

Mittheilungen.

53. A. Rimbach: Ueber die Ursache der Zellhautwellung in der Exodermis der Wurzeln.

Eingegangen am 1. August 1893.

In den Wurzeln vieler monocotylen und dicotylen Pflanzen bildet sich unmittelbar unter der Epidermis ein gewöhnlich aus einer, manchmal auch aus mehreren Zellschichten bestehendes Gewebe aus, welches das Rindengewebe aussen rings umgiebt und charakterisirt ist durch das Fehlen von Intercellularräumen und durch die Verkorkung gewisser Schichten seiner Zellwandungen auf dem ganzen Umfange derselben. Man hat diesem Gewebe den Namen Exodermis gegeben. In den genannten Eigenschaften hat die Exodermis Aehnlichkeit mit der das Rindengewebe nach innen vom Gefässbündelstrang abgrenzenden Endodermis. Auch eine dritte Eigenthümlichkeit ist beiden Geweben gemeinsam. Die Exodermis zeigt nämlich in vielen Fällen bei mikroskopischer Betrachtung des Tangentialschnittes der Wurzel eine Wellung ihrer radialen Längswände, in ähnlicher Weise, wie dies bei der Endodermis zu finden ist. Die Wellen laufen hier wie dort in der Längsrichtung der Wurzel. Von jenen der Endodermis unterscheiden sich aber diese Wellen einigermassen dadurch, dass sie in der radialen Richtung in ziemlich gleich bleibender Stärke bis an die Kante der Aussen- und Innenwand heranreichen, in manchen Fällen sogar noch auf diesen letzteren selbst vorhanden sind, während sie in der Endodermis sich immer auf ein mittleres Band der radialen Längswände beschränken. Auf dem Radialschnitte der Wurzel erscheinen sie als in radialer Richtung verlaufende Streifen. Bei *Polianthes tuberosa*, *Agave americana*, *Fourcroya gigantea* und *Asparagus officinalis*, wo die Exodermis in den basalen Theilen der stammbürtigen Wurzeln zweischichtig bis dreischichtig ist, findet sich die Wellung an den radialen Längswänden sämtlicher Schichten, in der innersten allerdings nur in geringem Masse.

Durch die vorliegende Untersuchung soll die Frage beantwortet werden, ob die beschriebene Wellung der Exodermis auf inneren Bildungsursachen der Zellhaut beruht, oder ob sie durch äussere Einwirkung hervorgebracht wird¹⁾.

1) Die Abhandlung von VUILLEMIN, L'exoderme, Bull. de la soc. bot. de France, 1886, war mir leider nicht zugänglich, weshalb ich nicht weiss, was der Autor derselben etwa über den vorliegenden Gegenstand sagt.

Ganz dieselbe Frage habe ich bereits in Bezug auf die Endodermis behandelt¹⁾; da ich bei Prüfung der Endodermiswellung zu dem Schlusse gelangt war, dass dieselbe nicht durch eine in der Zellhaut liegende Ursache, sondern durch eine äussere Einwirkung, nämlich die Contraction der betreffenden Wurzeltheile, zu Stande komme, so war es wahrscheinlich, dass auch die Erscheinung, welche uns hier beschäftigt, derselben Ursache ihr Entstehen verdanke.

Die Wellung, welche man bei mikroskopischer Betrachtung an den aus dem natürlichen Gewebeverbande herausgenommenen Stücken der Exodermis beobachtet, besteht auch an der unversehrten Wurzel, und zwar auch in derselben Stärke. Denn wenn man auf dem Periderm einer intacten Wurzel eine gewisse Strecke markirt und misst, und dann die Exodermis dieser Strecke durch einen Schnitt abträgt, so findet man bei darauf folgender Messung, dass jene Strecke sich nicht verkürzt hat. Daher ist die etwaige Annahme, dass die Wellung erst bei der Präparation durch in der Längsrichtung stattfindende Verkürzung der Zellwände sich bilde, unbegründet. Denn es müsste eine sehr bemerkbare Contraction stattfinden, wenn die Zellwände aus der geradlinigen plötzlich in eine so stark gewellte Form übergehen sollten.

