeelte van de primaire schors van een zijwortel, dat verscholen is in de secundaire schors van den moederwortel, dit geval stemt blijkbaar met de gewone wijze van het ontstaan der wortelknoppen uit jongere wortels, waarvan boven werd gewaagd, in hoofdzaak overeen. *Ten derde*: de knoppen ontstaan

uit de meristematische lagen, welke zich, hetzij onder secundair periderm van wortels bevinden wier primaire schors is verdwenen, of onder een kurklaag die de primaire schors bekleedt.

Wordt de primaire schors vroegtijdig afgeworpen, zooals dit vooral bij houtige wortels veelvuldig pleegt te geschieden, dan ontstaan de wortelknoppen in enkele gevallen uit de buitenzijde der in de richting van de mergstralen gelegen zeefbundels of uit de daaraan grenzende cellagen. Dit schijnt echter over het algemeen slechts uitzondering te zijn, en ik moet hierbij opmerken, dat zijwortels aan andere wortels, zelfs bij het stekken, ook volstrekt niet gemakkelijk op deze wijze ontstaan, terwijl dit bij de vorming van bijwortels uit stengels en bladen juist de algemeene regel is.

In een eigenaardig geval, dat in het boven gegeven overzicht moeielijk kan geplaatst worden, verkeerden de *Podostemaceën*, waarvan de morphologie door *Warming* is vastgesteld ¹⁾. Daar de vertakking bij de meeste soorten dezer familie bijna uitsluitend door middel van wortelknoppen geschiedt, zoodat hun habitus daarvan voor een groot deel afhankelijk is, moet de wortelknop bij deze planten als een buitengewoon belangrijk orgaan worden beschouwd. De meer of minder duidelijk dorsiventale wortels bezitten, naar het schijnt steeds, tweestralige centraalcylinders, met twee, rechts en links geplaatste, eenigszins naar boven convengerende xyleembundels (de phloeembundels zijn zeer onduidelijk). De primaire schors blijft levenslang aanwezig. De zijwortels zijn in overeenstemming met de twee xyleembundels naar rechts en links geplaatst en komen door spleten in de schors naar buiten. De knoppen beantwoorden in hun plaatsing aan de xyleembundels en bevinden zich dus in twee rijen, welke ongeveer met die der zijwortels samenvallen; dit is echter niet volkomen het geval, want de beide rijen van knoppen staan iets meer tot de rugzijde van den moe-

¹⁾ Familien *Podostemaceae*, *Afh. Vidensk. Selsk. Skr.* 6 R. Afd. II, 1, 1881, 2e *Afh.* 6 R. Afd. II, 3, 1882. Zie ook *Cario, Bot. Zeit.* 1881, pag. 25.

derwortel genaderd dan de zijwortelrijen. De nauwkeurige overeenstemming tusschen de punten van bevestiging der knoppen en de plaatsing der houtbundels is vooral daarom merkwaardig omdat de knoppen, geheel en al onafhankelijk van den centraalcylinder, en daarvan door verscheidene cellagen gescheiden, uit de primaire schors ontstaan. Zij ontwikkelen zich echter endogeen en moeten 2—5 cellagen verscheuren om vrij naar buiten te komen.

De verdere eigenaardigheden der wortelknoppen zullen gemakkelijk blijken uit het volgende overzicht van de verschillende plantensoorten, welke ik aan een meer of minder nauwkeurig onderzoek heb kunnen onderwerpen. Tevens zullen de boven uiteengezette beschouwingen daarbij de noodige toelichting en uitbreiding erlangen. Bij deze verdeling zal ik in de eerste plaats drie verschillende groepen aannemen, en daarin, voor zoo ver dit noodig is, bijzondere gevallen onderscheiden, die dan nog weder in rubrieken kunnen worden verdeeld.

1e GROEP. KNOPPEN, WELKE UIT DE BUITENSTE LAGEN VAN DE PRIMAIRE WORTELSCHORS ONTSTAAN, IN HUN PLAATSING ONAFHANKELIJK ZIJN VAN DE STRUCTUUR VAN DEN CENTRAALCYLINDER, EN NIET NOODZAKELIJK IN DE RIJEN DER ZIJWORTELS VOORKOMEN.

Tot deze groep behooren waarschijnlijk alle parasitische *Phanerogamen*, welke langer dan een jaar leven, en met wortels, of een zoogenoemd thallus — dat zonder twijfel als een gewijzigden wortel moet worden beschouwd — zich in de voedsterplanten uitbreiden.

Bij *Orobanchegallii* worden echte wortels gevonden door middel van welke de plant perenneert. Komen deze wortels in contact met de onderaardsche deelen van *Galium*, dan brengen zij in de contactpunten haustoriën voort, waarvan de weefsels innig versmelten met de weefsels der voedsterplant. Gewoonlijk zwellen de haustoriën en hun naaste omgeving belangrijk op en vormen, dientengevolge kleinere of grootere knolvormige lichamen, uit welke bij voorkeur de knoppen, en naar het schijnt uitsluitend, de nieuwe wortels ontstaan. Knopvor-

ming kan echter ook onmiddellijk uit de wortelschors geschieden. In beide gevallen zijn het aanvankelijk alleen zeer oppervlakkig gelegen cellagen, slechts door enkele kurkcellen van de buitengrens gescheiden, welke zich deelen. Het is merkwaardig, dat de zijwortels, waarvan zooeven reeds werd gewaagd, even als de knoppen bijna volkomen exogeen ontstaan ¹⁾.

