

(Arbeit aus dem Laboratorium für allgemeine Botanik und Pflanzenphysiologie
der Universität Zürich.)
(No. 4.)

Entwicklung der Beiwurzeln einiger dikotylen Sumpf- und Wasserpflanzen.

Von
Dr. Friedrich Wettstein.

Mit Tafel I—III u. 9 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Die Organisation des Pflanzenkörpers steht in engster Beziehung zu den äußern Lebensverhältnissen; Erde, Luft, Wasser, Licht und Wärme bedingen und modifizieren die äußere und innere Gestaltung seiner Teile. Unter diesen Faktoren ist keiner, dessen Einfluß in der Struktur der Organe in dem Maße hervortritt, wie der des Wassers. Es zeigt sich daher der Zusammenhang zwischen äußerer und innerer Gestaltung und den Bedingungen der Außenwelt in besonders prägnanter Weise bei den Sumpf- und Wasserpflanzen.

Im Wurzelsystem derselben manifestiert sich der Einfluß des Mediums namentlich durch eine Reihe von Reduktionserscheinungen. Da das nasse Substrat ein langsames Absterben der ältern Sproßteile bewirkt, geht auch die Hauptwurzel zu Grunde. Sie wird ersetzt durch die bei den Autoren unter dem Namen Beiwurzeln, Adventivwurzeln, racines latérales, bekannten Organe. Die Ausbildung dieser Beiwurzeln läßt uns in mehrfacher Hinsicht die reduzierende Einwirkung des Wassers erkennen. Schon bei den Sumpfpflanzen ist die Verzweigung der im wasserreichen Boden wachsenden Wurzeln eine geringe; mit zunehmender Feuchtigkeit nimmt die Zahl und Größe der Wurzelhaare ab, da jene eine Erleichterung der Zufuhr von Wasser und Nährstoffen zur Folge hat. Bei den Wasserpflanzen sind die Beiwurzeln immer unverzweigt; sie entbehren meist der Wurzelhaare. Ebenso sind die Wasser leitenden Elemente ihrer Leitbündel mehr oder weniger stark rückgebildet. Die Beiwurzeln scheinen hier nur noch als Haftorgane zu dienen,¹⁾ da die vom Wasser umspülten Pflanzen mit ihrer ganzen Oberfläche zur Aufnahme von Wasser befähigt sind. Der Prozeß der Rückbildung erreicht seinen Höhepunkt bei denjenigen Pflanzen, welche ihr Wurzelsystem gänzlich eingebüßt haben, wie *Ceratophyllum*.

¹⁾ Schenck, H., Die Biologie der Wassergewächse. 1886. Seite 10.

2 Wettstein, Entwicklung der Beiwurzeln dikotyler Sumpfpflanzen.

Der Ursprung und das Wachstum der Beiwurzeln ist schon vor längerer Zeit Gegenstand von Untersuchungen gewesen; doch weichen die Ansichten der Autoren noch in manchen Fragen von einander ab, so daß eine neue, einläßliche Untersuchung der Verhältnisse wünschenswert erscheint. Die vorliegende Arbeit soll einen Beitrag zur entwicklungsgeschichtlichen Kenntnis der Beiwurzeln liefern.

Es empfiehlt sich, der Besprechung der Literatur über die Beiwurzeln, sowie der Ergebnisse unserer eigenen Untersuchungen eine kurze Darstellung der Bildung der Seitenwurzeln vorzuschicken.

Schon Nägeli und Leitgeb¹⁾ haben über den Ort der Entstehung und die Art des Wachstums der Seitenwurzeln von Phanerogamen ausführliche Mitteilungen gemacht. Der Herd dieser Bildungen liegt im Perikambium der Wurzel. Bei *Pontederia crassipes* besteht die Anlage einer Seitenwurzel aus vier sich radial streckenden Perikambiumzellen. Die mittleren zwei Zellen wachsen am stärksten und teilen sich tangential. Die äußeren Hälften wachsen lebhafter und entwickeln sich zu zwei Zellkomplexen, deren stärkere Entwicklung „den Anfang der jungen Wurzel darstellt“, welche somit zwei Scheitelzellen besitzt. Es scheint jedoch, daß im Laufe der weiteren Entwicklung einer der beiden Komplexe die Oberhand gewinnt und den andern verdrängt, so daß dann die junge Wurzel mit einer einzigen Scheitelzelle wächst. Der die Anlage bedeckende Teil der innersten Rindenschicht spaltet sich zwei- bis dreimal tangential und erzeugt so die Wurzelhaube, die also hier ein vom Wurzelkörper ganz unabhängiges Gebilde ist. Nägeli und Leitgeb bezeichnen dasselbe als unechte Wurzelhaube.

Bei *Oryza sativa*²⁾ entsteht die Wurzelanlage aus den zwischen zwei primordialen Gefäßsträngen gelegenen Perikambiumzellen. Im Querschnitt durch die Mutterwurzel sieht man von der Anlage gewöhnlich drei Zellen. Durch wiederholte Querteilungen entstehen daraus ebenso viele radial gestellte Reihen. Die äußere Endzelle der mittleren Reihe trennt nach außen eine Kappenzelle ab, welche sich zur Wurzelhaube entwickelt; der innere Teil der genannten Zelle fungiert als Scheitelzelle, indem sie zur Längsachse der Wurzel schief geneigte Segmente abschneidet, die den Wurzelkörper aufbauen. Neben der aus der erwähnten Kappenzelle entstehenden inneren Wurzelhaube entsteht aus der innersten Rindenschicht eine äußere Wurzelhaube.

In einigen Punkten wurden die Ansichten Nägelis und Leitgebs durch Angaben von Reinke modifiziert, der die Entstehung der Seitenwurzeln an *Trapa natans*³⁾ verfolgt hat. Eine Gruppe von Zellen des Perikambiums teilt sich tangential.

¹⁾ Nägeli, C., und Leitgeb, H., Entstehung und Wachstum der Wurzeln. (Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik von C. Nägeli. Heft 4. 1886. Seite 139.)

²⁾ op. cit. Seite 141.

³⁾ Reinke, J., Untersuchung über Wachstumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel. (Hansteins botanische Abhandlg. Heft 3. 1871. Seite 32.)

Aus der äußern Schicht entsteht das Dermatogen; durch eine gleichsinnige Teilung der innern Reihe gehen aus dieser Periblem und Plerom hervor. Was uns hier vor allem interessiert, ist die von Reinke gegenüber Nägeli und Leitgeb konstatierte Tatsache, daß das Spitzenwachstum der Seitenwurzeln „nirgends und auf keiner Entwicklungsstufe von einer Scheitelzelle im Sinne der Kryptogamen eingeleitet wird“.¹⁾

In einem wichtigen Punkte hat sich aber Reinke geirrt, wie Janczewski²⁾ nachwies. Die Teilungen, die im Perikambium zur Anlage einer Seitenwurzel führen, erfolgen nicht zentripetal. Die erste tangentielle Teilung schneidet nach innen die Pleromschicht ab; die äußere Schicht teilt sich ihrerseits wieder tangential in zwei Schichten, aus der äußern entwickelt sich das Dermatogen, aus der innern das Periblem. Janczewski unterscheidet fünf Typen der Entstehung der Seitenwurzeln, je zwei für die Monokotylen und Dikotylen und einen für die Gymnospermen.

Beim ersten Typus (*Pistia Stratiotes*) entsteht aus dem Perikambium durch tangentielle Teilung die Rinde und der Zentralzylinder. Aus der innersten Rindenschicht der Mutterwurzel sondert sich durch eine tangentielle Teilung einerseits die Epidermis und andererseits eine kalyptrogene Schicht, welche die Kappen für die Wurzelhaube liefert.

Beim zweiten Typus (*Zea Mays*) entsteht die Rinde und der Zentralzylinder durch tangentielle Segmentierung der Perikambiumschicht. Von den Rindenzellen, welche den Scheitel der Anlage einnehmen, lösen sich drei oder vier los und bilden die kalyptrogene Schicht, welche den innern Teil der Haube erzeugt, während der äußere Teil derselben sich durch tangentielle Teilungen der Endodermis des Mutterorganes bildet. Als Epidermis betrachtet Janczewski die äußerste Reihe der Rinde.

Den Entwicklungsgang des dritten Typus weisen die meisten Dikotylenwurzeln auf. Durch die erste tangentielle Teilung des Perikambiums wird nach innen die Initialschicht des künftigen Zentralzylinders abgeschieden; durch eine zweite tangentielle Teilung zerfällt die äußere Reihe in die Initialschicht der Rinde und in die kalyptrogene Schicht. Diese trennt tangential die Kappen der Haube ab; an den Seiten, wo sie ungeteilt bleibt, verwandelt sie sich in die Epidermis. Die Schutzscheide der Mutterwurzel liefert den äußern Teil der Haube.

Den Entwicklungsgesetzen des vierten Typus folgen die Papilionaceen und Cucurbitaceen. Das Perikambium erzeugt nur den Zentralzylinder, während die Endodermis und eine oder zwei benachbarte Rindenschichten der Rinde der Seitenwurzel den Ursprung geben. Die kalyptrogene Schicht differenziert sich spät am Scheitel der Wurzelrinde und ist erst zu unterscheiden, wenn sie ihre Funktion bereits aufgenommen hat. Die Grenze zwischen Zentralzylinder und Rinde verwischt sich nach und nach und der Scheitel erhält seine definitive Gestalt mit einem einheitlichen

¹⁾ op. cit. Seite 40.

²⁾ Janczewski, E. de, Développement des racines dans les phanérogames. (Ann. sc. nat. Série V. T. 20. 1874.)

4 Wettstein, Entwicklung der Beiwurzeln dikotyler Sumpfpflanzen.

Urmeristem, welches nach außen die Haube, nach innen den Wurzelkörper vergrößert.

Die Gymnospermen bilden den fünften Typus. Die Perikambiumzellen teilen sich tangential; die innere Gruppe wird zum Zentralzylinder, die äußere zur Rinde. Diese bildet seitlich die Epidermis und an ihrem Scheitel die Haube. Die Endodermis spielt hier gar keine Rolle bei der Entwicklung der Seitenwurzeln.

Van Tieghem und Douliot¹⁾ haben nachzuweisen sich bemüht, daß von den fünf durch Janczewski aufgestellten Typen in der Tat nur ein einziger existiere. Nach ihren Untersuchungen erleidet das Perikambium zwei tangentiale von innen nach außen aufeinander folgende Teilungen, welche die drei Regionen der Wurzeln voneinander trennen.

Ergebnisse früherer Untersuchungen über die Beiwurzeln.

Wie schon in der Einleitung ausgeführt worden ist, sterben die ältesten Achsenteile der Sumpf- und Wasserpflanzen allmählich ab; die Funktion der ebenfalls zu Grunde gehenden Hauptwurzel übernehmen die aus dem Stengel tretenden Beiwurzeln.²⁾ Diese stehen entwicklungsgeschichtlich in ähnlicher Beziehung zum Stengel, wie die Seitenwurzeln zur Hauptwurzel.

Von den über die Entstehung der Beiwurzeln bis anhin ausgeführten Untersuchungen wollen wir hier die wichtigsten Resultate in gedrängter Form zusammenfassen.

Schon Reinke hat den Ort der Entstehung der Beiwurzeln richtig erkannt. Bei *Impatiens parviflora*³⁾ nehmen sie ihren Ursprung zwischen zwei Leitbündeln aus der äußeren Zellreihe des Interfaszikulararkambiums. Weitaus häufiger entstehen sie jedoch in der vor den Leitbündeln gelegenen parenchymatischen Zellreihe, welche Reinke als äußerste Phloëmschicht, Weichbast, bezeichnet. Über die morphologische Natur des wurzelbildenden Gewebes befand sich also Reinke noch im unklaren, erst Van Tieghem⁴⁾ hat die betreffende Zellage als ein dem Perikambium der Wurzel entsprechendes Gewebe erkannt und für dasselbe den Ausdruck Perizykel eingeführt. Auch die Aufeinanderfolge der Teilungen, welche die Anlage gliedern, wird von Reinke unrichtig angegeben,

¹⁾ Van Tieghem, Ph., et Douliot, H., Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. (Ann. sc. nat. Série VII. T. 8. 1888. Seite 362.)

²⁾ Anmerkung. Nicht nur Sumpf- und Wasserpflanzen, sondern auch eine große Anzahl anderer Pflanzen, die ein Rhizom besitzen oder deren basale Stengelteile sich auf das Substrat niederlegen, erzeugen Beiwurzeln. Diese entstehen auch an abgeschnittenen Zweigen der Weide u. s. w., ferner an den Blättern der Begonie u. s. w.

³⁾ op. cit. Seite 41.

⁴⁾ Van Tieghem, Ph., Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées. (Bull. soc. bot. de France. T. 29. 1882. Seite 280.)

wenn er sagt:¹⁾ „Die Zellen teilen sich tangential, die äußere Zellschicht liefert das Dermatogen, während aus der innern im Verlaufe weiterer Teilungen . . . Plerom und Periblem entstehen.“ In Wirklichkeit teilt sich von den zwei zuerst entstandenen Reihen die äußere ein zweites Mal tangential, um das Periblem und das Dermatogen zu erzeugen.

Die Entwicklung der Adventivwurzeln der Monokotylen zu erforschen, hat sich Mangin²⁾ zur Aufgabe gemacht. Die primäre Wurzel der Monokotylen geht bald zu Grunde, worauf ihre Funktionen von den, an den Stammpartien entstehenden Adventivwurzeln ausgeübt werden. Die Sproßteile, denen die Fähigkeit zukommt, Beiwurzeln zu bilden, sind entweder ganz oder teilweise unterirdisch oder submers und sind anatomisch namentlich durch den Besitz einer Endodermis mit verkorkten oder verdickten Zellmembranen charakterisiert.

Dem Vorgang der Wurzelbildung gehen tangentielle Teilungen der äußersten Schicht des Zentralzylinders voran, welche sich in ein Folgermeristem verwandelt, das nach zwei Seiten hin seine Tätigkeit entfaltet. Dieses Meristem bildet den Hauptteil der Wurzelgewebe, nämlich Plerom und Periblem, während die Haube den innern Rindenschichten ihren Ursprung verdankt. Andererseits erzeugt das genannte Bildungsgewebe die den Anschluß der Beiwurzeln an das Leitungssystem des Stengels vermittelnden Leitbündel. Diese verlaufen auf der Oberfläche des Zentralzylinders mit zahlreichen nach allen Richtungen gehenden Anastomosen, die sich zu einem Netzwerk mit in der Richtung der Längsachse des Sprosses gestreckten Maschen zusammenschließen. Diese Anschlußbündel nennt Mangin in ihrer Gesamtheit „le réseau radicifère“ und die sie erzeugende Schicht (den Perizykel Van Tieghems) heißt er „la couche dictyogène“.

Über den Ursprung der Beiwurzeln gibt die 149 Druckseiten umfassende Arbeit nur wenige Anhaltspunkte. Wenn der Verfasser für seine Ergebnisse allgemeine Gültigkeit für die Monokotylen in Anspruch nehmen wollte, so hätte er bei mehr als vier Pflanzen Untersuchungen über den Ursprung der Beiwurzeln vornehmen müssen. Unter den Zeichnungen vermißt man einen lückenlos dargestellten Entwicklungsgang von Wurzeln derselben Pflanze. Von den 82 Figuren stellen fünf Längsschnitte durch teils jüngere, teils ältere Stadien von fünf verschiedenen Pflanzen dar. Diese Figuren geben natürlich kein genügendes Bild von den in Frage stehenden Bildungsvorgängen; nur aus einer einzigen Figur den Entwicklungsgang zu erschließen, erscheint zu gewagt. Daß dabei unrichtige Schlüsse leicht unterlaufen, zeigt z. B. folgende Stelle in der Arbeit von Mangin:³⁾ „Si l'on remarque en outre que la coiffe est une formation centripète, tandis que le corps de la racine est par rapport à la tige, sur laquelle il s'insère, une formation centri-

¹⁾ op. cit. Seite 42.

²⁾ Mangin, L., Origine et insertion des racines adventives et modifications corrélatives de la tige chez les monocotylédones. (Ann. sc. nat. Série VI. T. 14. 1882.)

³⁾ op. cit. Seite 274.

6 Wettstein, Entwicklung der Beiwurzeln dikotyle Sumpfpflanzen.

fuge, on trouvera régulière cette origine double de la racine, puisque l'écorce est à développement centripète, tandis que les assises extérieures du corps central ont un développement centrifuge.“

Diese Untersuchungsmethode vom Bau der fertig entwickelten Wurzel auf den Ursprung ihrer Gewebe Rückschlüsse zu ziehen, kann nicht zum Ziele führen; brauchbare Ergebnisse kann nur die genetische Methode liefern, die viele verschieden alte Stadien von Wurzeln der gleichen Pflanze miteinander vergleicht.

Eine bemerkenswerte Arbeit über die Beiwurzeln der Dikotyledonen besitzen wir von Lemaire.¹⁾ Derselbe unterscheidet nach dem Stengelgewebe, welches die Beiwurzeln erzeugt, fünf verschiedene Typen. Als Vertreter des ersten, meist verbreiteten Typus bespricht der Autor *Veronica beccabunga*.²⁾ Die Beiwurzeln entstehen im Perizykel. Einige Zellen desselben geben den Anfang zur Entwicklung durch die Vergrößerung des Durchmessers. In den zentralen Zellen der Anlage beginnt eine tangentielle Teilung, die sich nach und nach auf die seitlichen Zellen ausdehnt. Die innere Schicht gibt dem Zentralzylinder seinen Ursprung; die äußere erleidet eine neue tangentielle Teilung und liefert so einerseits das Periblem und andererseits die Epidermis. Die innerste der drei Schichten zeigt namentlich in den mittlern Zellen gesteigertes Wachstum und besonders rasch auf einander folgende Teilungen, so daß der Zentralzylinder sich höckerartig hervorwölbt. Im Periblem erfolgen auf beiden Seiten tangentielle Teilungen, die sich zentripetal folgen. Die äußerste Schicht der Anlage teilt sich tangential; zu beiden Seiten gegen die Basis der Wurzel hin bleibt jedoch eine gewisse Anzahl von Zellen ungeteilt. Die nächsten tangentialen Teilungen erfolgen zentripetal. Die so entstehenden am Scheitel übereinander liegenden Reihen bilden die Haube. Das die Wurzelanlage bedeckende Stück der Endodermis wächst mit der Wurzel; Lemaire gibt dieser scheinbar zur Haube gehörenden Schicht die Bezeichnung „calotte“.

Beim zweiten Typus wird der Zentralzylinder der Wurzel durch den Perizykel, die andern Regionen durch die Rinde des Stengels erzeugt, so bei einigen Leguminosen, wie *Lotus uliginosus* Schk. Die einzelnen Gewebe der Wurzel, welche gemeinsame Initialen haben, können erst auseinander gehalten werden, nachdem jene eine gewisse Größe erreicht haben.

Eine dritte Gruppe bilden *Viola* und *Vinca*, deren Beiwurzeln aus dem Kambium hervorgehen. Bei *Viola* teilt sich eine Kambiumschicht in zwei tangentielle Reihen, von welchen die innere zum Zentralzylinder wird, indessen sich die äußere verdoppelt und zur Bildung von Rinde und Epidermis mit Haube dient. In welcher Weise bei *Vinca* die Teilungen vor sich gehen, konnte der Autor nicht ermitteln.

Einen vierten Typus vertritt *Asperula odorata*, deren Stengel einen drei bis vierschichtigen Perizykel besitzt. Von den Ge-

¹⁾ Lemaire, Ad., Recherches sur l'origine et le développement des racines latérales chez les Dicotylédones. Diss. Paris 1886.

²⁾ op. cit. Seite 4.

weben der Wurzel gehen die Epidermis, Haube und Rinde aus einer innern Reihe des Perizykels hervor, nur der Zentralzylinder entsteht im Kambium. Die Rinde hat hier ausnahmsweise zwei Initialschichten.

Im Gegensatz zu den vier ersten Typen ist nach Lemaire der Ursprung der Beiwurzeln seines fünften Typus ein exogener, welcher Entstehungsmodus durch Hansen¹⁾ bei *Cardamine pratensis* und *Nasturtium officinale* aufgefunden worden war. Nach den Untersuchungen von Lemaire bei *Nasturtium officinale* und *Armoracia rusticana* wird die Epidermis des Stengels direkt zur Epidermis der Wurzel und liefert durch tangentielle Teilungen die Schichten der Haube. Aus der ersten Rindenschicht des Stengels entwickelt sich das Periblem und aus der zweiten der Zentralzylinder der Wurzel.

Mit den Ergebnissen von Mangin und Lemaire stimmen diejenigen von Van Tieghem und Douliot nur teilweise überein. In der schon früher zitierten Arbeit²⁾ dieser beiden Autoren ist der zweite Hauptabschnitt der Frage nach dem Ursprung der Beiwurzeln gewidmet. Unter den Monokotyledonen erfahren die von Mangin untersuchten Beispiele eine erneute Prüfung; daneben haben die Autoren noch eine große Anzahl anderer Arten aller für die Lösung dieser Frage wichtigen Familien der Monokotylen zur Grundlage ihrer Untersuchungen gemacht. Diese haben die Angaben von Mangin durchaus nicht bestätigt. Van Tieghem und Douliot konstatierten, daß sämtliche Gewebe der Beiwurzeln vom Perizykel des Stengels herkommen, indem dieser zwei tangentielle Teilungen erfährt, von denen die erste den Zentralzylinder differenziert, während die zweite die Schichten für die Rinde und die Epidermis von einander scheidet. Die Endodermis bildet eine Tasche, welche die Wurzel bis zu ihrem Austritt umhüllt.

