Über die Wurzeln der Araceen

von

Max Lierau.

(Mit Tafel I.)

Einleitung.

Die Familie der Araceae fällt uns unter den monocotylen Pflanzen ganz besonders auf durch die Mannigfaltigkeit in der Stamm- und Blattgestaltung. Die bei den einzelnen Arten außerordentliche Verschiedenheit in der Länge der sympodialen Internodien, von ganz verkürzter bis stark gestreckter Form, giebt zu den verschiedensten Stammbildungen Anlass. Die Blätter zeigen in Umriss und Nervatur alle Übergänge vom monocotylen zum dicotylen Blatt-Typus. Zu dieser Mannigfaltigkeit, welche wir auch bei Formen sehen, die unter denselben Existenzbedingungen leben, kommen aber noch die Verschiedenheiten der Gestaltung, welche mit den Lebensbedingungen in gewissem Zusammenhange stehen, und beide, in derselben Richtung wirkende Faktoren bedingen in der artenreichen Familie eine habituelle Vielgestaltigkeit, wie sie den sonst einförmigen Monocotyledonenfamilien meist abgeht.

Hinter diesem Formenreichtum der Caulome und Phyllome steht derjenige der Ernährungsorgane durchaus nicht zurück. Wenn wir mit Engler¹) die Pistioideae in den Umkreis unserer Familie ziehen, so zeigt dieselbe in Beziehung zu einer Verschiedenheit des Substrats, wie sie sonst wohl keiner andern Familie zukommt, fast alle Arten von Wurzelbildungen, welche überhaupt existiren. Die Gattung Pistia vertritt die Abteilung der frei im Wasser schwimmenden Pflanzen; andere Gattungen, so Acorus, Anchomanes, z. T. auch Lasia sind Sumpfpflanzen; andere bewohnen feuchte Ufer (Montrichardia), wieder andere sind Wald- und Schattenpflanzen und entwickeln in humusreichem oder lehmigem Boden ein mehr oder weniger kräftiges Wurzelsystem (Arum, Hydrosme, viele Colocasioideae). Diesen schließen sich diejenigen Formen an, welche zuerst ein primäres

Botanische Jahrbücher, IX, Bd.

¹⁾ Bot. Jahrb. V. Bd., 4884, Heft 2-3; p. 308.

Wurzelsystem entwickeln, das aber bald nicht mehr imstande ist, die Ernährung allein zu besorgen. Das Sympodium dieser Arten treibt dann an seinen unteren Knoten Luftwurzeln, welche, ausgesprochen positiv geotropisch, dem Boden zustreben, dort angelangt sich reichlich verzweigen und die Ernährung übernehmen (Dieffenbachia, Homalomena, Chamaecladon).

Dann folgen die epiphytischen Araceen, die sich am meisten ihrem Standorte angepasst haben. Im » Kampfe um's Licht« haben sie sich auf verschiedene Weise zu behaupten verstanden. Die einen erklimmen die Bäume, umhüllen sie mit ihren Klammer- und Haftwurzeln und senden Luftwurzeln von den Kronen der Bäume des Urwaldes herab in den Boden, wo dieselben sich schnell verzweigen und dem oft hundert Fuß über der Erde befindlichen Assimilationssystem Nahrung zuführen. Oder endlich der Epiphyt verlässt völlig die Erde, tritt gar nicht mehr mit ihr durch Nährorgane in Berührung, sondern sendet seine rasch wuchernden Wurzeln über die rissige und borkige Rinde des Wirtes, und diese Wurzeln saugen - ähnlich den Wurzeln gewisser Orchideen - Feuchtigkeit und die aus dem Staube der Rinde gelösten Nährsalze auf. Diese Mannigfaltigkeit in der Lebensweise macht bei den Araceae das Studium der durch diese verschiedene Anpassung am meisten berührten Organe, der Wurzeln, äußerst interessant. Das Hauptziel dieser Untersuchungen aber war ein anderes. Es galt weniger, die Anpassungen der Wurzeln an die physiologische Aufgabe zu studiren, als vielmehr zu ermitteln, in wie weit die Wurzeln der zu verschiedenen Gruppen gehörigen Araceen anatomische Eigentümlichkeiten besäßen, welche trotz der verschiedenartigsten Lebensweise der Vertreter einer Gruppe im Bau der Wurzeln bestehen blieben.

Die Wurzeln der Araceen haben, abgesehen von einigen auf sie bezüglichen, hier und da eingestreuten Bemerkungen, zuerst eine eingehendere Bearbeitung gefunden von Seiten van Tieghem's 1) in seiner Schrift: »Recherches sur la structure des Aroidées «. In dieser Abhandlung untersucht derselbe etwa 45 Arten und zwar in Bezug auf das System der Araceen, welches von Schott 2) aufgestellt war. Er kommt auf Grund seiner an Blütenstiel, Blatt und Wurzel angestellten anatomischen Untersuchung zu dem richtigen Resultat 3), »que les grandes divisions fondées sur l'anatomie ne coïncident pas avec celles que l'on tire de l'organisation florale «. Als Grund führt er dafür folgenden Satz an: »Le milieu intervient ici d'une manière évidente, pour donner la même structure fondamentale à des plantes dont les fleurs sont construites sur des types différents, pour imprimer au contraire une organisation végétative différente à des végetaux qui ont la même forme florale «.

⁴⁾ Annal. des sc. nat. V. Sér. Bot. Tome VI. 4866.

²⁾ Prodromus systematis Aroidearum, Vindob. 1860.

³⁾ l. c. p. 94.

Der Grund dafür, dass die Unterabteilungen Schott's nicht mit den grandes divisions fondées sur l'anatomie« van Tieghem's übereinstimmen konnten, war hauptsächlich der, dass Schott's System ein künstliches war und sich namentlich auch auf die so außerordentlich wandelbaren Geschlechtsverhältnisse der Blüte gründete; ferner hatte auch van Tieghem seine (4) Untergruppen auf unwesentliche Merkmale (Gefäßbündelverlauf) basirt. Es war daher verfehlt, wenn derselbe ohne weiteres Schlüsse auf den Wert der Anatomie für die Systematik ziehen wollte.

Erst Engler 1) gelang es, ein natürliches System der Araceae aufzustellen, welches auf anatomische Eigentümlichkeiten, auf die Blattnervatur und die Blütenverhältnisse basirt war. Dieses System wurde dann von ihm in späteren Arbeiten 2) teils begründet, teils verbessert. Engler fand, dass die Familie der Araceae ganz vortrefflich dazu geeignet sei, die phylogenetische Entwickelung einer Familie zu zeigen, und er wies nach, wie diejenigen Formen, welche auf Grund der Übereinstimmung in den von ihm hervorgehobenen anatomischen Merkmalen zu einer Gruppe gestellt werden, durch Übergangsglieder mit einander verbunden sind, so dass an ihrer Zusammengehörigkeit nicht geweifelt werden kann. Zu der Ermittelung der für die systematische Begrenzung wichtigen anatomischen Merkmale ist Engler hauptsächlich durch anatomische Untersuchungen an Stamm und Blattstiel, teilweise auch schon an Blattspreite und Wurzel gelangt. Die Anatomie der Blätter wurde dann noch eingehender und in Bezug auf das Engler'sche System untersucht von Dalitzsch 3).

Die vorliegende Arbeit will zu ermitteln versuchen, in wie weit jene histologischen Merkmale, durch welche sich Stengel und Blätter der einzelnen Unterfamilien des Engler'schen Systems unterscheiden, auch in den Wurzeln wiederkehren.

Außer diesen systematischen Merkmalen auch den allgemeinen anatomischen Bau, sowie die durch Standort, Lebensweise u. s. w. bedingten Modificationen in den Wurzelorganen zu berücksichtigen, lag am Wege und versprach manches Neue.

Für die Schilderung des allgemeinen und speziellen anatomischen Baues der Wurzeln kommt einmal die schon erwähnte Arbeit von van Tieghem in Betracht, in welcher derselbe die Wurzeln von ca. 30 Arten beschreibt; freilich weiß man nicht immer, was der Autor unter den von ihm angeführten Namen versteht (so z. B. unter »Lasia ferox« und » Monstera (?) repens«); andere untersuchte Pflanzen, so z. B. die unter dem Namen Anthurium Hookeri gehenden, müssen falsch bestimmt gewesen sein,

⁴⁾ Vergl. Untersuch. üb. d. morphol. Verhältnisse d. *Araceae.* Nov. Act. d. Ksl. Leop.-Carol.-Deutschen Akad. d. Naturf. Bd. XXXIX. Nr. 3 u. 4, 4877.

²⁾ Namentlich: Engler's Bot. Jahrb. Bd. V. Heft 2/3, 4884.

^{3) »}Beiträge zur Kenntnis d. Blattanat, d. Araceen.« Bot, Centralbl. 4886, Bd. XV, p. 453 u. f.

— wie dies auch schon Engler 1) erwähnt — da sie von meinem richtig bestimmten Material in wesentlichen Punkten abweichen. Van Tieghem beschreibt die untersuchten Wurzeln mit großer Sorgfalt, legt aber auf eine Menge unbedeutender Einzelheiten zu großes Gewicht, zählt z. B. die Gefäßstrahlen in den axilen Fibrovasalsträngen und hebt jedesmal hervor, dass Sieb- und Gefäßteile auf dem Querschnitt init einander abwechseln, Dinge, welche vor zwanzig Jahren freilich zur Klärung der anatomischen Kenntnisse beigetragen haben mögen. Immerhin ist, abgesehen von jenen durch die falsche Bestimmung der Pflanzen hervorgerufenen Irrtümern, van Tieghem's Darlegung der anatomischen Verhältnisse in den Wurzeln der Araceae von Wert.

Eine zweite Arbeit, die hier zu erwähnen ist, ist diejenige von Leitgeb?): »Über die Luftwurzeln der Orchideen«, in welcher derselbe anhangsweise die Luftwurzeln von 26 epiphytischen Araceen (der Gattungen Anthurium, Rhodospatha, Monstera, Epipremnum, Rhaphidophora, Homalomena und Philodendron) beschreibt, und zwar betreffen seine Untersuchungen namentlich das Velamen und die äußere Endodermis. Er führt an³), dass bei den von ihm untersuchten Araceenwurzeln die großen und die kleinen Zellen der äußeren Endodermis nicht regelmäßig mit einander abwechseln, hat in einer Tabelle die Zahl der Zellschichten der Wurzelhülle sowie das Vorkommen von secundären Verdickungen zusammengestellt und endlich die Entwicklungsgeschichte des Velamens bei Monstera pertusa, Anth. Olfersianum und cucullatum, Homalomena etc. untersucht, deren Übereinstimmung mit der Entwickelung des Velamens bei den Orchideenwurzeln er hervorhebt.

Eine weitere Erwähnung findet der Bau der Wurzeln der Araceen in der Arbeit von Schwendener⁴): »Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen«. Schwendener verwertet darin teils eigene, teils die früheren Untersuchungen von van Tieghem, Leitgeb und Russow. Schwendener's Beobachtungen sollen im Laufe der Darstellung an den betreffenden Stellen, wo sie hingehören, Erwähnung finden.

Endlich hat auch Engler, wie schon erwähnt, anatomische Untersuchungen über die Wurzeln der Araceen angestellt in seiner Monographie der Familie, und zwar hat derselbe hier und da aus den verschiedenen Unterfamilien Vertreter herausgegriffen und deren Wurzeln darauf hin untersucht, ob sich jene histologischen, systematischen Merkmale des Stengels und Blattstiels in den Geweben der Wurzeln wiederfinden. Er hat 5) so in den Wurzeln von Xanthosoma und Syngonium » Milchsaft-

¹⁾ Suites au Prodromus. Bd. II. Araceae, p. 13.

²⁾ Denkschr. d. Wiener Acad. - Math. naturw. Cl. Bd. 24, 4864. p. 479.

³⁾ l. c. p. 217.

⁴⁾ Sitzungsberichte der kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin St. XLII. S. 903.

⁵⁾ Suites au Prodr. Bd. II, p. 9.

schläuche«, in den Luftwurzeln von Monstera deliciosa Spicularhaare gefunden. Er findet das centrale Bündel mit Ausnahme von Anthurium bei den untersuchten Arten von einer Schutzscheide umgeben. Diese Schutzscheide ist bei Philodendron Selloum gleichmäßig verdickt, bei Xanthosoma und Monstera verdickt und »punctirt«. Engler erwähnt dann der äußeren Endodermis und des Velamens, welches letztere bei Anthurium crassinervium eine typische Tracheidenhülle sei, bei Homalomena, Schismatoglottis und Philodendron aber keine Verdickungen zeige. Er erwähnt die Sklerenchymscheide um die Harzgänge bei Philodendron und beschreibt, dass bei einigen Arten unter der » Epidermis eine 3-4 Lagen mächtige Schicht von prosenchymatischem Sklerenchym« gebildet werde; unter dieser Schicht fände Korkbildung statt, worauf dann die ganze peripherische Schicht abgeworfen werde. Zum Schluss behält sich Prof. Engler eine ausführliche Darlegung dieser Verhältnisse vor, die mein hochverehrter Lehrer dann mir übertragen hat. Die vorliegende Arbeit wurde auf seine Anregung hin im botanischen Garten hiesiger Universität gemacht. Dafür, dass Herr Professor Dr. Exgler mir das wertvolle Material in liberaler Weise zur Verfügung zu stellen die Güte gehabt, sowie für seine freundliche Unterstützung bei dieser Arbeit und die Überlassung seiner schon in Kiel angefertigten Wurzelpräparate zum Vergleich mit den meinigen, erlaube ich mir, demselben auch an dieser Stelle meinen ergebensten Dank zu sagen. Auch Herrn Privatdocenten Dr. Pax bin ich für seine Unterstützung mit Litteratur herzlich dankbar.

Zwar können diese Untersuchungen, welche an 46 Gattungen mit ca. 130 Arten 1) angestellt wurden, noch immer keinen Anspruch auf absolute Vollständigkeit machen, da solche systematisch-anatomischen Untersuchungen erst dann vollgültig sind, wenn mindestens alle Gattungen, wenn auch nicht alle Arten untersucht werden. Aber im Vergleich zu dem Material für manche andere Untersuchungen, welche ein ähnliches Ziel verfolgten, kann dasjenige, welches mir zur Verfügung stand, ein reiches genannt werden. Der Wert desselben wird noch dadurch erhöht, dass dasselbe vom Monographen selbst richtig bestimmt ist, worauf leider bei so vielen Untersuchungen in dieser Richtung nicht genügend geachtet wird. Es können daher die gewonnenen Resultate ziemlich allgemeingültige genannt werden.

Dem Ziel der Arbeit gemäß schien es mir zweckmäßig, mich der Reihenfolge der Gruppen und Gattungen im Engler'schen System bei der Beschreibung der untersuchten Organe anzuschließen, ein Verfahren, welches freilich oft das Streben nach kurzer, knapper Darstellung beeinträchtigt und zu Wiederholungen Anlass giebt.

¹⁾ Artenverzeichnis s. p. 6.

Verzeichnis der untersuchten Arten.