Aristolochia Clematitis heb ik aan een zeer nauwkeurig onderzoek onderworpen. De wortelknoppen dezer soort staan zonder bepaalde orde over de primaire wortelschors, welke nimmer wordt afgeworpen, verstrooid. Meestal bevinden zich eenige knoppen achter elkander, maar de daardoor gevormde rijen beantwoorden volstrekt niet aan de rijen der zijwortels, waarvan het getal, in overeenstemming met het aantal houtbundels in den moederwortel meestal 4—6 bedraagt. Zelfs zeer oude wortels bezitten nog het vermogen om uit hun bruine of zwarte oppervlakte knoppen voort te brengen. De eerste celdelingen hebben daarbij plaats in het kurkmeristeem, dat onder de dunne niet meer dan twee of drie cellagen dikke kurklaag is gelegen. Bijna dezelfde opmerking welke boven ten aanzien der zijwortels van *Orobancha* werd gemaakt, geldt ook voor *Aristolochia*; ook hier neemt namelijk een belangrijk deel van de primaire schors aan de vorming dezer zijwortels deel, die dus niet, zooals dit bij de meeste andere planten regel is, uitsluitend uit den centraalcylinder ontstaan.

Ik ben overtuigd, dat de adventiefknoppen welke op de »schorswortels» van *Viscum album* ²⁾ en van andere *Loranthaceën*, en verder op het zoogenoemd »Thallus» van de *Rafflesiaceën* en de *Balanophoraceën* voorkomen, zich op geheel dezelfde wijze uit de peripherische cellagen der betrokken organen ontwikkelen als bij *Orobancha*. Voor sommige

1) Men vergelijke voor de éénjarige *Orobancha speciosa*, welke op *Vicia Faba* parasiteert, L. Koch, Untersuchungen über die Entwicklung der Orobanchen, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. 1, 1883, pag. 200.

2) Hartig, Lehrbuch der Baumkrankheiten, 1882, pag. 18.

dezer planten zal het bewijs mijner stelling echter wel niet spoedig geleverd worden. — Wat de knoppen aangaat welke bij de kiemplanten van *Viscum album* in het 2e jaar op de grens 'tusschen »hypocotyl" en primairen zuigwortel ontstaan, deze schijnen uit een callusachtige woekering naar buiten te breken ¹⁾).

Ook de *Santalaceë*n brengen wortelknoppen voort. Volgens *Irmisch*, welke *Thesium montanum* heeft onderzocht ²⁾, staan deze knoppen op het hypocotyl en onder de zaadlobben en bevinden zich ook op den hoofdwortel. *Irmisch* merkte op, dat zij »veel minder diep in de primaire schors ontspringen dan de wortelknoppen van andere planten". De meer of minder exogene oorsprong van de wortelknoppen bij de parasitische *Phanerogamen* en de aanverwante vormen schijnt dus een algemeen voorkomend verschijnsel te zijn.

2e GROEP. KNOPPEN WELKE UIT DEN CENTRAALCYLINDER VAN DEN MOEDERWORTEL ONTSTAAN; ZIJ BEVINDEN ZICH IN DE RIJEN DER ZIJWORTELS EN BEANTWOORDEN DIEN TENGEVOLGE IN HUN PLAATSIING AAN DE OORSPRONKELIJKE HOUTBUNDELS EN DE PRIMAIRE MERGSTRALEN.

1e Geval. Een of meer knoppen zijn rondom en op de basis van een zijwortel vastgehecht, en daarbij in hun plaatsing meer of minder onafhankelijk van de structuur van den centraalcylander van dezen zijwortel.

Bedrieg ik mij niet, dan is dit het eigenlijke typische geval, waarvan al de overige in deze groep te noemen verhoudingen als afgeleid moeten worden beschouwd.

A. Bij iederen zijwortel behooren meerdere knoppen.

Bij *Linaria vulgaris* ³⁾ worden gewoonlijk tweestralige wortels gevonden; daar de diktegroei vroegtijdig begint en geene

1) F. Gumbel, Zur Entwicklungsgeschichte von *Viscum album*, Flora 1856, pag. 433. Zie ook *Ad Viscum album*, Flora 1855, pag. 335.

2) Flora 1853, pag. 522.

3) Vele soorten van *Linaria* bezitten wortelknoppen (*A. Braun*, Hypocotylische Knospen, Sitz. ber. d. nat. f. Ges. z. Berlin 19 April 1870). Bij *Antirrhinum Orontium* en *A. majus* zijn door *Wydler* hypocotyle knoppen gevonden.

primaire mergstralen gevormd worden, laat zich de oorspronkelijke structuur van den centraalcylinder in oudere wortels niet meer herkennen. De zijwortels staan in twee rijen langs den moederwortel en de primaire schors blijft levenslang aanwezig. Het aantal der wortelknoppen is bij deze plant zeer groot en hierdoor wordt het gezellige voorkomen op de wilde groeiplaatsen verklaard, want van de talrijke zaden, welke jaarlijks rondom de plant vallen, ontkiemen slechts enkele. Aan de basis van elken zijwortel kunnen zich van 1 tot 4 takjes bevinden. Niet zelden ontwikkelen de wortelknoppen zich, na even te zijn aangelegd, niet verder en blijven dan in rustenden toestand onder de schors van den moederwortel verscholen; in zulke gevallen bespeurt men natuurlijk uitwendig niets bijzonders aan de zijwortels. Maakt men echter een dwarsdoorsnede van de basis daarvan, daarbij de schors van den moederwortel tangentiaal treffende, dan komt het drie- of viertal rustende knoppen in de gedaante van kleine meristeeuhevelds, waaraan de bladvorming nauwelijks begonnen is, voor den dag. Daar de zijwortels tweestralig zijn en het getal der knoppen tusschen 2 en 4 varieert is er geen verband tusschen de structuur van den zijwortel en de plaatsing der wortelknoppen, die blijkbaar door den moederwortel wordt beheerscht.