Ganz dieselben Teilungs- und Wachstumserscheinungen sind für den Ursprung der Beiwurzeln der Dikotylen festgestellt worden, weshalb die beiden Forscher zur Überzeugung kamen, daß überhaupt nur ein einziger Typus existiere, dem ersten Typus von Lemaire entsprechend. Den andern vier Typen des letztern sprechen sie jede Berechtigung ab. Nach den bei *Lotus corniculatus* gemachten Beobachtungen schlossen sie, daß auch bei den Leguminosen (zweiter Typus von Lemaire) alle Gewebe der Beiwurzeln aus dem Perizykel hervorgehen, daß also die Haube nicht von der Endodermis des Stengels abstamme. Auch in Bezug auf die Scheitelzellverhältnisse förderten die Untersuchungen von Van Tieghem und Douliot abweichende Ergebnisse zu Tage. Während Lemaire allen Geweben der Leguminosenwurzel gemeinsame Initialen zuschreibt, kommen nach den erstgenannten Autoren dem Wurzelscheitel drei gesonderte Initialschichten zu.

Um die andern Typen von Lemaire auf ihren morphologischen Wert hin zu bestimmen, greifen sie zu einer von ihnen

¹⁾ Hansen, Ch., Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen. (Abhandlg. der Senckenberg. Gesellschaft. Frankfurt. Bd. XII. 1880. Seite 147.)

²⁾ *Recherchers comparatives u. s. w.*

8 Wettstein, Entwicklung der Beiwurzeln dikotyler Sumpfpflanzen.

aufgestellten Unterscheidung der endogen entstehenden Wurzeln in zwei Gruppen¹⁾: „Les uns . . . se forment plus ou moins tôt, avant, pendant ou peu de temps après l'apparition des tissus secondaires dans le membre générateur; mais toujours ils prennent naissance dans la structure primaire, en des places déterminées par la différenciation de cette structure; ce sont les membres endogènes précoces, normaux, d'origine primaire Les autres naissent plus ou moins tard, mais toujours après la formation des tissus secondaires; ils sont produits par ces tissus secondaires; notamment par le meristème secondaire en des places ordinairement indéterminées; ce sont les membres endogènes tardifs, adventifs, d'origine secondaire.“

Bei *Viola nana* (dritter Typus von Lemaire) beobachteten sie im hypokotylen Gliede regelmäßige Bildung der Beiwurzeln: „Quand elles sont précoces, les racines latérales des *Viola* se forment donc suivant le type normal.“ Doch bei den Knoten der kriechenden ausgewachsenen Stengel von *Viola canadensis* fanden sie, daß die innerhalb des Siebteils gelegene Parenchym-schicht die Aufgabe der Wurzelbildung übernimmt, indem sie sich durch zwei von innen nach außen aufeinander folgende tangentielle Teilungen segmentiert; das stimmt mit den Angaben von Lemaire überein, immerhin mit dem Unterschiede, daß die generative Schicht nicht, wie dieser angibt, das Kambium, sondern eine innere Siebparenchym-schicht ist. In ähnlicher Weise haben Van Tieghem und Douliot bei *Vinca* für frühzeitig entstehende Beiwurzeln die normale Entstehung aus dem Perizykel, für spät angelegte die Entwicklung aus der innerhalb des Perizykels liegenden Siebparenchym-schicht wahrnehmen können.

Den Asperulotypus fassen die beiden Autoren ebenfalls als zu der „catégorie des racines tardives“, gehörend auf. Sie haben bei *Asperula odorata* zwei Entstehungsarten verfolgen können. In einem Falle erzeugt eine innere Schicht des Siebparenchym-s auf die bekannte Weise alle Regionen der Wurzel; im zweiten Fall bildet die innere Siebparenchym-schicht nur den Zentralzylinder, während die nach außen folgende Schicht die Rinde und die Epidermis mit der Haube entstehen läßt. Eine Beobachtung dieser Art hat Lemaire zur Aufstellung seines vierten Typus geführt, wobei er jedoch die innere der generativen Schichten als Kambiumschicht bezeichnet.

In Bezug auf die Kruziferen (fünfter Typus von Lemaire) fanden Van Tieghem und Douliot, daß die normalen Beiwurzeln endogen und im Perizykel entstehen, doch nie im Stengel selbst, sondern nur im hypokotylen Gliede. Die an den Stengelknoten exogen entstehenden Beiwurzeln von *Nasturtium officinale*, *Cardamine pratensis*, *Armoracia rusticana* u. s. w. erklären sie als Bildungen der Achselknospe,²⁾ „à cause de leur extrême précocité elles sont exogènes. . . . Elles sont nullement comparables aux racines latérales ordinaires.“

1) op. cit. Seite 2 und 3.

2) op. cit. Seite 414.

Eine einläßliche Darstellung des Durchbruchs¹⁾ der Beiwurzeln durch die Rinde des Mutterorganes gibt Vonhöhne.²⁾ Er hat bei Untersuchung des Verhaltens von Beiwurzeln bei *Poa pratensis* und *Lysimachia nummularia* unmittelbar vor der Wurzelspitze eine größere Anzahl zusammengedrückter Zellen beobachtet, die nur noch Andeutungen der Lumina erkennen ließen, während gleich darauf eine ganz unverletzte Zellreihe folgte. Die Wurzel kann sich also nicht auf mechanischem Wege ihren Platz erobert haben, da sonst der Druck auf größere Entfernung hin Formveränderungen hervorrufen würde. Er nimmt daher an, daß die Wurzel ein Sekret ausscheidet, welches den Turgor der Zellen des zu durchbohrenden Rindengewebes vermindert, den Inhalt löst, worauf dieser der Wurzel zugeführt wird. Mit Hülfe der Jodreaktion konnte sich Vonhöhne überzeugen, daß die Stärke nicht nur in den zusammengedrückten Zellen, sondern auch in ein oder zwei darauf folgenden Schichten aufgelöst und weggeleitet worden war. Mechanische Wirkungen treten dann ins Spiel, wenn widerstandsfähige Zellwände den Durchgang der Wurzel verhindern. Solche Widerstand leistende Gewebe sind bei *Poa pratensis* die Epidermis und noch etwa zwei darunter liegende Rindenschichten. Die wachsende Wurzel bewirkt eine Gewebespannung, die in der äußersten Schicht, also in der Epidermis am stärksten ist. Die Zellen dehnen sich, es treten sogar noch radiale Teilungen auf, die wiederum in der Epidermis am lebhaftesten sind. Der Druck der Wurzel tut der Lebensfähigkeit des Plasmaschlauches Eintrag; dieser stirbt ab, der Turgor verschwindet und die radialen Wände verbiegen sich. Dieser Prozeß beginnt in der Epidermis und pflanzt sich zentripetal fort. Die toten Zellen werden passiv gestreckt und zuletzt wird ihr Zusammenhang überwunden, die Wurzelspitze tritt aus.³⁾

Die Beiwurzel erzeugt im Stengel bei ihrem Durchbruch eine zylindrische Öffnung, in welcher sie lose liegt. Wenn die Wurzel in die Dicke wächst, füllt sie nach und nach den Raum aus und übt einen schwachen Druck auf die Rindenzellen aus. Der innige Kontakt zwischen den Zellen der Rinde und denen der Wurzel hat ein Verwachsen der Membranen zur Folge. Die von der Wurzel erzeugte Wunde wird durch das Dickenwachstum des endogenen Organes geheilt und so ein lückenloses Zusammenschließen zwischen Stengel und Wurzel hergestellt.

Sechs Jahre nach der Publikation der Arbeit Vonhöhnes haben Van Tieghem und Douliot⁴⁾ in einer vorläufigen Mitteilung

¹⁾ Schon die oben zitierte Arbeit Reinkes (Seite 34) enthält einen Hinweis auf die Art und Weise, wie sich die Seitenwurzel ihren Weg bahnt: „Der Durchbruch einer jungen Seitenwurzel durch die Rinde des Mutterorganes findet überhaupt stets vermittelt der Resorption des umhüllenden Gewebes statt.“

²⁾ Vonhöhne, V. H., Über das Hervorbrechen endogener Organe aus dem Mutterorgan. (Flora. Bd. 15 und 16. 1880.)

³⁾ Bei den Seitenwurzeln ist nach Vonhöhne der Durchbruch insofern einfacher, als hier die Resorption genügt, um der Wurzel den Weg ins Freie zu bahnen; es kommt daher hier nicht zur Entstehung einer Gewebespannung.

⁴⁾ Van Tieghem, Ph., et Douliot, H., Observations sur la sortie des racines latérales et en général des organes endogènes. (Bull. soc. bot. France. T. 33. 1886. Seite 252—254.)

10 Wettstein, Entwicklung der Beiwurzeln dikotyler Sumpfpflanzen.

an die „Société botanique de France“ ganz dieselben Ansichten über den Austritt der (Seiten- und) Beiwurzeln niedergelegt, ohne von den Untersuchungen Vonhöhnes Kenntnis gehabt zu haben. Mechanische und chemische Vorgänge greifen ineinander, um das endogen angelegte Organ durch den Stengel hindurch treten zu lassen. Während der ersten Phase drückt die entstehende Anlage die außerhalb derselben gelegenen Zellen in radialer Richtung zusammen; die letztern erfahren eine Streckung in der Richtung der Tangente. Im zweiten Stadium durchdringt die Wurzel die Stengelrinde bis gegen die Peripherie hin; sie resorbiert die Zellen und absorbiert die gelösten Zellmembranen, sowie den ganzen Zellinhalt. Während der dritten Phase übt die Wurzel einen Druck auf die peripheren Schichten aus und sprengt dieselben.

Eine wesentliche Ergänzung zu diesen Ausführungen brachten die beiden Forscher später an anderer Stelle.¹⁾ Die Wurzel schöpft ihre Nahrung nicht ausschließlich aus der Region, der sie entstammt, sondern sie ernährt sich mit ihrer ganzen Oberfläche. Diese scheidet ein diastatisches Ferment aus, welches Protoplasma, Kerne, Stärke und Membranen der Rindenzellen löst. In Bezug auf die Erzeugung des Fermentes sind drei Fälle möglich. Dasselbe kann von der Epidermis der Wurzel abgeschieden werden; dann ist die Resorption direkt und total oder dasselbe wird durch die mitwachsende, die Wurzel völlig umschließende Endodermis erzeugt. Die letztere wird daher von den beiden Autoren „la poche diastatique, la poche digestive“ oder einfach „la poche“ genannt. Die Resorption ist indirekt, da sie durch eine Wurzeltasche vermittelt wird und partiell, da ein Teil der Rinde (Endodermis) nicht aufgelöst wird. Im dritten Fall entsteht das Ferment seitlich in der Epidermis der Wurzel, an der Spitze in der allein lebensfähig bleibenden Endpartie der Endodermis, welche den Wurzelscheitel kappenartig bedeckt. An den Seiten ist die Resorption dann direkt und total, am Scheitel indirekt und partiell.

Resultate der eigenen Untersuchungen.

Wir finden bei den Autoren zwei Ausdrücke für die Organe, mit denen sich die vorliegende Arbeit beschäftigt.

Reinke gebraucht den Ausdruck Beiwurzeln, worunter er die aus dem Stengel hervorgehenden, das Wurzelgepräge tragenden Gebilde versteht.²⁾ An anderer Stelle³⁾ schreibt er: „Unter dem Namen von Beiwurzeln lassen sich alle adventiven Wurzelgebilde vereinigen, die nicht aus einer Mutterwurzel entspringen.“

Häufig wird der Ausdruck Adventivwurzel angewendet. Freidenfelt⁴⁾ nennt Adventivwurzel jede von einer Stammpartie ausgehende Wurzel. Van Tieghem und Douliot⁵⁾ wenden die

¹⁾ Van Tieghem, Ph., et Douliot, H., op. cit. (Recherches comparatives etc.) Seite 7.

²⁾ op. cit. Seite 10.

³⁾ op. cit. Seite 41.

⁴⁾ Freidenfelt, T., Studien über Wurzeln krautiger Pflanzen. (Flora. Ergänzungsband 1902. Seite 130.)

⁵⁾ op. cit. Seite 2 und 3.

genannte Bezeichnung in etwas anderem Sinne an. Wie schon an anderer Stelle auseinander gesetzt wurde, trennen sie die endogen entstandenen Gebilde in „membres endogènes précoces, normaux, d'origine primaire“ und „membres endogènes tardifs, adventifs, d'origine secondaire“. Was also Van Tieghem und Douliot unter „racine adventive“ verstehen, deckt sich nicht mit der Bedeutung, welche sonst die Autoren der Bezeichnung Adventivwurzel beilegen. Um zu entscheiden, in welchem Sinne dieser Ausdruck anzuwenden ist, wird es nötig sein, rasch zu sehen, wie der Begriff adventiv definiert wird.

Sachs¹⁾ sieht Sprossungen als adventiv an, wenn der neue Vegetationspunkt sich aus einem Dauergewebe und nicht aus einem andern Vegetationspunkt entwickelt. Nach Strasburger²⁾ heißen Sproßanlagen, welche nicht vorbestimmten, sondern beliebigen Stellen, sowohl jüngerer als auch älterer Pflanzenteile entspringen, Adventivsprosse.

Gebraucht man den Ausdruck adventiv im Sinne von Sachs, Van Tieghem und Strasburger, so kann man nicht alle vom Stengel hervorgebrachten Wurzeln in die Abteilung der Adventivwurzeln einreihen. Bei *Lysimachia nummularia* L. finden sich die Beiwurzeln an vorbestimmten Stellen normal in Vierzahl, je zwei alternierend mit den gegenständigen Blättern. Eine gleiche Zahl und Anordnung findet man auch etwa in obern Knoten von dünnen Seitentrieben der *Veronica beccabunga* L. Diese Beiwurzeln entstehen zum Teil schon, wenn die primären Meristeme des Stengels sich in die Dauergewebe differenzieren oder wenig nachher. Man kann sie im Sinne von Van Tieghem und Douliot als normal auffassen, und die in großer Zahl später entstehenden als adventiv; ein Unterschied in der Entstehungsweise ist aber bei unserem Beispiel nicht vorhanden. Wir hätten hier also zwei verschiedene Bezeichnungen für genetisch gleichwertige Organe.

Nach der Auffassung von Sachs, Van Tieghem und Strasburger würden unter den Begriff Adventivwurzeln auch solche Verzweigungen fallen, welche eine Wurzel nachträglich erzeugt. Wer dagegen wie Freidenfelt mit dem Namen Adventivwurzeln alle vom Stengel erzeugten Wurzeln belegt, reiht unter diesen Begriff auch nicht adventiv entstandene Gebilde ein.

Es wäre deshalb wohl am besten, die Bezeichnung Adventivwurzeln fallen zu lassen oder nur noch dann anzuwenden, wenn man speziell auf die genetische Beziehung aufmerksam machen will. Man könnte alle von Sproßteilen (Stengel, Stamm, Rhizom, hypokotyles Glied) hervorgebrachten Wurzeln z. B. unter dem Namen Sproßwurzeln zusammenfassen. Um aber nicht einen neuen Ausdruck einzuführen, möchte ich statt dessen vorschlagen, die von Reinke, Eriksson, Vonhöfne und andern gebrauchte Bezeichnung Beiwurzeln anzuwenden.

Unerläßliche Voraussetzung für das Studium der Entwicklungsgeschichte von Wurzeln sind nicht allzu dicke, die Mem-

¹⁾ Sachs, J., Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. (Arbeiten des botanischen Instituts Würzburg. 1870. Seite 1125.)

²⁾ Bonner Lehrbuch. 6. Aufl. 1904. Seite 16.

12 Wettstein, Entwicklung der Beiwurzeln dikotyler Sumpfpflanzen.

branen klar zeigende mediane Längsschnitte. Bei Handschnitten ist niemals genau zu entscheiden, ob Medianansichten der Wurzelgewebe vorliegen; sehr leicht können tangentielle Schnitte älterer Stadien für mediane Schnitte jüngerer Stadien gehalten werden. Genaue Resultate können also nur erhalten werden, indem die zu untersuchende Wurzel in Serien von gleich dicken Schnitten zerlegt wird, innerhalb welcher der mediane Schnitt leicht erkannt werden kann. Nur mit dem Mikrotom ist es also möglich, die für das Studium der Vegetationspunkte günstigste Dicke der Schnitte zu bekommen. Diese variierte bei den untersuchten Pflanzen zwischen 16 und 20 μ .

Das Material wurde in absolutem Alkohol fixiert, welcher zugleich das in den Stengelpartien oft reichlich vorkommende Chlorophyll auszuziehen hatte.

In Präparaten, wo es nur darauf ankam, die Anordnung der Zellmembranen zu studieren, wurden Protoplasma und Zellkerne mit Javellescher Lauge, etwa vorhandene Stärke mit verdünnter Kalilauge entfernt. Präparaten mit ganz jungen Anlagen wurde der Zellinhalt belassen, da dieser oft zur Unterscheidung der Anlage von dem umgebenden Gewebe wesentliche Dienste leistet.

Als Färbungsmittel wurde Hämatoxylin, zu Doppelfärbungen Hämatoxylin und Safranin verwendet. Die gefärbten Schnittserien wurden entwässert und in Kanadabalsam eingeschlossen.

1. *Veronica beccabunga* L.

Beobachtungen und Versuche über die Bildung von Beiwurzeln.

Veronica beccabunga L., einer der häufigsten Bewohner unserer Gräben und Bäche, überwuchert mit ihren reich verzweigten Stengeln rasch ganze Flächen. Die zarten Endtriebe richten sich aufrecht dem Lichte entgegen, während die ältern Sproßteile sich wagrecht niederlegen, um von den Ablagerungen des Wassers, von Sand und Schlamm zugedeckt zu werden.

Hebt man eine ganze Pflanze aus dem Boden, so zeigt es sich, daß der Sproß an zahlreichen Stellen mit Wurzeln fest am Boden haftet. Verfolgt man einen solchen niederliegenden Sproß von seinen jüngern Partien gegen die ältern hin, so gelangt man zuletzt zu Stengelteilen, die zu schrumpfen beginnen und in einen durch Fäulnis abgestorbenen Teil übergehen. Mit den ältesten Stengelpartien ist auch die Hauptwurzel mit ihren Verzweigungen verloren gegangen, wofür reichlicher Ersatz geschaffen wird durch die zahlreichen Beiwurzeln, welche an den Knoten des den Boden berührenden Stengels entspringen und diesen ans Substrat festheften.

Die Beiwurzeln finden sich an den Sproßknoten, alternierend mit den gegenständigen Blättern, in ungleicher Höhe, bald über, bald unter der schwach entwickelten Blattscheide. Wenn sie in größerer Anzahl auftreten, so brechen sie auch unter den Ansatzstellen der Blätter hervor und aus ihrer Achsel heraus. In den über die Erde oder über das Wasser emporragenden Sproßteilen sind schlummernde, latente Anlagen in den Geweben der

Knoten verborgen. Am zweiten Knoten unterhalb der Endknospe des Sproßscheitels sind die Wurzelanlagen auf der glatten Oberfläche schon als feine Pünktchen oder Höcker sichtbar. Wenn im obersten Knoten, der vom Vegetationspunkt durch ein makroskopisch wahrnehmbares Internodium getrennt ist, schon Anlagen vorkommen, sind dieselben noch schwach entwickelt und können gewöhnlich von außen her noch nicht bemerkt werden. Wie die mikroskopische Untersuchung von Längsschnitten durch den Sproßscheitel zeigt, finden sich die allerjüngsten Entwicklungsstadien der Wurzeln in vereinzelt schon in den untersten und zweituntersten der in der Gipfelknospe eingeschlossenen vier bis fünf Knoten mit nicht gestreckten Internodien. Die Wurzelanlagen liegen alle wagrecht im Stengel, so daß man beim Schneiden mit dem Mikrotom ein Knotenstück nur senkrecht zur Schnittfläche des Messers zu stellen braucht, um gute mediane Längsschnitte durch die Wurzeln zu erhalten. Die Zahl der latenten Anlagen der in der Luft zur Ausbildung gelangenden Knoten schwankt zwischen zwei und zehn, entspricht also keineswegs der großen Anzahl von Wurzeln (20—30 und noch mehr), die in den untern vom Wasser umspülten Knoten gefunden werden.

Um die Bedingungen der Wurzelbildung zu bestimmen, wurde eine Reihe von Versuchen ausgeführt. Für dieselben wurden zylindrische Glasgefäße verwendet von etwa 30 cm Höhe und 20 cm Durchmesser. Es wurden Triebe von *Veronica beccabunga* L. ausgewählt, deren Knoten noch ohne sichtbare Wurzelanlagen waren.

1. Versuch.

Beginn am 11. August 1904. Das Kulturgefäß wurde zu $\frac{3}{4}$ mit Leitungswasser gefüllt; vier Sprosse wurden darin aufrecht so befestigt, daß die Gipfelknospe und das nächst folgende gestreckte Internodium in die Luft hinauf ragten, während die andern Knoten unter Wasser waren. Die letztern sind in der Tabelle von oben nach unten numeriert.

