

Über kontraktile Umbelliferenwurzeln

VON WERNER BERCKEMEYER, Königsberg (Pr.)

Mit 39 Figuren

Nachdem durch die Arbeiten von FUCHS und ZIEGENSPECK¹⁾, ZIEGENSPECK²⁾, RHODE³⁾ im hiesigen Botanischen Institute der Mechanismus der kontraktilen Wurzeln einzelner Familien eine eingehende Behandlung erfahren hatten, lag eine solche auch für die Umbelliferenwurzeln nahe.

Bevor man jedoch gleich die spezielle Literatur über die kontraktilen Umbelliferenwurzeln betrachtet, ist es vielleicht angebracht, über die Wurzeln und die aufrechten Wurzelstöcke der Doldengewächse einige Ausführungen zu machen.

Als erstes wären hierbei die allgemeinen Kapitel von DRUDE⁴⁾ vorzunehmen: Sieht man von den verholzenden Typen ab, die in dieser Familie relativ selten sind, so handelt es sich vornehmlich um krautartige Gewächse, deren oberirdische Anteile zumeist nicht perennieren, sondern bis auf einen untenstehenden Achsenteil absterben.

Die ursprünglichsten Typen hinsichtlich der Verzweigung und des Rhizombauens dürfte man wohl bei den *Hydrocotyleae* suchen, welche natürlich auch spezialisiert und nicht völlig primitiv sind. Bei ihnen findet man ein fortwachsendes Rhizom, welches im Anfang seiner Entwicklung ein Monopodium ist und später zu einem Sympodium wird, dessen einzelne Glieder längere Zeit Blätter tragen. So ist die Gestaltung etwa bei einer jungen *Azorella* ein Monopodium; sobald der Sproß blüht, erschöpft er sich in der Blüte, und ein Seitensproß setzt die Entwicklung fort. Bei den etwas nahestehenden *Hydrocotyle*-Arten häufen sich die Blätter jedes Rhizomgliedes an seiner Spitze an, das Glied erschöpft sich im Blütenstande, der ebenfalls sympodial ist, und in der Achsel eines der Blätter entsteht dann der Verlängerungsproß. Bei den meisten Arten wird das Sympodium perennierend. Wir haben also hier zunächst bei jedem Glied ein Monopodium mit an der Spitze verkürzten Gliedern und gehäuften Blättern. Dieses Glied bildet nach Art eines Sympodiums ein Rhizomglied aus und erschöpft sich in einem absterbenden Blütensympodium.

Somit gelangen wir zum Typus der Rhizom-Umbelliferen, bei dem ebenfalls der ausdauernde Fußteil mehrere Blätter zum Teil schopfartig gehäuft trägt. Das Neuartige ist nun, daß ein Sympodium zweiter Ordnung entsteht. Das Sympodium erster Ordnung bildet einen oberirdischen sympodialen, im Herbst absterbenden Anteil aus, zu dessen Fortsetzung ein neues sekundäres Sympodium entsteht, welches ebenfalls eine Zeitlang als Monopodium fortwächst und verlängert oder gestaucht sein kann. Dieser monopodiale Teil ist der ausdauernde, an seiner Spitze erzeugt er nun wieder das oberirdische Sympodium, das die Blütenstände entwickelt und sich in einem solchen erschöpft. Das sekundäre Sympodium wächst unterirdisch als weiteres ausdauerndes Monopodium weiter.

Die ersten Glieder des Innovationssprosses können länger gestreckt sein. Am Anfang haben sie dann nur Schuppenblätter. Wenn die Laubblätter entstehen, dann wird der Sproß gestaucht. Es können nun mehrere solche Innovationssprosse gebildet werden, von denen wieder einer gefördert sein kann. Es entstehen so die verwickelten Sproßfolgen, wie sie etwa *Peucedanum Ostruthium* zeigt.

Andererseits kann aber der monopodiale Sproß gestaucht werden, die Innovationssprosse werden kurz und das ganze Fußstück wird aufrecht gestellt. Damit haben wir eine Organisation mit aufrechtstehenden Rhizomen, welche sich oben mehrgipfelig verzweigen, vor uns.

Durch Reduktion der Innovationssprosse, die teilweise oder völlig sein kann, kommen wir zu den völlig oder fast völlig hapaxanthischen Doldengewächsen, man könnte auch sagen, die monopodiale Jugendform des Rhizomgliedes ist mehrjährig. Das primäre Sympodium hemmt immer mehr korrelativ die Innovationssprosse; die Folge davon ist, daß diese sich nicht mehr entwickeln und in extremen Fällen die Blüte sich erschöpft.

Am Aufbau des ausdauernden Fußes der Pflanze beteiligen sich die Wurzel und der Grund des Rhizoms. Da die Umänderungen zunächst in der Wurzel beginnen, so ist es wohl das Gegebene, sich einen kurzen Überblick über den primären Bau derselben zu verschaffen: In ihrer Mitte findet sich eine radiale Stele mit verhältnismäßig weiten Gefäßen, deren jedes von Holzparenchymzellen umgeben ist. Sklerenchymfasern lassen sich bei den untersuchten Objekten nicht feststellen, die Leptomteile sind nicht stärker als gewöhnlich; das Bündel ist von einer Endodermis umgeben, auf welche die primäre Rinde und zu äußerst die Rhizodermis folgt. Sobald im Pericykel das sekundäre Dickenwachstum einsetzt, glättet sich in gewohnter Weise der Stern zu einem Kreise aus, wobei das zwischen die Siebelemente eingestreute Bastparenchym den Siebteil vor dem Zerreißen bewahrt. Bei diesem Wachstumsvorgang bilden sich tangential stark gestreckte Zellen aus. Dieser besonders nach dem Siebteil hin kräftig wirkenden Teilungsfähigkeit des allmählich zum Kreise geschlossenen Kambiums vermag nun die primäre Rinde nur kurze Zeit zu folgen. Schon DE BARY⁵⁾ ist es bekannt gewesen, daß alles Gewebe, von der Endodermis angefangen und diese selbst eingeschlossen, bei einsetzendem Dickenwachstum abgestoßen wird. Der äußerste Anteil des Pericykels bzw. des Bastparenchyms der primären Siebteile beteiligt sich dann an der Bildung eines Periderms, welches sehr gut der mächtigen Entfaltung der sekundären Siebteile zu folgen vermag. Das Phellogen gibt, soweit die vorhandenen anatomischen Bilder einen Schluß zugelassen haben, regelmäßig von Zeit zu Zeit Phelloderm nach innen ab, welches stark tangential gestreckt und großzellig wird. Außer der großen Entwicklungsfähigkeit ihrer Rinde, die von Markstrahlen reich durchsetzt ist, besitzen die primären Wurzeln die schon sehr ausgebildeten Sekretkanäle, welche ihre Entstehung dem Perikambium unmittelbar in der Nähe der Endodermis verdanken. Diese primären Sekretgänge finden sich nach SOLEREDER⁶⁾ sowohl vor dem Xylem- wie Phloemspitzen. Als Folge eines solchen Verbrauches des embryonalen Gewebes zur Bildung der Sekretgänge muß die Entstehung der Nebenwurzeln an anomalen Stellen erfolgen, und zwar „zwischen je einem einer Holzpartie und je einem einer Harzpartie vorgelagerten Harzgang und sohin in doppelt so großer An-

zahl auftreten als Holz bzw. Bastteile an Bildung des Fibrovasalsystems der Wurzel beteiligt sind“. (VAN TIEGHEM, zitiert nach SOLEREDER.)

Beim späteren Dickenwachstum werden die Harzgänge öfters vom Kambium neu in der Rinde angelegt.

Es kann nun nicht Aufgabe dieser Arbeit sein, diese Art der Anlage im einzelnen wiederzugeben; denn so bleibt nicht in allen Fällen das Wachstum der Wurzeln und der Wurzelstöcke, die ja im späteren Stadium den ersteren sehr ähneln, sofern sie aufrecht stehen. Vielmehr mag obenstehende kurze anatomische Übersicht genügen, um nunmehr die spezielle Literatur zusammenzutragen und aus ihr im Zusammenhang mit dem Thema aus der Anatomie der hier beschriebenen Umbelliferenwurzeln und ihren Kontraktionserscheinungen irgendwelche Schlüsse zu ziehen.

Die ersten hierfür in Betracht kommenden Arbeiten stammen von HOFFMANN⁷⁾. Obwohl sie noch in der alten Auffassung der Bedeutung der Einzellemente und daher nicht leichtverständlich geschrieben sind, enthalten sie dennoch eine sehr genaue Beschreibung der Entwicklung und Anatomie der Umbelliferen. Eine historisch wertvolle Tatsache ist die Angabe, daß HOFFMANN bereits im Lumen der von ihm als „Luftgefäße“ bezeichneten Tracheen Öl gefunden hat; aber er macht nichts aus allen diesen Beobachtungen, die eben der Ära der rein beschreibenden Anatomie entstammen, die wir aber, da sie zum Teil geradezu meisterhaft sind, trotzdem als solche wiedergeben wollen.

Bei *Daucus carota* fällt dem Verfasser die eigenartige Kammerung durch die Markstrahlen auf Längs- und Querschnitten auf, besonders bei der Gartenmöhre verlieren im Gewebe der Außenrinde die Markstrahlen ihre genaue radiale und das andere Gewebe seine ringförmige Anordnung, erstere erhalten einen völlig regellosen Verlauf. Es finden sich jedoch auch Zwischenbildungen zwischen Markstrahlen und Bastparenchym, welche man heute durch Veränderung der Zellgestalt der Markstrahlzellen erklären kann. Gleiche Verwirrung sieht man im Innern des Wurzelteiles der Rübe. „Es ist, als ob sich Holzschicht, Markscheide und Mark verschoben, verwirrt und eins ins andere verwandelt hätte.“ Zu diesem Satz sei bemerkt, daß HOFFMANN nicht genau die aus einem Rhizom bestehenden oberen Schichten von den unteren aus einer echten Wurzel bestehenden unterscheidet. Damals begann man eben unter den Einfluß von IRMISCH erst diese Begriffe schärfer zu fassen. Jene Verwirrung aber ist durch die Kontraktion der Rübe hervorgerufen, die HOFFMANN natürlich nicht kannte.

Bei *Anthriscus silvestris* untersucht er sehr genau die Entwicklungsgeschichte, wobei die unbedingt richtige Beobachtung der Zerreißung des Markes im Rhizomteil infolge der Kontraktion hervorzuheben ist. Dieselbe Markzerklüftung wird später noch bei *Torilis Anthriscus*, *Angelica officinalis*, *Eryngium planum*, *Pastinaca graveolens* erwähnt.

Bei *Pastinaca sativa* findet er deutlich die Lakunen in einer oberen und unteren Zone fehlend. Sie sind meniskenartig quer zum Verlauf der Wurzeln gestreckt, unten schließt an die Lakunenzonen eine solche mit quergeringelter Rinde an. Zweifellos ist hier die Kontraktion in der Wurzel eine andere als im Rhizomteil, wo sie offenbar durch die Lakunenbildung hervorgerufen wird. Alle diese „Höhlungen“ sollen nach Ansicht des Verfassers durch aktives

Wachstum bedingt sein. Auch sind die Markstrahlen dieser Wurzeln wie des Rhizoms sehr hoch (20 Zellen) und verlaufen innen in gerader Richtung.

Chaerophyllum temulum zeigt sehr gut das pinselartige Auflösen der Markstrahlen und das Umbiegen „der Haare des Pinsels“. In der toten Rinde (aus kollabierten Zellen möchten wir hinzusetzen) bleiben diese Zellzüge am Leben.

Genaue Einzelheiten über die Luftlakunen enthalten HOFFMANNS Abschnitte über *Angelica silvestris*. Im dicken Rhizomteile wird das Mark von einer Anzahl elliptisch zugespitzter Luftlakunen durchbrochen, selbst in den Hauptwurzeln des Wurzelstockes sind solche gut zu verfolgen. Ihre Oberfläche ist von zerfetzten Wandungen besetzt. Hier sind sie jedoch radial angeordnet und können den Markstrahlen folgend bis ins Holz vordringen, dazwischen liegen verborgene „Luftgefäße“. Man sieht also diese als Folge des Vergrößerns des Kambialringes durch Teilung in tangentialer Richtung erscheinenden Zellspannungen auch in alten Wurzelteilen zum Zerreißen des Gewebes führen; es sind dies jedoch keine Ursachen der Kontraktion, sondern deren Folgen.

Wenig Neues bringt die sehr lückenhafte Beschreibung von *Heracleum sphondylium*; ebenfalls findet sich bei der deutlich die Ringelung zeigenden Wurzel von *Apium graveolens* außer dem geschlängelten Verlauf der Gefäße im Innern nur die ganz interessante Angabe der Abrundung der Zellen ihrer Nachbarschaft, eine Erscheinung, welche, wie spätere Versuche noch darlegen werden, auf eine Unterstützung der in der Rinde vorhandenen Einrichtung der Kontraktionsmechanismen hinauszielen dürfte. Auch das wäre mehr eine Folge als eine Ursache des Schrumpfens.

Bei den beiden *Pimpinella*-Arten unserer Heimat sieht HOFFMANN nur das Unter- und Durcheinanderliegen der zentralen Gefäßstränge. Die Abbildung des Wurzelstockes von *Peucedanum rablense* läßt sehr schön die Ringelung erkennen, ohne daß im Texte ein Versuch einer Deutung gemacht wäre. Wie wenig man es damals verstand, Wurzel- und Rhizombau zu unterscheiden, dafür ist die Angabe ganz kennzeichnend, daß durch einen baldigen Eintritt von Gefäßen, die Luft führen, also Tracheen im Sinne der Insekten sind, der rein zellige Charakter des Markes verloren ginge. Das sonderbare Verbiegen der primären Gefäße der kontrahierten Wurzel und der unstatthafte Vergleich mit dem anatomisch ganz anders gearteten Rhizomteil führten ihn wohl zu dieser Auffassung.

Diese Dinge finden sich oft noch in der Arbeit. So beschreibt er bei *Laserpitium nitidum* ein „baldiges Vermengen des Markes mit Gefäßen, welche unregelmäßig hindurchkriechen“. Bei *Athamantha Matthioli* sind die Wurzeln und Äste des mehrköpfigen Rhizoms gut geringelt abgebildet. Der „Eintritt der Gefäße ins Mark“ wird ebenfalls geschildert. „Die Holzbündel, welche nach außen zu einem regelmäßigen, nur durch die Markstrahlen unterbrochenen Ringe zusammentreten, sind nach innen weit unregelmäßiger verteilt und liegen meist inselartig, rings umgeben von schmalen Markmassen.“

Die *Ferula*-Arten zeigen in den Bildern ebenfalls sehr anschaulich die Kontraktionsringe.

Eingehender hat der Verfasser die *Peucedanum*-Arten vorgenommen. An mehrköpfigen Wurzelstöcke von *Peucedanum Cerraria* treten sehr schöne Ringe

an den dicken Teilen auf, die dünnen Anteile dagegen besitzen Längsstreifen. Im Rhizome stößt er auf ganz verschiedene Ansichten, je nachdem er die verkürzten oder unveränderten Anteile schneidet, ohne auf diesen Umstand aufmerksam geworden zu sein. Der Verlauf der Milchröhren oder, wie wir heute sagen, der schizogenen Sekretgänge in der Wurzel zeigt nur einen regelmäßigen Verlauf, während außen alles durcheinander geworfen wird. Leider widmet er der Hauptkontraktionszone keine eingehende Würdigung, und es macht den Eindruck, als ob ihn davon die Schwierigkeit, in die verwickelten Dinge Ordnung zu bringen, abgeschreckt hat. *P. tenuifolium* deckt sich mit der beschriebenen *P. Cervaria*.

Die Kontraktionsringe werden weiterhin sehr gut für *P. verticillatum* beschrieben und wiedergegeben. In der Rinde, welche sehr stark ist, finden sich tangential gestreckte Rindenzellen (Phelloderm), „unter welchen ein lockeres, unregelmäßiges Parenchym sich ausbreitet und den größten Teil des weichen, fast schwammigen“ . . . „hin und wieder zerrissenen Rindenmarkes bildet, in welchem zahlreiche Milchgefäße sich befinden; der kleinere Teil desselben besteht nach innen aus gestreckten Zellen und weichem Parenchym. Diese Schicht geht allmählich in die Bastschicht über“. Wir sehen hier unsere Prosenchymstreifen um die Milchgefäße und das dazwischen liegende Puffergewebe. — „Die Markstrahlen nehmen einen schiefen Verlauf.“

Den „Eintritt der Gefäße“ und deren Verlagerung infolge der Verkürzung des sie führenden Wurzelteiles schildert HOFFMANN bei *Zozimia absynthifolia* „auf dem Längsschnitte fällt sogleich das stark entwickelte Mark des Rhizoms in die Augen, welches bis in die Spitze herab zu gehen scheint, in der Tat aber nur eine kurze Strecke seinen normalen, rein zelligen Charakter bewahrt, dann allmählich durch regellos eintretende gestrichelte Luftgefäße modifiziert wird. Den Holzteil durchsetzen Markfortsätze, neben diesen treten Markstrahlen auf“. Es ist also scheinbar neben den Gefäßen unser langgestrecktes Parenchym vorhanden.

Der geschlängelte Verlauf der Gefäße wird ohne irgendeine andere Deutung als das „Eintreten ins Mark“ bei *Conium maculatum* bezeichnet.

Über die Vorgänge in der sekundären Rinde sind die nun folgenden Angaben am wertvollsten: Bei der Wurzel des Fenchels hebt HOFFMANN die deutliche Gliederung in gestrecktes Bastparenchym und dazwischen gelagertes abgerundetes Parenchym hervor; jenes aktive Parenchym, von welchem noch später die Rede sein wird.

Eine Felderung der Rinde findet HOFFMANN bei *Levisticum*, diese wird „durch dazwischen geschobene Linien aus dichterem, ölfreiem, weißem Zellgewebe“ gebildet. Die Markstrahlen haben hier „außen abgerundete Zellen“.

Ebenfalls bei *Athamanta Libanotis* läßt die Beschreibung auf ähnliche Dinge schließen, wie sie sich später zeigen werden. „Der bräunliche Bast, welcher den Harzring umschließt, setzt sich strahlig in die starke Rindenschicht fort. Er verändert aber seine spitzen Parenchymzellen in gestreckte Zellen, bis er allmählich in das Rindenmarkparenchym sich auflöst.“

„*Sambulus moschatus*“ führt prachtvolle Kontraktionsringe, in deren Furchen Nebenwurzeln verlaufen. Die Verwechslung mit Rhizominternodien liegt hier, wie der Verfasser selbst erkennt, nicht vor. „Zwischen diesen Rindenmarkzellen ziehen in schwachen Biegungen eine Anzahl Rindenbastbündel

hinab (aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich um das langgestreckte Parenchym).“ Innen liegen sie beisammen, während sie außen getrennt sind. Die Holzlamellen sind auf dem Querschnitte gefaltet und „als krummläufige Strahlen ausgebildet“. Die Markstrahlen werden „oft inselartig vom Holzgewebe eingeschlossen“.

Sehr gut sind die Wülste in dem Bilde von *Seseli elatum (montanum)* gezeichnet. Die in den Holzkörper eingestreuten „Pseudomarkstrahlen“ bestehen aus zweierlei Elementen, aus großen leeren und kleineren gefüllten. Daß das Kambium durch solche hier wohl auch im Holzkörper befindlichen Gewebespannungen in welligen Verlauf gebracht wird, ist insofern sehr beachtenswert, als dann natürlich dasselbe auch wieder in dem aus ihm gebildeten Gewebe Spannungen erzeugen wird. Die Pseudomarkstrahlen strahlen in die Rinde aus und nehmen hier die Milchgänge auf. Zwischen ihnen verläuft lockeres Gewebe, welches sich nach außen erweitert und seitlich mit einander in der Peripherie verfließt. Daß sich in diesem Puffergewebe Spannungen geltend machen, zeigen die beim Austrocknen erscheinenden Luftlücken.

Faßt man die Beobachtungen zusammen, so kann man hier die später zu behandelnden anatomischen Umwandlungen in der Rinde vorfinden, welche aktiv die Kontraktion hervorrufen. Daneben finden sich das Puffergewebe und die passiven Veränderungen im Holz und Markkörper des Rhizoms wie der Wurzel bei der Verkürzung genauestens beschrieben. Daß das zickzackartige Kambium durch seine Erweiterung hier ebenfalls aktiv wirken kann, das machen diese Beschreibungen ebenso wahrscheinlich. Die Ringelung der Organe als Folge des Zusammenziehens ist zwar abgebildet, aber nicht in seinem Zusammenhange gewürdigt und erkannt.

Nur verhältnismäßig wenig bietet das Studium von TRÉCUL⁶⁾. Diese Ausführungen sind jedoch, wie der Titel schon besagt, vornehmlich den Ölgängen (vaisseaux propres) gewidmet. Immerhin finden sich einige Angaben, welche auch in die sekundären Veränderungen des Rhizoms und der Wurzel hineinspielen, zwischen denen der Autor nunmehr schon einen Unterschied macht (racine et souche).

Das Wichtigste schreibt TRÉCUL über *Heracleum verrucosum*. In der Rinde sind die Ölgänge (vaisseaux propres) sehr zahlreich und zwischen die Markstrahlen eingestreut, ohne den Anschein konzentrischer Schichten zu geben. Die Markstrahlen sind als solche kenntlich und manches Mal gegabelt, ein Zusammenmünden kommt nicht vor.

Die Rinde ist ganz durcheinander geworfen (toute désagrégée dans le sens radial). Um die Ölgänge bleiben einige Zellstränge als Mantel erhalten. Die Siebteile und das Zwischengewebe sind so zerstört, daß Längsspalten entstehen und man leicht mit der Lupe die Ölstränge sowohl wie die Markstrahlen isolieren kann; der Verlauf der letzteren ist im Marke gewellt.

Die Wurzel von *Myrrhis odorata* besitzt im Alter einen konzentrischen Verlauf von mehreren Kambien (couche génératrice). Betrachtet man einen Querschnitt derselben, so kann man von außen nach innen gehend folgende Schichten erkennen:

1. Rinde (écorce); nach DE BARY: Normale Rinde mit Bastschicht.
2. Kambium „ „ „ : Normales Kambium.
3. Gefäßteil „ „ „ : Holzschicht normal orientiert.

4. Kambium	nach DE BARY:	Zweites inneres Kambium.
5. Rinde	" "	" : Bastschicht.
6. Gefäßteil	" "	" : Holzschicht normal orientiert.
7. Rinde	" "	" : Bastschicht.
8. Kambium	" "	" : Drittes inneres Kambium.
9. Gefäßteil	" "	" : Holzschicht umgekehrt orientiert.
10. Kambium	" "	" : Kambium.
11. Rinde	" "	" : Bastschicht.
12. Zentral. Gefäßteil	" "	" : Axiler Holzstrang.

Auffällig ist der polystele Bau von *Oenanthe crocata*, der hier zum erstenmal geschildert ist. Außen bedeckt die Wurzel ein tiefschwarzes Periderm mit dem üblichen Phellogen. Das Stärkeparenchym ist von einer Vielzahl hadrocentischer Bündel durchsetzt, deren Zahl nach dem Wurzelhalse zu sich vergrößert. Es wäre jedoch möglich, daß diese Einrichtungen mit einer Kontraktilität gar nichts zu tun haben. Die Konstruktionsvariante erzeugt eine Verdickung der Wurzel und eine Versorgung der ebenfalls polystelen Teile der oberirdischen Pflanze.

Über die sonstigen Anatomica, welche für die Veränderungen während der Kontraktion in Betracht kommen könnten, enthält die Arbeit nur wenig; an diese Erscheinung hat ihr Verfasser nicht gedacht. Die Milchsaftgänge verlaufen in der Rinde und im Marke zickzackartig. Das Gewebe unter dem Periderm, also die Außenrinde, ist häufig zerrissen und von Lufträumen durchsetzt. An seiner Zusammensetzung beteiligen sich außer Parenchym auch Bastmarkstrahlen*), die sich aber wegen des Periderms nicht ausdehnen können. Sie sind daher gefaltet und bewirken das Zerreißen ihrer selbst. Während außen die Milchgänge mit ihrem umgebenden Bastparenchym nur schwer eine deutliche Anordnung zeigen, sind sie innen fast regelmäßig in der Nähe der Markstrahlen eingestreut. Ein weiteres Eingehen auf die Ausführungen TRÉCULS erübrigt sich, da es sich weiterhin nur um Beschreibungen und hier noch besonders um die Milchsaftgänge handelt.

Die nächsten in Betracht kommenden anatomischen Angaben sind der „Vergleichenden Anatomie“ von DE BARY⁵⁾ entnommen.

Dieses Werk enthält ganz wichtige Angaben für die Entwicklungsgeschichte der Wurzeln. Auch hier sollen weniger die Ölgänge als die allgemeinen Umwandlungen des Wurzelkörpers (S. 463—465) besprochen werden, von denen bereits im Anfang eine Schilderung vorausgegangen war. An einer späteren Stelle seines Buches deutet der Verfasser auf die Beziehungen zwischen dem Umfang der fleischigen Wurzeln und der Anomalie des Dickenwachstums hin. Vielleicht verdient die Angabe Beachtung, daß nicht alle (auch dicken) Wurzeln diese Wandlungen mit vielen Kambien aufweisen. Es wäre denkbar, daß jene nur an kontraktile Wurzeln in Erscheinung treten, wo die erzeugten Gewebespannungen sich in einer Verkürzung auswirken könnten. Besonders dahingehende Untersuchungen allein könnten diesen Gedanken stützen.

Mehr auf die allgemeinen Erscheinungen der Kontraktion und auch auf die Eigenschaften der Zellen geht die ausgezeichnete Arbeit von DE VRIES⁹⁾.

*) Der Kürze halber sind die Bastmarkstrahlen mit Baststrahlen auch in Zukunft bezeichnet.

Da auf die Einzelheiten derselben bereits in einer früheren Dissertation von RHODE³⁾ eingegangen wurde, soll hier nur das Wichtigste und das für die Umbelliferen Maßgebende angeführt werden.

Auf Grund von Versuchen durch Einlegen von Gewebelamellen in Wasser und daraufhin eintretenden Veränderungen der Krümmungsradien und der Größenverhältnisse in verschiedenen Richtungen kommt DE VRIES zu folgenden Schlüssen:

I. „Das Parenchym, sowohl des Holzkörpers als der Rinde, bildet den Sitz der Kontraktion; diese findet durch Wasseraufnahme statt, indem die Parenchymzellen sich verbreitern und verkürzen; dabei erhöhen sie den Turgor.“

II. „In lebenden Wurzeln sind die Zellhäute der Parenchymzellen durch den Turgor gespannt und dabei in der Längsrichtung zusammengezogen.“

III. „Die nicht parenchymatischen Elemente beteiligen sich nicht in aktiver Weise an der Kontraktion; manche setzen dieser sogar einen erheblichen Widerstand entgegen.“

„Da die Kontraktion auf einer Zunahme des Turgors beruht, ist es selbstverständlich, daß die inhaltslosen Zellen sich an ihr nicht beteiligen. Sie werden also von den sich kontrahierenden Parenchymzellen passiv zusammengedrückt und setzen diesen wegen ihrer dicken und elastischen Wandungen einen Widerstand entgegen. Daß sie zusammengedrückt werden, erkennt man für die Korkrinde aus den an Wurzelstämmen so häufigen Querrunzeln, für die Holzgefäße aus ihrem eigentümlich geschlängelten Verlauf auf radialen Längsschnitten, und für die Bastfasern ist dasselbe sehr wahrscheinlich aus ihrem in tangentialer Richtung äußerst stark hin und her gebogenen Verlauf. Von dem Bestehen eines Widerstandes überzeugt man sich beim Isolieren der einzelnen Partien des Holzkörpers; die gefäßreichen, zentralen Teile dehnen sich dabei ganz bedeutend aus, während die gefäßarmen peripherischen Streifen sich verkürzen.“

„Der Unterschied im anatomischen Bau der Wurzeln und der Stengel krautartiger Pflanzen findet in dem Obigen eine Erklärung. In der Wurzel ist das kontraktile Parenchym im Übermaß entwickelt, während die verholzten und die dickwandigen Widerstand leistenden Elemente so weit wie möglich reduziert worden sind.“

An dieser Stelle sei hervorgehoben, daß DE VRIES nicht mit der Möglichkeit rechnet, daß diese passiv gedehnten Elemente eine wesentliche Rolle bei der Kontraktion des ganzen Organs spielen können.