—— Anthurium fissum C. Koch, magnificum Linden, Hookeri Kunth, Scherzerianum Schott, grandifolium Kunth, lucidum Kunth, affine Schott, digitatum Kunth,

Pothoideae: Acorus Calamus L., gramineus Ait.
 Zamioculcas Loddigesii Decne.
 Gonatopus Boivini Engl.

subsignatum Schott, egregium Schott, insculptum Engl., scandens (Aubl.) Engl.,
dominicense Schott, Binoti Linden, Miquelianum C. Koch et Augustin, Augu-
stinum C. Koch et Lauche, Olfersianum Kunth, Wagenerianum C. Koch et
Bouché, Lindenianum C. Koch et Augustin, Andraeanum Linden, Willdenowie
Kunth, Martianum Koch et Kolb, leuconeurum Lem.
—— Pothos scandens L., celatocaulis N. E. Brown.
Culcasia Mannii (Hook. f.) Engl.
11. Monsteroideae: Spathiphyllum blandum Schott, floribundum N. E. Brown, lanceolatum
C. Koch, Ortgiesii Regel, cochlearispathum (Liebm.) Engl., cannaefolium Schott.
Scindapsus argyraea Engl., aurea Hort., picta Hassk., pteropoda Teysman
et Binnd,
- Monstera dimidiata Schott, deliciosa Liebm., pertusa (L.) de Vriese, egregia
Schott, fenestrata Schott, punctata Schott.
—— Epipremnum mirabile Schott.
Rhodospatha heliconifolia Schott, latifolia Poepp.
Stenospermation pompayanense Schott.
Rhaphidophora decurrsiva (Roxb.) Schott.
111. Calloideae: Calla palustris L.
IV. Lasioideae: Lasia spinosa (L.) Thwaites.
Hydrosme Rivieri (Dur.) Engl., Eichleri Engl.
Amorphophallus campanulatus Blume.
Anchomanes dubius Schott.
V. Philodendroideae: Schismatoglottis Lavallei Linden, calyptrata Zoll. et Mor., neo-
guineensis (Linden) Engl.
Homalomena rubescens Miq., coerulescens Jungh., singaporensis Regel, Wallisia
(Mast.) Regel.
Philodendron erubescens C. Koch, Wendlandii Schott, pinnatifidum Kunth,
imperiale Schott, Wallisii Regel, cannaefolium Mart., radiatum Schott, daguense
Linden et André, cordatum Kunth, Simsii Kunth, eximium Schott, fragran-
tissimum Kunth, sagittifolium Liebm., crassinervium Lindl., Imbe Schott,
robustum Schott, bipinnatifidum Schott, speciosum Schott, gloriosum Andre.
Chamaecladon pygmaeum Engl. und var. purpurascens (Schott).
—— Peltandra virginica Raf.
—— Zantedeschia aethiopica (L.) Sprengel, albo-maculata (Hook.) Baill.
Aglaonema simplex Blume, nitidum Kunth, commutatum Schott.

- Dieffenbachia Seguine Schott, Leopoldi Bull., humilis Poepp., Bausei Regel, lanci-

folia Lind. et André, imperialis Lind. et André, macrophylla Poepp.

---- Alocasia odora C. Koch, cuprea C. Koch, Veitchii Schott.

- Steudnera colocasiaefoliae C. Koch, discolor Bull.

VI. Colocasioideae: Ariopsis peltata Graham.
—— Gonatanthus sarmentosus Klotzsch.

- Schizocasia Portei Schott.

Remusatia vivipara Schott.Colocasia Antiquorum Schott.

- - ---- Porphyrospatha Schottiana (Wendl.) Engl.
 - Syngonium peliocladum Schott, podophyllum Schott.

VII. Aroideae: Arum maculatum L., orientale M. Bieb.

- Biarum Bovei Blume, tenuifolium Schott.
- --- Dracunculus vulgaris Schott.
- Arisarum proboscideum Savi.
- Sauromatum venosum Schott.
- Typhonium divaricatum Decne.
- --- Pinellia tuberifera Ten.
- Spathicarpa sagittifolia Schott.

VIII. Pistioideae: Pistia Stratiotes L.

I. Pothoideae.

Die Unterfamilie der Pothoideen umfasst Sumpf- und Waldbewohner sowohl, als auch kletternde und nicht kletternde Epiphyten.

Von der ersten Gruppe der Pothoideen, den Acoreae, standen mir Acorus Calamus und A. gramineus zur Verfügung. Die dünnen Faserwurzeln der ersteren sind infolge ihres Standortes mit schwammiger, lacunenreicher Rinde versehen. Dem grasartigen, japanischen A. gramineus geht dieser schwammige Bau der Wurzeln, eine »unmittelbare Anpassungserscheinung« im Sinne de Barr's 1) ab; er wurzelt in festerem, trockenerem Boden. Die Rinde ist bei beiden Arten von einer mehrschichtigen Epidermis umgeben. Bei Acorus Calamus ist dieselbe an jungen Wurzeln dreischichtig; die Zellen der beiden innern Schichten greifen zickzackartig in einander (auf dem Querschnitt) und sind radial gestreckt; die äußerste Schicht zeigt rundliche Zellen. Bei älteren Wurzeln fehlen die beiden äußeren Schichten der Epidermis, man sieht aber deutlich Reste der abgeworfenen Schichten. Unter der epidermoidalen Schicht liegt ein hyalines Hypoderm. Bei A. gramineus wurde nur dies letztere, ältere Stadium gefunden.

Das polyarche Bündel ist — wie bei sämtlichen Araceenwurzeln bis auf die untersuchten Arten von Monstera und zwei Arten von Philodendron — von typischem, radialem Bau: es wechseln (auf dem Querschnitt) die Gefäßteile mit den Siebteilen ab. Die Gefäßteile zeigen die Gefäße in der Weise angeordnet, dass die kleinsten sich in der Peripherie des axilen Cylinders befinden, während dieselben nach dem Gentrum hin größer werden. Die zwischen den Gefäßteilen liegenden Siebteile bilden kleinere Gruppen. Der ganze axile Strang ist von einer Schutzscheide umgeben, deren Vorhandensein bei sämtlichen untersuchten Wurzeln unserer Familie, um es vorweg zu nehmen, constatirt wurde.

Der Verdickung der Scheiden-

¹⁾ Anat. d. Veget. Org. 1877, p. 26.

zellen, wie sie nach Russow¹) bei Acorus vorkommen soll, habe ich nicht gesehen, ebensowenig wie Schwendener²). In einzelnen Rindenzellen von A. Calamus ist jenes gelbliche Öl vorhanden, welches der ganzen Pflanze den charakteristischen Geruch verleiht. — Von der zweiten Gruppe der Pothoideen, den Zamioculcaseae, untersuchte ich Vertreter der beiden hierher gehörigen Gattungen, nämlich Gonatopus Boivini und Zamioculcas Loddigesii. Bemerkenswert an den untersuchten Wurzeln war das Vorhandensein einer doppelten Epidermis bei der ersteren, einer vierschichtigen, hypodermartigen bei Zamioculcas. (Wenn ich mich dabei der Kürze wegen des Ausdrucks Epidermis bediene, so möchte ich an dieser Stelle ausdrücklich betonen, dass ich nicht jedesmal untersucht habe, ob diese Schichten dem Dermatogen entstammten, dass es mir aber wahrscheinlich schien). Bei Gonatopus weist die Rinde Rhaphidenschläuche auf.

Die dritte Untergruppe, die Anthurieae, nur die Gattung Anthurium umfassend, ist sehr zahlreich in den hiesigen Gewächshäusern vertreten. Es sind weniger kletternde Pflanzen, meist Epiphyten mit kurzem, stammartigem Sympodium, dessen unterer Teil langsam abstirbt. Die primären Wurzeln gehen bald zu Grunde, und Luftwurzeln besorgen die Ernährung. Die Luftwurzeln entstehen bei allen untersuchten in Betracht kommenden Araceen an den Knoten des Sympodiums (die bei Anthurium meist zusammengedrängt sind), etwas unterhalb derselben, und sind ziemlich gleich hoch mit dem Blatte des Knotens inserirt. Sie brechen bei Anthurium meist horizontal, seltener nach oben oder unten geneigt hervor, sind rund (Dorsiventralität, wie sie bei Orchideenluftwurzeln vorkommt 3), habe ich nicht bei den Araceen gefunden), an der äußersten Spitze gelb oder grün, schleimig, weiter aufwärts meist rötlich, dann grünlich-weiß bis rein weiß.

Diese Luftwurzeln dienen nicht nur zur Ernährung, sie besitzen auch noch die Fähigkeit zu assimiliren: Die Rindenzellen enthalten unter dem durchsichtigen Velamen Chlorophyll. Diese Assimilationsfähigkeit der oberirdischen Luftwurzelteile ist bei den Araceen von meist nur untergeordneter Bedeutung.

Eine ein- bismehrschichtige "Tracheidenhülle", innen von einer "äußeren Endodermis" begrenzt, umgiebt sie bei allen. Doch ist dies Velamen radicum der Anthurieae, wie überhaupt der Araceae, bei weitem nicht so typisch im Sinne Schleiben's 4), wie bei den epiphytischen Orchideen. Nur bei wenigen (Anthurium egregium [Fig. 4], acaule, crassinervium, affine, Wagenerianum, grandifolium, Willdenowii) ist es "eine silberweiße, pergamentartige Haut" von beträchtlicher Dicke und mit secundären Faserverdickungen

¹⁾ Betrachtungen über die Leitbündel und Grundgewebe, Dorpat 1875.

² Wie aus der Tabelle l. c. p. 29 hervorgeht.

³⁾ E. v. Janczewsky: Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées. Ann. d. sc. nat. 7. Sér. T. II. p. 55-80.

^{4) »} Grundzüge der Botanik «. 3. Aufl. 1. p. 284.

ihrer Zellwände versehen. Ziemlich stark (3-6 schichtig) ist sie noch bei 1. Binoti, Olfersianum, coriaceum, Hookeri, lucidum, Martianum, leuconeurum, besitzt aber hier keine Spiralfaserverdickungen, wie die vorigen Arten. Die weitaus größte Zahl der Arten (und ihnen schließen sich alle Monsteroideae, fast alle Philodendroideae, die in Betracht kommen, sowie Lasia an) besitzt jedoch nur eine 4-, selten 2 schichtige Wurzelhulle (A. fissum, Miquelianum, magnificum, dominicense, Scherzerianum, digitatum, subsignatum, insculptum, Galeottianum, Augustinum, Andraeanum), die ich mit LEITGER 1) als solche deshalb anspreche, weil sie durch eine Endodermis vom Rindenparenchym getrennt ist. Entwickelungsgeschichtlich sind, wie wir sehen werden, das typische Velamen radicum Schleiden's und diese dünnwandige Wurzelhülle Leitgeb's desselben Ursprungs. Jedoch ist das Velamen von ungleich größerer physiologischer Bedeutung für die Lustwurzeln, die es besitzen, als die einschichtige Wurzelhülle der letztgenannten Anthurium-Arten und überhaupt der meisten epiphytischen Araceen. Die typische, secundär verdickte Tracheidenhülle zeigt eine begierig Wasser aufsaugende Thätigkeit, wie Leitgeb und andere nachwiesen. Diese Hülle umkleidet alle oberirdischen Wurzelteile der genannten Anthurium-Arten solange, bis die Wurzel abstirbt; sie ist also eine Art Wasserreservoir der Wurzel, wohl auch ein Reservoir gelöster, anorganischer Nährstoffe. Dieselbe Funktion mag sie auch noch bei jenen Anthurium-Arten (und Homalomena) verrichten, welche zwar ein zartwandiges, aber doch aus mehr als 2-3 Schichten bestehendes Velamen haben. Anders jedoch verhält es sich mit der 1-2 schichtigen Wurzelhülle der zuletzt genannten Anthurium-Arten und überhaupt der meisten in Betracht kommenden Araceen: Sie trocknet und schrumpft zusammen, wenn sie abgestorben, und wird abgeworfen.

Die Zellen des typischen Velamen radicum sind bekanntlich durchlöchert. In Wasser gelegt wird dasselbe durchsichtig, wobei dann die grüne Rinde durchschimmert. Oft ist das Velamen aber schon durch eingewanderte Algen grün gefärbt; so fand ich darin bei Anthurium crassinervium und Wagenerianum in größer Zahl Euglena viridis.

Die Größe der Zellen der Wurzelhülle ist in allen ihren Schichten dieselbe, ebenso, wo vorhanden, die secundäre Spiralfaserverdickung ihrer Wände. Es ist bei den epiphytischen Araceen unmöglich, aus der Art der Verdickung der Velamenzellen, wie nach Leitgeb bei den epiphytischen Orchideen, die Species zu erkennen. Meist sind die Wände glatt und zart. Auch nicht einmal die äußerste Schicht der Hülle ist, wie bei den in Betracht kommenden Orchideen, vielfach abweichend in Gestalt, Größe und Verdickung (welches Factum Oudemans zu der Ansicht führte, dass diese Zellschicht bei den Orchideenwurzeln die eigentliche Epidermis sei, während die übrigen Velumschichten aus der Rinde entstünden); nur ist sie, wie diese

¹⁾ l. c. p. 182,

in dem Stadium der eben vollendeten Längsstreckung in Wurzelhaare verlängert. Die Wurzelhaare sind nie secundär verdickt, wie bei vielen Orchideen, sie sind meist einfach, selten gabelig verzweigt (Anth., Dieffenbachia). Die Wurzelhülle der meisten epiphytischen Araceae ist also viel einfacher gebaut wie bei den epiphytischen Orchideen, ein Factum, das sich auch bei dem Vergleich des Rindenparenchyms der Luftwurzeln beider Familien wiederholt.

Die Entwickelungsgeschichte der Wurzelhülle ist, wie Leitgeb fand. bei Orchideen und Araceen dieselbe; er untersuchte 1) dieselbe bei Anthurium Olfersianum Kunth und A. cucullatum C. Koch; von anderen epiphytischen Araceae noch bei Monstera crassifolia Schott (syn. Monstera pertusa de Vriese) und Homalomena coerulescens Jungh. Ich untersuchte die Entwickelungsgeschichte der Hülle und der äußeren Endodermis bei Anthurium spec. (Fig. 3), A. Wagenerianum, A. crassinervium und egregium und fand, dass die mehrschichtige Wurzelhülle derselben sich durch tangentiale Teilung aus der Epidermis, der Hautschicht des Urmeristems entwickelt. Darunter zieht sich, auch schon im Urmeristem des Vegetationspunktes beginnend, die äußere Endodermis hin. Die Wurzelhaube ist hier im Vergleich zu Monstera und Philodendron gering ausgebildet; sie erstreckt sich nur wenig aufwärts hinter dem Vegetationspunkt. Wo sie aufhört, beginnt die secundäre Spiralfaserverdickung der Hülle (Fig. 3, b), deren Zellen jetzt schon abgestorben und inhaltslos sind. Bei der Mehrzahl der Anthurium-Arten ist, wie schon erwähnt, die Hülle einschichtig; hier treten eben keine tangentialen Teilungen in der Hautschicht auf. Wie schon bemerkt, ist hier die Hulle entschieden reducirt und funktionslos, da sie bald hinter dem Vegetationspunkt abstirbt, vertrocknet und der äußeren Endodermis den Schutz der Wurzel überlässt.

Diese Ȋußere Endodermis«—im Gegensatz zu der Schutzscheide, welche das centrale Bündel umgiebt und als » innere Endodermis« oder » Kernscheide« bezeichnet wird — besteht bei den Luftwurzeln der Orchideen aus kleinen, mit körnigem Inhalte erfüllten Zellen und aus tangential gestreckten, wässrig erfüllten Zellen, welche auf Längs- und Tangentialschnitten regelmäßig mit einander abwechseln. Dies ist nicht so regelmäßig der Fall bei den Anthurieae und vielen anderen hierher gehörigen Araceen (ziemlich regelmäßig dagegen bei Philodendron). Hier folgen sich mehrere gestreckte Zellen, ohne solche kurze Zellen zwischen sich zu haben. Dies ist auf Längsschnitten mehr oder weniger deutlich sichtbar. Jene kurzen Zellen haben bekanntlich die Funktion, den Durchgang von Wasser und Gasen auf dem Wege der Diosmose zu gestatten, während die gestreckten Zellen verkorkt, impermeabel sind und die eigentlichen Scheidenzellen repräsentiren. Bei den Anthurieae haben wir also im allgemeinen ein reducirtes

¹⁾ l. c. p. 218.