Bezeichnung		Messung vom 14. August		Messung vom 17. August		Messung vom 20. August	
der Pflanzen	der Knoten	Zahl der Wurzeln	Länge aller Wurzeln in mm	Zahl der Wurzeln	Länge aller Wurzeln in mm	Zahl der Wurzeln	Länge aller Wurzeln in mm
1	1	0	—	7	17	13	144
	2	15	40,5	14	292	18	428
	3	19	156	20	560	14	653
2	1	0	—	1	1	8	110
	2	18	150,5	12	296	17	665
3	1	0	—	11	62	14	149
	2	21	195	24	474	24	557
4	1	0	—	14	65	15	313
	2	25	180	25	577	25	994
4	9	98	722	128	2344	148	4013

14 Wettstein, Entwicklung der Beiwurzeln dikotyler Sumpfpflanzen.

2. Versuch.

Beginn am 11. August 1904. Vier Pflanzen mit gleicher Entwicklung und gleicher Zahl wurzelloser Sproßknoten wie beim ersten Versuch wurden unter gleichen Bedingungen kultiviert, mit der Änderung jedoch, daß die untergetauchten Sproßteile vollständig verdunkelt, während die in die Luft hinaus ragenden Teile der Pflanzen dem diffusen Tageslicht ausgesetzt waren

Bezeichnung		Messung vom 14. August		Messung vom 17. August		Messung vom 20. August	
der Pflanzen	der Knoten	Zahl der Wurzeln	Länge aller Wurzeln in mm	Zahl der Wurzeln	Länge aller Wurzeln in mm	Zahl der Wurzeln	Länge aller Wurzeln in mm
1	1	7	42	11	190	12	239
	2	16	175	16	349	15	401
	3	12	125	13	184	13	296
2	1	0	—	6	89	17	198
	2	25	393	32	689	29	900
3	1	11	104	16	306	12	289
	2	28	472	29	836	29	1178
4	1	8	80	15	329	16	406
	2	21	280	22	471	21	710
4	9	128	1671	160	3443	164	4617

3. Versuch.

Das Glasgefäß wurde nur 3 cm hoch mit Leitungswasser gefüllt. Eine Versuchspflanze wurde so hineingebracht, daß die zu beobachtenden Knoten von Luft umgeben waren. Die Öffnung des Gefäßes wurde mit einer Glasscheibe bedeckt und dasselbe dem diffusen Tageslicht ausgesetzt. Durch Verdunsten von Wasser entstand ein dampfgesättigter Raum, in welchem die Knoten ebenfalls Wurzeln trieben, mit Ausnahme der in der Gipfelknospe eingeschlossenen.

Durch diesen Versuch konnten Wurzelhaare experimentell hervorgerufen werden. Alle im wasserdampfgesättigten Raum gewachsenen Wurzeln waren mit einem dichten Überzug von Wurzelhaaren bedeckt.

Bezeichnung der Knoten	Zahl der Wurzeln	Messung nach 14 Tagen	
		Länge der Wurzeln in mm	
		kürzeste Wurzel	längste Wurzel
1	1	—	30
2	10	1	6
3	17	1	15
4	29	2	24

4. Versuch.

Es wurden zwei Sproßstücke von 5 cm Länge mit je einem Knoten (dem dritt- bzw. fünftobersten Knoten einer Pflanze) auf Leitungswasser gelegt und dem diffusen Tageslicht ausgesetzt. Beide Knoten trieben Wurzeln. Nach 14 Tagen hatte der erste 18 Wurzeln mit 4–34 mm Länge, der andere erzeugte sogar 35 Wurzeln mit 10–128 mm Länge.

Ebenso wurden zwei abgeschnittene Endknospen auf Wasser gelegt. Nach erfolgter Streckung der zwischen den vier bis fünf vorgebildeten Knoten gelegenen Internodien und der Entfaltung der Blätter wurden an den zwei unteren Knoten noch eine bis drei Wurzeln erzeugt.

5. Versuch.

Ein Kistchen wurde zum Teil mit Gartenerde gefüllt. Auf die Erde wurden Sproßstücke mit je einem Knoten und den zugehörigen Blättern gelegt und von Zeit zu Zeit reichlich begossen.

Schon nach einem Tage durchbrachen einzelne Anlagen auf der dem Substrate zugewendeten Seite die Epidermis des Stengels und begannen in die Erde einzudringen. In kleinerer Anzahl entstanden auch Beiwurzeln auf der vom Erdreich weggekehrten Seite des Knotens, bogen sich aber sofort abwärts dem Substrate zu. Die Blätter begannen abzusterben; die Seitentriebe aber, welche aus den Achseln der Blätter heraustraten, begannen zu wachsen und entfalteten ihre Blätter. Die zwei Sprosse eines Knotens bildeten ein pflanzliches Individuum, das seine Nahrung mit Hilfe der Beiwurzeln des Mutterknotens bezog.

Bei einer Variation des Versuches wurden einigen Knoten die Seitentriebe abgeschnitten. Bald wuchsen jedoch neue Zweige aus den Blattachseln heraus und regenerierten die Pflanze.

Aus diesen Versuchen resultiert für *Veronica beccabunga* L.:

1. Das Wasser bewirkt das Austreten der ruhenden Wurzelanlagen. Ob die Pflanze in Leitungswasser, destilliertem Wasser, im dampfgesättigten Raum oder auf feuchter Erde kultiviert werde, in jedem Falle entsteht eine Menge von Beiwurzeln. Da die Zahl der latenten Wurzelanlagen in jungen Knoten nur etwa 5 bis 10, die Zahl der Wurzeln an ältern Knoten 20–30 und mehr beträgt, so läßt sich folgern, daß das Wasser nicht bloß als auslösender Reiz die Entwicklung der schon vorhandenen latenten Anlagen bewirkt, sondern daß dasselbe auch einen Reiz zur Bildung neuer Anlagen ausübt.

2. Im Wasser kultivierte Beiwurzeln erzeugen keine Wurzelhaare.

3. Solche können hervorgerufen werden durch Kultur der Pflanze im wasserdampferfüllten Raum oder auf feuchter Erde. Wo der Pflanze genügend Wasser zur Verfügung steht, kann sie der Wurzelhaare entraten; relativ weniger günstige Lebensbedingungen werden durch Vergrößerung der Wurzeloberfläche mittelst Wurzelhaaren ausgeglichen.

4. Das Licht verlangsamt das Wachstum der Beiwurzeln.¹⁾ Nach drei Tagen erreichten die im Dunkeln nach dem zweiten Versuch kultivierten Wurzeln eine durchschnittliche Länge von 13,05 mm, die im Lichte nach dem ersten Versuch gewachsenen eine solche von 7,36 mm, nach sechs Tagen eine solche von 21,51 bzw. 18,31 mm, nach neun Tagen eine solche von 28,15 bzw. 27,11 mm. Auf eins bezogen, verhalten sich diese durchschnittlichen Wurzellängen nach drei Tagen wie 1:0,56, nach sechs Tagen wie 1:0,85, nach neun Tagen wie 1:0,96. Der Wachstumsunterschied zwischen den im Dunkeln und im Lichte gewachsenen Wurzeln ist also durchschnittlich in den ersten drei Tagen am größten. Wenn nun auch diese Differenz in der Längenzunahme der im Dunkeln und im Lichte entstandenen Wurzeln in den folgenden Tagen kleiner wird, so ist damit noch keineswegs gesagt, daß der das Wachstum der Wurzel begünstigende Einfluß der Dunkelheit zu wirken aufgehört hat. Bei den im Dunkeln gebildeten Wurzeln erfuhr das Absorptionsgewebe nämlich dadurch eine starke Vermehrung, daß zahlreichere und längere Seitenwurzeln entstanden. Nach neun Tagen hatten im Dunkeln von den 190 Beiwurzeln 160 Seitenwurzeln gebildet, von den 175 im Lichte gewachsenen nur 71. Die Zahl der nicht verzweigten und die Zahl der verzweigten Beiwurzeln verhalten sich bei der Kultur im Dunkeln zueinander wie 1:5,33, bei der Kultur im Lichte wie 1:0,68.

5. Ein einzelner Knoten vermag eine ganze Pflanze zu regenerieren, wobei die an diesem Knoten wachsenden Beiwurzeln eine wichtige Rolle spielen durch Fixierung des Pflanzenteiles an der Unterlage und durch Zuführung der Nährlösung. Die Beiwurzeln stehen im Dienste der vegetativen Vermehrung der Pflanze.

Die Entwicklung der Beiwurzeln.

Für das Verständnis der Entwicklung der Beiwurzeln ist die Kenntnis der Stengelanatomie unentbehrlich; wir wollen daher zunächst einen Überblick über den Bau des Sprosses gewinnen, dessen Querschnitt im Internodium und im Knoten einen verschiedenen Anblick bietet.

Ein Schnitt durch den mittlern Teil eines Internodiums ist kreisförmig. Eine einschichtige Epidermis, deren äußere Zellwände nur wenig verdickt sind, umhüllt die Gewebe. In jungen Stengelpartien sind die Epidermiszellen radial gestreckt; ihre Breite beträgt etwa die Hälfte der Höhe; in ältern Teilen ist sie gleich derselben. Die Epidermiszellen sind chlorophyllos, enthalten aber bisweilen auf der dem Lichte zugewendeten Seite des Stengels einen im Zellsaft gelösten purpurroten Farbstoff. Unter der Epidermis liegen drei bis vier Schichten dicht geschlossener Rindenzellen, die zusammen mit der Epidermis das darunter liegende lockere Gewebe gegen äußern Druck schützen. Der mittlere Teil der Rinde ist von großen Interzellularen durchzogen, die im Quer-

¹⁾ Siehe auch Iltis, H., Über den Einfluß von Licht und Dunkel auf das Längenwachstum der Adventivwurzel bei Wasserpflanzen. (Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XXI. 1903. Heft 9.)

schnitt kreisförmig oder elliptisch erscheinen und von acht bis zwölf polyedrischen Parenchymzellen umgeben sind, deren Membranen gradlinig sind, wo sie zusammenstoßen, konvex gewölbt, wo sie an die Interzellularen grenzen. In Schnitten durch junge Sproßteile kann man das Entstehen der Luftkanäle verfolgen. Die Zellen im mittlern Teil der Rinde runden sich an den Kanten ab, es entstehen kleine viereckige Interzellularen. Die zwei Zellen gemeinsamen Membranen spalten sich, die Lamellen weichen auseinander, je zwei an den Kanten entstandene Interzellularen gehen in demselben größeren Hohlraum auf, an den nun sechs Zellen angrenzen. Durch weitere Spaltung von Membranen und einzelne Zellteilungen wird die Zahl der begrenzenden Zellen vermehrt. Diese mittlere Partie der Rinde stellt das stark entwickelte Durchlüftungssystem der Pflanze dar und wird durch drei bis vier Reihen eng geschlossener Zellen des innern Rindenteiles, in welchem nur ganz kleine Zwischenzellgänge zu sehen sind, vom Zentralzylinder getrennt. Die innerste Rindenschicht schließt lückenlos zusammen und hebt sich deutlich vom Zentralzylinder ab. Ihre radialen Membranen besitzen im innern Drittel oder Viertel punktförmige Verdickungen, die Casparyschen Punkte,¹⁾ welche Lemaire für *Veronica beccabunga* L. als nicht vorhanden angibt, die ich aber bei einigen Präparaten ganz deutlich gesehen habe. Bei entsprechender Einstellung war an der zur Querschnittsfläche parallelen Wand der Zellen der ganze Casparysche Streifen wahrzunehmen. Dieser bildet also an den vier radialen Membranen einer Endodermiszelle einen zusammenhängenden Rahmen. Wenn man Querschnitte mit Schwefelsäure behandelt, werden alle parenchymatischen Elemente innerhalb und außerhalb der innersten Rindenschicht aufgelöst; nur diese

1) Einläßliche Untersuchungen über die Bildung und Zusammensetzung der sog. Casparyschen Punkte habe ich nicht angestellt; wenn dieselben hier und in der Folge Erwähnung finden, geschieht es nur deshalb, weil nach den Angaben aller Autoren das Vorkommen so ausgezeichnete Radialwände typisch ist für die Zellen der Endodermis.

Nach neueren Untersuchungen von K. Kroemer (Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. Bibliotheca botanica. 1903. Heft 59) ist der Casparysche Streifen ein Teil der Radialmembran, der im primären Zustand der Endodermiszellen nicht merklich dicker ist, als der übliche Teil der radialen Wand. Der Streifen unterscheidet sich in seiner stofflichen Natur völlig von der gesamten übrigen Wand; derselbe gibt Holzreaktionen, doch ist seine chemische Natur noch nicht genau bekannt. So viel scheint sicher zu sein, daß er nicht verkorkt und nicht kutinisiert ist. Der Autor betont, daß die Bezeichnung Casparyscher Punkt zweckmäßig nur für die durch Wellung eines Casparyschen Streifens bewirkte Erscheinung benutzt werden sollte. Hypothetisch nimmt er an, daß der Casparysche Streifen den Durchtritt der gelösten Stoffe und der Salze des Membranstromes durch die Radialwände verschließt. Der Streifen ist mit den Protoplasten, die außer ihm in den Endodermiszellen stoffregulierend wirken, innig verbunden. Schon Caspary kannte die Erscheinung, daß der Protoplast bei quer durchschnittenen Endodermiszellen zu einem zwischen den Streifen ausgespannten Bande zusammengezogen ist. Die Anordnung des Streifens in der Nähe der innern Tangentialwand ist auf den Umstand zurückzuführen, daß der einzudämmende Nährstoffstrom, welcher vom Leitbündel an die Endodermis herantritt, die Protoplasten der Endodermiszellen nur auf einer möglichst kleinen Fläche treffen soll.

18 Wettstein, Entwicklung der Beiwurzeln dikotyler Sumpfpflanzen.

bleibt erhalten, ihre Membranen erweisen sich als verkorkt.¹⁾ Sie ist als Schutzscheide oder Endodermis ausgebildet. Während in den oberirdischen Stengelorganen von Landpflanzen gewöhnlich keine scharfe Grenze zwischen Rinde und Zentralzylinder vorhanden ist — nach Fischer²⁾ in etwa 32 % der von ihm untersuchten Dikotyledonen —, sprechen anatomische und physiologische Gründe dafür, dem Stengel von *Veronica beccabunga* L. eine Endodermis zuzuschreiben.

Mit den in radialen Reihen geordneten Zellen der innern Rinde alternieren diejenigen der äußersten Schicht des Zentralzylinders. Diese Schicht, ein dem Perikambium der Wurzel entsprechendes Gewebe nennen wir nach Van Tieghem Perizykel. Als Perizykel definieren wir also diejenige Zellschicht des Zentralzylinders, die außerhalb der äußersten Leptomgruppen sich findet; nach dieser Annahme ist in unserm Falle der Perizykel einschichtig. An einzelnen Stellen, wo die Siebröhren des Leptoms etwas mehr nach innen verlagert sind, folgt auf denselben noch eine Parenchymschicht, die als Leptomparenchym aufzufassen ist (Fig. 2 Taf. I). In zwei Punkten, Ausbildung einer Endodermis und eines Perizykels, stimmt also der Stengel von *Veronica beccabunga* L. anatomisch mit Rhizomen und Wurzeln überein. Das steht auch in Einklang mit der Tatsache, daß die ältern Sproßteile von *Veronica* sich in den Sand oder Schlamm niederlegen, wodurch ursprünglich freie Stengelorgane zu unterirdischen werden, die sich wie Rhizome verhalten, nach oben Seitentriebe entwickeln, nach unten Wurzeln aussenden.

Der Zentralzylinder läßt die Unterscheidung von einzelnen Leitbündeln nicht zu. Wir treffen innerhalb des Perizykels ringsum eine große Anzahl von Siebröhren und Geleitzellen, die in Siebparenchym eingebettet sind. Ebenso unregelmäßig, wie die Leptomelemente sind die Gefäße angeordnet; oft steht ein Gefäß ganz vereinzelt, oft treffen wir aber auch Reihen von zwei bis drei radial stehenden Gefäßen, an die noch etwa seitlich ein weiteres Gefäß angrenzt. In diesen Reihen sind die innersten Tracheen die engsten. Zwischen die einzelnen Gefäßgruppen schieben sich ein oder mehrere, oft bis vier Schichten Hadromparenchym ein. Sämtliches Leitparenchym des Zentralzylinders führt Chlorophyll. Der Bündelring, den Leptom und Hadrom bilden, dürfte vermutlich aus ursprünglich getrennten Leitbündeln, deren Grenzen sich allmählich verwischen, entstanden sein. Ob diese Erscheinung bereits als durch das Wasser bewirkte Formveränderung im Sinne einer Reduktion aufzufassen ist? Tatsache ist, daß viele Sumpf- und Wasserpflanzen einen ähnlichen Bau aufweisen, so *Jussiaea grandiflora* Mich. und *Myriophyllum verticillatum* L. Bei vielen Wasserpflanzen, z. B. *Ceratophyllum*, *Elodea* u. s. w., sind die Leitbündel nach dem Verschwinden des Markes zu einem

¹⁾ Nach K. Kroemer, op. cit. wird in einem sekundären Zustand der Endodermiszellen auf die Membran eine Suberinlamelle aufgelagert, und zwar gleichzeitig auf dem Casparyschen Streifen und der ganzen übrigen Wand der Zelle.

²⁾ Fischer, Hermann, Der Perizykel in den freien Stengelorganen. (Pringsheims Jahrbücher. 1900. Seite 17.)

einzigsten axilen Strange verschmolzen, was der Konstruktion Zugfestigkeit verleiht. Da *Veronica* nicht besonders stark zugfest gebaut sein muß, ist das Mark nicht reduziert worden; die Leitbündel sind nur seitlich miteinander verschmolzen, bilden also einen Hohlzylinder.

Zwischen Hadrom und Leptom liegt ein Kambiumstreifen. Die von ihm erzeugten sekundären Gefäße stehen gedrängt in radialen Reihen, schließen auch seitlich lückenlos zusammen und bilden so einen kompakten Holzring ohne Markstrahlen.

Das umfangreichste Gewebe des Stengels ist das Mark, dessen Durchmesser etwa die Hälfte desjenigen des ganzen Querschnittes beträgt. Die großen polyedrischen Zellen lassen weite Interzellularen frei, deren Querschnittsform weniger regelmäßig ist als bei den Luftgängen der Rinde.

Gegen den begrenzenden Knoten hin ändert sich allmählich die Querschnittsform des Stengels; der Kreis wird zur Ellipse. Der Schnitt durch einen Knoten zeigt einige anatomische Eigentümlichkeiten, durch deren Beschreibung wir die Anatomie des Stengels noch zu ergänzen haben. Neben der veränderten Umrißform ist es namentlich die besondere Ausbildung der parenchymatischen Gewebe, durch die sich der Knoten vom Internodium unterscheidet. Die Zellen der Rinde stehen dicht beisammen, ihre großen Luftlücken verschwinden sämtlich; nur ganz enge Interzellularen von dreieckiger Querschnittsform gestatten noch die Zirkulation der Luft. Auch die Zellen des Markes schließen dichter zusammen, indem auch hier die großen Luftgänge unterdrückt werden.

Wie der gesamte Umriß, so nimmt auch der Zentralzylinder des Knotens elliptische Form an. An den beiden Enden der großen Achse sieht man je eine Partie des leitenden Gewebes in die Blätter und Seitenzweige hinaus abzweigen. Anfänglich gemeinsam verlaufend, trennen sich auf jeder Seite in der Stengelrinde die in das Blatt und den Achselsproß gehenden Stränge.

Im Längsschnitt durch den Stengel können wir uns über den Verlauf der Luftkanäle noch orientieren. Dieselben erstrecken sich in der Richtung der Achse als zu den Zellreihen parallele Gänge, die an den Knoten endigen, da hier durch die gedrängte Anordnung der Rinden- und Markzellen eine Art Querplatte, Diaphragma, entsteht, welches das Internodium abschließt, wie die Scheidewand in einem Grashalm.

Der Längsschnitt gestattet uns die Art der Verdickungen der Gefäßwände festzustellen. Dieselben bestehen meist aus einer Spirale, nur ausnahmsweise besitzen etwa die innersten Gefäße Membranen mit Ringverdickungen.

Nach diesem kurzen Überblick über die Anatomie des Stengels wollen wir nun die Entstehung seiner Beiwurzeln verfolgen. Dieselben nehmen ihren Ursprung im Perizykel. In einem kreisförmigen oder elliptischen Komplex von Zellen, der im Stengelquerschnitt als aus sieben bis neun Zellen bestehende Reihe erscheint, schwellen die Zellen an und beginnen zu wachsen. In Stengellängsschnitten mit medianem Schnitt durch eine Wurzelanlage ist die Anzahl ihrer Zellen etwas geringer, da diese in der

20 Wettstein, Entwicklung der Beiwurzeln dikotyler Sumpfpflanzen.

Richtung der Sproßachse gestreckt sind. In Fig. 9 Taf. I, wo sich die in Frage kommenden Elemente schon einmal antiklin geteilt haben, wies die Anlage im Schnitt ursprünglich nur 6 Zellen auf.

In den Präparaten, die nicht mit Javellescher Lauge behandelt worden sind, haben sich Kerne und Protoplasma in der Wurzelanlage stärker gefärbt, als in den andern Parenchymzellen. Jene Zellen haben ihren plasmatischen Inhalt vermehrt und ihre Kerne haben sich vergrößert. Daß namentlich die letztern intensiver gefärbt sind, hängt vermutlich mit dem Umstand zusammen, daß die chromatische Substanz der Zellkerne, die sich zur Teilung anschicken, vermehrt wird. Die zur Wurzelbildung bestimmten Zellen können, noch bevor Teilungen eingetreten sind, infolge der stärkern Färbung deutlich von den übrigen Zellen des Perizykels unterschieden werden. Da auch einzelne Zellen (Fig. 1 Taf. I) oder sogar die Zellen einer ganzen Reihe (Fig. 2 Taf. I) des innerhalb des Perizykels liegenden Siebparenchyms stark tingiert sind, ist wohl der Schluß berechtigt, daß die betreffenden Zellen ebenfalls zu wachsen beginnen, also auch zur Wurzelanlage zu rechnen sind.