IV. „Sowohl die Parenchymzellen monocotyler Wurzeln als auch die kambialen Zellen der dikotylen Wurzeln mit Dickenwachstum besitzen das Vermögen der Kontraktion; bei letzteren nimmt diese Eigenschaft mit zunehmendem Alter der Zellen stetig ab.“

Die Abnahme der Kontraktilität mit dem Alter zeigt sich erstens darin, daß die Gewebeteile junger dikotyler Wurzeln sich bei der Aufnahme von Wasser um so stärker verkürzen und um so mehr verbreitern, je näher sie der kambialen Zone liegen. Zweitens darin, daß ältere Wurzeln sich in Wasser gar nicht mehr kontrahieren. Der Unterschied in der Kontraktilität der verschiedenen Gewebepartien sowie im Gehalt an nicht kontraktilelementen ruff Gewebespannungen hervor, indem die jüngeren Teile passiv ausgedehnt, die älteren aber zusammengedrückt werden. In der Querrichtung sind die älteren

ausgedehnt und die jüngeren zusammengedrückt. Wasseraufnahme steigert diese Spannungen.“

V. „Wurzeln, welche das Vermögen der Kontraktion durch Wasseraufnahme besitzen, verkürzen sich auf die Dauer in bleibender Weise. Es geht dieses ohne weiteres daraus hervor, daß diejenigen Wurzeln, welche sich am meisten zu unseren Versuchen über den Turgor eignen, auch die sind, welche die Querrunzeln der Rinde oder den geschlängelten Verlauf der zentralen Holzgefäße in schönster Weise zeigen. Ob mit der dauernden Verkürzung auch eine entsprechende Zunahme an Dicke zusammenhängt, läßt sich bei dikotylen Wurzeln mit kambialem Dickenwachstum wohl nicht experimentell beweisen.“

Während also diese Arbeit das Absterben örtlich begrenzter Gewebeteile erkennt, besonders bei den Monokotylen, übersieht ihr Verfasser das Festlegen der Kontraktion durch Wachsen der Zellen. DE VRIES gehört zu den ersten, welche auf die Kontraktilität der Dikotylen, insbesondere aber der Umbelliferen, hinweisen. Seine Objekte sind *Carum Carvi*, *Conium maculatum*, *Heracleum pubescens*, *Pastinaca saliva*, *Daucus Carota* (Wildform), *Eryngium maritimum*. Zunächst ist die Schrumpfung auf die Nähe des Wurzelhalses beschränkt. Sehr gut findet man sie in der zweiten Vegetationsperiode, wo ebenfalls die obere Zone vornehmlich die Spuren zeigt. Die Runzeln können jedoch später durch ein extremes Wachsen in die Dicke verwischt werden.

Mit voller Deutlichkeit hebt DE VRIES den geschlängelten Verlauf der Gefäße als eine Folge der Verkürzung hervor; als geeignetes Versuchsobjekt hatte er hier den Kümmel verwendet, und schildert seine Untersuchungen mit markierten Stücken folgendermaßen:

„Die Versuche zeigen, daß häufig die oberste Zone sich nicht an der Kontraktion beteiligt. Ferner, daß die Kontraktion über die einzelnen Zonen oft sehr ungleichmäßig verteilt ist, was wohl darin seinen Grund haben mag, daß der Widerstand, den die passiven Elemente ausüben, je nach den Biegungen, welche diese bereits erlitten haben, eine sehr verschiedene sein wird.

Berechnet man die Verkürzungen auf große Partialzonen, z. B. auf solche von 20 mm Länge, so verschwinden diese Unregelmäßigkeiten, wie zu erwarten, mehr oder weniger. Eine stetige Änderung nach oben oder nach unten ist nicht zu bemerken.“

Es sei noch hinzugesetzt, daß diese auffällige Unregelmäßigkeit der Kontraktion in anatomischen Merkwürdigkeiten liegt. Die sie bedingenden Gewebe sind nicht in allen kleinen Teilen vorhanden. Große Zonen dagegen können dies Verhalten nicht zeigen. Nur die diesjährigen Wurzeln lassen sich künstlich durch Einlegen in Wasser zur Verkürzung bringen, nicht aber die blühender Stücke der zweijährigen Pflanze. Die Wirkung wäre ja bei dieser ohne funktionalen „Sinn“.

Die Zellen zeigen beim Einlegen in Wasser ebenso wie die Gewebe, vornehmlich das „Kambium“ und die benachbarten Zonen eine Ausdehnung in die Breite.

Die Unregelmäßigkeit desselben Organs auf verschiedenen Flanken ersieht man leicht aus der Aufstellung über *Conium*:

	Breite nach dem Isolieren	Breite 1 Stunde im Wasser	Zunahme
Rinde	30 mm	30 mm	0 mm
Kambium	28 "	33 "	5 "
Zentrales Holz	26 "	27 "	1 "
Kambium	26 "	30 "	4 "
Rinde	21 "	23 "	2 "

Das eine Mal dehnt sich die Rinde, das andere Mal nicht. Auch hier ist wohl der Grund in einem verschiedenen Verhalten der Rinde in physiologischer und anatomischer Hinsicht zu suchen. Zusammenfassend wäre somit über die DE VRIESsche Arbeit zu sagen, daß ihr Autor den Mechanismus im Kambium sieht und zwar in einer verschiedenen Dehnbarkeit in verschiedenen Richtungen. Leider hat er die Fixation durch das Wachstum — wie oben schon erwähnt — und den anatomischen Bau in seinen Einzelheiten nicht gewürdigt, wogegen er das passiv zerdrückte Gewebe erkennt. Die Arbeit ist eigentlich die fundamentale und geht fast allein dem Grunde der Verkürzung nach.

Eine Bearbeitung der sonderbaren Wurzeln von *Oenanthe crocata* von BEHUNECK¹⁰⁾ sucht die Struktur durch den endogenen Verlauf von Adventivwurzeln in der Rinde des Rhizoms zu erklären. Da es mir an eigenen Anschauungen hierüber fehlt, so läßt sich das in diesem Falle schwer beurteilen. vielmehr sollen seine merkwürdigen Beobachtungen, welche sich in manchen Fällen an diejenigen TRÉCULS⁸⁾ anlehnen, soweit sie in den Rahmen dieser Arbeit zu passen scheinen, zumeist wörtlich hierher gesetzt werden. „Der primäre Rindenteil der Wurzel besteht aus einem sehr lockeren, parenchymatischen Zellgewebe, in welchem sich bald dadurch, daß die Zellen auseinander weichen, zahlreiche sehr große Luftgänge bilden. Dieses Verhalten erklärt eine eigentümliche Erscheinung, welche man fast in allen dünnen Wurzeln unserer Pflanzen zu beobachten Gelegenheit hat; es krümmen sich nämlich manche Nebenwurzeln noch in derselben Wurzel, in welcher sie entstehen, senkrecht nach unten und wachsen in dieser selbst parallel mit der Axe derselben in die oben erwähnten Luftgänge des Rindenparenchyms hinein.“

Eine weitere Arbeit, welche sich mit den Umbelliferen, in diesem Falle den Eryngien, die monokotyloid sind, befaßt, findet sich von MÖBIUS¹¹⁾. Auch diese gibt nur wenig Anhaltspunkte bezüglich der Kontraktilität. Hervorzuheben wäre das eigenartige Dickenwachstum des Rhizomstückes. Im primären Zustande sind die Gefäßbündel außerordentlich zahlreich, bis zu 160 Stück auf 3 cm Durchmesser. „Dieselben sind teils zu mehreren durch ein nur kurze Zeit tätiges Kambium verbunden, teils sind sie durch Markstrahlen, die aus parenchymatischen Zellen mit stark lufthaltigen Interzellularen bestehen, voneinander getrennt.“ Die Bündel biegen nach Art des Palmentyps im Rhizome um, wobei das Kambium extrafascicular angelegt wird. „Diese neue Zuwachszone ist eine ziemlich späte Bildung, sie entsteht nach dem Erlöschen der Tätigkeit des ersten Kambiums, unterhalb der Ansatzstelle der äußersten noch grünen Blätter.“ Es könnte vielleicht die anfangs nur lokale Tätigkeit dieses Kambiums zu einer Verkürzung führen, erstere wird später gleichmäßig und erzeugt nach innen Holz und außen Bast.

Noch weniger ist mit dem Wurzelbau zu machen. Die Hauptwurzel stirbt bald ab; in der Meristemspitze ist wie bei allen Umbelliferen nur ein Korpus und eine Tunika¹²⁾ vorhanden, aus welcher sich weiter hinten das Periblem und die anderen Gewebe abgliedern. Eine Arbeit von PFITZER¹³⁾ ist von gleichem Inhalte, was dadurch verständlich ist, daß MÖBIUS dieselbe bei PFITZER ausgeführt hat.

Ebenso gering sind die Beiträge zu vorliegendem Probleme von GÉNÉAU DE LAMARLIÈRE¹⁴⁾, in welchen er sich vornehmlich mit dem anomalen Dickenwachstum beschäftigt und dabei die wertvolle Beobachtung macht, daß Übergänge vorhanden sind. Die später zu behandelnde Vergrößerung von Holz und Bastparenchym ist gewissermaßen eine Vorstufe für eine kambiale Tätigkeit. Besonders bei *Carum verticillatum*, *Cicuta* und *Sium* sind solche Übergänge vorhanden. Bei diesen Wurzeln erzeugen die Dinge nur eine Verdickung der Wurzel. Wenn sie so allseitig gleichmäßig wirken, so resultiert nur eine Anschwellung; dagegen möchte man glauben, daß eine geringe Wandlung dieser Vorgänge sehr wohl durch ungleichmäßiges Auftreten eine Verkürzung erzielen kann.

Ein solches Kambium wirkt nach außen, nach der Seite und nach innen. und kann zu einem Übergange eines Stranges in eine Stele führen, dadurch, daß das Kambium auf das Bündel selbst beschränkt nicht nur nach außen, sondern auch nach den Seiten und nach innen wirkt. Es ist aber auch hierbei das Aufkommen von Zugspannungen zwischen dem fertigen und unfertigen Gewebe unvermeidlich. Die Kontraktion würde somit in vielen Fällen nur eine Ausnützung von auch sonst vorhandenen Erscheinungen sein.

Sonst ist in der ganzen Arbeit, in welcher ihr Verfasser eine sehr genaue und besonders systematisch gerichtete Beschreibung der Umbelliferen gibt, leider nichts zu finden, was für die Kontraktilität die geringste Bedeutung hätte; er geht eben auf solche für seine Fragestellung nebensächliche Dinge nicht ein.

Ebenfalls läßt sich in kurzen Worten die organographisch und insbesondere histologisch gerichtete Schrift von DROBIG¹⁵⁾ abtun, denn auch sie enthält nichts, was mit der Kontraktion in Einklang gebracht werden könnte. Das ist um so verwunderlicher, als darin ganz vorzüglich geeignete Objekte, wie *Oxalis lasiandra*, untersucht wurden.

Ebensowenig findet man in der FREIDENFELDTschen Arbeit¹⁶⁾, die diese Probleme gar nicht berührt.

Aus einer pharmakognostisch gerichteten Bearbeitung über *Asa foetida* von GORIS¹⁷⁾ sei die schon aufgefundene Eigentümlichkeit des welligen Verlaufes des Kambiums, dessen Produkte ja Gewebespannungen auslösen müssen, hervorgehoben. Aus dem Ringe schnüren sich oben einzelne Ringe ab, die dann ebenfalls eine Ursache von solchen Spannungen sein können und damit wahrscheinlich auch einer Kontraktion.

Mit den äußeren Erscheinungen der Kontraktion der Umbelliferen beschäftigt sich eingehend eine Dissertation von STROEVER aus dem Botanischen Institute zu Jena¹⁸⁾. Leider aber geht der Verfasser nicht auf den anatomischen Teil der Frage ein, sondern hält, wie alle späteren Autoren, das Rätsel in dieser Hinsicht für durch DE VRIES⁹⁾ gelöst, und beschränkt sich nur auf die äußeren Erscheinungen. In der historischen Einleitung bezeugt er

die schon anderweitig³⁾ gewürdigte Tatsache, daß TILLMANN die Kontraktion zuerst beobachtet hat. SROEVERS Objekte waren unter anderem Umbelliferen: *Pastinaca*, *Daucus Carota*, und *Petroselinum*, welche in der Feststellung der Verkürzung im wesentlichen nach der von DE VRIES angegebenen Methode der Verkürzung in Wasser mit Tuschestrichen bearbeitet werden. Von unseren Objekten beschreibt er zweijährige Pflanzen, welche nur im ersten Jahre kontraktile sind. Bei *Pastinaca sativa* und *Conium maculatum* gelingt die Kontraktion auf diesem künstlichen Wege an Haupt- und Nebenwurzeln nur eine kurze Zeit lang. Im September des ersten Jahres war die Kontraktion beendet. Durch Ausmessen des Periderms stellte er für *Conium maculatum* 12—15 % Verkürzung fest. Bei *Apium graveolens* ist die Hauptwurzel nur anfangs als echte Pfahlwurzel zu erkennen, sie zieht sich auch nur während dieses Stadiums zusammen, wogegen die kräftigen Nebenwurzeln bis in den Herbst kontraktile sind, eine Tatsache, deren Ursache im parenchymatischen Gewebe liegt. Im zweiten Jahre ist es mit der Verkürzung vorbei, die Pflanze stirbt nach der Samenreife ab.

Archangelica officinalis zeigt die Kontraktion im zweiten Jahre nur dann, wenn sie nicht zur Blüte kommt, was leicht hier eintritt; im dritten Jahre oder im zweiten, wenn die Blüte erfolgt, zieht sie sich nicht mehr zusammen.

Die Kontraktion bei *Pimpinella magna* und *Heracleum sphondylium* tritt nur im ersten Jahre, wenn die Pflanze an einem normalen Standorte wächst, beim Einlegen in Wasser ein; später ist sie jedoch nicht mehr auf diesem Wege zu erzielen. Wenn sie nun aber, wie andererseits bekannt, trotzdem späterhin erfolgen kann, dann ist eben der Weg ein anderer, beruht nämlich auf Wachstumserscheinungen.

Bei *Imperatoria Ostruthium* und *Peucedanum officinale* ließ sich an mehrjährigen Wurzeln die lange andauernde Kontraktion feststellen.

Bei *Levisticum officinale* dauert sie mehrere Jahre. STROEVER schreibt, die länger dauernde Kontraktion DE VRIES gegenüber betonend: „Aus den angeführten Tatsachen ist indes schon hinreichend ersichtlich, daß durch diese kolossale an der Wurzel sich geltend machende Kontraktion die bedeutende Tiefenlage derselben erreicht wird.“

Im weitesten Maße hat sich RIMBACH¹⁰⁾ mit der Kontraktilität der Wurzeln beschäftigt, aber es war mehr die Außenseite der Erscheinung, welche er seinen Untersuchungen zugrunde legte. Nur in ganz vereinzelt Fällen griff er zur Behandlung der Anatomie, wo er besonders auf die Wellung des CASPARYSchen Streifens hinwies, welche er als Folge der Verkürzung hinstellte, ohne allerdings dabei von allen Seiten zugestimmt zu bekommen. Die Ursache sieht er in dem gleichen Verhalten der Zellen wie DE VRIES, und geht daher auf andere Anatomica bei den Umbelliferen gar nicht, bei den Monokotylen nur wenig ein.

Seine Untersuchungen hat er besonders in der letzten Zeit in sehr beachtenswerten Zusammenfassungen gesammelt, welche hier allein gewürdigt sein sollen, da sich mit den anderen Arbeiten eine frühere Dissertation von RHODE³⁾ schon näher befaßt hat. Die Einleitungsworte seien hier am besten wörtlich wiedergegeben: „Bekanntlich pflegt die Verkürzung in der Weise ungleichmäßig auf die Wurzel verteilt zu sein, daß sie am stärksten nahe dem Wurzelgrunde ist, nach der Spitze zu allmählich abnimmt und in dem

äußersten Spitzenteile der meisten Arten fehlt. Deswegen muß nicht nur die Größe der Verkürzung der ganzen Wurzel, sondern auch die Größe der Verkürzung der sich am meisten zusammenziehenden Teilstrecke festgestellt werden. Um die letztere herauszufinden, war die Wurzel in noch ganz jungen Zustände, fortlaufend mit ihrem Längenwachstum, in Strecken von 1 cm Länge eingeteilt worden. Innerhalb einer so kurzen Strecke kommt keine nennenswerte Ungleichheit mehr vor.“ Würde man kleinere Strecken nehmen, so bekäme man wieder Differenzen. Die Messungen wurden in normaler Lage, jedoch nicht unter Hochpflanzen vorgenommen. Die Hauptwurzeln der Umbelliferen verkürzten sich hierbei von 3—8 cm: *Apium graveolens*, *Carum Carvi*, *Pimpinella saxifraga*, *Conium maculatum*, *Daucus Carota*, *Foeniculum officinale*. Die Adventivwurzeln verkürzten sich bei den *Eryngium*-Arten (*E. nudicaule*, *foetidum*, *humile*) um 1—3 cm.

Drückt man die Verkürzung der hauptsächlich sich zusammenziehenden Wurzelstrecke in Prozenten aus, so findet man bei *Apium*, *Petroselinum*, *Daucus* und *Pastinaca* 30—50 %, bei *Carum Carvi*, *Pimpinella saxifraga*, *Conium* und *Foeniculum* 50—75 %, also mit die stärksten Verkürzungen. Bei den Adventivwurzeln der genannten Eryngien waren Beträge von 10—30 % gemessen; die Rhizomteile von *Pimpinella saxifraga* zeigten auf eine Strecke von 45 mm aus dem 6 cm langen Teile in 3 Monaten 9 % Verkürzung, der Durchmesser war dabei bezeichnenderweise um 10 % gestiegen.

Eine weitere Arbeit von RIMBACH²⁰⁾ gibt einen Maßstab für die Geschwindigkeit der Kontraktion. *Carum*, *Apium* und *Pimpinella* zeigten 1 mm, *Daucus* und *Foeniculum* 2 mm innerhalb 24 Stunden. Die Dauer betrug bei *Daucus*, *Apium* und *Pimpinella* 3, bei *Conium*, *Carum* und *Foeniculum* 4, und endlich bei *Eryngium nudicaule* 1½ Monate. Diese Verkürzung erleidet dabei keine Unterbrechung, sie bleibt vielmehr nur in der Ruhezeit stehen.

Zuletzt sei noch wohl als größtes und umfangreichstes Werk über die Umbelliferen das von DRUDE⁴⁾ erwähnt, in welchem er außer einer sehr guten Zusammenstellung der älteren Literatur eine umfassende Bearbeitung der Doldengewächse gegeben hat; für die spezielle Frage dieser Arbeit ist jedoch nichts Neues vorhanden, was bei der rein systematischen Richtung des Buches und der mehr pflanzengeographischen Einstellung des Autors nicht verwundern kann.

Ganz Ähnliches kann man bezüglich SOLOREDERS⁶⁾ sagen; ihm vornehmlich ist das leichte Auffinden der alten Literatur zu verdanken, für unsere Fragestellung fanden wir aber bei ihm nichts.

Man sieht also, daß einerseits die anatomische Literatur mancherlei Aufschlüsse über den Mechanismus der Kontraktion erwarten läßt, andererseits die Kontraktionsliteratur nicht auf diese Dinge eingeht. Es ist daher vielleicht angebracht, einige Umbelliferenwurzeln im Sinne einer physiologischen Anatomie zu bearbeiten.

Eigene Untersuchungen

Das beste Objekt war

Heracleum sibiricum,

eine Pflanze, welche in Ostpreußen das im Reiche heimische *H. sphondylium* vertritt.

Äussehen der Wurzel

Der bis 2 cm breite Körper der Wurzel trägt oben nur ein verhältnismäßig kurzes Rhizomstück, auf dessen Außenseite man besonders am Wurzelstück eine ausgeprägte Ringelung findet. Untersucht wurden die noch nicht blühenden Stücke, da diese die Kontraktion am besten zeigen, dieselben waren im Frühjahr und im Herbst gesammelt.

Nach unten hin verzweigt sich der Wurzelkopf, nachdem er bereits weiter oben einige Nebenwurzeln größeren Durchmessers abgegeben hat. Die Kontraktionserscheinungen des oben ungegabelten, aufrecht stehenden Stockes sind auf den Wurzelhals und das Rhizom beschränkt. Das letztere wurde jedoch bei vorliegenden Betrachtungen absichtlich weggelassen, weil die Verhältnisse hier weniger klar liegen und im Prinzip sich bei beiden sehr ähnlich sind.

Die Hauptmasse des Querschnittes besteht aus der sekundären Rinde; ein stark verholzter Holzkörper macht die Mitte aus. In der Rinde, welche auf das Kambium zu geschlossen ist, findet ein Aufspalten in radiale Lamellen statt, wie sie früher in der Literatur schon beschrieben sind. Ganz außen geht das Gewebe förmlich in einzelne Platten und Fasern zerfallend „aus dem Leime“, ein Vorgang, der sich frisch weniger geltend macht, sofern man nur den Querschnitt in Betracht zieht; dagegen quillt beim Einschnneiden eines Längsschnittes in das Periderm und Phelloderm die zusammengepreßte Masse heraus. Als nächste Aufgabe ergab sich eine Untersuchung der

Gewebespannungen in den verschiedenen Zonen

und zwar zuerst bei einer glatten Wurzel, welche gerade noch keine äußeren Spuren der Verkürzung zeigte, wozu sich am besten ein tiefgelegenes Wurzelstück, das an die Ringzone anschließt, eignete. Zur Illustration dieser Versuche mögen die Aufnahmen der Wurzel-lamellen mit dem Zeichenokularaufsätze allein dienen, welche das Bild durch Camera obscura-Wirkung etwa vierfach vergrößert wiedergaben. Die verzeichnende Wirkung konnte durch Abgleichen des Zeichenbrettes in der Neigung gegen einen Kreis auf dem Papier und unter der Öffnung auf dem Objektische eines Präpariermikroskopes abgeglichen werden.

Es wurde also ein solches Stück aus dem Wurzelverbande herausgeschnitten, nicht ohne die Wurzeln vor allzu reichem Aufsaugen von Wasser bewahrt zu haben, wie es DE VRIES⁹⁾ und STROEVER¹⁸⁾ beschrieben. Der Rindenkörper wurde oben und unten

gleichzeitig ein wenig abgeschält, um die gegenseitigen Spannungen besser erkennen zu können. Gleich auf der ersten gezeichneten Lamelle (Fig. 1a) fällt die Verwölbung des Holzteiles oben und unten aus der doch ursprünglich glatt geführten Schnittfläche auf. Führt man entlang dem Kambium einen Schnitt, so ist der Holzkörper nur wenig verlängert (Fig. 1b), wogegen die Rinde schwach nach innen gekrümmt ist und gleichzeitig eine kleine Verbreiterung derselben erfolgt. Man geht wohl kaum fehl, diese so sichtbaren Größenveränderungen dahin zu deuten, daß die Rinde unter Verbreiterung sich aktiv zusammenzieht, während der Holzteil passiv zu sein scheint. Indessen muß man sich aber bewußt bleiben, daß die Deutung auch so gesucht werden kann, daß der Holzteil sich zu verlängern strebt und dadurch die Rinde in eine Zwangsgestalt bringt. Die Zellen der Rinde und des Holzes als solche werden dadurch, daß ihre Trennung die gegenseitige Wechselwirkung aufhebt, teils verlängert und verschmälert, teils verkürzt und verbreitert.

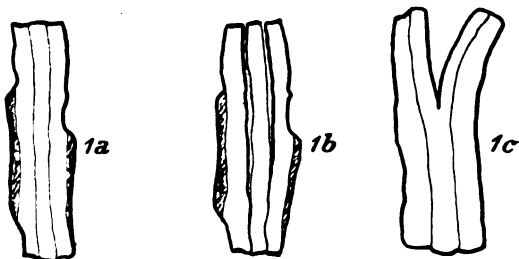


Fig. 1a—c

Die leichte Einkrümmung der Rinde selbst ist ein Zeichen dafür, daß auch in ihr schwache Spannungen vorhanden sind. Die Deutung hierfür kann ebenso sein, daß innen die Zellen passiv gedehnt werden oder aktiv sich verkürzen wollen und hieran durch die Außenrinde gehindert werden, welche entweder aktiv sich zu verlängern strebt oder passiv verkürzt wurde. Da diese Kontroverse schwer auf Grund dieses Versuches zu entscheiden ist, soll ein anderer, dritter folgen, bei welchem das Periderm gänzlich abgelöst wurde, da es sowieso in keinem festen Verbande mit der Rinde mehr stand, deren Gewebe offenbar passiv verkürzt ist. Nimmt man also eine gleiche Lamelle, welche derselben Zone wie die beiden ersten entnommen, und führt einen Schnitt durch die Mitte des Xylems, so sieht man eine starke Krümmung nach beiden Seiten und den Holzteil im Gewebe innen geschlängelt verlaufen (Fig. 1c). Hiernach ist offenbar der Innenteil des Xylems passiv verkürzt und der Außenteil der aktive. Aus diesen Versuchen kann man somit schließen, daß die dem Kambium nahegelegenen Schichten das Be-

streben haben, sich aktiv zu verkürzen. Ob aber nicht gleichzeitig einige Gewebelamellen des Außenteiles der Rinde oder der Innenteile des Holzes eine Gestaltsänderung anstreben, das bleibt hierdurch unberührt, denn hier sollen ja nur die Spannungen des Gewebes als Ganzes, nicht der Einzelzellen beschrieben werden. Diese Erscheinungen kann man im Sinne von DE VRIES deuten, muß es aber nicht.

Geht man nun weiter in die Höhe hinauf, also an Teile, welche in der Ringelzone der Außenseite, aber unterhalb der Mitte derselben

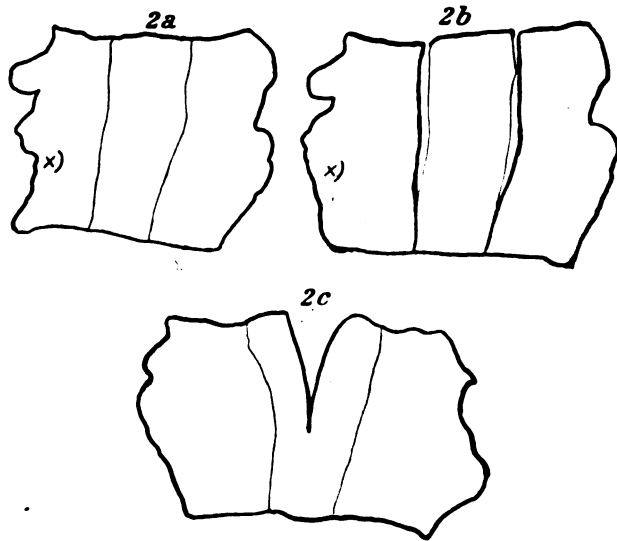


Fig. 2a—c

liegen, so kommt man zu den Ergebnissen der Bilder (Fig. 2a—c), bei denen die Behandlung die gleiche war.

Im Falle 2a ist die Schnittfläche am Rande hoch gewölbt, darauf folgt eine Eindellung des glatten Schnittes auf das Kambium zu, um eine schwache Aufwölbung gegen die Mitte des Holzkörpers zu erreichen. Ein Schnitt dem Kambium entlang geführt ergibt ebenfalls ein nur schwaches Vorwölben des Holzkörpers; die Rinde krümmt sich etwas nach innen und hat sich verbreitert und verkürzt. Betrachtet man aber einmal die Zone x in den beiden Stücken 2a und 2b, welche Ansichten desselben Exemplares vor und nach der Behandlung darstellen, näher, so fällt besonders die abgegliche Wellung der Krümmung in der Rinde auf, eine Erscheinung, die auf eine nicht gleichmäßig im Gewebe verteilte Spannung hindeutet.

