© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

28. K. Goebel: Ueber die Luftwurzeln von Sonneratia.

Eingegangen am 23. Juni 1886.

In seinem bekannten, trotz vielem Veralteten auch heute noch sehr lesenswerthen Werke[1]) über Ceylon sagt Sir Emerson Tennent bei der Schilderung der Umgegend von Colombo (pag. 86, IV. Aufl.): „In this country along the marshy banks of the large rivers grows a very large haudsome tree, named Sonneratia acida by the younger Linnaeus, its roots spread far and wide through the soft moist earth and at various distances along send up most extraordinary long spindelshaped excrescences four or five feet above the surface. Of these Sir James Edward Smith remarks „what these horn shaped excrescences are which occupy the soil at some distance of the tree from a span to a foot in length and of a corky substance as descri, bed by Jungius[2]) we can offer no conjecture.“ Most curious things they are, they all spring very narrow from the root expand as they rise and then become gradually attenuated, occasionally forking but never throwing out shoots or leaves, or in any respect resembling the parent root or wood.“ Es ist dies, wie Rumphius' unten anzuführende Beschreibung zeigt, nicht die erste Erwähnung dieser in der botanischen Litteratur sonst ganz unberücksichtigt gelassenen höchst eigenthümlichen Gebilde. Ich traf dieselben in Ceylon in Menge an den Ufern des Bentota-Ganga und Kelani-Ganga beim Untersuchen der Rhizophorenvegetation (*Rhizophora* und *Bruguiera*) später auch in Java, es steht z. B. im botanischen Garten zu Buitenzorg nahe bei dem Kampong der Gartenarbeiter eine *Sonneratia*, welche die „excrescences“ ganz ausgezeichnet zeigt. Dieselben sind nun keineswegs, wie man etwa vermuthen könnte[3]), pathologische Gebilde, sondern nor-

---

1) Die botanischen Mittheilungen in diesem Werk sind das geistige Eigenthum von Herrn W. Ferguson, des ausgezeichneten und fast seit 50 Jahren thätigen Kenners der Flora Ceylons.

2) Sollte wohl heissen Rumphius.

3) Solche, welche dieselben nur aus Beschreibungen kennen, werden vielleicht an eine mögliche Analogie mit den von Geyler (Botan. Zeitung 1874, No. 21) beschriebenen, von Schacht für normale Luftwurzeln gehaltene Auswüchsen von *Laurus canariensis* denken, welche durch *Exobasidium Lauri* verursacht werden. An den hier in Rede stehenden Wurzeln war von parasitischen Organismen nie etwas zu bemerken.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

male Wurzeln, die durch ihre eigenthümliche Wachsthumsrichtung allerdings einen fremdartigen Eindruck machen. Sie sind nämlich, wie aus dem Obigen hervorgeht, negativ geotropisch und wachsen aus dem Wasser resp. dem Schlamm hervor. Sie besitzen, wenn sie herauskommen etwa die Dicke eines Gänse-Federkieles, und sind von weisslicher Farbe (durch welche man Grün hindurchschimmern sieht), bedeckt von sich abblätternden sehr dünnen Korkschichten. Alte Wurzeln derart besitzen eine Länge bis zu $1\frac{1}{2}$ m, und an der stärksten Stelle einen Durchmesser von 4 cm. Die Spindelform, welche Tennent erwähnt, beruht darauf, dass die Entwicklung des Holzkörpers in dem im Schlamme steckenden Theile der Wurzel eine viel unbedeutendere ist, als in dem über den Schlamm hervorragenden. So besass die Wurzel, von der die eben angeführten Maasse entnommen sind, da wo sie der im Schlamm kriechenden Wurzel ansass, einen Holzkörper mit einem Durchmesser von nur $\frac{3}{4}$ cm, während bei den in die Luft ragenden Theilen der Holzkörper bei weitem die Hauptmasse bildet, die Rinde war hier nur 1 mm dick. Dagegen gewinnt sie bei den im Schlamm wachsenden Theilen eine viel bedeutendere Entwicklung durch das Auftreten grosser Intercellularräume. Diese fehlen auch in den obern Theilen nicht, sind aber viel kleiner, hier wie in andern Fällen haben wir die Vergrösserung der Intercellularräume einer direkten Einwirkung des Mediums zuzuschreiben, dass die im Schlamme kriechenden Wurzeln denselben schwammigen Rindenbau besitzen, bedarf kaum der Entwicklung. Es gehen übrigens von älteren „Luftwurzeln“ auch von den unteren Theilen Seitenwurzeln aus, die ihrerseits wieder mit dünneren Wurzeln besetzt sind. Dagegen findet eine Verzweigung an den in die Luft ragenden Theilen so weit meine Beobachtungen reichen, nur in Folge einer Verletzung der Wurzelspitze statt. Es bildet sich dann häufig dicht unterhalb derselben eine Seitenwurzel, die sich in die Verlängerung der Hauptwurzel stellt (also ebenfalls negativ geotropisch ist) selten mehrere.

