

## 11. A. Rimbach: Ueber die Ursache der Zellhautwellung in der Endodermis der Zellen.

Eingegangen am 15. Februar 1893.

Die Endodermis, insbesondere diejenige der Wurzeln, zeichnet sich bekanntlich in vielen Fällen durch eine Eigenthümlichkeit der radialen Längswände ihrer Zellen aus, welche man als die Wellung oder Undulation dieser Wände bezeichnet hat. Diese Wellung besteht darin, dass ein mittlerer Längsstreifen der genannten Wände in der Längsrichtung verlaufende, wellenförmige Falten von mehr oder minder grosser Regelmässigkeit aufweist, welche sich, auf dem Querschnitte betrachtet, als abwechselnd nach rechts und links vorspringende Ausbiegungen darstellen, von der Fläche gesehen, als radial gerichtete Streifen erscheinen. Gegen die Mitte der Zellwand sind die Faltungen am stärksten, verflachen sich aber nach innen und aussen so, dass die beiden Ränder der Membran geradlinig bleiben. Auf dem Querschnitte der Endodermis fällt die Wellung grossentheils mit dem Orte zusammen, welchen man den CASPARY'schen dunklen Punkt oder Strich genannt hat, und ist, wenigstens theilweise, Ursache dieser letzteren Erscheinung.

In der folgenden Mittheilung soll die Ursache dieser Wellenbildung dargelegt werden. Acusserungen über dieselbe sind schon bekannt geworden. So wurde von SCHWENDENER<sup>1)</sup> die Meinung ausgesprochen, die Wellung sei Folge einer durch mechanische Ursachen veranlassten Verkürzung der Endodermiszellen und werde bedingt durch den Umstand, dass der gewellte Membrantheil — derselbe möge hier der Kürze wegen als „CASPARY'scher Streifen“ bezeichnet werden — geringere Contractionsfähigkeit besitze als die übrige Zellwandung. Die Verkürzung der Endodermiszellen werde gewöhnlich erst bei der Präparation hervorgerufen durch Beseitigung von Spannungen, und die Wellung sei daher im unbeschädigten Organe meist gar nicht anwesend; sie sei deshalb auch kein eigentliches anatomisches Merkmal der Endodermis.

Eine andere Ansicht vertrat V. WISSELINGH<sup>2)</sup>. Derselbe meinte, die Wellung werde wohl in einigen Fällen durch die Präparation erst

1) S. SCHWENDENER, Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abhandlungen der königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1882. p. 5, 45 u. folg.

2) C. VAN WISSELINGH, De Kernscheede bij de Wortels der Phanerogamen. Verslagen en Mededeelingen der koninglijke Akademie van Wetenschappen. Afdeling Natuurkunde. Derde Reeks. Eerste Deel. Amsterdam, 1885. p. 155 u. folg., 176.

erzeugt, in der Regel wäre aber die unter dem Mikroskop zu beobachtende Wellung bereits im intacten Organe vorhanden; die Ursache der in der intacten Wurzel bestehenden Wellung sei in der Vergrößerung des Volumens zu suchen, mit welcher letzterer nach STRASBURGER der Verkorkungsprocess (die Cuticularisirung) der Zellhaut verbunden sei.

Diese beiden sich widerstreitenden Ansichten habe ich<sup>1)</sup> vor mehreren Jahren geprüft und dabei gefunden, dass sowohl die Angabe SCHWENDENER's, wonach die Wellung Folge des mechanischen Eingriffes ist, für bestimmte Fälle zutrifft, dass aber auch die Meinung V. WISSELINGH's berechtigt ist, derzufolge die Präparation nicht immer erst die Wellung erzeugt. Indessen habe ich mich nicht von der Berechtigung jener Anschauung V. WISSELINGH's überzeugen können, welche die Entstehung der Wellung auf Volumenvergrößerung zurückführt; vielmehr bin ich zu der Ueberzeugung gelangt, dass die Verkürzung der Zellwand als die Ursache der Wellung anzusehen sei, und dass die Verkürzung der Zellwand herbeigeführt werde durch die Contraction der Wurzel.

Für die Richtigkeit dieser Ansicht soll im Folgenden der Beweis geführt werden gemäss den Erfahrungen, welche ich seither in Bezug auf den Gegenstand gemacht habe.

## I.

Die Entstehung von Wellung in einer Linie kann man sich auf zweierlei Weise denken: Entweder als Folge der Einlagerung neuer Theile in die Linie, bei Ausschluss der Möglichkeit einer Verlängerung derselben über ihre Endpunkte hinaus, oder als Folge einer Verkürzung der Linie, bei Ausschluss genügender Contractionsfähigkeit, so, dass seitliche Ausbiegungen entstehen müssen. Beide Anschauungen liegen den oben genannten Meinungen über die Wellenbildung zu Grunde. Da die Membranwellung der Endodermis aber vorzugsweise bei Wurzeln vorkommt, die Wurzeln sich aber sehr allgemein durch eine andere Eigenthümlichkeit, nämlich die der Contraction in der Längsrichtung auszeichnen, so liegt der Gedanke nahe, beide Erscheinungen in Beziehung zu einander zu bringen.

Die Verkürzung der Wurzeln nach beendigtem Längenwachsthum ist schon lange bekannt. Da es indessen im vorliegenden Falle darauf ankommt, dieselbe in ihrer relativen Stärke in verschiedenen Wurzeln und in verschiedenen Abschnitten derselben Wurzel zu kennen, und meines Wissens hierauf bezügliche Messungen noch nicht gemacht worden sind, so habe ich eine Anzahl solcher Messungen ausgeführt.

---

1) A. RIMBACH, Beitrag zur Kenntniss der Schutzscheide. Dissertation. Weimar, 1887.

Um die Wurzeln während längerer Zeit unter normalen Lebensbedingungen zu beobachten, cultivirte ich die betreffenden Pflanzen in Zinkkästen von der Form der von SACHS zur Beobachtung von Wurzelvegetation construirten. Damit aber auf die Wurzeln direct Marken aufgetragen werden konnten, brachte ich an den schiefen Glaswänden der Zinkkästen Oeffnungen an, die durch abnehmbare Glasscheiben zu verschliessen waren. Die Wurzeln wuchsen in gut zubereiteter Erde längs der Glasscheiben hinter den Fenstern abwärts und konnten zu beliebiger Zeit mit Marken versehen und gemessen werden, ohne in ihrer Entwicklung Störungen zu erleiden. An den entstehenden Wurzeln wurden von ihrer Basis an, in mit ihrem Wachsthum fortschreitender Folge, dicht an der hinteren Grenze der wachsenden Region, Marken in regelmässigen, nach Bedürfniss wechselnden Abständen angebracht, und die Entfernung derselben von einander von Zeit zu Zeit gemessen. Die Beobachtung der Wurzeln dauerte so lange, bis keine Veränderung an ihnen mehr stattfand.

Bei derartiger Behandlung macht man an einer grossen Zahl von Wurzeln die folgende Beobachtung. In jeder markirten Zone tritt, nachdem diese das Längenwachsthum beendet hat, eine Verkürzung ein, die langsam beginnt, ein Geschwindigkeits-Maximum erreicht, und dann wieder schwächer wird bis zum gänzlichen Erlöschen. Es macht somit jede Zone der mit Verkürzungsvermögen begabten Wurzeltheile nach Vollendung der grossen Periode des Längenwachsthums eine zweite, der ersten in ihrem Wesen ähnliche, der Verkürzung durch. Als Maximum der Contractionsschnelligkeit beobachtete ich am basalen Theile starker Wurzeln von *Elisena ringens* eine Verkürzung von  $\frac{1}{5}$  mm auf 1 cm Länge in 24 Stunden.