Op het hypocotyl schijnen geen adventiefknoppen voor te komen, en de hoogst ingeplante wortelknoppen bevinden zich op de grens tusschen dit deel der kiemplant en den hoofdwortel¹⁾. Bernhardi geeft hiervan een afbeelding voor *Linaria arenaria*²⁾.

Bij *Picris hieracioides* heb ik geheel overeenkomstige verhoudingen aangetroffen. De hoofdwortel is gewoonlijk tweestralig en bewaart de primaire schors blijvend. De wortelknoppen zijn in deze primaire schors verscholen; gewoonlijk bevindt

1) Irmisch, Bot. Zeit. 1857, pag. 467.

2) Ueber die merkwürdigsten Verschiedenheiten des Pflanzenembryo und ihren Werth für die Systematik, Linnaea Bd. 7, 1832, pag. 572.

er zich één aan den boven- en een tweede aan den onderkant van de zijwortelbasis, maar er kunnen ook één of drie knoppen aanwezig zijn. Evenals bij *Linaria vulgaris* moet men de buitenste cellagen van den centraalcylinder van den moederwortel van *Picris* als het knopvormende weefsel opvatten.

Niet zelden staan de zijwortels bij deze plant twee aan twee bij elkander, terwijl dan de wortelknoppen ontbreken. Zulke gevallen maken den indruk alsof zich een wortel in plaats van een knop had gevormd; en het is zeker dat het weefsel, waaruit de tweede wortel ontstaat, identiek is met dat waaruit zich de knoppen ontwikkelen. Drie of meer wortels heb ik echter nimmer bij elkander gevonden, zoodat men niet zou kunnen beweren dat alle knoppen als gemetamorphoseerde wortels moeten worden beschouwd.

Solanum Dulcamara komt in vele opzichten met *Picris* overeen, maar de houtige wortels van deze plant hebben groote neiging tot de vorming van lateraalcallus, dat uit de basis der zijwortels ontstaat en dan tot knopvorming aanleiding geeft. Bevindt zich aan de zijwortelbasis een rustend wortelbeginsel, — en dit is zeer vaak het geval, — dan kan, zooals reeds boven is opgemerkt, ook daaruit knopvormend callus ontstaan. De wortels zijn gewoonlijk vierstralig, verliezen zeer vroegtijdig hun primaire schors en het aantal op de zoeven genoemde wijze uit de secundaire schors gevormde knoppen kan zeer groot wezen.

Cochlearia Armoracia en *Nasturtium sylvestre* kunnen hier ter plaatse gemeenschappelijk besproken worden. De vorming van wortelknoppen is bij deze planten een ware ziekte geworden. Vooral bij *N. sylvestre* is het aantal knoppen zoo groot, dat het onmogelijk is dat zij zich alle tot een nieuwe plant ontwikkelen, zelfs al werden ze alle afzonderlijk met een stuk van den moederwortel uitgeplant — deze zou daartoe geen toereikend voedsel bevatten. Hier zoo- wel als bij *Cochlearia Armoracia* staan de knoppen op de oppervlakte van den moederwortel in kleine groepjes

rondom en op de basis van de zijwortels. De zijwortels staan bij *Nasturtium* in twee rijen, maar zij zijn bij *Cochlearia* gewoonlijk in vier; eenigszins spiraalvormig gewonden lijnen geplaatst. Bij eenige wortels van de laatstgenoemde plant heb ik alle knoppen geheel en al afgesneden en bovendien een weefsel laag van ongeveer 1 m.M. dikte van het weefsel waarop zij rustten verwijderd. De wortelstukken waarmede dit was geschied werden daarna in vochtig zand geplant. De knopvormende kracht der wortels scheen door de verminking eer begunstigd dan benadeeld te zijn, want weldra ontsprongen uiterst talrijke knoppen in kleine groepjes uit de schors van de in de weefsels der moederwortels verscholen zijwortelstompjes. Het is mij daarbij gebleken, dat elke cubus van niet meer dan één centimeter ribbe uit den moederwortel gesneden, ook al is daarop geen spoor van een knop aanwezig, een of meer knoppen kan voortbrengen. Deze knoppen vormen zeer gemakkelijk om hun basis zijwortels ¹⁾ en zodoende ontstaan er talrijke nieuwe individuen. Is echter het afgesneden schorslaagje ± 2 m.M. dik, dan is de knopvormende kracht voor goed uitgedoofd. Deze kracht zetelt dus langs den wortel in vier lijnen, welke buiten over de mergstralen heen loopen, en wel in die punten dezer lijnen waar zich de zijwortels bevinden.