Die junge Luftwurzel zeigt ein umfangreiches grosszelliges Mark, das durch einen Ring engzelligen Gewebes von der Rinde getrennt wird. In dem erwähnten Gewebering treten eine grosse Anzahl Gefäss- und Siebröhrengruppen auf, in der für die Wurzeln charakteristischen Anordnung, die Gefässe einer Gruppe zuweilen durch Parenchymzellen getrennt. Im Holz herrschen die Gefässe vor, sie sind einfach getüpfelt, und mit nicht vollständig resorbirten Querwänden der Gefässglieder versehen, die nicht resorbirten Theile bilden ein Maschen resp. Gitterwerk. Vielfach sind die Gefässe deutlich in radiale Reihen angeordnet, je eine oder zwei Gefässreihen sind von der nächsten durch den einreihigen Markstrahl getrennt neben resp. zwischen den Gefässen befinden sich stellenweise kleine Gruppen von Holzfasern, die da umfangreicher sind, wo die dunkleren Zonen die „Jahresringe“ abgrenzen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Gefässe und Holzfasern sind dünnwandig, das ganze Holz substanzarm und sehr leicht[1]) Ein lufttrockenes 10 cm langes Stück mit elliptischen Querschnitt (4 zu 3 cm) wog nur 21,5 gr, wovon noch das Rindengewicht abzuziehen wäre. Vom Bau der Rinde sei hier vor Allem erwähnt die Korkbildung. Untersucht man die in die Luft ragenden Theile, so findet man dieselben vielfach bedeckt von einer Anzahl übereinanderliegender dünner Korkhäute. Diese bestehen je aus drei Zellen, einer äusseren, deren Wand nach aussen abgerundet ist, einer mittleren tafelförmigen und einer unteren langgestreckten, nach unten abgerundeten. Nur die beiden letzterwähnten Zellen sind verkorkt, die äusserste nicht oder doch nur sehr schwach, sie verschrumpft späterhin, wenn sie an die Oberfläche zu liegen kommt. Zwischen je zwei Korkhäuten befindet sich eine (unter Umständen auch zwei oder mehr) Lagen von annähernd kugeligen Zellen, zwischen denen und den beiden angrenzenden Korklagen dem Gesagten zufolge grosse Intercellularräume sich finden, auch eine Ablösung findet leicht statt, wenn die Spaltung der Zellmembranen eine vollständige wird. Ich glaubte diesen Vorgang anfangs so auffassen zu müssen, dass in jeder Korkcambiumzelle nur zwei Querwände auftreten, hiermit ihr Wachsthum sistirt ist, und in der zweitnächst nach innen gelegenen Zellreihe ein neues Korkcambium auftritt, während die zwischen den beiden Korkcambien gelegenen Zellen sich abrunden, und so die Trennung der Korkschichten vorbereiten. Allein nach Vergleichung einer grösseren Anzahl von Präparaten kam ich zu dem Resultat, dass auch die „Trennungszellen“ vom Korkcambium gebildet werden (worauf auch schon ihre regelmässige radiale Anordnung hindeutet). Es bildet also das Korkcambium ausser den tafelförmigen und den gestreckten Korkzellen auch Zellen anderer Art die „Trennungszellen“ ähnlich etwa, wie bei manchen Lenticellen mit lockeren Füllzelllagen abwechselnd einige Lagen glatter, unter einander und mit den angrenzenden lockeren fest aber nicht lückenlos verbundenen Zellen gebildet werden (vergl. de Bary, vergl. Anatomie pag. 577).

Aeltere, und die untergetauchten (resp. im Schlamm steckenden) Theile besitzen einen aus einer grösseren Zahl sehr dünnwandiger Korkzellen gebildeten Korkmantel.

Weitere anatomische Details, so z. B. das Vorkommen von Steinzellen im Rindenparenchym, welche mit spitzen Fortsätzen in die Intercellularräume hineinwachsen etc. mögen hier unerwähnt bleiben. Ueber den Bau des Luftwurzel-Vegetationspunkts, sowie der Wurzelhaube vermag ich genauere Angaben nicht zu machen, da die meisten der gesammelten Spitzen leider beim Transport verloren gingen, an den

---

1) Diese Eigenschaft hat wohl Veranlassung zur Bezeichnung „corky substance“ gegeben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wenigen untersuchten war der Vegetationspunkt nach aussen durch ein Korkmantel geschützt.