Was die zeitliche Ausdehnung des Verkürzungsvorganges betrifft, so dauerte derselbe bei der Keimwurzel von *Phaedranassa chloracea* in der zunächst der Basis markirten 1 cm langen Zone ungefähr zwei Monate, in der ganzen Wurzel überhaupt ungefähr drei Monate lang an. In allen von mir beobachteten Fällen ist die Verkürzung im basalen Theile der Wurzel am ausgiebigsten. Dieser Theil zeichnet sich sehr allgemein durch grösseren Durchmesser aus, der durch besonders mächtige Entwicklung des Rindenparenchyms bedingt ist. Solche Wurzeln besitzen daher eine mehr oder weniger rübenförmige Gestalt. Die Strecke der stärksten Verkürzung fällt indessen nicht immer gerade mit derjenigen der grössten Dicke zusammen. In den von der Wurzelbasis weiter entfernt liegenden Zonen zeigt sich die Verkürzung in geringerem Grade und nimmt gegen die Wurzelspitze hin derartig ab, dass sie in den letzten Zonen äusserst unbedeutend wird oder ganz unterbleibt; diese letzteren verharren dann einfach in der durch das Längenwachsthum gewonnenen Ausdehnung.

Eine Keimwurzel von *Phaedranassa chloracea* diene als Beispiel für

dieses Verhalten. Auf derselben waren während ihrer Entwicklung successive 19 Theilstrecken von je 5 mm Länge von der Basis bis zur Spitze markirt worden. Die Wurzel würde also in Folge des Längenwachsthumms 95 mm lang geworden sein. Nach 4 Monaten, nach welcher Zeit der Verkürzungsprocess zu Ende gelangt war, besass dieselbe jedoch nur die Länge von  $73\frac{1}{4}$  mm. Die 5 mm-Strecken hatten sich, von der Basis nach der Spitze fortschreitend, auf folgende Masse in Millimetern zusammengezogen:  $1\frac{3}{4}$ ,  $1\frac{1}{2}$ , 2, 2, 2,  $2\frac{1}{2}$ ,  $3\frac{1}{2}$ ,  $4\frac{1}{2}$ ,  $4\frac{1}{2}$ ,  $4\frac{1}{2}$ ,  $4\frac{3}{4}$ ,  $4\frac{3}{4}$ , 5, 5, 5, 5, 5, 5. Innerhalb der ersten 6 Theilstrecken war Peridermfaltung eingetreten.

Auf der Wurzel eines erwachsenen Exemplars der *Phaedranassa chloracea* waren von der Basis ab 16 Strecken von je 5 mm Länge markirt worden. Nach 5 Monaten, wo die Verkürzung vollständig zu Ruhe gekommen war, zeigten die Theilstrecken folgende Längen (von der Basis nach der Spitze zu) in Millimetern: 3,  $2\frac{1}{2}$ , 2, 2,  $1\frac{1}{2}$ ,  $1\frac{1}{2}$ ,  $1\frac{1}{2}$ , 2, 2, 2, 2, 2, 2, 2, 2, 2. Das Maximum der Verkürzung betrug hier also 70 pCt. auf 5 mm. Auf der ganzen Strecke war Peridermfaltung eingetreten. An derselben Wurzel hatte sich während der nämlichen Zeit eine auf 9 cm Entfernung von der Wurzelbasis befindliche 5 mm lange Zone auf  $4\frac{1}{4}$  mm (15 pCt. Verkürzung), eine auf 14 cm Entfernung befindliche von 5 mm Länge auf  $4\frac{1}{2}$  mm (10 pCt.) und eine 18 cm von der Wurzelbasis entfernte Zone von derselben Länge auf  $4\frac{3}{4}$  mm (5 pCt.) verkürzt.

Andererseits konnte bei Wurzeln, welche sich verzweigen, festgestellt werden, dass die Verkürzung der Nebenwurzeln im Allgemeinen geringer ist, als diejenige ihrer Mutterwurzeln, dass daher die Verkürzung mit dem Grade der Verzweigung an Stärke abnimmt. So beobachtete ich beispielsweise bei *Phaedranassa chloracea* an 3 cm langen Strecken des basalen Theiles der ca.  $1\frac{1}{2}$  mm dicken Nebenwurzeln 1. Ordnung eine Verkürzung von 5 pCt., an den 1 mm dicken Nebenwurzeln 1. Ordnung eine solche von 2 pCt., während an den Nebenwurzeln 2. Ordnung keine Verkürzung festgestellt werden konnte. Auch verkürzten sich jene Nebenwurzeln 1. Ordnung nicht, welche von sehr dünnen, sich selbst wenig contrahirenden, stammbürtigen Wurzeln entspringen. An Nebenwurzeln habe ich nie einen so starken Gegensatz zwischen Basis und Spitze in Bezug auf die Verkürzungsthätigkeit beobachtet, wie er in jenen stammbürtigen Wurzeln sich findet, obgleich auch in den ersteren im basalen Theile die Verkürzung etwas stärker zu sein pflegt, als im Endtheile; nur einmal bemerkte ich an Nebenwurzeln von *Phaedranassa chloracea*, deren Mutterwurzel ihr Wachstum frühzeitig einstellen musste, eine so starke Contraction ihres Basaltheiles, dass sogar Peridermfaltung auftrat.

Es giebt indessen auch viele Wurzeln, bei denen Contraction überhaupt nicht vorkommt. Solche sind zum Beispiel die Wurzeln von

*Zea Mays*, *Colchicum autumnale*, *Paris quadrifolia*, *Majanthemum bifolium* (mit Ausnahme der vom Grunde der aufrechten Stengel ausgehenden), *Bomarea Caldasiana*. In den Familien der Gramineen, Palmen und Bromeliaceen scheint die Wurzelcontraction überhaupt sehr selten zu sein oder gar nicht vorzukommen; bei den Orchideen scheint sie theilweise ganz zu fehlen, theilweise in äusserst geringem Grade aufzutreten. Eine interessante Arbeitstheilung findet sich bei den Gattungen *Tigridia*, *Cypella*, *Gladiolus*, *Crocus*<sup>1)</sup> und wahrscheinlich noch mehreren Zwiebel oder Knollen bildenden Irideen-Gattungen insofern, als gewisse Wurzeln derselben von verhältnissmässig geringem Durchmesser sich nicht verkürzen, während eine oder mehrere sehr dicke, rübenförmige Wurzeln jährlich zum Vorschein kommen, denen die Thätigkeit der Contraction ausschliesslich oder in ganz vorwiegendem Masse zufällt. In dem hier gebrauchten Ausdruck, dass eine Wurzel oder ein Wurzeltheil sich „nicht“ verkürzt, wird vielleicht in gewissen Fällen das Wort „nicht“ in Wirklichkeit einem „sehr wenig“ entsprechen. Dies muss sich bei feinerer Messung herausstellen. Absolute Genauigkeit in diesem Punkte ist übrigens in Bezug auf die hier zu erledigende Frage nicht von wesentlicher Wichtigkeit.

Wenn man an einem Wurzelstücke, das sich verkürzt hat, die Rinde vom Gefässbündelstrange ablöst, so verändern beide Theile sofort ihre Länge. Die Rinde verkürzt sich etwas, der Gefässbündelstrang verlängert sich; und zwar ist die Verlängerung des letzteren in vielen Fällen ganz bedeutend. Als Beispiel mögen dienen *Lilium Martagon* und *Phaedranassa chloracea*. Die Angaben beziehen sich auf den basalen, stark verkürzten Theil kräftiger Wurzeln älterer Individuen.

*Lilium Martagon.*

Vollständiges Wurzelstück . . .	Länge 29 mm
Strang isolirt . . . . .	„ 33 „
Rinde isolirt . . . . .	„ 28 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> „

*Phaedranassa chloracea.*

Wurzelstock vor der Verkürzung	Länge 80 mm
Wurzelstock verkürzt . . . . .	„ 32 „
Strang isolirt . . . . .	„ 50 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> „
Rinde isolirt . . . . .	„ 31 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> „

Das vom lebenden Rindenparenchym befreite Periderm lässt sich ohne Zwang noch über die Länge des isolirten Centralstranges ausdehnen, ohne jedoch die vor der Verkürzung innegehabte Länge zu erreichen.