Die Anordnung der Anlagen am Umfang des Zentralzylinders scheint keine regelmäßige zu sein. Bei ganz zarten Seitentrieben sieht man etwa mit den Blättern je zwei Wurzeln alternieren, die je links und rechts von der kleinen Achse des elliptischen Querschnittes liegen. In ältern Stengeln und im dickern Hauptsproß entstehen Wurzeln an jeder beliebigen Stelle des Perizykels.

In der Anlage treten, im Zentrum derselben beginnend, Zellteilungen auf. In Fig. 3 Taf. I sehen wir bereits zwei Zellen durch perikline Wände geteilt. Die Teilung setzt sich nach außen fort, doch bleibt auf jeder Seite des Querschnittes je eine Zelle ungeteilt, die wir Seitenzelle nennen wollen (Fig. 4 Taf. I, s). Die Gesamtheit der Seitenzellen bildet einen Ring um die Wurzelanlage. In der nach außen abgeschiedenen Schicht beginnt eine zweite perikline Teilung, die wieder zuerst die in der Mitte befindlichen Zellen ergreift (Fig. 5 Taf. I). In Fig. 8 Taf. I ist die zweite perikline Teilung vollzogen; sie reicht nicht so weit, wie die erste Teilung. So bleiben zu beiden Seiten bestimmte Zellen ungeteilt, die ebenfalls einen Ring am Grunde der spätern Wurzel bilden, den Van Tieghem und Douliot¹⁾ Epistele nennen.

Durch die zwei in zentrifugaler Aufeinanderfolge eingetretenen periklinen Teilungen der Wurzelanlage entstehen drei Schichten, aus denen die drei verschiedenen Regionen des Wurzelscheitels hervorgehen. Durch die erste perikline Teilung wird nach innen das Plerom abgeschieden; durch die zweite wird die äußere Schicht in die Initialschichten von Periblem und Dermatogen zerlegt. Schon während der zweiten periklinen Teilung beginnen im Plerom Zellteilungen, ohne gesetzmäßig erscheinende Anordnung der Teilungswände (Fig. 7 Taf. I). Auch die Anteil an der Zusammensetzung der Wurzelbasis nehmenden Zellen des

¹⁾ op. cit. Seite 15.

Siebparenchym teilen sich, so zeigt Fig. 9 Taf. I eine ganz regelmäßige perikline Teilung einer solchen Reihe. Nach und nach wächst das Plerom höckerartig vor und drängt die beiden andern Schichten und die Endodermis des Stengels nach außen (Fig. 10 Taf. I). Das Siebparenchym und einzelne Gruppen von englumigen Siebröhren werden etwas nach innen gedrückt, am stärksten in der Mitte der Anlage, die Linsenform annimmt, was namentlich im Längsschnitt des Stengels auffällig hervortritt, wo sie zwischen die Endodermis und die langgestreckten Elemente der Leitungsbahnen eingekeilt erscheint (Fig. 9 Taf. I).

Das Plerom erreicht oft eine beträchtliche Größe, bevor in den zwei andern Schichten, im Periblem und Dermatogen, weitere perikline Teilungen wahrzunehmen sind (Fig. 10 Taf. I). Doch mag es hie und da ausnahmsweise vorkommen, daß sich eine andere Schicht vor dem Plerom zu teilen beginnt. Ein Fall, wo dies für das Dermatogen beobachtet wurde, ist in Fig. 9 Taf. I dargestellt.

Wie aus Fig. 11 Taf. I zu entnehmen ist, beginnt in der Regel die Weiterentwicklung im Plerom und ergreift dann das Periblem. Dieses erleidet eine seitlich beginnende, sich gegen den Scheitel fortsetzende perikline Teilung, von welcher jedoch am Scheitel immer zunächst einige Zellen unberührt bleiben. Das Dermatogen ist hier noch ungeteilt; die ganze junge Wurzel wird von der durch antikline Teilungen dem Wachstum der Anlage folgenden Endodermis umkleidet.

Bis dahin hat sich die wachsende Wurzel durch nicht lokalisierte Teilungen vergrößert; nun beginnt die Ausbildung der Initialzonen, die dann allein den Zuwachs der Wurzel liefern. Am Scheitel des Pleroms differenziert sich eine kleinere Anzahl von Zellen als Scheitel- oder Initialzellen, von denen im Querschnitt drei sichtbar sind (Fig. 12 Taf. I). Sie erzeugen von nun an ausschließlich die Elemente zum Aufbau des Zentralzylinders. Die mittlere Initiale teilt sich periklin und ihre Segmente bilden eine zentrale Zellreihe des Pleroms, die sich später noch radial spaltet. Antikline Teilungen sind bei der mittlern Initiale ausgeschlossen, denn sonst könnten die seitlichen Initialen nicht als solche fungieren, da sie durch die Segmente der mittlern vom Scheitel weggedrängt würden. Die seitlichen Scheitelzellen teilen sich abwechselnd periklin und antiklin, geben daher Segmente nach innen und nach den Seiten ab, so daß von jeder dieser Initialzelle zwei Reihen ihren Ursprung nehmen. Indem in diesen Reihen selbst wieder weitere perikline Teilungen erfolgen, deren Aufeinanderfolge an keine Regel gebunden erscheint, wird die Zahl der Reihen vermehrt, welche in Fig. 12 Taf. I gleich innerhalb der Initialen sechs beträgt, während wir weiter gegen die Basis der Wurzel hin deren elf zählen. Nur die äußerste Reihe des Pleroms teilt sich nie periklin, sie wird zum Perizykel.

Im Periblem werden die Initialen dadurch differenziert, daß die nach Fig. 11 Taf. I beschriebene perikline Teilung die am Scheitel liegenden Zellen nicht erreicht. Diese Initialen teilen sich nie periklin, sondern nur antiklin; der Scheitel des Periblems bleibt daher immer einschichtig. Dieses hat im Längsschnitt zwei

Initialen, die mit denjenigen des Pleroms alternieren (Fig. 12 Taf. I). In Fig. 11 sieht man allerdings drei scheinbar Scheitelständige Zellen; davon ist jedoch die äußerste links deutlich als Segment der einen Scheitelzelle zu erkennen. Im ganzen werden nie mehr als vier Initialen vorhanden sein. Nach Schwendener¹⁾ kann man nur dann eine Zelle als Scheitelzelle bezeichnen, wenn sie ihre Funktion als solche dauernd beibehält. Würden wir nun mehr als vier Initialen annehmen, so müßten die Segmente einer derselben mit Notwendigkeit eine andere Scheitelzelle nach außen drängen; diese verlöre ihren Charakter als Scheitelzelle. Nach dieser Auffassung sind also mehr als vier Scheitelzellen gar nicht möglich; im Querschnitt können davon immer nur zwei gesehen werden. An den Seiten wird das Periblem mehrschichtig; die periklinen Teilungen lösen sich zentripetal ab. Jede neue Teilung erstreckt sich gegen den Scheitel hin weniger weit, als die vorhergehende; die Zahl der Schichten nimmt daher in der Richtung nach dem Scheitel ab, wo sie in eine einzige Schicht auslaufen. Die innerste Reihe des Periblems zeigt an der Basis der Wurzelanlage an den Radialwänden die Casparyschen Punkte, dieselbe ist dadurch als Endodermis charakterisiert. Die Casparyschen Streifen treten in einem Abstand von 0,3 mm hinter der Wurzelspitze auf; ihr Erscheinen hält Schritt mit der Differenzierung des Leitbündels. Diese Tatsache ist von einigem Wert für die Deutung der Streifen, daß sie den Austritt der Nährstoffe verhindern sollen. Die nach dem Scheitel laufende Fortsetzung der Endodermis setzt sich aus genetisch ungleichwertigen Zellen zusammen. Jede Zelle derselben verhält sich zu der scheinbar folgenden wie eine Tochterzelle zur Mutterzelle. Erst wenn sie eine gewisse Anzahl von periklinen Teilungen erlitten haben, differenzieren sich die definitiven Endodermiszellen heraus. In Fig. 12 Taf. I ist das Periblem auf der linken Seite durch sieben, auf der rechten durch acht Periklinen segmentiert worden. Von diesen Teilungen reichen aber nicht alle, sondern nur etwa zwei bis drei ganz bis zur Basis der Wurzel, was zwar in der Figur nicht mehr dargestellt ist, doch auf dem derselben zu Grunde liegenden Präparate verfolgt werden kann. Die Wurzel erreicht daher nicht am Grunde ihre größte Dicke; dieser scheint im Gegenteil eingeengt zu sein. Die Wurzel steckt daher wie mit einem Fuße im Gewebe des Stengels.

Die Entwicklung des Dermatogens setzt gewöhnlich zuletzt ein. In Fig. 11 Taf. I ist es noch ungeteilt; nur ausnahmsweise kann es vorkommen, daß es sich, wie Fig. 9 Taf. I zeigt, früher teilt. Das Dermatogen zerfällt im medianen Schnitt am Scheitel zuerst durch eine perikline Teilung in zwei Reihen; von diesen teilt sich nur die innere wieder periklin. So setzt sich die Abscheidung von neuen Schichten streng zentripetal fort, wobei jede neue Teilung sich weniger weit erstreckt als die vorhergehende. Dem Dermatogen verdanken zwei Gewebe ihren Ursprung, die Epidermis und die Haube. Die erstere umläuft das Periblem und

¹⁾ Schwendener, S., Über das Scheitelwachstum der Phanerogamenwurzeln. (Gesammelte bot. Abhandlgn. 1898.)

begrenzt die Wurzel seitlich nach außen. Sie besteht aus genetisch ungleichwertigen Stücken; denn an ihrer Bildung beteiligen sich seitlich nicht periklin geteilte Zellen, dann scheidelwärts solche, die sich einmal, zweimal, dreimal u. s. w. periklin geteilt haben. Das durch perikline Teilungen des Dermatogens entstandene Gewebe ist infolge der besondern Art der Teilung über dem Scheitel am mächtigsten; es ist ein Schutzorgan für die Wurzel, die Haube.

Das Verhältnis der Haube zur Epidermis veranlaßt mich noch zu einigen Bemerkungen, da über ihre gegenseitigen Beziehungen die Ansichten der Autoren sehr auseinander gehen. Reinke¹⁾ sagt: „Der Gesamteindruck . . . ist der, daß die einzelnen Zellreihen der Haube, wenn wir uns einer plastischen Vorstellung akkomodieren, die einzelnen Haubenschalen, welche man Kappen genannt hat, jede für sich gewissermaßen aus der Epidermis herausgeschnitten zu sein scheinen.“ Er sieht also in der Haube ein Produkt des Dermatogens, das hier im Unterschied zum Stammvegetationsscheitel zugleich die Rolle eines Kalyptrogenes vertritt.

Die Auffassung Erikssons²⁾ weicht insoweit von derjenigen Reinkes ab, als er Epidermis und Haube als koordinierte Bildungen eines Meristemes betrachtet, das er wegen seiner doppelten Funktion Dermokalyptrogen nennt.

Janczewski³⁾ aber hält die Epidermis als ein Produkt der Haube, deren innerste Schicht sich in die Epidermis umwandle: „La coiffe de l'Helianthus se régénère . . . par une couche calyptrigène appliquée à la surface de l'écorce primaire Les divisions de la couche calyptrigène étant acropète, sa fonction s'éteint dans le même sens. Le sort qui est destiné à cette couche est cependant toute autre que dans les racines du deuxième type; elle ne s'exfolie jamais avec les couches inertes de la coiffe, mais se transforme directement en épiderme.“ Diese Auffassung Janczewskis erachte ich als durchaus unzutreffend. An Entwicklungsstadien von Wurzeln, wie z. B. an demjenigen von Fig. 11 Taf. I kann man beobachten, wie das Dermatogen als einzige Schicht das ganze Organ überzieht. Man geht wohl nicht fehl, wenn man diese Schicht als die künftige Epidermis anschaut, namentlich in Analogie zum Sproßscheiden, dessen Bild sich von der genannten Figur prinzipiell in nichts unterscheidet. Man darf daher wohl mit Fug annehmen, daß die Haube phylogenetisch etwas sekundär Erzeugtes darstellt, das sich im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung der Wurzel heraus differenziert hat. Wir haben in der Haube eine mechanische Verstärkung des durch die Epidermis dargestellten Schutzapparates zu erblicken für diejenige Stelle der Wurzel, mit welcher Wachstum und Leben derselben enge verknüpft sind. Die Epidermis ist das ursprüngliche, ihr Meristem hat als Nebenfunktion die Erzeugung einer Haube übernommen. Ich schließe mich daher der Ansicht Reinkes an und halte deshalb

¹⁾ op. cit. Seite 15 und 16.

²⁾ Eriksson, J., Über das Urmeristem der Dikotylenwurzeln. (Pringsheims Jahrbücher. Bd. 11. 1878.)

³⁾ Janczewski, Ed. de, Accroissement des racines dans les phanérogames. (Ann. sc. nat. Série V. T. 20. 1874. Seite 182.)

die Auffassung von Janczewski für eine irrig; ebenso erachte ich Erikssons besondere Bezeichnung „Dermokalypptrogen“ als überflüssig.

Das gesamte Gewebe der Beiwurzel von *Veronica beccabunga* L. stammt, wie wir sehen, von einer einzigen Schicht, vom Perizykel des Stengels ab. Nun nimmt aber noch ein Stengelgewebe einigen Anteil an der Wurzelbildung, die Endodermis. Die sich vorwölbende Wurzelanlage drängt die Endodermis vor sich her; diese wird aber nicht resorbiert, sondern vermehrt im Gegenteil den plasmatischen Inhalt ihrer Zellen, deren Kerne chromatinreicher werden, sich also bei der Präparation intensiver färben. Die Zellen teilen sich antiklin und folgen so dem Wachstum der jungen Wurzel. Die Endodermis bleibt immer einschichtig; eine perikline Teilung derselben, wie sie Fig. 9 Taf. I aufweist, wird nur in den allerseltensten Fällen eintreten. Anfänglich umkleidet die Endodermis die ganze Wurzel (Fig. 11 Taf. I). Wenn man sie aber in ältern Stadien vom Scheitel gegen die Basis hin verfolgt, kann man beobachten, wie ihre Zellen schmaler werden, wie das basale Ende der innersten zugespitzt ist und wie die Schicht selbst plötzlich endet. Die Kontinuität ihrer Zellen ist hier aufgehoben worden dadurch, daß einzelne derselben zusammengedrückt und aufgelöst worden sind. Diese Resorption erfolgt da, wo sich die Periblemreihen am stärksten entwickelt haben und folglich den größten Druck auf die Seiten ausüben. Oft sieht man noch innerhalb jener Stelle größter Mächtigkeit des Periblems einzelne Teile der Endodermis erhalten. Das die Wurzel begleitende, wie eine Haubenschicht aufsitzende Endodermisstück heißt Wurzeltasche. Diese wird von der wachsenden Beiwurzel im Gewebe des Sprosses hinausgeschoben. Ihre Bildung ist also etwa vergleichbar derjenigen einer Haube des Laubmoosporogons, welche erstere als Überrest der abgesprengten Archegoniumwandung vom Sporogon emporgehoben wird. Während die Tasche hier einschichtig bleibt, zeigt sie bei den Wurzeln von *Pontederia*, *Eichhornia* und *Lemna* eine besondere Entwicklung dadurch, daß sie durch perikline Teilungen die Zahl ihrer Schichten vermehrt. Sie tritt bei den genannten Pflanzen an die Stelle der Haube, die nicht zur Ausbildung gelangt.

Schon bevor die Wurzelspitze das mütterliche Organ verlassen hat, beginnt an der Basis des Pleroms die Bildung von Gefäßen. Im Wurzellängsschnitt (Fig. 1 Taf. II) stellen sie sich als zwei Stränge dar, mit ein bis zwei parallelen Reihen von Gefäßen, deren Wände spiralfaserig verdickt sind. Zwischen den Strängen ist Markgewebe. Die Gefäße der Wurzel schließen in der Basis der Wurzel an kurze kugelige Zellen an. Diese besitzen spiralförmige Verdickungsleisten, die sich verzweigen und Anastomosen von einer Windung zur andern senden, was die betreffenden Zellen ähnlich wie Netzfasertracheiden erscheinen läßt. Wir wollen sie Anschlußtracheiden nennen, da sie als Zwischenglieder zwischen dem Leitungssystem des Stengels und demjenigen der Wurzel fungieren. Sie entstehen teils aus den basalen Zellen des Pleroms, teils aus dem Leitparenchym des Leptoms, soweit es sich an der Bildung der Wurzelbasis beteiligt hat, und aus dem Kambium.

Die Basis der Wurzel wölbt sich in einem konvexen Bogen in den Zentralzylinder des Stengels hinein, wobei die Gewebe des letztern etwas nach innen gedrängt werden. Entsprechend den erhöhten Forderungen an die Leistungsfähigkeit der wasserleitenden Organe hat das Kambium innerhalb der Wurzelanlage vermehrte Tätigkeit entfaltet, namentlich durch Bildung von Tracheiden; so daß hier der Holzring bedeutend dicker ist, als an den andern Orten. Die Anschlußtracheiden legen sich an die Elemente des sekundären Hadroms an.

Im Querschnitt durch die Basis einer ältern Wurzel (tangentialer Längsschnitt des Stengels, Fig. 13 Taf. I) sieht man die Gefäße der Wurzel rings um deren Mark herum. Von diesen ausgehend, strahlen die Anschlußtracheiden nach allen Seiten aus. Sie sind etwas in radialer Richtung gestreckt; die innere Tangentialseite legt sich an ein Gefäß der Wurzel an, die äußere an die nach außen folgende Anschlußtracheide, welche sich an die im Stengel aufsteigenden Hadrompartien anlegt. In unserer Figur ist das Hadrom des Stengels auf beiden Seiten der Wurzel vom Schnitte getroffen. Der Anschluß der Wurzel erfolgt an das sekundäre Holz, das an solchen Stellen vorwiegend aus Tracheiden besteht, deren Membranen mit anastomosierenden Spiralen verdickt sind.

Da in dem Stengelknoten das Rindengewebe von dichter Struktur ist, setzt dasselbe dem Durchbruch der Wurzel einen ziemlich starken Widerstand entgegen. Zunächst werden die unmittelbar über der Wurzelanlage liegenden Rindenzellen zusammengedrückt. Dann wird, wie Vonhöne nachgewiesen hat, von der Wurzel ein Sekret ausgeschieden, welches den Inhalt der außerhalb der Endodermis befindlichen Rindenzellen löst. Das Lumen der Zellen kommt zum Schwinden, bis nur noch die zusammengedrückten Membranen der vorwärts drängenden Wurzelspitze anliegen; aber auch diese werden zuletzt gelöst und an die Stelle der resorbierten Zellen tritt die vorrückende Wurzel. Die Epidermis und die subepidermale Rindenschicht widerstehen der Einwirkung des Fermentes; sie werden daher nicht aufgelöst, sondern von der Wurzelspitze nach außen gedrängt, so daß sie sich in Form einer Kugelschale vorwölben. So kommen jene Höcker zu stande, die beim Betrachten eines Stengelknotens das Vorhandensein von latenten Wurzelanlagen verraten. Die wachsende Wurzel überwindet zuletzt durch ihren Druck den Widerstand des resistenteren Gewebes und ihre Spitze tritt durch den Riß aus.

Tangentiale Stengelschnitte zeigen, daß der Querschnitt der Wurzel an der Stelle, wo sie die Epidermis des Stengels durchbohrt, nicht kreisrund, sondern elliptisch ist. Selbst der Zentralzylinder der Wurzel zeigt diese Deformierung seines Umrisses, wie Fig. 3 Taf. II beweist. Die Wurzel liegt in einer elliptischen Spalte, deren große Achse parallel mit der Sproßachse verläuft. Der elliptische Umriss der Wurzel ist eine Folge des seitlichen Druckes, den die Epidermis und die äußern Rindenschichten des Stengels auf dieselbe ausüben. In der Längsrichtung bieten die genannten Gewebe dem Durchbruch der Wurzel weniger Widerstand, da ihre Zellen in der Längsrichtung gestreckt sind und die

Längswände in der gleichen Flucht liegen, während die Querwände miteinander alternieren.

Der Bau der Beiwurzel ist aus Fig. 2 Taf. II ersichtlich, die einen Querschnitt durch eine Wurzel in der Nähe des Vegetationsscheitels zeigt. Die Epidermis setzt sich hier aus hohen, schmalen Zellen zusammen. Darunter liegen drei bis vier Schichten lückenlos verbundener Zellen der Rinde. Die innerste Rindenschicht ist als Schutzscheide ausgebildet und umschließt den Zentralzylinder. Der mittlere Teil der Rinde hat seine Zellen in konzentrischen Kreisen und radialen Reihen angeordnet. Derselbe bildet sich zum Durchlüftungsgewebe um. In der Figur können wir in diesem Gewebe die Bildung von Interzellularen verfolgen. An den Kanten trennen sich die Membranen voneinander, die Zellen runden sich ab, wodurch kleine rhombische Zwischenzellgänge entstehen. Da ihre Entstehung zentripetal fortschreitet, treffen wir innen die jüngsten Stadien der Bildung von Interzellularen. Zwischen den weiter außen gelegenen Zellen vergrößern sich diese Gänge, bis zuletzt die zwei Zellen angehörige radiale Membran sich spaltet und zwei Interzellularen zu einer verschmelzen, an welche dann sechs Zellen grenzen statt vier. Dieses Auseinanderweichen der Membranen setzt sich radial nach innen fort; an den größten Luftgang der Figur stoßen bereits zwölf Zellen. In älteren Teilen der Wurzel haben sich alle Interzellularen auf dem gleichen Radius miteinander vereinigt. Wir treffen daher eine ganz regelmäßige Verteilung der Luftkanäle; sie erstrecken sich im Querschnitt in der Richtung der Radien und sind voneinander durch eine aus einer Zellreihe bestehende Lamelle geschieden. Das Aussehen des Wurzelquerschnittes ist dann vergleichbar demjenigen eines Stengelquerschnittes von *Myriophyllum*.

