Botanisches Centralblatt REFERIRENDES ORGAN

für das Gesammtgebiet der Botanik des In- und Auslandes.

Herausgegeben unter Mitwirkung zahlreicher Gelehrten

Dr. Oscar Uhlworm und Dr. F. G. Kohl

in Cassel

in Marburg

Nr. 49.

Abonnement für das halbe Jahr (2 Bände) mit 14 M. durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

 1899_{-}

Die Herren Mitarbeiter werden dringend ersucht, die Manuscripte immer nur auf einer Seite zu beschreiben und für jedes Referat be-Die Redaction. sondere Blätter benutzen zu wollen.

Wissenschaftliche Originalmittheilungen.*)

Ueber die Entwicklungsgeschichte des interxylären Leptoms bei den Dicotyledonen.

Bruno Leisering

in Pankow bei Berlin.

Mit 3 Tafeln.

(Fortsetzung.)

Salvadoraceen.

Hier schliesst sich nun ungezwungen die von Kolderup-Rosenvinge1) untersuchte Salvadora persica L. an, deren holzständige Leptombündel, wie schon aus den Abbildungen in der citirten Arbeit hervorgeht, die grösste Aehnlichkeit mit den eben bei den Loganiaceen beschriebenen besitzen. Der dänische Autor glaubt mit Sicherheit für die genannte Species behaupten zu können, dass die interxylären Leptominseln nach innen abge-

^{*)} Für den Inhalt der Originalartikel sind die Herren Verfasser allein

¹⁾ Kolderup-Rosenvinge, Anatomisk Undersøgelse af Vegetationsorganerne hos *Salvadora*. (Oversigt over det k. Danske Vid. Selskabs Forhandl. 1880.)

schieden werden. Er stützt diese Behauptung zunächst darauf, dass bei Beginn der Abscheidung die Leptomelemente dem Xylem direct aufgelagert würden, also dazwischen kein Cambium vorhanden sei, welches die Abscheidung nach aussen vollziehen könne, und ferner giebt er an, dass er auf Serienquerschnitten gesehen habe, wie sich allmählich die Gruppe in den Holzkörper hineinsenke, wobei immer das Cambium über der Gruppe sich befunden habe und allmählich weiter nach aussen gegangen sei. Es folge daraus mit Nothwendigkeit, dass die Gruppen centrifugal, d. h. vom Cambium aus nach innen, abgesehieden werden. Wir werden nachher die Stichhaltigkeit dieser Gründe beleuchten. Erwähnt mag werden, dass als Kolderup seine Untersuchungen veröffentlichte, die ersten Arbeiten noch nicht erschienen waren, welche die de Bary'schen Behauptungen z. Th. widerlegten. Er nimmt daher auch für die Nyctaginaceen und Mesembryanthemum Arten noch Abscheidung nach innen an.

Scott und Brebner 1) bestätigen auf Grund eigener Untersuchungen die Ansicht Kolderup's, auch für sie ist die Abscheidung des Leptoms nach innen bei Salvadora über allen Zweifel erhaben. Auch Chodat2) führt Kolderup's Arbeit an, die er jedoch nur aus dem Referat der englischen Forscher kennt, und er begnügt sich, die Ansicht des Dänen oberflächlich zu bestätigen, offenbar ohne sich indess der Schwierigkeiten bewusst geworden zu sein, die einer sicheren Entscheidung entgegenstehen.