So beträchtliche Dimensionsänderungen der Hauptbestandtheile der Wurzeln zeigen das Bestehen einer ansehnlichen Gewebespannung in

1) Vergl. TH. IRMISCH, Zur Morphologie der monocotylichen Knollen- und Zwiebelgewächse, Berlin 1850, p. 166 u. folg.

diesen Organen an. Gefässbündelstrang und Rindenparenchym sind antagonistische Gewebe. Spaltet man die Wurzel durch radiale Längsschnitte, so krümmen sich die Theile so, dass die Strangseite convex, die Rindenseite concav wird. Legt man die Rinde in Wasser, so verkürzt sie sich durch Aufnahme von solchem noch mehr; bringt man sie in eine plasmolysirende Lösung, so verlängern sie sich, ohne jedoch die vor der Contraction besessene Ausdehnung zu erreichen. Auch ein vollständiges Wurzelstück, das contrahirt gewesen, verkürzt sich, in Wasser liegend, noch mehr, und verlängert sich in plasmolysirender Flüssigkeit. Es herrscht also in der älteren Wurzel die entgegengesetzte Turgordehnung als in der in die Länge wachsenden Wurzelregion. Aber nicht nur der centrale Gefässbündelstrang, sondern auch das Periderm leistet dem Verkürzungsbestreben des Rindenparenchyms Widerstand. Denn eine isolirte Längshälfte der Rinde krümmt sich derart, dass die Innenseite concav, die Aussenseite convex wird, und wenn die Rindenhälfte in Wasser gelegt wird, verstärkt sich die Krümmung zu einer spiraligen Einrollung. Die Unfähigkeit des Periderms, sich gleich dem übrigen Rindengewebe selbstthätig zu contrahiren, ist auch die Ursache davon, dass dieses Gewebe sich in Falten legt, sobald die Contraction ein gewisses Mass überschreitet. An den Wurzeln von *Elisena ringens* und *Phaedranassa chloracea* beobachtete ich das Eintreten deutlicher Faltenbildung, sobald die Contraction ungefähr 40 pCt. erreichte. Die Faltung fing an dem Punkte der stärksten Verkürzung an und schritt von diesem aus vor. Sehr schön tritt sie zu Tage beispielsweise bei *Convallaria majalis*, *Lilium Martagon*, *Iris Pseudacorus* und vielen anderen Arten derselben Gattung, *Leucoïum vernum*, *Elisena ringens*, *Phaedranassa chloracea*, *Hymenocallis Macleana*, *Arum maculatum*. An Wurzeln mit geringer oder keiner Verkürzung tritt Peridermfaltung nicht auf.

Die besprochene Spannung zwischen Gefässbündelstrang und Rinde besteht in ein und derselben Zone unmittelbar hinter der Grenze der Wachstumsregion zunächst noch nicht; sie beginnt mit der Contraction dieser Zone und nimmt mit dem Vorschreiten derselben ebenfalls zu. Daher ist sie in ihrer vollen Grösse erst in älteren Wurzeltheilen vorhanden. Auch in den verschiedenen Theilen einer erwachsenen, vollständig entwickelten Wurzel ist die Spannung sehr verschieden. Im Basaltheile, der sich am meisten verkürzt hat, ist sie am mächtigsten; nach der Wurzelspitze zu nimmt sie allmählich ab. In Wurzeln oder Wurzeltheilen, welche keine Contraction eingehen, habe ich diese Gewebespannung nicht constatiren können.

Als Beispiel diene eine erwachsene Wurzel von *Iris germanica* mit drei von der Basis an sich unmittelbar folgenden Zonen von je 50 mm Länge.

Zone I.		
Vollständiges Wurzelstück . . . .	50	mm
Strang isolirt . . . . .	56	„
Rinde isolirt . . . . .	49	„
Zone II.		
Vollständiges Wurzelstück . . . .	50	mm
Strang isolirt . . . . .	53	„
Rinde isolirt . . . . .	49 $\frac{1}{2}$	„
Zone III.		
Vollständiges Wurzelstück . . . .	50	mm
Strang isolirt . . . . .	51 $\frac{1}{2}$	„
Rinde isolirt . . . . .	49 $\frac{1}{2}$	„

Indem das lebende Rindenparenchym also den Widerstand der übrigen, passiven Gewebe überwindet, verkürzt es sich und damit die ganze Wurzel. Diese Verkürzung der Wurzel ist eine bleibende und kann nicht wieder rückgängig gemacht werden. Diese Gestaltveränderung der Rindenzellen sowie der Elemente des Gefässbündelstranges wird also durch Wachstumsvorgänge oder auch Umlagerungen theilweise fixirt. In Wurzeln dicotyler Pflanzen werden die Gefässbündel häufig in Folge der Contraction hin und her gebogen, so dass sie schliesslich einen stark geschlängelten Verlauf haben; bei Monocotylen habe ich dies niemals beobachtet; bei diesen bleibt der centrale Gefässbündelstrang auch nach starker Verkürzung vollkommen geradlinig. In denjenigen Fällen, wo eine sehr bedeutende Verkürzung der Wurzel zu Stande kommt, sind auch die Gestaltveränderungen der Zellen des activen Rindengewebes besonders auffallend.

So beispielsweise bei *Arum maculatum*. Die jungen Wurzeln dieser Pflanze erscheinen (in Mitteldeutschland) nach der Reife der Früchte, zu Ende August oder Anfang September. Diejenigen von kräftigerer Bildung, welche der Unterseite der Knolle entspringen, haben im basalen Theile durchschnittlich 15 bis 20 Rindenzelllagen. Die Zellen der letzteren haben sämmtlich ungefähr isodiametrischen Querschnitt, annähernd von der Grösse desjenigen der Endodermiszellen. Bald fangen indessen, mit dem Beginne der Längscontraction, die Zellen der äussersten Lagen (mit Ausnahme der der Epidermis benachbarten) an, ihren Querschnitt zu vergrössern, und dasselbe thun in centripetaler Reihenfolge die übrigen. Im folgenden Frühjahr, während der Blüthezeit, finden sich durchschnittlich nur noch fünf Lagen der innersten Rindenzellen in turgescendem und thätigem Zustande; diese sind in der Längsrichtung stark verkürzt, jedoch in der Querrichtung an Umfang bedeutend gewachsen, diejenigen der inneren Lagen in Richtung des Radius der Wurzel gestreckt. Alle übrigen äusseren Zelllagen finden sich collabirt und zusammengedrückt in Form einer hohleylindrischen Masse unter dem Periderm.

Aehnliche Erscheinungen bietet *Lilium Martagon*. Im basalen Theile ganz junger starker Wurzeln sind die Rindenzellen ausserordentlich zahlreich, im Querschnitte isodiametrisch und sehr klein. Die zunächst an die Endodermis grenzenden haben meist nur den halben radialen Durchmesser der Endodermiszellen. Bei eintretender Contraction beginnen zunächst die Zellen der äussersten Lagen sich stark in die Breite auszudehnen, die der inneren Lagen thun in centripetaler Folge dasselbe, und alle rücken dabei in radialer Richtung nach aussen vor. Bald collabiren die Zellen der äusseren Lagen, werden von den inneren vorrückenden Massen unter dem Periderm zusammengedrückt und häufen sich daselbst zu einem immer breiter werdenden Ringe an. Der Raum zwischen diesem und der Endodermis wird am Ende von nur drei oder vier Lagen unversehrter Zellen eingenommen, welche stark radial gestreckt sind und bedeutend an Ausdehnung im Querschnitte zugenommen haben. Die der Endodermis benachbarten Zellen der Rinde besitzen am Ende dieser Entwicklung die drei- bis vierfache radiale Ausdehnung der Endodermiszellen.

Dasselbe interessante Schauspiel ist zu beobachten im basalen Theile der Wurzeln von *Allium Porrum*, *Convallaria majalis*, *Leucoium vernum*, *Elisena ringens*, *Phaedranassa chloracea*, *Agave americana*, *Gladiolus communis*, *Iris Pseudacorus*<sup>1)</sup> und ähnlich organisirten; bei sich wenig oder nicht verkürzenden Wurzeln mit persistirendem Rindenparenchym, wie bei den Orchideen, vielen Scitamineen, bei Arten von *Anthericum* und *Chlorophytum*, bei *Allium ursinum*, manchen Comelinaceen, kommt solches nur in sehr untergeordnetem Grade bezw. gar nicht vor.