Bei allen Wurzelregionen, welche, vollständig entwickelt, Wellung der Exodermiswände besitzen, ist diese Wellung unmittelbar am hinteren Ende der wachsenden Region noch nicht vorhanden. Sie entwickelt sich von hier aus mit zunehmendem Alter zu immer bedeutenderer Stärke. Ich habe nun durch directe Messung an der unbeschädigten Wurzel festgestellt, dass bei Wurzelregionen, welche solche Wellung bilden, immer kurz hinter der wachsenden Region eine Contraction in der Längsrichtung eintritt, die sich ebenfalls allmählich verstärkt. Das ist zum Beispiel der Fall bei den dicken Basaltheilen der Wurzeln von

1) Vergl. meine Mittheilung „Ueber die Ursache der Zellhautwellung in der Endodermis der Wurzeln“ in diesen Berichten, B. XI, p. 94, — Es sei hier eine Berichtigung zu dieser Abhandlung eingefügt. Es heisst daselbst p. 109: „Eine der Wurzelcontraction gleichartige, nachträgliche Verkürzung ist für Stammorgane nicht bekannt.“ Das ist unrichtig. Aus der Angabe von V. STROEVER in einer Abhandlung „Ueber die Verbreitung der Wurzelverkürzung“ p. 42, welche erst nach Veröffentlichung meiner genannten Mittheilung in meine Hände kam, ersehe ich, dass VAN TIEGHEM Contraction an kriechenden Aroideenstämmen beobachtet hat; dergleichen schliesst V. STROEVER auf Contraction des basalen, älteren Stengeltheiles von *Gentiana lutea* aus der beim Liegen im Wasser erfolgenden Verkürzung des Stengels und aus der Ausdehnbarkeit des Periderms desselben. Ich selbst beobachtete darauf am hypocotylen Gliede der Keimpflanzen von *Foeniculum officinale* und *Petroselinum sativum* mittels Messung an der intacten, in Erde vegetirenden Pflanze eine Verkürzung von 15 pCt. innerhalb dreier Wochen. Bekanntlich verkürzt sich auch die Wurzel dieser Pflanzen sehr bedeutend. Die Verkürzung des hypocotylen Gliedes und auch anderer Stengeltheile scheint bei ähnlich organisirten Pflanzen überhaupt verbreitet zu sein.

*Phaedranassa chloracea*¹⁾. Ich habe daher an dieser Pflanze geprüft, ob die Wellenbildung in der Exodermis unterbleibt, wenn die Verkürzung der betreffenden Wurzelregion verhindert wird, und desgleichen, ob die Wellung auf einer niederen Stufe der Ausbildung verliert, wenn von diesem Zeitpunkte an ein Fortschreiten der Verkürzung unmöglich gemacht wird.