Was nun die anatomische Beschaffenheit von Salvadora anbetrifft, so ist dieselbe durch die eitirten Arbeiten hinreichend festgestellt. Ieh will nur hervorheben, dass unter der nicht sehr dicken primären Rinde in regelmässigen Abständen von einander grosse, massige Stränge von primärem Bast verlaufen, die im Querschnitt ungefähr isodiametrisch sind. Unterhalb derselben liegen stets nicht sehr beträchtliche Leptomelemente, dann folgt der ziemlich breite Verdickungsring. Dieser war, wie überhaupt alle zarten Elemente an meinem Herbarmaterial vorzüglich aufgeweicht, so dass ich das Fehlen frischer Pflanzen wenig vermisste. Auf den Cambiumring folgt nach innen das Holz mit zahlreichen, grossen interxylären Leptominseln, die meist einen tangential ovalen Umfang besitzen. Dieselben zeigen, wie Chodat bereits hervorgehoben hat, Beziehungen zu Gefässen, indem diese stets den Gruppen auf der Innenseite anliegen.

Die Reihen des Leptoms lassen sich nun sowohl auf der Aussenwie auf der Innenseite vorzüglich in's Xylem hinein verfolgen (s. Taf. II. Fig. 14), ja auf der Aussenseite scheint dies manchmal noch besser der Fall zu sein, als innen. Dies kommt daher, dass die Aussenseite der Gruppe, ähnlich wie bei Combretum, mehrere, 3-4 Schichten vorzüglich gereihter, zartwandiger Elemente zeigt,

l. c. (Ann. of Bot III.p. 296.)
 l. c. (Atti del congresso botanico. p. 151.)

die keinen typischen Leptomcharakter besitzen, sondern ziemlich grosslumig sind, während auf der Innenseite sich zwar auch zwei bis drei ähnliche Zelllagen befinden, deren Reihung nach innen in's Xylem aber deswegen gestört ist, weil, wie erwähnt, gleich

die grossen Gefässe darunter liegen.

Was nun Kolderup's Behauptung anbetrifft, dass das Leptom oft direct dem Xylem auf der Innenseite der Gruppen bei ihrer Abscheidung aufgelagert werde, was er auch in einer seiner Figuren darstellt, so kann ich nur erklären, dass ich ein solches Bild, wie er es zeichnet, nie, trotzdem ich Dutzende von Präparaten genau musterte, gefunden habe. Ich habe vielmehr stets constatiren können, dass in den fertigen Gruppen das Leptom innen vom Xylem mindestens durch 1, in den allermeisten Fällen durch 2-3 zartwandige Zellen getrennt ist, die noch cambialen Charakter tragen. Jedoch würde sich auch seine Abbildung noch so erklären lassen, dass die eine Schicht, die er zwischen dem Gefäss und der kleinen Leptomgruppe zeichnet, eine noch

theilungsfähige Cambiumzelle ist.

Was das andere Argument Kolderup's anbetrifft, dass er auf Serienschnitten allmählich das Cambium weiter nach aussen habe rücken sehen, so ist mir zunächst nicht ganz klar, wie er das eigentlich meint. Da nämlich die Internodien absolut keine konische Zuspitzung nach oben zeigen, so ist mir unwahrscheinlich, dass eine derartige Einsenkung im Laufe eines Internodiums wirklich möglich ist. Er giebt auch nicht an, auf welchen Raum sich seine Serienschnitte ausgedehnt haben, ob auf die Länge eines ganzen Internodiums oder nur auf einige Millimeter. Um jedoch sieher zu gehen, habe ich in einem längeren, etwa 3 mm. dieken Internodium in Abständen von je einigen mm. übereinander Schnitte gemacht und dieselben sorgfältig verglichen. Dabei stellte es sich heraus, dass die Entfernung der Gruppen vom Cambium in radialer Richtung sich nicht oder nur ganz unbedeutend änderte, dass dagegen in tangentialer Richtung die Stellung der Leptombündel sich sehr verschob, dass sie seitlich zusammenrückten, sich etwas vergrösserten im Querschnitt u. s. w. Ich folgere hieraus also, dass es kaum möglich sein wird, die Einsenkung eines solchen Leptombündels in das Holz im Laufe eines Internodiums zu beobachten.