B. Bij iederen zijwortel bevindt zich slechts één enkele knop. *Epilobium angustifolium* ²⁾ vormt een overgang van het vorige geval tot de hier te bespreken verhouding, want hoezeer zich op de basis van bijna elken zijwortel dezer plant

1) Evenals bij *Nasturtium* en *Cardamine*, waarvoor ik dit bij een vroegere gelegenheid heb aangetoond, ontstaan de zijwortels van *Cochlearia Armoracia* exogeen uit de stengelweefsels. Bij de vorming van zijwortels uit andere wortels merkte ik bij deze planten niets bijzonders op: zij ontstaan op de gewone wijze uit het pericambium van den centraalcylinder.

2) Voor zoover ik weet de eenige *Onagraceae* met wortelknoppen. *Irmisch* houdt het voor mogelijk dat zij ook bij *Epilobium Dodonaei* voorkomen.

méestal slechts één enkele knop bevindt, worden daar ter plaatse toch niet zelden meerdere knoppen aangetroffen. Om tot een juist inzicht ten aanzien van de plaatsing der knoppen bij *Epilobium* te geraken, wordt een zorgvuldige beschouwing der wortels vereischt, want daarbij doet zich de bijzonderheid voor, — die trouwens bij vele planten met wortelknoppen wordt opgemerkt, — dat achter en voor elken zijwortel nog één of meer andere zijwortels ontspringen; brengt elk dezer zijwortels dus slechts één knop voort, dan zitten reeds dientengevolge de knoppen in groepjes bijeen. Een nauwkeurig onderzoek leert echter, dat elke wortelbasis afzonderlijk gewoonlijk één, somtijds echter meer dan één knop draagt.

Is er slechts één knop aanwezig, dan is deze gewoonlijk naar het boven-eind van den moederwortel gekeerd; de beide eerste bladen staan tegenover elkander en beide vallen in de richting van de as van den moederwortel. Bevinden zich meerdere knoppen aan de wortelbasis dan worden de verhoudingen van de bladstelling onduidelijk.

Bij het afsterven der bovenaardsche stengels blijft gewoonlijk een kort onderaardsch stengeldeel in leven en hieraan zitten normale rustende okselknoppen door middel van welke de plant zich even goed als door de wortelknoppen vernieuwen kan.

Bij *Sium latifolium* ¹⁾ zag ik nimmer meer dan één enkelen knop naast den zijwortel staan. Het is een verrassend gezicht de talrijke jonge plantjes op de in het water nederhangende zwartachtige wortels te aanschouwen. Elk der plantjes komt uit een scheur van de primaire schors van den moederwortel te voorschijn, want de knoppen ontstaan vroegtijdig en loopen gewoonlijk spoedig uit. Somtijds blijven de knopbeginsels echter in rust en komen of in het geheel niet of eerst nadat de primaire schors is afgeworpen tot ontwikkeling. Kortom tijd nadat de knop is uitgelopen, ontstaat er een bijwortel uit het in-

1) De wortelknoppen van *Sium* zijn het eerst door Warming opgemerkt, zie Bot. Tidskr. 3 Rk., Bd. 1, pag. 107, 1876.

ternodium, waarmede de as van den knop begint (men kan dit deel met het hypocotyl vergelijken); deze eerste zijwortel is gemakkelijk te onderscheiden van den zijwortel, waar naast de knop is ontstaan.

De knoppen der Siumwortels zijn gewoonlijk min of meer op den zijkant der zijwortels bevestigd, en vallen dus niet in het mediane vlak van den moederwortel. De bladen dezer knoppen staan ongeveer volgens den bladstand $\frac{2}{3}$, en het eerste blad is met den rugkant naar den zijwortel gekeerd; voor zoover zij zich onder water vormen zijn zij van één tot drie of meermalen gevind, bezitten lijnvormige slippen en gelijken in één woord volkomen op fenkelbladen; de luchtbladen dezer plant zijn eenvoudig-gevind. Daar de wortels van *Sium* meestal driestralig zijn, kan men, op grond van den, voor de *Umbelliferae* heerschenden regel, 6 rijen van zijwortels, en dus ook even zoovele rijen van wortelknoppen verwachten ¹⁾, en werkelijk wordt dit getal ook nu en dan gevonden, meestal komen echter één of meer van de zes rijen, om redenen die mij onbekend zijn, niet tot ontwikkeling, en in die gevallen bedraagt het aantal reeksen van zijwortels en wortelknoppen van 3 tot 5 ²⁾.

Monotropa Hypopitys is een overblijvend gewas. Onderzoekt men gedurende den herfst of den winter de onderaardsche deelen, dan vindt men dat de bloemstengels van den afgeloopen zomer geheel en al zijn afgestorven en onmiddellijk op het wortelstelsel rusten, dat diep in den grond verborgen zit. De wortels zelve zijn eenigszins vleezige, uiterst sterk, naar drie verschillende richtingen vertakte, zeer brooze staaftjes. Wortelharen bezitten zij niet, maar de functie van deze schijnt vervuld te worden door het dichte mycelium van den tot nu toe

1) Of juist misschien een dubbel zoo groot aantal rijen voor de knoppen, omdat deze zoowel op de rechter- als op de linkerzijde van de zijwortelbasis kunnen zitten.