Der Schnitt Fig. 2c entstammte der anderen Hälfte des genau in der Mitte gespaltenen Scheibenstückes, so daß sich diese Zonen miteinander vergleichen lassen. Bei demselben wurde der Einschnitt durch die Mitte des Holzteiles geführt; auch hier ragte darauf der ganze Holzteil wie bei 1c hervor und lieferte so einen weiteren Beweis dafür, daß das Xylem zusammengepreßt ist. Ent-



Fig. 3a u. b

nimmt man dagegen einen solchen Schnitt einer alt kontrahierten Zone (Fig. 3), so konnte man an diesem keinerlei Veränderung beobachten, ein Zeichen dafür, daß dort die Gewebespannungen ausgeglichen sind.

Der Versuch mit der Spaltung des Holzcyinders ist noch ein viertes Mal in einer Zone durchgeführt worden, welche zwischen den in 2 und 3 wiedergegebenen liegt, wobei kennzeichnender Weise die Einschränkung am Kambium nicht zu sehen ist; auch ist das

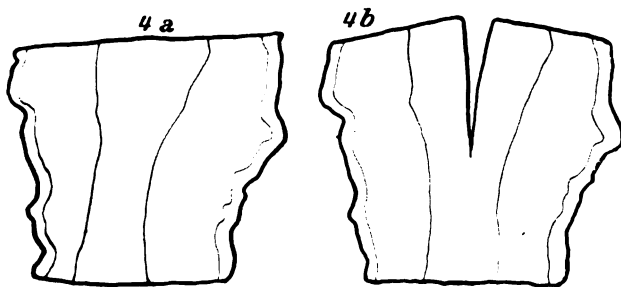


Fig. 4a u. b

Vorwölben des Holzteiles ohne Schnitt (Fig. 4a) sehr gering. Dagegen gelingt eine schwache Biegung des Holzteiles durch den centralen Einschnitt (Fig. 4b), ein Umstand, der sich nur durch eine noch nicht vorhandene Deformation der Innenteile des Xylems, die dann erst später aber (Fig. 3b) erreicht wird, erklären läßt. Es sei bemerkt, daß bei diesen Versuchen die einzelnen Stücke nicht in Wasser lagen, was von Wichtigkeit ist, weil dadurch gezeigt wird, daß die Gewebespannungen bereits in dem natürlichen Organe vorhanden

sind und nicht erst beim Einlegen in Wasser ausgelöst werden. Würde man die Objekte in Wasser einlegen, so würden die Spannungen durch die Saugkraft der einzelnen Zonen noch verstärkt werden, weil durch Absättigung derselben der Turgor gesteigert wird.

Als abschließende Ergänzung dieser Gewebespannungsversuche sollen die einzelnen Zonen auch noch im Längsschnitt betrachtet werden. Nachdem in einer stark aktiven Zone die äußerste zerpreßte Schicht abgeschnitten war (s. Fig. 5), also alle außer d und d' gelegenen Teile entfernt waren, wurde zunächst ein Schnitt im Kambium gezogen, der Holzteil durch einen medianen in die Stücke a und a' zerlegt und darauf die noch unzersetzte sekundäre Rinde in je drei Längslamellen b, c, d und b', c', d'. Die einzelnen Stücke wurden sodann in diesem Falle mit einer kleinen Menge Wasser angefeuchtet, da dieselben sonst während des Zeichnens eingeodrrt wären.

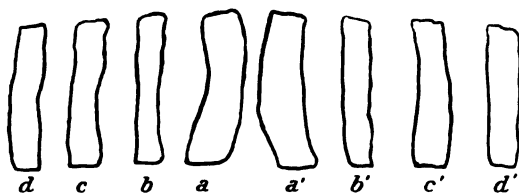


Fig. 5a—d

Merklich zeigte sich der ganze Holzteil verlängert, und zwar in der Mitte am meisten. Die Stücke bogen nach außen um, wieder ein Zeichen dafür, daß die ältesten Teile am stärk-

sten komprimiert gewesen sind und sich nach dem Beseitigen der aktiven Gewebe wieder ausdehnen.

Die dem Kambium benachbarte Zone der Rinde bleibt fast unverändert (b und b'), hingegen beginnt eine Veränderung schon in der nächsten Zone einzutreten (c und c'), bei welcher es auffällig ist, daß die Verkürzung und Verbreiterung der Stücke durchaus nicht die ganzen Lamellen erfaßt. Sieht man sich z. B. die Schnittfläche zwischen b und c näher an, so erscheinen im besonderen die Enden auf beiden Seiten verdickt und die innere Seite ausgehöhlt. Hinwiederum ist bei c' die untere Hälfte von der Mitte ab allein verdickt.

Noch mehr tritt bei der nächsten Lamelle d und d' die Verkürzung zutage. Auch hier ist die Verdickung deutlich zonenartig begrenzt, bei d hat es den Anschein, als ob diejenigen Zonen vornehmlich verdickt werden, die im letzten Viertel oben und unten liegen, dagegen ist von d' fast nur das obere Ende verdickt. Selbst im Holzteil scheint eine Zonenbildung vorhanden zu sein. Somit wäre das wesentlichste Ergebnis dieser Untersuchungen das Vorhandensein von

Gewebespannungen, durch aktive Zonen hervorgerufen. Dieselben liegen *nicht im Kambium*, sondern etwas weiter nach außen und sind *nicht gleichmäßig* auf den Längslamellen, sondern *auf Zonen* beschränkt. Es sei in diesem Zusammenhange an die von DE VRIES⁹⁾ gefundene, aber nicht gedeutete Verschiedenheit entsprechender Zonen hingewiesen.

Wie wir gesehen haben, ist es also eine Beschränkung auf gewisse Zonen, welche die Kontraktilität der Wurzel von *Heracleum*



Fig. 6



Fig. 7

sibiricum bedingt. Um nun den Mechanismus dieser Kontraktion genau zu begreifen, soll als nächstes eine

physiologisch-anatomische Untersuchung

erfolgen. Um ein Bild von dem verwickelten Aufbau einer solchen Wurzel in der kontraktilen Zone zu geben, sind Mikrophotogramme beigelegt, welche mit einem Leitz-Mikrosumar 24 mm, Balglänge 25 cm aufgenommen sind. Fig. 6 gibt einen Querschnitt wieder, welcher in Glycerin gekocht wurde, nachdem der Inhalt in Eau de Javelle beseitigt war. Auf diesem fällt zu innerst im „Marke“ eine sonderbare Aufteilung der primären Markstrahlen auf, an manchen Stellen scheint das Gewebe zerrissen. Es müssen sich demnach Momente geltend gemacht haben, welche die primären Holzteile auseinander gezogen haben. Diese Momente sind jedoch nicht auf diese

groben Keile beschränkt, sondern auch noch weiter außen am Werke. Die Zerklüftung des Holzteiles, welche auf der Photographie als helle Inseln erkenntlich ist, ergibt sich fraglos durch eine Verbreiterung des Kambiums, die über die Erfordernisse des Dickenwachstums hinaus geht.

Es ist noch ein zweites Mikrophotogramm Fig. 7 beigegeben, welches, von einem Chloraliodpräparat mit starker Gelbscheibe aufgenommen, die Dinge eigentlich in mancher Hinsicht besser und klarer zeigt: Alle Elemente, welche Stärke führen, sind tiefschwarz, das Kambium dagegen ist, da es stärkefrei, als ein weißer Streifen sichtbar. Verfolgt man den Verlauf des letzteren, so sieht man, daß er gewellt ist, wie vorher bereits angedeutet ist. Die Markstrahlen spalten sich innen in der Mitte und sind dann von zerrissenem Gewebe in der Zwischenlage erfüllt. Da andererseits aber die Nachbarschaft der Gefäße, wie man aus der ersten Abbildung gut ersehen kann, länger erhalten bleibt als das andere Gewebe, so liegt der Verdacht einer Aktivität der Markstrahlen vor. Diese müssen demnach in die Länge wachsen, wodurch sich das Bestreben erklären ließe, daß manche Teile eines Längsschnittes (vergleiche Figur 5a und a') sich verdicken, andere aber nicht, je nachdem das Gewebe passiv oder aktiv ist. Die Nachbarschaft der Gefäße dagegen leistet stets Widerstand, dessen Folge es ist, daß ein Verbiegen der Gefäße stattfindet, während das ganze Gewebe der Wurzel innen zerreißen muß, sofern es seine Resistenz verliert. Diese auf Zonen beschränkte Erscheinung muß daher ein Verkürzen der Länge und eine Verbreiterung des Kambialringes erzielen, und es ist somit auch der Holzteil in einer gewissen Zone etwas aktiv, wobei er durch das gewellte Kambium und noch mehr durch die Rinde unterstützt wird.

Betrachtet man nun weiter die sekundäre Rinde in Fig. 6, so findet man innen eine gleichmäßige Beschaffenheit der hier sehr mächtigen parenchymatischen Elemente zwischen den Harzgängen. Die Markstrahlen treten noch wenig hervor. Ein Blick auf die entsprechende Zone in Fig. 7 läßt die Zellen ziemlich gleichmäßig mit Stärke erfüllt erscheinen. Nur die Sekretgänge heben sich deutlich hervor, während dies bei der schwachen Vergrößerung auf der anderen Photographie nicht der Fall war.

Weiter nach außen fällt zunächst die Vergrößerung der schizogenen Harzbehälter auf, aber auch die stärkeführenden Zellen werden inselartig wie ausgefressen und bleiben zuletzt nur noch in der Umgebung der Harzgänge übrig. Gleichzeitig macht sich ein Zer-

spalten der Markstrahlen geltend, ihr gerader Verlauf wird verbogen, nach außen sogar geschlängelt; sie müssen sich also vielmehr in die Länge dehnen, als dem Durchmesser der Wurzel entspricht. Ferner ist in der Rinde ein Zerfall der Gewebe zu beobachten, welcher inselartig beginnend, schließlich (wie oben schon erwähnt) nur die Harzgänge und ihre Umgebung sowie die Markstrahlen bestehen läßt.

Das ganze Gewebe wird so eine gebogene und gefaltete Masse, während das Phelloderm und der Korkmantel unverändert bleibt. Wenn man dies Bild sieht, kann man den Verdacht eines ausnehmenden Wachsens der Markstrahlen in die Länge nicht unter-



Fig. 8

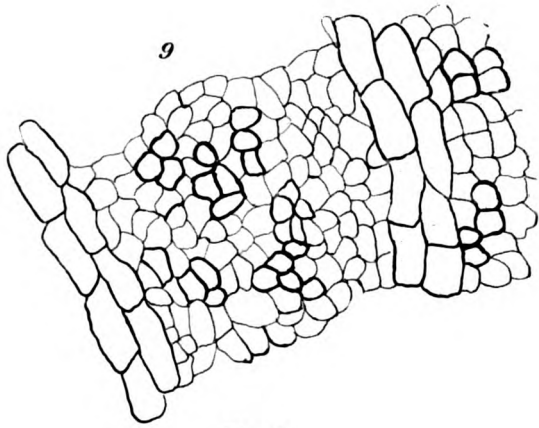


Fig. 9

drücken. Die Harzgänge, welche aus persistenten Strängen bestehen, werden nach außen verbogen und die Wurzeln unter Verbreiterung ihrer selbst verkürzt.

Um diese Gedankengänge nachzuprüfen, soll im Folgenden das Gewebe der Rinde einmal näher angesehen werden. Zu diesem Zwecke wurde bei stärkerer Vergrößerung ein Bild aus der Rinde an der Stelle gezeichnet, an welcher die Zerklüftung gerade beginnt (Fig. 8). Bis zu dieser Zone ist das Parenchymgewebe, das im besonderen Maße die sekundäre Rinde zusammensetzt, gleichmäßig; indes haben sich aber schon einzelne Stränge von Zellen mit derberen Wänden und größerem Stärkegehalt herausgebildet, welche zerstreut liegen oder um Harzgänge angehäuft sein können. Immer aber stoßen dieselben an Markstrahlen an, jedoch nicht so, daß sie nun auf ihrem ganzen Längsverlaufe mit den Markstrahlen zusammen-

hängen, sondern es sind immer Bereiche vorhanden, wo sie von diesen frei sind. Bei Beginn der Zerklüftung, welche an verschiedenen Stellen weiter außen oder weiter innen anfängt, sieht man zunächst die Markstrahlen stark sich strecken, wobei die Stränge, oder sagen wir in Zukunft die Längsstränge, unverändert bleiben im Gegensatz zu dem zwischen ihnen gelegenen Gewebe, welches zerfällt. Das ist die aktive Zone. Es sei bei dieser Gelegenheit auf jene Zone in Figur 5 hingewiesen, bei welcher dieselbe in die Zonen d und d' fällt, z. T. auch schon in c und c'.

Dem Beispiel der älteren Baststrahlen folgend, fangen immer neue und jüngere Strahlen innerhalb der Bastkeile mit dem Strecken

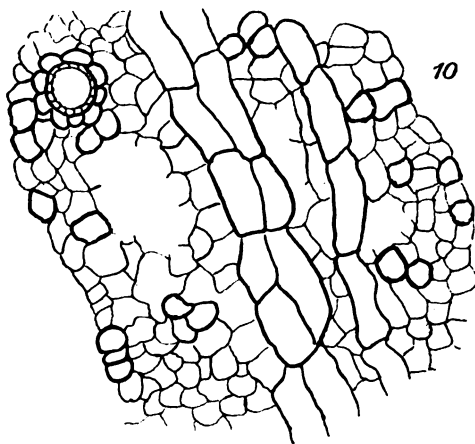


Fig. 10

und Verbiegen der Längsstränge an, und wenn die Zellen der Stränge nicht in dem Maße folgen, wie sie hinausgeschoben werden, dann muß sich logischerweise die Wurzel verkürzen; gerade das Verbiegen der Stränge ist ein Zeichen für diesen Vorgang. Das Zerfallsgewebe dagegen bietet die Möglichkeit des Ausweichens, nicht ohne zunächst noch einen gewissen Widerstand geleistet zu haben.

Zur Bekräftigung dieser Behauptung seien diese Dinge noch in Einzelbildern betrachtet, welche verschiedenen Zonen entstammen.

Um auch hier das geschriebene Wort möglichst leicht verständlich zu machen, ist das Bild der Einzelbetrachtung zeichnerisch in Fig. 9—11 festgehalten. Das erste Bild (Fig. 9) stellt das Rindengewebe etwas vom Kambium abgerückt, aber noch nicht unter den Einflüssen der Kontraktion dar. Die Markstrahlen, deren reicher Stärkeinhalt durch Kochen mit verdünnter Säure entfernt und die des weiteren mit Eau de Javelle aufgehellt waren, erscheinen etwas in die Länge gezogen und mit verhältnismäßig dicken Wandungen versehen. An sie schließen sowohl Harzgänge an, von denen auf dem ersten Bilde absichtlich keiner gezeichnet wurde, als auch die schon erwähnten mechanisch wirkenden Parenchymzüge mit festeren Wandungen und Stärkereichtum. Die eigentlichen Siebelemente

treten bereits in dieser Zone so zurück, daß sie nur an einigen wenigen Stellen sichtbar sind; zudem heben sie sich sehr schlecht ab. Neben diesen offenbar derbwandigeren Elementen findet sich ein feineres Bastparenchym mit dünnen Wänden und auffallend geringerem Stärkegehalt.

Die nächste Zeichnung (Fig. 10) führt nun schon nach außen in den Beginn der aktiven Kontraktion, in welcher sofort die Vergrößerung der Markstrahlen in radialer Richtung in die Augen springt. Auf diesem Bilde ist ein blind endender Baststrahl wieder-

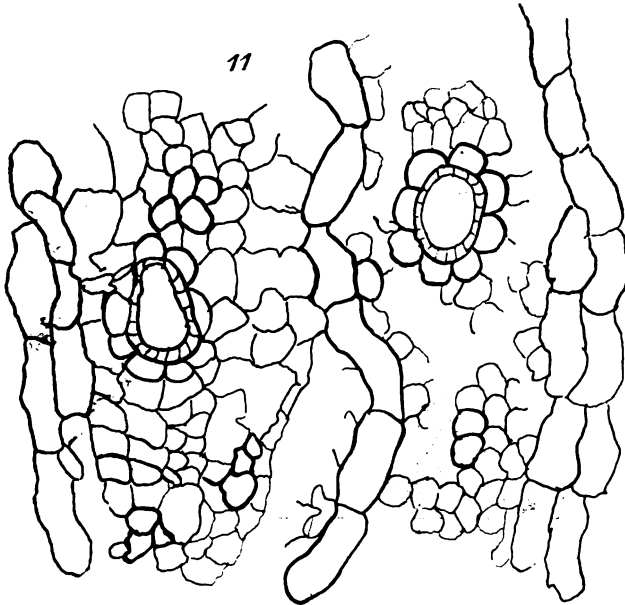


Fig. 11

gegeben, der kennzeichnenderweise an einem der derbwandigen Längsstränge endet. Wie bereits an einer früheren Stelle schon gesagt ist, bleiben dieselben mit einem Markstrahl auf ihrem Verlaufe immer in Verbindung, doch ist diese Regelmäßigkeit nicht auf jedem Querschnitte zu finden, da die Verknüpfung in verschiedenen Etagen liegt, so daß jeder Strahl mit einer Anzahl der Längsstränge in Verbindung steht, aber nicht mit allen. Während also das Gewebe der Längsstrahlen und der ähnlich als Widerstand gegen die radiale Streckung der Baststrahlen wirkenden Umgebung der Harzgänge gut erhalten bleibt, beginnt bereits der Zerfall der dünnen Bastparenchymzellen. Hierdurch wird Raum für die Wellung der Längsstrahlen geschaffen.

die schon anderweitig³⁾ gewürdigte Tatsache, daß TILLMANN die Kontraktion zuerst beobachtet hat. SROEVERS Objekte waren unter anderem Umbelliferen: *Pastinaca*, *Daucus Carota*, und *Petroselinum*, welche in der Feststellung der Verkürzung im wesentlichen nach der von DE VRIES angegebenen Methode der Verkürzung in Wasser mit Tuschestrichen bearbeitet werden. Von unseren Objekten beschreibt er zweijährige Pflanzen, welche nur im ersten Jahre kontraktile sind. Bei *Pastinaca sativa* und *Conium maculatum* gelingt die Kontraktion auf diesem künstlichen Wege an Haupt- und Nebenwurzeln nur eine kurze Zeit lang. Im September des ersten Jahres war die Kontraktion beendet. Durch Ausmessen des Periderms stellte er für *Conium maculatum* 12—15 % Verkürzung fest. Bei *Apium graveolens* ist die Hauptwurzel nur anfangs als echte Pfahlwurzel zu erkennen, sie zieht sich auch nur während dieses Stadiums zusammen, wogegen die kräftigen Nebenwurzeln bis in den Herbst kontraktile sind, eine Tatsache, deren Ursache im parenchymatischen Gewebe liegt. Im zweiten Jahre ist es mit der Verkürzung vorbei, die Pflanze stirbt nach der Samenreife ab.

Archangelica officinalis zeigt die Kontraktion im zweiten Jahre nur dann, wenn sie nicht zur Blüte kommt, was leicht hier eintritt; im dritten Jahre oder im zweiten, wenn die Blüte erfolgt, zieht sie sich nicht mehr zusammen.

Die Kontraktion bei *Pimpinella magna* und *Heracleum sphondylium* tritt nur im ersten Jahre, wenn die Pflanze an einem normalen Standorte wächst, beim Einlegen in Wasser ein; später ist sie jedoch nicht mehr auf diesem Wege zu erzielen. Wenn sie nun aber, wie andererseits bekannt, trotzdem späterhin erfolgen kann, dann ist eben der Weg ein anderer, beruht nämlich auf Wachstumserscheinungen.

Bei *Imperatoria Ostruthium* und *Peucedanum officinale* ließ sich an mehrjährigen Wurzeln die lange andauernde Kontraktion feststellen.

Bei *Levisticum officinale* dauert sie mehrere Jahre. STROEVER schreibt, die länger dauernde Kontraktion DE VRIES gegenüber betonend: „Aus den angeführten Tatsachen ist indes schon hinreichend ersichtlich, daß durch diese kolossale an der Wurzel sich geltend machende Kontraktion die bedeutende Tiefenlage derselben erreicht wird.“

Im weitesten Maße hat sich RIMBACH¹⁹⁾ mit der Kontraktilität der Wurzeln beschäftigt, aber es war mehr die Außenseite der Erscheinung, welche er seinen Untersuchungen zugrunde legte. Nur in ganz vereinzelten Fällen griff er zur Behandlung der Anatomie, wo er besonders auf die Wellung des CASPARYschen Streifens hinwies, welche er als Folge der Verkürzung hinstellte, ohne allerdings dabei von allen Seiten zugestimmt zu bekommen. Die Ursache sieht er in dem gleichen Verhalten der Zellen wie DE VRIES, und geht daher auf andere Anatomica bei den Umbelliferen gar nicht, bei den Monokotylen nur wenig ein.

Seine Untersuchungen hat er besonders in der letzten Zeit in sehr beachtenswerten Zusammenfassungen gesammelt, welche hier allein gewürdigt sein sollen, da sich mit den anderen Arbeiten eine frühere Dissertation von RHODE³⁾ schon näher befaßt hat. Die Einleitungsworte seien hier am besten wörtlich wiedergegeben: „Bekanntlich pflegt die Verkürzung in der Weise ungleichmäßig auf die Wurzel verteilt zu sein, daß sie am stärksten nahe dem Wurzelgrunde ist, nach der Spitze zu allmählich abnimmt und in dem

äußerten Spitzenteile der meisten Arten fehlt. Deswegen muß nicht nur die Größe der Verkürzung der ganzen Wurzel, sondern auch die Größe der Verkürzung der sich am meisten zusammenziehenden Teilstrecke festgestellt werden. Um die letztere herauszufinden, war die Wurzel in noch ganz jungen Zustände, fortlaufend mit ihrem Längenwachstum, in Strecken von 1 cm Länge eingeteilt worden. Innerhalb einer so kurzen Strecke kommt keine nennenswerte Ungleichheit mehr vor.“ Würde man kleinere Strecken nehmen, so bekäme man wieder Differenzen. Die Messungen wurden in normaler Lage, jedoch nicht unter Hochpflanzen vorgenommen. Die Hauptwurzeln der Umbelliferen verkürzten sich hierbei von 3—8 cm: *Apium graveolens*, *Carum Carvi*, *Pimpinella saxifraga*, *Conium maculatum*, *Daucus Carota*, *Foeniculum officinale*. Die Adventivwurzeln verkürzten sich bei den *Eryngium*-Arten (*E. nudicaule*, *foetidum*, *humile*) um 1—3 cm.

Drückt man die Verkürzung der hauptsächlich sich zusammenziehenden Wurzelstrecke in Prozenten aus, so findet man bei *Apium*, *Petroselinum*, *Daucus* und *Pastinaca* 30—50 %, bei *Carum Carvi*, *Pimpinella saxifraga*, *Conium* und *Foeniculum* 50—75 %, also mit die stärksten Verkürzungen. Bei den Adventivwurzeln der genannten Eryngien waren Beträge von 10—30 % gemessen; die Rhizomteile von *Pimpinella saxifraga* zeigten auf eine Strecke von 45 mm aus dem 6 cm langen Teile in 3 Monaten 9 % Verkürzung, der Durchmesser war dabei bezeichnenderweise um 10 % gestiegen.

Eine weitere Arbeit von RIMBACH²⁰⁾ gibt einen Maßstab für die Geschwindigkeit der Kontraktion. *Carum*, *Apium* und *Pimpinella* zeigten 1 mm, *Daucus* und *Foeniculum* 2 mm innerhalb 24 Stunden. Die Dauer betrug bei *Daucus*, *Apium* und *Pimpinella* 3, bei *Conium*, *Carum* und *Foeniculum* 4, und endlich bei *Eryngium nudicaule* 1½ Monate. Diese Verkürzung erleidet dabei keine Unterbrechung, sie bleibt vielmehr nur in der Ruhezeit stehen.

Zuletzt sei noch wohl als größtes und umfangreichstes Werk über die Umbelliferen das von DRUDE⁴⁾ erwähnt, in welchem er außer einer sehr guten Zusammenstellung der älteren Literatur eine umfassende Bearbeitung der Doldengewächse gegeben hat; für die spezielle Frage dieser Arbeit ist jedoch nichts Neues vorhanden, was bei der rein systematischen Richtung des Buches und der mehr pflanzengeographischen Einstellung des Autors nicht verwundern kann.

Ganz Ähnliches kann man bezüglich SOLOREDERS⁶⁾ sagen; ihm vornehmlich ist das leichte Auffinden der alten Literatur zu verdanken, für unsere Fragestellung fanden wir aber bei ihm nichts.

Man sieht also, daß einerseits die anatomische Literatur mancherlei Aufschlüsse über den Mechanismus der Kontraktion erwarten läßt, andererseits die Kontraktionsliteratur nicht auf diese Dinge eingeht. Es ist daher vielleicht angebracht, einige Umbelliferenwurzeln im Sinne einer physiologischen Anatomie zu bearbeiten.

Eigene Untersuchungen

Das beste Objekt war

Heracleum sibiricum,

eine Pflanze, welche in Ostpreußen das im Reiche heimische *H. sphondylium* vertritt.

Die ersten Glieder des Innovationssprosses können länger gestreckt sein. Am Anfang haben sie dann nur Schuppenblätter. Wenn die Laubblätter entstehen, dann wird der Sproß gestaucht. Es können nun mehrere solche Innovationssprosse gebildet werden, von denen wieder einer gefördert sein kann. Es entstehen so die verwickelten Sproßfolgen, wie sie etwa *Peucedanum Ostruthium* zeigt.

Andererseits kann aber der monopodiale Sproß gestaucht werden, die Innovationssprosse werden kurz und das ganze Fußstück wird aufrecht gestellt. Damit haben wir eine Organisation mit aufrechtstehenden Rhizomen, welche sich oben mehrgipfelig verzweigen, vor uns.

Durch Reduktion der Innovationssprosse, die teilweise oder völlig sein kann, kommen wir zu den völlig oder fast völlig hapaxanthischen Doldengewächsen, man könnte auch sagen, die monopodiale Jugendform des Rhizomgliedes ist mehrjährig. Das primäre Sympodium hemmt immer mehr korrelativ die Innovationssprosse; die Folge davon ist, daß diese sich nicht mehr entwickeln und in extremen Fällen die Blüte sich erschöpft.

Am Aufbau des ausdauernden Fußes der Pflanze beteiligen sich die Wurzel und der Grund des Rhizoms. Da die Umänderungen zunächst in der Wurzel beginnen, so ist es wohl das Gegebene, sich einen kurzen Überblick über den primären Bau derselben zu verschaffen: In ihrer Mitte findet sich eine radiale Stele mit verhältnismäßig weiten Gefäßen, deren jedes von Holzparenchymzellen umgeben ist. Sklerenchymfasern lassen sich bei den untersuchten Objekten nicht feststellen, die Leptomteile sind nicht stärker als gewöhnlich; das Bündel ist von einer Endodermis umgeben, auf welche die primäre Rinde und zu äußerst die Rhizodermis folgt. Sobald im Pericykel das sekundäre Dickenwachstum einsetzt, glättet sich in gewohnter Weise der Stern zu einem Kreise aus, wobei das zwischen die Siebelemente eingestreute Bastparenchym den Siebteil vor dem Zerreißen bewahrt. Bei diesem Wachstumsvorgang bilden sich tangential stark gestreckte Zellen aus. Dieser besonders nach dem Siebteil hin kräftig wirkenden Teilungsfähigkeit des allmählich zum Kreise geschlossenen Kambiums vermag nun die primäre Rinde nur kurze Zeit zu folgen. Schon DE BARY⁵⁾ ist es bekannt gewesen, daß alles Gewebe, von der Endodermis angefangen und diese selbst eingeschlossen, bei einsetzendem Dickenwachstum abgestoßen wird. Der äußerste Anteil des Pericykels bzw. des Bastparenchyms der primären Siebteile beteiligt sich dann an der Bildung eines Periderms, welches sehr gut der mächtigen Entfaltung der sekundären Siebteile zu folgen vermag. Das Phellogen gibt, soweit die vorhandenen anatomischen Bilder einen Schluß zugelassen haben, regelmäßig von Zeit zu Zeit Phelloderm nach innen ab, welches stark tangential gestreckt und großzellig wird. Außer der großen Entwicklungsfähigkeit ihrer Rinde, die von Markstrahlen reich durchsetzt ist, besitzen die primären Wurzeln die schon sehr ausgebildeten Sekretkanäle, welche ihre Entstehung dem Perikambium unmittelbar in der Nähe der Endodermis verdanken. Diese primären Sekretgänge finden sich nach SOLEREDER⁶⁾ sowohl vor dem Xylem- wie Phloemspeichen. Als Folge eines solchen Verbrauches des embryonalen Gewebes zur Bildung der Sekretgänge muß die Entstehung der Nebenwurzeln an anomalen Stellen erfolgen, und zwar „zwischen je einem einer Holzpartie und je einem einer Harzpartie vorgelagerten Harzgang und sohin in doppelt so großer An-

zahl auftreten als Holz bzw. Bastteile an Bildung des Fibrovasalsystems der Wurzel beteiligt sind". (VAN TIEGHEM, zitiert nach SOLEREDER.)