Was nun aber die Bündel anbetrifft, die gerade in Abscheidung begriffen sind, so habe ich nicht sehen können, dass jemals das Leptom nach innen zuerst dem Xylem aufgelagert würde, oder dass etwa die zwischen beiden liegenden Schichten zuerst abgeschiedenes Phloëmparenehym seien, sondern diese Elemente machten vielmehr immer den Eindruck eines thätigen Cambiums. Man muss sich übrigens hüten, die oben erwähnten, unter den primären Bastgruppen liegenden Phloëmelemente, die stets ausserhalb des Cambiums bleiben, mit den in Entwicklung befindlichen Inseln zu verwechseln. Eine Ueberbrückung konnte deshalb nicht sieher eonstatirt werden, weil, wie oben erwähnt, der meristematische Verdickungsring eine ziemlich grosse Breite

besitzt, also auch noch ausserhalb der neu abgeschiedenen Leptomgruppen stets ganz eambiale Elemente liegen. Wann also das alte Cambium zu functioniren aufhört, und wann das neue aussen seine Holz bildende Thätigkeit beginnt, ist schwer zu sagen. Das alte Cambium scheint auch nach Einschliessung der Gruppen in das Holz noch etwas sporadisch thätig zu sein, da eine, wenn auch nicht starke Obliteration in den älteren Gruppen eintritt. Dennoch kann diese möglicherweise, wie Scott und Brebner¹) wollen, auch von der nachträglichen Theilung überhaupt aller, beliebiger Elemente herrühren, was ich nicht zu entscheiden vermag.

Auf Längsschnitten stellt sich heraus, dass in den fertigen Gruppen die äusseren wie die inneren an das Xylem grenzenden, zartwandigen Elemente in der Mehrzahl prosenchymatisch sind. Nur die äusserste und die innerste Schicht scheint sich später in Parenchym zu verwandeln. Die Wände der inneren Zellen, also des früheren Cambiums, waren sehr schön durch die wenigen Holzparenchymzellen in die Diaphragmen der Gefässe hinein zu verfolgen, jedoch entsprachen meist die Diaphragmen ausserhalb der Gruppe denen innerhalb derselben, so dass aus den oben für die Loganiaceen ausgeführten Gründen in den Längsschnitten keine Bestätigung unserer Schlüsse gefunden werden kann. Auch hier waren gut ausgebildete Siebplatten in den Inseln leicht zu finden.

Scott und Brebner geben an, dass auch in den Wurzeln interxyläre Leptomstränge verlaufen. Dieselben seien ebenfalls nach innen abgeschieden, aber hier differenzirten sich die Siebröhren erst nachträglich aus dem abgeschiedenen Gewebe. Diese Angabe konnte ich wegen Mangels an geeignetem Material

nicht nachprüfen.

Um vielleicht ein Vergleichsobject mit Salvadora zu finden, untersuchte ich die derselben Familie angehörigen Azima tetracantha Lam. und Monetia barlerioides Herit., von beiden etwa 3-4 mm. dicke Stücke. Beide zeigten jedoch kein interxyläres Leptom. Dagegen soll sich nach Radlkofer²) Dobera ähnlich verhalten, wie Salvadora.

Solanaceae, Gentianaceae und Acanthaceae.

Ebenfalls nach aussen vom Cambium abgeschieden und überbrückt werden nach meinen Untersuchungen wahrscheinlich die sehr kleinen interxylären Leptomgruppen in den Wurzeln von Scopolia und vielleicht auch die in den Stengeln von Chironia und Barleria; jedoch werde ich diese Pflanzen des Zusammenhangs wegen erst im 2. Theil behandeln.

Goodeniaceae.

Die Goodeniaceen schliessen sich an die bisher behandelten Fälle zwar insofern an, als bei ihnen ebenfalls nach aussen abgeschiedene holzständige Leptomgruppen vorkommen. Jedoch tritt

²⁾ L. Radlkofer, Ein Beitrag zur afrikanischen Flora. (Abhandl. d. naturw. Vereins zu Bremen. 1884.)