Velamen radicum und Hand in Hand damit eine weniger typische äußere Endodermis.

Eine gleichmäßige Verdickung, wenigstens der Scheidenzellen, wie bei vielen Orchideen, kommt bei den untersuchten Arten nicht vor, nur eine entweder körnig aussehende, gelblichbraune Verdickung der tangentialen Außenwand sämtlicher Zellen der Endodermis wurde constatirt bei A. Hookeri, egregium (Fig. 1, a), affine, scandens, Binoti, Wagenerianum und spec. (Fig. 3, a); oder eine homogene, schwache Verdickung der tangentialen Außenwand bei A. Scherzerianum, grandifolium, lucidum, digitatum, dominicense.

VAN TIEGHEM hat jene körnige Verdickung bei Anthurium crassinervium und Hookeri gesehen und sagt bei Gelegenheit der Beschreibung der Wurzel der ersteren folgendes 1): »Ce voile... repose sur l'assise de cellules incolores et radiales à laquelle nous avons reconnu les propriétés d'une couche subéreuse et qui la sépare du parenchyme cortical. La ligne brisée, suivant laquelle se fait le contact des cellules spiralées et de la couche externe, présente le caractère que nous lui avons toujours trouvé, d'être sombre et comme encroutée d'une substance granuleuse brune, sécrétée par les cellules subéreuses; cette bande brune empêche qu'on ne distingue nettement la ligne de séparation des deux assises cellulaires«. Er geht dann auf die gleiche Erscheinung bei Anth. Hookeri über, das aber entschieden falsch bestimmt gewesen sein muss, sodass ich auf den von ihm aufgestellten Unterschied nicht einzugehen brauche. Er behauptet nämlich, dass A. Hookeri auch » un voile formé de quatre rangées de cellules spiralées « besäße, was aber mit meinen Untersuchungen an richtig bestimmtem Material nicht übereinstimmt. Auch Leitgeb2) hat solche Spiralfaserverdickungen bei Anthurium Hookeri Kunth (syn. A. Huegelii Schott) nicht bemerkt; sie sind eben nicht vorhanden.

Van Tiegiem sagt jedenfalls, dass diese »substance granuleuse brunc« von der äußeren Endodermis und zwar von den Durchlasszellen secernirtes Protoplasma sei, hat aber keinerlei chemische Untersuchungen angegeben. Ich habe Schnitte der Wurzel von A. Hookeri macerirt, ohne dass jene körnige Substanz sich auflöste, was sie thun müsste, wenn sie Protoplasma wäre. Ich machte ferner die sehr empfindliche Plasmareaktion³) mit Zuckerlösung und concentrirter Schwefelsäure. Die granulöse Substanz färbte sich dabei grünlich-gelb, ähnlich wie das verdickte Mark, während sich der Inhalt der Durchlasszellen der äußeren Endodermis sowie die Protoplasmakörper der Parenchymzellen schön rosenrot färbten. Während so nachgewiesen wurde, dass man es hier nicht mit Plasma zu thun habe, lag

¹⁾ l. c. p. 166.

²⁾ l. c. p. 248.

³⁾ Behrens, Hülfsbuch z. Ausführung mikrosk. Untersuch. im bot. Labor. 1883, p. 336.

es nahe anzunehmen, dass diese Schicht ebenso verkorkte Gellulose sei, wie die übrigen Membranen der äußeren Endodermis. Längeres Kochen in Kaliumhydroxyd trieb eine Unmenge kugeliger Suberintropfen heraus, die zum geringeren Teile ja auch aus den nicht verdickten Wänden der Endodermis herstammen konnten, zum größten Teil aber wohl aus jener Verdickungsschicht hervorgequollen waren. Ich versuchte dann noch die Behandlung 1) mit dem Schultze'schen Macerationsgemisch in kaltem Zustande, darauf Behandlung mit Kalilauge und erhielt die für verkorkte Membranen charakteristische ockergelbe Farbe. Auf Grund dieser Reaktionen glaube ich wohl annehmen zu dürfen, dass jene Verdickungsschicht eine verkorkte, verdickte Membran ist, nicht etwa ein Protoplasmabelag. Die körnige, granulöse Struktur derselben ist aber jedenfalls merkwürdig; sie tritt beim Kochen in Wasser sowie bei Behandlung mit Eau de Javelle deutlich hervor.

Leitgeb hält sie übrigens auch für eine Verdickungsschicht; er geht aber nur bei der tabellarischen Aufzählung der von ihm untersuchten Araceenluftwurzeln und Beschreibung der Beschaffenheit ihrer epidermoidalen Schicht auf dieselbe ein mit den Worten: A. Huegelii: » Die der Endodermis anliegenden Wände schwach verdickt und mit Poren besetzt«.

Diese Verdickung beginnt gleichzeitig mit der Spiralfaserverdickung der Tracheidenhülle bei den Arten, welche solche aufweisen, immer dicht hinter dem Vegetationspunkt der Wurzel (Fig. 3). Das weitere Schicksal des Velamens und der äußeren Endodermis im Alter und beim Eindringen der Wurzel in den Erdboden wollen wir später verfolgen.

Die Rinde der untersuchten Anthurium-Arten zeigt rundliche Zellen mit kleinen, dreieckigen Intercellularräumen. In der Mitte der Rinde ist die Größe der Zellen am stärksten; sie nimmt nach dem Gentrum und der Peripherie zu ab, ein Verhältnis, das sich bei den meisten Wurzeln der Araceen wiederholt.

In oberirdischen Wurzelteilen zeigen die Zellen des Rindenparenchyms stets Chlorophyll, dessen Menge gegen das axile Fibrovasalbündel hin abnimmt.

Wohl keinem Anthurium fehlen Einlagerungen von Krystallbildungen in der Rinde. Rhaphiden treten in Rindenzellen oder in Schläuchen auf, in deren farblosem Schleime sie eingebettet sind; die Schläuche besitzen einen etwas größeren Quer- und einen beträchtlich größeren Längsdurchmesser als die umgebenden Rindenzellen. Die Rhaphidenschläuche sind entweder gleichmäßig verteilt auf dem Querschnitt (A. Miquelianum), oder sie sind in einem Kreise in dem Rindengewebe angeordnet (A. Hookeri). In Wurzelanlagen und -spitzen (Fig. 3), wo überhaupt infolge der lebhaften Stoffzufuhr die Krystallbildungen, sei es in Form von Rhaphiden oder Drusen, massenhaft angehäuft sind, finden sich die Rhaphiden — und das gilt von

¹⁾ Poulsen, Bot. Mikrochemie, 1881, p. 32.

den meisten Rhaphiden führenden Araceen — in Zellen von der bekannten Spindelform. Außer den Rhaphiden herrschen bei den Anthurieae Krystalldrusen vor, selten sind Einzelkrystalle vorhanden, noch seltener beide nebeneinander, wie bei Anthurium fissum. Die Krystalldrusen sind, wie auch in Blatt und Stengel, in kleineren Zellen als diejenigen des Rindenparenchyms vorhanden, und diese Drusenzellen, in welchen die morgensternähnlichen Krystalldrusen durch Zellstoffbalken befestigt sind, liegen entweder einzeln in der Rinde, oder sind in Reihen, in »Krystallfasern«, wie sie Hartig nennt, angeordnet, welche meistens »die unmittelbare Nachbarschaft von mechanischen Zellen oder Strängen aufsuchen«¹). Sie umgeben gewöhnlich die innere Endodermis in einem fast geschlossenen Kreise, sind aber auch durch die Rinde zerstreut und dann wieder unter der epidermoidalen Schicht zahlreicher vorhanden.

In der Rinde finden sich bei allen Anthurium-Arten Gerbstoffzellen in größerer (namentlich in den Spitzen junger Wurzeln) oder geringerer Zahl; niemals aber bilden sie zusammenhängende Reihen. Die Rindenzellen der Wurzelspitze dicht hinter dem Vegetationspunkt sind vielfach mit rotem Safte erfüllt, woher dann die erwähnte rote Färbung der Wurzelspitze herrührt.

Der centrale Fibrovasalcylinder ist von typischem Bau und zeigt stets eine Schutzscheide, welche auf Tangentialschnitten gewellte Wände²), auf Querschnitten die Caspary'schen Punkte zeigt. Die Schutzscheide der Anthurieae besteht aus tafelförmigen Zellen, deren Radiärwände allein verkorkt sind. Engler ist diese innere Endodermis entgangen³), was sehr leicht möglich ist, da dieselbe ohne Zusatz gewisser Reagentien nicht ins Auge fällt. Erst Erwärmung des Schnittes in Kalihydrat lässt namentlich die Caspary'schen Punkte deutlich hervortreten. Concentrirte Schwefelsäure löst die Tangentialwände wie das ganze Rindenparenchym auf; die Radialwände der inneren, alle Zellwände der äußeren Endodermis sowie des Velamens jedoch bleiben, da sie verkorkt sind, ungelöst und fallen nun deutlich ins Auge.

Was das Zwischengewebe des centralen Cylinders betrifft, so wurde bei den untersuchten Arten in demselben niemals Chlorophyll gefunden, wie dies nach Leitgeb bei vielen Orchideen vorkommt. Immer auch ist das Grundgewebe des centralen Cylinders lückenlos, weist keine Intercellularräume auf. — Während dies der allgemeine Bau der jugendlichen Wurzeln bei den Anthurieae ist, ergeben sich mit zunehmendem Alter, mit dem Eindringen in den Boden gewisse Veränderungen. Wie schon erwähnt, sind

⁴⁾ HABERLANDT, Physiol. Pflanzen-Anatomie. 4884. p. 338.

²⁾ DE BARY l. c. Abbildung p. 430.

³⁾ Suites au Prodromus p. 43.

die Anthurieae meist kriechende, weniger kletternde Epiphyten. Schimper 1) verteilt die von ihm untersuchten, westindischen Anthurieae bezüglich ihrer Lebensweise in drei Gruppen, einmal in solche, welche »ihre Nährstoffe nur aus den Überzügen der Borke, an welcher sie befestigt sind, entnehmen« (Anthurium dominicense, cordifolium, lanceolatum, violaceum). Andere sind von ihrer Unterlage nicht so abhängig, höchstens in ihrer Jugend: dieselben senden Luftwurzeln in den Boden und gleichen nun völlig Bodenpflanzen in ihrer Lebensweise (A. palmatum, A. spec, von Trinidad). Die dritte Gruppe endlich ist dadurch ausgezeichnet, dass ihre Wurzeln ein mächtiges, weit vorspringendes Geflecht schwammiger Struktur bilden, in welchem sich Feuchtigkeit und Humus in großer Menge aufspeichern (A. Huegelii Schott). In unsern Gewächshäusern waren diese Unterschiede bei weitem nicht so hervortretend, wie es Schimper von den in ihrer Heimat und unter natürlichen Bedingungen lebenden Anthurium-Arten beschreibt. Von einem Unterschied zwischen Haft- und Nährwurzeln z. B. bei A. Hookeri Kunth (= A. Huegelii Schott) war nichts zu bemerken 2. Die verhältnismäßig starken Exemplare zeigten zwar auch ihren kurzen Stamm bedeckt mit vielen grünen Luftwurzeln, aber diese waren meist nur 5-40 cm lang. federkieldick und bildeten keineswegs »ein mächtiges, weit hervorragendes Geflecht schwammiger Struktur« wie in ihrer Heimat. Dort sind sie nach Schimper »oft an den tauartigen Luftwurzeln von Clusia oder den bandförmigen Stämmen der Bauhinien« befestigt und ihre riesige Blattrosette trägt »einen mächtigen Haufen von mehr oder weniger zersetzten, nach unten in Humus übergehenden pflanzlichen Fragmenten«. Hier sind sie sorglich in Töpfe mit reichlicher Nahrung gepflanzt und haben sich dieser Lebensweise insofern angepasst, als sie gar nicht daran denken, Haftwurzeln zu bilden, sondern nur dann und wann eine Luftwurzel in den Boden treiben; sie sind hier also sämtlich Bodenpflanzen geworden. Die natürlichen Lebensbedingungen können diesen Pflanzen im Gewächshause eben nicht ersetzt werden. Wirklich differente Nähr- und Haftwurzeln sah ich in den Treibhäusern bei den Araceen nur bei Monstera deliciosa und einigen Philodendron-Arten, worauf ich weiter unten zu sprechen kommen will. Bei den Anthurieae entspringen die Wurzeln, wie bereits bemerkt, meist horizontal an den Sympodialknoten, in größerer oder geringerer Anzahl. Sie haben einen stark positiven Hydrotropismus, welcher den Einfluss der Schwere wesentlich vermindert. Vor allem sucht die Luftwurzel Feuchtigkeit auf. Wo im hiesigen Aquarium oder in den Gewächshäusern die Wassertropfen an den Wänden, Pfosten und Blättern herabzurinnen pflegen, wenn der Gärtner mit einer Spritze den Gewächsen den Regen zu ersetzen

⁴⁾ Ȇber Bau und Lebensweise der Epiphyten West-Indiens.« Bot. Centralbl. Bd. XVII. 4884. Nr. 6-42.

²⁾ Anm. Es ist freilich noch fraglich, ob Schimper's Huegelii die richtige Pflanze von Schott war, welche mit Anth. Hookeri synonym ist!

sucht, dahin richten sich alle Wurzeln unserer Epiphyten. Bei den Exemplaren von Anthurium egregium und Wagenerianum krochen die grünlichweißen Luftwurzeln horizontal über dem Boden dahin, verzweigten sich reichlich in der Luft und bildeten neben den wenigen Blättern ein wahrscheinlich in Betracht kommendes Assimilationssystem. Je reichlicher sich die Wurzeln entwickelten und verzweigten, desto mehr blieb die Blattbildung zurück.

Bei den übrigen Arten (und das gilt auch von vielen andern Epiphyten unter den Araceen) erreichen die Luftwurzeln in mehr oder minder schnellem Wachstum den Boden und beginnen sich dort reichlich zu verzweigen, während sie bis dahin meist gar nicht oder nur schwach verzweigt sind. Die Assimilationsfähigkeit dieser Luftwurzelteile, das Factum, dass sich dieselben nicht eher verzweigen, als bis sie in den Boden eindringen; dass sie, dort angelangt, reichlich Äste bilden, möchte mich dazu veranlassen, diese oberirdischen Teile in physiologischer Beziehung nicht als den Erdwurzeln gleichwertige Organe aufzufassen, sondern — in Übereinstimmung mit einer mündlichen Äußerung Prof. Engler's - nur als Wurzelträger. Der Wurzelträger dringt also in den Boden und bewurzelt sich hier; er wirft früher oder später die Hülle ab (das geschieht wenigstens bei den Arten, bei welchen das Velamen nur einschichtig ist) (Fig. 2), sodass die Endodermis die Funktion einer Epidermis übernimmt. Jetzt, da der Wurzelträger gegen mechanische äußere Einflüsse einen größeren Widerstand zu leisten imstande sein muss, als vorher, beginnt die Sklerose gewisser Teile: Es verdickt sich zuerst das Zwischengewebe und zwar der centrale Teil desselben. Gleichzeitig beginnen sich gewisse Teile der inneren Endodermis zu verdicken und zwar immer diejenigen, welche (auf dem Querschnitt) vor den Siebteilen des centralen Cylinders liegen.