An aus der Erde gehobenen Pflanzen der genannten Art legte ich um den basalen Theil der ganz jungen 2—4 cm langen Wurzeln einen Gypsverband an, welcher das hintere Ende der wachsenden Region sowie die weiter zurückliegende, noch unverkürzte Zone umschloss. Unter natürlichen Verhältnissen pflegt in der hier eingeschlossenen Zone der Wurzel eine Verkürzung von 50—70 pCt., starke Wellung in Exodermis und Endodermis und starke Peridermfaltung einzutreten. Bei anderen Wurzeln brachte ich den Gypsverband an etwas älteren Theilen an, bei denen schon geringe Verkürzung und schwache Wellenbildung aufgetreten war. Die Pflanzen wurden so cultivirt, dass nur ihre aus der Gypsumhüllung hervorragenden Wurzelspitzen in Erde weiter wuchsen, während alles Uebrige sich in der Luft befand. Wie ich mich durch Messung überzeugte, hatte auch nach zwei Monaten noch keine bemerkbare Verkürzung des in der Gypsumhüllung befindlichen Wurzeltheiles stattgefunden, während dies in sehr beträchtlichem Masse (ca. 50 pCt.) der Fall bei solchen Wurzeln war, welche sich unter denselben Verhältnissen, aber ohne Gypsverband hatten entwickeln können. Nach Verlauf von 8 Wochen wurden die Wurzeln der mikroskopischen Prüfung unterzogen. Dabei stellte sich heraus, dass in denjenigen Wurzeltheilen, die unmittelbar hinter der wachsenden Region den Gypsverband erhalten hatten, die Wellung der Exodermis meist vollständig ausgeblieben und nur stellenweise äusserst schwach aufgetreten war, während sie in den verkürzten Strecken oberhalb und unterhalb des Gypsverbandes sich in normaler Weise stark ausgebildet hatte²⁾; dass ferner bei jenen, welche in vorgeschrittenerem Alter an der Verkürzung behindert worden waren, die Wellung schwach vorhanden und auf derselben Stufe stehen geblieben war, auf der sie sich zum Zeitpunkte der Operation befunden hatte, während sie in den vom Gypsverbande freigebliebenen Stellen in unmittelbarer Nähe normaler Weise vorgeschritten war.

Denselben Erfolg hatte das beschriebene Experiment bei *Elisena ringens* und *Hymenocallis calathina*.

1) Vergl. meine citirte Mittheilung, p. 96 u. folg.

2) Auch die radialen Längswände der Endodermis waren innerhalb dieser mit Gypsverband versehenen Strecken vollkommen geradlinig geblieben oder wiesen nur stellenweise ganz schwache Wellung auf; ausserhalb der präparirten Strecke hatten sie die normale, starke Wellung ausgebildet.

Mit dem Resultate des genannten Experimentes steht auch das natürliche Vorkommen der Exodermiswellung in Einklang.

Zuerst ist die allgemeine Thatsache hervorzuheben, dass in der Exodermis aller jener Wurzeln, welche sich nicht contrahiren, die Wellung durchaus fehlt. Das Fehlen der Contraction habe ich durch directe Messung an der intacten, mit der Pflanze in Verbindung stehenden und normal vegetirenden Wurzel festgestellt für *Colchicum auctumnale*, *Paris quadrifolia*, *Majanthemum bifolium* (hier gilt dies nur für die von den horizontal im Boden kriechenden Rhizomtheilen ausgehenden Wurzeln), *Bomarea Caldasiana*, für die dünnen, fadenförmigen Wurzeln von *Tigridia pavonia* und *Gladiolus communis*, für *Oncidium nubigenum*, *Epipactis latifolia*, *Scirpus totora*. Alle diese Wurzeln haben eine Exodermis mit einfach geradlinigen Wänden.

Zweitens ist von Wichtigkeit der Umstand, dass die Wellung auf den Querwänden der Exodermis immer dann fehlt, wenn diese genau oder annähernd zu der Längsaxe der Wurzel rechtwinklig stehen. Stehen sie schief zu derselben, so nähert sich die Stärke ihrer Wellung mit dem Grade ihrer Schiefstellung mehr und mehr der Stärke der Wellung auf den Längswänden. Man kann das besonders gut bei *Lilium Martagon* beobachten. Die Exodermis verhält sich in dieser Beziehung genau so wie die Endodermis¹⁾.