In den genannten Wurzeln, welche eine Contraction eingehen, spielt das Rindengewebe die Rolle eines cambialen Gewebes, welches einen neuen Wachstumsprocess aufnimmt. Zelltheilungen scheinen, sofern Wurzeln von Monocotylen in Betracht kommen, während des ganzen Contractionsvorganges in demselben nicht aufzutreten. Da der Mechanismus der Verkürzung der Rinde darauf beruht, dass die Zellen derselben, nachdem sie aufgehört haben in der Längsrichtung der Wurzel zu wachsen, nunmehr das Bestreben annehmen, in den zu jener rechtwinkligen Richtungen sich auszudehnen, welches Bestreben die Verkürzung in der Längsrichtung und ihre Verbreiterung in der Querrichtung (und zwar in Folge der Anordnung der Zellen, vorzugsweise der radialen) nach sich zieht, so ist, besonders bei Monocotylen, der Umstand bemerkenswerth, dass in sich stark verkürzenden Wurzeltheilen eine ausnehmend grosse Menge Rindenzellen mit verhältnissmässig sehr kleinem Querdurchmesser angelegt wird. Durch diese

1) Bei *Iris Pseudacorus* wird der Ring der collabirten Zellen stellenweise durch Brücken intacten Rindengewebes unterbrochen, welche das innere, frische Parenchym mit der Aussenrinde verbinden.

Einrichtung wird die Wurzel in den Stand gesetzt, die Verkürzung in äusserst starkem Masse auszuführen und sehr lange Zeit hindurch im Gange zu erhalten, ohne dabei in die Dicke zu wachsen; denn die äusseren Rindenzellen werden, sobald sie einen bestimmten Grad der Verkürzung und radialen Ausdehnung erreicht haben, ausser Dienst gestellt, und andere, gewissermassen in Reserve gehaltene, die zur Ausdehnung in der Querrichtung noch in hohem Grade befähigt sind, nehmen von innen her deren Stelle ein.

Wurzeln, die sich wenig oder nicht verkürzen und solche, die starke Verkürzung eingehen, unterscheiden sich auch sehr häufig durch Eigenthümlichkeiten ihres Baues. In der Masse der Monocotylen, wo die anatomischen Verhältnisse einfacher liegen als bei anderen, sind diese Unterschiede besonders in die Augen fallend. In denjenigen Wurzeln, bei denen eine Contraction zu Stande kommt, ist das Rindengewebe im Verhältniss zum Centralstrang massig entwickelt, besonders im basalen Theile, der als specielles Contractionsorgan zu fungiren pflegt; es ist lebend, dünnwandig und persistirt während der ganzen Functionsdauer der Wurzel. Die Wurzeln besitzen gewöhnlich eine charakteristische Gestalt, indem sie im basalen Theile angeschwollen erscheinen und sich nach der Spitze zu verjüngen. Sie finden sich häufig in den Familien der Liliaceen (*Lilium*, *Polygonatum*, *Convallaria*, *Allium*), der Amaryllideen (*Leucoïum*, *Elisena*, *Hymenocallis*, *Phaedranassa*, *Agave*, *Fourcroya*), der Irideen (*Iris*, *Gladiolus*, *Tigridia*, *Cypella*), der Araceen (*Arum*, *Richardia*, *Caladium*, *Xanthosoma*). Bei solchen Wurzeln andererseits, welche sich sehr wenig oder nicht verkürzen, ist es eine sehr häufige Erscheinung, dass grössere Theile des Rindenparenchyms frühzeitig collabiren und schwinden, oder in Gefässbündelstrang und Rinde starre, dickwandige Gewebe zur Ausbildung gelangen, oder beides zugleich eintritt. Ausserdem haben derartige Wurzeln gewöhnlich annähernd gleiche Dicke und gleiches Verhältniss zwischen Rinde und Centralstrang auf ihrer ganzen Länge. Solches findet sich sehr verbreitet bei den Bromeliaceen (*Ananas*, *Greigia*, *Puya*, *Pitcairnia*, *Tillandsia*), den Gramineen (*Zea*, *Sorghum*, *Saccharum*), den Palmen (*Cocos*, *Iriartea*, *Guilielma*, *Phytelephas*), den epiphytischen Araceen und Cyclantheen, manchen Scitamineen (*Musa*, *Heliconia*, *Calathea*), unter den Liliaceen beispielsweise bei *Colchicum*, unter den Amaryllideen bei *Bomarea*.

Die Thatsache, dass durch die Contraction der Wurzeln die Stammorgane an das Substrat heran, bezw. in dasselbe hineingezogen werden, ist schon seit längerer Zeit constatirt worden. Zu den merkwürdigsten Erscheinungen dieser Art gehört das jahrelang fortgesetzte, oft durch das ganze Leben des Individuums andauernde Eindringen monocotyler Knollen und Zwiebeln in den Boden. Um den Betrag der Fortbewegung des Bodens zu beobachten, habe ich verschiedene derartige Pflanzen

in Zinkkästen mit besonders zubereiteter, mässig fester Erde cultivirt. Zur Bestimmung der Ortsveränderung wurde die Basis des Stammtheiles gewählt; bei Keimpflanzen ist das Abwärtsführen des Stammes durch den Cotyledo vom Resultat ausgeschlossen. Etwaige Senkungen der Erdschichten wurden gemessen und vom Resultat abgezogen. Als Beispiele mögen die folgenden dienen.

Von drei Keimpflanzen von *Gladiolus communis* zogen sich in sieben Monaten eine um  $3\frac{1}{2}$  cm, die beiden anderen um je 4 cm in die Tiefe.

Von mittelgrossen Zwiebeln der *Elisena ringens* wurden in vier Monaten ein Exemplar um 3 cm, ein zweites um 4 cm, ein drittes um 6 cm abwärts in die Erde eingezogen.

Von kleinen Exemplaren der *Agave americana* senkten sich innerhalb drei Monaten zwei um je 12 mm, zwei andere um je 15 mm nach unten.

Von Keimpflanzen der *Phaedranassa chloracea* zogen sich in zwölf Monaten eine um  $6\frac{1}{2}$  cm, zwei andere um je 7 cm in den Boden hinein.

Von mittelgrossen Individuen derselben Art zogen sich in neun Monaten zwei um je  $4\frac{1}{2}$  cm, ein drittes um 5 cm in die Erde hinab.

Ausläufersprosse von *Fragaria vesca* waren in drei Monaten, einer um 7 mm, zwei andere um je 10 mm, in den Boden eingedrungen.

Die Wurzelenden haften also an der Erdschicht, worin sie sich befinden, so fest, dass der Widerstand der Erde, welcher bei der Contraction gegen die untere Fläche des Stammes wirkt, überwunden wird. Die Erde wird unter dem Stamme theilweise zusammengepresst, theilweise, besonders durch die Entwicklung der Wurzeln selbst, zur Seite gedrängt. Ist der Erdboden so locker, dass er dem Zuge der Wurzeln nicht genügenden Widerstand entgegengesetzt, so ziehen sich diese gegen ihre Basis hin zusammen und die Fortbewegung des Stammtheiles wird unmöglich. Dasselbe Resultat tritt ein bei zu hartem und dichten Boden. Der Widerstand der Erde gegen das Abwärtsziehen des Stammes durch die Wurzel verursacht aber im Rindenparenchym der letzteren selbst eine Spannung. Als ich zum Beispiel in Contraction begriffene Wurzeln von *Phaedranassa chloracea* durchschnitt, wichen die Schnittflächen augenblicklich bis zu 3 mm auseinander. Bei Pflanzen, deren Wurzeln sich nicht verkürzen, so beispielsweise beim Mais, kommt natürlich auch keine Bewegung des Stammes gegen oder in das Substrat, und in Folge dessen auch die erwähnte Spannung in den Wurzeln nicht zu Stande. Schneidet man eine Maiswurzel durch, so findet ein Auseinanderweichen der Schnittflächen nicht statt.