Diese Luftgänge werden an einer Stelle nicht ausgebildet, nämlich da, wo die Wurzel die Epidermis des Stengels durchbohrt. Außerhalb jener Stelle beginnen in der Wurzel die Luftlücken, aber auch innerhalb derselben treten sie auf, so daß jene Stelle einem Diaphragma des Stengels zu vergleichen ist.

In unserer Figur tritt der Zentralzylinder aus dem übrigen Gewebe infolge der geringen Weite seiner Zellen scharf hervor. Innerhalb seiner äußersten Schicht des Perizykels beginnt die Differenzierung des Prokambiums. Die Primordialgefäße grenzen an die Perizykelschicht; die später entstehenden Tracheen werden innerhalb der ersten also zentripetal angelegt. Im Zentrum der Wurzel lassen sie in der Regel ein Mark frei. In unserm Falle weist die Wurzel vier Gefäßplatten auf; doch ist diese Zahl nicht konstant; in den Schnitten durch andere Wurzeln erscheint der Zentralzylinder auch triarch oder pentarch.

Durch das sekundäre Dickenwachstum wird der radiale Bau des zentralen Leitbündels bald undeutlich (Fig. 3 Taf. II). Der sekundäre Zuwachs schiebt sich zwischen die primären Gefäßplatten hinein, so daß die Wurzel einen geschlossenen Ring von Gefäßen bekommt.

Mit der Entwicklungsgeschichte der Beiwurzeln von *Veronica beccabunga* L. hat sich, wie bereits oben ausgeführt, auch *Lemaire* befaßt. Unsere Ergebnisse stimmen mit den seinigen

nicht vollkommen überein. Lemaire hat z. B. nicht beachtet, daß neben dem Perizykel noch tiefer gelegene Parenchymzellen sich an der Bildung der Wurzelanlage beteiligen. Nach seiner Fig. 5 Taf. 7 wäre dies ausgeschlossen, da die Siebröhren und Geleitzellen überall bis zum Perizykel reichen, während nach meinen Beobachtungen die Anordnung der Gewebe nicht so regelmäßig ist und an zahlreichen Stellen die Siebzellen durch zwei Zellschichten, von denen die innere als Siebparenchym zu deuten ist, von der Endodermis getrennt sind. Wie aus meiner Fig. 9 Taf. I bestimmt hervorgeht, nehmen auch Siebparenchymzellen Anteil am Aufbau der Wurzelanlage und gehen sogar perikline Teilungen ein. Allerdings beteiligen sich diese Parenchymzellen nur an der Zusammensetzung der Plerombasis und spielen später, da die Zunahme der Gewebe von den Initialen ausgeht, keine besonders wichtige Rolle mehr.

Lemaire teilt die von ihm untersuchten Pflanzen seines ersten Typus in zwei Unterabteilungen ein, für welche das Stellungsverhältnis der Wurzelanlage zu den Geweben des Stengels als unterscheidendes Merkmal angegeben wird. Er reiht *Veronica* unter den Titel¹⁾ ein: „Racines naissant en face ou sur le flanc de faisceaux de la tige.“ Wie oben dargelegt worden, sind aber die Leitungsbahnen im Zentralzylinder von *Veronica beccabunga* L. nicht in scharf umschriebenen Bündeln angeordnet, so daß die Einordnung der Pflanze unter den genannten Titel von zweifelhaftem Werte erscheint.

In Hinsicht auf das Scheitelwachstum der Beiwurzeln ist *Veronica beccabunga* L. von Eriksson²⁾ untersucht worden. Er fand im Periblem zwei Reihen von Initialen,³⁾ ähnlich wie bei *Linum*. Er bezeichnet den gewöhnlichen Scheitelbau der Dikotylenwurzeln als Helianthustypus, bei *Veronica* spricht er von einer *Linum*-Modifikation des Helianthustypus. Eriksson wurde zu seiner von unseren Beobachtungen abweichenden Ansicht wahrscheinlich dadurch geführt, daß seine Schnitte nicht vollständig median waren. Die Scheitelzellen sind verhältnismäßig klein; wenn daher ein Schnitt auch nur wenig von der Medianen abweicht, erscheint der Schnitt des Periblems zweireihig. Bei Serienschnitten durch gut gewachsene Wurzelspitzen ist dagegen eine solche Täuschung ausgeschlossen. Man findet in einer Serie von Wurzelschnitten nur etwa zwei Schnitte, in denen das Periblem einreihig ist, der vorhergehende und nachfolgende Schnitt haben am Scheitel bereits ein zweireihiges Periblem.

Reinke⁴⁾ stellt in Fig. 3 Taf. I einen Längsschnitt durch die Keimwurzel von *Veronica beccabunga* L. dar, der in einigen Punkten vom Längsschnitt einer Beiwurzel der gleichen Pflanze, wie ich ihn in Fig. 12 Taf. I gezeichnet habe, abweicht. Die Figur Reinkes zeigt in Übereinstimmung mit dem Text für das Plerom zwei und für das Periblem drei Scheitelzellen, was

1) op. cit. Seite 14.

2) op. cit.

3) Nur ein einzelnes Präparat stimmte nach den Angaben des Autors mehr mit *Helianthus* überein, dessen Periblem am Scheitel einreihig ist.

4) op. cit.

nach den oben entwickelten Gründen an einem Medianschnitte nicht möglich ist, da ja die mittlere der drei Zellen des Periblems nicht als Scheitelzelle fungieren könnte. Die bei der Vermehrung der Periblemschichten aufeinander folgenden periklinen Teilungen geschehen nach Reinke nicht in streng zentripetaler Reihenfolge. Er hat einige Teilungsschnitte in seine Figur eingezeichnet, die zentrifugal vor sich gegangen sind. Bei den von mir untersuchten Beiwurzeln haben alle diese Teilungen ohne Ausnahme zentripetal stattgefunden.

Das Scheitelwachstum der Beiwurzeln von *Veronica* entspricht dem *Helianthustypus* Janczewskis und dem dritten Typus Haberlandts.¹⁾

2. *Lysimachia nummularia* L.

In nassen Gräben und feuchten Waldstellen trifft man häufig den Münz-Gilbweiderich, dessen Blätterwerk mosaikartig den Boden bekleidet und dessen Achsen, sich dem Boden innig anschmiegend, auf demselben vorwärts kriechen, fortschreitend die jungen Stengelglieder mit Beiwurzeln befestigend.

Über die Entstehung der Beiwurzeln von *Lysimachia nummularia* L. enthält das Werk von Van Tieghem und Douliot einzelne wenige Angaben, denen jedoch keine Zeichnungen beigegeben sind. Die nachfolgenden Ausführungen bestätigen in den Hauptpunkten die Ergebnisse der beiden Autoren, sollen indessen einzelne, noch nicht völlig klar gelegte Verhältnisse eingehender berücksichtigen. Auch für *Lysimachia* dürften einige Angaben über den Bau des Stengels die nachfolgende Darstellung der Entwicklung der Beiwurzeln verständlicher machen.

Als Folge der kriechenden Lebensweise treten an den Sprossen eigentümliche Drehungen auf. Die zwei rundlichen, gegenständigen Blätter eines Knotens alternieren mit denjenigen des folgenden Knotens. Damit alle Blätter ihrer physiologischen Aufgabe genügen können, sollten sie die zum Licht günstigste Lage einnehmen. Durch entsprechende Stellung des Blattstieles, namentlich aber durch Torsion der einzelnen 1,5–3 cm langen Internodien, welche die am Stengel herablaufenden Längsleisten abwechselnd als rechts- oder linksläufige Spirallinien erscheinen lassen, werden die Blätter einseitwendig.

Der Querschnitt durch ein Internodium zeigt uns eine zweifach symmetrische Figur mit einer großen und kleinen Achse. An den beiden Längsseiten ist je eine breite Bucht, die als flache Rinne zwischen zwei vorragenden Längsleisten am Stengel herunterzieht (Fig. 1 Seite 30). Die nach innen und außen ein wenig vorgewölbten Zellen der Epidermis lassen im Querschnitt die Oberhaut des Stengels mit ihren stark kutikularisierten äußern tangentialen Wänden etwas gewellt erscheinen.

Die Rinde des Stengels setzt sich aus acht bis zehn Reihen abgerundeter, etwas Chlorophyll führender Zellen zusammen, zwischen welchen sich kleine Interzellularen und von sechs bis acht Zellen

¹⁾ Haberlandt, G., *Physiol. Pflanzenanatomie*. 3. Aufl. 1904. Seite 80.

begrenzte Luftlücken sich hinziehen. Die Zellen der innersten Rindenschicht umschließen scheidenartig den Zentralzylinder; sie sind durch den Besitz von in der Nähe der innern tangentialen Wand liegenden Casparyschen Punkte ausgezeichnet. Diese Zellschicht stellt somit eine typische Endodermis dar.

Der kreisrunde Zentralzylinder bildet einen einzigen Strang, ohne Sonderung in genau umschriebene Leitbündel. Die kleinumigen Siebröhren und Geleitzellen gruppieren sich zu zahlreichen kleinen Strängen — in einem Präparate zählte ich z. B. deren 5 —, die zum Teil durch eine, an andern Orten durch zwei Parenchym-schichten von der Endodermis geschieden sind. Der Perizykel ist mithin als einschichtig aufzufassen und die stellenweise innerhalb desselben gelegenen Parenchymzellen sind zum Siebparenchym zu rechnen. Die Gefäße treten bald einzeln, bald in radialen Reihen auf; in dem schon erwähnten Präparate zählte ich etwa 50 solcher Gruppen, die mit den sie trennenden radialen Lamellen aus Hadromparenchym einen zusammenhängenden Ring bilden. Leptom und Hadrom sind in ein parenchymatisches, Chlorophyll führendes Gewebe eingebettet, welches als Leitparenchym zu bezeichnen ist. Markstrahlen sind nicht vorhanden. Die Mitte des Stengels wird von einem weitmaschigen, an den Kanten der Zellen drei- bis viereckige Interzellularen bildenden Mark ausgefüllt.

Gegen den obern Knoten eines Internodiums hin ist im Gefäßring des Stengels eine verschiedene Ausbildung der Gefäße wahrzunehmen. An zwei diametral sich gegenüberliegenden Bogen des Ringes finden sich nur englumige Gefäße. Diese Teile des Stranges sind je für ein Blatt bestimmt.

Der Querschnitt durch einen Knoten läßt uns im Vergleich zum Internodium einige bemerkenswerte Modifikationen der anatomischen Struktur erkennen. Das Parenchym der Rinde und des Markes schließt sich zu einer dichten Scheibe zusammen mit engen Interstitien. Der Zentralzylinder verbreitert sich zur Ellipse. In demselben ist eine deutliche Sonderung von vier Hadrompartien dadurch ausgeprägt, daß die Gefäße der Blattspuren, die an der großen Achse des Zentralzylinders liegen, durch geringere Weite sich von den übrigen abheben und auf jeder Seite durch zwei bis drei radiale Parenchymreihen von diesen getrennt sind (Fig. 1). Auch beim Siebteil ist im Knoten eine Gliederung in vier scharf umschriebene Partien vorhanden. Doch finden wir hier die radialen parenchymatischen Trennungstreifen, vier bis fünf Reihen breit, näher gegen die kleine Achse hin. Die Intervale der Leptompartien alternieren mit denjenigen des Hadroms; so kommen denn innerhalb der vier Unterbrechungen des Leptomringes Gruppen weiter Gefäße zu liegen, was insofern hier von Bedeutung ist, als die vier im Stengel entstehenden Wurzeln außerhalb der vier, zwischen den Siebteilen vorhandenen Lücken sich bilden und somit direkt mit dem Wasserleitungssystem in Verbindung treten können. Es scheint mir darin ein der Wurzel analoges Verhalten zu liegen, in welcher die Seitenwurzeln, sofern die Hauptwurzel nicht diarch ist, auch vor den Hadromplatten entstehen, die mit den Leptommassen alternieren.

Unsere Angaben über den Bau des Zentralzylinders weichen in einer Hinsicht nicht unwesentlich von denjenigen Van Tieghems und Douliots ab, weshalb ich es für geboten erachte, hier kurz darauf einzutreten. Die beiden Autoren schreiben dem Stengel von *Lysimachia nummularia*, ohne zwischen Internodium und Knoten zu unterscheiden, allgemein acht gesonderte Leitbündel zu¹⁾: „Le cylindre central . . . a autour de la moelle deux larges faisceaux libéroligneux aux extrémités du grand axe, destinés aux feuilles du noeud, deux petits faisceaux aux extrémités du petit axe et quatre autres un peu plus grands, alternes avec les premiers, mais au contact avec les foliaires. Ces faisceaux sont surtout distincts par leurs libres, car leurs bois forment un anneau presque continue.“

Dem gegenüber muß ich betonen, daß im Internodium eine Unterscheidung von Leitbündeln gar nicht zulässig ist. Im

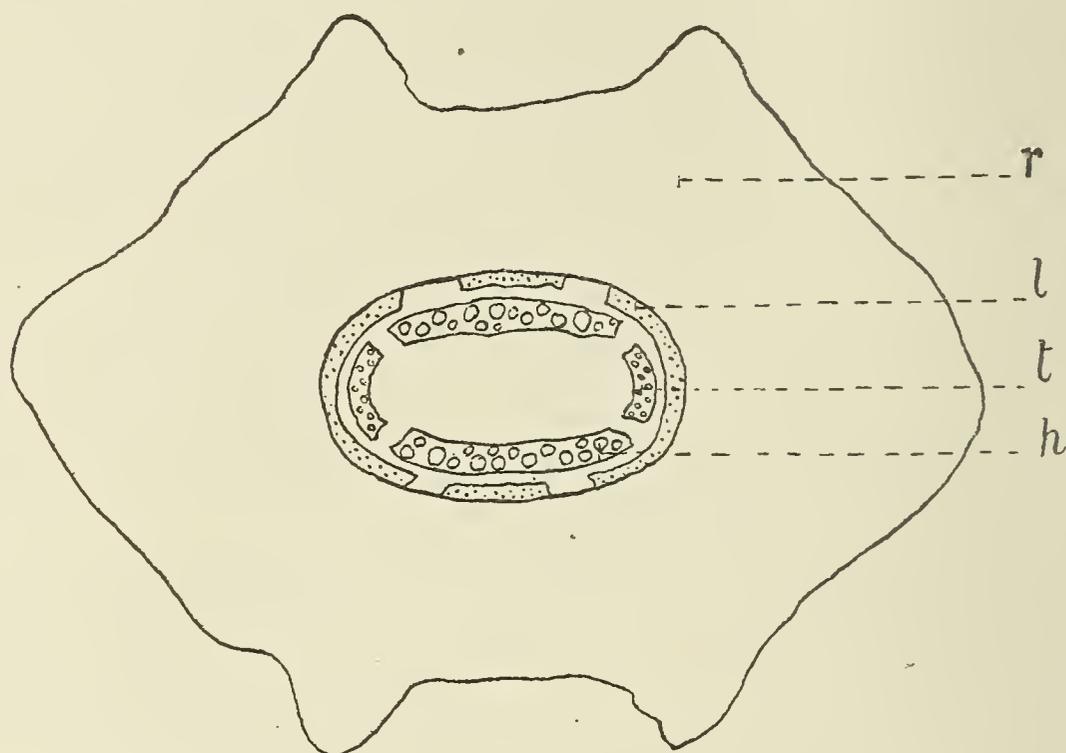


Fig. 1. Schematischer Querschnitt durch einen Knoten.
r-Rinde, l-Leptom, h-Hadrom, t-Blattbündel.

Knoten ist eine gewisse Gliederung zwar vorhanden; aber da die trennenden Parenchymstreifen zwischen den Hadrommassen nur bis zum Siebteil und nicht bis zum Perizykel reichen, sind sie nicht als Marktstrahlen aufzufassen, da ferner die Leptom- und Hadrompartien nicht miteinander koinzidieren, kann auch nicht von gesonderten Leitbündeln gesprochen werden. Ich halte vielmehr die von mir konstatierte topographische Verteilung der Gewebe als eine Konsequenz der Forderung, die Wurzeln zweckmäßig mit dem Leitungssystem des Stengels in Verbindung zu bringen. Die besprochenen Verhältnisse sind eine Anpassung an die rhizogene Funktion des Knotens.

Ein Längsschnitt durch den Stengel verschafft uns noch genauere Kenntnis über den Bau der Gefäße. Die Membranen aller trachealen Elemente weisen spiralförmige Verdickungen auf. Bei den innern, ältesten und zugleich engsten Gefäßen sind die

¹⁾ op. cit. Seite 464.

Verdickungsleisten weit ausgezogen. Die Spiralfasern der andern Gefäße besitzen regelmäßige Verzweigungen, die schräg an die Spiralwindungen ansetzen und sie mit den nachfolgenden verbinden. Wenn ein Gefäß mit einer solchen verzweigten Spirale der Länge nach durchschnitten ist und man die Innenseite der Membran betrachtet, so erscheinen die unverdickten Partien der letztern gleichsam als Tüpfel.

Wie aus dem Vorausgegangenen zu entnehmen ist, treten die Wurzeln immer an vorbestimmten Stellen des Knotens auf; daher bleibt ihre Anzahl bzw. ihre mögliche Anzahl eine konstante. Außerhalb der vier im Knoten vorhandenen Unterbrechungen des Leptomringes schwellen die Zellen einer kreisförmigen Partie des Perizykels stark an — im Querschnitt des Knotens sechs bis sieben Zellen — und vergrößern sich namentlich in radialer Richtung. Eine perikline Teilung erzeugt zwei Schichten, die im Querschnitt auf beiden Seiten je von einer ungeteilten Zelle der Wurzelanlage, der Seitenzelle, flankiert werden (Fig. 4 s, Taf. II).

Die zweite perikline Teilung beginnt in der Mitte und ergreift nach und nach auch die seitlich gelegenen Zellen. In Fig. 5 Taf. II haben sich bereits drei Zellen auf diese Weise geteilt.

Die drei Schichten erzeugen von innen nach außen das Plerom, Periblem und Dermatogen. Bald setzt die erste Entwicklung der innersten der drei Schichten, des Pleroms ein. Wie aus der reihenweisen Anordnung seiner zentral gelegenen Zellen in Fig. 6 Taf. II hervorgeht, teilen sich seine Elemente namentlich periklin, doch treten auch antikline Teilungen ein.

Die Frage nach der Herkunft der Initialen kann an Hand der jüngsten Stadien noch nicht beantwortet werden. Es ist zwar theoretisch einleuchtend, daß, wie Van Tieghem und Douliot¹⁾ ausführen, bei ungerader Zahl der Anlagezellen des Querschnittes die mittlere Zelle der Anlage den Charakter einer Initialmutterzelle hat, bei gerader Anzahl die Initialen entweder aus den beiden mittleren oder aus einer derselben hervorgehen. Allein diese Beziehungen können nicht sicher nachgewiesen werden, denn wenn die Initialen ihre Tätigkeit beginnen, läßt sich ihre Deszendenz schon nicht mehr rückwärts verfolgen. Alle Wahrscheinlichkeit spricht hingegen dafür, daß infolge des Wachstums durch ungleichmäßig verteilte antikline Teilungen im Plerom Verschiebungen eintreten, so daß nicht immer gerade die mittlere oder die mittleren Zellen der ursprünglichen Anlage an den Scheitel kommen und man daher nicht schon im voraus die Initialmutterzelle bezeichnen kann. Erst wenn die Anlage eine Größe, die ungefähr unserer Fig. 6 Taf. II entspricht, erreicht hat, läßt sich die Ausbildung der Initialen sicherer erkennen. Die mittlere der fünf radialen Zellreihen liefert die Scheitelzellen für die drei Regionen des Scheitels. Die für das Plerom bestimmte Zelle wird direkt zur Initiale, ohne sich weiter zu differenzieren. Die auf diese nach außen folgende Zelle des Periblems zerfällt durch zwei radiale,²⁾ auf einander senkrecht stehende Wände in

¹⁾ op. cit. Seite 15.

²⁾ „Wände, welche die Wachstumsachse in sich aufnehmen und die Oberfläche des Pflanzenteils rechtwinklig treffen, heißen radial.“ Bonner Lehrbuch. Seite 128.

vier Quadranten, die zu den Initialen des Periblems werden, von welchen im Längsschnitt zwei zu sehen sind. In dem Präparate, nach welchem Fig. 7 Taf. II gezeichnet wurde, kann man eine der radialen Teilungen daran erkennen, daß die neu gebildete Membran dünner ist, als die dazu parallelen Membranen der Mutterzelle; die andere radial gebildete Wand liegt in der Bildfläche, kann also im Schnitte nicht gesehen werden.