Ferner ist zu beachten, dass im vollständig ausgewachsenen Zustande aller jener contractilen Wurzeln, in denen die Contraction nicht in derselben Stärke in verschiedenen Theilen einer Wurzel oder in verschiedenen Gliedern eines Verzweigungssystems auftritt, die Wellung in gleichem Sinne sich stärker oder schwächer ausgebildet zeigt. Bei einer grossen Zahl von Pflanzen ist nämlich, wovon ich mich durch Messung an der normal vegetirenden Wurzel überzeugte, die Contraction im Basaltheile am bedeutendsten und wird nach dem Spitzentheile zu immer geringer. Die Differenz zwischen der Contractionsstärke des Basal- und Spitzentheiles der Wurzel ist bei manchen Pflanzen sehr gross (*Lilium*, *Elisena*, *Gladiolus*), bei anderen sehr gering oder auch gar nicht vorhanden (*Asparagus*, *Chlorophytum*, *Agapanthus*). Bei Verzweigungssystemen erreichen die Seitenwurzeln an den von mir untersuchten Pflanzen gewöhnlich die Stärke der Contraction ihrer Mutterwurzeln nicht, so dass die Stärke der Contraction mit dem Grade der Verzweigung abnimmt. Ganz dieselben Verhältnisse bestehen in der Stärke der Exodermiswellung, sowohl was die verschiedenen Zonen einer und derselben Wurzel, als auch die verschiedenen auseinander hervorgehenden Verzweigungsglieder betrifft. In vielen Fällen nimmt dabei die Wellung in den äussersten Wurzelnenden oder in den Nebenwurzeln bis zum gänzlichen Schwinden ab.

1) Vergl. meine citirte Mittheilung, p. 106 und 110.

In diesem Verhalten zeigt die Exodermis ebenfalls grosse Aehnlichkeit mit der Endodermis.

Das hier beschriebene Verhalten der Exodermis fand ich in den Wurzeln folgender Pflanzen: *Lilium Martagon*, *Allium porrum*, *A. ursinum*, *Anthericum Liliago*, *A. ramosum*, *Chlorophytum spec.*, *Polygonatum officinale*, *P. multiflorum*, *Convallaria majalis* (hier nur bei den stärkeren, von der Basis der aufrechten Sprosse ausgehenden Wurzeln), *Asparagus officinalis*, *Tritoma uaria*, *Agapanthus umbellatus*, *Leucoïum vernum*, *Elisena ringens*, *Phaedranassa chloracea*, *Stenomesson aurantiacum*, *Chlidanthus fragrans*, *Agave americana*, *Fourcroya gigantea*, *Polygonatum tuberosum*, *Iris pseudacorus*, *Gladiolus communis*, *Tigridia pavonia*, *Echinodorus spec.*, *Arum maculatum*, *Caladium bicolor*, *Richardia africana*, *Sparanium ramosum*, *Mercurialis perennis*, *Anemone silvestris*, *Caltha palustris*, *Ranunculus lanuginosus*. Bei *Gladiolus* und *Tigridia* handelt es sich hier nur um die dicken, rübenförmigen Wurzeln.

Ausserdem ist noch ein Umstand bemerkenswerth, durch den die Wellenbildung in der Exodermis von jener der Endodermis einiger-massen abweicht, und welcher zur Beurtheilung der Ursache beider von Bedeutung ist. Wie schon gesagt, verstärkt sich die mit dem Beginne der Contraction anhebende Wellung der Exodermis gleichsinnig mit der ersteren, wie dasselbe auch mit der Wellung der Endodermis der Fall ist. Während aber die Steigerung der Endodermiswellung erst mit dem Aufhören der Contraction der Wurzel ihr Ende erreicht, bleibt die Wellung der Exodermis bei vielen Wurzeln auf einer bestimmten Stufe der Entwicklung stehen, während die Contraction der Wurzel noch weiter geht. Es ist dies nämlich bei jenen Wurzeltheilen der Fall, bei denen nach Erreichen eines bestimmten Contractions-masses die bekannte Querrunzelung des Periderms eintritt. Beim Entstehen dieser Runzelung löst sich nämlich ein äusserer Gewebehohl-cylinder, der aus der Epidermis, falls sie persistirt, aus der Exodermis und einer gewissen Anzahl Rindenzellschichten besteht, die sich nicht an der Contraction betheiligen, aus dem festen Verbande mit dem inneren, sich zusammenziehenden Rindengewebe los. Dieses ganze passive Gewebe wird nun in immer höher werdende und enger an einander rückende Falten gelegt. Dadurch werden die Längswände der Exodermis dem verkürzenden Einfluss der Contraction entzogen, und die ganze vom thätigen Rindengewebe abgehobene Gewebemasse setzt nun in ihrer Gesammtheit die Faltenbildung fort, welche in den Membranen der Exodermis an diesem Zeitpunkte ihr Ende erreicht hat.