Bei Anthurium fissum wie bei den meisten andern Arten werden auch die Partien des innersten Rindenparenchyms vor den Siebteilen sklerotisch, während die Rindenzellen vor den Gefäßteilen unverdickt bleiben. Dann strahlen also die verdickten Gruppen weit in die Rinde hinein, jede von ihnen eine Scheide um die eingeschlossenen Siebteile bildend. Vor dem Gefäßteil aber zieht nur jene unverdickte, radial verkorkte innere Schutzscheide dahin, welche so einen leichten Stoffaustausch zwischen Rinde und Gefässen ermöglicht; denn diese Schutzscheide bildet mit ihren verkorkten Radialwänden und ihren unverkorkten Tangentialwänden »bloß ein hohleylindrisches Netzwerk, durch dessen langgezogene Maschen die Flüssigkeit ganz ungeheimmt hindurchtritt«¹).

Diesen eigentümlichen Bau hat auch schon Schwendener?) beschrieben. Er sagt: »Hier (bei *Anthurium*) ist das Leptom vollständig von dickwandi-

¹⁾ HABERLANDT, I. c. p. 245.

²⁾ l. c. p. 35.

gen, ziemlich gleichartigen Zellen umschlossen, welche histologisch zum Teil der Schutzscheide, andrenteils der Rinde und dem Centralstrang angehören, aber in verdicktem Zustande nicht mehr zu unterscheiden sind.« Im übrigen sei auf die guten Abbildungen Schwendener's verwiesen (Tfl. II, Fig. 38; Tfl. III, Fig. 44).

Die Verholzung jener Teile geht dann weiter vor sich, die von ihr betroffenen Zellen werden englumig und zeigen Tüpfelkanäle.

Der Wurzelträger unterscheidet sich von seiner Wurzel außer durch seinen Chlorophyllgehalt durch einen geringeren Durchmesser: Das secundäre Dickenwachstum der Wurzel ist ergiebiger als das des Trägers. Bei einem im Juli frisch aus Brasilien gekommenen Exemplar von A. Olfersianum glichen die Wurzeln kleinen weißen Knöllchen (sie waren ca. 2 cm lang), während die grünen Wurzelträger höchstens den halben Durchmesser jener zeigten. —

An die äußerst interessante Gruppe der Anthurieae schließt sich nach dem Engler'schen System diejenige der Pothoëae an. Die beiden untersuchten Arten klettern und sind klein und zierlich; namentlich zart ist Pothos scandens, kräftiger P. celatocaulis. Die Luftwurzeln beider, Nährund Haftwurzeln zugleich, besitzen eine Epidermis, welche bei P. celatocaulis durch ein Hypoderm verstärkt wird (Fig. 4). Sobald die Wurzeln der letzteren das Substrat erreichen (es war dies die getünchte Wand), entwickeln sie starke Haare, und es beginnt eine wenn auch nur schwache und nicht allseitige Sklerose des Grundgewebes des axilen Cylinders (Fig. 4). Eine weitere Festigkeit wird der Wurzel durch eine Sklerenchymscheide getüpfelter Zellen verliehen, welche in einiger Entfernung von der Endodermis dahinläuft. Wir werden dieselbe bei der folgenden Unterfamilie der Monsteroideae als ein häufiger vorhandenes Merkmal wiederfinden. Nach Russow soll hier D Verdickung der Scheidenzellen (wie bei Acorus) im Alter eintreten; ich habe dieselbe nicht gesehen, obgleich sie hier wohl eher als bei Acorus eintreten könnte.

Die letzte Gruppe der *Pothoideae* ist die der *Culcasieae*. Von dieser standen mir Nährwurzeln von *Culcasia Mannii* (Hook. f.) Engl. zur Verfügung. Eine äußere Endodermis, darüber ein vertrocknetes Velum, darunter zwei verdickte Zellreihen bildeten die epidermoidale Schicht. Die Rinde weist viereckige Intercellularen und verdickte Zellgruppen auf, deren Zellen von geringerem Umfange sind als die Parenchymzellen. Diese verdickten Zellgruppen und die Sklerenchymschichten unter der Endodermis werden wir wiederum bei vielen *Monsteroideen* wiederfinden.

⁴⁾ Die Zugehörigkeit dieser Pflanze zu der Gattung *Culcasia* und damit zu den *Pothoideae* (sie wurde bisher als *Aglaonema* beschrieben) ist erst kürzlich von Engler (Gartenflora, herausgeg. v. Wittmack, 4887 S. 84) erkannt worden. Damit stimmt auch die Anatomie der Wurzel überein!

Vergleichen wir die gewonnenen anatomischen Merkmale mit denen, welche sich bei unserer Unterfamilie in Stengel, Blattstiel und Blatt finden, so bestätigt auch der Bau der Wurzel, dass die Pothoideae den übrigen Gruppen gegenüber durch das negative Merkmal des Fehlens sowohl von Spicularhaaren als auch von Secretschläuchen (Milchsaftschläuchen in geraden Reihen sowohl wie anastomosirenden Milchsaftschläuchen) gekennzeichnet sind.

II. Monsteroideae.

Die Unterfamilie der Monsteroideen besteht zum größten Teile aus kletternden Pflanzen, welche sämtlich Luftwurzeln besitzen. Die erste Gruppe derselben ist die der Spathiphylleae. Die Wurzeln der sechs untersuchten Arten von Spathiphyllum zeichnen sich durch eine wenig typische Endodermis, durch den Mangel an Spicularzellen und durch die äußerst regelmäßige, concentrisch-strahlige Anordnung des inneren Rindenparenchyms aus. Eine einschichtige, unverdickte, glattwandige Wurzelhülle, meist in Haare auswachsend, umgiebt die Endodermis und wird im Alter abgeworfen, während die Endodermis einem Korkgewebe Platz macht. Die Verholzung, die hier bei weitem nicht so stark ist, wie bei Anthurium und den folgenden Monstereae, beginnt im centralen Mark, erstreckt sich dann auch auf die 3—6 innersten Rindenschichten, wobei gewöhnlich die Verdickung stärker vor den Siebteilen, schwächer vor den Gefäßteilen stattfindet, und auch auf die äußersten 2—4 Rindenschichten.

Die Erwartung, bei allen Monsteroideae jene »Intercellularhaare«, die den Achsen- und Blattorganen dieser Pflanzen eigentümlich sind, auch in der Wurzel wiederzufinden, wurde bei der zweiten Gruppe der Monsteroideae. den Monstereae nicht so gänzlich getäuscht, wie bei den Spathiphylleen. Ich fand dieselben allerdings auch hier bei nur wenigen Arten, nämlich bei Monstera deliciosa, Rhaphidophora decursiva und Scindapsus pteropoda. Das Alter hat auf das Vorkommen von Intercellularhaaren keinen Einfluss, wenigstens nicht bei Monstera deliciosa, denn ich fand dieselben schon in Wurzeln, welche kaum 40 cm lang waren. Auch nicht nur in oberirdischen Teilen allein, wie ich wohl anfangs anzunehmen geneigt war, sind die Spicularzellen vorhanden, ich fand dieselben sowohl in den Wurzelträgern als auch in den Wurzeln von Monstera deliciosa, ebenso in den Wurzeln von Rhaphidophora decursiva und Scindapsus pteropoda. Van Tieghem 1) will Spicularzellen übrigens in Wurzeln von Rhaphidophora pertusa Schott und Scindapsus picta gefunden haben; erstere stand mir nicht zur Verfügung, in den Wurzeln der letzteren habe ich sie jedoch nicht gefunden.

Dass die Spicularzellen nicht in den Wurzeln aller Monsteroideae gefunden wurden, ist auch unwesentlich; handelt es sich doch bloß darum, nach-

¹⁾ l. c. p. 453.

zuweisen, dass einerseits diese merkwürdigen Gebilde auch hin und wieder in den Wurzeln der Unterfamilie vorkommen, und dass sie anderseits in keiner anderen Unterfamilie existiren. Ebenso wenig wie in allen Wurzeln der Monsteroideen kommen diese Gebilde in allen Stengeln, Blattstielen und Blättern dieser Unterfamilie vor; bei allen aber sind sie in irgend einem Teile der Pflanze vorhanden, und das genügt völlig, um das Vorhandensein dieser Gebilde als ein systematisches Merkmal unserer Unterfamilie anzusehen. Wenn wir freilich weiter fragen, weshalb diese Intercellularhaare bald hier nur in den Blattstielen, bald dort nur in den Stengeln u. s. w. vorkommen, so können wir uns diese Thatsache nicht erklären. - Zu der zweiten Gruppe, den Monstereae, gehören zahlreiche Gattungen. Die Gattung Scindapsus, von welcher vier Arten untersucht wurden, zeigt in ihren Wurzeln ganz ähnliche Verhältnisse, wie die Spathiphylleae, dieselbe schwache Hülle, eine äußere Endodermis, deren kleine und große Zellen durchaus nicht regelmäßig abwechseln; wiederum finden wir an den Scindapsus-Wurzeln im Alter und im Boden die Hülle abgeworfen und die Endodermis durch Kork ersetzt. Die Verdickung geht hier auch vom centralen Mark aus, ergreift aber nicht die innersten Rindenschichten; nur bei Scindapsus aurea wurde die innere Schutzscheide von einem nicht ganz zusammenhängenden Ringe starker, punktirter Sklerenchymzellen umgeben. Bei Scindapsus picta verleihen einzelne verdickte und getüpfelte, prosenchymatische Zellen, die in langen Reihen angeordnet sind (und mit Anilinfuchsin schön hervortreten), dem anhaftenden Wurzelorgan eine höhere Festigkeit. Wie schon erwähnt, wurden nur bei Scindapsus pteropoda Spicularhaare gefunden von der bekannten einfach gestreckten oder I bis H Form; ihre Entstehung in den Intercellularräumen zwischen den Querwänden zweier Parenchymzellen war überall deutlich sichtbar.

Die Gattung Monstera ist durch eine ihrer Arten allgemein bekannt, nämlich durch die selbst in dunkleren Zimmern gut fortkommende Monstera deliciosa — fälschlich Philodendron pertusum! — mit dicken Luftwurzeln und durchlöcherten und gespaltenen mächtigen Blättern. Sie besitzt ein starkes Sympodium, das von unten her abstirbt und Haft- und Nährwurzeln bildet. Ein sehr schönes Exemplar von Monstera deliciosa befindet sich in einem hiesigen Gewächshause. Der Stamm reicht vom Boden des gemauerten Erdbehälters hinauf bis dicht unter die Decke unseres höchsten Gewächshauses, ist aber unten zu zwei Dritteilen gänzlich faul und morsch; der allein noch kräftig vegetirende und mächtige Blätter bildende Teil befindet sich dicht unter dem Dach des hohen Hauses, ist etwa 5 m lang, armdick und treibt horizontal nach beiden Seiten kurze Haftwurzeln, die ihn an der nackten Mauer befestigen. Etwa sechs 4 cm Durchmesser haltende Luftwurzeln, riesige Wurzelträger, von denen sich nur einer einmal verzweigt hatte, steigen von der Decke herab in den Boden, um aus diesem dem hoch oben befindlichen Assimilationssystem Nährstoffe emporzusenden.

Wir haben hier bei dieser Monstera Haftwurzeln, welche höchstens 4 m Länge besitzen, während die Nährwurzeln an ihren Wurzelträgern bedeutend länger werden. Der allgemeine Unterschied zwischen Haft- und Nährwurzeln, wie ihn Schimper unter den Araceen für Anthurium- und Philodendron-Arten angiebt, ist auch hier zu finden. Schimper sagt, dass die zweierlei Funktionen der Wurzeln der Bodenpflanzen, nämlich gleichzeitig der Ernährung und Befestigung der ganzen Pflanze zu dienen, bei mehreren Epiphytengruppen auf verschiedene Wurzeln verteilt sind. Die Haftwurzeln haben die Aufgabe der Befestigung der Pflanze, die andern die der Ernährung. Die Haftwurzel bedarf also nur starker Sklerose, während die Funktion des Gefäßbundels als Leitgewebe zurücktritt. Das Gefäßbundel ist infolgedessen bei der Haftwurzel von geringerem Durchmesser, die Gefäße kleiner und minder zahlreich als bei der Nährwurzel. Das oben beschriebene Exemplar von Monstera deliciosa zeigte diese Unterschiede von Haftund Nährwurzel ganz vorzüglich. Bei der Haftwurzel hat der axile Strang nur den dritten Teil von der ganzen Wurzel (Fig. 17a) im Durchmesser; die Gefäße und Siebröhren selbst sind klein und lassen in der Mitte des centralen Cylinders noch ein stark sklerotisches Mark übrig. Bei der Nährwurzel dagegen beträgt der Durchmesser des centralen Cylinders die Hälfte von demjenigen der ganzen Wurzel (Fig. 47b), und die hier viel größeren Gefäße und Siebröhren durchziehen das ganze Mark.

Diesen ausgesprochenen Gegensatz zwischen Haft- und Nährwurzeln habe ich sonst nur noch bei einigen *Philodendron*-Arten gefunden, jedoch nicht so ausgeprägt.

Ob eine junge Luftwurzel sich zu einer Haftwurzel oder zu einem Wurzelträger ausbildet, ist nach meinen Betrachtungen an Monstera deliciosa (sowie Philodendron Imbe etc.) ganz willkürlich, wie auch Schmper dies von Clusia rosea behauptet. (Ob das auch von den anderen beobachteten westindischen Epiphyten gelten soll, ist aus der citirten Abhandlung nicht ersichtlich.) Die große Mehrzahl der Wurzeln wächst horizontal der Mauer entlang, verholzt schnell und früh und wird höchstens 4 m lang. Oft treiben sie zu Beginn der Vegetationsperiode dünne, secundäre Nährwurzeln in verschiedener Zahl, oder sie sterben ab, noch lange dem Substrate (der Mauer) anhaftend. Andere, wenige Wurzeln dagegen besitzen starken, positiven Geotropismus, wachsen schnell und erreichen den Boden. Selten, wohl wenn sie das Ende der Vegetationsperiode überraschte, bevor sie zum Boden gelangten, bilden sie in der nächsten einen Zweig in der Luft.

Die Anatomie der (Nähr-) Wurzel der Gattung Monstera zeigt einige Abweichungen von den bisher betrachteten Gattungen. Die epidermoidale Schicht ist bei jungen Haftwurzeln und Wurzelträgern ein einschichtiges Velamen, welches eine wiederum wenig typische äußere Endodermis umhüllt. Die Entwickelungsgeschichte (von Monstera deliciosa) lehrt, dass auch hier beide untereinander als zwei besondere Schichten aus dem Urmeristem des

Vegetationspunktes entstehen. Die Haube zieht sich relativ weit hinauf, und einzelne Rudimente derselben zeigen sich noch fast einen Fuß vom Vegetationspunkte in Gestalt brauner Hautfetzen.

Nicht weit vom Vegetationspunkte beginnt die Wurzelhülle zu vertrocknen (Fig. 6) und wird abgeworfen. Ist die junge Wurzel 40-45 cm lang, so geht die äußere Endodermis teils zu Grunde, teils in Korkgewebe über (Fig. 5, 7); gleichzeitig entstehen lokale Korkbildungen in der äußersten Rinde (diese lokalen Korkbildungen in der Rinde erwähnt auch Leitgeb als eine bei den epiphytischen »Aroideen« häufige Erscheinung), sodass allmählich die ganze Wurzel von Kork umkleidet wird. Einzelne Zellreihen werden in diesem Korkgewebe sklerenchymatisch (Fig. 7). Auch jetzt noch enthält die Rinde in oberirdischen Wurzelteilen Chlorophyll. Dieses Abwerfen des Velum sowie die Kork- und Sklerenchymbildung schreiten nicht regelmäßig und allseitig vorwärts, sodass also ein Querschnitt ringsum überall dasselbe Stadium zeigte, sondern ein- und derselbe Querschnitt zeigt hier (Fig. 6) das vertrocknete Velum und die Endodermis, dort (Fig. 5) die in Teilung begriffene Rinde und Endodermis, an einer dritten Stelle (Fig. 7) typisches Korkgewebe mit eingelagerter Sklerenchymschicht. Die alten Wurzelträger bedeckt ein mächtiges Korkgewebe, welches aus 40-30 Schichten besteht (Fig. 8).