2) *Sium latifolium* is de eenige *Umbellifeer* met normale wortelknoppen. *Eryngium campestre* en *Pimpinella Saxifraga* brengen alleen callusknoppen op hun wortels voort.

in fructificeerenden toestand onbekend gebleven fungus, welke nimmer op het huidweefsel der *Monotropawortels* gemist wordt. Daar de wortels in een zeer dichten klomp van zand en humus zitten ingesloten, is het losprepareeren daarvan, dat onder water moet geschieden, een tijdroovend werk. Is men er evenwel in geslaagd een wortel van zijn pantser van mycelium en gronddeeltjes te bevrijden, dan ziet men hier en daar fraaie groote doorschijnend witte knoppen voor den dag komen, waaruit zich in den volgende zomer de nieuwe generatie van bloeiende stengels zou hebben ontwikkeld. Deze knoppen staan steeds aan de basis van een zijwortel. *Kamjenski*, die daarvan een afbeelding geeft ¹⁾, teekent den knop overal aan dien kant van den zijwortel, welke naar het bovineinde van den moederwortel is gekeerd; ik heb echter even zoovele knoppen aan de tegengestelde zijde aangetroffen. Volgens *Kamjenski* staan de twee eerste bladen dezer knoppen rechts en links ten opzichte van den moederwortel (en dus ook van den zijwortel); ik geloof dat dit ook bij mijne planten het geval was, maar tot zekerheid kwam ik niet.

De verhoudingen van de in menig opzicht merkwaardige *Pyrola uniflora*, moeten volgens de onderzoekingen van *Irmisch* ²⁾, geheel en al met die van *Monotropa* overeenstemmen. Ook bij deze plant sterven de bloemstengels jaarlijks geheel en al tot op den wortel toe af, en wortelknoppen dienen voor de vernieuwing. Deze knoppen staan uitsluitend in de oksels der zijwortels, maar in plaats van in den bovenoksel voor te komen (zooals *Kamjenski* dit bij *Monotropa* afbeeldt) teekent *Irmisch* ze in den benedenoksel van den zijwortel. Daar noch *Irmisch* noch *Kamjenski* op dit verschil acht hebben gegeven, zou het mogelijk zijn dat hun figuren in dit opzicht niet nauwkeurig zijn.

1) Les organes végétatifs du *Monotropa Hypopitys* L, Cherbourg 1882. Pl. I, Fig. 1.

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

Ik moet thans met enkele woorden gewag maken van de laterale wortelknoppen der *Monocotylen*. Zij zijn aange troffen bij *Cephalanthera rubra*, *Scilla Hughii*, *Dioscorea* en in een enkel geval bij *Neottia Nidusavis*. Irmisch, die de eerstgenoemde soort uitvoerig beschrijft ¹⁾, zegt dat hij de adventiefknoppen veelal op die plaatsen van den moederwortel aantrof van waar een zijwortel uitging, en dat er niet zelden eenige dezer knoppen naast elkander zaten. Ook dit geval is dus niet scherp gescheiden van de onder A opgenoemde wortels waar het normale aantal wortelknoppen rondom elken zijwortel meer dan één bedraagt.

Warming ²⁾ heeft de wortelknoppen van *Scilla Hughii* ontdekt. Deze knoppen staan in de oksels van zijwortels en veranderen bij het voortgroeien in bollen.

De wijze van het ontstaan der wortelknoppen bij *Dioscorea sativa* en *japonica* is, zooals wij reeds boven hebben gezien, door Sachs aan in stukken gesneden knollen dezer planten onderzocht ³⁾. De knop ontwikkelt zich naar het schijnt ongeveer gelijktijdig met den zijwortel waartoe hij behoort, zoodat Sachs den knop met den wortel te zamen met het embryo vergelijkt. Aan de onderaardsche deelen van vrij groeiende exemplaren heeft volgens mijn ervaring de jaarlijksche vernieuwing eveneens op de door Sachs beschreven wijze plaats, maar in tegenstelling van wat hij beweert, zag ik de nieuwe bovenaardsche stengels alleen uit het bovineinde van den knol ontspringen.

De laterale wortelknoppen van *Neottia* schijnen uiterst zelden voor te komen. Prillieux, Drude en Warming, die de plant nauwkeurig onderzochten, hebben ze niet opge-

1) Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen, Leipzig, 1853, pag. 52.

2) Smaa biologiske och morfologiske Bidrag. Bot. Tidsk. 3 R. 2 B. 1877, pag. 52.

3) Stoff und Form der Pflanzenorgane, Arbeiten des bot. Inst. Würzburg, Bd. II, pag. 709, 1882.

merkt. Alleen *Irmisch* geeft daarvan een beschrijving en afbeeldingen ¹⁾. Deze knoppen ontstaan volkomen exogeen in de onmiddellijke nabijheid van het vegetatiepunt en moeten blijkbaar als een wijziging van den welbekenden, boven reeds genoemden terminalen knop beschouwd worden waarin de wortelvegetatiepunten van *Neottia* zoo vaak veranderen.

2e Geval. Eén of meer knoppen staan onmiddellijk boven of onmiddellijk onder de basis van een zijwortel, en moeten beschouwd worden als door metamorphose van zijwortels te zijn ontstaan.