Ich fand dem entsprechend an jungen Basaltheilen starker Wurzeln von *Phaedranassa chloracea*, welche eine Verkürzung von etwa 30 pCt. auf den Centimeter erlitten hatten und noch keine Peridermfaltung besaßen, die Wellung der Exodermis von der Länge von durchschnittlich

$\frac{1}{200}$ mm. An derselben Stelle waren die Wellen der Endodermis durchschnittlich $\frac{1}{150}$ bis $\frac{1}{200}$ mm lang. In entsprechenden, stark gerunzelten Wurzeltheilen, die sich um 60—70 pCt. auf den Centimeter verkürzt hatten, besaßen die Wellen der Exodermis noch ganz dieselbe Länge bei unveränderter Höhe, während jene der Endodermis durchschnittlich sich auf $\frac{1}{300}$ bis $\frac{1}{500}$ mm verkürzt und zugleich an Höhe etwas zugenommen hatten.

Wie dargelegt wurde, kann man die Wellenbildung in der Exodermis von vorne herein vollständig unterdrücken oder auf einem bestimmten Punkte der Entwicklung festhalten, wenn man die Contraction des betreffenden Wurzeltheiles verhindert. Durch Anlegen eines Gypsverbandes, der dieses bewirkt, wird in die innere Organisation der Wurzel nicht eingegriffen. Die innere Ausbildung der Zellhaut, durch welche die Bedingung für das Entstehen der Wellung geschaffen wird, kann dabei ungehindert vor sich gehen. Die Veranlassung zum wirklichen Entstehen der Wellung kann also von der Ausbildung der Zellhaut an sich nicht herrühren, sondern muss in etwas anderem liegen. Das genannte Experiment sowie die natürlichen Erscheinungsweise der Exodermis zeigen nun ausnahmslos, dass mit der Wellenbildung immer Contraction der Wurzel verbunden ist, und dass auch das Mass der Wellung mit dem Masse der Contraction sich in gleichem Sinne vereinigt findet. Aus diesen Thatsachen kann man den Schluss ziehen, dass die Contraction der Wurzel die Ursache der Wellenbildung in den Membranen der Exodermis ist.

Für die Wellenbildung in der Exodermis (wie auch in der Endodermis) ist die Wurzelcontraction wohl zweifellos auch als die nächste oder directe Ursache anzusehen; denn nach allem, was wir über Bau und Verhalten dieser Gewebe wissen, scheint die Möglichkeit ausgeschlossen, dass die genannte Contraction erst die Bedingung für das Eintreten einer anderen, die Wellung erzeugenden Ursache (etwa Volumenvergrößerung) darstelle.

Eine andere Frage ist die nach der Bedingung, welche in der Beschaffenheit der Zellhaut liegen muss, um bei eintretender Contraction die Wellenbildung zu ermöglichen. Es ist das dieselbe Frage, welche bei der analogen Erscheinung in der Endodermis der Wurzel auftritt. Es ist mir wahrscheinlich, dass auch in der zur Wellenbildung befähigten Zellwand der Exodermis eine Verbindung von Lamellen vorliegt, von denen eine oder mehrere in geringerem Grade contractionsfähig sind, als die übrigen, und dass diese Eigenschaft der Zellhaut in Verbindung mit der Contraction die Wellung verursacht. Welche Schichten der Zellhaut nun die weniger contractionsfähigen sind, ob etwa die Korklamellen, das scheint mir bei dem vorliegenden Objecte, ebenso wie bei der Endodermis, noch nicht entschieden zu sein.

Cuenca, Ecuador, Juni 1893.

ZOBODAT - 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 Zellhautwellung in der Exodermis der Wurzeln. 467-472](#)