Die Rinde, in jungen Haftwurzeln und Wurzelträgern grün, zeigt große viereckige Intercellularräume, in denen aber nur bei Monstera deliciosa jene Spicularzellen gefunden wurden. Sehr interessant ist hier das Factum, dass in den meisten Intercellularräumen mehr als ein Spicularhaar vorhanden ist; gewöhnlich findet man 2, aber auch 3, 4 und 5 solcher Haare in einem Intercellularraum (Fig. 8). Namentlich die jungen Wurzeln und Trägerspitzen, aber auch die übrigen Teile sind ungemein reich an Gerbstoff, der viele Rindenzellen erfüllt. Reichlich sind auch Rhaphidenschläuche in der Rinde von Monstera vorhanden, seltener Krystalldrusen.

Wie Scindapsus picta, so hat auch Monstera dimidiata im Rindenparenchym einzelne zerstreute, verdickte und getüpfelte, prosenchymatische Zellen. Die Tüpfelung schließt hier jede Verwechselung mit den diesen Prosenchymzellen ähnlichen Intercellularhaaren aus. — Das radiale Gefäßbündel der Nährwurzeln der Monstera-Arten ist insofern von demjenigen aller übrigen Araceen sofort zu unterscheiden, — dasselbe Verhalten zeigen nur noch zwei Philodendron-Arten und hin und wieder gewisse Colocasioideae — als man hier von einem centralen Zwischengewebe, einem Mark, eigentlich nicht sprechen kann, denn die Gefäße durchsetzen dasselbe in seinem ganzen Querschnitt, bis zur Mitte hin.

Die Sklerose des Bündels, die bei *Monstera* frühzeitig beginnt und schnell — namentlich bei Haftwurzeln — erstarkt, geht in den äußeren Partien des Grundgewebes des Bündels, nicht in den centralen Teilen zuerst vor sich: Die Zellen um die Siebteile beginnen die Sklerose. Ferner

ist für die in Betracht kommende Gattung eine Sklerenchymscheide charakteristisch, welche (ähnlich wie bei Pothos celatocaulis) in einiger Entfernung von der inneren Endodermis dahinläuft. Sie ist besonders mächtig bei Monstera deliciosa (Fig. 9). Es existirt hier also neben der inneren Schutzscheide, deren Wände übrigens ringsum verkorkt sind, noch eine mechanische Scheide, welche aber eine secundäre Bildung im Rindengewebe vorstellt und mehrschichtig ist. Die innere Endodermis verdickt sich, soweit untersucht, bei unserer ganzen Unterfamilie nicht.

Die sich an Monstera anschließenden Gattungen Epipremnum, Rhodospatha, Stenospermation und Rhaphidophora stimmen in ihren Luftwurzeln darin überein, dass dieselben eine äußere Endodermis mit schwacher Verdickung der tangentialen Außenwände und ein reducirtes, einschichtiges Velamen haben. Die epidermoidale Schicht geht im Alter und beim Eindringen in die Erde in Kork über. Die Rinde zeigt meist viereckige Intercellularräume, die aber nur bei Rhaphidophora decursiva unter den oben genannten Gattungen Spicularhaare enthielten. Auch bei diesen Gattungen treten, wie in den Stengeln und Blättern, häufig einzelne, nicht zusammenhängende Gerbstoffzellen im Rindenparenchym auf. In den oberirdischen Wurzelteilen findet sich Chlorophyll in der Rinde. Allen genannten Gattungen kommen Rhaphidenschläuche und Krystalldrusen zu; letztere finden sich (ähnlich wie bei Anthurium) bei Rhodospatha auf dem Querschnitt in einem Ringe um das axile Fibrovasalbundel angeordnet. Wie bei Scindapsus picta und Monstera dimidiata finden sich bei Stenospermation pompayanense in der Rinde einzelne verholzte, getüpfelte prosenchymatische Zellen; bei Rhodospatha heliconifolia und R. latifolia dagegen in einer Zone nahe der epidermoidalen Schicht ganze Zellgruppen, aus 3-6 verdickten, getüpfelten, auf dem Querschnitt eckigen Zellen bestehend. Die Verdickung älterer Wurzeln geht, wo beobachtet, vom centralen Zwischengewebe aus und ergreift auch die vor den Siebteilen gelegenen Rindenzellen (Rhodospatha latifolia, Rhaphidophora decursiva). Bei Rhaphidophora decursiva geht wie bei Monstera eine Sklerenchymscheide, in den älteren Wurzeln aus 2 Schichten bestehend, um die innere Endodermis, von derselben durch einige Schichten Rindengewebe getrennt. Ihre Zellen sind stark verdickt und mit Punkttüpfeln versehen. Nach Schwendener 1) kommt auch bei Rhaphidophora pertusa Schott und R. Peepla Schott, welche mir nicht zur Verfügung standen, eine Scheide aus » Hornparenchym« vor.

Das Resultat in Bezug auf das System lautet also, dass sich auch in den Wurzeln der Monsteroideae (aber auch nur in dieser Unterfamilie) Spicularzellen finden (Monstera deliciosa, Rhaphidophora decursiva, Scindapsus pteropada). »Milchsaftschläuche «fehlen. Die Rinde zeigt meistens nur ungemein zahlreiche

¹⁾ l. c. p. 37.

Gerbstoffzellen. Auch die Wurzeln der Monsteroideae zeigen, dass ihr Gewebe auf der »zweiten Stufe« der drei Gewebearten, die sich überhaupt bei den Araceen finden, stehen geblieben ist.

Auf das so sporadische Vorhandensein der Spicularzellen in den Wurzeln hat das Alter keinen Einfluss. Dass sie aber meistens fehlen, spricht für die Ansicht Engler's 1), dass diese Gebilde »nicht als ein ausschließlich mechanisches Element« anzusehen seien, »da sie bei sehr vielen Gattungen, die genau dieselben Wachstumsverhältnisse zeigen, fehlen«. Das Factum, dass sie in den Wurzeln von Gattungen und Arten fehlen, welche sie sonst in den Geweben anderer Organe aufweisen, — so fand ich sie bei Stenospermation pompayanense im Schwammparenchym des Blattes, während sie im Blattstiel und in der Wurzel fehlen — bestätigt diese Meinung. Wo das Bedürfnis nach gesteigerter mechanischer Festigkeit bei den Monsteroideae vorliegt, wird dasselbe, wie wir gesehen, in anderer Weise befriedigt, nämlich neben der Sklerose des axilen Cylinders entweder durch jene prosenchymatischen, verholzten Rinden-Stereiden oder Stereidengruppen, oder durch eine Sklerenchymscheide.

III. Calloideae.

Während die beiden bisher besprochenen Unterfamilien der Araceae zwar hier und da im Grundgewebe Gerbstoffzellen in mehr oder weniger großer Zahl zeigen, beginnt mit der Unterfamilie der Calloideae die Zahl derer, bei welchen im axilen Centralstrange die Secrete enthaltenden Zellen eine bestimmte Anordnung zeigen. Engler 2) bezeichnet alle diese Unterfamilien, bei denen in Stamm, Blattstiel und Blattrippe die »Milchsaftschläuche« in Beziehung zu den Leitbündeln stehen, histologisch als auf der III. Stufe angelangt, während die Pothoideae auf der I., die Monsteroideae auf der II. phylogenetischen Stufe der Gewebe stehen, doch so, dass die II. und III. Stufe unmittelbar aus der ersten hergeleitet werden können. Diese dritte Stufe teilt Engler in Bezug auf die Histologie von Stengel, Blattstiel und Blattrippe in zwei Gruppen, von denen die erste »Milchsaftschläuche in geraden Reihen«, die zweite »anastomosirende Milchsaftschläuche mit seitlichen Auszweigungen « besitzt. (Colocasia, Alocasia, Caladium etc.)

Was das Verhalten dieser »Milchsaftschläuche« in den Wurzeln betrifft, so habe ich bei keiner einzigen Aracee dieselben anastomosiren und Verzweigungen bilden sehen, muss also daraus schließen, dass in den Wurzeln nur »Milchsaftschläuche in geraden Reihen« vorkommen.

Bei der Untersuchung machten sich Schwierigkeiten geltend in Bezug auf die Unterscheidung des Inhalts dieser Secretorgane. Alle färbten sich mit Kaliumbichromat mehr oder weniger tiefbraun; die einen zeigten Emul-

¹⁾ Bot. Jahrb. Bd. V. 1884, p. 323.

²⁾ Bot. Jahrb. Bd. V. 1884, p. 147.

sionen mit zahlreichen in der Flüssigkeit suspendirten Körnern. Andere waren arm an körnigem Inhalt, manche so arm, dass hier von Milchsaft kaum mehr die Rede sein konnte; sie hatten das Aussehen von gewöhnlichen Gerbstoffschläuchen. Da nun ferner bekanntlich aller Araceenmilchsaft einerseits Gerbstoff enthält, anderseits nach den Untersuchungen von FAIVRE, SCHULLERUS, WESTERMAIER und G. HABERLANDT SOWOHL Gerbstoff, als Milchsaft Reservestoffe führende »Bildungssäfte « zu sein scheinen, so habe ich mich entschlossen, in gleicher Weise Milchsaft- wie Gerbstoffschläuche einfach als Secretschläuche zu bezeichnen und es nicht zu unternehmen, dieselben überall auseinanderzuhalten, zumal da es für diese Untersuchungen sich hauptsächlich darum handelt, ob diese ziemlich wahrscheinlich sämtlich Bildungssäfte enthaltenden Secretionsorgane in Beziehung zu den Leitbündeln stehen oder nicht. Unsere Kenntnis von der Natur des Milchsaftes und seinen Beziehungen zum Gerbstoff, welch' letzterer meist ein Bestandteil des Milchsaftes ist und in ihn übergeht, ist überhaupt noch zu gering, als dass eine scharfe Sonderung dieser beiden Stoffe durchgeführt werden könnte.

Diese Secretschläuche sind in den Wurzeln, soweit beobachtet, lange dünnwandige Röhren, durch unperforirte Querwände gegliedert und oft in Spitzen endigend. Sie liegen entweder den Gefäßen oder den Siebteilen dicht an; Communication dieser Secretschläuche mit Teilen der Leitgewebe, wie sie in anderen Organen von Araceen vorkommen soll, habe ich nicht bemerkt.

Von der kleinen, nur vier Gattungen zählenden Gruppe der Calloideae stand mir nur die Wurzel von Calla palustris zu Gebote; dieser Umstand erlaubt natürlich keinen Schluss auf das Verhalten der Gruppe. Die Wurzel zeigt einen an die später zu betrachtende Wasserwurzel von Pistia erinnernden Bau; beide haben sich ihrem feuchten Standorte angepasst. Zwei gelblich gefärbte Schichten umgeben bei Calla als doppelte Epidermis eine Rinde von folgender Zellanordnung: Den centralen Cylinder umziehen zwei sehr regelmäßig angeordnete Zellreihen, aus rechteckigen Zellen bestehend. Von diesen gehen in gewissen Abständen Zellstrahlen aus, welche weite Luftkammern zwischen sich lassen; diese Strahlen verknüpfen die innere Rinde mit einer 2—3schichtigen äußeren Parenchymlage. Im radialen Gefäßbundel lassen sich, namentlich auf Zusatz von Kaliumbichromat, Secretschläuche erkennen; dieselben liegen den Gefäßen dicht an, zumeist zwischen dem äußersten Gefäß und der Kernscheide, sind also dann Zellen des Pericambiums.

IV. Lasioideae.

Bei der Unterfamilie der Lasioideae war das Material wieder reichlicher. — Aus der ersten Gruppe der Lasieae untersuchte ich die Wurzeln von Lasia spinosa (Fig. 11), einer merkwürdigen, kletternden Sumpf-

pflanze mit stachligem Stamme. Dieses ihres Standorts wegen zeigt sie im Bau der Wurzel sowohl die unmittelbaren Anpassungserscheinungen eines Sumpsbewohners als auch diejenigen kletternder, Luftwurzeln treibender Pflanzen, nämlich einerseits ein lacunöses Rindengewebe mit gewaltigen Luftkammern, anderseits eine äußere Schutzscheide, umgeben von einer wenn auch nur schwach ausgebildeten, aber bleibenden, einschichtigen Wurzelhülle. Anfangs, wenn sich das Sympodium noch dicht über dem Sumpfe befindet, oder so lange der Wasserstand hoch ist, sind die meisten Wurzeln Wasserwurzeln; bei niedrigem Wasserstande oder wenn der Stamm höher hinaufgeklettert, werden die oberen Stücke der hinuntergesandten Wurzeln zu Luftwurzeln, Wurzelträgern. Sie sind bis zum Wasserspiegel unverzweigt, besitzen auch Chlorophyll in der Rinde. Allen Wurzelteilen aber, sowohl den unter dem Wasserspiegel befindlichen, als den Luftwurzeln, kommt eine äußere Endodermis und das einschichtige Velamen zu (Fig. 44), so dass dieselben im Notfalle den nötigen Schutz gegen übergroße Transpiration gewähren.

Unter dieser epidermoidalen Schicht liegt die Rinde, deren innere Hälfte eine ungemein regelmäßige Zellanordnung besitzt (Fig. 11). Hier zeigen die rechteckigen, an den Ecken abgerundeten Zellen viereckige Intercellularräume, während die äußeren Partien des Rindenparenchyms lückenlose, polyedrische Zellen aufweisen. Bei älteren, längeren Wurzeln, und zwar sowohl in den in der Luft, als auch im Wasser befindlichen Teilen, entstehen die vorhin erwähnten Luft-Lacunen dadurch, dass in den mittleren Gewebepartien der Rinde einzelne Zellkomplexe zusammenschrumpfen und schließlich ganz zerstört und resorbirt werden (Fig. 14). Einzelne Rindenparenchymzellen enthalten Gerbstoff. — Im Gefäßbundel kommen Secretschläuche auch in der Wurzel vor. Dieselben liegen meistens je einer zur Seite des Siebteils (Fig. 14); nur wenige begleiten die Gefaße und durchziehen das Zwischengewebe. Engler 1) sagt von dem Secrete bei vielen Lasioideen, dass der Inhalt der Gerbstoffzellen »eine ähnliche, wenn auch nicht vollkommen gleiche Färbung und Beschaffenheit mit dem der Milchsaftröhren besitze«, was auch von den gleichen Vorkommnissen der Secrete in den Wurzeln gilt. Es ist schwierig zu sagen, ob man Gerbstoff oder Milchsaft vor sich hat.

Die zweite Gruppe der meistens knolligen Amorphophalleae zeigt in den Wurzeln der vier untersuchten Arten (Hydrosme Rivieri und Eichleri, Amorphophallus campanulatus und Anchomanes dubius) zahlreiche Secretschläuche im centralen Cylinder. Dieselben begleiten zu zweien, ziemlich regelmäßig jederseits einer, die Siebteile bei Hydrosme Eichleri; bei Amorphophallus und Anchomanes liegen sie fast ausschließlich den Gefäßteilen an; bei Am. Rivieri fand ich sie selten den Leitelementen anliegend. Die grö-

¹⁾ Suites au Prodromus II, p. 9.

Bere Zahl durchzog hier das Zwischengewebe. — Bei Hydr. Rivieri und Am. campanulatus fand ich auch spärliche Secretzellen im Rindenparenchym. Das Secret bei den beiden letzteren war sowohl in Rinde wie im Radiärbündel bei einer Nachuntersuchung im September rosenrot, mit wenigen körnigen Bestandteilen erfüllt, färbte sich aber mit doppeltchromsaurem Kali intensiv braun. — Die untersuchten Amorphophalleen besitzen eine einfache oder doppelte Epidermis (Hydrosme Rivieri, Amorphophallus campanulatus) 1), ein mit mehr oder weniger großen Intercellularräumen erfülltes Rindengewebe, welches hier und da Rhaphiden führt. Bei Anchomanes dubius ist dasselbe ein lockeres, lacunöses Schwammgewebe.