Es erübrigt mir noch, die Gründe darzulegen, welche mich zur Annahme einer einzigen Initiale für das Plerom veranlaßt haben. Über diese Frage gibt namentlich Fig. 8 Taf. II Aufschluß. Von den drei nicht periklin geteilten Zellen des Periblemscheitels sind zwei die im Längsschnitt sichtbaren Initialen, während die dritte Zelle, zu äußerst links, als ein durch antikline Teilung abgegebenes Segment anzusehen ist. Als Plerominitiale möchte ich hier diejenige Zelle aufgefaßt wissen, die mit den zwei Periblem-initialen eine perikline Wand gemein hat. Schon der Umstand, daß diese Zelle tangential gestreckt ist, berechtigt einigermaßen zu dem Schlusse, daß sie sich auch antiklin teile. Sobald das der Fall ist, kann die benachbarte, in der gleichen tangentialen Reihe liegende Zelle nicht mehr als Scheitelzelle wirken, da die Tochterzellen der erstern sie vom Scheitel wegdrängen würden. Ein Grund, der noch mehr ins Gewicht fällt, ergibt sich aus der gegenseitigen Stellung der Initiale des Pleroms und derjenigen des Periblems. Eine der letztern setzt mit ihren beiden radialen Membranen, nachdem sie nach links ein Segment abgeschnitten hat, an die von uns als Initiale bezeichnete Zelle des Pleroms an. Die betreffende Initiale des Periblems könnte nun nicht weiter als Scheitelzelle tätig sein, also durch antikline Teilungen sich segmentieren, wenn sich nicht auch die Initiale des Pleroms antiklin teilen würde. Diese Notwendigkeit zugegeben, gelangen wir wie oben zur Annahme einer einzigen Scheitelzelle im Plerom.

Diese vermehrt die Elemente des Pleroms sowohl durch Teilungen mit antiklinen als periklinen Wänden. Die durch Teilungen der ersten Art entstandene Zellschicht wird zum Perizykel der Wurzel. Die durch Periklinen von der Initiale nach innen abgeschnittenen Zellen spalten sich antiklin in zwei Reihen; jede der letztern gabelt sich von neuem. Die Aufeinanderfolge dieser periklinen Teilungen, welche die Dickenzunahme des Pleroms bedingen, ist keine gesetzmäßige.

Die Peribleminitialen teilen sich antiklin, die von ihnen abstammenden Segmente gliedern sich durch Periklinen, die von zwei Schwesterreihen nur je die innere in zwei Tochterreihen zerlegen und die in zentripetaler Folge weniger weit gegen den Scheitel hinreichen, weshalb die Dicke des Periblems akropetal abnimmt. Dasselbe hat in Fig. 8 Taf. II auf jeder Seite fünf Reihen, während es an der breitesten Stelle gegen die Basis unserer Wurzel hin, welche letztere die Rinde des Stengels etwa zur Hälfte durchbrochen hat, deren sechs besitzt. Eine Wurzel, die mit der Spitze die Epidermis berührt, weist im Periblem etwa acht Schichten auf. Die innerste Reihe des Periblems wird zur Endodermis. Die basalwärts gelegenen Zellen derselben zeigen schon bei geringem Spitzenabstand (0,3 mm) die Casparyschen

Punkte. Immer aber beginnt dann auch schon am Grunde die Ausbildung von Anschlußtracheiden. Die Endodermis setzt sich mit der Schutzscheide des Stengels in Verbindung. Das Verbindungsstück setzt sich zusammen aus einigen basalen Zellen des Periblems, die ebenfalls durch die erwähnten Punkte gekennzeichnet sind. Die durchgehende Zellschicht, bestehend aus der Endodermis des Stengels, derjenigen der Wurzel und dem Verbindungsstück, schließt den Zentralzylinder der Wurzel von den außerhalb desselben liegenden Geweben ab (Fig. 2 Seite 34). Es ist so Vorsorge getroffen, daß, wenn das Absorptionsgewebe der Wurzel in Funktion tritt, das zugeleitete Wasser nicht in die Rinde des Stengels austreten kann, sondern dem Wasserleitungssystem des Sprosses zugeleitet werden muß.

Das die Wurzelspitze schützende Organ, die Haube, wird dadurch gebildet, daß das Dermatogen am Scheitel durch ein System von Periklinen, die ohne Ausnahme zentripetal angelegt werden, zerlegt wird. In Fig. 8 Taf. II sind elf Zellen des Schnittes von der ersten Periklinen segmentiert worden; von der innern Schicht sind sechs Zellen durch gleich orientierte Wände wieder zerlegt worden. Die Entwicklung der Haube nimmt einen ziemlich langsamen Verlauf, während der Zeit, da die Wurzel noch im Mutterorgan eingeschlossen ist. So zählt denn die Haube, wenn die Wurzelspitze bis zur Epidermis vorgerückt ist, höchstens fünf Schichten.

Die Haube wird außen durch eine von der Endodermis des Stengels herstammende Schicht verstärkt. Die Zellen der letztern werden schon bei jungen Anlagen unter dem Einflusse radialen Druckes etwas deformiert und in tangentialer Richtung gedehnt. Lebhaftere radiale Teilungen ermöglichen der Endodermis das Mitwachsen am Scheitel der vorwärts dringenden Wurzel. Da sie an der Basis resorbiert wird, bildet das die Wurzel begleitende Stück eine Kappenschicht, die sogenannte Wurzeltasche. Ihre Zellen unterscheiden sich in Bezug auf Größe nicht mehr von denjenigen der Haube, sie ist aber doch von den Haubenschichten dadurch zu unterscheiden, daß sie seitlich mit keiner derselben in genetischem Zusammenhange ist. Ihre basalen Zellen keilen sich mit zugespitztem inneren Ende zwischen die Haube und die Rinde des Stengels ein. Da, wo ein Teil der Schutzscheide resorbiert worden ist, geht die Rinde der Wurzel, da hier die Epidermis der letztern nicht mehr differenziert ist, in diejenige des Stengels über. Wenn schon der Zusammenhang kein genetischer ist, so kommt doch durch den innigen Kontakt eine feste Verbindung durch Verwachsen zu stande, wozu namentlich der durch das in die Dicke wachsende Periblem verursachte seitliche Druck mitwirkt.

Um die junge Wurzel funktionstüchtig zu machen, beginnt schon während der Zeit, da sie noch im Stengelgewebe verborgen ist, die Ausbildung ihres Leitungssystemes. Auf Wurzellängsschnitten sieht man, wie innerhalb des Pleroms die ersten Gefäße sich differenzieren. Zwei Längsreihen von Tracheiden mit spiralig verdickten Wänden ziehen parallel gegen die Basis hin. Sie schließen aber nicht unmittelbar an das Wasserleitungssystem des Stengels an, sondern vermittelt Anschlußtracheiden. Diese sind

länglich kugelig, etwa doppelt so breit als die Gefäße der Wurzel, aber wie sich dies aus ihrer speziellen Bestimmung ergibt, nur von unbedeutender Länge. Ihre Wände sind mit Spiralfasern verdickt, die sich gabeln und mit den Verzweigungen an andere Windungen anschließen. Es machen diese Membranen in der Ansicht daher oft den Eindruck, als ob sie netzfaserförmig verdickt wären, während sie im Schnitte einfach getüpfelt erscheinen. Jeder Gefäßteil der Wurzel setzt sich mit einer Kette von vier bis fünf solcher Anschlußtracheiden fort, deren letzte sich mit ihrer Breitseite an ein Gefäß des Stengels anlegt. Die beiden im Längsschnitt sichtbaren, gegen die Basis leicht trichterförmig auseinandergehenden Reihen von Anschlußtracheiden treten unter sich wieder durch querverlaufende andere in Verbindung, weshalb die ganze Basis der Wurzel von solchen Elementen ausgefüllt erscheint. Die Anschlußtracheiden entstehen aus den basalen Zellen des Pleroms, ferner aus Siebparenchym und aus Kambiumzellen. Die sich umwandelnden Zellen schwellen zuerst an, die Wände wölben sich nach außen, wobei die angrenzenden Elemente etwas zusammengedrückt werden.

In der schon oben geschilderten Weise beseitigt die Wurzel die ihr Austreten hindernden Gewebe. Den größten Widerstand, der nicht durch Resorption ihrer

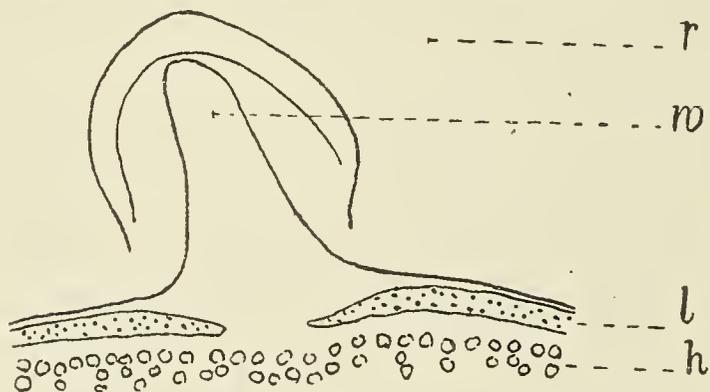


Fig. 2. Schematischer Längsschnitt durch eine Beiwurzel w.
r-Rinde, l-Leptom, h-Hadrom des Stengels.

Zellen überwunden werden kann, leistet die Epidermis. Sie wölbt sich vor, wächst oft ziemlich lange, sich antiklin teilend, mit. So schätzte ich in einem Präparate die Strecke, um welche die Epidermis hinausgedrängt wird und sich vorwölbt, auf etwa $\frac{1}{3}$ der Gesamtlänge der Wurzel. Endlich erfolgt ein Platzen der Ober-

haut und durch die entstandene Lücke verläßt der Wurzelscheitel den Sproß.

Die vier im Knoten entstehenden, an vorbestimmten Stellen inserierten Wurzeln liegen horizontal im Stengelgewebe, ihre Achsen stehen aber schräg auf der großen Achse des Stengelquerschnittes, so daß die zwei auf der gleichen Seite liegenden Wurzeln divergieren. Ihre Achsen schneiden die große Achse unter einem Winkel von etwa 70° (Fig. 2).

3. *Jussiaea grandiflora* Mich.¹⁾

Die krautigen Stengel kriechen im Schlamme von Sümpfen und entsenden ihre Seitensprosse nach oben, welche über das Wasser hinaufsteigen und wechselständige Blätter entfalten.

Die Pflanze erzeugt an den Knoten der niederliegenden Sprosse dimorphe Wurzeln, positiv und negativ geotropische. Die

¹⁾ Das Material zu vorliegenden Untersuchungen stammt aus dem botanischen Garten der Universität Zürich. Herrn Prof. Dr. Schinz bin ich für die Überlassung desselben zu bestem Danke verpflichtet.

erstern gehen nach unten ins Substrat und sind mit zahlreichen fadenförmigen Seitenwurzeln dicht besetzt; die andern, von Schenck aërotropische Wurzeln genannt, steigen senkrecht nach oben zur Wasseroberfläche. Diese Luftwurzeln sind von schneeweißer Farbe, schlaff, gewöhnlich unverzweigt, von begrenztem Längenwachstum, je nach der Tiefe des Wassers 5—10 cm lang.

Sie sind im Innern von einem dünnen Zentralzylinder durchzogen und dieser wird von einem zarten, schwammigen Aërenchym oder Luftgewebe umgeben. Nach den einlässlichen Untersuchungen Schencks,¹⁾ dessen Darstellung wir in diesem Abschnitt wenig neues hinzufügen können, geht der Aërenchymmantel aus der primären Rinde der Wurzel hervor. Die kugeligen Zellen der Rinde erscheinen im Querschnitt in radialen Reihen und konzentrischen Kreisen angeordnet. Die Bildung des Luftgewebes beginnt damit, daß die Rindenzellen Fortsätze entwickeln, gewöhnlich in Dreizahl. Der längste derselben ist radial nach außen gerichtet

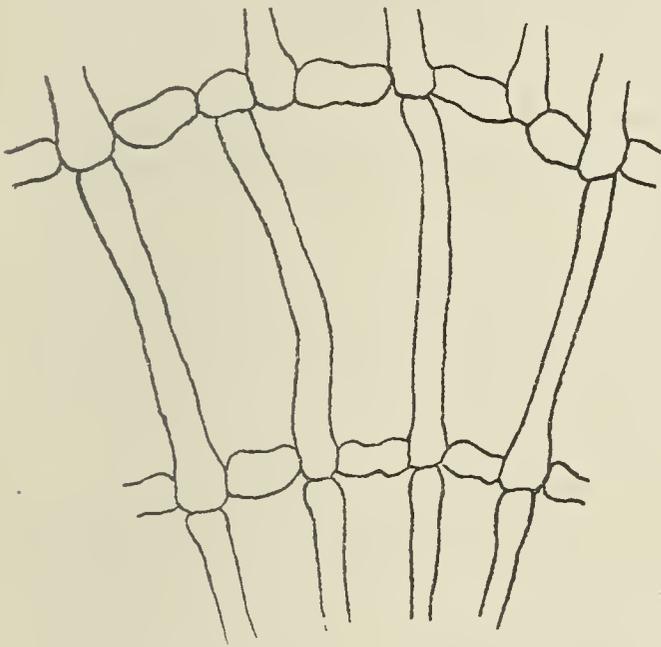


Fig. 3. Querschnitt durch das Aërenchym einer Atemwurzel. Schematisch nach Schenck.

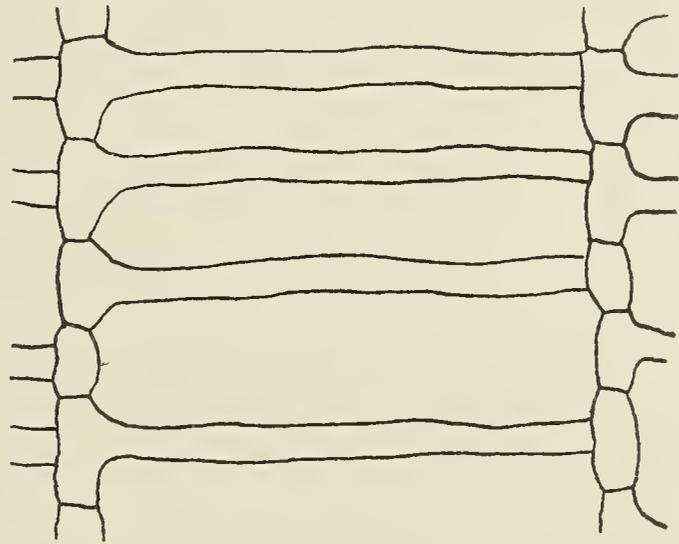


Fig. 4. Längsschnitt (radial) durch das Aërenchym einer Atemwurzel. Schematisch nach Schenck.

und tritt mit einer Zelle der nächstfolgenden Schicht in Verbindung. Da, im Querschnitt betrachtet, von den auf demselben Kreise gelegenen Zellen radial gestreckte mit nicht gestreckten abwechseln, entstehen zwischen den schmalen Armen große, viereckige Lufträume (Fig. 3 Seite 35). Die radialen Arme einer Lage erreichen gleiche Länge; es kommt daher ein regelmäßiger Aufbau des Aërenchym aus einzelnen Zonen zu stande. Die zwei kurzen Arme, die von der Rindenzelle gebildet werden, stehen radial und tangential senkrecht. Im Längsschnitt (Fig. 4 Seite 35) hat daher eine solche Rindenzelle die Form eines liegenden — . Auch der Längsschnitt zeigt viereckige Lufträume zwischen den gestreckten, radialen Armen. Die ungestreckt bleibenden Zellen bilden mit den Fußstücken der gestreckten eine Art Scheidewand, welche in der tangentialen Ansicht von größern und kleinern Interzellulargängen durchbrochen erscheint, so daß ein einheit-

¹⁾ Schenck, H., Über das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. (Pringsheims Jahrbücher. Bd. 20. 1889. Seite 529 bis 541.)

licher Zusammenhang des ganzen Durchlüftungssystems hergestellt wird. Da die Epidermis und die subepidermale Rindenschicht gesprengt werden, kommt das Interzellularsystem durch zahlreiche Poren mit dem umgebenden Medium in Berührung. Eine Weiterbildung von Aërenchym aus einem sekundären Meristem findet bei *Jussiaea grandiflora* Mich. nicht statt. Die weiße Farbe des Aërenchymmantels rührt vom Luftgehalt seines Lakunensystems her. In den Zellen des Durchlüftungsgewebes selber findet sich dagegen niemals Luft.

Auch an den positiv geotropischen Beiwurzeln, welche in den Schlamm hinabgehen, hat Schenck Aërenchymbildung wahrgenommen. Dieses Luftgewebe, das indessen den Seitenwurzeln immer fehlt, ist ebenfalls durch Streckung der Rindenparenchymlagen entstanden.

Nach Schenck ist das Aërenchym ein Gewebe, welches die submersen oder im Schlamm steckenden Pflanzenteile mit dem zur Atmung nötigen Sauerstoff versorgt. Zu diesem Behufe strecken sich die Luft- oder Atemwurzeln, bis ihre Spitze die Wasseroberfläche erreicht hat, über welche sie mehr oder weniger emporragen. Da ihre Lufträume mit der äußern Luft kommunizieren, können sie durch Zuleitung von Sauerstoff dem Atmungsbedürfnis der Pflanze genügen.

Bei Kultur der Pflanze außerhalb des Wassers auf trockenem Boden erfolgt keine Bildung von Atemwurzeln. Schenck hält es dennoch nicht für wahrscheinlich, daß das Wasser als Reizursache in Betracht kommt, sondern vermutet, daß der Sauerstoffmangel innerer Gewebe zur Aërenchymbildung veranlasse.

Ein durch ein Internodium des Stengels geführter Querschnitt zeigt Kreisform. Eine Reihe farbloser Epidermiszellen umgibt die Rinde. Innerhalb der Oberhaut liegen etwa vier Reihen Rindenzellen, die fast lückenlos zusammenschließen, nur enge Interzellularen durchlüften das Gewebe in der Richtung der Längsachse. Der tiefer liegende, größere Teil der Rinde wird von lakunösem Gewebe gebildet, das auf dem Querschnitt einen Anblick gleich den Maschen eines Netzes bietet. Von den stark entwickelten Luftlücken liegen meist zwei bis drei radial hintereinander. Die Zwischenwände dieser Durchlüftungsräume bestehen aus einer Schicht isodiametrischer Zellen. Dieses Rindengewebe geht nach innen in zwei Reihen zusammenhängender Zellen über, zwischen welchen sich nur enge Interzellularen öffnen. Die innere von diesen Schichten ist die Endodermis, die ziemlich viel Stärke führt. Casparysche Punkte konnte ich keine wahrnehmen.

Der Zentralzylinder beginnt mit einer Zellreihe, deren Elemente sich durch geringere Weite von denen der Schutzscheide abheben und mit ihnen alternieren. Diese Zellen bilden den Perizykel, das für die Bildung der Beiwurzeln so wichtige Gewebe. Die leitenden Gewebe sind nicht zu isolierten Strängen vereinigt, sondern in einem zusammenhängenden Ring angeordnet, der ein wohlausgebildetes Mark einschließt. Der Bündelring ist bikollateral gebaut, indem sowohl am Außenrand, als am Innenrand des Hadroms je ein Leptomring vorhanden ist. Leptom und Hadrom bilden somit drei konzentrische Ringe. Im Leptom finden sich drei ver-

schiedene Gewebeelemente; Siebröhren und Geleitzellen liegen zerstreut im Leptoparenchym eingebettet. Behufs Bildung einer Siebröhre spaltet sich in der Regel eine Zelle der Länge nach; von den zwei entstandenen Tochterzellen erfährt die eine noch einmal eine Längsspaltung, worauf die eine Einzelzelle sich zur Siebröhre umgestaltet, welche ihre Geleitzelle an Weite bedeutend übertrifft. Der Gefäßteil weist weitlumige, primäre Gefäße auf, die in radialer Richtung meist vereinzelt stehen, nur selten liegt innerhalb eines großen Gefäßes noch ein kleineres. Zwischen den Gefäßen sind je eine bis vier Reihen zartwandiges Parenchym eingeschoben.

Wie schon für *Veronica beccabunga* L. hervorgehoben worden ist, dürfte auch hier der Bündelring aus der Verschmelzung von ursprünglich gesonderten Leitbündeln hervorgegangen sein. Während bei *Lysimachia nummularia* L. die Berechtigung zu dieser Deutung darin gegeben ist, daß an einer niedrigen, scheibenförmigen Zone im Knoten eine schwache Andeutung von isolierten Bündeln vorhanden ist, weist bei *Jussiaea grandiflora* Mich. nichts mehr darauf hin, da der Bündelring auch im Knoten unverändert bleibt. Markstrahlen werden entsprechend diesen Bauverhältnissen nicht ausgebildet. Zwischen dem äußern Leptomteil und dem Hadrom liegt ein mehrschichtiger Kambiumring, dessen zartwandige Zellen radiale Reihen bilden. In den ältern Sproßteilen finden in demselben lebhaftere Teilungen statt. Die nach innen abgeschiedenen Elemente verholzen und bilden den sekundären kontinuierlichen Holzkörper.

Der Durchmesser des Markzylinders beträgt etwa $\frac{1}{2}$ des ganzen Stengeldurchmessers. Seine polyedrischen Zellen, die kleine Interzellularen zwischen sich lassen, speichern große Mengen von Stärke. Die vermehrte Inanspruchnahme des Leptomgewebes bewirkt nicht bloß eine Verdoppelung des Leptomringes, sondern läßt auch im Marke noch besondere freie Leptomstränge entstehen. Im Zentrum des Markes ist entweder ein einziger Strang von Siebzellen vorhanden oder es finden sich dort vier bis fünf Gruppen von Leptom neben einander liegend.