Leisering, Ueber die Entwicklungsgeschichte des Leptoms.

hier die Anomalie in sehr beschränkter und modificirter Form auf. Wie nämlich Vesque1) in seiner Beschreibung von Goodenia ovata angiebt, versenken sich nur einige von den primären Bündeln in das Holz durch Auftreten eines extrafascicularen Cambiums. Bevor diese Einsenkung eintritt, ist bereits ein normales Cambium kurze Zeit lang thätig gewesen, und da der neue Cambiumstreifen, der im Pericykel auftritt, seitlich an das interfasciculare Meristem sich anschliesst, so werden also die betreffenden primären Leptomgruppen xylemständig. Später functionirt aber das Cambium durchaus normal, es treten keine weiteren holzständigen Leptomstränge auf.

Die nun noch folgenden beiden Familien gehören ebenfalls hierher, denn sie besitzen nach aussen abgeschiedenes holzständiges Leptom. Jedoch kommt die Einschliessung in ganz anderer Weise zu Stande, als bei allen bisher betrachteten Pflanzen, mit denen die jetzt zu besprechenden daher nur lose zusammenhängen.

Apocynaceae.

Ueber Condylocarpum sagt Solereder²), dass sich zunächst überall an der Öberfläche des Holzumfanges tiefe Furchen bilden, an deren Grunde sich das Cambium hinzieht. Später werden dieselben "vom Holzzuwachs bedeckt und neue Furchen entstehen am Rande des letzteren, um bald dasselbe Schicksal zu erfahren". Die so entstehenden holzständigen Phloëmgruppen sind in Folge dieser Entwicklung radial sehr verlängert. Aus dieser Beschreibung und dem beigegebenen allerdings nur schwach vergrösserten Querschnittsbild entnehme ich, dass die Abscheidung des Leptoms, wie bei allen bisher betrachteten Pflanzen, aussenseitig ist. Es tritt dagegen hier nicht eine Ueberbrückung durch das Auftreten eines neuen Cambiumstreifens ein, sondern es kommt vielmehr eine Ueberwucherung dadurch zu Stande, dass an den äusseren Seiten der Furche das schräg liegende Cambium beiderseits auf die Seiten mehr Holz ablagert, als weiter innen. Dadurch nähern sich aussen die Holztheile auf den Flügeln, indem die zwischenliegenden Elemente zur Seite oder zusammengedrückt werden, jedenfalls aber sich nicht selbst theilen. Schliesslich vereinigen sich die überwallenden Holzelemente in der Mitte wieder. So entsteht die Zuspitzung der Leptomgruppen an ihrer äusseren Seite, die auf Solereder's Abbildung ersichtlich ist.

Diese Deutung beruht allerdings nicht auf eigenen Beobachtungen. Sie wird jedoch gestützt durch das, was Schenck

über die nun folgende Pflanze aussagt.

Bignonia cea e.

Mit Condylocarpum vergleicht Schenck3) die B. Pithecoctenium phaseoloides (Bignonia phaseoloides Cham.). Hier sind

¹⁾ J. Vesque, Anatomie comparée de l'écorce. (Ann. d. sc. nat. Bot. Sér. VI. Tom. II. 1875. p. 146.) — Ders. Note sur l'anatomie du Goodenia ovata. (Ann. d. sc. nat. Bot. Sér. VI. Tom. III. p. 312.)

2) Solereder, System. Anat. p. 602.