Die Contraction der Wurzeln spielt in der Lebensweise vieler Pflanzen eine beachtenswerthe Rolle; unter Anderem besonders bei solchen mit unterirdischem Spross und vertical nach oben führender Wachstumsrichtung. So wächst zum Beispiel der Zwiebelstamm von

*Lilium Martagon* senkrecht von unten nach oben. Aeltere Zwiebelstämme fassen bis zu 6 oder 7 Jahrestriebe in sich; die weiter zurückliegenden Jahrestriebe sind an ihnen abgestorben. Der jährliche Zuwachs des Stammes hat bei älteren Individuen 4 bis 5 mm Länge. Die Samen der Pflanze keimen gewöhnlich auf der Oberfläche des Erdbodens, wenn auch von Laub und anderen Pflanzenresten bedeckt. Der Stammtheil des Keimlings wird vom Cotyledo etwa 10 mm abwärts getrieben; dann beginnt sein selbständiges Wachsthum nach oben. Da nun einer grösseren, blühbaren Zwiebel von *Lilium Martagon* ein Alter von 20 und mehr Jahren zukommen kann, so leuchtet ein, dass dieselbe, wenn Wurzelcontraction nicht stattfände, über dem Boden stehen müsste. Thatsächlich findet man sie innerhalb des festen Erdreiches, mit dem Vegetationspunkt bis zu 15 cm unterhalb der Oberfläche. Die Wurzeln ziehen sie durch ihre Contraction im Laufe der Jahre so tief in die Erde hinein<sup>1)</sup>. Es arbeitet also in diesem Falle — und dasselbe geschieht bei einer Unzahl anderer Pflanzen — die Thätigkeit der Wurzeln der Wachstumsrichtung des Stammes gerade entgegen.

## II.

Wenn man Wurzeln verschiedener Pflanzen auf Wellung der Endodermis untersucht, so stellt sich sowohl zwischen verschiedenen Arten, als auch zwischen verschiedenen Wurzeln ein und derselben Art eine grosse Ungleichheit in Bezug auf diese Erscheinung heraus. v. WISSELINGH<sup>2)</sup> macht schon die Bemerkung, dass von ihm bei derselben Pflanze einmal starke, ein anderes Mal schwache oder gar keine Wellung beobachtet wurde. Ich fand nun, dass die Wellung der Endodermis in der verschiedenen Art ihres Auftretens durchaus nicht regellos ist, sondern dass vielmehr ihr Vorhandensein oder Fehlen, ihr stärkeres oder schwächeres Erscheinen eine auffallende Analogie mit dem Auftreten der Wurzelcontraction erkennen lässt. Wurzeln nämlich, welche keine Verkürzung erleiden, besitzen auch keine Wellung der Endodermis. Wo aber Wurzelcontraction auftritt, findet sich auch die Wellung. In ein und derselben Wurzelzone besteht vor dem Beginne der Contraction auch die Wellung noch nicht; sie fängt mit dem Eintreten der Contraction an, sich zu bilden, und bleibt auf einem geringeren oder höheren Grade der Ausbildung stehen, je nachdem die betreffende Zone sich um wenig oder viel verkürzt. Daher herrscht auch in den verschiedenen Theilen einer Wurzel Uebereinstimmung in Bezug auf die Abstufungen in der Stärke zwischen Endodermiswellung

---

1) Ausser diesen Wurzeln besitzt *Lilium Martagon* an den Laub- oder Blüthensprossen, einige Centimeter über dem oberen Ende der Zwiebel, eine grössere Anzahl kleiner, meist in einer Spirale angeordneter, radienförmig ausstrahlender Würzelchen. Auch diese verkürzen sich und tragen zur Befestigung des im Verhältniss zur Zwiebel ausserordentlich grossen, oberirdischen Sprosses im Boden bei.

und Contraction. Starke Wellung bedeutet, dass die Wellen im Allgemeinen gleichzeitig kurz und hoch, schwache Wellung, dass sie lang und niedrig sind. So kamen bei einer erwachsenen Wurzel von *Phaedranassa chloracea* innerhalb der Zone von 1 bis 3 *cm* Abstand von der Wurzelbasis auf das Millimeter 264 Wellen von bis  $\frac{1}{300}$  *mm* Höhe (als Mittel aus 20 verschiedenen Messungen), während innerhalb der Zone von 10 bis 12 *cm* Abstand von der Basis auf das Millimeter nur 168 Wellen von bis  $\frac{1}{400}$  *mm* Höhe entfielen.

Bei vielen Pflanzen ist die Wellung im basalen Theile der Wurzel sehr stark, nimmt von da nach der Wurzelspitze ab und zeigt sich im Endtheile der Wurzel nur ganz schwach oder fehlt hier auch gänzlich, so dass in diesem Theile die radialen Längswände der Endodermis einfach geradlinig sind. Wenn sich derartige Wurzeln verzweigen, so besitzen die Nebenwurzeln gewöhnlich nur schwache Wellung, und zwar im Allgemeinen diejenigen von grösserem Durchmesser stärkere, jene von geringerem Durchmesser schwächere Wellung bis zum Verschwinden derselben.

Bei *Arum maculatum* zum Beispiele haben die durch kräftige Ausbildung ausgezeichneten Wurzeln von der Unterseite der Knolle in ihrer mit Peridermfaltung versehenen Basis starke Wellung; dieselbe nimmt nach der Spitze der Wurzel bis zum Verschwinden ab. Die dünnen Wurzeln von der Oberseite der Knolle haben theils im basalen Theile schwache Wellung, theils fehlt dieselbe in ihnen vollständig.

Bei *Convallaria majalis* ist die Wellung in dem Peridermfaltung besitzenden Basaltheile der Wurzeln, welche vom Grunde der aufrechten Stengel entspringen, stark, in den Basaltheilen der dem horizontalen Rhizome ansitzenden Wurzeln schwächer. Von der Basis nach der Spitze nimmt dieselbe überall ab und fehlt in den äussersten Endtheilen; ebenso fehlt sie in den Nebenwurzeln.

Bei *Lilium Martagon* ist die Wellung sehr stark in den dicken, faltigen Basaltheilen der Wurzeln; in den dünnen Endtheilen nimmt sie schnell bis zum Verschwinden ab; in den Nebenwurzeln ist sie nicht vorhanden.

*Phaedranassa chloracea* hat in dem faltigen Basaltheile der stammbürtigen Wurzeln starke Wellung, die nach der Spitze zu sehr schwach wird und in dünneren Wurzeln daselbst ganz verschwindet. Die Nebenwurzeln erster Ordnung haben meist sehr schwache, diejenigen zweiter Ordnung keine Wellung.

Ein im Grossen und Ganzen ähnliches Verhalten fand ich bei *Anthericum ramosum*, *A. Liliago*, *Allium Porrum*, *A. ursinum*, *Polygonatum officinale*, *P. multiflorum*, *Scilla bifolia*, *Leucoium vernum*, *Narcissus Tazetta*, *Elisena ringens*, *Agave americana*, *Iris Pseudacorus*

2) l. c. p. 152, 169.

*I. germanica*, *Gladiolus communis*, *Tigridia Pavonia*, *Sparganium ramosum*, *Richardia africana*, *Caladium bicolor*, *Canna indica*, *Costus spec.*, *Caltha palustris*, *Anemone silvestris*, *Ranunculus lanuginosus*, *Mercurialis perennis*.

Was die Querwände der Endodermiszellen betrifft, so entbehren dieselben der Wellung immer dann vollständig, wenn sie, wie es der gewöhnliche Fall ist, zu den Längswänden der Endodermis und der Längsaxe der Wurzel überhaupt, senkrecht stehen. Oft bilden sie indessen auch mehr oder weniger schiefe Winkel mit den Längswänden; in diesem Falle besitzen sie, wenn die benachbarten Längswände eine einigermassen erhebliche Wellung haben, eine solche gleichfalls. Indessen herrscht hierin die beachtenswerthe Regel, dass die Wellung der Querwände um so stärker ist, je mehr ihre Richtung von der zu den Längswänden rechtwinkligen abweicht; stehen sie sehr schief, so ist ihre Wellung in der Stärke derjenigen der Längswände fast gleich.

Wie schon bemerkt, giebt es auch Pflanzen, in deren Wurzeln Endodermiswellung überhaupt nicht vorkommt. Solche sind unter anderen *Majanthemum bifolium* (mit Ausnahme der vom Grunde der aufrechten Stengel entspringenden Wurzeln), *Paris quadrifolia*, *Colchicum auctumnale*, *Smilax*-Arten, *Bomarea Caldasiana*, *Ananas sativa*, *Tillandsia*-Arten, *Oncidium nubigenum*, *Rhodospatha latifolia*, *Zea Mays*, *Sorghum vulgare*, *Saccharum officinarum*, *Cocos nucifera*, *Guilielma speciosa*. Wie es scheint, zeichnen sich die Familien der Gramineen, Palmen und Bromeliaceen durchgehends durch Abwesenheit der Endodermiswellung aus. Diese Pflanzen, denen Endodermiswellung fehlt, sind, wie man sieht, dieselben, bei denen auch Wurzelcontraction vermisst wird.