Die Unterfamilie der Lasioideen zeigt also, soweit untersucht, auch in der Wurzel Secretschläuche, welche zu dem Leitsystem in Beziehung stehen.

V. Philodendroideae.

Diese große Unterfamilie bietet in ihren Wurzeln ein ähnliches Interesse dar wie die Pothoideae. Auch hier finden wir alle Arten von Wurzeln vertreten, denn wir haben hier sowohl Sumpf- und Schattenpflanzen, als kletternde und nicht kletternde Epiphyten. Die Unterfamilie zerfällt nach Excler ihrer Blütenbildung zufolge in zwei Gruppen, deren erste die Philodendreae sind. Die Arten der Gattung Schismatoglottis (Lavallei, calyptrata, neo-quineensis) zeigen von einer doppelten Epidermis umhüllte Nährwurzeln. Die Rinde, welche sonst keinerlei Eigentümlichkeiten aufweist, besitzt hier und da Secretzellen, welche bei S. caluptrata freilich nur äußerst spärlich vorhanden sind. Krystalle treten nur in Form von Rhaphiden auf, nicht in Form von Drusen. Das axile Fibrovasalbündel enthält in reicher Zahl Secretschläuche, welche die Leitgewebe begleiten. Dieselben liegen meist zu dreien den Siebteilen an und zwar meistens so angeordnet, dass einer an der äußeren, zwei an der inneren Seite derselben dahinlaufen. Bei der Gattung Homalomena, deren einer Vertreter schon öfters untersucht (VAN TIEGHEM, LEITGEB) und beschrieben ist, zeigen die Luftwurzeln ein Velamen und eine außere Endodermis. Die Tracheidenhülle, bei Homalomena Wallisii ein- und zweischichtig, bei H. spec. drei-, bei H. rubescens drei- bis vier-, bei H. coerulescens fünf- bis sechsschichtig, besteht aus auf dem Querschnitt spitz rhombischen, zartwandigen Tracheiden. Die äußere Endodermis weist auf Längs- und Tangentialschnitten unregelmäßig verteilte, große Scheiden- und kleine Durchlasszellen auf. Im Alter und in der Erde überlässt sie ihre Funktion einem Korkgewebe. Die Rinde ist hier wie bei Philodendron, ähnlich der

⁴⁾ Lakowitz sagt in seiner Dissertation: Ȇber die beiden etc. Araceen Amorph. Rivieri Dur. und A. campanulatus Bl.« p. 49, dass die Epidermis der Wurzel von A. campanulatus nur einschichtig sei. Ich fand sie jedoch zweischichtig.

oben besprochenen *Monstera*, stark gerbstoffhaltig. Ferner besitzt *Homalomena*, soweit untersucht, auch schon die namentlich für *Philodendron* so charakteristischen Harzgänge, die aber bei *Homalomena* nie von einer Sklerenchymscheide umgeben werden, wie das bei allen derartigen Organen in älteren Wurzeln von *Philodendron* der Fall ist. Diese Harzgänge sind auf Querschnitten ungefähr in Kreisen angeordnet. Die Rindenzellschichten sind wenigstens in den inneren Partien concentrisch-strahlig angeordnet, und einzelne von ihnen beherbergen Rhaphidenbündel. In älteren Wurzeln war das Grundgewebe des axilen Fibrovasalstranges verholzt.

Bei allen untersuchten Homalomena-Arten finden sich im centralen Cylinder Secretschläuche in Menge. Die größere Zahl derselben liegt freilich im Zwischengewebe, und auf diese kommt es nicht an; nur wenige begleiten die Leitelemente und zwar gewöhnlich die Gefäße, sehr selten die Siebteile; auch die Gefäße führen häufig Secret, wie es scheint. — An die Gattung Homalomena schließt sich die nicht nur im Blütenbau, sondern auch im Bau der Wurzel verwandte Gattung Chamaecladon an. Bei den beiden untersuchten Formen, C. pygmaeum und var. purpurascens, ist der Bau der epidermoidalen Schicht hervorzuheben: Beide besitzen ein aus 2-3 Zelllagen bestehendes Velamen, dessen tangentiale Wandungen schwach verdickt sind; die darunter liegende äußere Endodermis ist nicht typisch wie bei den Orchideen; 2-3 oder mehr Scheidenzellen werden immer nur von einer Durchlasszelle unterbrochen. Unter der Endodermis liegt ein hyalines, im Alter schwach sklerenchymatisches Hypoderm, aus kleinen Zellen bestehend. Die Rinde besitzt hier auch noch Harzgänge, wie Homalomena und Philodendron, doch werden hier die Excretgänge nicht von drei bis vier Lagen kleiner, secernirender Zellen umgeben wie bei den vorigen, sondern meist nur von einer Schicht; daher fallen die Harzgänge bei Chamaecladon nicht so ins Auge.

Die Zellen der Rinde sind stark mit Stärke erfüllt, die in großen, traubig zusammengesetzten Körnern auftritt. Ältere Wurzeln zeigen eine Verdickung des centralen Zwischengewebes und Verholzung der Gefäße sowohl, wie eine Verdickung der inneren Endodermis. Letztere beginnt wie überall, wo sie auftritt, vor den Siebteilen und ergreift erst dann die vor den Gefäßteilen liegenden Endodermzellen. In der Rinde sind ungemein reichlich Secretzellen, im Bündel sehr zahlreiche Secretschläuche vorhanden, deren Stellung jedoch keine ausgeprägte ist.

Von der Gattung *Philodendron* werden zahlreiche Arten im hiesigen botanischen Garten kultivirt. Dieselben sind teils kurzstämmige, teils und zwar meistens kletternde Epiphyten, in der Natur wohl oft mit besonders differenzirten Haft- und Nährwurzeln ausgestattet. Die jungen Luftwurzeln besitzen alle ein Velamen, welches selten zwei-, meistens einschichtig, zart und von geringer Dauer ist, und welches eine typische äußere Endodermis, aus regelmäßig abwechselnden kleinen und großen Zellen gebildet,

umgiebt. Die Zellen des Velamens sind rundlich, etwas radial gestreckt. Die Entwicklungsgeschichte des Velamens und der Rindenschutzscheide ist dieselbe wie bei Anthurium, Monstera u. a. Das Velamen entsteht aus dem Dermatogen: die äußere Endodermis ist als eine darunter liegende besondere Zellschicht schon im Urmeristem des Vegetationspunktes angelegt. Die Wurzelhaube zieht sich hier weit auf die Wurzel hinauf, ihre Zellen lösen sich dann aber aus dem Verbande, blättern ab, hinterlassen also nicht solche Hautstücke wie etwa Monstera. Unter der äußeren Endodermis liegt ein sehr kleinzelliges, mehrschichtiges Hypoderm (Fig. 12), dann beginnt die Rinde. Dieselbe ist, wie auch bei Homalomena, stark gerbstoffhaltig, ferner von mehr oder minder zahlreichen Harzgängen (Fig. 45), die in Kreisen angeordnet sind, durchzogen. Krystalldrusen und Rhaphiden finden sich bei allen Philodendron-Arten. Die Drusen sind nicht so zahlreich um das Bündel gruppirt wie bei Anthurium; meistens durchsetzen sie in größerer oder geringerer Zahl das Rindenparenchym, oft finden sie sich auch nur in den äußersten Schichten desselben. Letzteres gilt von den Rhaphidenzellen und -Schläuchen durchweg.

Der centrale Cylinder, von einer Kernscheide mit radial verkorkten Wänden begrenzt, bleibt bei den meisten Philodendron-Arten rund; bei Philodendron speciosum aber ist er in älteren Wurzeln auf dem Ouerschnitt dreilappig, bei P. bipinnatifidum vier- bis fünflappig. (In der Jugend ist er auch bei diesen rund). Bei diesen beiden letzten Arten, welche einander sehr nahe verwandt und einer von den übrigen ziemlich verschiedenen Sektion angehören, ist die Rinde insofern etwas abweichend gebaut, als die Zellen rund sind und große Intercellularräume zwischen sich lassen. Nur gegen die beiden Schutzscheiden hin wird der Verband der Zellen wieder inniger und lückenlöser. Bei Philodendron bipinnatifidum beobachtete ich in alten, 2-3 cm dicken Nährwurzeln eine eigentümliche Art der Zellteilung; die runden Zellen teilten sich durch Querwände in zwei Tochterzellen und zwar geschah dies nicht etwa in einer bestimmten Ebene, sondern nach allen Richtungen des Raumes. Bei vielen solcher in Teilung begriffener Rindenzellen teilte sich dann schon wieder eine Tochterzelle, noch ehe sie ausgewachsen und die Gestalt der Mutterzelle angenommen, durch eine zu der ersten senkrecht stehende Querwand in zwei neue Zellen. Hierdurch kommt eine Art Dickenwachstum mit gleichzeitiger Vermehrung der Lufträume zustande. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass durch dieses secundäre Wachstum, und zwar wenn dasselbe nur an gewissen Stellen der innersten Rinde [wo ich es beobachtete] auftritt, die lappige Bildung des axilen Cylinders entsteht. An den Stellen, wo das Wachstum stattfindet, wölbt sich die Rinde weit in das axile Bündel hinein, während die im Wachstum nicht geförderten Partien zurückbleiben. Doch ist dies nur eine Vermutung; ich habe den Vorgang nicht weiter verfolgen können.

Der axile Cylinder in älteren Wurzeln von Philodendron besitzt, wie

schon DE BARY 1) erwähnt, Gefäßteile, welche sämtlich oder zum Teil »in der Form eines \/ convergiren.« Es sind nun die »innerhalb eines \/ gelegenen Siebgruppen kleiner als die zwischen zwei \/.« (Vergl. die Abbildung²) De Bary's!) Dieses radiale Gefäßbundel zeigt bei allen Philodendron-Arten Secretschläuche, welche die Leitgewebe begleiten. Die Stellung der Secretschläuche ist eine charakteristische: sie liegen nämlich den radial gestreckten Siebteilen seitlich in größerer Anzahl an, meistens jederseits vier bis fünf. Auch die rundlichen Siebteile begleiten sie, aber nur iederseits einer. Einige sieht man auch stets (auf Querschnitten) neben den Gefässen und im Zwischengewebe verlaufen. Im ganzen ist ihre Anzahl eine sehr bedeutende. Wir finden also bei Philodendron in der Wurzel neben ausgesprochenen Excretbehältern, den Harzgängen, auch noch zahlreiche Secretbehälter. - Die Verholzung und Verdickung gewisser Teile zeigt sich schon bei den unbewurzelten Wurzelträgern; ich studirte das Eintreten der Verdickung bei Phil. Imbe, robustum, crassinervium und ninnatifidum. Wurzelträger von Phil. Imbe, robustum etc. zeigten an der Spitze ein einschichtiges Velamen, darunter eine äußere Endodermis und unter dieser das kleinzellige, hyaline Hypoderm (Fig. 42). Wenige Centimeter von der Spitze begann der innerste Kreis der Harzgänge und zwar die dem Bündel zugekehrten Seiten derselben sich mit Sklerenchymscheiden zu umgeben; diese Verdickung schritt dann bei einem eirea 1 m langen, aber noch nicht in die Erde eingedrungenen Wurzelträger von Philodendron* robustum so weit fort, dass bei 10 cm die innersten Harzgänge schon ringsum ausgebildete Sklerenchymscheiden zeigten (Fig. 46). Bei 45 cm Entfernung von der Spitze schrumpfte das Velum zusammen und die (zwei) Schichten des Hypoderms zeigten verdickte, lichtbrechende Wände (Fig. 13). Bei 20 cm Länge begann das centrale Zwischengewebe zu verholzen, die äußeren Harzgänge umgaben sich auf der Innenseite mit sklerotischen Zellen. Weiter aufwärts werden alle Verdickungen stärker. Das unter der Sklerenchymschicht liegende Gewebe hat durch tangentiale Teilungen Korkgewebe gebildet, dessen äußerste Schicht (Fig. 14) in radialer Richtung stark gestreckte Zellen zeigt, die auf dem Querschnitt einer Endodermis ähnlich sehen. Die äußere Endodermis ist ganz vertrocknet und wird bei eirea 35 cm Länge mit der Sklerenchymschicht teilweise abgeworfen, und beide blättern so ab, dass die Wurzel, namentlich an den Stellen, wo sie Biegungen macht, von zähen Baststreifen umgeben ist. Alle untersuchten älteren Wurzeln von Philodendron (bis auf die Wurzeln von P. bipinnatifidum und speciosum) zeigen diese Bastumhüllung. Hand in Hand mit diesen Bildungen

¹⁾ l. c. p. 375.

²⁾ Anm. Diese Abbildung zeigt zwar die beiden Zelllagen der epidermoidalen Schicht; die innere Zellreihe aber, die äußere Endodermis, wird als »Periderma « bezeichnet; ferner werden die Harzgänge mit den Sklerenchymscheiden als »Faserbündel, welche milchsaftführende Intercellulargänge umschließen « bezeichnet!

und Veränderungen in der epidermoidalen Schicht geht eine Verdickungder centralen, dann der peripherischen Zellen des Grundgewebes des axilen Cylinders, sowie der inneren Endodermis vor sich, anfangs nur vor den Siebteilen, dann auch vor den Gefäßteilen; sodann ergreift die Sklerose auch die inneren Rindenschichten, welche stark verdickt und getüpfelt werden. Überall aber findet sich Chlorophyll im Wurzelträger, wenn, namentlich am Grunde desselben, auch nur in den äußersten Rindenschichten. Auch die Wurzel durchläuft, je weiter sie in den Boden eindringt, alle diese Stadien.

Anders aber verhalten sich jene beiden Philodendron-Arten, deren centrale Gefäßbündelstränge auf dem Querschnitt nicht rund, sondern durch einspringende Leisten von Rindenparenchym gelappt erscheinen. In der Jugend sind die Gefäßbündelstränge beider rund auf dem Querschnitt, aber schon jetzt erweist sich das ganze Grundgewebe des axilen Bündels mit Gefäßen und Siebröhren durchsetzt, welche noch keine Spur von Verholzung zeigen. Später tritt eine schwache Verholzung der Gefäße und des Zwischengewebes ein; es bleiben aber unverdickt die innere Endodermis sowohl, wie die sie umgebenden Rindenschichten, die sich sonst bei allen untersuchten Philodendron-Arten stark verdicken. Auch Sklerenchymscheiden um die Harzgänge werden hier nicht gebildet. Die alten Wurzeln werden von einer 20—30 Zelllagen starken Korkschicht umgeben. Die Wurzel von P. bipinnatifidum ist ungemein reich an Harz, welches einen eigentümlichen, penetranten Geruch besitzt.

Die Luftwurzeln werden auch hier willkürlich bald zu Haft-, bald zu Nährwurzeln ausgebildet, welche die schon erwähnten Unterschiede im anatomischen Bau zeigen. Doch fand ich bei den meisten Phil.-Arten diesen Unterschied bei weitem nicht so ausgeprägt, wie bei der oben beschriebenen Monstera deliciosa. Meistens entsprangen die Wurzelträger in horizontaler Richtung dem Sympodium und senkten sich dann, dem positiven Geotropismus folgend, in sanftem Bogen der Erde zu. Da sie ein ungemein ergiebiges Längenwachstum besaßen, so verfehlten sie wegen ihrer ursprünglich horizontalen Anlage die Erde der nicht umfangreichen Behälter. Da diese hoch auf Brettergalerien standen, so krochen die Luftwurzeln dann lange auf dem mit Steinplatten belegten Boden umher, bis sie endlich eine Lücke fanden und sich nun in die Erde bohrten, um sich zu bewurzeln, falls nicht die Hand des Gärtners ihrer die Hausordnung störenden Keckheit ein Ziel setzte und sie herausriss.