Die Internodienmitten sind die dünnsten Stellen des Stengels, gegen die Knoten hin schwillt der Stengel an und erreicht an den Knoten beinahe den doppelten Durchmesser, eine Vergrößerung, welche durch stärkere Entwicklung der Rinde und namentlich des Markes bedingt ist.

An den Knoten nimmt der Stengelquerschnitt elliptische Form an. Der Knoten ist jedoch nicht allein durch größere Dimensionen und andere Form des Querschnittes gegenüber dem Internodium charakterisiert, sondern noch durch folgende Modifikationen im anatomischen Bau. An demjenigen Ende der großen Achse des Querschnittes, wo das Blatt des Knotens abzweigt, fehlen die großen Luftkanäle. Wir finden dort ein Gewebe mit dicht zusammenschließenden Zellen. An allen andern Stellen, also auch am entgegengesetzten Ende der großen Achse behält die Rinde ihren oben geschilderten Bau bei. Schon beim Schneiden des Stengels wird man auf einen weiteren Unterschied aufmerksam. Während das Internodium des sekundären Holzkörpers

halber sich nur schwer schneiden läßt, findet das Messer im saftigen Gewebe des Knotens viel weniger Widerstand. Denn hier sind die Elemente des sekundären Zuwachses nur an zwei Stellen des Hadromringes verholzt, nämlich zu beiden Seiten des in das Blatt abzweigenden Teils des Bündelringes. Zudem ist hier noch durch besonders starke Betätigung des als Reihenkambium ausgebildeten Verdickungsringes eine lokale, breite Zuwachszone entstanden, die im Querschnitt wulstförmig an den bezeichneten Stellen am Rande des Zentralzylinders liegt, nach beiden Seiten hin sich auskeilt und gegen die Rinde hin sich etwas vorwölbt und durch ihren Druck die nächstliegenden Lufträume zusammendrückt. In einem Präparate zählte ich in einer radialen Kambiumreihe dieser Zone 20 Zellen, während an andern Stellen des gleichen Querschnittes die Kambiumreihen etwa vier Zellen aufwiesen.

Jene beiden Zonen gesteigerten sekundären Zuwachses sind dadurch von Bedeutung, daß an ihrem äußern Rande sich die Beiwurzeln ansetzen.

Diese sind daher im Knoten nicht gleichmäßig verteilt, sondern entstehen nur zu beiden Seiten der großen Achse des elliptischen Querschnittes, in der Nähe des Blattansatzes, wo sie meist in größerer Anzahl zu 20 und mehr auftreten, bald auf der gleichen Höhe wie die Blattinsertion, bald höher, seltener tiefer; zuweilen brechen sie jedoch auch aus der Blattachsel heraus.

An der Bildung einer Wurzelanlage beteiligen sich Perizykel und einige innerhalb desselben gelegene Schichten des Siebparenchymis. Die Zellen füllen sich stärker mit protoplasmatischem Inhalt und die Kerne vermehren ihre chromatische Substanz; in gefärbten Präparaten treten daher die Zellen einer Anlage scharf aus dem übrigen Gewebe heraus. In dem durch Fig. 1 Taf. III dargestellten Querschnitt durch einen Stengel gehören neun Zellen des Perizykels zur Anlage und ferner 3 Schichten Leitparenchym. Infolge der Vergrößerung der Zellumen beansprucht die Anlage mehr Raum; der durch die Ausdehnung der Zellen bewirkte Druck äußert sich nach innen nur in geringem Maße, desto größer ist aber seine Wirkung nach außen, indem der Perizykel in stärker gekrümmtem Bogen über die Umrißlinie des Zentralzylinders hinaustritt und die Zellen der Endodermis etwas zusammendrückt. Auch nach den Seiten hin wirkt dieser Druck in unserer Figur, namentlich nach der rechten Seite hin, auf welcher die in radialen Reihen geordneten Zellen etwas seitlich zusammengedrückt werden.

In Fig. 2 Taf. III setzt sich die Anlage aus dem Perizykelbogen und vier Siebparenchymreihen zusammen. Die Zellen des Perizykels vermehren sich durch antikline Teilungen; in den Siebparenchymis-schichten der Anlage aber gehen die Zellteilungen in unregelmäßiger Aufeinanderfolge und Anordnung vor sich. Einzelne Zellen haben sich einmal, andere zwei- und dreimal geteilt. Die Größenzunahme der Anlage macht sich durch stärkeren Druck auf die umgebenden Gewebe bemerkbar; am innern Rande der Anlage werden die angrenzenden Kambiumpartien nach innen, am äußern Rande die Endodermis und die benachbarten Rindenzellen nach außen gedrückt. Die ganze Anlage hat in der Figur,

die bei quergeschnittenem Stengel eine Wurzelanlage im Längsschnitt darstellt, einen kreisförmigen Umriss.

Nun treten antikline Teilungslinien auf (Fig. 3 Taf. III). Die radialen Zellreihen des Leitparenchyms, die sich an der Anlage beteiligen, spalten sich antiklin in je zwei parallele radiale Reihen. Von allen diesen Reihen der Anlage verläuft nur die mittlere genau radial, während die andern nach links bez. rechts seitwärts divergieren.

Erst wenn die Anlage eine verhältnismäßig bedeutende Größe erreicht hat, erfolgen diejenigen Teilungen, welche die drei Etagen des Wurzelscheidels bilden (Fig. 4 Taf. III). Im Perizykel tritt eine durchgreifende perikline Teilungslinie auf, die in der genannten Figur zehn Zellen je in zwei Tochterzellen zerlegt hat. In der Mitte der Perizykelschicht betätigt sich das Wachstum am lebhaftesten. Eine Zelle der äußern Reihe derselben hat sich nach der ersten periklinen Teilung beträchtlich ausgedehnt und sich dann antiklin geteilt. Durch solche Teilungen werden diese Schichten in stand gesetzt, mit dem Wachstum der innern, nach außen drängenden Partien der Anlage Schritt zu halten.

Im Gegensatz zu vorher besprochenen Beispielen tritt hier keine zweite perikline Teilungslinie auf; denn die drei Etagen der Wurzelspitze sind schon nach der ersten periklinen Teilung gegeben. Das Dermatogen entsteht aus der äußern Hälfte der periklin geteilten Perizykelschicht, das Periblem aus den innern Tochterzellen. Das Plerom jedoch entwickelt sich aus der äußersten Reihe des innerhalb des Perizykels liegenden Siebparenchyms.

Der übrige Zellenkomplex, dessen rasches Wachstum und lebhaft Zellteilungen die ganze Anlage nach außen vorwölbt, stellt die Basis des Zentralzylinders dar. Er ist ohne Bedeutung für die weitere Vermehrung der Wurzelgewebe, da diese von den Scheitelzellen ausgeht, er sorgt aber später für die Erstellung der Verbindung zwischen den Gefäßen des Stengels und der Wurzel.

In dem in Fig. 5 Taf. III gezeichneten Wurzellängsschnitt beginnen sich die drei Regionen des Vegetationspunktes zu differenzieren. Die Zellen des Pleroms strecken sich in radialer Richtung, sie wandeln sich später zum Teil in wasserleitende Elemente um. Das in Form eines Kegels wachsende Plerom drückt am Scheitel gegen den Periblemmantel, was in Fig. 5 an dem Größenverhältnis der Periblemzellen erkannt wird; denn diese haben am Scheitel einen kleinern Durchmesser als an den Seiten.

Es setzt nun auch die Entwicklung des Periblems ein; eine perikline Teilung beginnt an der Basis und schreitet gegen die Spitze hin fort. Bei dem in Fig. 5 gezeichneten Stadium sind noch fünf Zellen am Scheitel ungeteilt.

In diesem Stadium ist das Dermatogen noch einreihig; sein genetischer Zusammenhang mit dem Periblem ist zu beiden Seiten der Basis noch zu erkennen. Die Endodermis umläuft noch als zusammenhängende Zellreihe den Wurzelkörper; die Weite ihrer Zellen ist in radialer Richtung, da wo dieselbe die Wurzel bekleidet, etwa zweimal geringer als an den andern Stellen, eine Folge des durch die Wurzel ausgeübten radialen Drucks.

Fig. 6 Taf. III stellt einen Längsschnitt durch eine Wurzel dar, die noch im Stengelgewebe eingeschlossen ist, bei der alle drei Regionen, in die das Urmeristem sich gliedert, ihre endgültige Ausbildung erreicht und die entsprechenden Initialen ihre Tätigkeit begonnen haben. Bei der Bestimmung der Initialen gehen wir am besten vom Periblem aus, da dieselben hier am sichersten zu bestimmen sind. Es sind diejenigen Zellen des Periblemscheitels, die sich nie periklin teilen. Der Wurzellängsschnitt in Fig. 6 Taf. III weist zwei solcher auf. Im Ganzen können im Maximum vier vorhanden sein. Eine größere Zahl ist aus denselben Gründen ausgeschlossen, die Seite 21 und 22 für *Veronica beccabunga* L. angegeben worden sind.

Die Initialen des Pleroms sind nicht so leicht herauszufinden. Auf der Forderung fußend, daß eine Zelle nur dann als Initiale bezeichnet werden kann, wenn sie ihre Funktion dauernd beibehalten kann, sind wir zur Annahme einer einzigen Pleromscheitelzelle genötigt. Es ist dies in Fig. 6 Taf. III diejenige Zelle des Pleroms, die mit den beiden Initialen des Periblems alterniert. Von einer Plerominitiale müssen wir verlangen, daß sie dauernd mit den Peribleminitialen in Zusammenhang stehe, da sie sonst nur kurze Zeit als Initiale tätig sein könnte. Diese Forderung wird nur von der mit den zwei Peribleminitialen alternierenden Zelle des Pleroms erfüllt, nicht aber von den beiden Zellen links und rechts derselben. Diejenige links ist mit keiner der Peribleminitialen in Verbindung; wenn durch die Tätigkeit der letzteren ihre Segmente sich immer weiter von der Wachstumsachse entfernen, wird auch die in Frage stehende Zelle nach außen verschoben. Sie kann daher nicht als Initiale wirken. Die Zelle rechts von der Pleromscheitelzelle steht noch in Verbindung mit einer Peribleminitiale. Doch bei der nächsten antiklinen Teilung der letzteren, wird die fragliche Pleromzelle nur noch mit deren Segmenten zusammenhängen; sie kann daher auch nicht als Plerominitiale fungieren. Die beiden Zellen zu beiden Seiten der Pleromscheitelzelle müssen daher als Segmente der letzteren gedeutet werden, die durch antikline Teilung derselben entstanden sind. Aus Fig. 5 Taf. III ist ersichtlich, daß sich diese seitlichen Segmente periklin teilen. Von den Tochterzellen bilden die äußeren die äußerste Schicht des Zentralzylinders, den Perizykel. Die Plerominitiale teilt sich auch periklin. Die so entstandenen Segmente zerfallen sowohl durch perikline als antikline Wände (Fig. 6 Taf. III).

Die Scheitelzellen des Periblems spalten sich durch Antiklinen, erst die Segmente gehen perikline Teilungen ein, die alle in genau zentripetaler Reihenfolge stattfinden. In Fig. 6 Taf. III zählt das Periblem links sechs, rechts fünf Reihen. Die Grenze zwischen Plerom und Periblem ist immer scharf akzentuiert durch relativ dicke Membranen, was auch ein Beleg dafür ist, daß Plerom und Periblem nicht von derselben Schicht abstammen.

Die Wurzelhaube entwickelt sich zuletzt. Sie verdankt ihre Entstehung dem Dermatogen, das sich periklin teilt. Die Periklinen folgen ihrer Entstehung nach akropetal aufeinander. Das Endodermisstück des Stengels, welches als Wurzeltasche die junge

Wurzel begleitet, bleibt nicht in Zusammenhang mit dem übrigen Teil der Endodermis, sondern es werden die Zellen der letztern da, wo das Periblem am dicksten ist, etwas zusammengedrückt und resorbiert. Die wie eine Mütze der Wurzel aufsitzende Wurzeltasche teilt ihre Zellen nur antiklin.

Ein älteres Entwicklungsstadium einer Wurzel, welche mit der Spitze die Epidermis erreicht hat, zählt etwa 15 Schichten im Plerom, zehn im Periblem und sieben in der Haube. In solchen Stadien läßt sich die Differenzierung der innersten Schicht des Periblems zur Schutzscheide verfolgen, indem die basalwärts gelegenen Zellen derselben in den radialen Wänden bei einem Abstand von $\frac{3}{5}$ mm von der Wurzelspitze die Casparyschen Punkte zeigen. Sehr deutlich ist hier auch die Verbindung der Schutzscheide der Wurzel mit derjenigen des Stengels, welche Verbindung vermittelt einiger Zellen der Periblembasis bewerkstelligt wird. Die Verbindung der beiden Endodermen ist bei vorgerückten Wurzelstadien so auffallend, daß man bei Betrachtung des Längsschnittes versucht wäre zu glauben, daß Periblem und Dermatogen der Wurzel von einem außerhalb der Stengelendodermis liegenden Gewebe abstammten. Die Schutzscheiden verhindern durch ihren Zusammenhang den Austritt von Wasser aus den leitenden Geweben der Wurzel.

Wenn die Wurzel etwa $\frac{3}{4}$ der Rindenschicht durchbrochen hat, beginnt an der Basis der Anlage die Differenzierung von Anschlußtracheiden, vermittelt welcher sich die primären Gefäße des Stengels mit dem Leitbündel der Wurzel in Kommunikation setzen. In der Nähe der primären Gefäße des Stengels verwandelt sich eine größere Anzahl Zellen des Leitparenchyms in Anschlußtracheiden durch Verholzung ihrer Membranen. Außerhalb dieser Stelle folgt der an den Orten, wo die Wurzeln entstehen, als Reihenkambium stark entwickelte Verdickungsring. Noch bevor an den andern Stellen der sekundäre Zuwachs in den Dauerzustand übergeht, bildet sich innerhalb der Wurzel aus den Elementen des Kambiums ein schmaler Strang von radial gestreckten Anschlußtracheiden, der sich von der innern Gruppe der Anschlußtracheiden radial nach außen zieht und trichterförmig sich verbreiternd, an die Basis der Wurzel ansetzt. Hier schließt er wieder an kurze Anschlußtracheiden an, die ihrerseits zu den Gefäßen der Wurzel überleiten. Diese erscheinen im Längsschnitt der Wurzel in zwei Längsreihen, deren Zwischenraum durch Parenchym ausgefüllt ist. Die Membranen der Anschlußtracheiden sind mit stark verzweigten Spiralleisten verdickt. Die Gefäße der Wurzel sind enger als die Anschlußtracheiden und ihre Wände zeigen nur einfache Spiralleistenverdickungen, ohne Anastomosen.

Die Wurzel muß sich ihren Weg durch das in der Gegend der Blattinsertionsstelle kompakte Rindengewebe bahnen. Außerhalb der Wurzeltasche sieht man bei den im Stengelgewebe steckenden Wurzeln eine Reihe in Auflösung begriffener Zellen, deren Lumen schwindet und deren Membranen verbogen sind. Die Zellen der folgenden Reihe sind hingegen gewöhnlich noch intakt. Die Zellen der Wurzeltasche schmiegen sich enge an die aufzulösenden Elemente an und drängen sich etwa ein wenig in

vorhandene Lücken hinein. Die Wurzeltasche ist das Absorptionsgewebe der Wurzel, solange diese noch im Stengel eingeschlossen ist. Die zwei äußersten Rindenschichten und die Epidermis des Stengels setzen dem Vordringen der Wurzel einen größern Widerstand entgegen als die innern Rindenschichten. Daher werden die Zellen jener äußeren Reihen, nicht resorbiert, sondern allmählich durch die Wurzel nach außen gedrückt und bilden dann eine halbkugelige Vorwölbung. So entstehen die, auch von bloßem Auge am Stengelknoten sichtbaren Höcker. Der Druck bewirkt eine tangential Spannung, die in der Epidermis am stärksten ist. Hier zerreißen die periklinen Zellmembranen zuerst. Dann pflanzt sich die Wirkung des tangentialen Zuges auch auf die beiden Rindenschichten fort, bis der Wurzel der Weg ins Freie geöffnet ist.

Solange die Wurzeln im Stadium der latenten Anlagen verharren läßt sich nicht entscheiden, welcher Art später die ausgewachsenen Wurzeln sein werden. Die Differenzierung in Erdwurzeln und Atemwurzeln tritt also erst ein, nachdem die Wurzelspitze aus dem erzeugenden Organ ausgetreten ist.

Die Arbeit von Van Tieghem und Douliot enthält auch einige Angaben über die Bildung der Beiwurzeln von *Jussiaea grandiflora* Mich. Doch sind dieselben nur lückenhaft und einige bedürfen der Berichtigung. Nach den beiden Autoren entstehen in einem Knoten nur zwei Wurzeln, je eine auf jeder Seite des Blattes, während in Wirklichkeit jeder Knoten zwanzig und mehr hervorbringen kann. Die Stelle,¹⁾ . . . „les racines naissent à droite et à gauche du faisceau foliaire, au dos des deux faisceaux voisins“, . . . ist die einzige, die über den Bau des Stengels etwas mitteilt. Darnach hätte dieser gesonderte Leitbündel, während doch die Gefäße einen einzigen großen Bündelring bilden. Auch die Angaben über die Größe der Wurzel bei ihrem Austritt aus dem Stengel, „l'épiderme est quadruple au sommet; l'écorce . . . a quatre assises à la base“, stimmen nicht mit meinen Beobachtungen überein.

Auf die Entstehung der embryonalen Wurzelanlagen sind die Autoren nicht eingetreten, so daß ihnen jene besonderen Verhältnisse, denen wir hier begegneten, entgangen sind. Sie erwähnen deshalb nichts von der Differenzierung derjenigen Stelle des Zentralzylinders des Stengels, an der die Wurzeln ihren Ursprung nehmen. Auch haben sie den bemerkenswerten Anteil, welcher den innerhalb des Perizykels liegenden Schichten an der Wurzelbildung zukommt, nicht beachtet und lassen deshalb irrtümlicherweise das Plerom aus dem Perizykel entstehen. Eigentümlicherweise ist auch vom Vorhandensein der Atemwurzeln nirgends die Rede.

4. *Myriophyllum verticillatum* L.

Die zwei bei uns vorkommenden *Myriophyllum*arten sind typische Wasserpflanzen. Wie bei allen phanerogamen Wassergewächsen ist auch bei *Myriophyllum* die vegetative Vermehrung die vorherrschende. Wenn sich die Pflanze einmal z. B. in einem Tümpel

¹⁾ op. cit. Seite 457.

angesiedelt hat, so verbreitet sie sich vegetativ so stark, daß sie bald mit ihren Trieben das ganze Becken ausfüllt. Die ältern Partien des Hauptsprosses einer Pflanze legen sich dem Grunde des Gewässers an und haften sich durch unverzweigte Beiwurzeln in demselben fest. Die Seitentriebe verlängern sich so lange, bis die jüngsten Sproßstücke an der Wasseroberfläche sich schwimmend halten können und häufig eine zusammenhängende Decke bilden, über welche hinaus sich die Blüten erheben.

Nach Beobachtungen an Pflanzen eines Tümpels in einem die Limmat in der Nähe bei Zürich begleitenden Gehölze ist *Myriophyllum verticillatum* L. eher zu den sogenannten amphibischen Pflanzen als zur submersen Formation zu rechnen. In dem genannten Gewässer fand ich im Jahre 1903 untergetauchte Bestände von *Myriophyllum verticillatum* L., das normal entwickelt war, von 80 cm Höhe und mit etwa 1,5–3 cm langen Stengelgliedern. Nach einer Periode großer Trockenheit fand ich Ende August des Jahres 1904 den Tümpel völlig eingetrocknet. Auf seinem feuchten Grunde hatte sich ein grüner Teppich von *Myriophyllum* entwickelt. Von der Wasserform unterschied sich seine Landform namentlich durch den Bau der Blätter. Die Zipfel der gefiederten Blätter waren etwas kürzer, dafür dicker und abgeflacht. Die Pflanzen blühten noch reichlich, aber nicht nur die obersten Blattwinkel hatten Blüten erzeugt, sondern auch die tiefer gelegenen fruktifizierten; so fand ich z. B. noch Früchte beim 15. von oben gezählten Knoten. Daß im Wasser nur die obern Knoten Blüten bilden, ist die Folge einer durch das Medium verursachten Hemmungserscheinung; die Blüten sind eben auf Luftbestäubung angewiesen. Die geschlechtliche Fortpflanzung ist bei der Landform ausgiebiger, als Ersatz dafür verfügt die Wasserform über eine starke vegetative Vermehrung.

Schenck¹⁾ zählt *Myriophyllum verticillatum* L. nicht zu den amphibischen Pflanzen, sondern zu den echten submersen Gewächsen, „mit der Fähigkeit begabt, unter Umständen auch auf dem Ufer in besonderen abweichenden Landformen zu vegetieren“. In Taf. 1 Fig. 13 und 14 seiner Arbeit über die Biologie der Wassergewächse gibt er zwei Abbildungen der Landform von *Myriophyllum spicatum* L. und *Myriophyllum alterniflorum* D.C. Diese bilden nach den Wahrnehmungen Schencks²⁾ kleine, zollhohe Räschen. Aus den Abbildungen zu schließen, sind die aufsteigenden Triebe etwa 2–3 cm, die Internodien etwa 0,3 cm lang. Bei den von mir beobachteten Landformen von *Myriophyllum verticillatum* L. erreichten die einzelnen Individuen eine Größe von 15–20 cm; die Internodien hatten eine mittlere Länge von 1,5 cm. Die einzelnen Triebe machten durchaus den Eindruck von normal entwickelten Pflanzen, die ganz gut gediehen und die keine Zeichen der Verkümmern aufwiesen. Mit einer gewissen Berechtigung darf man daher *Myriophyllum verticillatum* L. unter die amphibischen Pflanzen einreihen.