3) l. c. p. 224.

zuerst vier tiefe, schmale Furchen von Leptom vorhanden, die fast bis in's Centrum des Querschnittes hineinreichen, wie dies ja bekanntlich oft bei den Bignoniaceen vorkommt. Nach Schenck tritt aber hier nun noch folgende Anomalie hinzu: "Im weiteren Verlauf des Dickenwachsthums erbreitern sich aber die Cambien der Holzvorsprünge seitlich nach den Furchen zu, vereinigen sich vollständig, indem die beiden Grenzmarkstrahlen zusammenlaufen, und schliessen somit die vier nach aussen sich auskeilenden Bastplatten vollständig in den Holzkörper ein." Dies wiederholt sich öfter. Leider giebt auch er keine anatomische Zeichnung, sondern nur eine kleine Skizze auf Taf. XI, Fig. 158. Aehnliche Einschliessungen sind, jedoch ohne jede entwicklungsgeschichtliche Angaben, schon von Fritz Müller bei der Bignoniacee Haplolophium angezeigt.

II. Theil.

Nachträgliche Differenzirung in zartwandig gebliebenem, nach innen abgeschiedenem Parenchym.

In betreff der Reihenfolge der Familien gilt dasselbe, was im Anfang des ersten Theiles gesagt wurde. Wir beginnen wiederum mit den Pflanzen, die uns unseren zweiten Typus am klarsten und unzweideutigsten zeigen.

Pflanzen mit fleischigen Wurzeln.

Weiss¹) hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass oft in fleischigen Wurzeln im Holz in beträchtlicher Entfernung vom Cambium nachträglich gewisse zartwandig und unverholzt gebliebene Parenchymzellen sich theilen und einen Phloëmstrang bilden. Dieser kann sich öfter auch noch mit einem Cambium rings umgeben, welches nach seinem Centrum zu dem zuerst aufgetretenen Leptom neue Elemente auflagert, nach aussen dagegen Xylem bildet. Die Reihe der Familien, in deren Wurzeln solche nachträgliche Bildung von Leptom stattfindet, wurde später von einigen anderen Forschern ergänzt, so dass sie heute folgende Familien umfasst:

1. Cruciferae.

Wie Weiss nachwies, treten bei Cochlearia Armoracia L., Brassica Napus L. var. esculenta DC., Brassica Rapa L., Raphanus sativus L. und dessen var. Radiola DC. in den Wurzeln, z. Th. auch in den Rhizomen nachträglich "tertiäre" Gefässbündel mit centralem Leptom und peripherischem Xylem auf. Schon in der Einleitung haben wir darauf hingewiesen, dass Weiss ausdrücklich feststellt, dass eine Abscheidung dieser Gruppen seitens des Cambiums ausgeschlossen sei. Dennoch spricht Chodat²) in diesem Falle, wie überhaupt in allen denen, wo Weiss oder andere diesen Modus der Entwicklungsgeschichte nachgewiesen

¹⁾ l. c. (Flora 1880.)

²⁾ l. c. Atti del congresso botanico.

haben, oder wo er selbst ihn nachweist, von einer Abscheidung von Phloëm, von Siebröhren ("tubes criblés") nach innen seitens des Cambiums. Er bringt da zwei ganz heterogene Dinge durcheinander.

Die von Weiss an Cruciferen angestellten Beobachtungen sind unwidersprochen geblieben. Ich habe ebenfalls wenig die Entwicklungsgeschichte Betreffendes hinzuzufügen. Ich möchte nur erwähnen, dass es mir erst nach der Untersuchung mehrerer Exemplare von Cochlearia armoracia L. mit bis zu 2 cm im Durchmesser erreichenden Wurzeln gelang, bei einer solchen tief im Holz vereinzelt kleine interxyläre Leptomgruppen zu entdecken, die sich auch noch nicht mit Reihencambium umgeben hatten, während Weiss ausdrücklich bemerkt, dass diese Gruppen schon ziemlich früh aufträten, und dass z. B. in einer 6 mm. dicken Wurzel sehon viele derartige secundäre Bildungen vorhanden gewesen seien. Da ich alle Exemplare, die ich untersuchte, aus dem botanischen Universitätsgarten vom selben Beet bezog, so vermuthe ich, dass vielleicht verschiedene Vegetationsbedingungen die Ursache dieses auffälligen Unterschiedes in der Struktur der Wurzeln sind. Experimentelle Untersuchungen hierüber liegen noch nicht vor, sie würden gewiss interessante Resultate liefern.