Beim späteren Dickenwachstum werden die Harzgänge öfters vom Kambium neu in der Rinde angelegt.

Es kann nun nicht Aufgabe dieser Arbeit sein, diese Art der Anlage im einzelnen wiederzugeben; denn so bleibt nicht in allen Fällen das Wachstum der Wurzeln und der Wurzelstöcke, die ja im späteren Stadium den ersteren sehr ähneln, sofern sie aufrecht stehen. Vielmehr mag obenstehende kurze anatomische Übersicht genügen, um nunmehr die spezielle Literatur zusammenzutragen und aus ihr im Zusammenhang mit dem Thema aus der Anatomie der hier beschriebenen Umbelliferenwurzeln und ihren Kontraktionserscheinungen irgendwelche Schlüsse zu ziehen.

Die ersten hierfür in Betracht kommenden Arbeiten stammen von HOFFMANN⁷⁾. Obwohl sie noch in der alten Auffassung der Bedeutung der Einzellemente und daher nicht leichtverständlich geschrieben sind, enthalten sie dennoch eine sehr genaue Beschreibung der Entwicklung und Anatomie der Umbelliferen. Eine historisch wertvolle Tatsache ist die Angabe, daß HOFFMANN bereits im Lumen der von ihm als „Luftgefäße“ bezeichneten Tracheen Öl gefunden hat; aber er macht nichts aus allen diesen Beobachtungen, die eben der Ära der rein beschreibenden Anatomie entstammen, die wir aber, da sie zum Teil geradezu meisterhaft sind, trotzdem als solche wiedergeben wollen.

Bei *Daucus carota* fällt dem Verfasser die eigenartige Kammerung durch die Markstrahlen auf Längs- und Querschnitten auf, besonders bei der Gartenmöhre verlieren im Gewebe der Außenrinde die Markstrahlen ihre genaue radiale und das andere Gewebe seine ringförmige Anordnung, erstere erhalten einen völlig regellosen Verlauf. Es finden sich jedoch auch Zwischenbildungen zwischen Markstrahlen und Bastparenchym, welche man heute durch Veränderung der Zellgestalt der Markstrahlzellen erklären kann. Gleiche Verwirrung sieht man im Innern des Wurzelteiles der Rübe. „Es ist, als ob sich Holzschicht, Markscheide und Mark verschoben, verwirrt und eins ins andere verwandelt hätte.“ Zu diesem Satz sei bemerkt, daß HOFFMANN nicht genau die aus einem Rhizom bestehenden oberen Schichten von den unteren aus einer echten Wurzel bestehenden unterscheidet. Damals begann man eben unter den Einfluß von IRMISCH erst diese Begriffe schärfer zu fassen. Jene Verwirrung aber ist durch die Kontraktion der Rübe hervorgerufen, die HOFFMANN natürlich nicht kannte.

Bei *Anthriscus silvestris* untersucht er sehr genau die Entwicklungsgeschichte, wobei die unbedingt richtige Beobachtung der Zerreißung des Markes im Rhizomteil infolge der Kontraktion hervorzuheben ist. Dieselbe Markzerklüftung wird später noch bei *Torilis Anthriscus*, *Angelica officinalis*, *Eryngium planum*, *Pastinaca graveolens* erwähnt.

Bei *Pastinaca sativa* findet er deutlich die Lakunen in einer oberen und unteren Zone fehlend. Sie sind meniskenartig quer zum Verlauf der Wurzeln gestreckt, unten schließt an die Lakunenzonen eine solche mit quergeringelter Rinde an. Zweifellos ist hier die Kontraktion in der Wurzel eine andere als im Rhizomteil, wo sie offenbar durch die Lakunenbildung hervorgerufen wird. Alle diese „Höhlungen“ sollen nach Ansicht des Verfassers durch aktives

Wachstum bedingt sein. Auch sind die Markstrahlen dieser Wurzeln wie des Rhizoms sehr hoch (20 Zellen) und verlaufen innen in gerader Richtung.

Chaerophyllum temulum zeigt sehr gut das pinselartige Auflösen der Markstrahlen und das Umbiegen „der Haare des Pinsels“. In der toten Rinde (aus kollabierten Zellen möchten wir hinzusetzen) bleiben diese Zellzüge am Leben.

Genaue Einzelheiten über die Luftlakunen enthalten HOFFMANNS Abschnitte über *Angelica silvestris*. Im dicken Rhizomteile wird das Mark von einer Anzahl elliptisch zugespitzter Luftlakunen durchbrochen, selbst in den Hauptwurzeln des Wurzelstockes sind solche gut zu verfolgen. Ihre Oberfläche ist von zerfetzten Wandungen besetzt. Hier sind sie jedoch radial angeordnet und können den Markstrahlen folgend bis ins Holz vordringen, dazwischen liegen verborgene „Luftgefäße“. Man sieht also diese als Folge des Vergrößerns des Kambialringes durch Teilung in tangentialer Richtung erscheinenden Zellspannungen auch in alten Wurzelteilen zum Zerreißen des Gewebes führen; es sind dies jedoch keine Ursachen der Kontraktion, sondern deren Folgen.

Wenig Neues bringt die sehr lückenhafte Beschreibung von *Heracleum sphondylium*; ebenfalls findet sich bei der deutlich die Ringelung zeigenden Wurzel von *Apium graveolens* außer dem geschlängelten Verlauf der Gefäße im Innern nur die ganz interessante Angabe der Abrundung der Zellen ihrer Nachbarschaft, eine Erscheinung, welche, wie spätere Versuche noch darlegen werden, auf eine Unterstützung der in der Rinde vorhandenen Einrichtung der Kontraktionsmechanismen hinauszielen dürfte. Auch das wäre mehr eine Folge als eine Ursache des Schrumpfens.

Bei den beiden *Pimpinella*-Arten unserer Heimat sieht HOFFMANN nur das Unter- und Durcheinanderliegen der zentralen Gefäßstränge. Die Abbildung des Wurzelstockes von *Peucedanum rablense* läßt sehr schön die Ringelung erkennen, ohne daß im Texte ein Versuch einer Deutung gemacht wäre. Wie wenig man es damals verstand, Wurzel- und Rhizombau zu unterscheiden, dafür ist die Angabe ganz kennzeichnend, daß durch einen baldigen Eintritt von Gefäßen, die Luft führen, also Tracheen im Sinne der Insekten sind, der rein zellige Charakter des Markes verloren ginge. Das sonderbare Verbiegen der primären Gefäße der kontrahierten Wurzel und der unstatthafte Vergleich mit dem anatomisch ganz anders gearteten Rhizomteil führten ihn wohl zu dieser Auffassung.

Diese Dinge finden sich oft noch in der Arbeit. So beschreibt er bei *Laserpitium nitidum* ein „baldiges Vermengen des Markes mit Gefäßen, welche unregelmäßig hindurchkriechen“. Bei *Athamantha Matthioli* sind die Wurzeln und Äste des mehrköpfigen Rhizoms gut geringelt abgebildet. Der „Eintritt der Gefäße ins Mark“ wird ebenfalls geschildert. „Die Holzbündel, welche nach außen zu einem regelmäßigen, nur durch die Markstrahlen unterbrochenen Ringe zusammentreten, sind nach innen weit unregelmäßiger verteilt und liegen meist inselartig, rings umgeben von schmalen Markmassen.“

Die *Ferula*-Arten zeigen in den Bildern ebenfalls sehr anschaulich die Kontraktionsringe.

Eingehender hat der Verfasser die *Peucedanum*-Arten vorgenommen. Am mehrköpfigen Wurzelstocke von *Peucedanum Cerraria* treten sehr schöne Ringe

an den dicken Teilen auf, die dünnen Anteile dagegen besitzen Längsstreifen. Im Rhizome stößt er auf ganz verschiedene Ansichten, je nachdem er die verkürzten oder unveränderten Anteile schneidet, ohne auf diesen Umstand aufmerksam geworden zu sein. Der Verlauf der Milchröhren oder, wie wir heute sagen, der schizogenen Sekretgänge in der Wurzel zeigt nur einen regelmäßigen Verlauf, während außen alles durcheinander geworfen wird. Leider widmet er der Hauptkontraktionszone keine eingehende Würdigung, und es macht den Eindruck, als ob ihn davon die Schwierigkeit, in die verwickelten Dinge Ordnung zu bringen, abgeschreckt hat. *P. tenuifolium* deckt sich mit der beschriebenen *P. Cervaria*.

Die Kontraktionsringe werden weiterhin sehr gut für *P. verticillatum* beschrieben und wiedergegeben. In der Rinde, welche sehr stark ist, finden sich tangential gestreckte Rindenzellen (Phelloderm), „unter welchen ein lockeres, unregelmäßiges Parenchym sich ausbreitet und den größten Teil des weichen, fast schwammigen“ . . . „hin und wieder zerrissenen Rindenmarkes bildet, in welchem zahlreiche Milchgefäße sich befinden; der kleinere Teil desselben besteht nach innen aus gestreckten Zellen und weichem Parenchym. Diese Schicht geht allmählich in die Bast-schicht über“. Wir sehen hier unsere Prosenchymstreifen um die Milchgefäße und das dazwischen liegende Puffergewebe. — „Die Markstrahlen nehmen einen schiefen Verlauf.“

Den „Eintritt der Gefäße“ und deren Verlagerung infolge der Verkürzung des sie führenden Wurzelteiles schildert HOFFMANN bei *Zozimia absinthifolia* „auf dem Längsschnitte fällt sogleich das stark entwickelte Mark des Rhizoms in die Augen, welches bis in die Spitze herab zu gehen scheint, in der Tat aber nur eine kurze Strecke seinen normalen, rein zelligen Charakter bewahrt, dann allmählich durch regellos eintretende gestrichelte Luftgefäße modifiziert wird. Den Holzteil durchsetzen Markfortsätze, neben diesen treten Markstrahlen auf“. Es ist also scheinbar neben den Gefäßen unser langgestrecktes Parenchym vorhanden.

Der geschlängelte Verlauf der Gefäße wird ohne irgendeine andere Deutung als das „Eintreten ins Mark“ bei *Conium maculatum* bezeichnet.

Über die Vorgänge in der sekundären Rinde sind die nun folgenden Angaben am wertvollsten: Bei der Wurzel des Fenchels hebt HOFFMANN die deutliche Gliederung in gestrecktes Bastparenchym und dazwischen gelagertes abgerundetes Parenchym hervor; jenes aktive Parenchym, von welchem noch später die Rede sein wird.

Eine Felderung der Rinde findet HOFFMANN bei *Levisticum*, diese wird „durch dazwischen geschobene Linien aus dichterem, ölfreiem, weißem Zellgewebe“ gebildet. Die Markstrahlen haben hier „außen abgerundete Zellen“.

Ebenfalls bei *Athamanta Libanotis* läßt die Beschreibung auf ähnliche Dinge schließen, wie sie sich später zeigen werden. „Der bräunliche Bast, welcher den Harzring umschließt, setzt sich strahlig in die starke Rinden-schicht fort. Er verändert aber seine spitzen Parenchymzellen in gestreckte Zellen, bis er allmählich in das Rindenmarkparenchym sich auflöst.“

„*Sambulus moschatus*“ führt prachtvolle Kontraktionsringe, in deren Furchen Nebenwurzeln verlaufen. Die Verwechselung mit Rhizominternodien liegt hier, wie der Verfasser selbst erkennt, nicht vor. „Zwischen diesen Rindenmarkzellen ziehen in schwachen Biegungen eine Anzahl Rindenbastbündel

hinab (aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich um das langgestreckte Parenchym).“ Innen liegen sie beisammen, während sie außen getrennt sind. Die Holzlamellen sind auf dem Querschnitte gefaltet und „als krummläufige Strahlen ausgebildet“. Die Markstrahlen werden „oft inselartig vom Holzgewebe eingeschlossen“.

Sehr gut sind die Wülste in dem Bilde von *Seseli elatum* (*montanum*) gezeichnet. Die in den Holzkörper eingestreuten „Pseudomarkstrahlen“ bestehen aus zweierlei Elementen, aus großen leeren und kleineren gefüllten. Daß das Kambium durch solche hier wohl auch im Holzkörper befindlichen Gewebespannungen in welligen Verlauf gebracht wird, ist insofern sehr beachtenswert, als dann natürlich dasselbe auch wieder in dem aus ihm gebildeten Gewebe Spannungen erzeugen wird. Die Pseudomarkstrahlen strahlen in die Rinde aus und nehmen hier die Milchgänge auf. Zwischen ihnen verläuft lockeres Gewebe, welches sich nach außen erweitert und seitlich mit einander in der Peripherie verfließt. Daß sich in diesem Puffergewebe Spannungen geltend machen, zeigen die beim Austrocknen erscheinenden Luftlücken.

Faßt man die Beobachtungen zusammen, so kann man hier die später zu behandelnden anatomischen Umwandlungen in der Rinde vorfinden, welche aktiv die Kontraktion hervorrufen. Daneben finden sich das Puffergewebe und die passiven Veränderungen im Holz und Markkörper des Rhizoms wie der Wurzel bei der Verkürzung genauestens beschrieben. Daß das zickzackartige Kambium durch seine Erweiterung hier ebenfalls aktiv wirken kann, das machen diese Beschreibungen ebenso wahrscheinlich. Die Ringelung der Organe als Folge des Zusammenziehens ist zwar abgebildet, aber nicht in seinem Zusammenhange gewürdigt und erkannt.

Nur verhältnismäßig wenig bietet das Studium von TRÉCUL⁸⁾. Diese Ausführungen sind jedoch, wie der Titel schon besagt, vornehmlich den Ölgängen (vaisseaux propres) gewidmet. Immerhin finden sich einige Angaben, welche auch in die sekundären Veränderungen des Rhizoms und der Wurzel hineinspielen, zwischen denen der Autor nunmehr schon einen Unterschied macht (*racine et souche*).

Das Wichtigste schreibt TRÉCUL über *Heracleum verrucosum*. In der Rinde sind die Ölgänge (vaisseaux propres) sehr zahlreich und zwischen die Markstrahlen eingestreut, ohne den Anschein konzentrischer Schichten zu geben. Die Markstrahlen sind als solche kenntlich und manches Mal gegabelt, ein Zusammenmünden kommt nicht vor.

Die Rinde ist ganz durcheinander geworfen (*toute désagrégée dans le sens radial*). Um die Ölgänge bleiben einige Zellstränge als Mantel erhalten. Die Siebteile und das Zwischengewebe sind so zerstört, daß Längsspalten entstehen und man leicht mit der Lupe die Ölstränge sowohl wie die Markstrahlen isolieren kann; der Verlauf der letzteren ist im Marke gewellt.

Die Wurzel von *Myrrhis odorata* besitzt im Alter einen konzentrischen Verlauf von mehreren Kambien (*couche génératrice*). Betrachtet man einen Querschnitt derselben, so kann man von außen nach innen gehend folgende Schichten erkennen:

1. Rinde (*écorce*); nach DE BARY: Normale Rinde mit Bastschicht.
2. Kambium „ „ „ : Normales Kambium.
3. Gefäßteil „ „ „ : Holzschicht normal orientiert.

- | | | |
|------------------------|---------------|-------------------------------------|
| 4. Kambium | nach DE BARY: | Zweites inneres Kambium. |
| 5. Rinde | " " | : Bastschicht. |
| 6. Gefäßteil | " " | : Holzschicht normal orientiert. |
| 7. Rinde | " " | : Bastschicht. |
| 8. Kambium | " " | : Drittes inneres Kambium. |
| 9. Gefäßteil | " " | : Holzschicht umgekehrt orientiert. |
| 10. Kambium | " " | : Kambium. |
| 11. Rinde | " " | : Bastschicht. |
| 12. Zentral. Gefäßteil | " " | : Axiler Holzstrang. |

Auffällig ist der polystele Bau von *Oenanthe crocata*, der hier zum erstenmal geschildert ist. Außen bedeckt die Wurzel ein tiefschwarzes Periderm mit dem üblichen Phellogen. Das Stärkeparenchym ist von einer Vielzahl hadrocentischer Bündel durchsetzt, deren Zahl nach dem Wurzelhalse zu sich vergrößert. Es wäre jedoch möglich, daß diese Einrichtungen mit einer Kontraktilität gar nichts zu tun haben. Die Konstruktionsvariante erzeugt eine Verdickung der Wurzel und eine Versorgung der ebenfalls polystelen Teile der oberirdischen Pflanze.

Über die sonstigen Anatomica, welche für die Veränderungen während der Kontraktion in Betracht kommen könnten, enthält die Arbeit nur wenig; an diese Erscheinung hat ihr Verfasser nicht gedacht. Die Milchsäftgänge verlaufen in der Rinde und im Marke zickzackartig. Das Gewebe unter dem Periderm, also die Außenrinde, ist häufig zerrissen und von Lufträumen durchsetzt. An seiner Zusammensetzung beteiligen sich außer Parenchym auch Bastmarkstrahlen*), die sich aber wegen des Periderms nicht ausdehnen können. Sie sind daher gefaltet und bewirken das Zerreißen ihrer selbst. Während außen die Milchgänge mit ihrem umgebenden Bastparenchym nur schwer eine deutliche Anordnung zeigen, sind sie innen fast regelmäßig in der Nähe der Markstrahlen eingestreut. Ein weiteres Eingehen auf die Ausführungen TRÉCULS erübrigt sich, da es sich weiterhin nur um Beschreibungen und hier noch besonders um die Milchsäftgänge handelt.

Die nächsten in Betracht kommenden anatomischen Angaben sind der „Vergleichenden Anatomie“ von DE BARY⁵⁾ entnommen.

Dieses Werk enthält ganz wichtige Angaben für die Entwicklungsgeschichte der Wurzeln. Auch hier sollen weniger die Ölgänge als die allgemeinen Umwandlungen des Wurzelkörpers (S. 463—465) besprochen werden, von denen bereits im Anfang eine Schilderung vorausgegangen war. An einer späteren Stelle seines Buches deutet der Verfasser auf die Beziehungen zwischen dem Umfang der fleischigen Wurzeln und der Anomalie des Dickenwachstums hin. Vielleicht verdient die Angabe Beachtung, daß nicht alle (auch dicken) Wurzeln diese Wandlungen mit vielen Kambien aufweisen. Es wäre denkbar, daß jene nur an kontraktile Wurzeln in Erscheinung treten, wo die erzeugten Gewebespannungen sich in einer Verkürzung auswirken könnten. Besonders dahingehende Untersuchungen allein könnten diesen Gedanken stützen.

Mehr auf die allgemeinen Erscheinungen der Kontraktion und auch auf die Eigenschaften der Zellen geht die ausgezeichnete Arbeit von DE VRIES⁶⁾.

*) Der Kürze halber sind die Bastmarkstrahlen mit Baststrahlen auch in Zukunft bezeichnet.

Da auf die Einzelheiten derselben bereits in einer früheren Dissertation von RHODE³⁾ eingegangen wurde, soll hier nur das Wichtigste und das für die Umbelliferen Maßgebende angeführt werden.

Auf Grund von Versuchen durch Einlegen von Gewebelamellen in Wasser und daraufhin eintretenden Veränderungen der Krümmungsradien und der Größenverhältnisse in verschiedenen Richtungen kommt DE VRIES zu folgenden Schlüssen:

I. „Das Parenchym, sowohl des Holzkörpers als der Rinde, bildet den Sitz der Kontraktion; diese findet durch Wasseraufnahme statt, indem die Parenchymzellen sich verbreitern und verkürzen; dabei erhöhen sie den Turgor.“

II. „In lebenden Wurzeln sind die Zellhäute der Parenchymzellen durch den Turgor gespannt und dabei in der Längsrichtung zusammengezogen.“

III. „Die nicht parenchymatischen Elemente beteiligen sich nicht in aktiver Weise an der Kontraktion; manche setzen dieser sogar einen erheblichen Widerstand entgegen.“

„Da die Kontraktion auf einer Zunahme des Turgors beruht, ist es selbstverständlich, daß die inhaltslosen Zellen sich an ihr nicht beteiligen. Sie werden also von den sich kontrahierenden Parenchymzellen passiv zusammengedrückt und setzen diesen wegen ihrer dicken und elastischen Wandungen einen Widerstand entgegen. Daß sie zusammengedrückt werden, erkennt man für die Korkrinde aus den an Wurzelstämmen so häufigen Querrunzeln, für die Holzgefäße aus ihrem eigentümlich geschlängelten Verlauf auf radialen Längsschnitten, und für die Bastfasern ist dasselbe sehr wahrscheinlich aus ihrem in tangentialer Richtung äußerst stark hin und her gebogenen Verlauf. Von dem Bestehen eines Widerstandes überzeugt man sich beim Isolieren der einzelnen Partien des Holzkörpers; die gefäßreichen, zentralen Teile dehnen sich dabei ganz bedeutend aus, während die gefäßarmen peripherischen Streifen sich verkürzen.“

„Der Unterschied im anatomischen Bau der Wurzeln und der Stängel krautartiger Pflanzen findet in dem Obigen eine Erklärung. In der Wurzel ist das kontraktile Parenchym im Übermaß entwickelt, während die verholzten und die dickwandigen Widerstand leistenden Elemente so weit wie möglich reduziert worden sind.“

An dieser Stelle sei hervorgehoben, daß DE VRIES nicht mit der Möglichkeit rechnet, daß diese passiv gedehnten Elemente eine wesentliche Rolle bei der Kontraktion des ganzen Organs spielen können.

IV. „Sowohl die Parenchymzellen monocotyler Wurzeln als auch die kambialen Zellen der dikotylen Wurzeln mit Dickenwachstum besitzen das Vermögen der Kontraktion; bei letzteren nimmt diese Eigenschaft mit zunehmendem Alter der Zellen stetig ab.“

Die Abnahme der Kontraktilität mit dem Alter zeigt sich erstens darin, daß die Gewebeteile junger dikotyler Wurzeln sich bei der Aufnahme von Wasser um so stärker verkürzen und um so mehr verbreitern, je näher sie der kambialen Zone liegen. Zweitens darin, daß ältere Wurzeln sich in Wasser gar nicht mehr kontrahieren. Der Unterschied in der Kontraktilität der verschiedenen Gewebepartien sowie im Gehalt an nicht kontraktilelementen ruff Gewebespannungen hervor, indem die jüngeren Teile passiv ausgedehnt, die älteren aber zusammengedrückt werden. In der Querrichtung sind die älteren

ausgedehnt und die jüngeren zusammengedrückt. Wasseraufnahme steigert diese Spannungen.“

V. „Wurzeln, welche das Vermögen der Kontraktion durch Wasseraufnahme besitzen, verkürzen sich auf die Dauer in bleibender Weise. Es geht dieses ohne weiteres daraus hervor, daß diejenigen Wurzeln, welche sich am meisten zu unseren Versuchen über den Turgor eignen, auch die sind, welche die Querrunzeln der Rinde oder den geschlängelten Verlauf der zentralen Holzgefäße in schönster Weise zeigen. Ob mit der dauernden Verkürzung auch eine entsprechende Zunahme an Dicke zusammenhängt, läßt sich bei dikotylen Wurzeln mit kambialem Dickenwachstum wohl nicht experimentell beweisen.“

Während also diese Arbeit das Absterben örtlich begrenzter Gewebeteile erkennt, besonders bei den Monokotylen, übersieht ihr Verfasser das Festlegen der Kontraktion durch Wachsen der Zellen. DE VRIES gehört zu den ersten, welche auf die Kontraktilität der Dikotylen, insbesondere aber der Umbelliferen, hinweisen. Seine Objekte sind *Carum Carvi*, *Conium maculatum*, *Heracleum pubescens*, *Pastinaca sativa*, *Daucus Carota* (Wildform), *Eryngium maritimum*. Zunächst ist die Schrumpfung auf die Nähe des Wurzelhalses beschränkt. Sehr gut findet man sie in der zweiten Vegetationsperiode, wo ebenfalls die obere Zone vornehmlich die Spuren zeigt. Die Runzeln können jedoch später durch ein extremes Wachsen in die Dicke verwischt werden.

Mit voller Deutlichkeit hebt DE VRIES den geschlängelten Verlauf der Gefäße als eine Folge der Verkürzung hervor; als geeignetes Versuchsobjekt hatte er hier den Kümmel verwendet, und schildert seine Untersuchungen mit markierten Stücken folgendermaßen:

„Die Versuche zeigen, daß häufig die oberste Zone sich nicht an der Kontraktion beteiligt. Ferner, daß die Kontraktion über die einzelnen Zonen oft sehr ungleichmäßig verteilt ist, was wohl darin seinen Grund haben mag, daß der Widerstand, den die passiven Elemente ausüben, je nach den Biegungen, welche diese bereits erlitten haben, eine sehr verschiedene sein wird.

Berechnet man die Verkürzungen auf große Partialzonen, z. B. auf solche von 20 mm Länge, so verschwinden diese Unregelmäßigkeiten, wie zu erwarten, mehr oder weniger. Eine stetige Änderung nach oben oder nach unten ist nicht zu bemerken.“

Es sei noch hinzugesetzt, daß diese auffällige Unregelmäßigkeit der Kontraktion in anatomischen Merkwürdigkeiten liegt. Die sie bedingenden Gewebe sind nicht in allen kleinen Teilen vorhanden. Große Zonen dagegen können dies Verhalten nicht zeigen. Nur die diesjährigen Wurzeln lassen sich künstlich durch Einlegen in Wasser zur Verkürzung bringen, nicht aber die blühenden Stücke der zweijährigen Pflanze. Die Wirkung wäre ja bei dieser ohne funktionalen „Sinn“.

Die Zellen zeigen beim Einlegen in Wasser ebenso wie die Gewebe, vornehmlich das „Kambium“ und die benachbarten Zonen eine Ausdehnung in die Breite.

Die Unregelmäßigkeit desselben Organs auf verschiedenen Flanken ersieht man leicht aus der Aufstellung über *Conium*:

	Breite nach dem Isolieren	Breite 1 Stunde im Wasser	Zunahme
Rinde	30 mm	30 mm	0 mm
Kambium	28 "	33 "	5 "
Zentrales Holz	26 "	27 "	1 "
Kambium	26 "	30 "	4 "
Rinde	21 "	23 "	2 "

Das eine Mal dehnt sich die Rinde, das andere Mal nicht. Auch hier ist wohl der Grund in einem verschiedenen Verhalten der Rinde in physiologischer und anatomischer Hinsicht zu suchen. Zusammenfassend wäre somit über die DE VRIESsche Arbeit zu sagen, daß ihr Autor den Mechanismus im Kambium sieht und zwar in einer verschiedenen Dehnbarkeit in verschiedenen Richtungen. Leider hat er die Fixation durch das Wachstum — wie oben schon erwähnt — und den anatomischen Bau in seinen Einzelheiten nicht gewürdigt, wogegen er das passiv zerdrückte Gewebe erkennt. Die Arbeit ist eigentlich die fundamentale und geht fast allein dem Grunde der Verkürzung nach.