Deze merkwaardige verhouding heb ik bij *Rumex Acetosella* aangetroffen. De wortelknoppen staan hier of alleen in de bovenoksels der zijwortels, of één in den boven en één in den benedenoksel, of eindelijk 2 of 3 achter elkander in den zijworteloksel ongeveer op dezelfde wijze als de stengelknoppen van *Lonicera caerulea* boven de bladen waarbij zij behooren ²⁾. De reden waarom *Rumex Acetosella* zoo bijzonder interessant is, is daarin gelegen, dat men bij sommige wortels dezer plant, waar zich geene wortelknoppen hebben ontwikkeld, juist op dezelfde plaats, waar in andere gevallen de knoppen staan, zijwortels aantreft. Deze zijwortels ontspringen even als de wortelknoppen uit de cellagen, welke de secundaire zeefbundels van buiten begrenzen en zijn dus eerst, nadat de diktegroei reeds in vollen gang was, aangelegd, dientengevolge moeten zij de buitenste schorsweefsels openscheuren om naar buiten te komen. Dit laatste is bij den zijwortel, in wiens oksel zij zich bevinden, niet het geval, daar deze uit het pericambium ontstaan is, zoodat de weefsels daarvan gelijkmatig in de overeenkomstige weefsels van den moederwortel, die zeer vroegtijdig de primaire schors afwerpt, overgaan.

1) Einige Bemerkungen über *Neottia Nidus-avis* und einige andere Orchideën. Abh. naturw. Verein z. Bremen, Bd. 5, pag. 507, 1877.

2) Naar het schijnt zijn de wortelknoppen van *Rumex Acetosella* voor het eerst door *Braun* waargenomen, en vermeld in zijn werk *Die Erscheinung der Verjüngung in der Natur*, 1849, pag. 22.

De metamorphose van de wortelbeginsels tot knoppen kan nog betrekkelijk laat geschieden, zoodat men het uitgroeien van het wortelbeginsel tot tak of wortel willekeurig kan laten tot stand komen, door de wortels op bepaalde wijze te snoeien, of stukken daarvan te stekken. Deze verhouding herinnert blijkbaar aan de geheel overeenkomstige verandering, welke men bij de boomsnoei in sommige gevallen in de hout- en de vrucht-oogen kan te weeg brengen.

Bij *Rumex Acetosella* is het niet alleen mogelijk wortelbeginsels in knoppen te doen veranderen, maar onder bepaalde omstandigheden kan zelfs de omgekeerde metamorphose geschieden, dat is de overgang van een knop in een wortel. Daar dit zelfs dan nog kan plaats hebben, wanneer de eerste bladen van den knop reeds zijn ontstaan, kunnen zich zoodoende wortels ontwikkelen, welke aan hun basis eenige bladen dragen. Voor zoover mij bekend, is dit het eenige bekende geval van zoodanigen overgang.

Als naar gewoonte staat het eerste blad van de *Rumex*knoppen naar den zijwortel toegekeerd.

Hoezeer met eenigen twijfel meen ik hier ter plaatse de wortelknoppen van *Hippophaë rhamnoides* te moeten vermelden. Wat de punten betreft waar zij ontspringen, en wat aangaat de weefsels waaruit zij zich ontwikkelen, stemmen zij geheel met de *Rumex*knoppen overeen. Bij die wortels waar zij niet voorkomen, — en het meerendeel der wortels verkeert in dit geval, — worden vaak twee of drie zijwortels tot groepen vereenigd aangetroffen, en dit is de hoofdrede waarom ik *Hippophaë* met *Rumex Acetosella* meen te moeten vergelijken. De zeer interessante wortelknoppen dezer plant schijnen tot nu toe door geen andere plantenkundigen dan door Oerstedt en Warming te zijn opgemerkt. In het wild schijnen ze niet gemakkelijk te vinden te zijn; mijn eigen materiaal was afkomstig van aangekweekte exemplaren.

3e Geval. De knoppen staan al of niet in den oksel van een zijwortel; is dit niet het geval dan bevinden

zij zich toch zonder uitzondering in de rijen der zijwortels en komen, wat hun aanhechting en hun ontwikkelings-geschiedenis betreft, daarmede volkomen overeen.

Bij sommige individuen van *Cirsium arvense* vond ik in den bovenksel van elken zijwortel een wortelknop staan; bij andere individuen dezer soort stonden de wortelknoppen geheel en al vrij, bij nog andere individuen werden aan denzelfden wortel beide verhoudingen tegelijkertijd aangetroffen. In de afbeelding welke Irmisch van de kiemplant geeft ¹⁾ ziet men de wortelknoppen reeds op den hoofdwortel, al of niet in verband met de zijwortels.

Het oogenblik waarop de *Cirsium*knoppen worden aangelegd is niet altijd hetzelfde. Geschiedt dit zeer vroegtijdig, dan is daarbij niet alleen het pericambium van den centraalcylinder betrokken maar ook eenige cellagen van de primaire schors nemen deel aan de meristeemvorming. Ontstaan de knoppen uit oudere wortels dan nemen alleen de pericambiumcellen aan de knopvorming deel. De intercellulaire, met bruine gomhars gevulde ruimten tusschen de cellen van de endodermis en de naar buiten daarop volgende cellaag, geven een gemakkelijk middel aan de hand om zich te orienteeren aangaande de ligging der meristeemcellen.

Bij *Cirsium arvense* blijven de zijwortels met de daarbij behoorende knoppen vaak langdurig in sluimerenden toestand in den moederwortel verscholen; de plaatsen waar zij zich bevinden zijn echter gemakkelijk kenbaar aan de kleine kussen-vormige verhevenheden van de primaire schors, waardoor zij overdekt worden. Een lengtedoorsnede van zulk een gezwel, waarbij men den zijwortel en den knop welke in den oksel van dezen zijwortel staat beide treft, behoort tot de interessantste morphologische praeparaten, welke ik ken.