Nicht ohne Berechtigung kann indessen die Frage aufgeworfen werden, ob die Wellung, welche man unter dem Mikroskope an einem Präparate der Endodermis wahrnimmt, in der intacten Wurzel überhaupt oder in derselben Weise vorhanden sei, oder ob dieselbe sich etwa beim Präpariren erst bilde.

Wenn wir nur alte, vollkommen ausgebildete Wurzeltheile in's Auge fassen, die Wellung aufweisen — und nur solche sind bei den obigen Angaben über das Vorkommen der Endodermiswellung in Betracht gezogen — so haben diese, wie schon auseinandergesetzt wurde, immer auch Verkürzung erlitten und zeigen eine entsprechende Gewebespannung. Die Elemente des Gefässbündelstranges haben das Bestreben, sich zu verlängern, und führen die Verlängerung aus, sobald sie von der Rinde befreit werden. Die mit ihnen in Verbindung gebliebene Endodermis verlängert sich hierbei ebenfalls, wobei dahingestellt bleiben mag, ob activ oder passiv. Wenn man nun aus dem so verlängerten Centralstrange ein Präparat anfertigt, in welchem die Endodermis mit mehr oder weniger Gefässbündelmasse vereinigt ist, so sind in einem

solchen Präparate die Endodermiszellen immer etwas gedehnt und daher immer länger, als wie sie in der intacten Wurzel waren. Nichtsdestoweniger zeigen sie die Wellung. Die Wellung ist also in der unverletzten Wurzel schon vorhanden, auf keinen Fall ist sie darin geringer, eher stärker. Da auch Theile der Endodermis, welche von anderen Elementen ganz frei präparirt sind, augenscheinlich die gleiche Stärkung der Wellung aufweisen, wie entsprechende, welche mit beliebig viel Strangelementen noch in Verbindung geblieben sind, so zeigt dies, dass die Verschiedenheit, welche zwischen der Wellung in der isolirten Endodermis und der in der intacten Wurzel befindlichen besteht, ziemlich unbedeutend sein muss, und bei der vorliegenden Frage unberücksichtigt bleiben kann.

Von der durch die besprochene Analogie zwischen Endodermiswellung und Wurzelcontraction begründeten Vermuthung ausgehend, dass die Wellung der Endodermiswände durch Verkürzung der Wurzel verursacht werde, habe ich versucht, ob es möglich sei, die Wellung durch künstliche Eingriffe herbeizuführen oder zu unterdrücken.

Bei allen Wurzeln, auch bei solchen, in denen in späteren Entwicklungsstadien starke Wellung aufzutreten pflegt, sind innerhalb der wachsenden Region und an der hinteren Grenze derselben die Endodermiswände vollkommen geradlinig. Die Wellung der Wände tritt, wie schon bemerkt, erst eine gewisse Strecke hinter der Grenze der Wachstumsregion ein. Man kann nun durch Plasmolyse mit wasserentziehenden Mitteln die Turgorspannung in den Zellen der Wachstumsregion aufheben und dadurch eine vorzeitige Verkürzung der Endodermiszellen veranlassen. In dem Augenblicke aber, wo dies vor sich geht, legt sich der mittlere Längsstreifen der radialen Längswände dieser Zellen in Falten und bildet eine Wellung, die zwar verhältnissmässig schwach ist, aber derjenigen ganz ähnlich ist, welche auf natürlichem Wege im Laufe der Entwicklung entsteht. Die Zellen aller übrigen Gewebe, welche den betreffenden Wurzeltheil zusammensetzen, verkürzen sich ebenfalls, jedoch ohne jene charakteristische Wellenbildung, so dass die Endodermis in den jugendlichen Wurzeltheilen, in denen sie sich auf Längsschnitten noch nicht sehr scharf von dem umgebenden Gewebe unterscheidet, an der genannten Eigenthümlichkeit sofort zu erkennen ist. Wenn die Plasmolyse durch Auswaschen mit reinem Wasser wieder aufgehoben wird, so verschwindet, sobald sich die Zellen wieder strecken, auch die Wellung. Dieselbe kann darauf ein zweites Mal herbeigeführt werden. Diese künstlich hervorgerufene Wellung tritt in ganz gleicher Weise auf in Wurzeln, welche im natürlichen Verlaufe sie später von selbst annehmen (*Iris Pseudacorus*, *Phaedranassa chloracea*), wie auch in solchen, bei denen sie sich niemals von selbst bildet (*Paris quadrifolia*, *Zea Mays*, *Oncidium nubigenum*). Bei *Richardia africana*, *Iris Pseudacorus*; *Elisena ringens*, *Phaedranassa*

*chloracea*, *Zea Mays* beobachtete ich beim Eintreten der Wellung durch Plasmolyse eine gleichzeitige Verkürzung der Endodermiszellen bis zu 8 pCt. ihrer ursprünglichen Länge, je nach dem Orte, welchem das Präparat entstammte. Die Wellung der Membran bildet sich innerhalb der Wachstumsregion auch dann, wenn die Endodermiszellen durch den Schnitt geöffnet werden, wodurch ja ebenfalls der Turgor aufgehoben wird. Jedoch tritt in diesem Falle die Wellung nur dann klar hervor, wenn die Endodermiszellen nicht mit anderen turgescen-ten Zellen der umgebenden Gewebe noch in Verbindung stehen. Man muss also in allen diesen Fällen die Verkürzung der in gespanntem Zustande befindlichen Zellhaut als die Ursache der Wellenbildung ansehen.

Um zu prüfen, ob durch Verhindern der Wurzelcontraction das Auftreten der Wellung beeinflusst würde, schnitt ich an jungen Wurzeln wenig hinter der Grenze der Wachstumsregion die Rinde bis nahe an den Centralstrang weg. Die Entwicklung der Wurzeln war hierdurch nicht merklich gestört. Dieselben verkürzten sich stark oberhalb und unterhalb des entrindeten Theiles in der Weise, wie es oben als Regel angegeben wurde. Der entrindete Theil verkürzte sich indessen viel weniger als die Strecken über und unter ihm; eine geringe Contraction trat an demselben ebenfalls auf, weil es schwer durchführbar ist, den Gefässbündelstrang in jungen Wurzeltheilen gänzlich vom Rindengewebe zu entblößen, und die geringe an ihm haftende Rindenmenge genügt, um eine nicht unerhebliche Contraction herbeizuführen. Nach mehreren Wochen oder Monaten (je nach der Natur des Objectes) untersuchte ich die Endodermis dieser Wurzeln und fand regelmässig, dass der entrindete Theil eine viel schwächere Wellung besass, als die intact gebliebenen Theile oberhalb oder unterhalb desselben. Als Beispiel diene ein Versuch mit einer Wurzel von *Phaedranassa chloracea*. Nahe der Wurzelbasis wurde die Rinde ringsum bis an den Centralstrang abgeschnitten. Auf der entrindeten Stelle, sowie oberhalb und unterhalb derselben wurden Strecken von je 2 cm Länge markirt. Nach drei Monaten, nach vollständiger Beendigung der Contraction, hatte sich die 2 cm lange Strecke oberhalb des entrindeten Theiles auf 10 mm (um 50 pCt.), diejenige auf dem entrindeten Stücke auf  $19\frac{1}{2}$  mm (um  $2\frac{1}{2}$  pCt.), diejenige unterhalb des letzteren auf  $9\frac{1}{2}$  mm (um  $52\frac{1}{2}$  pCt.) verkürzt. Die Wellung war in dem entrindeten, um  $2\frac{1}{2}$  pCt. verkürzten Stücke sehr schwach, hingegen stark in den um 50 und  $52\frac{1}{2}$  pCt. verkürzten Strecken.

Da man indessen glauben könnte, dass die frühzeitige Entfernung der Rinde auf die Entwicklung der Endodermis einen störenden Einfluss habe, so entfernte ich an anderen Wurzeln die Rinde nur so weit, dass zwei schmale, gegenüberliegende Längsstreifen derselben übrig blieben, welche die intacten Wurzeltheile mit einander verbanden.