Ohne Zweifel kommen ähnliche Gebilde auch bei andern *Sonneratia*-Arten vor. Für *Sonneratia alba* Smith liegen dafür Angaben schon von Rumphius vor (herbarium Amboinense pars pag. 111). Er sagt von seinem „*Mangium caseolare album*“: totum porro solum circa hanc arborem ad magnam etiam distantiam obsessum est innumeris erectis et acuminatis cornibus, spithamam[1]) vel pedem circiter longis supra terram elevatis, adeoque sibi adunatis, ut vix pedis interstitium relinquatur: Prope truncum rara vel nulla sunt, sed ad unius alteriusve ulnae spatium incipiunt, quoque magis ab arbore remota sunt, inque aqua locantur, eo majora sunt: Multi putant acuminata haec cornua pecularies esse plantas nil commune cum arbore habentes. Alii vero radicum esse surculos, sed utraque sententia quodammodo erronea est. Quum enim nunquam in conspectum veniant nisi circa hanc arborem, hinc cum ipsa participant, et ab ea quasi derivantur“ etc. Auch von *Sonneratia acida* (*Mangium caseolare rubrum*) erwähnt dieser vorzügliche Beobachter: „ipsaque etiam arbor circa sese ista cornua profert bifida, sed rariora et breviora quam circa praecedentem.“ Wie die andern von Miquel (Flora Indiae Batavae Vol. I, 1 pag. 497) angeführten *Sonneratia*-Arten sich verhalten, ist mir unbekannt. Dagegen ist als ein interessantes Faktum, ein ganz analoges Vorkommniss bei einer systematisch entfernt stehenden, aber an ähnlichen Standorten wachsenden Pflanze der Verbenacee *Avicennia* anzuführen. Das Vorkommen der eigenthümlichen Luftwurzeln finde ich nur bei Warming[2]) in einer kurzen Notiz erwähnt. Ich hatte — ehe mir die letztere bekannt war — Gelegenheit die erwähnte Erscheinung in ausgedehntem Masse bei Tandjok Priok, dem Hafenplatze Batavias zu beobachten, wo *Avicennia officinalis* L theils dicht am Strande, theils in dem weiter landeinwärts gelegenen sumpfigen Terrain massenhaft wächst; Rhizophoren fehlten an den besuchten Stellen auffallenderweise. Die *Avicennia*-Luftwurzeln sind nicht so gross und dick[3]), wie die von *Sonneratia*, und namentlich ihr Holzkörper erreichte nie eine so bedeutende Ausbildung. Ausserdem unterscheiden sie sich von jenen leicht durch ihre grünliche, nicht weissliche Färbung und das Vorkommen von eigenartig gebauten Lenticellen, die nachher noch zu erwähnen sein werden. Besonders eigenthümlich sieht es aus, wenn ein Baum einzeln im Sumpfe steht, und rings um ihn die auch hier massenhaft auftretenden, dünnen Spargeltrieben ähnlich aufstrebenden, Luftwurzeln aus dem Wasser resp.

---

1) Spanne.

2) Botan. Centralblatt. XXI. Bd. p. 318.

3) Als Beispiel führe ich an: Länge einer Luftwurzel: 30 *cm*, Durchmesser 1 *cm*, Dicke des Holzkörpers $^3/_4$ *mm*. Natürlich sind das keinesweges Maximalmaasse.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Schlamm hervorragen. Ihr Ursprung aus annähernd horizontalstreichenden dickeren Wurzeln ist leicht zu constatiren.