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

Te oordeelen naar de beschrijving en de figuren van *Irmisch* ¹⁾ schijnt er bijna geen verschil te zijn tusschen de wortelknoppen van *Sonchus arvensis* en die van *Cirsium*. Ook *Euphorbia Esula* ²⁾ stemt in alle hoofdpunten, ten aanzien van de plaatsing der wortelknoppen, met *Cirsium arvensis* overeen. De vierstralige wortels dezer plant verschillen echter van die van *Cirsium*, doordat zij zeer vroegtijdig hun primaire schors afwerpen en houtig worden. De fraai rood aangelooopen knoppen staan in zeer groot aantal over de donkerbruine wortels verspreid.

Alliaria officinalis is merkwaardig wegens het voorkomen van twee rijen van hypocotyle knoppen juist onder de beide zaadlobben. Deze knoppen worden ook op den hoofdwortel aangetroffen en staan niet zelden in den bovenksel van de hoogere zijwortels. Van het eerste bladpaar is het eerste blad naar beneden en het tweede naar boven gekeerd, zoodat beide te zamen in het mediane vlak van de kiemplant liggen, dat is dus in hetzelfde vlak waarin de zaadlobben de twee zijwortelrijen, de houtbundels van den centraalcylinder van den hoofdwortel en de primaire mergstralen van dezen wortel gelegen zijn. Bij een nauwkeurig onderzoek dezer knoppen is mij gebleken, dat zich naast en binnen de bladscheede van elk blad twee kleine steunbladen bevinden. Vroeger heb ik aangetoond dat zulke steunbladen ook in het geslacht *Nasturtium* voorkomen.

Bij krachtige planten van *Alliaria* mist men de hypocotyle knoppen nimmer; aan sommige zwakke exemplaren zocht ik ze daarentegen te vergeefs. Wydler, die deze knoppen het eerst heeft waargenomen ³⁾ merkte reeds op, dat zij vaak boven een zijwortel staan.

1) Bot. Zeit. 1857, pag. 461, Fig. 1—3.

2) Voor eenige andere *Euphorbia*-soorten geldt hetzelfde. Zie ook Wydler, Morphologische Notizen, Flora 1856, pag. 33.

3) Morphologische Notizen. Flora 1856, No. 3, pag. 33.

Bij *Anemone sylvestris* ¹⁾ is het verband tusschen de wortelknoppen en de zijwortels nog losser dan bij *Cirsium arvense*. In verband met den onbeduidenden diktegroei van de wortels dezer plant blijft de primaire wortelschors levenslang aanwezig. Hier en daar bevinden zich op deze schors ringvormige velden, waar de bruine wortelharen niet worden afgeworpen, daar onder hebben de cellen eenige deelingen ondergaan en een zwakke opzwellling van den wortel staat daarmede in verband. Hoezeer niet uitsluitend, zijn dit toch bij voorkeur de plaatsen waar zich wortelknoppen en zijwortels vormen. Niet zelden bevinden zich twee zijwortels onmiddelijk achter elkander, zoodat men den indruk verkrijgt alsof de eene dezer wortels zich in de plaats van een okselknop had ontwikkeld ²⁾.

4e Geval. De knoppen zijn geheel en al onafhankelijk van de zijwortels en komen daarmede alleen in zoover overeen, dat zij langs de primaire mergstralen zijn ingeplant en dus aan de primaire houtbundels van den centraalcylinder beantwoorden.

A. *De knoppen kunnen nog zeer laat uit het kurkcambium en het secundaire schorsparenchym ontstaan, zoodat zij aanvankelijk noch met het secundaire hout noch met de secundaire zeefbundels zijn verbonden.*

Bij *Pyrus japonica* zag ik als eerst waarneembaar begin van de knopvorming, een woekering van dat gedeelte van den primairen mergstraal, dat binnen den cambiummantel geplaatst is, tot stand komen; de parenchymatische schors wordt dientengevolge naar buiten gedrukt, zoodat er een kussenvormige verhevenheid op de oppervlakte van den wortel ontstaat. Langzamerhand ontwikkelt zich daaruit een vegetatiepunt. Blijkbaar laat dit proces zich met het ontstaan van callusknoppen wel eenigszins maar niet in alle opzichten vergelijken.

1) Er zijn nog twee andere *Ranunculaceë*n met wortelknoppen bekend, namelijk *Anemone japonica* en *Aconitum japonicum*.

2) Een fraaie afbeelding van de kiemplant geeft Irmisch, Bot. Zeit. 1856, Taf. 1, Fig. 39.

Bij *Rosa pimpinellifolia* heb ik met zekerheid waargenomen, dat geheel en al peripherisch gelegen, tot het kurkcambium behorende cellen van oudere wortels tot knopvorming aanleiding kunnen geven. Dientengevolge kunnen de sklerenchymvezelbundels, die in de wortelschors dezer plant voorkomen, hun richting onder de aanhechtingspunten der knoppen volkomen onveranderd bewaren. Er is blijkbaar overeenkomst tusschen deze soort van knoppen en die van de *Podostemaceë*n; het verschil is echter daarin gelegen dat de wortelknoppen bij laatstgenoemde plantenfamilie uit de primaire schors ontstaan, bij *Rosa* daarentegen uit den door diktegroei veranderden centraalcylinder.