Natürlich verursachten diese stehenbleibenden Rindenstreifen eine ziemlich bedeutende Verkürzung, blieben aber hinter der Verkürzung der nicht entrindeten Theile der Wurzel noch immer weit zurück. Nachdem die Contraction zu Ruhe gekommen war, stellte ich auch an diesen Wurzeln innerhalb der stehengebliebenen Rindenstreifen das Vorhandensein einer viel schwächeren Wellung fest, als in den ganz unversehrten Wurzeltheilen oberhalb und unterhalb derselben.

Ferner verhinderte ich an Wurzeltheilen von *Phaedranassa chloracea* und *Elisena ringens*, welche normaler Weise mässige Verkürzung zeigten, die letztere dadurch, dass ich unmittelbar hinter der wachsenden Region Holzstückchen an die Oberfläche der Wurzel anleimte. Diese unterdrückten die Contraction durch ihren Widerstand vollständig. Als ich nach mehreren Wochen die Wurzeln untersuchte, zeigte sich, dass innerhalb jener Strecken, die sich nicht hatten zusammenziehen können, die Wellung vollständig ausgeblieben war, so dass die Zellwände der Endodermis durchaus gradlinig verliefen. Sowohl oberhalb als auch unterhalb der präparirten Strecke war die Wellung in normaler Weise zur Ausbildung gekommen. Es hatte also hier das blosse Ausbleiben der Wurzelcontraction das Ausbleiben der Endodermiswellung zur Folge.

Auch manche Stengelorgane besitzen eine Endodermis, welche, soweit bekannt, im Bau mit derjenigen der Wurzeln übereinstimmt. Eine der Wurzelcontraction gleichartige, nachträgliche Verkürzung ist für Stammorgane nicht bekannt. Desgleichen habe ich an keinem erwachsenen Stengel Wellung der Endodermis gefunden. So fehlt dieselbe in den Stengeln von *Potamogeton natans* und *Elodea canadensis*, den Ausläufern von *Oxalis acetosella*, den Rhizomen von *Mercurialis perennis*, *Sparganium ramosum*, *Iris Pseudacorus*, *Carex acuta*, *Paris quadrifolia*, *Majanthemum bifolium*, *Convallaria majalis*. Die wachsende Region der Stengelorgane verhält sich aber rücksichtlich der Turgor- dehnung wie die Wachstumsregion der Wurzeln. Durch Steigerung des Turgors verlängert sie sich, durch Aufheben desselben wird sie verkürzt. Es ist daher zu erwarten, dass dieselbe bei Beseitigung des Turgors und damit gegebener Contraction der Zellwände auch Wellung in der Endodermis hervortreten lasse. In der That ist dieses der Fall. Denn an Endodermiszellen der Wachstumsregion der Rhizome von *Convallaria majalis* und *Majanthemum bifolium*, sowie des Stengels von *Elodea canadensis* beobachtete ich bei Plasmolyse immer das sofortige Auftreten der Wellung an den radialen Längswänden.

### III.

Aus den im Vorbergehenden mitgetheilten Beobachtungen glaube ich den Schluss ziehen zu dürfen, dass die Wellung der Endodermis eine Folge der Contraction der Wurzel ist. Auf Grund dieser Anschauung lässt sich die Wellung in folgender Weise erklären.

In der Wachstumsregion der Wurzel bildet sich in den radialen Längswänden und den Querwänden der Endodermis ein mittlerer, rings um die Zellen laufender Streifen aus, welchem die Eigenthümlichkeit zukommt, sich bei Verkürzung dieser Wände in Falten zu legen. Durch künstliche Verkürzung der in der wachsenden Region in gespanntem Zustande befindlichen Zellhaut kann man daselbst diese Faltenbildung bei allen Wurzeln hervorrufen. Auf natürlichem Wege tritt dieselbe aber nur bei einer beschränkten Anzahl von Wurzeln, und auch bei diesen oft nur in bestimmten Regionen, ein. Wo die Wurzel sich nicht nachträglich zusammenzieht, da verharren die Endodermiszellen in der Ausdehnung, welche sie durch das Längenwachsthum erreicht haben, nachdem die in der Wachstumsregion herrschende Längsspannung der Zellhäute durch Wachsthumsvorgänge in derselben aufgehoben ist. Die Endodermis derartiger Wurzeln oder Wurzeltheile besitzt in Folge dessen keine Wellung. Dasselbe gilt für die mit typischer Endodermis ausgestatteten Stengelorgane. Wo die Wurzel aber nach Beendigung des Längenwachsthums eine Contraction durchmacht, da werden die Längswände der Endodermis langsam und gleichmässig, aber mit grosser Kraft in der Längsrichtung zusammengeschoben. Diese Verkürzung geht an den Aussen- und Innenwänden ohne auffallende Folgen vor sich. Die radialen Längswände der Endodermis aber, sowie die schief liegenden Querwände kommen in eine ähnliche Lage, wie in der Wachstumsregion bei Plasmolyse; bei ihrer Verkürzung tritt, wegen der eigenthümlichen Beschaffenheit des in ihnen vorhandenen Streifens, die charakteristische Faltenbildung auf. Wird die Contraction an mit Verkürzungsvermögen begabten Wurzeltheilen künstlich unterdrückt, so unterbleibt die Wellenbildung ebenfalls. Erreicht die Contraction auf natürlichem Wege ein geringes Mass, oder wird sie künstlich beschränkt, so bleibt auch die Wellenbildung schwach. Wird die Contraction stark, so nimmt in gleichsinniger Weise auch die Stärkung der Wellung zu. Daher erreicht dieselbe in jenen Wurzeltheilen, die specielle Contractionsorgane darstellen, ihr höchstes Mass.

Es erklärt sich auch hiermit das Verhalten der Querwände, wonach die Wellung derselben umso mehr an Stärke derjenigen der Radialwände gleichkommt, je schiefwinkliger sie zu diesen stehen, je mehr sie sich also in ihrer Richtung den letzteren nähern. Wenn sie genau rechtwinklig zu den Längswänden stehen, so hat die Contraction der Wurzel keine Wirkung auf sie; je mehr sie sich aber von dieser Lage entfernen, um so grösser ist der Bruchtheil der in der Längsrichtung stattfindenden Verkürzung, welche in ihre Richtung fällt, um so stärker auch ihre Wellung.

Weil der mittlere Längsstreifen der radialen Längswände und der Querwände schon innerhalb der wachsenden Region beginnt sich in der Weise auszubilden, welche ihn zur Bildung der Wellung befähigt,

so wird, ähnlich wie es mit den Formveränderungen der Elemente der Rinde und des Gefässbündelstranges geschieht, die einmal bei der Verkürzung frühzeitig entstandene Verbiegung der Zellhaut durch darauf folgende Wachstumsvorgänge oder Umlagerungsprocesse in derselben so fixirt, dass sie nicht wieder rückgängig gemacht werden kann. Daher bleibt in älteren Endodermiszellen die Wellung wesentlich in der Weise, wie sie im lebenden intacten Organe vorhanden ist, auch erhalten, wenn jene Zellen aus dem Verbande der sie umgebenden Gewebe gelöst werden. Bei jenen Endodermen, deren Zellen später, nachdem Contraction und Wellenbildung bereits weit vorgeschritten sind, secundäre Wandverdickungen bilden, wie bei *Lilium*, *Anthericum*, *Iris*, ist dieses besonders leicht erklärlich; denn bei diesen werden die Biegungen der primären Membran durch die Verdickungsschichten gewissermassen verpackt und so ihre Form festgehalten. Dünnwandige Endodermen, wie diejenigen von *Arum*, *Leucöium* oder *Caltha*, verhalten sich indessen ganz ebenso.

Unter den verschiedenen Gründen, welche gegen die Annahme sprechen, dass die Wellung durch Volumenvermehrung des CASPARY'schen Streifens entstehe, ist es besonders das Fehlen der Wellung auf den zur Längsaxe der Wurzel rechtwinklig gestellten Querwänden, welche doch den gleichen Bau besitzen wie die radialen Längswände. Man könnte einwenden, dass bei der Contraction der Wurzel eine Zunahme des Querdurchmessers des Centralstranges erfolgen und dadurch die Faltenbildung der Querwände durch Dehnung in tangentialer Richtung aufgehoben werden müsse. Eine Zunahme des Umfanges im Centralstrang findet allerdings sicherlich statt; dieselbe ist aber ganz gewiss viel zu unbedeutend, als dass sie hinreichen würde, um eine einigermassen erhebliche Faltenbildung nicht aufkommen lassen zu können.