Eine Bearbeitung der sonderbaren Wurzeln von *Oenanthe crocata* von BEHUNECK¹⁰⁾ sucht die Struktur durch den endogenen Verlauf von Adventivwurzeln in der Rinde des Rhizoms zu erklären. Da es mir an eigenen Anschauungen hierüber fehlt, so läßt sich das in diesem Falle schwer beurteilen. vielmehr sollen seine merkwürdigen Beobachtungen, welche sich in manchen Fällen an diejenigen TRÉCULS⁹⁾ anlehnen, soweit sie in den Rahmen dieser Arbeit zu passen scheinen, zumeist wörtlich hierher gesetzt werden. „Der primäre Rindenteil der Wurzel besteht aus einem sehr lockeren, parenchymatischen Zellgewebe, in welchem sich bald dadurch, daß die Zellen auseinander weichen, zahlreiche sehr große Luftgänge bilden. Dieses Verhalten erklärt eine eigentümliche Erscheinung, welche man fast in allen dünnen Wurzeln unserer Pflanzen zu beobachten Gelegenheit hat; es krümmen sich nämlich manche Nebenwurzeln noch in derselben Wurzel, in welcher sie entstehen, senkrecht nach unten und wachsen in dieser selbst parallel mit der Axe derselben in die oben erwähnten Luftgänge des Rindenparenchyms hinein.“

Eine weitere Arbeit, welche sich mit den Umbelliferen, in diesem Falle den Eryngien, die monokotyloid sind, befaßt, findet sich von MÖBIUS¹¹⁾. Auch diese gibt nur wenig Anhaltspunkte bezüglich der Kontraktilität. Hervorzuheben wäre das eigenartige Dickenwachstum des Rhizomstückes. Im primären Zustande sind die Gefäßbündel außerordentlich zahlreich, bis zu 160 Stück auf 3 cm Durchmesser. „Dieselben sind teils zu mehreren durch ein nur kurze Zeit tätiges Kambium verbunden, teils sind sie durch Markstrahlen, die aus parenchymatischen Zellen mit stark lufthaltigen Intercellularen bestehen, voneinander getrennt.“ Die Bündel biegen nach Art des Palmentype im Rhizome um, wobei das Kambium extrafascicular angelegt wird. „Diese neue Zuwachszone ist eine ziemlich späte Bildung, sie entsteht nach dem Erlöschen der Tätigkeit des ersten Kambiums, unterhalb der Ansatzstelle der äußersten noch grünen Blätter.“ Es könnte vielleicht die anfangs nur lokale Tätigkeit dieses Kambiums zu einer Verkürzung führen, erstere wird später gleichmäßig und erzeugt nach innen Holz und außen Bast.

Noch weniger ist mit dem Wurzelbau zu machen. Die Hauptwurzel stirbt bald ab; in der Meristemspitze ist wie bei allen Umbelliferen nur ein Korpus und eine Tunika¹²⁾ vorhanden, aus welcher sich weiter hinten das Periblem und die anderen Gewebe abgliedern. Eine Arbeit von PFITZER¹³⁾ ist von gleichem Inhalte, was dadurch verständlich ist, daß MÖBIUS dieselbe bei PFITZER ausgeführt hat.

Ebenso gering sind die Beiträge zu vorliegendem Probleme von GÉNÉAU DE LAMARLIÈRE¹⁴⁾, in welchen er sich vornehmlich mit dem anomalen Dickenwachstum beschäftigt und dabei die wertvolle Beobachtung macht, daß Übergänge vorhanden sind. Die später zu behandelnde Vergrößerung von Holz und Bastparenchym ist gewissermaßen eine Vorstufe für eine kambiale Tätigkeit. Besonders bei *Carum verticillatum*, *Cicuta* und *Sium* sind solche Übergänge vorhanden. Bei diesen Wurzeln erzeugen die Dinge nur eine Verdickung der Wurzel. Wenn sie so allseitig gleichmäßig wirken, so resultiert nur eine Anschwellung; dagegen möchte man glauben, daß eine geringe Wandlung dieser Vorgänge sehr wohl durch ungleichmäßiges Auftreten eine Verkürzung erzielen kann.

Ein solches Kambium wirkt nach außen, nach der Seite und nach innen und kann zu einem Übergange eines Stranges in eine Stele führen, dadurch, daß das Kambium auf das Bündel selbst beschränkt nicht nur nach außen, sondern auch nach den Seiten und nach innen wirkt. Es ist aber auch hierbei das Aufkommen von Zugspannungen zwischen dem fertigen und unfertigen Gewebe unvermeidlich. Die Kontraktion würde somit in vielen Fällen nur eine Ausnützung von auch sonst vorhandenen Erscheinungen sein.

Sonst ist in der ganzen Arbeit, in welcher ihr Verfasser eine sehr genaue und besonders systematisch gerichtete Beschreibung der Umbelliferen gibt, leider nichts zu finden, was für die Kontraktilität die geringste Bedeutung hätte; er geht eben auf solche für seine Fragestellung nebensächliche Dinge nicht ein.

Ebenfalls läßt sich in kurzen Worten die organographisch und insbesondere histologisch gerichtete Schrift von DROBIG¹⁵⁾ abtun, denn auch sie enthält nichts, was mit der Kontraktion in Einklang gebracht werden könnte. Das ist um so verwunderlicher, als darin ganz vorzüglich geeignete Objekte, wie *Oxalis lasiandra*, untersucht wurden.

Ebensowenig findet man in der FREIDENFELDTschen Arbeit¹⁶⁾, die diese Probleme gar nicht berührt.

Aus einer pharmakognostisch gerichteten Bearbeitung über *Asa foetida* von GORIS¹⁷⁾ sei die schon aufgefundene Eigentümlichkeit des welligen Verlaufes des Kambiums, dessen Produkte ja Gewebespannungen auslösen müssen, hervorgehoben. Aus dem Ringe schnüren sich oben einzelne Ringe ab, die dann ebenfalls eine Ursache von solchen Spannungen sein können und damit wahrscheinlich auch einer Kontraktion.

Mit den äußeren Erscheinungen der Kontraktion der Umbelliferen beschäftigt sich eingehend eine Dissertation von STROEVER aus dem Botanischen Institute zu Jena¹⁸⁾. Leider aber geht der Verfasser nicht auf den anatomischen Teil der Frage ein, sondern hält, wie alle späteren Autoren, das Rätsel in dieser Hinsicht für durch DE VRIES⁹⁾ gelöst, und beschränkt sich nur auf die äußeren Erscheinungen. In der historischen Einleitung bezeugt er

die schon anderweitig³⁾ gewürdigte Tatsache, daß TILLMANN die Kontraktion zuerst beobachtet hat. SROEVERs Objekte waren unter anderem Umbelliferen: *Pastinaca*, *Daucus Carota*, und *Petroselinum*, welche in der Feststellung der Verkürzung im wesentlichen nach der von DE VRIES angegebenen Methode der Verkürzung in Wasser mit Tuschestrichen bearbeitet werden. Von unseren Objekten beschreibt er zweijährige Pflanzen, welche nur im ersten Jahre kontraktile sind. Bei *Pastinaca sativa* und *Conium maculatum* gelingt die Kontraktion auf diesem künstlichen Wege an Haupt- und Nebenwurzeln nur eine kurze Zeit lang. Im September des ersten Jahres war die Kontraktion beendet. Durch Ausmessen des Periderms stellte er für *Conium maculatum* 12—15 % Verkürzung fest. Bei *Apium graveolens* ist die Hauptwurzel nur anfangs als echte Pfahlwurzel zu erkennen, sie zieht sich auch nur während dieses Stadiums zusammen, wogegen die kräftigen Nebenwurzeln bis in den Herbst kontraktile sind, eine Tatsache, deren Ursache im parenchymatischen Gewebe liegt. Im zweiten Jahre ist es mit der Verkürzung vorbei, die Pflanze stirbt nach der Samenreife ab.

Archangelica officinalis zeigt die Kontraktion im zweiten Jahre nur dann, wenn sie nicht zur Blüte kommt, was leicht hier eintritt; im dritten Jahre oder im zweiten, wenn die Blüte erfolgt, zieht sie sich nicht mehr zusammen.

Die Kontraktion bei *Pimpinella magna* und *Heracleum sphondylium* tritt nur im ersten Jahre, wenn die Pflanze an einem normalen Standorte wächst, beim Einlegen in Wasser ein; später ist sie jedoch nicht mehr auf diesem Wege zu erzielen. Wenn sie nun aber, wie andererseits bekannt, trotzdem späterhin erfolgen kann, dann ist eben der Weg ein anderer, beruht nämlich auf Wachstumserscheinungen.

Bei *Imperatoria Ostruthium* und *Peucedanum officinale* ließ sich an mehrjährigen Wurzeln die lange andauernde Kontraktion feststellen.

Bei *Levisticum officinale* dauert sie mehrere Jahre. STROEVER schreibt, die länger dauernde Kontraktion DE VRIES gegenüber betonend: „Aus den angeführten Tatsachen ist indes schon hinreichend ersichtlich, daß durch diese kolossale an der Wurzel sich geltend machende Kontraktion die bedeutende Tiefenlage derselben erreicht wird.“

Im weitesten Maße hat sich RIMBACH¹⁹⁾ mit der Kontraktilität der Wurzeln beschäftigt, aber es war mehr die Außenseite der Erscheinung, welche er seinen Untersuchungen zugrunde legte. Nur in ganz vereinzelten Fällen griff er zur Behandlung der Anatomie, wo er besonders auf die Wellung des CASPARYschen Streifens hinwies, welche er als Folge der Verkürzung hinstellte, ohne allerdings dabei von allen Seiten zugestimmt zu bekommen. Die Ursache sieht er in dem gleichen Verhalten der Zellen wie DE VRIES, und geht daher auf andere Anatomica bei den Umbelliferen gar nicht, bei den Monokotylen nur wenig ein.

Seine Untersuchungen hat er besonders in der letzten Zeit in sehr beachtenswerten Zusammenfassungen gesammelt, welche hier allein gewürdigt sein sollen, da sich mit den anderen Arbeiten eine frühere Dissertation von RHODE³⁾ schon näher befaßt hat. Die Einleitungsworte seien hier am besten wörtlich wiedergegeben: „Bekanntlich pflügt die Verkürzung in der Weise ungleichmäßig auf die Wurzel verteilt zu sein, daß sie am stärksten nahe dem Wurzelgrunde ist, nach der Spitze zu allmählich abnimmt und in dem

äußersten Spitzenteile der meisten Arten fehlt. Deswegen muß nicht nur die Größe der Verkürzung der ganzen Wurzel, sondern auch die Größe der Verkürzung der sich am meisten zusammenziehenden Teilstrecke festgestellt werden. Um die letztere herauszufinden, war die Wurzel in noch ganz jungem Zustande, fortlaufend mit ihrem Längenwachstum, in Strecken von 1 cm Länge eingeteilt worden. Innerhalb einer so kurzen Strecke kommt keine nennenswerte Ungleichheit mehr vor.“ Würde man kleinere Strecken nehmen, so bekäme man wieder Differenzen. Die Messungen wurden in normaler Lage, jedoch nicht unter Hochpflanzen vorgenommen. Die Hauptwurzeln der Umbelliferen verkürzten sich hierbei von 3—8 cm: *Apium graveolens*, *Carum Carvi*, *Pimpinella saxifraga*, *Conium maculatum*, *Daucus Carota*, *Foeniculum officinale*. Die Adventivwurzeln verkürzten sich bei den *Eryngium*-Arten (*E. nudicaule*, *foetidum*, *humile*) um 1—3 cm.

Drückt man die Verkürzung der hauptsächlich sich zusammenziehenden Wurzelstrecke in Prozenten aus, so findet man bei *Apium*, *Petroselinum*, *Daucus* und *Pastinaca* 30—50 %, bei *Carum Carvi*, *Pimpinella saxifraga*, *Conium* und *Foeniculum* 50—75 %, also mit die stärksten Verkürzungen. Bei den Adventivwurzeln der genannten Eryngien waren Beträge von 10—30 % gemessen; die Rhizomteile von *Pimpinella saxifraga* zeigten auf eine Strecke von 45 mm aus dem 6 cm langen Teile in 3 Monaten 9 % Verkürzung, der Durchmesser war dabei bezeichnenderweise um 10 % gestiegen.

Eine weitere Arbeit von RIMBACH²⁰⁾ gibt einen Maßstab für die Geschwindigkeit der Kontraktion. *Carum*, *Apium* und *Pimpinella* zeigten 1 mm. *Daucus* und *Foeniculum* 2 mm innerhalb 24 Stunden. Die Dauer betrug bei *Daucus*, *Apium* und *Pimpinella* 3, bei *Conium*, *Carum* und *Foeniculum* 4, und endlich bei *Eryngium nudicaule* 1½ Monate. Diese Verkürzung erleidet dabei keine Unterbrechung, sie bleibt vielmehr nur in der Ruhezeit stehen.

Zuletzt sei noch wohl als größtes und umfangreichstes Werk über die Umbelliferen das von DRUDE⁴⁾ erwähnt, in welchem er außer einer sehr guten Zusammenstellung der älteren Literatur eine umfassende Bearbeitung der Doldengewächse gegeben hat; für die spezielle Frage dieser Arbeit ist jedoch nichts Neues vorhanden, was bei der rein systematischen Richtung des Buches und der mehr pflanzengeographischen Einstellung des Autors nicht verwundern kann.

Ganz Ähnliches kann man bezüglich SOLOREDERS⁶⁾ sagen; ihm vornehmlich ist das leichte Auffinden der alten Literatur zu verdanken, für unsere Fragestellung fanden wir aber bei ihm nichts.

Man sieht also, daß einerseits die anatomische Literatur mancherlei Aufschlüsse über den Mechanismus der Kontraktion erwarten läßt, andererseits die Kontraktionsliteratur nicht auf diese Dinge eingeht. Es ist daher vielleicht angebracht, einige Umbelliferenwurzeln im Sinne einer physiologischen Anatomie zu bearbeiten.

Eigene Untersuchungen

Das beste Objekt war

Heracleum sibiricum,

eine Pflanze, welche in Ostpreußen das im Reiche heimische *H. sphondylium* vertritt.

Aussehen der Wurzel

Der bis 2 cm breite Körper der Wurzel trägt oben nur ein verhältnismäßig kurzes Rhizomstück, auf dessen Außenseite man besonders am Wurzelstück eine ausgeprägte Ringelung findet. Untersucht wurden die noch nicht blühenden Stücke, da diese die Kontraktion am besten zeigen, dieselben waren im Frühjahr und im Herbst gesammelt.

Nach unten hin verzweigt sich der Wurzelkopf, nachdem er bereits weiter oben einige Nebenwurzeln größeren Durchmessers abgegeben hat. Die Kontraktionserscheinungen des oben ungegabelten, aufrecht stehenden Stockes sind auf den Wurzelhals und das Rhizom beschränkt. Das letztere wurde jedoch bei vorliegenden Betrachtungen absichtlich weggelassen, weil die Verhältnisse hier weniger klar liegen und im Prinzip sich bei beiden sehr ähnlich sind.

Die Hauptmasse des Querschnittes besteht aus der sekundären Rinde; ein stark verholzter Holzkörper macht die Mitte aus. In der Rinde, welche auf das Kambium zu geschlossen ist, findet ein Aufspalten in radiale Lamellen statt, wie sie früher in der Literatur schon beschrieben sind. Ganz außen geht das Gewebe förmlich in einzelne Platten und Fasern zerfallend „aus dem Leime“, ein Vorgang, der sich frisch weniger geltend macht, sofern man nur den Querschnitt in Betracht zieht; dagegen quillt beim Einschneiden eines Längsschnittes in das Periderm und Phelloderm die zusammengepreßte Masse heraus. Als nächste Aufgabe ergab sich eine Untersuchung der

Gewebespannungen in den verschiedenen Zonen

und zwar zuerst bei einer glatten Wurzel, welche gerade noch keine äußeren Spuren der Verkürzung zeigte, wozu sich am besten ein tiefelegenes Wurzelstück, das an die Ringzone anschließt, eignete. Zur Illustration dieser Versuche mögen die Aufnahmen der Wurzel-lamellen mit dem Zeichenokularaufsatze allein dienen, welche das Bild durch Camera obscura-Wirkung etwa vierfach vergrößert wiedergaben. Die verzeichnende Wirkung konnte durch Abgleichen des Zeichenbrettes in der Neigung gegen einen Kreis auf dem Papier und unter der Öffnung auf dem Objektische eines Präpariermikroskopes abgeglichen werden.

Es wurde also ein solches Stück aus dem Wurzelverbande herausgeschnitten, nicht ohne die Wurzeln vor allzu reichem Aufsaugen von Wasser bewahrt zu haben, wie es DE VRIES⁹⁾ und STROEVER¹⁸⁾ beschrieben. Der Rindenkörper wurde oben und unten

gleichzeitig ein wenig abgeschält, um die gegenseitigen Spannungen besser erkennen zu können. Gleich auf der ersten gezeichneten Lamelle (Fig. 1a) fällt die Verwölbung des Holzteiles oben und unten aus der doch ursprünglich glatt geführten Schnittfläche auf. Führt man entlang dem Kambium einen Schnitt, so ist der Holzkörper nur wenig verlängert (Fig. 1b), wogegen die Rinde schwach nach innen gekrümmt ist und gleichzeitig eine kleine Verbreiterung derselben erfolgt. Man geht wohl kaum fehl, diese so sichtbaren Größenveränderungen dahin zu deuten, daß die Rinde unter Verbreiterung sich aktiv zusammenzieht, während der Holzteil passiv zu sein scheint. Indessen muß man sich aber bewußt bleiben, daß die Deutung auch so gesucht werden kann, daß der Holzteil sich zu verlängern strebt und dadurch die Rinde in eine Zwangsgestalt bringt. Die Zellen der Rinde und des Holzes als solche werden dadurch, daß ihre Trennung die gegenseitige Wechselwirkung aufhebt, teils verlängert und verschmälert, teils verkürzt und verbreitert.

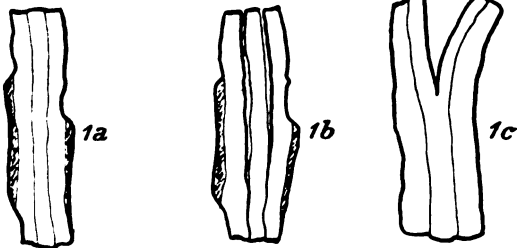


Fig. 1a—c

Die leichte Einkrümmung der Rinde selbst ist ein Zeichen dafür, daß auch in ihr schwache Spannungen vorhanden sind. Die Deutung hierfür kann ebenso sein, daß innen die Zellen passiv gedehnt werden oder aktiv sich verkürzen wollen und hieran durch die Außenrinde gehindert werden, welche entweder aktiv sich zu verlängern strebt oder passiv verkürzt wurde. Da diese Kontroverse schwer auf Grund dieses Versuches zu entscheiden ist, soll ein anderer, dritter folgen, bei welchem das Periderm gänzlich abgelöst wurde, da es sowieso in keinem festen Verbande mit der Rinde mehr stand, deren Gewebe offenbar passiv verkürzt ist. Nimmt man also eine gleiche Lamelle, welche derselben Zone wie die beiden ersten entnommen, und führt einen Schnitt durch die Mitte des Xylems, so sieht man eine starke Krümmung nach beiden Seiten und den Holzteil im Gewebe innen geschlängelt verlaufen (Fig. 1c). Hiernach ist offenbar der Innenteil des Xylems passiv verkürzt und der Außenteil der aktive. Aus diesen Versuchen kann man somit schließen, daß die dem Kambium nahegelegenen Schichten das Be-

streben haben, sich aktiv zu verkürzen. Ob aber nicht gleichzeitig einige Gewebelamellen des Außenteiles der Rinde oder der Innenteile des Holzes eine Gestaltsänderung anstreben, das bleibt hierdurch unberührt, denn hier sollen ja nur die Spannungen des Gewebes als Ganzes, nicht der Einzelzellen beschrieben werden. Diese Erscheinungen kann man im Sinne von DE VRIES deuten, muß es aber nicht.

Geht man nun weiter in die Höhe hinauf, also an Teile, welche in der Ringelzone der Außenseite, aber unterhalb der Mitte derselben

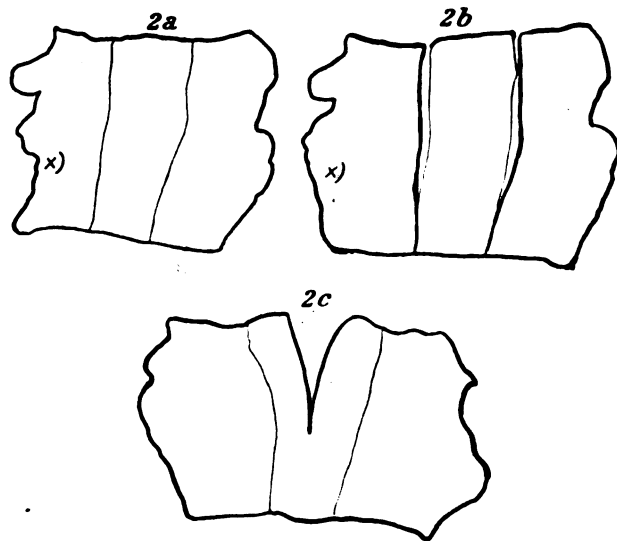


Fig. 2a—c

liegen, so kommt man zu den Ergebnissen der Bilder (Fig. 2a—c), bei denen die Behandlung die gleiche war.

Im Falle 2a ist die Schnittfläche am Rande hoch gewölbt, darauf folgt eine Eindellung des glatten Schnittes auf das Kambium zu, um eine schwache Aufwölbung gegen die Mitte des Holzkörpers zu erreichen. Ein Schnitt dem Kambium entlang geführt ergibt ebenfalls ein nur schwaches Vorwölben des Holzkörpers; die Rinde krümmt sich etwas nach innen und hat sich verbreitert und verkürzt. Betrachtet man aber einmal die Zone x in den beiden Stücken 2a und 2b, welche Ansichten desselben Exemplares vor und nach der Behandlung darstellen, näher, so fällt besonders die abgegliche Wellung der Krümmung in der Rinde auf, eine Erscheinung, die auf eine nicht gleichmäßig im Gewebe verteilte Spannung hindeutet.

Der Schnitt Fig. 2c entstammte der anderen Hälfte des genau in der Mitte gespaltenen Scheibenstückes, so daß sich diese Zonen miteinander vergleichen lassen. Bei demselben wurde der Einschnitt durch die Mitte des Holzteiles geführt; auch hier ragte darauf der ganze Holzteil wie bei 1c hervor und lieferte so einen weiteren Beweis dafür, daß das Xylem zusammengepreßt ist. Ent-



Fig. 3a u. b

nimmt man dagegen einen solchen Schnitt einer alt kontrahierten Zone (Fig. 3), so konnte man an diesem keinerlei Veränderung beobachten, ein Zeichen dafür, daß dort die Gewebespannungen ausgeglichen sind.

Der Versuch mit der Spaltung des Holzcyinders ist noch ein viertes Mal in einer Zone durchgeführt worden, welche zwischen den in 2 und 3 wiedergegebenen liegt, wobei kennzeichnender Weise die Einschränkung am Kambium nicht zu sehen ist; auch ist das

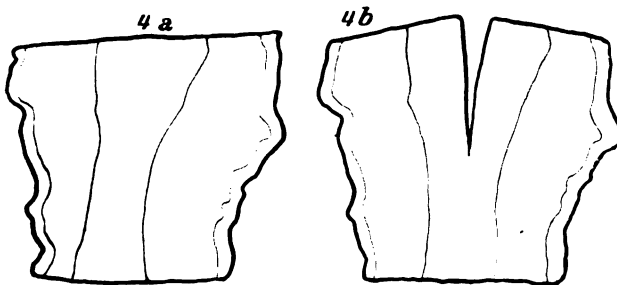


Fig. 4a u. b

Vorwölben des Holzteiles ohne Schnitt (Fig. 4a) sehr gering. Dagegen gelingt eine schwache Biegung des Holzteiles durch den centralen Einschnitt (Fig. 4b), ein Umstand, der sich nur durch eine noch nicht vorhandene Deformation der Innenteile des Xylems, die dann erst später aber (Fig. 3b) erreicht wird, erklären läßt. Es sei bemerkt, daß bei diesen Versuchen die einzelnen Stücke nicht in Wasser lagen, was von Wichtigkeit ist, weil dadurch gezeigt wird, daß die Gewebespannungen bereits in dem natürlichen Organe vorhanden

sind und nicht erst beim Einlegen in Wasser ausgelöst werden. Würde man die Objekte in Wasser einlegen, so würden die Spannungen durch die Saugkraft der einzelnen Zonen noch verstärkt werden, weil durch Absättigung derselben der Turgor gesteigert wird.

Als abschließende Ergänzung dieser Gewebespannungsversuche sollen die einzelnen Zonen auch noch im Längsschnitt betrachtet werden. Nachdem in einer stark aktiven Zone die äußerste zerpreßte Schicht abgeschnitten war (s. Fig. 5), also alle außer d und d' gelegenen Teile entfernt waren, wurde zunächst ein Schnitt im Kambium gezogen, der Holzteil durch einen medianen in die Stücke a und a' zerlegt und darauf die noch unzersetzte sekundäre Rinde in je drei Längslamellen b, c, d und b', c', d'. Die einzelnen Stücke wurden sodann in diesem Falle mit einer kleinen Menge Wasser angefeuchtet, da dieselben sonst während des Zeichnens eingeodrrt wären.

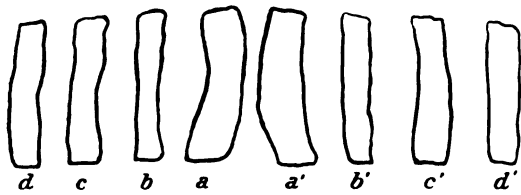


Fig. 5a—d

Merklich zeigte sich der ganze Holzteil verlängert, und zwar in der Mitte am meisten, die Stücke bogen nach außen um, wieder ein Zeichen dafür, daß die ältesten Teile am stärk-

sten komprimiert gewesen sind und sich nach dem Beseitigen der aktiven Gewebe wieder ausdehnen.

Die dem Kambium benachbarte Zone der Rinde bleibt fast unverändert (b und b'), hingegen beginnt eine Veränderung schon in der nächsten Zone einzutreten (c und c'), bei welcher es auffällig ist, daß die Verkürzung und Verbreiterung der Stücke durchaus nicht die ganzen Lamellen erfaßt. Sieht man sich z. B. die Schnittfläche zwischen b und c näher an, so erscheinen im besonderen die Enden auf beiden Seiten verdickt und die innere Seite ausgehöhlt: hinwiederum ist bei c' die untere Hälfte von der Mitte ab allein verdickt.

Noch mehr tritt bei der nächsten Lamelle d und d' die Verkürzung zutage. Auch hier ist die Verdickung deutlich zonenartig begrenzt, bei d hat es den Anschein, als ob diejenigen Zonen vornehmlich verdickt werden, die im letzten Viertel oben und unten liegen, dagegen ist von d' fast nur das obere Ende verdickt. Selbst im Holzteil scheint eine Zonenbildung vorhanden zu sein. Somit wäre das wesentlichste Ergebnis dieser Untersuchungen das Vorhandensein von

Gewebespannungen, durch aktive Zonen hervorgerufen. Dieselben liegen *nicht im Kambium*, sondern etwas weiter nach außen und sind *nicht gleichmäßig* auf den Längslamellen, sondern *auf Zonen* beschränkt. Es sei in diesem Zusammenhange an die von DE VRIES⁹⁾ gefundene, aber nicht gedeutete Verschiedenheit entsprechender Zonen hingewiesen.