B. *De knoppen vervangen in plaatsing een zijwortel; zij ontstaan zeer vroegtijdig, en zijn op de gewone wijze door houtbundels met de primaire houtbundels van den moederwortel verbonden.*

Op grond van eigen onderzoekingen moet ik hier *Rubus Idaeus*, *R. odoratus*, *Prunus domestica* en *Convolvulus arvensis* noemen, en volgens de beschrijving van Irmisch ¹⁾ schijnen ook de wortelknoppen van *Coronilla varia*, *Gentiana ciliata* en *Ajuga genevensis* ²⁾ in dit geval thuis te behooren.

De vierstralige wortels van *Rubus Idaeus* dragen zeer talrijke wortelknoppen, die zonder uitzondering in de rijen der zijwortels geplaatst, maar overigens van deze zijwortels onafhankelijk zijn. Maakt men tangenciale doorsneden van den moederwortel onder de aanhechtingspunten der knoppen, dan vindt men overeenkomstige anatomische verhoudingen als onder de zijwortels, met één verschil echter: in het midden van de merg-

1) Ueber die Keimung und Erneuerungsweise von *Convolvulus Sepium* und *C. arvensis*, sowie über die hypocotylischen Adventivknospen bei krautartigen phanerogamen Pflanzen, Bot. Zeit. 1857, pag. 433. Dit is de beste verhandeling over wortelknoppen en bevat over bijna alle in mijn opstel genoemde soorten belangrijke mededeelingen.

2) Irmisch, Beiträge z. vergl. Morphol. d. Pflanzen. 2te Abth., La-biaten. Halle 1856, pag. 91, Fig. 139.

stralen onder de knoppen bevinden zich namelijk talrijke intercellulaire ruimten, welke in de mergstralen onder de zijwortels gemist worden. Deze bijzonderheid die ook in vele andere gevallen wordt waargenomen, was reeds aan Th. Hartig bekend, en hij geeft daaraan uitdrukking in de volgende zinsnede ¹⁾: »Auch an oberirdischen Baumtheilen entstehen Wurzeln stets nur durch Markstrahl-metamorphose, während, wenn an der Wurzel Blattknospen sich bilden, zum metamorphischen Markstrahlgewebe stets noch eine innere Markröhre hinzutritt.»

Wenscht men de wortelknoppen van *Convolvulus arvensis* goed te leeren kennen, dan doet men het beste kiemplanten op te zoeken. Deze zijn niet zoo gemakkelijk te verkrijgen als de algemeenheid der plant wellicht zou doen vermoeden, want zelfs op zeer gunstige standplaatsen waar de zaden in groot aantal rijpen, bederven en beschimmelen zeer vele daarvan in de zaaddoozen. Ik vond kiemplanten, welke nog in het bezit van de zaadlobben waren, in Augustus in zware klei aan den Rhijnoever. Hoezeer de plantjes niet meer dan enkele centimeters hoog waren, zat de dunne hoofdwortel een paar voet diep in den grond en was, even als het hypocotyl, over de gansche oppervlakte nog met de primaire schors bekleed. Zoowel het hypocotyl als de hooger geplaatste deelen van den hoofdwortel dragen talrijke adventieffknoppen, welke in vier, met de vier rijen van zijwortels samenvallende lijnen geplaatst zijn, waarvan er twee juist beneden en de twee andere onder de tusschenruimten der zaadlobben voorkomen. Deze knoppen ontwikkelen zich ongeveer gelijktijdig met de zijwortels uit het pericambium van den centraalcylinder; de oudste bevinden zich nabij de grens tusschen hoofdwortel en hypocotyl en van daar uit nemen de knoppen zoowel naar boven als naar beneden in leeftijd af. Even als bij de meeste andere wortelknoppen is het eerste blad aan den onderkant en het tweede aan den bovenkant van den knop bevestigd.

1) Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen, pag. 387, Berlin 1878.

3e GROEP. DE KNOPPEN ONTSTAAN UIT HET KURKCAMBium EN DE PERIPHERISCHE CELLAGEN VAN DE SECUNDAIRE SCHORS, EN ZIJN ZONDER BEPAALDE ORDE OVER DE OPPERVLAKTE VAN DEN MOEDERWORTEL VERSTROOID.

Ik onderzocht de wortelknoppen van *Ailanthus glandulosa*, welke reeds vroeger door Trécul tot het voorwerp van een mikroskopisch onderzoek werden gemaakt ¹⁾. Deze wortels waren driestralig en ± 1 cm. dik; de primaire schors wordt vroegtijdig afgeworpen. Ik maakte gebruik van stukken wortel van 2 of 3 d.M. lengte, welke gedurende den winter horizontaal in vochtig zand werden gelegd en in een verwarmd vertrek gehouden. Na eenige weken vertoonden zich de eerste knoppen. Dit zijn ware nieuw-vormingen, die, naar het schijnt, zonder eenige orde, op willekeurige plaatsen uit de peripherische cellagen van de wortelschors ontstaan. Alleen de nabijheid van de calluswoekeringen, welke in den vorm van een smal bandje rechts en links van de aanhechtingspunten der zijwortels geplaatst zijn, is voor het ontstaan dezer knoppen een begunstigende factor; zij ontstaan echter niet uit, maar langs de randen van deze calluswoekeringen. De vaatbundelverbinding van den knop met de zeefbundels en het hout van den moederwortel, is een secundaire nieuw-vorming, welke in centripetale richting uit de parenchymatische weefsels ontstaat.

1) Sur l'origine des bourgeons adventifs. Ann. sc. nat. Bot. Sér. 3, 1847, T. 8, pag. 268.