2. Cucurbitaceae und 3. Campanulaceae.

Für Bryonia dioica Jacqu. 1) und Campanula pyramidalis L. 2) wies Weiss dasselbe nach, wie für die genannten Cruciferen. Möbins³) bestätigt seine Angaben für Bryonia dioica.

4. Oenotheraceae und 5. Lythraceae.

In der schon mehrfach eitirten Arbeit4) giebt Weiss auch für Oenothera biennis L. und Epilobium hirsutum L. und angustifolium L. eine ähnliche nachträgliche Bildung von sehr kleinen Phloëmgrüppchen im Holze an. Jedoch bildet sich um diese Gruppen, die bei Oenothera auf dem Querschnitt meist nur den Flächenraum von 1, 2, selten mehr Xylemzellen bedecken, kein Reihencambium. Auch hier bemerkt Weiss ausdrücklich, dass diese Bildung eine nachträgliche ist. Dies widerruft er jedoch in seiner späteren Arbeit, 5) in der er die gefundenen Ergebnisse auch auf die anderen Oenothera-Arten ausdehnt: "Ich habe mich aber nunmehr überzeugt, dass sie (sc. die Phloëmbildungen) direkt vom Reihencambium aus gebildet werden und zugleich mit der Verholzung der Gefässe ihre Ausbildung erlangen.

 ¹⁾ l. c. p. 109.
 2) J. E. Weiss, Das markständige Gefässbündelsystem einiger Dicotyledonen in seiner Beziehung zu den Blattspuren. (Bot. Centralbl. XV.

^{1883.} Theil III. p. 393.)

3) Möbius. Ueber das Vorkommen concentrischer Gefässbündel mit centralem Phloëm und peripherischem Xylem. (Ber. der Deutschen bot.

Ges. V. 1887. p. 8.)

4) Anat. u. Physiol. fleischig verdickter Wurzeln. p. 99 und 101. 5) Das markständige Bündelsystem. p. 409.

Einige Jahre später hat unabhängig von Weiss Fremont 1) ebenfalls Oenothera-Arten und bald darauf Lythrum Salicaria untersucht und hat in beiden Fällen gefunden, dass die kleinen Grüppchen entstehen "par différenciation locale du parenchyme ligneux secondaire". Leider giebt die Verfasserin keine Zeichnungen zur Bestätigung ihrer Angaben. Auch Chodat,2) der sonst sehr geneigt ist, in zweifelhaften Fällen für die Abscheidung von Leptom als solchem nach innen zu plaidiren, muss hier zugeben, dass die Siebröhren sich erst nach einer gewissen Zeit differenziren.

Auch aus den Zeichnungen von Weiss in seiner ersten Arbeit geht die nachträgliche Bildung der Siebgruppen meiner Ansicht nach mit Sicherheit hervor. Es mag ja wohl vorkommen, dass diese Umwandlung des Parenchyms manchmal schon etwas frühzeitig beginnt, also bald, nachdem das Cambium überhaupt die Elemente abgeschieden hat; in diesen Fällen ist dann jedoch die nachträgliche Differenzirung nur nicht so ausgeprägt, wie meistens, jedoch darf man deshalb noch nicht von einer Abscheidung nach innen sprechen.

(Fortsetzung folgt.)

Ueber die Functionen der Luftwurzeln.

Von Dr. A. Nabokich in

St. Petersburg.

Mit 1 Doppeltafel.