Wie wir gesehen haben, ist es also eine Beschränkung auf gewisse Zonen, welche die Kontraktilität der Wurzel von *Heracleum*



Fig. 6



Fig. 7

sibiricum bedingt. Um nun den Mechanismus dieser Kontraktion genau zu begreifen, soll als nächstes eine

physiologisch-anatomische Untersuchung

erfolgen. Um ein Bild von dem verwickelten Aufbau einer solchen Wurzel in der kontraktile Zone zu geben, sind Mikrophotogramme beigelegt, welche mit einem Leitz-Mikrosumar 24 mm, Balglänge 25 cm aufgenommen sind. Fig. 6 gibt einen Querschnitt wieder, welcher in Glycerin gekocht wurde, nachdem der Inhalt in Eau de Javelle beseitigt war. Auf diesem fällt zu innerst im „Marke“ eine sonderbare Aufteilung der primären Markstrahlen auf, an manchen Stellen scheint das Gewebe zerrissen. Es müssen sich demnach Momente geltend gemacht haben, welche die primären Holzteile auseinander gezogen haben. Diese Momente sind jedoch nicht auf diese

groben Keile beschränkt, sondern auch noch weiter außen am Werke. Die Zerklüftung des Holzteiles, welche auf der Photographie als helle Inseln erkenntlich ist, ergibt sich fraglos durch eine Verbreiterung des Kambiums, die über die Erfordernisse des Dickenwachstums hinaus geht.

Es ist noch ein zweites Mikrophotogramm Fig. 7 beigegeben, welches, von einem Chloraljodpräparat mit starker Gelbscheibe aufgenommen, die Dinge eigentlich in mancher Hinsicht besser und klarer zeigt: Alle Elemente, welche Stärke führen, sind tiefschwarz. das Kambium dagegen ist, da es stärkefrei, als ein weißer Streifen sichtbar. Verfolgt man den Verlauf des letzteren, so sieht man, daß er gewellt ist, wie vorher bereits angedeutet ist. Die Markstrahlen spalten sich innen in der Mitte und sind dann von zerrissenem Gewebe in der Zwischenlage erfüllt. Da andererseits aber die Nachbarschaft der Gefäße, wie man aus der ersten Abbildung gut ersehen kann, länger erhalten bleibt als das andere Gewebe, so liegt der Verdacht einer Aktivität der Markstrahlen vor. Diese müssen demnach in die Länge wachsen, wodurch sich das Bestreben erklären ließe, daß manche Teile eines Längsschnittes (vergleiche Figur 5a und a') sich verdicken, andere aber nicht, je nachdem das Gewebe passiv oder aktiv ist. Die Nachbarschaft der Gefäße dagegen leistet stets Widerstand, dessen Folge es ist, daß ein Verbiegen der Gefäße stattfindet, während das ganze Gewebe der Wurzel innen zerreißen muß, sofern es seine Resistenz verliert. Diese auf Zonen beschränkte Erscheinung muß daher ein Verkürzen der Länge und eine Verbreiterung des Kambialringes erzielen, und es ist somit auch der Holzteil in einer gewissen Zone etwas aktiv, wobei er durch das gewellte Kambium und noch mehr durch die Rinde unterstützt wird.

Betrachtet man nun weiter die sekundäre Rinde in Fig. 6, so findet man innen eine gleichmäßige Beschaffenheit der hier sehr mächtigen parenchymatischen Elemente zwischen den Harzgängen. Die Markstrahlen treten noch wenig hervor. Ein Blick auf die entsprechende Zone in Fig. 7 läßt die Zellen ziemlich gleichmäßig mit Stärke erfüllt erscheinen. Nur die Sekretgänge heben sich deutlich hervor, während dies bei der schwachen Vergrößerung auf der anderen Photographie nicht der Fall war.

Weiter nach außen fällt zunächst die Vergrößerung der schizogenen Harzbehälter auf, aber auch die stärkeführenden Zellen werden inselartig wie ausgefressen und bleiben zuletzt nur noch in der Umgebung der Harzgänge übrig. Gleichzeitig macht sich ein Zer-

spalten der Markstrahlen geltend, ihr gerader Verlauf wird verbogen, nach außen sogar geschlängelt; sie müssen sich also vielmehr in die Länge dehnen, als dem Durchmesser der Wurzel entspricht. Ferner ist in der Rinde ein Zerfall der Gewebe zu beobachten, welcher inselartig beginnend, schließlich (wie oben schon erwähnt) nur die Harzgänge und ihre Umgebung sowie die Markstrahlen bestehen läßt.

Das ganze Gewebe wird so eine gebogene und gefaltete Masse, während das Phelloderm und der Korkmantel unverändert bleibt. Wenn man dies Bild sieht, kann man den Verdacht eines ausnehmenden Wachsens der Markstrahlen in die Länge nicht unter-

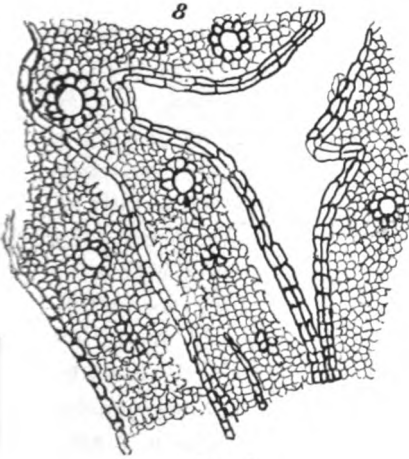


Fig. 8

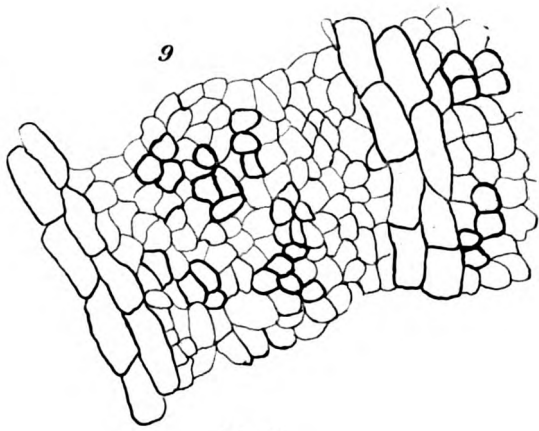


Fig. 9

drücken. Die Harzgänge, welche aus persistenten Strängen bestehen, werden nach außen verbogen und die Wurzeln unter Verbreiterung ihrer selbst verkürzt.

Um diese Gedankengänge nachzuprüfen, soll im Folgenden das Gewebe der Rinde einmal näher angesehen werden. Zu diesem Zwecke wurde bei stärkerer Vergrößerung ein Bild aus der Rinde an der Stelle gezeichnet, an welcher die Zerklüftung gerade beginnt (Fig. 8). Bis zu dieser Zone ist das Parenchymgewebe, das im besonderen Maße die sekundäre Rinde zusammensetzt, gleichmäßig; indes haben sich aber schon einzelne Stränge von Zellen mit derberen Wänden und größerem Stärkegehalt herausgebildet, welche zerstreut liegen oder um Harzgänge angehäuft sein können. Immer aber stoßen dieselben an Markstrahlen an, jedoch nicht so, daß sie nun auf ihrem ganzen Längsverlaufe mit den Markstrahlen zusammen-

hängen, sondern es sind immer Bereiche vorhanden, wo sie von diesen frei sind. Bei Beginn der Zerklüftung, welche an verschiedenen Stellen weiter außen oder weiter innen anfängt, sieht man zunächst die Markstrahlen stark sich strecken, wobei die Stränge, oder sagen wir in Zukunft die Längsstränge, unverändert bleiben im Gegensatz zu dem zwischen ihnen gelegenen Gewebe, welches zerfällt. Das ist die aktive Zone. Es sei bei dieser Gelegenheit auf jene Zone in Figur 5 hingewiesen, bei welcher dieselbe in die Zonen d und d' fällt, z. T. auch schon in c und c'.

Dem Beispiel der älteren Baststrahlen folgend, fangen immer neue und jüngere Strahlen innerhalb der Bastkeile mit dem Strecken

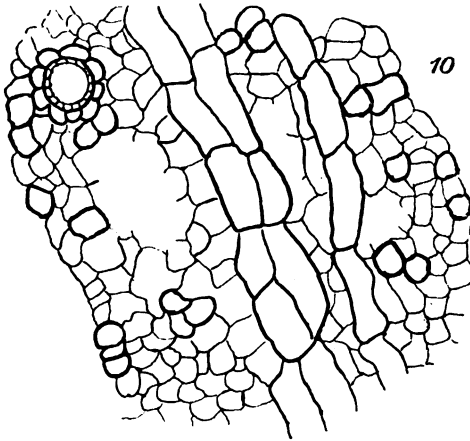


Fig. 10

und Verbiegen der Längsstränge an, und wenn die Zellen der Stränge nicht in dem Maße folgen, wie sie hinausgeschoben werden, dann muß sich logischerweise die Wurzel verkürzen; gerade das Verbiegen der Stränge ist ein Zeichen für diesen Vorgang. Das Zerfallsgewebe dagegen bietet die Möglichkeit des Ausweichens, nicht ohne zunächst noch einen gewissen Widerstand geleistet zu haben. Zur Bekräftigung dieser Be-

hauptung seien diese Dinge noch in Einzelbildern betrachtet, welche verschiedenen Zonen entstammen.

Um auch hier das geschriebene Wort möglichst leicht verständlich zu machen, ist das Bild der Einzelbetrachtung zeichnerisch in Fig. 9—11 festgehalten. Das erste Bild (Fig. 9) stellt das Rindengewebe etwas vom Kambium abgerückt, aber noch nicht unter den Einflüssen der Kontraktion dar. Die Markstrahlen, deren reicher Stärkeinhalt durch Kochen mit verdünnter Säure entfernt und die des weiteren mit Eau de Javelle aufgehellt waren, erscheinen etwas in die Länge gezogen und mit verhältnismäßig dicken Wandungen versehen. An sie schließen sowohl Harzgänge an, von denen auf dem ersten Bilde absichtlich keiner gezeichnet wurde, als auch die schon erwähnten mechanisch wirkenden Parenchymzüge mit festeren Wandungen und Stärkereichtum. Die eigentlichen Siebelemente

treten bereits in dieser Zone so zurück, daß sie nur an einigen wenigen Stellen sichtbar sind; zudem heben sie sich sehr schlecht ab. Neben diesen offenbar derbwandigeren Elementen findet sich ein feineres Bastparenchym mit dünnen Wänden und auffallend geringerem Stärkegehalt.

Die nächste Zeichnung (Fig. 10) führt nun schon nach außen in den Beginn der aktiven Kontraktion, in welcher sofort die Vergrößerung der Markstrahlen in radialer Richtung in die Augen springt. Auf diesem Bilde ist ein blind endender Baststrahl wieder-

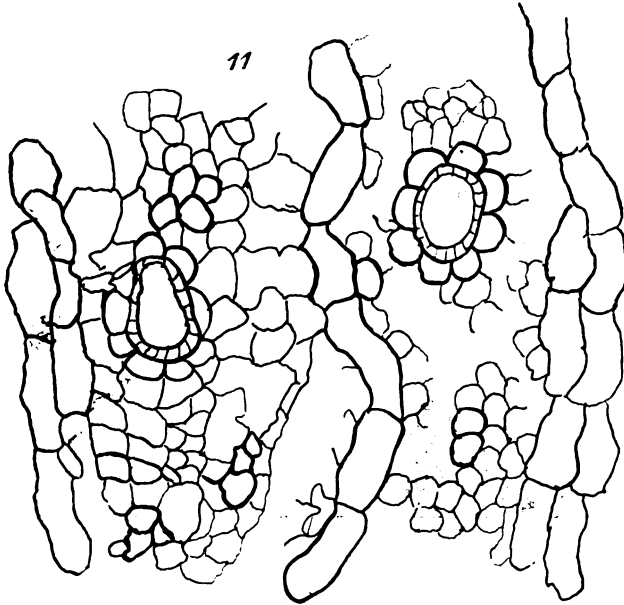


Fig. 11

gegeben, der kennzeichnenderweise an einem der derbwandigen Längsstränge endet. Wie bereits an einer früheren Stelle schon gesagt ist, bleiben dieselben mit einem Markstrahl auf ihrem Verlaufe immer in Verbindung, doch ist diese Regelmäßigkeit nicht auf jedem Querschnitte zu finden, da die Verknüpfung in verschiedenen Etagen liegt, so daß jeder Strahl mit einer Anzahl der Längsstränge in Verbindung steht, aber nicht mit allen. Während also das Gewebe der Längsstrahlen und der ähnlich als Widerstand gegen die radiale Streckung der Baststrahlen wirkenden Umgebung der Harzgänge gut erhalten bleibt, beginnt bereits der Zerfall der dünnen Bastparenchymzellen. Hierdurch wird Raum für die Wellung der Längsstrahlen geschaffen.

Dieses Verbiegen der Längsstrahlen sei durch die Photographie (Fig. 12) eines Längsschnittes in großen Zügen erläutert. Auf derselben ist deutlich das Verbiegen der Strahlen in der radialen Richtung jeweils da zu erkennen, wo ein Baststrahl auftritt, das dazwischen gelegene Puffergewebe ist zerpreßt oder zerrissen, die Markstrahlen selbst sind einige Zeilen hoch und somit ein mechanisch ganz wirksames Gewebe, dessen Anstauen auch auf den Querschnittsbildern (Fig. 6 u. 7) schon sichtbar war.

Schaut man sich weiterhin eine noch mehr nach außen gelegene Zone an, die sich in der des höchsten Ausmaßes der Kontraktion



Fig. 12

befindet, so ist die Vergrößerung der Baststrahlzellen noch größer geworden, sie ist durch Teilungen der Zellen noch verschleierter, also die radiale Streckung noch größer, als man auf dem Bilde (Fig. 11) ersieht. Die Längsstrahlen und Harzgänge haben sich stark verbogen und sind nebst einigen erhalten bleibenden Elementen mit dem Baststrahl verknüpft; andere erscheinen auf diesem Schnitt unabhängig, sind es aber nicht, da die Stränge auf einem langen Raume der Längsrichtung verlaufen.

Geht man noch weiter nach außen, so trifft man auf eine Zone, die nicht mehr aktiv wirkt, sondern aus einem völlig zerrissenen Gewebe besteht; es können zuletzt auch die Längsstrahlen absterben und ihre Turgeszenz verlieren, wodurch neues Puffergewebe entsteht.

Die Ausmaße der radialen Längsdehnung der Markstrahlen sind mithin das die Kontraktion bedingende Moment: bleiben sie gering. so kann es eintreten, daß durch das Puffergewebe etwas zerdrückt wird, und es gibt dann nur eine geringe oder gar keine Kontraktion. Nur dort, wo die Markstrahlen kräftig nach außen vorstoßen, werden die Längsstrahlen verbogen und wirken nach unten zerrend, da sie oben und unten in die jüngeren Gewebe einmünden.

Wie groß die Vergrößerung der Zellen des bei der Kontraktion so aktiven Baststrahles ist, sei durch nachstehende, in Mikrometer-teilstreichen (1 Teilstrich = $4\ \mu$) ausgedrückte Messungen (ohne die Umrechnung auf μ auszuführen) in zwei Tabellen vor Augen geführt. Auf diesem gibt die erste Zahl die Länge, die zweite Zahl die Breite der einzelnen Zellen an. Die Werte beginnen beim Kambium und die Kontraktionszone ist durch K angezeigt.

Ein X bezeichnet ein Umbiegen des Baststrahles infolge des Widerstandes beim Aufstoßen auf einen Längsstrahl.

Die Zahlen, welche in eine Klammer gesetzt, sind offenbar durch Teilung entstanden, so daß man für die Ausmaße der Verlängerung die Summe beider rechnen kann.

Tabellarische Zusammensetzung der Markstrahlen

Innen				K									
4	6	7	8	14	15	11	16	14	15	13	(8 5)	14	
5	3	3	4	3	3	3	3	3	3	4	4 3	4	
				X		X						Außen	X
9 6)	14	(7 7)		18	20	20	18	18	16	17	20	24	
4 4	3	2 3		5	5	4	4	4	4	3	3	3	
anderer Strahl													
5	6	9	12	13	15	15	15	15	(8 6)	16	17		
		K											
2	3	3	3	4	4	3	4	4	3 3	4	5		
(10 8)		19	20	(15 13)		(10 15)		25	(15 11)				
			X					X					
5 5		5	5	8 8		6 5		10	6 6				

Geht man nun die aufgestellten Zahlenreihen entlang, so kann man leicht feststellen, daß neben der Verlängerung sich bei einer Stauchung auch eine Verbreiterung der Zellen etwas geltend macht. Diese scheint auch durch Querteilung nach außen zu wirken, wie ja bereits in der Literatur das pinselartige Zerfallen der Mark-

Aussehen der Wurzel

Der bis 2 cm breite Körper der Wurzel trägt oben nur ein verhältnismäßig kurzes Rhizomstück, auf dessen Außenseite man besonders am Wurzelstück eine ausgeprägte Ringelung findet. Untersucht wurden die noch nicht blühenden Stücke, da diese die Kontraktion am besten zeigen, dieselben waren im Frühjahr und im Herbstes gesammelt.

Nach unten hin verzweigt sich der Wurzelkopf, nachdem er bereits weiter oben einige Nebenwurzeln größeren Durchmessers abgegeben hat. Die Kontraktionserscheinungen des oben ungegabelten, aufrecht stehenden Stockes sind auf den Wurzelhals und das Rhizom beschränkt. Das letztere wurde jedoch bei vorliegenden Betrachtungen absichtlich weggelassen, weil die Verhältnisse hier weniger klar liegen und im Prinzip sich bei beiden sehr ähnlich sind.

Die Hauptmasse des Querschnittes besteht aus der sekundären Rinde; ein stark verholzter Holzkörper macht die Mitte aus. In der Rinde, welche auf das Kambium zu geschlossen ist, findet ein Aufspalten in radiale Lamellen statt, wie sie früher in der Literatur schon beschrieben sind. Ganz außen geht das Gewebe förmlich in einzelne Platten und Fasern zerfallend „aus dem Leime“, ein Vorgang, der sich frisch weniger geltend macht, sofern man nur den Querschnitt in Betracht zieht; dagegen quillt beim Einschneiden eines Längsschnittes in das Periderm und Phelloderm die zusammengepreßte Masse heraus. Als nächste Aufgabe ergab sich eine Untersuchung der

Gewebespannungen in den verschiedenen Zonen

und zwar zuerst bei einer glatten Wurzel, welche gerade noch keine äußeren Spuren der Verkürzung zeigte, wozu sich am besten ein tiefgelegenes Wurzelstück, das an die Ringzone anschließt, eignete. Zur Illustration dieser Versuche mögen die Aufnahmen der Wurzel-lamellen mit dem Zeichenokularaufsatze allein dienen, welche das Bild durch Camera obscura-Wirkung etwa vierfach vergrößert wiedergaben. Die verzeichnende Wirkung konnte durch Abgleichen des Zeichenbrettes in der Neigung gegen einen Kreis auf dem Papier und unter der Öffnung auf dem Objektische eines Präpariermikroskopes abgeglichen werden.

Es wurde also ein solches Stück aus dem Wurzelverbande herausgeschnitten, nicht ohne die Wurzeln vor allzu reichem Aufsaugen von Wasser bewahrt zu haben, wie es DE VRIES⁹⁾ und STROEVER¹⁸⁾ beschrieben. Der Rindenkörper wurde oben und unten

gleichzeitig ein wenig abgeschält, um die gegenseitigen Spannungen besser erkennen zu können. Gleich auf der ersten gezeichneten Lamelle (Fig. 1a) fällt die Verwölbung des Holzteiles oben und unten aus der doch ursprünglich glatt geführten Schnittfläche auf. Führt man entlang dem Kambium einen Schnitt, so ist der Holzkörper nur wenig verlängert (Fig. 1b), wogegen die Rinde schwach nach innen gekrümmt ist und gleichzeitig eine kleine Verbreiterung derselben erfolgt. Man geht wohl kaum fehl, diese so sichtbaren Größenveränderungen dahin zu deuten, daß die Rinde unter Verbreiterung sich aktiv zusammenzieht, während der Holzteil passiv zu sein scheint. Indessen muß man sich aber bewußt bleiben, daß die Deutung auch so gesucht werden kann, daß der Holzteil sich zu verlängern strebt und dadurch die Rinde in eine Zwangsgestalt bringt. Die Zellen der Rinde und des Holzes als solche werden dadurch, daß ihre Trennung die gegenseitige Wechselwirkung aufhebt, teils verlängert und verschmälert, teils verkürzt und verbreitert.

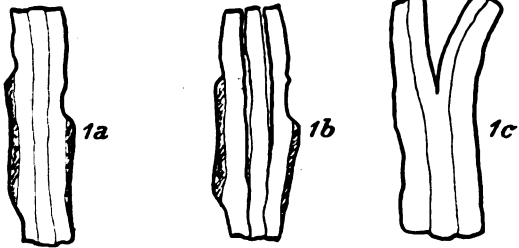


Fig. 1a—c

Die leichte Einkrümmung der Rinde selbst ist ein Zeichen dafür, daß auch in ihr schwache Spannungen vorhanden sind. Die Deutung hierfür kann ebenso sein, daß innen die Zellen passiv gedehnt werden oder aktiv sich verkürzen wollen und hieran durch die Außenrinde gehindert werden, welche entweder aktiv sich zu verlängern strebt oder passiv verkürzt wurde. Da diese Kontroverse schwer auf Grund dieses Versuches zu entscheiden ist, soll ein anderer, dritter folgen, bei welchem das Periderm gänzlich abgelöst wurde, da es sowieso in keinem festen Verbande mit der Rinde mehr stand, deren Gewebe offenbar passiv verkürzt ist. Nimmt man also eine gleiche Lamelle, welche derselben Zone wie die beiden ersten entnommen, und führt einen Schnitt durch die Mitte des Xylems, so sieht man eine starke Krümmung nach beiden Seiten und den Holzteil im Gewebe innen geschlängelt verlaufen (Fig. 1c). Hiernach ist offenbar der Innenteil des Xylems passiv verkürzt und der Außenteil der aktive. Aus diesen Versuchen kann man somit schließen, daß die dem Kambium nahegelegenen Schichten das Be-

streben haben, sich aktiv zu verkürzen. Ob aber nicht gleichzeitig einige Gewebelamellen des Außenteiles der Rinde oder der Innenteile des Holzes eine Gestaltsänderung anstreben, das bleibt hierdurch unberührt, denn hier sollen ja nur die Spannungen des Gewebes als Ganzes, nicht der Einzelzellen beschrieben werden. Diese Erscheinungen kann man im Sinne von DE VRIES deuten, muß es aber nicht.

Geht man nun weiter in die Höhe hinauf, also an Teile, welche in der Ringelzone der Außenseite, aber unterhalb der Mitte derselben

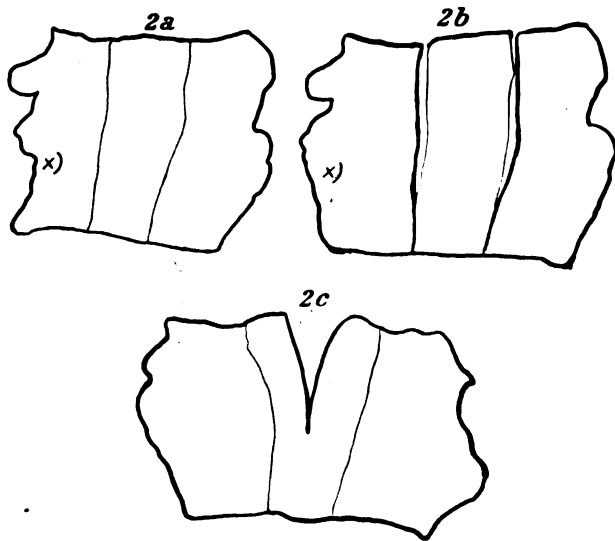


Fig. 2a—c

liegen, so kommt man zu den Ergebnissen der Bilder (Fig. 2a—c), bei denen die Behandlung die gleiche war.

Im Falle 2a ist die Schnittfläche am Rande hoch gewölbt, darauf folgt eine Eindellung des glatten Schnittes auf das Kambium zu, um eine schwache Aufwölbung gegen die Mitte des Holzkörpers zu erreichen. Ein Schnitt dem Kambium entlang geführt ergibt ebenfalls ein nur schwaches Vorwölben des Holzkörpers; die Rinde krümmt sich etwas nach innen und hat sich verbreitert und verkürzt. Betrachtet man aber einmal die Zone x in den beiden Stücken 2a und 2b, welche Ansichten desselben Exemplares vor und nach der Behandlung darstellen, näher, so fällt besonders die abgegliche Wellung der Krümmung in der Rinde auf, eine Erscheinung, die auf eine nicht gleichmäßig im Gewebe verteilte Spannung hindeutet.

Der Schnitt Fig. 2c entstammte der anderen Hälfte des genau in der Mitte gespaltenen Scheibenstückes, so daß sich diese Zonen miteinander vergleichen lassen. Bei demselben wurde der Einschnitt durch die Mitte des Holzteiles geführt; auch hier ragte darauf der ganze Holzteil wie bei 1c hervor und lieferte so einen weiteren Beweis dafür, daß das Xylem zusammengepreßt ist. Ent-



Fig. 3a u. b

nimmt man dagegen einen solchen Schnitt einer alt kontrahierten Zone (Fig. 3), so konnte man an diesem keinerlei Veränderung beobachten, ein Zeichen dafür, daß dort die Gewebespannungen ausgeglichen sind.

Der Versuch mit der Spaltung des Holzcyllinders ist noch ein viertes Mal in einer Zone durchgeführt worden, welche zwischen den in 2 und 3 wiedergegebenen liegt, wobei kennzeichnender Weise die Einschränkung am Kambium nicht zu sehen ist; auch ist das

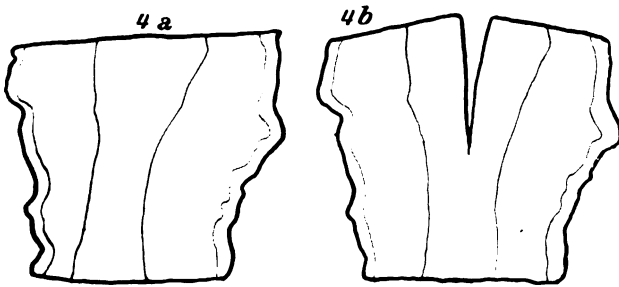


Fig. 4a u. b

Vorwölben des Holzteiles ohne Schnitt (Fig. 4a) sehr gering. Dagegen gelingt eine schwache Biegung des Holzteiles durch den centralen Einschnitt (Fig. 4b), ein Umstand, der sich nur durch eine noch nicht vorhandene Deformation der Innenteile des Xylems, die dann erst später aber (Fig. 3b) erreicht wird, erklären läßt. Es sei bemerkt, daß bei diesen Versuchen die einzelnen Stücke nicht in Wasser lagen, was von Wichtigkeit ist, weil dadurch gezeigt wird, daß die Gewebespannungen bereits in dem natürlichen Organe vorhanden

strahlen eine Erwähnung gefunden hat. Um die Vergrößerung der Zellen noch auf einem zweiten Wege zu zeigen, ist das Ganze an einem anderen Beispiele graphisch dargestellt (Fig. 13). Das eine Mal ist auf der graphischen Darstellung 0 um 5 Striche nach unten verschoben, das andere Mal sind die Teilstriche in ihren natürlichen Ausmaßen wiedergegeben. Diese Zahlenkurven, welche nicht gleichmäßig, sondern ruckartig verlaufend die einzelnen Kontraktionsstappen widerspiegeln, dürften wohl als ein weiterer Beweis für

die gefundenen Ergebnisse sprechen.

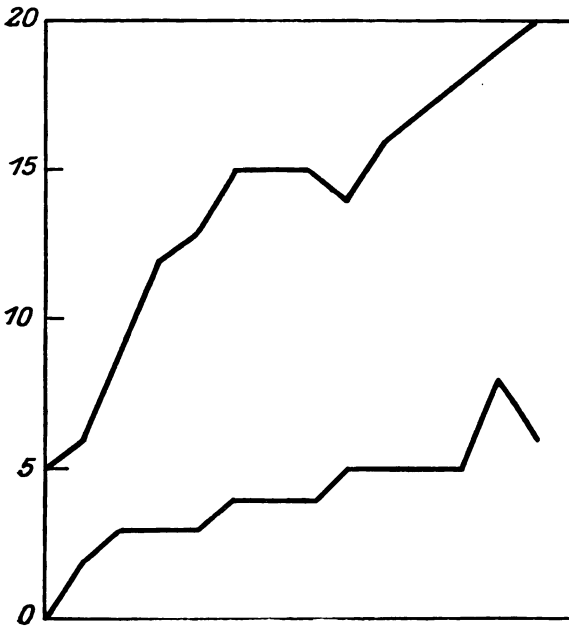


Fig. 13

Ganz ähnliche Vorgänge spielen sich im Xylemteil ab, nur sind hier die Gefäße der Widerstand; aber da dieser Teil lange nicht die Bewegungsfreiheit hat wie die Rinde, so kann sich der Kontraktionsprozeß hier nicht in demselben Maße auswirken wie im Phloemteil, wobei mehr der Widerstand des Xylemteiles gebrochen wird, als daß die Vorgänge die Verkürzung aktiv bewirken könnten.