Der anatomische Bau dieser Wurzeln mag auch hier nur kurz berührt werden. Sie unterscheiden sich von den *Sonneratia*-Luftwurzeln durch eine aus einer grösseren Zahl von Zellen zusammengesetzte Korkhülle. Diese ist an den Lenticellen unterbrochen. Die Lenticelle besteht aus folgenden Theilen: Erstens aus einer Anzahl locker zusammenhängender rechtwinklig zur Rindenoberfläche verlaufender Zellreihen, deren Endzellen sich ablösen wie die Gonidien einer Gonidienreihe von *Cystopus* etc., während an der Basis jeder Zellreihe perikline Theilungen stattfinden[1]) (die nicht auf eine einzige Initialschicht beschränkt sind); zweitens unterhalb dieser Zellreihen befindet sich eine halbmondförmige Zone von Gewebe, welche an Alkoholmaterial sich von dem übrigen Rindengewebe leicht unterscheidet durch braune Färbung, die darauf beruht, dass im Zellinhalt tropfenartige braune Inhaltskörper auftreten. In den den „Füllzellen" sonstiger Lenticellen entsprechenden Zellen der oben erwähnten Zellreihen finden sich übrigens grosse Stärkekörner, und in den ältesten auch ähnliche braune Inhaltskörper, wie die oben angeführten. Jedenfalls ist an der Stelle, wo diese Lenticellen sich befinden durch die Intercellularräume der Gasaustausch mit dem Innern des Rindengewebe erleichtert, denn auch an der Innengrenze der Lenticellen, wo die Zellen dichter zusammenschliessen, finden sich kleine Intercellularräume. — Charakteristisch für die *Avicennia*wurzeln sind einzelne schon durch ihre Grösse hervortretende verdickte Zellen der intercellularraumreichen Wurzelrinde. Es sind diese Zellen mit starken Verdickungsleisten besetzt, die von den Punkten ausgehen, wo die betreffende Zelle sich andern ansetzt, und sich an einem Punkt der Zellwand vereinigen, so dass sie an einer halbirten Zelle, die mit vier andern in Verbindung steht, auf dem Querschnitt die Form eines vierarmigen Kreuzes darzubieten pflegen (von der Krümmung abgesehen). Bei andern geht die Verdickung so weit, dass nur einzelne Tüpfelstellen freibleiben.

Es ist nicht ohne Weiteres möglich diesen einzeln, oder zu mehreren übereinander im Rindenparenchym vorkommenden Zellen eine bestimmte — etwa mechanische — Funktion zuzuschreiben (Vergl. die ähnlichen Bildungen im Thallus von *Pellia epiphylla*[2]),. Sie könnten z. B. auch Wasserzellen vorstellen, die vielfach eine ähnliche Aussteifung ihrer Wände aufweisen, und bei tropischen Pflanzen, namentlich Epiphyten sehr verbreitet sind. Es kann darüber — wenigstens über die letztgenannte Möglichkeit — nur die Untersuchung lebenden Materiales Aufschluss gewähren.

---

1) Es entstehen die Lenticellen, indem in einer Anzahl Zellen unterhalb des Korkmantels perikline Theilungen eintreten, und der erstere späterhin dann gesprengt wird.

2) Goebel, Die Muscineen. Schenk's Handbuch. II. p. 322.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Eine rein deskriptive anatomische Beschreibung würde im Uebrigen von wenig Interesse sein. Ich erwähne desshalb nur, dass der Holzkörper von dem der *Sonneratia*wurzeln ebenfalls bedeuteud abweicht, indem Gefässe wenig, dagegen relativ viele verdickte Holzfasern vorhanden sind,

Die Annahme liegt nun nahe, dass diesen eigenthümlichen Gebilden eine bestimmte biologische Bedeutung zukomme[1]), finden sie sich doch an Pflanzen aus verschiedenen Verwandschaftskreisen, die an denselben Lokalitäten wachsen. Ebenso zeigen ja bekanntlich eine Anzahl der Mangrove-Formation angehöriger Pflanzen die Erscheinung der „Viviparie", so abgesehen von den Rhizophoreen selbst *Avicennia* und *Aegiceras* (bei letzterer keimt[2]) der Samen zwar innerhalb der Frucht, das stark verlängerte hypokotyle Glied spaltet die Fruchtwand aber erst nach dem Abfallen, verbreitet werden die Früchte offenbar dadurch, dass sie im Wasser schwimmen). Man wird nun bei den reichbeblätterten Sonneratien und Avicennien nicht daran denken können, die Wurzeln ihres, doch recht unbeträchtlichen Chlorophyllgehaltes wegen als Assimilationsorgane aufzufassen, wie sie das bei manchen Orchideen bekanntlich sind, z. B. dem in Buitenzorg sehr häufigen *Taeniophyllum Zollingeri*, bei welchem die Blätter zu kleinen braunen Schuppen verkümmert sind[3]), ähnlich wie bei *Angraecum globulosum* u. a., während die flachgedrückten Wurzeln reichlich Clorophyll enthalten. Auch die Möglichkeit, dass die Luftwurzeln dazu dienen könnten, die Anschwemmung von Land um die Bäume zu ermöglichen[4]), resp. das Fortschwemmen zu erschweren, scheint mir nach der Art und Weise des Vorkommens wenig wahrscheinlich. Es giebt bekanntlich bei epiphytischen Orchideen[5]) negativ geotropische Wurzeln die dazu dienen, Humus anzusammeln, und festzuhalten und so der Pflanze auf dem Baume einen künstlichen Boden zu schaffen, eine Erscheinung, die vielleicht nirgends schöner hervortritt, als bei den prachtvollen riesigen Grammatophyllen des Buitenzorger Gartens, bei denen die aufrecht wachsenden Luftwurzeln umfangreiche Nester bilden, in denen bedeutende Humusmassen sich allmählich ansammeln. Die Luftwurzeln von *Sonneratia* und *Avicennia* scheinen mir vielmehr Organe darzu-

---

1) Warming sagt bezüglich *Avicennia* nur: „wozu diese Wurzeln dienen, oder wodurch ihre Bildung hervorgerufen wird, vermochte ich nicht zu enträthseln."