Wo die Funktion der Ernährung und Befestigung deutlich und auffallend auf verschiedene Wurzelorgane verteilt war, da folgten auch die Nährwurzeln genau dem Gesetz der Schwere, während die Haftwurzeln senkrecht zum Stamm sich eine Stütze suchten. So senkten sich die sehr zahlreichen Wurzelträger des zierlichen *Philodendron Imbe*, wie die Saiten einer Harfe einander genau parallel laufend, in schnellem Wachstum zur Erde,

während die Haftwurzeln die Befestigung des Sympodiums übernahmen, freilich unterstützt von der sorglichen Hand ihres Pflegers.

Die Gattung Zantedeschia, früher Richardia (fälschlich Calla genannt), zählt, ebenso wie Peltandra, nur Bodenpflanzen unter ihre Vertreter. Die beiden untersuchten Arten von Zantedeschia (aethiopica und albo-maculata), sowie Peltandra virginica besitzen eine einfache Oberhaut, deren Zellen häufig in Haare auswachsen. Die Rindenzellen sind bei Zantedeschia sehr groß und stärkelos. Rhaphiden oder Drusen kommen nicht vor. Die Rinde von Peltandra deutet in ihrem Bau an, dass die Pflanze in sehr feuchtem Substrate wurzelt. Etwa sechs Schichten Rindenparenchym umgeben die Schutzscheide; dann folgt strahliges Schwammgewebe mit weiten Luftlacunen, dann wiederum vier bis sechs Schichten lückenlosen Rindenparenchym gar nicht, Secretschläuche im Bündel nur spärlich vorhanden.

Die zweite Gruppe der Philodendreae sind die Aglaonemeae, zu welchen die Gattungen Aglaonema und Dieffenbachia gehören. Die drei untersuchten Arten von Aglaonema (A. simplex, nitidum und commutatum) besitzen sämtlich eine doppelte Epidermis, deren radial gestreckte Zellen auf dem Querschnitt regelmäßig zickzackartig ineinandergreifen. Ihre Wände färben sich sehr schön mit Fuchsin. Unter der Epidermis liegt ein Hypoderm. Die Rinde enthält bei allen Rhaphidenschläuche und Krystalldrusen in beträchtlicher Menge. Eigentümlich ungleich verhalten sich aber die drei Arten in Bezug auf das Vorkommen von Secret in ihren Wurzeln. Während Aglaonema nitidum reichlich Secretschläuche im Bündel und Secretzellen in der Rinde besitzt, treten bei A. commutatum nur Secretschläuche im Bündel auf und zwar viel spärlicher als bei den vorigen. Bei A. simplex gelang es mir nicht, trotz sorgfältigster Untersuchung, Secretschläuche oder Secretzellen nachzuweisen.

Constant war das Fehlen jeder Spur von Secret in den Wurzeln der Gattung Dieffenbachia, von welcher ich sieben Arten untersuchte. Die grünen Luftwurzeln derselben, alle ausgesprochene Nährwurzeln mit positivem Geotropismus, sind recht saftreich, dennoch gelang es mir trotz wiederholter Bemühungen nicht weder mit Kaliumbichromat, noch mit Corallin-Soda und Kalihydrat, wobei sonst die Secretschläuche schön hervortreten, auch nur eine Spur von Secret zu constatiren: Die Wurzeln der untersuchten Dieffenbachien besitzen demnach keinerlei Art von Secretzellen und -Schläuchen. — Wie Aglaonema hat Dieffenbachia auch eine doppelte Epidermis, deren äußerste Schicht sich häufig gabelnde Wurzelhaare treibt. Ein Hypoderm unterstützt die Epidermis. Die in den oberirdischen Teilen grüne Rinde zeigt sehr lange Rhaphidenschläuche und Krystalldrusen, welch' letztere namentlich den axilen Cylinder umgeben. Von einer Verholzung von Teilen der Rinde oder des (auch hier typisch gebauten) Axencylinders habe ich nichts bemerkt.

Im großen und ganzen finden sich also auch in den Wurzeln der Philodendroideen Secretschläuche, welche mit dem Leitgewebe in Beziehung stehen. Ausnahme davon machen je doch durch weg die untersuchten Arten der Gattung Dieffenbachia.

VI. Colocasioideae.

Die Gruppen, welche in der Unterfamilie der Colocasioideae dem Blütenbau nach sich unterscheiden lassen, zeigen in der Struktur ihrer Wurzeln nur geringe Unterschiede.

Die erste Gruppe der Ariopseae besitzt in der Wurzel von Ariopsis peltata keine besonderen Eigentümlichkeiten: Die Wurzel dieses Knollengewächses wird von einer einfachen Oberhaut umgeben; dann folgt eine weitmaschige, aus rhombischen Zellen bestehende und mit Rhaphidenschläuchen durchsetzte Rinde. In dem axilen Gefäßbündel sind Secretschläuche nur spärlich vorhanden. Es gelang mir nicht wegen Mangels an Material, die Lage derselben zu bestimmen. Auf Längsschnitten schienen sie stets den Gefäßen anzuliegen.

Die Gruppe der Colocasicae weist teils Knollengewächse (Gonathantus, Remusatia etc.), teils Pflanzen mit dicken Rhizomen (Alocasia, Steudnera etc.) auf. Die Epidermis der Wurzeln ist einschichtig; oft ist ein Hypoderm vorhanden. Die Rinde zeigt in den inneren Partien, wie dies schon van Tieghem von Alocasia odora u. a. beschreibt, eine concentrische, radiale Zellanordnung und kleine viereckige Interstitien. Hier und da ist in oberirdischen Wurzelteilen Chlorophyll vorhanden. In der Mitte der Rinde (auf dem Querschnitt) wird diese Zellanordnung unregelmäßig. Die Zellen, welche hier besonders groß sind, runden sich ab und nehmen nach außen zu unregelmäßig polygonale Form an, wobei sie sich zu einem lückenlosen Verbande aneinander schließen. Colocasia Antiquorum zeigt, ähnlich wie Lasia spinosa, in der mittleren Zone des Rindenparenchyms weite Luftgänge. Bei allen Wurzeln finden sich in der Rinde Rhaphidenschläuche. Während die Schutzscheide des centralen Cylinders bei den meisten Colocasieae die Längsrichtung der Tafelform ihrer Zellen tangential geordnet aufweist, besteht dieselbe bei Schizocasia Portei aus radial gestreckten Zellen, welche in einer jungen Wurzel vielfach in Teilung begriffen waren. Ähnliches berichtet Lakowitz 1) von Amorphophallus campanulatus, wo ich Teilung der Kernscheidenzellen aber nicht wieder beobachtet habe.

Eine schwache Verdickung der Zellen des Zwischengewebes im Gentraleylinder der Wurzel und eine Verdickung der Endodermis, wie van Tiegnem sie schon bei alten Wurzeln von Alocasia odora und Colocasia Antiquorum beschreibt, habe ich hier bei diesen und bei Colocasia Veitchii gefunden.

⁴⁾ l. c. p. 21.

Bei den Colocasieae (Gonathantus sarmentosus, Schizocasia Portei etc.) kommen ferner in der Rinde einzelne mit Kaliumbichromat sich färbende Secretzellen vor, deren Form von der der Rindenzellen nicht abweicht. Die Secretschläuche liegen in den Fibrovasalsträngen der Wurzeln der Colocasieae entweder zu beiden Seiten des Leptoms oder unregelmäßig zerstreut demselben an. Seltener begleiten sie die Gefäße, oder durchziehen das Zwischengewebe. Bei Alocasia Veitchii fand ich bei einer Nachuntersuchung im September alle Secrete rot, ähnlich wie bei Amorphophallus campanulatus. Durch das Fehlen von Secretschläuchen in der Rinde ihrer Wurzeln unterscheiden sich die beiden besprochenen Gruppen von denen der Caladieae und Syngonieae, eine interessante Thatsache, da diese Gruppen sonst sehr nahe verwandt sind.

Die Caladieae, von welchen die beiden Gattungen Xanthosoma und Caladium untersucht werden konnten, zeigen in ihren dem Rhizom entspringenden Wurzeln eine Oberhaut, welche ein Hypoderm überlagert. Die Rinde hat einen ähnlichen Bau wie die der Colocasieae: Die inneren Partien besitzen concentrische und radiale Zellanordnung, während die äußeren Schichten unregelmäßig aneinanderschließende eckige Zellen zeigen. Hier treten auch wieder zahlreiche Krystalldrusen in einzelnen Zellen oder Reihen von solchen auf, welche gedrungener und breiter als die Rindenparenchymzellen sind. In der Rinde finden sich hier, wie bei der folgenden Gruppe der Syngonieae, neben Secretzellen auch Secretschläuche. Diese Rindensecretschläuche liegen meist nahe der epidermoidalen Schicht und sind, wie jene im radialen Gefäßbündel, durch Querwände gegliedert. Sie schmiegen sich in den Intercellularräumen den Ausbuchtungen der Rindenzellen an. Ob diese in der Rinde vorkommenden Secretschläuche denen im Centralcylinder gleichwertig sind, wie wohl möglich wäre, kann nur die Entwickelungsgeschichte derselben lehren. Da hierzu aber junge Keimpflanzen nötig sind, die nicht zu beschaffen waren, so kann ich dies nicht entscheiden. Das axile Gefäßbundel der Caladieae wird von einer Endodermis begrenzt, welche, wie schon van Tieghem bei Xanthosoma violaceum beobachtete, sich frühzeitig verdickt und Tüpfel erhält. Später beginnt eine Verholzung des centralen Zwischengewebes (X. Lindeni). Die Secretschläuche im Centralcylinder haben hier eine ziemlich ausgeprägte Lage, da sie meist, je einer auf jeder Seite, das Leptom begleiten. Bei Xanthosoma liegen außerdem noch zahlreiche Secretschläuche den (äußeren) Gefäßen an und durchziehen das Zwischengewebe.

Die letzte Gruppe der Syngonie ae, von denen ich die kletternden Porphyrospatha Schottiana, Syngonium peliocladum (Fig. 40) und S. albolineatum untersuchte, zeigt im Bau der Luftwurzeln genau dieselben Merkmale wie die vorige Gruppe, nur besitzt sie gemäß ihrer anderen Lebensweise eine äußere Endodermis mit einem einschichtigen, bald zu Grunde gehenden Velum und in den oberirdischen Luftwurzelteilen Chlorophyll.

Die Secretschläuche im centralen Cylinder liegen meistens zu je zweien auf jeder Seite des Leptoms und fallen durch ihre Größe neben den Elementen des Siebteils auf (Fig. 40).

Die Unterfamilie der Colocasioideae weist in den Wurzeln ihrer Vertreter, soweit untersucht, durch weg Secretschläuche im centralen Cylinder auf, welche bei den meisten Colocasioideen den Siebteilen seitlich anliegen. Die beiden letzten Gruppen (Caladieae und Syngonieae) besitzen Secretschläuche auch in der Rinde. Das Secret ist in dieser Familie mit ziemlicher Sicherheit als ein gerbstoffhaltiger Milchsaft zu erkennen.

VII. Aroideae.

Von der Unterfamilie der Aroideae standen mir nur Vertreter der Gruppe der Areae zur Verfügung, nämlich Arum maculatum, orientale, Sauromatum venosum, Pinellia tuberifera, Spathicarpa sagittifolia, Biarum Bovei, tenuifolium, Arisarum proboscideum und Dracunculus vulgaris, sämtlich Knollengewächse. Alle besitzen eine einfache Oberhaut, zeigen in der Rinde Rhaphiden und (bis auf Spathicarpa und Dracunculus, wo es an reichlichem Material mangelte) im axilen Strang Secretschläuche. Dieselben sind freilich nur sehr spärlich vorhanden und schwer nachzuweisen. Ihre Lage konnte ich nur bei zweien mit einiger Sicherheit constatiren, bei Arisarum lagen sie den Gefäßen, bei Biarum tenuifolium teils den Gefäßen, teils auch den Siebteilen an; eine bestimmte, ausgeprägte Stellung war auch hier nicht zu ermitteln. Die Wurzeln der untersuchten Aroideae zeigen also ebenso wie Stamm- und Blattorgane die systematisch verwendbaren histologischen Merkmale.

VIII. Pistioideae.

Im hiesigen Aquarium schwimmen auf der Oberfläche des Wassers die Blattrosetten von *Pistia Stratiotes*, welche unten zahlreiche lange Faserwurzeln tragen und sich durch stolonenartige Sprosse schnell vermehren. Die Wasserwurzeln von *Pistia* sind von äußerst zierlichem Bau. Der Querschnitt zeigt die Endodermis des centralen Cylinders umgeben von zwei Rindenzelllagen; dann folgen dünne einzellig-fadenförmige Strahlen, welche weite Luftkammern zwischen sich lassen und das innere Rindenparenchym mit dem äußeren (5—6-schichtigen) verbinden. Merkwürdig ist in den Zellstrahlen, welche aus einzelnen Zellen bestehende Streifen bilden, das Vorkommen von Krystalldrusen.

Resultat.

Es sei mir zum Schlusse gestattet, die gemachten Beobachtungen kurz zusammenzustellen und zwar in der Weise, dass ich die einzelnen Teile der Wurzeln der Araceen kurz beschreibe und dann auf das Resultat in Bezug auf das System eingehe.

Die epidermoidale Schicht ist bei den Bodenpflanzen unserer Familie meistens eine einfache Oberhaut. Einige haben aber auch eine mehrschichtige Epidermis; wir finden zwei (Schismatoglottis, Aqlaonema, Dieffenbachia, Hydrosme, Amorphophallus, Schizocasia etc.), drei (Acorus) und selbst vier Schichten (Zamioculcas). Die äußerste Schicht bildet die Wurzelhaare aus, die meistens einfach, selten gabelig verzweigt (Anthurium, Dieffenbachia), immer aber unverdickt sind (im Gegensatz zu vielen epiphytischen Orchideen). An Stelle der Oberhaut tritt bei den epiphytischen Araceen eine Wurzelhülle, Diese Wurzelhülle, als deren bestes Erkennungsmerkmal mit Leitgeb die sie von der Rinde trennende Endodermis anzusehen ist, ist nur bei einigen Anthurium-Arten recht typisch, d. h. aus mehreren Lagen secundär verdickter Tracheiden bestehend. Meistens ist sie zartwandig, selten mehr- (Anthurium, Homalomena), gewöhnlich einschichtig (Anthurium, Culcasia, Monsteroideae, Lasia, Philodendron). Chamaecladon hat ein zweischichtiges Velum, dessen tangentiale Wandungen schwach verdickt sind.

Im späteren Alter und mit dem Eindringen der Wurzelträger in den Boden gehen mit der Wurzelhülle mannigfache Veränderungen vor sich, während sonst, wo eine Epidermis vorhanden, dieselbe gewöhnlich unverändert bleibt, ausgenommen Acorus. Nur bei denjenigen Anthurium-Arten, welche ein mehrschichtiges Velamen radicum aufweisen, sowie bei Homalomena, bleibt dasselbe und zwar nur an den Wurzelträgern länger bestehen. Auch bei Lasia spinosa bleibt das einschichtige Velum unverändert. Alle übrigen epiphytischen Araceen verlieren dasselbe sehr bald, nachdem es angelegt ist. Die Zellwände der toten Zellen vertrocknen, bleiben nicht als wasseraufsaugende Hülle bestehen und lösen sich von der äußeren Endodermis ab. Beim Eindringen in den Boden werfen es alle ab. Die Wurzelhülle der meisten epiphytischen Araceen ist demnach nur entwickelungsgeschichtlich, nicht aber physiologisch als Velamen zu betrachten.