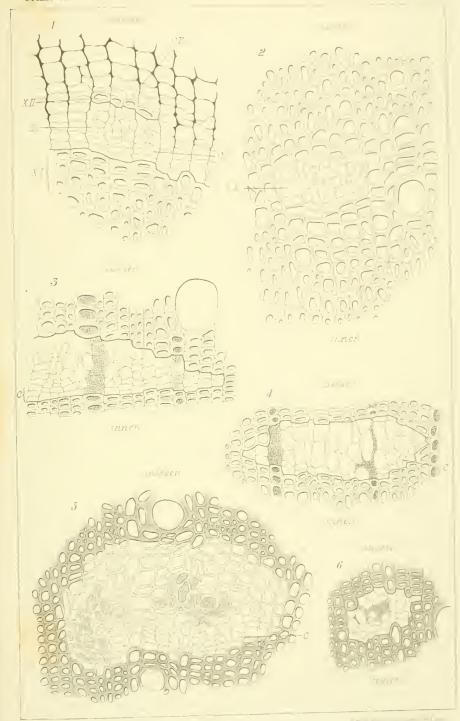
(Fortsetzung.)

Diese von uns constatirte Thatsache kann schon aus dem Grunde nicht ignorirt werden, dass viele Epiphyten in ihrem Drange zum Lichte es versuchen, die schützende Blattdecke der Tropenwälder zu verlassen. Wenn sie hierbei doch des Thaues bedürfen, woran doch kaum zu zweifeln ist, so müssen sie als Bewohner von Baumgipfeln, Felsen etc. mit einer ganz besonderen Einrichtung zum Aufsaugen des Thaues und dessen Zuführung zu ihrem Wurzelsystem ausgestattet sein. In der Litteratur über epiphytische Orchideen finden wir sonderbarer Weise keine besonderen Angaben über eine derartige Anpassung, wahrscheinlich aus dem Grunde, dass eine zu übertriebene Vorstellung über die Function des Velamens herrschte. Erst ganz kürzlich wurde folgende im höchsten Grade interessante Beobachtung

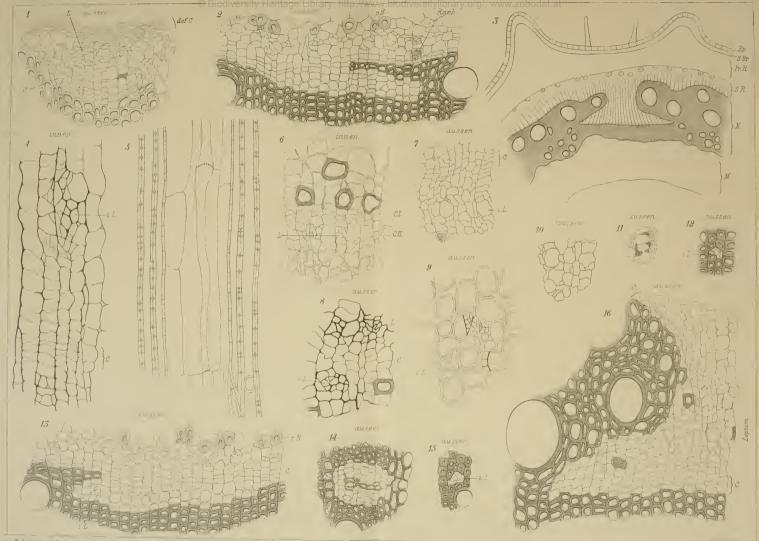
p. 448.)

¹⁾ Mlle. A. Fremont, Sur les tubes criblés extra-libériens dans la racine des Oenothéracées. (Journ, de Bot. V. 1891, p. 194.)
Dies. Note sur les tubes cr. ext.-lib. de la racine des Lythrum. (ebenda-

²⁾ Atti del congresso botanico. p. 147.



B. Leisering del.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Centralblatt

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: 80

Autor(en)/Author(s): Leisering Bruno

Artikel/Article: <u>Ueber die Entwicklungsgeschichte des interxylären</u>

Leptoms bei den Dicotyledonen. (Fortsetzung.) 369-376