2) Falls man hier überhaupt von „Keimung" sprechen will, die doch immer einen vorhergegangenen Stillstand in der Samenentwicklung voraussetzt, während ein solcher in den genannten Fällen nicht eintritt, sondern sich die befruchtete Eizelle kontinuirlich zur beblätterten Pflanze weiter entwickelt.

3) Auch die Keimpflanze besitzt, wie ich bei anderer Gelegenheit näher ausführen werde, keine Laubblätter.

4) Bei Rhizophoren findet das bekanntlich oft in ausgedehntem Masse statt.

5) Vgl. A. F. W. Schimper, Ueber Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. p. 24 des S. A.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stellen, welche den im zähen, sauerstoffarmen Schlamme kriechenden Wurzeln der genannten Bäume ermöglichen, mit der Atmosphäre in Contakt zu treten, also gewissermassen aus dem Schlamme hervorgestreckte Athmungsorgane. Ist diese Vermuthung richtig, so steht mit der genannten Funktion in directer Beziehung die Thatsache, dass in der zum Schutz der Wurzel dienenden Korkumhüllung sich Einrichtungen befinden, welche eine Erschwerung des Gasaustausches verhindern. Entweder nähmlich sind die Korkschichten sehr dünn, wie bei *Sonneratia* und durch lockeres Gewebe von einander getrennt, oder, wo wie bei *Avicennia* eine dickere Korkhülle vorhanden ist, besitzt dieselbe Lenticellen. Die bei beiden Pflanzen zu beobachtende Thatsache, dass auch der Vegetationspunkt von einem Korkmantel umgeben ist, ist bei dem in die Luft ragenden nicht von Blättern umhüllten Wurzelvegetationspunkt unschwer verständlich; ebenso die bei den grossen, und vor Transpiration nicht sehr geschützten *Sonneratia*wurzeln umfangreiche Entwicklung des Holzkörpers an dem in die Luft ragenden Theile.

Ferner kann man mit der von mir angenommenen biologischen Bedeutung der Luftwurzeln die schon von Rumphius beobachtete Thatsache in Beziehung setzen, dass die Luftwurzeln nahe am Stamm nicht, oder doch nur in geringer Zahl auftreten, da hier ja das Wurzelsystem in Communikation mit dem in die Luft ragenden Stamme steht; dies würde allerdings nur dann zutreffen, wenn nahe dem Stamme überhaupt keine Luftwurzeln gebildet werden, während es an und für sich ja auch denkbar ist, dass die hier stehenden als die ältesten am frühesten zu Grunde gehen, eine Frage welche sich durch Untersuchung junger Pflanzen leicht wird entscheiden lassen. Auch der Inhalt der unter den Lenticellen von *Avicennia* und unter den Korkschichten von *Sonneratia* gelegenen Rindenparenchymzellen dürfte vielleicht zu der gedachten Funktion in näherer Beziehung stehen. Eine anderweitige Begründung vermag ich meiner Auffassung der Bedeutung dieser wunderlichen Gebilde nicht zu geben.

Bemerkt sein mag nur noch, dass ich negativ geotropische Wurzeln auch bei verschiedenen Palmen des Buitenzorger Gartens antraf, nur waren dieselben viel kleiner als die oben erwähnten, leider habe ich versäumt nachzusehen wie sich die bekanntlich an sumpfigen Lokalitäten wachsenden (bei Tandjoh Priok z. B. sehr häufige) Nipapalme in dieser Beziehung verhält. An Gewächshausexemplaren von *Phönix reclinata* sind im hiesigen Garten von stärkeren Wurzeln ausgehende, nach oben wachsende Nebenwurzeln ebenfalls vorhanden, indess möchte ich bei den abnormen Bedingungen, unter denen sich die meisten Gewächshauspflanzen befinden, hierauf zunächst wenig Gewicht legen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1886

Band/Volume: 4

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

Artikel/Article: Ueber die Luftwurzeln von Sonneratia. 249-255