Diese Wurzelhülle wird stets durch eine Schutzscheide von dem Rindenparenchym getrennt. Diese » äußere Endodermis« besteht nur selten (Philodendron) aus regelmäßig abwechselnden hellen, größeren Scheidenzellen mit verkorkten Wänden und kleineren, körnig erfüllten Durchlasszellen. Bei der Mehrzahl der hier in Betracht kommenden Araceen werden mehrere Scheidenzellen nebeneinander und nur hin und wieder von Durchlasszellen durchbrochen gefunden, und Scheiden- wie Durchlasszellen haben gleichen, hellen Inhalt. Erkennbar ist die äußere Endodermis aber leicht an der feinen Strichelung ihrer verkorkten Wände auf Längsschnitten und der Wellung ihrer Wände auf Tangentialschnitten. Verdickung der äußeren Endodermis fand ich nur bei Anthurium-Arten; teils war dieselbe von homogener, teils von körniger, granulirter Struktur (A. Hookeri etc.).

Ebensowenig wie die Wurzelhülle spielt auch diese äußere Endodermis lange ihre Rolle als solche. Bei älteren Wurzelträgern und Wurzeln vieler

Anthurien und Monsteroideen geht dieselbe durch tangentiale Teilung ihrer Scheidenzellen in ein Korkgewebe über, wobei auch lokale Korkbildung in der äußersten Rinde stattfindet. Man könnte also wohl mit einiger Berechtigung sagen: Die Endodermis dieser Araceen ist (mitsamt der äußeren Rinde) in späterem Alter physiologisch als eine Phellogenschicht aufzufassen. Bei Wurzelträgern von Monstera deliciosa verdicken sich einzelne Gruppen in diesem Korkgewebe sklerotisch. Bei Philodendron geht die Endodermis, wenn auch nicht so schnell als das Velum, zu Grunde. Hier übernimmt ein kleinzelliges Hypoderm und die darunter liegende Rinde die Funktion einer Oberhaut; das Hypoderm wird sklerotisch und die darunter liegende Rinde geht in Korkgewebe über. Diese verschiedenartig gebildeten Sklerenchymschichten der epidermoidalen Schicht, sowohl bei Monstera wie bei Philodendron, blättern ab und werden bei Monstera mit dem darüber liegenden Kork abgeworfen; bei Philodendron lösen sich die sklerotisch gewordenen Hypodermschichten als lange Baststreifen los und umgeben, hier und da noch festsitzend, die Wurzelträger, welche so immer noch gegen Knickung geschützt werden. Auch Chamaecladon besitzt ein kleinzelliges Hypoderm, dessen Wandungen später sich schwach verdicken und der Wurzel höhere Biegungsfestigkeit verleihen. — Bei den Bodenpflanzen wird auch die Epidermis oft durch ein Hypoderm verstärkt (Lasioideen, Colocasioideen etc.).

Die Rinde der Wurzeln der Araceen ist bei den Sumpf- und Wasserbewohnern dieser Familie von mehr oder weniger großen Lufträumen durchzogen (Calla, Lasia, Peltandra, Anchomanes, Pistia). Bei den übrigen verdient nur der schon von v. Tieghem beschriebene Bau vieler Colocasioideen, der sich auch bei Monsteroideen, Homalomena etc. findet, hervorgehoben zu werden; hier ist nämlich die innere Hälfte der Zellschichten concentrisch-strahlig angeordnet, während die äußeren Schichten unregelmäßig gelagert erscheinen. Alle oberirdischen Wurzelteile zeigen in der Rinde Chlorophyll, besonders bei den Epiphyten. Stärke wurde in großer Masse bei Chamaecladon gefunden. Krystallbildungen in Gestalt von Rhaphiden besitzen fast alle Araceenwurzeln. Krystalldrusen finden sich bei den Caladieen und Aglaonemen einzeln oder in »Krystallfasern« in der ganzen Rinde zerstreut, bei andern (Anthurium, Dieffenbachia, Rhodospatha etc.) in einem dichten Kreise um das axile Bündel angeordnet. Secret- und Excretbehälter finden sich mannigfach, so einzelne Ölzellen bei Acorus, zahlreiche Gerbstoffzellen bei Anthurium, vielen Monsteroideae, Lasia, Anchomanes, Colocasioideae, Philodendroideae; Secretschläuche (Milchsaft) im oben erwähnten Sinne in der Rinde der Caladieae und Syngonieae; Excretschläuche in Form von Harzgängen bei Homalomena, Chamaecladon und Philodendron. Spicularzellen in den Intercellularräumen der Rinde sind nur bei Monsteroideen (Monstera deliciosa, Rhaphidophora decursiva, Scindapsus pteropoda) vorhanden.

Verdickungen in der Rinde kommen, wenn auch nicht so mannigfach wie bei den epiphytischen Orchideen, doch auch bei den Araceen, und zwar nur bei den Epiphyten häufig vor. Am seltensten sind Verdickungen in der äußeren Rinde; so verdicken sich die äußersten zwei Schichten in älteren Wurzeln von Culcasia Mannii, die äußersten 2—4 Schichten von Spathiphyllum. Häufiger sind schon in der Mitte oder näher der Peripherie der Rinde zerstreute mechanische Elemente und zwar entweder einzelne, verdickte, schwach getüpfelte Zellen (Scindapsus picta, Monstera dimidiata, Stenospermation pompaganense) oder Gruppen solcher Zellen (Culcasia Mannii, Rhodospatha heliconifolia). — Alte Wurzeln von Pothos celatocaulis, Monstera und Rhaphidophora besitzen eine mehr oder weniger starke Rinden-Sklerenchymscheide, welche in einiger Entfernung von der Kernscheide dahinläuft.

Bei vielen Epiphyten endlich werden entweder die innersten Rindenzellgruppen von den Siebteilen allein (Anthurium, Philodendron) oder die ganze innere Rinde sklerotisch (Anthurium, Spathiphyllum, Scindapsus aurea, Rhodospatha, Rhaphidophora); im letzteren Falle beginnt die Sklerose auch erst vor den Siebteilen und ergreift dann die Schichten vor den Gefäßteilen.

Die Kernscheide oder innere Endodermis, welche alle (untersuchten) Araceae besitzen, ist bei der Mehrzahl derselben nur radial verkorkt. Meistens bleibt sie unverdickt. Bei einigen nur (Anthurium, Chamaecladon, Philodendron mit Ausnahme der Gruppe des Ph. speciosum) sind die Scheidenzellen vor den Siebteilen sklerotisch, bei wenigen andern verdickt sich die Scheide in ihrem ganzen Umfange (Alocasia, Colocasia, Caladium, Xanthosoma, Philodendron).

Das axile Bündel zeigt fast durchgängig den typischen Bau: An das einschichtige Pericambium schließen sich die miteinander abwechselnden Gefäß- und Siebteile; die ersteren zeigen an der Peripherie kleine, nach innen zu immer größere Gefäße. Die Siebteile sind klein und bilden rundliche Gruppen auf dem Querschnitt. Nur bei Philodendron sind sie stark radial gestreckt. Das übrige wird von einem Zwischengewebe ausgefüllt derart, dass wir von einem centralen Zwischengewebe oder Mark sprechen können. Nur bei Monstera und zwei einer besonderen Gruppe angehörigen Philodendron-Arten (Phil. bipinnatifidum und speciosum), hin und wieder auch bei einzelnen Colocasioideen, durchsetzen die Gefäße und Siebröhren das ganze Zwischengewebe. Dieses Zwischengewebe verholzt bei allen epiphytischen Araceen mehr oder weniger stark. Nie wurde (im Gegensatz zu manchen Orchideen) Chlorophyll in demselben gefunden.

Bei den untersuchten Calloideen, Lasioideen, Aroideen, Colocasioideen und Philodendroideen finden sich im centralen Gefäßbündelstrang mit geringen Ausnahmen (welche wohl meistens bei günstigerem Material zu beseitigen gewesen wären) Secretschläuche, welche die Leitgewebe begleiten. Diese Secretschläuche sind in der Wurzel unverzweigt, in »geraden Reihen«

angeordnet. Was das Secret in diesen dünnwandigen Schläuchen, welche durch Querwände gegliedert sind, betrifft, so ist dasselbe fast nur bei den Colocasioideen gut als gerbstoffhaltiger Milchsaft erkennbar. Bei den übrigen ist es blasser, weniger körnig und wohl oft ausschließlich Gerbstoff (Lasia). Die Lage der Secretschläuche, soweit dieselbe bestimmt werden konnte, ist keine so ausgeprägte wie bei mehreren Unterfamilien in Stengel und Blattstiel. Meistens begleiten die Secretschläuche die Siebteile, oft aber liegen sie auch den Gefäßteilen an und durchziehen das Zwischengewebe.

Vergleichen wir die in den Wurzeln der Araceae gefundenen Merkmale mit den in Stamm, Blattstiel und Blatt constanten Charakteren, denken wir daran, dass die Wurzeln der untersuchten Pothoideae sich durch das Fehlen von Spicularzellen und Secretschläuchen auszeichnen, dass nur bei Monsteroideae in der Wurzel Spicularzellen, aber keine Secretschläuche zu finden sind, dass alle übrigen Gruppen endlich Secretschläuche besitzen, welche mit den Leitelementen in Beziehung stehen, so dürfen wir wohl sagen, dass im großen und ganzen diejenigen histologischen Merkmale, durch welche sich Stengel und Blatt der einzelnen Unterfamilien des Engler'schen Systems unterscheiden, auch in den Wurzeln wiederkehren, womit also dargethan ist, dass diese in Organen von verschiedenartigster physiologischer Function constanten Merkmale systematischen Wert haben.

Figurenerklärung zu Tafel I.

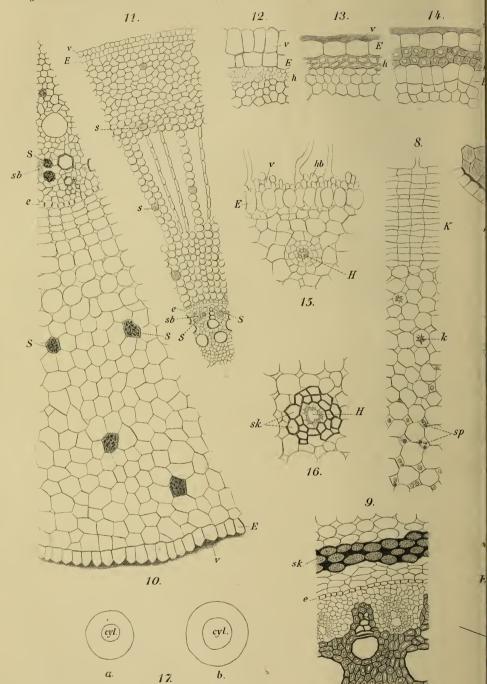
Die Zeichnungen sind mit Hülfe der Zeiss'schen Camera lucida gemacht.

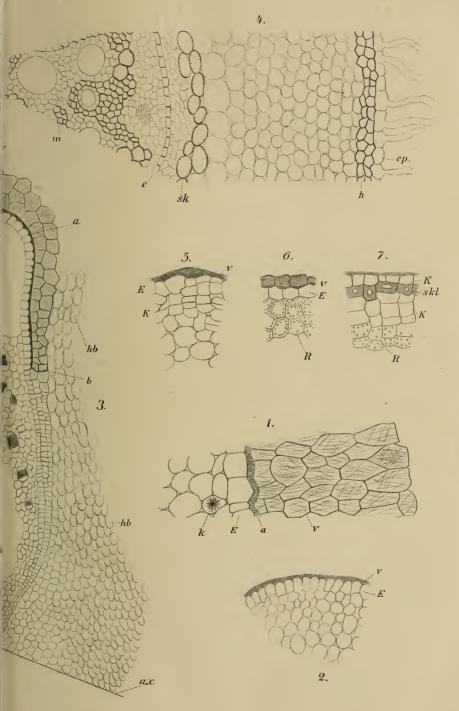
- Abkürzungen: hb Wurzelhaube; ep Epidermis; v Velamen; E Äußere Endodermis; R chlorophyllhaltige Rinde; h Hypoderm; r Rhaphidenschlauch oder -zelle; k Krystalldruse; K Kork; s Secretzelle; S Secretschlauch; H Harzgang; sp Spicularzelle; e Innere Endodermis; cyl centraler Cylinder; m Verdicktes Zwischengewebe; sb Siebteil; sk Sklerenchymscheide; skl Sklerenchymschicht; a Verdickung der Endodermis.
- Fig. 1. Anthurium egregium. Stück eines Querschnitts von einem Wurzelträger; v das typische Velamen, a die granulöse Verdickung der äußeren Endodermis E. $^{175}/_{1}$.
- Fig. 2. Anthurium fissum. Querschnitt durch einen alten Wurzelträger, v das vertrocknete Velamen. $^{175}/_1$.
- Fig. 3. Anthurium spec. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt eines Trägers, die Entwickelung des Velamens v und der äußeren Endodermis E, sowie den Beginn der Verdickung der tangentialen Außenwand der Endodermis und den Anfang der secundären Faserverdickung b zeigend. ax ideale Axe des Trägers. 97/1.
- Fig. 4. Pothos celatocaulis. Stück des Querschnitts einer Wurzel; sk Rindensklerenchymscheide, m verdicktes Zwischengewebe. 175/1.

- Fig. 5. Monstera pertusa. Stück eines Querschnitts von einem Träger. Velamen gänzlich vertrocknet. Endodermis und darunter liegende Rinde geht in Kork über. 175/1.
- Fig. 6. M. pertusa, Stück aus demselben Querschnitt wie Fig. 5. Die Endodermis ist noch intact; das Velamen beginnt zu vertrocknen. 175/1.
- Fig. 7. M. pertusa, Stück aus demselben Querschnitt wie Fig. 5. Velamen und Endodermis sind durch Kork nebst eingelagerter Sklerenchymschicht ersetzt. 175/1.
- Fig. 8. M. deliciosa. Peripherischer Teil eines Querschnitts durch einen alten Träger. sp Spicularzellen. 97/1.
- Fig. 9. M. deliciosa. Stück desselben Querschnitts wie Fig. 8; sk Rindensklerenchymscheide. $^{97}/_{1}$.
- Fig. 40. Syngonium podophyllum. Segment eines Querschnitts einer Luftwurzel. S Secretschläuche im Bündel und in der Rinde. $^{175}/_{1}$.
- Fig. 44. Lasia spinosa. Teil eines Querschnitts einer älteren Wurzel; s Secretzellen, S Secretzelläuche. $^{52}/_{1}$.
- Fig. 42. Fig. 43. Fig. 44.

 Philodendron Imbe, Periphere Teile von drei verschiedenen Querschnitten eines und desselben Trägers, den Verlauf der Bastbildung zeigend. 230/1.
- Fig. 45. Phil. crassinervium. Teil eines Querschnitts durch einen Träger, nahe der Spitze. H Harzgang. $^{175}/_{1}$.
- Fig. 46. *Phil. crassinervium*. Teil eines Querschnitts durch einen Träger, weiter von der Spitze entfernt; *sk* Sklerenchymscheide um den Harzgang. $^{175}/_{1}$.
- Fig. 47. Monstera deliciosa. a) Haft-, b) Nährwurzel. 1/1. S. Text p. 19.







elmann, Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanische Jahrbücher für Systematik,

<u>Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie</u>

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: 9

Autor(en)/Author(s): Lierau Max

Artikel/Article: Über die Wurzeln der Araceen 1-38