Überschlägt man nun einmal das Gesamtbild der Untersuchungen, so kommt man zu dem Schlusse, daß, solange das Gewebe im festen Verbande ist (das ist das Kambium und seine nächste Nachbarschaft), nur ein ganz geringer Teil desselben durch die Wurzelverkürzung passiv deformiert wird. Die Zellen stehen hier auf jugendlichem Zustande, ihre Wandungen sind leicht deformierbar. Der Kambiumring muß sich verbreitern durch tangentielle Dehnung, wie das ja auch in Wirklichkeit der Fall ist. Da das äußere Gewebe der Wurzel zerpreßt wird, so hat die Kontraktion sehr wenig Widerstand im Boden zu überwinden; die äußeren Schichten verbiegen sich.

Die Kontraktion läßt sich somit in ihrer Art mit kurzen Worten hier folgendermaßen ableiten:

Die Markstrahlen verlängern sich in radialer Richtung und ziehen dadurch derbwandigere Längsstränge im Bastteile und auch die Tracheengruppen des Holzteiles mit fort. Da zwischendurch Puffergewebe vorhanden ist, welches abstirbt, so können diese Verschiebungen im Gewebe selbst sich auswirken, jene Verdehnung der Längsstränge aber wirkt als Zug nach unten, da diese dem aktiven Wachstum nicht folgen. Zwischen den Längssträngen und den aktiven Markstrahlen ist eine Verbindung vorhanden. Der aktivste Teil ist die sekundäre Rinde, während der Holzteil mehr den Widerstand beseitigt, als daß er aktiv wäre. Das Kambium wird ebenfalls mehr erweitert, als dem Dickenwachstum entspricht und mag zum Teil aktiv, zum Teil mehr passiv mit tätig sein, wie sein gewellter Verlauf auch sich aktiv auswirken muß. Bei alledem ist es natürlich selbstverständlich, daß die Außenrinde und das Innengewebe zerklüftet wird.

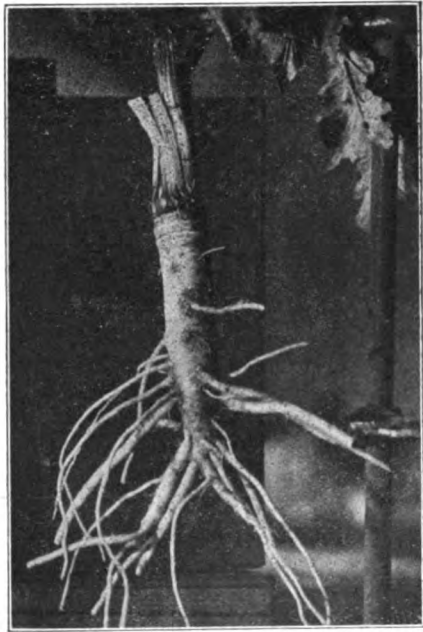


Fig. 14

Damit wäre der erste Fall von einem Verkürzungsmechanismus der Umbelliferen behandelt, welchem nun noch einige andere folgen sollen, als nächstes:

Heracleum giganteum

= *H. villosum* (Fisch.).

Bei dieser Art, welche längere Zeit rein vegetativ lebt und sich im Wurzelstocke kontrahiert, liegen ähnliche Dinge wie bei der erstbesprochenen Art vor, jedoch zeigen sich bei genauerem Hinschauen größere Unterschiede, so daß es wohl angebracht ist, diesen Typus ebenfalls eingehend zu besprechen.

Um hier gleichzeitig das äußere Bild der kontraktilen Wurzeln wiederzugeben, ist die Photographie (Fig. 14) eines jungen Stückes

beigefügt, an dessen oberem Ende die Ringelung recht gut zu erkennen ist. Oben sind kaum noch Nebenwurzeln vorhanden, eine Erscheinung, welche häufig bei kontraktile Wurzeln zu bemerken ist, da dieselben ja auch nur dem Vorgange hinderlich sein würden. Die Versuche mit den Einschnitten und der Gewebespannung verliefen hier gleich mit denen der vorhergehenden Art, so daß die beigegebene Zeichnung nur einer Lamelle (Fig. 15) als kurzer Beweis für jene genügen mag. Die Lamelle entstammt dem Beginne der Verkürzung, an ihr ist das Gewebe im Schnitte ziemlich glatt und es spiegelt sich auch hier im Verlaufe des Kambiums, welches als feiner Strich wiedergegeben ist, die Gewebespannung und der unregelmäßige Verlauf derselben wider. Es verhalten sich dabei die beiden Seiten ungleich, so auch an der oberen Schnittfläche, wo auf der linken Seite das Kambium und die Nachbarschaft sichtlich

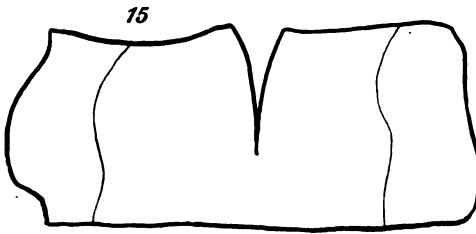


Fig. 15

eingezogen ist. Dem Holzgewebe kann in diesem Falle eine stärkere Tätigkeit beige-messen werden, da es viel umfangreicher ist, seine inneren Teile sind gleich der äußersten Rinde vorgewölbt. Auf der rechten Seite der letzteren ist nichts von der Verkürzung zu sehen, wo-

gegen der Holzteil schwach vorgezogen ist. Wir stoßen also auch hier wieder einmal auf das ungleichmäßige Verhalten zweier Seiten derselben Lamelle und möchten abermals in diesem Zusammenhang auf DE VRIES⁹⁾ verweisen.

Da auch hier nur die Betrachtung der Anatomie zum Ziele führen kann, wollen wir uns gleich den Querschnittbildern zuwenden, wobei zunächst der Holzkörper beiseite gelassen und in erster Linie die sekundäre Rinde untersucht werden soll.

Ohne große Mühe läßt die Mikrophotographie (Fig. 16) die starke Vergrößerung der den Markstrahlen benachbarten Zellen erkennen. Da nun die bevorzugte Vergrößerung der Zellen nicht auf ihre Nachbarschaft sogleich übergreift, müssen sich Gewebespannungen geltend machen, als deren Folgen bald Risse im Gewebe entstehen. Durch diese Nachbarschaft der Spalten vergrößern sich die Zellen besonders in radialer Richtung, weniger in der tangentialen, die doch eigentlich beim Dickenwachstum am meisten beansprucht wird. Es muß sich das Gewebe daher verbiegen und, da

andererseits der Längsdurchmesser der Zellen nicht größer wird, als er war, ist die weitere Folge eine Verkürzung des gesamten Organs unter Verbiegung der einzelnen Gruppen. Die Risse werden immer größer, und die Einzellamellen isolieren sich; an den ersteren gleiten die Lamellen aneinander vorbei. Je weiter man nach außen kommt, desto mehr Zellen vergrößern sich, die alten schon umgewandelten Zellen leisten Widerstand und erzielen ein weiteres Verbiegen. Diese ganze Erscheinung kommt in diesem Falle jedoch

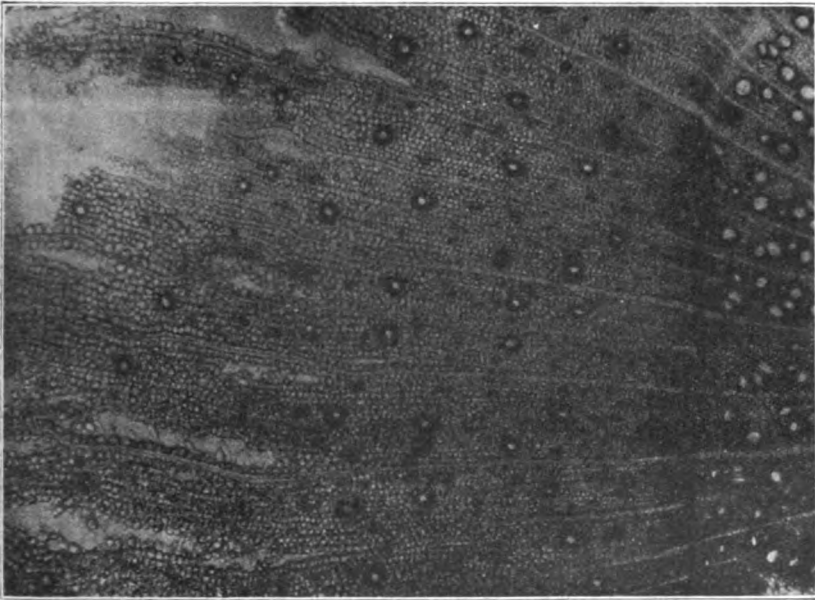


Fig. 16

schwerer zur Beobachtung, da es hier nicht so eng umschriebene Zellgewebe sind wie bei *Heracleum sibiricum*; auch sind es nicht so ausgeprägte Längs- und Querlamellen wie dort, sondern die Verlagerung der *Einzelzelle* kommt hier zur Geltung.

Diese Gedankengänge werden indessen erst beim Betrachten bei einzelnen Zonen auf stärker vergrößerten Schnitten verständlicher. Fig. 17 ist etwa am Beginn der oben beschriebenen Veränderungen gezeichnet.

Auf der Seite nach innen sind die polyedrischen Zellen fest aneinander gefügt, vergleicht man hingegen mit jener die äußere Seite, so findet man einige Zellen schon stark vergrößert und ab-

gerundet, dazwischen liegen jedoch immer noch fast unveränderte Zellen.

Betrachtet man einen Längsschnitt, am besten einen tangentialen, so sieht man auf diesem, daß die Querwände in horizontaler Richtung intakt bleiben, wogegen die längsgerichteten Wände sich aus dem Gewebeverbande lösen, so daß zahlreiche Interzellularen entstehen. Die einzelnen Elemente müssen sich gegenseitig verlagern. Da aber der Zusammenhalt oben und unten durch die horizontalen Wände gewahrt bleibt, so kann, wenn die Längsachse der

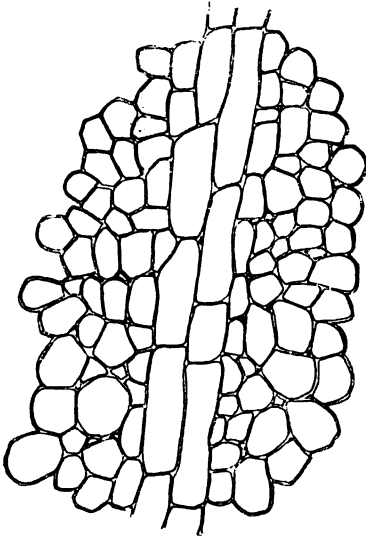


Fig. 17

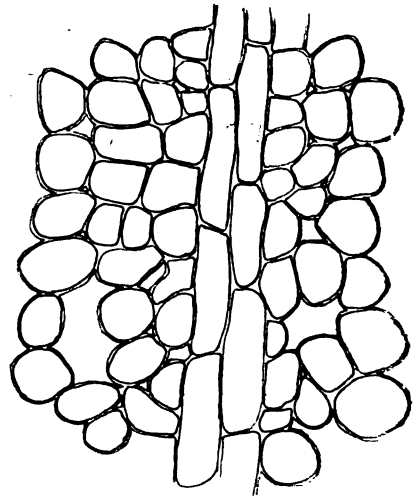


Fig. 18

Wurzel nicht vergrößert wird, nur eine Verschiebung der Einzellemente in radialer und tangentialer Richtung unter Verkürzung der Längsachse des ganzen Gewebes vor sich gehen. Insbesondere aber werden die unveränderten Zellen diese Verkürzung durch Verlagerung erzielen. Je weiter man nach außen geht (Fig. 18), desto größer werden die Spannungen, desto mehr treten Risse im Gewebe auf. Das Vergrößern und Abrunden der Zellen geschieht meist in radialer Richtung. Die Markstrahlen werden dadurch verlängert, jedoch natürlich lange nicht in dem Maße, wie es bei *Heracleum sibiricum* zu merken war, da dort die Markstrahlen der Sitz der Aktivität waren, welcher die Längsstränge verbog und sich in Falten legte. Auch in diesem Falle werden demnach solche Verbiegungen erreicht werden, aber nie in so hohem Ausmaße.

In einer noch weiter außen gelegenen Zone (Fig. 19) fangen immer neue Elemente mit der Formänderung an. Wie stark die Vergrößerung in radialer Richtung ist, das bezeugt der Vergleich der Markstrahlen, an denen die Zellen sich besonders vergrößern, doch erstreckt sich dies hier noch nicht gleichmäßig auf alle Zellen. Die Folge all dieser Vorgänge ist das Auftreten von Längslamellen, welche leicht aneinander vorbeigleiten können und die Wurzel auch in tangentialer Richtung spannen. Hierdurch wird das Kambium

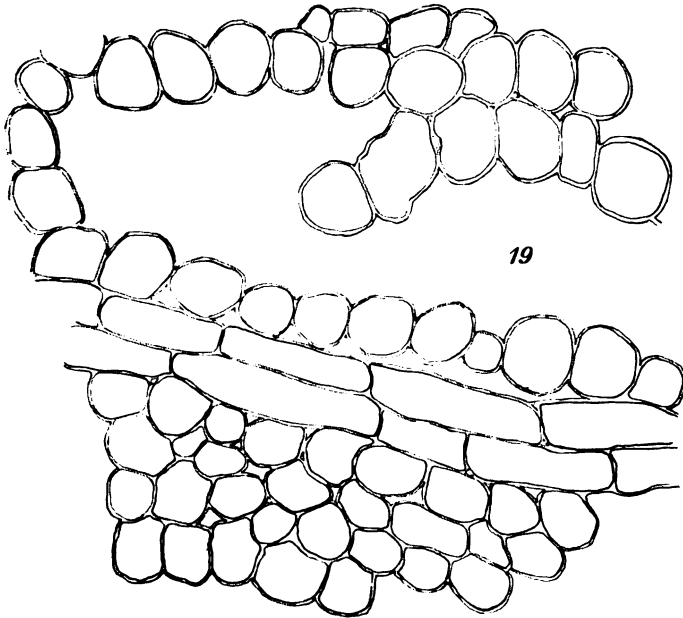


Fig. 19

und der Holzkörper ebenfalls tangential gedehnt und die Unveränderlichkeit der mechanisch wirkenden Gefäße und anderen derben Zellzüge bedingt die Schieflegung der Längslamellen und damit die Verkürzung. Im Holzkörper findet sich ebenfalls eine Vergrößerung von Parenchymzellen zwischen den Gefäßgruppen, ein Umstand, der in gleicher Weise zu einer tangentialen Ausdehnung unter Verlagerung der Einzelemente führen muß. Da alles ungleichmäßig erfolgt, so ergibt sich eine Zerklüftung des Holzkörpers und die Verkürzung desselben, so daß in diesem Falle wohl auch der Holzkörper als aktiv angesehen werden darf, wie bei den oben ausgeführten Gewebespannungsversuchen bereits angedeutet wurde. Um die Verkürzung noch vollständiger zu machen, wirkt das gewellte

Kambium und die Ungleichmäßigkeit der kontraktilen Zonen mit. Man könnte daher, wollte man diesen Mechanismus kurz schildern, sagen: Die Vergrößerung einzelner Elemente im Holz und Rindenkörper führt, da andere Teile zurückbleiben, zu deren Verlagerung und zur Verkürzung der Wurzel. Da die Verdickung der ganzen Wurzel stärker ist, als der kambialen Tätigkeit entspricht, müssen Spalten und Risse auftreten, damit die Einzellamellen sich verlagern und die Wurzel verkürzen können. Ein drittes sehr schönes Beispiel von Kontraktilität ist die Wurzel von

***Ferula glauca*,**

welches nicht zeichnerisch festgehalten ist, da die Ableitung desselben sowohl durch den bereits erläuterten Mechanismus von *Heracleum* als auch den noch folgenden, mit Bildern versehenen von *Eryngium* genügend verständlich erscheinen wird. Es handelt sich hier um eine mehrjährige Pflanze, welche oben ihr Rhizom mehrfach gabelt. Nach der ersten Blüte stirbt das Monopodium mit seiner Spitze ab und wird seitlich durch zwei Äste übergipfelt, die sich nochmals teilen. Es kommt meist zu einer Entwicklung dieser tiefstehenden Augen, von denen eins offenbar zur Blüte gelangt.

In anderen Fällen kann sich auch eine höher gelegene Knospe am gestreckten Niederblattstamme entfalten; dann behält die Knospe die korrelative Hemmung der unteren Triebe bei, entfaltet sich allein und steht an einem gestreckten Stengelstücke. Unterhalb der tiefstehenden Augen befindet sich eine mächtige, etwa 10 cm lange kontraktile Zone mit sehr vielen Runzeln.

Betrachtet man sich nun die Körper auf dem Querschnitte, so sieht man, daß die kontraktile Zone immer im Wurzelteile ist. Der Rhizomteil entwickelt hingegen in seinem Zentrum einen Körper aus stark verdickten Sklerenchymfasern, welcher so umfangreich ist, daß eine Kontraktion kaum seiner Herr wird. Trotzdem weist auch dessen Bastteil eine Zerklüftung auf, welche aber bei weitem nicht das Ausmaß erreicht, wie in der Wurzel an alten Stellen. Vor allem sind die Markstrahlen genau nach außen gerichtet, die später zerfallenden Stellen werden durch das nicht festwandige Bastparenchym gebildet, das zunächst dem tangentialen Zuge folgt. Diese Zellen, die sichtbar derbere Wandungen haben, dehnen sich in radialer Richtung nicht so stark aus wie in der kontraktilen Zone, doch folgen sie etwas dem tangentialen Zuge, besonders dann, wenn die dünnwandigeren Zellen absterben.

Deutlich ist dagegen die Verlängerung in radialer und auch tangentialer Richtung der in der Rinde sich kontrahierenden Zone. Gegen *Heracleum* besteht insofern ein Unterschied, als in der sekundären Rinde Sklerenchymelemente auftauchen, so daß die Widerstände hier durch sehr feste Elemente gegeben sind. In der Rinde erfolgt ähnlich wie bei *Heracleum giganteum* die Ausdehnung durch Markstrahlen und derberes Bastparenchym, das dazwischen gelagerte Puffergewebe wird zerdrückt. Doch ist die Verkürzung in diesem Falle sicher zur Hälfte auf die Rinde zurückzuführen, da der Holzteil hier ja ebenfalls einen sehr wesentlichen Einfluß hat.

Erstens werden die Längselemente von Holzfasern gebildet. Im Kambium sind die Zwischenzellen klein, nur wenige Zellreihen von ihm entfernt erfolgt sodann ein sehr starkes Anschwellen der Holzparenchymzellen, welches nesterartig vor sich geht, indem nach und nach immer neue Parenchymzellen von diesem Vorgange ergriffen werden. Die Folge ist eine Verbiegung der mechanisch starren, längsgerichteten Elemente, welche aus Sklerenchymfaserbündeln und den Gefäßgruppen bestehen. Das Kambium wird tangential gedehnt und wirkt vielleicht auch sich aktiv teilend bei diesem Vorgange mit. Die ungleichmäßige Vergrößerung des Parenchyms verschiebt die starren Elemente an den einzelnen Stellen verschieden, sie werden in Falten gelegt und erhalten einen geschlängelten Verlauf. Da sie starr sind, gelingt das nur unter Verkürzung des ganzen Organs. Dazwischen gestreut sind immer einige Gewebegruppen, welche zerrissen werden, jedoch ist dieses Puffergewebe und die Risse in der aktiven Zone verhältnismäßig gering; dafür verbreitert sich eben das Kambium.

Wir haben hier also einen Fall, in welchem der Holzteil viel mehr in Erscheinung tritt als bisher. Allein aber kann er nicht die Kontraktion bedingen, der gewellte Verlauf des Kambiums und die Spannung durch Ausdifferenzierung der wellig angelegten Elemente ist ebenso mit beteiligt wie die Vorgänge in der sekundären Rinde. — Zu den merkwürdigsten Dingen in der Kontraktion gehört

Eryngium Bourgeati.

Andere Arten sind von dieser nicht sehr verschieden; es war über dieses Gewächs sehr reichlich im Botanischen Garten,* weshalb gerade diese Speziés zur Untersuchung genommen wurde. Hierbei wurde dieselbe nur an jungen Stücken ausgeführt, weil die vielköpfigen, alten zu verwickelt sind. Auch galt es, sich nicht in zu alte Teile zu verirren, da sonst ein Überblick zu schwer wird. Es

sei gleichzeitig auf die Literaturbesprechungen über das anomale Dickenwachstum hingewiesen.

Betrachtet man den Querschnitt eines nicht allzu jungen Stückes, wie ihn die beigegebenen Mikrophotogramme (Fig. 20 u. 21)

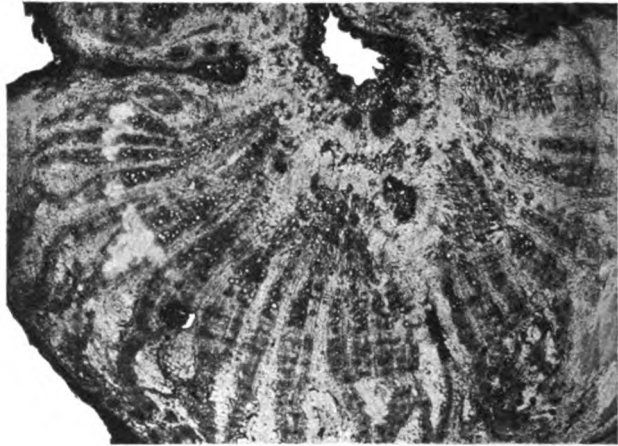


Fig. 20

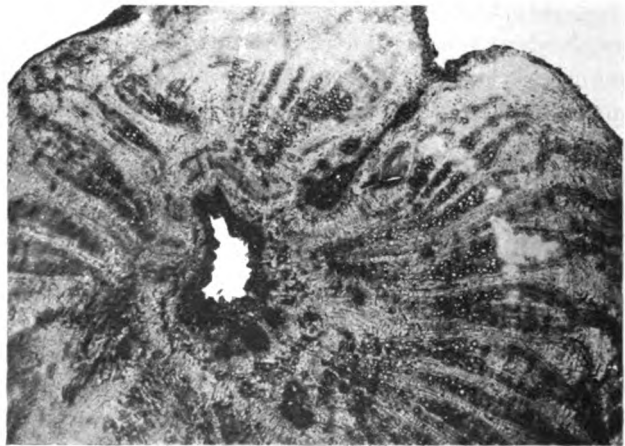


Fig. 21

zeigen, so kann man deutlich die Gewebedifferenziation erkennen. In der Rinde lassen sich ohne Schwierigkeit die sich nesterartig stark vergrößernden, parenchymatischen Inseln wie bei *Ferula* erkennen, wodurch zwischen denselben liegende derbwändigere Längsstrecken verbogen werden. Wie aus der Aufnahme gut zu ersehen

ist, sind diese Inseln nicht gleichmäßig auf dem Querschnitte verteilt, sondern unregelmäßig zerstreut. Auf diese Weise Gewebespansungen auslösend, bewirken sie weiterhin eine Verbiegung der ganzen Wurzel und des Rhizoms. Sind nun diese Spannungen ganz stark, so kommt es gar zu einer Zerklüftung. Dieses Verbiegen und Vorbeulen einiger Elemente unter Zurückbleiben anderer muß sich natürlicherweise wieder in einer Kontraktion geltend machen. Daneben wird das Einsinken der Wurzel auch durch das Verbiegen bewerkstelligt; die alten Teile widerstehen jedoch einer Verdehnung und die krumme Wurzel nimmt eine kürzere Länge des Bodens ein. Solche Verbiegungen erzeugen oft allein die Kontraktion, z. B. bei *Polygala Senega*, *Ononis spinosa* usw., wo sie jedem Pharmakognosten bekannt sind.

Die Folgen solcher Prozesse, die gleichfalls innerhalb des Holzkörpers sich auswirken, dehnen diesen aus und verbiegen die festeren Elemente. Auch diese Prozesse wirken primär verkürzend. Da aber im Holzkörper die ältesten Elemente nicht mehr der Tangentialdehnung folgen können, so stellt sich kurz oder lang jene Zerklüftung des Holzkörpers ein, auf welche bereits Jost²¹⁾ als Folge der Kontraktion aufmerksam gemacht hat. Diese Vergrößerung des Holzkörpers, welche in diesem Falle mindestens ebenso große Ausmaße annimmt wie bei *Ferula*, führt zu einer Verbreiterung des Kambiums und damit wieder zu einer Kontraktion. Das ungleichmäßige Erscheinen solcher Spannungen bedingt einen Zickzackverlauf des Kambialringes, dessen Abkömmlinge wieder eine Verkürzungsspannung erzeugen.

Diese Erscheinungen führen nun in unserem Falle zu einer starken Zerklüftung des ganzen Wurzelstockes, welche noch in größerem Maße auftreten würde, wenn ein Abschluß der bald auftretenden Risse und Sprünge vorgenommen würde. Man findet daher gar bald gegen die Hohlräume adventive Phellogene vorrücken, wie sie die Photographien ja auch erkennen lassen. Doch pflegt damit die Umwandlung in einem vielköpfigen Wurzelstock noch nicht beendet zu sein, obgleich schon in jungen Wurzeln solche adventive Kambien entstehen, die normal oder invers gelagert sein können; es sei in diesem Zusammenhang an die Schilderung von *Myrrhis* erinnert.

Durch solche Vorgänge kommt es zu erneuter Verkürzung. Am Ende sind die Wurzeln zerspalten und es bilden sich aus einem Zylinder mehrere voneinander getrennte Stücke heraus, die ein

ringsum geschlossenes Kambium regeneriert haben. Jedoch auch innerhalb dieser kommt wieder die Kontraktion zur Geltung. Wenn man solch komplizierte Prozesse sieht und die Größe der Wirkung durch jahrelanges Verkürzen bedenkt, dann kann man das tiefe Einsinken der Wurzelstöcke von Eryngien verstehen. Aus diesem so komplizierten Falle, der anatomisch so sehr an Lianen erinnert, sollen noch einige kleine Einzelheiten wiedergegeben werden. In Fig. 22 ist ein solches Nest abgebildet, welches im Bastteile die Verbiegung hervorruft. Die Keile des Leptoms, die von einer massigen

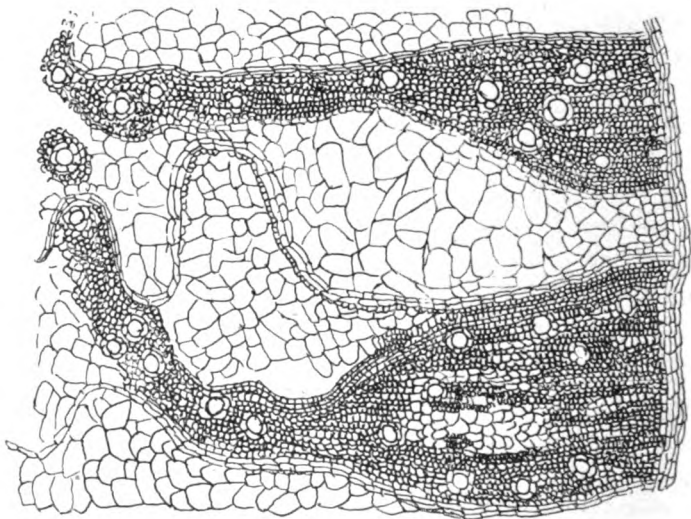


Fig. 22

Entwicklung der Markstrahlen und ihrer Nachbarschaft verbogen werden, sind aus Zellen mit derben Wandungen gebildet. Dies geschieht aber nicht regelmäßig, sondern das eine Mal von der einen, das andere Mal von der anderen Seite eines Markstrahles aus; so tauchen plötzlich mitten in dem Keile des Bastes aktive Zonen auf, welche, wie die Einzelbilder aus dem Längsschnitte (Fig. 23) zeigen, bezeichnenderweise sehr beschränkt sind.