Zweitens spricht gegen die genannte Annahme die ganz auffällige Beziehung, welche zwischen Wellung der Endodermis und Wurzelcontraction besteht. Allerdings könnte man meinen, es sei eben die Intensität der Volumenvergrößerung des CASPARY'schen Streifens in verschiedenen Regionen der Wurzel verschieden, und die Uebereinstimmung der Abstufungen der Wellung mit denen der Wurzelcontraction sei nur eine zufällige. Aber diese Annahme wird hinfällig, nachdem es sich gezeigt hat, dass nur das Mass der Contraction die Stärke der Wellung bestimmt, dass aber der Ort an sich für die letztere nicht von Bedeutung ist. Denn würde dieses der Fall sein, so wäre kein Grund ersichtlich dafür, dass in den oben erwähnten Versuchen die Wellung in den an der Verkürzung gehinderten Strecken sich nicht in derselben Stärke ausgebildet hatte, wie in den benachbarten, unberührt gelassenen Stellen.

Es kann schliesslich noch die Frage gestellt werden, worin denn

die Eigenthümlichkeit besteht, welche die Membran der Endodermis zur Bildung der Wellung befähigt.

Aus den an der Endodermis gemachten Erfahrungen kann man, wie ich glaube, auf die Bedingung schliessen, welche in der Beschaffenheit der Zellhaut gegeben sein muss, um bei eintretender Contraction die wellenförmige Verbiegung eintreten zu lassen. Diese Bedingung muss in allen Wurzeln, von denen im Vorhergehenden die Rede war, gegeben sein, mag im natürlichen Verlaufe die Wellung wirklich eintreten, wie bei *Lilium*, oder ganz ausbleiben, wie bei *Paris*. Es muss, worauf SCHWENDENER<sup>1)</sup> schon hingewiesen hat, in dem CASPARY'schen Streifen eine Substanz vorhanden sein, welche in geringerem Grade contractionsfähig ist, als die Substanz der Lamellen, welche sich ausserdem an der Zusammensetzung der Zellhaut betheiligen. Wenn daher eine Lamelle, mit welcher der weniger contractionsfähige Streifen in Verbindung steht, aus einem ursprünglich gedehnten Zustande in seine normale Ausdehnung versetzt wird (so in der wachsenden Region bei Plasmolyse), oder von letzterer ausgehend noch verkürzt wird (so im erwachsenen und sich verkürzenden Wurzeltheile), dann muss, sobald die Contraction ein gewisses Mass überschreitet, der Streifen von geringerer Contractionsfähigkeit seitliche Ausbiegungen machen.

Man kann diese Erscheinung an einer Verbindung von Kautschuklamellen darstellen. Dehnt man zwei Kautschukbänder um ein gleiches Mass aus und klebt in diesem Zustande ein anderes, schmäleres in seiner gewöhnlichen Ausdehnung zwischen dieselben hinein, so dass alle drei ein Ganzes bilden, und lässt das Ganze sich später wieder zusammenziehen, so verursacht das mittlere Band eine regelmässige Wellung, die sich nach beiden Rändern hin abflacht, eine Wellung von ganz derselben Form, wie man sie in plasmolysirten Endodermiszellen der wachsenden Region oder in verkürzten Endodermiszellen der älteren Wurzeltheile beobachtet.

Was ist nun jene wenig contractionsfähige Substanz ihrer chemischen Natur nach? Es ist bekannt, dass die Wandung der typischen Endodermiszellen, sowie jene der Korkzellen, sich zusammensetzt aus einer Mittellamelle, einer Korklamelle und einer zu innerst liegenden Celluloselamelle. Der Verkorkungsprocess beginnt in der wachsenden Region an der sich zur Korklamelle ausbildenden Schicht, immer zuerst in dem mittleren, der Innenwand etwas genäherten Streifen der radialen Längswände und der Querwände. Die Mittellamelle, welche die beiden sich gegenüberliegenden Korkstreifen benachbarter Zellen trennt, nimmt nach den Untersuchungen V. WISSELINGH's<sup>2)</sup> an der Verpackung keinen Theil. Nun ist andererseits von SCHWENDENER<sup>3)</sup> die Ansicht ver-

1) l. c.

2) l. c. p. 152, 161, 175.

3) l. c. p. 40.

treten worden, dass die Membranen einer grossen Zahl von Korkarten zwar von grosser Festigkeit, aber von geringer Dehnbarkeit seien, die meist nicht über 2 pCt. betrage. Da man nun annehmen kann, dass in den Korklamellen die geringe Dehnbarkeit mit geringer Contractionsfähigkeit verbunden ist, und da andererseits im CASPARY'schen Streifen eine Substanz von relativ geringer Contractionsfähigkeit enthalten sein muss, so ist es nicht unwahrscheinlich, dass die in demselben vorhandene Korksubstanz eben derjenige Bestandtheil ist, welcher die Verbiegungen desselben veranlasst. Dass die Wellung auch in solchen Zellen, wo sich im ganzen Umfange derselben eine Korklamelle bildet, nur in jenem mittleren Streifen zu Stande kommt, wäre dann erklärlich einmal durch die Thatsache, dass dieser Streifen viel früher verkorkt als die übrigen Theile derselbe Lamelle, der Einfluss der Contraction der Wurzel sich also viel eher in demselben geltend machen kann, und zweitens durch die Annahme, dass in diesem selben Streifen eine viel stärkere Verkorkung Platz griffe, als in den übrigen Theilen der Korklamelle. Ob diese letztere Erklärungsweise in der That die richtige ist, bedarf noch eingehenderer Untersuchung.

## 12. S. Gjurašin: Ueber die Kerntheilung in den Schläuchen von *Peziza vesiculosa* Bulliard.

Mit Tafel VII.

Eingegangen am 15. Februar 1893.

Die indirecte Kerntheilung ist bis jetzt unter den Pilzen nur bei *Exoascen* näher bekannt geworden. SADEBECK<sup>1)</sup> hat als der erste die Karyokinese bei *Exoascus* constatirt und später hat FISCH<sup>2)</sup> dieselbe näher beschrieben.

Ich bin bereits zwei Jahre auf der Suche nach karyokinetischen Bildern in den Schläuchen von *Peziza*. Endlich kam ich zu sicheren Resultaten nach Anwendung der von FLEMMING und HERRMANN angegebenen Färbungsmethoden, wie solche in ZIMMERMANN's „Botanische Mikrotechnik“ S. 181—182 beschrieben sind. Wie wir später sehen werden, habe ich mit dieser Methode einige Thatsachen aufgefunden,

1) Jahrbücher d. wissenschaftlichen Anstalten zu Hamburg für das Jahr 1883. Hamburg, 1884. pag. 101.

2) Bot. Zeitung, 1885, pag. 50—51.

### Berichtigungen.

Seite 94 lies in der Ueberschrift statt „Endodermis der Zellen“ „Endodermis der Wurzeln“.

„ 190 lies in Anm. 4 „Spermatozoen einiger Wirbelthiere“ statt „Schmarotzer einiger Wirbelthiere“.

„ 194 Zeile 16 von unten lies „Wenn auch den“ statt „Wenn durch die“.

„ 194 „ 14 von unten lies „bieten doch die bekannten Thatsachen“ statt „bieten sie doch den bekannten Thatsachen“.

„ 209 „ 13 von oben lies „von der . . . Construction zulässig. Zu . . .“ statt „von der Construction. Zulässig zu . . .“.

„ 327 „ 10 von unten im Texte lies „SCHROETER“ statt „SCHOETER“.

„ 462 „ 6 von oben lies „prägnant“ statt „drägnant“.

„ 541 Zeile 3 von oben setze „*Synchytrium papillatum*“ statt „*Erodium cicutarium*“.

„ 566 „ 13 von unten lies „geschlechtslose“ statt „geschlechtliche“.

Auf Tafel II ist die auf Fig. 2 geschlossen dargestellte Schlinge der *Lathraea*-Wurzel auf ein Versehen des Lithographen zurückzuführen.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1893

Band/Volume: [11](#)

Autor(en)/Author(s): Rimbach A.

Artikel/Article: [Ueber die Ursache der Zellhautweilung in der Endodermis der Zellen. 94-113](#)