Ein Kritiker könnte einwenden, daß solche Erscheinungen auch in der sekundären Rinde der Linde vorhanden sind, ohne daß die Äste sich verkürzen. Der Einwand verliert aber seinen Halt, wenn man bedenkt, daß der Holzteil bei der Linde solid ist und die Kontraktion nicht zur Auswirkung kommen läßt. Daß tatsächlich solche am Auswirken verhinderte Gewebespannungen in der Rinde

der Linde und aller Bäume vorhanden sind, das bezeugen die Versuche mit der Gewebespannung der Rinde gegen den Holzkörper. Sie gleichen sich in diesen Fällen allmählich durch *Überdehnen* der Längselemente aus.

Bei den vorliegenden Umbelliferen jedoch wirkt ja der Holzkörper im gleichen Sinne, und beide Körper bringen Gewebespannungen zum Auftreten, welche sich hier in der Verkürzung auswirken.

Wir haben also hier wieder einmal ein interessantes Beispiel dafür, daß eine Erscheinung, die in der Entwicklung zwecklos auf-

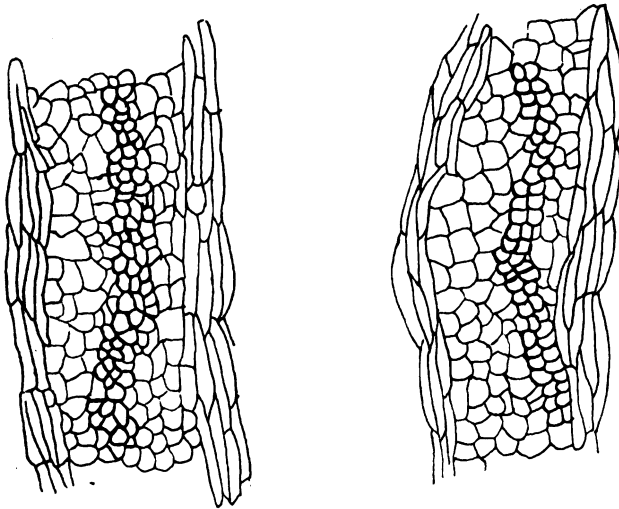


Fig. 23

tritt, durch eine kleine Umwandlung in funktionsgemäße Bahnen gelenkt wird. Das Dickenwachstum wirkt hier nicht nur vergrößernd auf die Speicher und Leitorgane, sondern auch ganz von selbst auf die richtige Lage des Wurzelhalses. Das Hinneigen zu dem intraxylären Phloem und Kambium, das in diesen Formenkreisen vorkommt (Myrtifloren), kann sowohl ein beschleunigtes Dickenwachstum der Speicherorgane bedingen, wie auch in der Verkürzung sich auswirken, deren Ursachen insbesondere bei den Umbelliferen zu erforschen sich diese Arbeit zur Aufgabe gemacht hatte.

Die hierbei durch die physiologische Anatomie erhaltenen Tatsachen sollen nunmehr durch die

Cytologie

eine bestätigende Ergänzung erfahren; denn wenn eine aktive Änderung der Zellen erscheint, so muß dieselbe natürlicherweise durch den Zellkern eingeleitet werden, den man ja als das motorische Zentrum der Zellen aufzufassen gewohnt ist. Es müssen also auch Wandlungen in dem Aufbau der Kerne nachzuweisen sein.

Durch die Arbeiten von ZIEGENSPECK²²⁾ und anderen (LÜHR²³⁾, RHODE³⁾ usw.) ist es wahrscheinlich gemacht, daß bei der Differenziation sich der Nukleolus des Zellkernes so verhält, daß er die Stoffgrundlage für die Fermentproduktion darstellt. Die embryonalen Zellen besitzen einen großen Nukleolus, also eine große Niederlage von Fermenten. Bei der Differenziation der Zellen spaltet sich dieser in kleine Körnchen, welche beim Hinauswandern aus dem Kerngerüst gelöst werden und die Fermente produzieren.

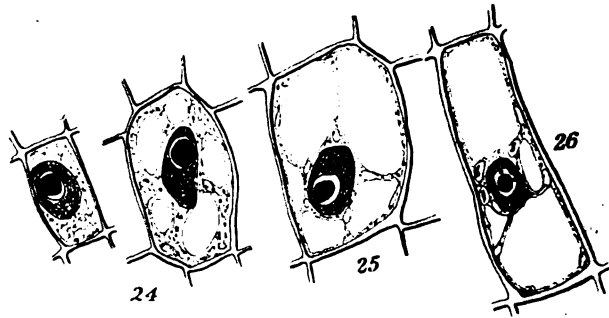


Fig. 24—26

Ist diese Theorie richtig, so müssen auch die Zellen der Rinde der Umbelliferen bei ihrer Differenziation diese Wandlungen zeigen; umgekehrt werden die Wandlungen eine Handhabe dafür geben, daß die Veränderungen der Zellen von ihnen ausgehen. Es ist daher wohl am besten, mit diesen Schilderungen beim Kambium selbst zu beginnen. Die Kerne des Teilungsrings sind in ihrer Gestalt in Fig. 24 wiedergegeben. Diese wie die folgenden Bilder, welche Mikrotomschnitten von *Heracleum giganteum* entstammen, sind mit einer Ölimmersion $\frac{1}{12}$ von LEITZ und einem Kompensationsokular 8 von ZEISS und dem ABRESCHEN Zeichenapparat aufgenommen. Wie bei allen Zellen ist die Kernplasmarelation in der Jugend sehr groß, aber auch im Kerne selbst fällt die Größe des Nukleolus auf.

Zunächst wären nun einmal die Zellen in ihrer Umwandlung in die einzelnen Gewebelemente zu verfolgen. Bei *Heracleum giganteum* ist ja der Markstrahl in der sekundären Rinde etwas aktiv mitbeteiligt. Die Kambialzelle als solche ist an dem Verfolgen

der Richtung des Markstrahles bis ins Kambium hinein zu erkennen, sie ist in dem Bilde Fig. 25 wiedergegeben und unterscheidet sich von den sonstigen Kambialzellen höchstens durch eine etwas radial größere Form; einen Stärkeinhalte führt sie noch nicht. Die nächste Wandlung vollzieht sich in einer radialen Streckung (Fig. 26), diese wird durch eine Vergrößerung der Vakuolen bedingt. Es ist sehr kennzeichnend, daß um das Kernkörperchen

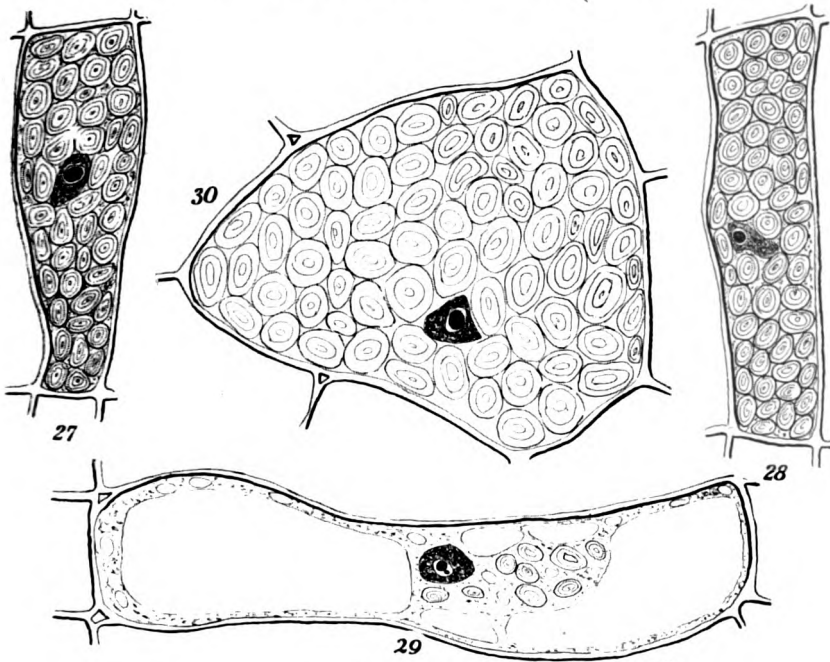


Fig. 27—30

herum sich die Abspaltung von „Körnchen“ deutlich sehen läßt; Stärke wird noch nicht niedergelegt, aber das erfolgt sehr bald. Es ist daher schwer zu entscheiden, ob die offenbare Produktion von Fermenten aus dem Nukleolus mit dem Membranwachstum oder mit der Stärkebildung zusammenhängt.

Nunmehr kommt eine Zone, in welcher die Markstrahlzelle eine gewisse Ruhe erlangt hat (Fig. 27), dieselbe ist völlig mit feinkörniger Stärke erfüllt, der Kern wird in seiner Form durch die Füllung mit Stärke beeinflusst. Seine Gestalt kann nicht regelmäßig sein, weil die Körner ihn deformieren, da er in den von diesen gelassenen Raum sich einfügen muß. Der Kern hat merklich an Größe abgenommen, und noch viel besser ist das am Nukleolus zu

erkennen, auch ist er deutlich verkleinert, denn es ist eben eine ganze Menge von Fermenten bei der Stärkebildung und dem Wachsen der Wand verbraucht worden.

Es kommt nun wieder zu einem Wachsen der Zelle, und zugleich zu einer Lösung der Stärke (Fig. 28), beide Vorgänge gehen

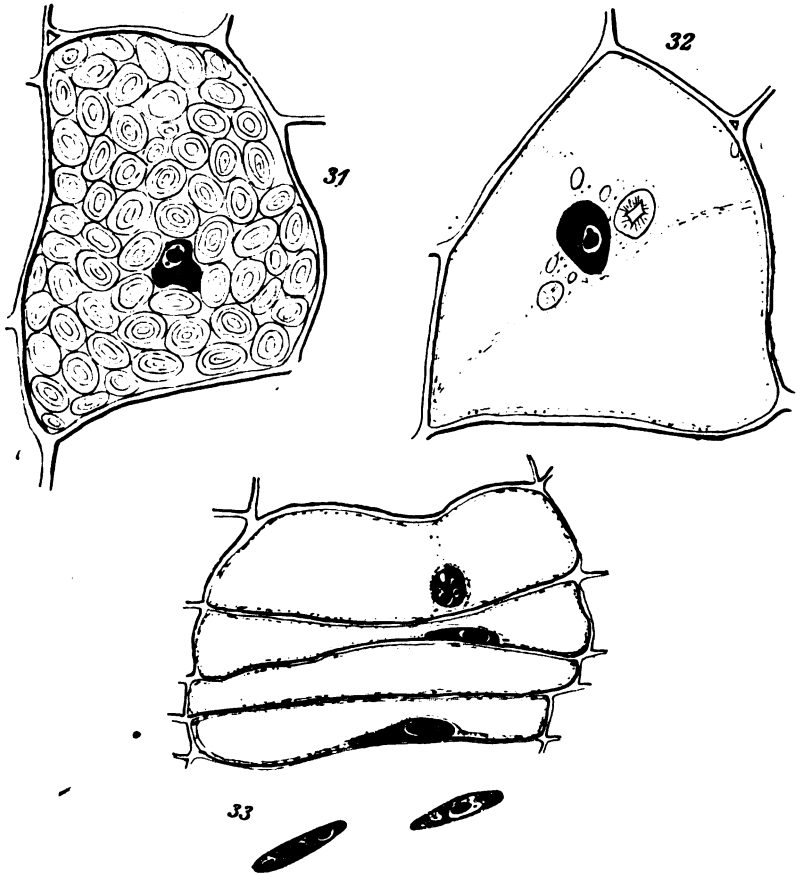


Fig. 31—33

Hand in Hand. Man sieht hier wieder unverkennbar einerseits das Kleinerwerden des Nukleolus, andererseits die Körnchenabspaltung (Fig. 29) und damit eine aktive Änderung in der Struktur des Kernes bei den Umwandlungen der Zelle.

Ganz analoge Vorgänge haben wir bei der Vergrößerung der Parenchymzellen während der Verkürzung. Bei der Entstehung aus den Kambialzellen ist die Veränderung so ähnlich der der Markstrahlen, daß eine Schilderung nicht gegeben werden soll, dagegen

dürfte die Aktivität der Kerne bei der Vergrößerung der Zellen hervorzuheben sein.

In Fig. 30 ist eine solche Parenchymzelle wiedergegeben, die noch mit Stärke vollgepfropft ist, in ihrem Kerne fällt der ziemlich große Nukleolus auf. Obwohl die Zelle in ihrer Größe noch nicht verwandelt ist, so wird in Fig. 31 die Stärke schon mächtig angegriffen, und deutlich ist die Körnchenabspaltung in dem noch durch anliegende Stärkekörner vergestalteten Zellkerne sichtbar. Es ist also hier die Verzuckerung vor der Gestaltsveränderung der Zelle in dem Lösen der Stärke und den Vorgängen im Kerne zu erkennen. Die Abspaltung der Körnchen schreitet auch noch weiter fort, wenn die Stärke fast gelöst ist und es erfolgt somit noch eine weitere Fermentabgabe bei der Wandumwandlung (Fig. 32). Ist die Zelle völlig angeschwollen, so ist der Kern klein und hat nur mehr einen kleinen Nukleolus. Erst vor dem Absterben beginnt er sich nochmals zu regen, ohne irgendwelche Besonderheiten zu zeigen.

Mehr in Bildern als durch eingehende Beschreibung mögen die Wandlungen der Kerne in den Phellogenen und entstehenden Peridermzellen geschildert sein.

In Fig. 33 erblickt man die langgestreckten Kerne des Meristems zu unterst, ihr Nukleolus ist sehr groß. Durch die Gestalt des Kernes wird die Teilung der Zellen hier entgegen dem Gesetze der kleinsten Fläche ausgeführt. Auf diesen Umstand soll jedoch kein Gewicht gelegt werden, da diese Frage zu weit aus dem Rahmen dieser Arbeit hinausfällt; vielmehr gilt es, nur das Schicksal des Nukleolus bei der Differenziation der Wandung wiederzugeben. Wenn die Zellen sich geteilt haben, so vergrößert sich zunächst ihr Volumen, wobei die Zellkernform erhalten bleibt, hingegen Körnchenabspaltung stattfindet. Sehr bald wird die Korklamelle aufgelagert und dabei das Fermentdepot im Nukleolus verbraucht. Auf vorstehender Zeichnung (Fig. 33) ist das Endstadium in der obersten, noch nicht völlig verkorkten Zelle wiedergegeben. Auch bei diesem Prozeß ist deutlich die Beziehung zwischen Nukleolus und Stoffwandlung gewahrt.

Wohl weniger für die Fragestellung dieser Arbeit, aber im Hinblick auf die Funktion des Nukleolus beim Eintreten von chemischen Umsätzen auch solcher fermentativer Natur wertvoll sind die Beobachtungen in den Kernen der sich entwickelnden und alternenden Epithelzellen der schizogenen Sekretbehälter.

Betrachtet man ein ganz junges Epithelbild (Fig. 34), so findet man den Kern auf einem meristematischen Zustande, als ob die Zelle aus der Kambialzone stamme, indessen ist sie von dieser entfernt. Auffallend ist die ausnehmend starke Färbbarkeit der Epithelzellen, welche bei solchen Zellen auftritt, die zu starken Umsätzen bestimmt sind. Es ist förmlich eine Niederlage von allerlei Reservestoffen in denselben angehäuft, die durch die auffallende Färbbarkeit des Protoplasmas widergespiegelt wird. Das Plasma selbst ergibt in der Fixation nach CARNOY und Hämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN das Bild einer stark alveolären Schaumstruktur. Ob das in diesem Falle mit der Erzeugung von

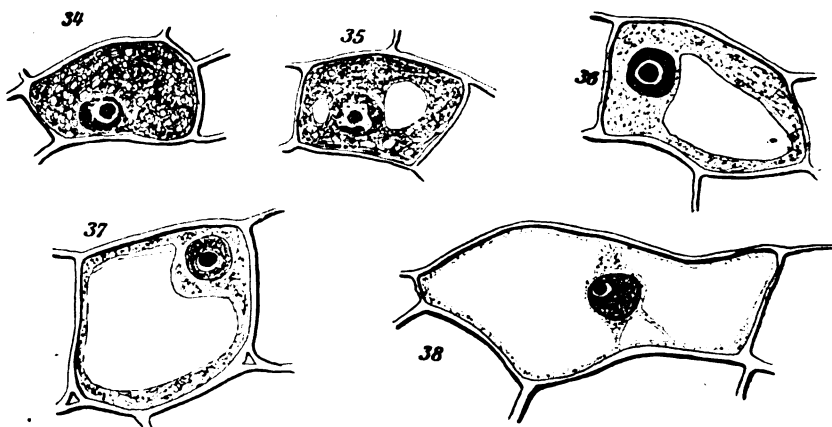


Fig. 34—38

Harzstoffen oder deren Vorstufe innerhalb der Zellen zusammenhängt, mag hier absichtlich als eine zu weite Abschweifung vom Thema unerörtert gelassen sein.

Mit dem Auseinanderweichen der Harzgänge und der fortgeschrittenen Vergrößerung der Epithelien wird die Zelle vakuolig. Das Plasma ist immer noch stark tingierbar und alveolär. Daß in den Zellen ferner eine starke fermentative Tätigkeit einsetzt, kann man wieder am Kerne erkennen. Mit seltener Deutlichkeit erfolgt die Abgabe von Körnchen und Vakuolen aus dem Nukleolus. Sehr häufig ist der Kern auf der Seite des Ganges gelagert, jedoch pflegt das nicht regelmäßig zu sein, so z. B. ist in Fig. 35 ein Stück gewählt, welches diese Lagerung nicht zeigt.

Sobald die Zellen eine nennenswerte Größe erlangt haben (Fig. 36), pflegt einige Ruhe in der Sekretion einzutreten. Die

Substanz des Protoplasten hat ihre ausnehmende Farbspeicherung weitgehend eingebüßt, der Nukleolus ist aber noch bemerkenswert groß. Das bleibt nun eine Zeitlang der Fall (Fig. 37).

Wenn der Harzgang in die Zone der Kontraktionstätigkeit gelangt, dann erfolgt gewöhnlich eine Vergrößerung des Ganges, es werden die Epithelzellen vergrößert und neues Harz ergossen. Das geht förmlich auf Kosten des Fermentvorrates im Nukleolus, auf jeden Fall sind die Nukleolen in diesen Stadien stark verkleinert (Fig. 38), ganz außen ist dies besonders der Fall (Fig. 39). Dazwischen liegen wieder Stadien mit deutlicher Körnchenabgabe, welche jedoch in ihren Zwischenbildern nicht noch einmal wiedergegeben werden sollen. Wir sehen also, daß auch bei der Harzerzeugung und dem Wachsen der Epithelzellen der schizogenen

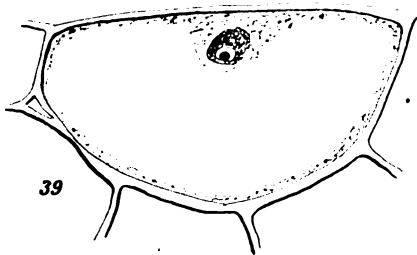


Fig. 39

Harzgänge der Umbelliferen der Zellkern und vornehmlich sein Kernkörperchen einen wesentlichen Anteil hat.

Diese Beobachtungen sind in zwei Hinsichten wertvoll. Erstens zeigen sie die Umwandlungen im Zellkerne im Lichte des Gedankens, die Nukleolen als die Grundsubstanz für die Fermentbildung im Kerne anzusehen. Zweitens erscheinen die Wandlungen, bevor die Veränderungen der Zellen kommen, also ist die Umwandlung der Zelle ein von der Pflanze aktiv eingeleiteter Vorgang und damit auch die Kontraktion durch die Pflanze bedingt.

Zusammenfassung

Die Verkürzung der Wurzeln und Wurzelstöcke der *Umbelliferae* ist durch Gewebespannungen bedingt, welche ihren Hauptsitz in der etwas vom Kambium nach innen oder außen gerückten Zone haben.

Die Möglichkeit der Verkürzung ist durch die unregelmäßige Verteilung derselben gegeben. Das Prinzip der Wirkung ist die Aus-

dehnung eng begrenzter Zellareale oder „Nester“, die bestrebt sind sich vornehmlich in radialer Richtung auszubreiten. Da längsgerichtete Elemente aus derberen Zellzügen diesem Bestreben einen Widerstand entgegensetzen, so muß ein Verbiegen der Längsstränge erfolgen, welches sich in einer Verkürzung der Längsachse des ganzen Organs auswirken muß, weil keine festen Gewebeteile einen Widerstand bilden, im Gegenteil, das Absterben anderer Puffergewebe oder Zellen ermöglicht diese gegenseitige Verschiebung im Organ selbst und vermindert den äußeren Widerstand am Periderm und am Boden.

Im Einzelnen können diese Gewebespannungen durch das ausnehmende Wachstum verschiedenartiger Gewebeteile, wie Rinde oder Holzkörper bedingt sein, es können vornehmlich die Markstrahlen das Treibende darstellen (*Heracleum sibiricum*). Eine weniger beschränkte Verteilung der aktiv vorwachsenden Zellen auf eine bestimmte Gewebeart zeigt *Heracleum giganteum*. Hier geraten die Längsstränge aus Bastparenchym und die Markstrahlen in Spannungen durch einzelne Zellen ihrer selbst, weil das Wachsen nach und nach die Elemente ergreift.

Bei diesen beiden Arten war das Holz weniger der aktive Teil als bei *Ferula glauca*. In diesem Falle lagern sich wuchsfähige „Nester“ an Sklerenchymfaserbündel und Gefäßgruppen an. Der gewellte Verlauf des Kambiums wirkt in hohem Maße Spannungen erzeugend ein, sobald die Zellen sich ausdifferenzieren. Das Kambium wird daher gegen seine normale Vergrößerung beim Dickenwachstum übermäßig erweitert.

Eryngium Bourgeati weist zunächst fast denselben Mechanismus wie *Ferula glauca* auf, nur sind die Markstrahlen im Holzteil tätiger, wie auch die Rinde Gewebespannungen durch Nester hervorruft. Das anormale Dickenwachstum trägt außerdem mit zu der Verkürzung bei.

In der Ausdifferenzierung der Zellen des Bastparenchyms, der Markstrahlen, der Harzgänge sowie des Periderms erfolgt eine Abgabe von Körnchen aus dem anfänglich übergroßen Nukleolus. Diese Wandlungen im Kerne treten vor der Veränderung der Zellen ein. Sie sind nur durch die Erzeugung von Fermenten aus der Nukleolarsubstanz zu verstehen und können als ein Beleg der Aktivität der Zellen herangezogen werden.

Recapitulation

The shortening of the roots and root stalks of the *Umbelliferae* is dependent on tissue tensions which have their principal centre in a zone, somewhat towards within or without of the cambium.

The possibility of the shortening is given by the irregular distribution of the same. The intended effect is the extension of closely confined cells or cell-groups, which are trying to spread chiefly in radial direction. As the lengthwise directed elements of coarser cells are resistant to this effort, a twist of the longitudinal strands which must bring about a shortening of the longitudinal axis of the whole organ is sure to follow, because there are no solid parts of the tissue which would be able to resist; reversely the decay of other buffer-tissues or -cells makes this reciprocal disarrangement in the organ itself possible and diminishes the exterior resistance on periderm and on the ground.

Individually these tensions of the tissue may be dependent on the advanced growth of different kinds of tissue parts, as cortex or fiber; the medullary ray may principally represent the impelling force (*Heracleum sibiricum*); a less limited distribution of the actively growing cells on a distinct kind of tissue is shown by *Heracleum giganteum*. Here the longitudinal strands of phloem parenchyma and medullary rays get into tensions by single cells of their own, because the growth successively affects the elements.

On *Heracleum* the fiber was less the active part than on *Ferula glauca*. Here groups which are ready for growth are lying closely to the sclerenchym-fiber-bundles and vascular groups. The winding curve of the cambium causes tensions in a great measure as soon as the cells differentiate. The cambium in this way, against its normal increase is excessively enlarged in its growth in thickness.

Eryngium Bourgeati at first nearly shows the same mechanism as *Ferula glauca*, only the medullary rays are more active in the fiber part, and the cortex also causes tissue tensions by forming groups of cells. The anomalous growth in thickness besides contributes to the shortening.

In the differentiation of the cells of the phloem parenchyma, the medullary rays, the resin canals and the periderm, there occurs a loss of little grains from the at first excessively large nucleoli of the nucleus. These transformations in the nucleus happen before the change in the cells. They may only be explained by the production of ferments from the nucleolar substance and may serve to prove the activity of the cells in question.

Literaturangabe

1. FUCHS und ZIEGENSPECK: Angaben finden sich in Mez, Archiv II, 1922; XVIII, 1927; XX, 1927; XIX, 1927. — 2. ZIEGENSPECK: Anomales Dickenwachstum von *Hedysarum*, in Mez, Archiv XIX, 1927. — 3. RHODE: *Oxalis*, Mez, Archiv, XXII, S. 463. — 4. DRUDE: In Engler-Prantl, „Die natürlichen Pflanzenfamilien“. III. Teil „Umbelliferae“. — 5. DE BARY: Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen. 1877. — 6. SOLEREDER: Systematische Anatomie der Dicotyledonen. — 7. HOFFMANN: Wurzeln der Doldengewächse, in Flora 1849—1852, 1849, S. 17, 721; 1850, S. 385, 401, 637; 1851, Nr. 33, S. 513; 1852, Nr. 15, 16, S. 225. — 8. TRÉCUL: Des vaisseaux propres dans les Omb. (Comptes rendus 1866, t. LXIII, p. 154, 201.) — 9. DE

VRIES: Über die Kontraktion der Wurzeln, in Landwirtschaftl. Jahrbuch. Jahrg. 9, 1880. — 10. BEHUNECK: Anatomie von *Oenanthe crocata*, Dissertat. Kiel. 1879. — 11. MÖBIUS: Morphologie und Anatomie der Monocotylen-ähnlichen Eryngien, in Pringsh. Jahrb. XIV, H. 3 (1883). — 12. SCHMIDT: Histologische Studien an phanerog. Vegetationspunkten, in Mez, Archiv VIII, S. 345—404. — 13. PFITZEE: Ber. d. D. Bot. Gesellsch. 1883. — 14. GÉNEAU DE LAMARLIÈRE: Recherches morphologiques sur la famille des Omb. (Thèses, Faculté des sc. de Paris. Lille 1893.) Racine renflée de cert. Ombellifères. (Comptes rendus 1894 C. XII 1.) — 15. DROBNIG: Wurzelknollen. Dissertat. Rostock 1892. — 16. FREIDENFELDT: Anat. Bau der Wurzel, in Bibl. bot., H. 61, 1904, p. 66. — 17. GORIS: Wurzel von *Asa foetida*, in Journ. de Pharm. et Chimie, 1901 u. 12. ref. in Just. 1901, II, p. 37. — 18. STROEVER: Dissertat. Jena 1892. Über die Verbreitung der Wurzelverkürzung. — 19. RIMBACH: Über Verkürzung von Stengeln. — 20. RIMBACH: Die Größe der Wurzelverkürzung. Dasselbst weitere Literatur in Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellschaft, Bd. 44, 1926. — 21. JOST: Zerklüftung einiger Rhizome und Wurzeln, in Bot. Ztg. 1890, S. 435. — 22. ZIEGENSPECK: Ref. über Krüger, in Mez. Echo I, 173. — 23. LÜHR: in Mez. Archiv XXII (1928).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Berckemeyer Werner

Artikel/Article: [Über kontraktile Umbelliferenwurzeln 273-318](#)