¹⁾ op. cit. Seite 5.

²⁾ op. cit. Seite 22 und 23.

Auch bei der Landform legen sich die ältern Sproßteile rhizomartig dem Boden an und erzeugen Beiwurzeln an allen Knoten, die mit der Erde in Berührung kommen.

Um die Entwicklung solcher Beiwurzeln zu studieren, wollen wir uns wieder zuerst den Bau des Stengels vergegenwärtigen, zu welchem Ende wir einen Querschnitt durch ein Internodium und einen solchen durch die Knotenregion betrachten wollen.

Der Schnitt durch ein Internodium zeigt uns ein wohl-

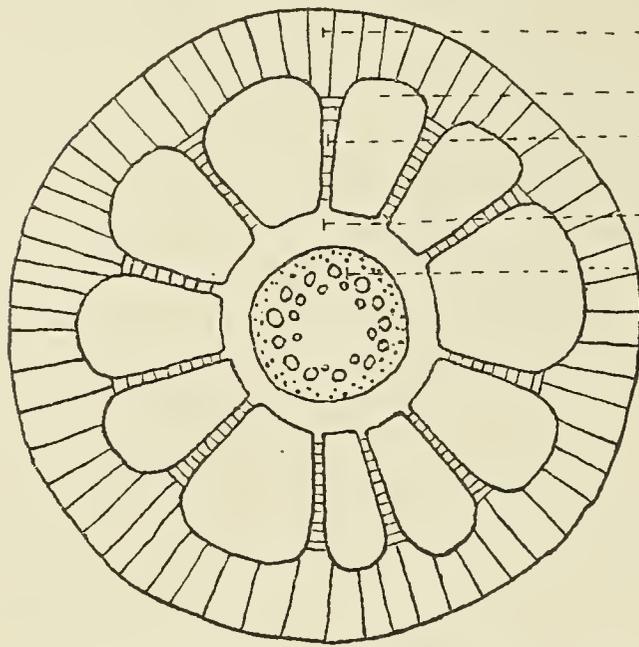


Fig. 5. Schematischer Querschnitt durch ein Internodium. r-äußere Rindenpartie, r'-innere Rindenpartie, i-Luftgänge, l-Lamellen zwischen den Luftgängen, z-Zentralzylinder.

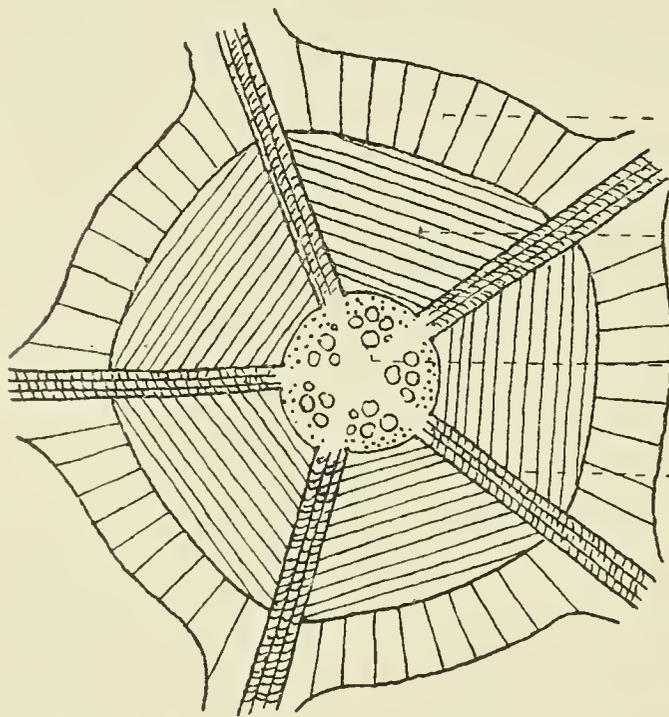


Fig. 6. Schematischer Querschnitt durch einen Knoten. r-äußere Rindenpartie, d-Diaphragma, z-Zentralzylinder, t-Blattbündel.

jungem Zustande aus scheibenförmigen, später tafelförmigen, mit dicker Kutikula versehenen Zellen gebildete Epidermis umgibt die aus drei scharf gesonderten Parteien bestehende Rinde. Der äußere Teil derselben ist interstitienlos und zeigt eine schwache Sonderung in radiale Reihen von fünf bis sechs Zellen, während in tangentialer Richtung die großlumigen, polyedrischen Zellen miteinander alternieren. Der innerste Teil der Rinde besitzt kleinere Zellen, die sich in vier bis fünf tangentiale Reihen ordnen; die Zellen derselben sind abgerundet und bilden daher an den Kanten kleine Interzellularen von drei- oder vier-eckigem Querschnitt. Der innere und der äußere Rindenteil sind durch etwa 14—16 radiale, aus je einer Zellschicht bestehende Lamellen miteinander verbunden. Jederseits sind diese Lamellen mit je einer breit keilförmigen Zelle in das Gewebe eingepaßt. Zwischen den Lamellen sind weite regelmäßig geformte Lufträume, welche gegen die äußere Rindenpartie hin

bogenförmig abgegrenzt sind. Die Pfeiler für diese Bogen bilden die einzelnen Lamellen. Auf Querschnitten durch Gipfelknospen kann man die allmähliche Bildung der Lufträume beobachten. Im mittlern Rindengewebe sieht man hier nur vereinzelte kleine Interzellularen an den Orten, wo vier Zellen zusammenstoßen. Dadurch, daß sich die radialen Zellmembranen

allmählich spalten, vergrößern sich die Zwischenzellräume, bis zuletzt zwei derselben, die auf dem gleichen Radius liegen, sich miteinander vereinigen. Noch mit einer dritten Interzellularen tritt manches Mal eine Verschmelzung ein, dann geht die weitere Entwicklung in der Weise vor sich, daß die Zellen zwischen den radial verlaufenden Spalten sich lebhaft durch perikline Teilungen vermehren, wodurch die Luftgänge bedeutend an Länge zunehmen. Zuletzt findet noch eine Dehnung der Zellen in radialer Richtung statt, bis die radiale Ausdehnung derselben die Breite zwei- bis dreimal übertrifft, während in jüngern Teilen das Größenverhältnis gerade umgekehrt ist. Da die Zellen der Lamellen sich nicht oder dann nur spät und vereinzelt antiklin teilen, gewinnen die Luftkanäle zuletzt eine ansehnliche Weite.

Den Abschluß der Rinde nach innen bildet eine scheidenartige Endodermis, die in dem übrigen Gewebe rasch daran erkannt wird, daß ihre radialen Membranen die Casparyschen Punkte besitzen, die in der Nähe der innern tangentialen Wände sich finden und bei gewisser Einstellung sich durch ein Aufleuchten auszeichnen.

Den Zentralzylinder umgibt der einschichtige Perizykel, der sich von der Endodermis sofort dadurch unterscheiden läßt, daß seine Zellen im Querschnitt zwei- bis dreimal kürzer sind.

Distinkte Leitbündel sind keine vorhanden (Fig. 5 Seite 44). Gruppen von Siebzellen nehmen den äußern Teil des Zentralzylinders ein; ihnen folgen nach innen vereinzelt oder in Gruppen stehende Gefäße, deren Membranen nicht stark verholzt sind, da die Inanspruchnahme dieser Zellen für mechanische Zwecke eine geringe ist. Das Zentrum des Stengels füllt ein im Vergleich zur Rinde kleinzelliges Mark aus, das einen verhältnismäßig kleinen Durchmesser hat.

Bei einem Vergleiche des Zentralzylinders von *Myriophyllum* mit denjenigen von *Veronica*, *Lysimachia*, *Jussiaea* fällt die große Übereinstimmung in der Anordnung der zu einem einzigen Strange vereinigten Sieb- und Gefäßteile auf. Gegenüber den drei betrachteten Sumpfpflanzen zeichnet sich die Wasserpflanze dadurch aus, daß ihre Leitungsbahnen zentraler verlagert sind und ein axiler Strang zu Stande kommt, welcher den Achsenorganen die Zugfestigkeit, welche bei Wasserpflanzen namentlich in Frage kommt, sichert.¹⁾

Der Querschnitt durch den Knoten unterscheidet sich von demjenigen des Internodiums wesentlich. Während das letztere durch das Vorhandensein typischer Luftlücken charakterisiert ist, fehlen dieselben in ersterem völlig (Fig. 6 Seite 44). An ihre Stelle tritt eine aus kleinen, rundlichen, dicht gedrängten Zellen bestehende Gewebeplatte, welche die Hohlräume eines Internodiums von denjenigen des folgenden abschließt.

Dieses Diaphragma, welches in der Dicke vier bis fünf Zelllagen hat, wird gewöhnlich von fünf vom Zentralzylinder ausstrahlenden Strängen durchsetzt, welche in die fünf Blätter hinausgehen. Da, wo diese etwa in Vier- oder Sechszahl vorhanden sind, zählt der Knoten auch eine entsprechende Anzahl Blattstränge.

¹⁾ Schenck, H., Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. (Bibliotheca botanica, Heft 1. 1886. Seite 26.)

Die Blattbündel treten im Knoten an den einheitlichen Bündelring heran und fügen sich demselben ein. An diesen Stellen weist er ebenso viele Unterbrechungen auf, als Blattstränge vorhanden sind. Es zeigt daher an solchen Stellen der Zentralzylinder eine schwache Andeutung einer ebenso großen Zahl von Leitbündeln als Blattbündel auftreten. Zwischen je zwei Leitbündeln verläuft ein Markstrahl. Die Kontinuität ist wohl nur deswegen aufgehoben, um den Blattsträngen den Durchtritt durch die entstehenden Lücken zu gestatten.

Die entstehenden Beiwurzeln alternieren mit den Blattbündeln; sie entwickeln sich gegenüber den im Knoten gesonderten Strangpartien. Die Zahl der Wurzeln, die in einem Knoten im Maximum erzeugt wird, entspricht daher der Anzahl der Blätter, die an einem Knoten inseriert sind. Die sich bildenden Wurzelanlagen verlaufen nicht innerhalb des Diaphragmas wie die Blattbündel, sondern liegen demselben auf, in einzelnen Fällen sich etwas in sein Gewebe einsenkend. Hie und da sieht man zwar auch eine Wurzel unterhalb des Diaphragmas, niemals aber wird dieses durchbohrt; es ist dies leicht begreiflich, da die Wurzel dieses Hindernis unschwer vermeiden kann.

Die Anlage zu einer Wurzel umfaßt einen kreisförmigen Komplex von im Schnitt vier bis sechs Zellen des Perizykels. Der Teilung voraus geht ein vermehrtes Wachstum der betreffenden Elemente, die sich somit durch ihr größeres Lumen von den andern Zellen des Perizykels abheben. Die mittleren Zellen der Anlage teilen sich periklin (Fig. 7 Taf. III). Im Querschnitt sieht man an den beiden Enden der Anlage zwei ungeteilte Zellen, die wir, wie bei den bereits besprochenen Pflanzen, als Seitenzellen bezeichnen können. Alle Zellen der Anlage wachsen lebhaft und strecken sich namentlich radial. Die Elemente der innern Reihe teilen sich durch unregelmäßig angeordnete Wände, infolge dessen tritt die ganze Anlage über die Oberfläche des Zentralzylinders vor. Die Endodermis verspürt bald den radialen Druck der wachsenden Anlage, den ihre Zellen durch Streckung in tangentialer Richtung auszugleichen suchen. In der äußern Schicht der Anlage treten in der Richtung der Tangente orientierte Teilungen auf (Fig. 8 Taf. III). Aus den entstandenen drei Zelllagen gehen von innen nach außen das Plerom, Periblem und Dermatogen hervor. Von diesen Schichten entwickelt sich zuerst das Plerom weiter; seine Zellen strecken sich stark in der allgemeinen Wachstumsrichtung des Organes und drängen die beiden andern Schichten nach außen. Diese teilen sich einstweilen noch nicht periklin, sondern folgen dem Wachstum des Pleroms, durch antikline Wände ihre Elemente vermehrend. Im Querschnitt als stark gewölbte Bogen erscheinend, umgeben sie das Plerom. Ihre weitere Differenzierung unterbleibt meist, bis die Wurzel mit ihrer Spitze in einen der großen Lufträume des mittleren Rindengewebes tritt (Fig. 9 Taf. III).

In Fig. 10 Taf. III, in welcher die Weiterentwicklung eingesetzt hat, ist ein Stadium dargestellt, dessen Spitze bis über die Mitte eines Luftganges hinausgewachsen ist. Im Periblem hat hier die Teilung begonnen, auf jeder Seite desselben sind zwei Zellen

durch perikline Wände segmentiert worden. Die Teilung setzt sich scheinwärts fort, doch bleiben gewisse Zellen am Scheitel selbst von der Teilung verschont; es sind die künftigen Initialen des Periblems. Das Dermatogen ist in der genannten Figur noch einschichtig.

Erst wenn die Wurzelspitze in die äußere Rindenpartie eingedrungen ist, zeigt ihr Scheitel seine völlige Entwicklung (Fig. 11 Taf. III). Das Plerom wächst mittelst einer einzigen Initiale; diese Annahme ergibt sich für mich aus denselben Gründen wie bei *Lysimachia*. Als Scheitelzelle des Pleroms fasse ich nach Fig. 11 Taf. III diejenige Zelle auf, welche an die beiden Initialen des Periblems grenzt. Die rechts von der Scheitelzelle des Pleroms gelegene Zelle kann nicht als Initiale tätig sein, wie sich aus der Figur leicht ersehen läßt. Die beiden Zellen seitlich der Initiale sind als Segmente zu deuten, welche die äußerste Zellschicht des Zentralzylinders, den Perizykel, fortsetzen. Diese äußerste Pleromschicht teilt sich nicht mehr periklin, wohl aber die innern, wodurch die Zahl der Pleromreihen vermehrt wird, die Wurzel also in die Dicke wächst. In unserer Figur hat das Plerom sechs Zellreihen.

Das Periblem wächst mit vier Initialen, von denen im Querschnitt zwei sichtbar sind, den einzigen Zellen dieser Region, die sich nie periklin, sondern nur antiklin teilen. Die Deszendenten der Scheitelzellen werden durch Periklinen segmentiert. Zeitlich folgen diese Teilungen zentripetal aufeinander. Doch gilt dies nicht für die Bildung der subepidermalen Rindenschicht. Abweichend von den Teilungsgesetzen, nach denen sich das Periblem bei den Wurzeln der andern von mir untersuchten Pflanzen entwickelt, tritt hier in der äußersten Reihe des mehrschichtigen Periblems eine späte perikline Teilungslinie auf, die scheinwärts weniger weit reicht, als die erste und älteste Perikline. Die subepidermale Rindenschicht der *Myriophyllum*-Wurzel verhält sich also entwicklungsgeschichtlich zu dem gleichnamigen Gewebe der übrigen untersuchten Pflanzen wie eine Tochterzellreihe zu der Mutterzellreihe. Das Periblem zählt im ganzen da, wo es die größte Dicke erreicht, nur sechs Reihen. Die basalen Zellen des Periblems wachsen weniger lebhaft, teilen sich also auch weniger durch Periklinen; daher erscheint die Wurzel an ihrer Basis eingeengt.

Im Dermatogen setzt die Entwicklung zuletzt ein. Dasselbe teilt sich erst periklin, wenn die Spitze schon in die äußere Rindenpartie des Stengels eingedrungen ist. Jede folgende perikline Teilung liegt näher am Scheitel und erstreckt sich weniger weit als die vorhergehende. Diese periklinen Reihen setzen die Haube zusammen. In dem Stadium, da die Wurzelspitze unter der Stengelepidermis liegt, zählt die Haube sechs bis sieben Schichten.

Das über der Wurzelanlage gelegene Endodermisstück begleitet die wachsende Wurzel. Lange bleiben seine Zellen in Zusammenhang mit den andern Teilen der Schutzscheide. Erst wenn der Wurzelscheitel im äußern Rindenteil angelangt ist, werden an den Seiten die Endodermiszellen auf eine weite Strecke hin aufgelöst; nur eine Kalotte, welche den Scheitel bedeckt und

völlig im äußern Rindenteil des Stengels eingeschlossen ist, bleibt erhalten. Ihre Zellen werden in radialer Richtung etwas von der Wurzel zusammengedrückt, sie dehnen sich tangential und werden durch zahlreiche antikline Wände gefächert. Die von ihnen gebildete Wurzeltasche stellt somit ein kleinzelliges Gewebe dar.

Die Wurzel löst unter Mithilfe der Wurzeltasche zuerst die außerhalb derselben liegenden Zellen des innern Rindenteiles. Nur die zunächst der Wurzelspitze gelegenen Zellen werden von dem ausgeschiedenen Sekret angegriffen; die Membranen verkrümmen sich, die Zelllumen schwinden. Solange eine Zellreihe jedoch nicht unmittelbar mit der Wurzeloberfläche in Berührung kommt, bleibt sie vom Auflösungsprozesse unberührt. Wenn eine junge Wurzel zufällig in der Richtung einer zwei Luftkanäle trennenden Lamelle wächst, so biegt die Wurzelspitze bald auf eine geringern Widerstand bietende Seite aus. Die äußerste Zellreihe der innern Rindenpartie, die an einen Luftkanal grenzt, wird nicht resorbiert, sondern zuerst etwas in den Hohlraum hinausgedrückt und dann der Verband ihrer Zellen mechanisch gesprengt. Kragenartig umgeben diese Gewebepartien die Wurzelspitze (Fig. 9 Taf. III). Ist die letztere einmal in den Luftraum vorgedrungen, so durchquert sie denselben in raschem Wachstum; seitlich dehnt sie sich in die Dicke, da keine hindernden Gewebe mehr ihr dies erschweren. Bei der äußern Rindenpartie angelangt, verlangsamt sich ihr Wachstum wieder; das Hindernis leistet einen gewissen Widerstand, bei dessen Überwindung in vielen Fällen eine leichte Krümmung des Wurzelendes erfolgt. Zuerst werden die Zellen der an den Luftkanal stoßenden äußern Rinde mechanisch nach außen gedrückt. Dann setzt wiederum die Resorption ein, durch welche sich die Wurzel bis zur Epidermis den Weg bahnt. Die Zellen der letztern werden nicht aufgelöst, sondern von der Wurzel vor sich her geschoben und zu antiklinen Teilungen veranlaßt. Sie wölben sich im Querschnitt halbkreisförmig über die Peripherie des Stengels vor. Zuletzt, wenn der Druck der wachsenden Wurzel zu groß wird, tritt infolge des tangentialen Zuges ein Zerreißen der Epidermisreihen ein. Die verdrängten Zellen sieht man intakt auf den Seiten der Wurzel nach außen vorgestülpt.

Noch bevor die Wurzelspitze das Stengelorgan verlassen hat, differenzieren sich im Zentrum der Wurzel die Gefäße aus Reihen lang gestreckter Pleromzellen. Im Längsschnitt einer Wurzel sieht man etwa drei neben einanderliegende Reihen von Gefäßen, welche die Mitte der Wurzel durchziehen. Die Membranen dieser Gefäße sind spiralig verdickt. Die Spiralen bilden einzelne Anastomosen. Der Gefäßstrang setzt sich basalwärts mit kurzen, weiten Tracheiden fort, deren Membranen die gleichen Verdickungen zeigen wie die Gefäße. Diese Tracheiden treten in Verbindung mit einer kleinen Gruppe von Anschlußtracheiden, die ihrerseits an die Gefäße des Stengels anschließen. Die Wände der Anschlußtracheiden haben ebenfalls Spiralfaserverdickungen mit zahlreichen Verzweigungen, welche die Tracheiden netzfaserförmig verdickt erscheinen lassen. Die letztern entstehen aus basalen Pleromzellen und aus Leitparenchymzellen des Stengels.

Die Gefäße des Stengels und der Wurzel sind in einem Stengelquerschnitt, der zugleich eine ältere Wurzel längs durchschneidet, nach bestimmten Richtungen orientiert, während die Achsen der Anschlußtracheiden alle möglichen Lagen einnehmen. Die Gefäße des Stengels erscheinen quer getroffen, mit rundlichem Lumen; diejenigen der Wurzel bieten sich in ihrer Längsausdehnung dar und verlaufen in Bezug auf den Stengel in radialer Richtung. Die Anschlußtracheiden werden teils von ihrer Längsseite gesehen; dann sind ihre Achsen bald in der Längsrichtung der Wurzel, bald links, bald rechts schräg gerichtet; teils werden sie im Querschnitt gesehen, in welchem Falle sie in der Richtung des Stengels verlaufen.

Der Zentralzylinder der Wurzel wird durch die innerste Rindenschicht, der Schutzscheide der Wurzel von den äußern Regionen abgeschlossen. Die radialen Membranen der Endodermiszellen der Wurzel sind schon bei einem Abstand von etwa $\frac{1}{5}$ mm von der Wurzelspitze mit den Casparyschen Punkten versehen. Die Endodermis der Wurzel setzt sich mit derjenigen des Stengels in Verbindung, wobei die verbindenden Zellen ebenfalls die Casparyschen Punkte ausbilden. Diejenige Zelle der Stengelendodermis, mit welcher die Verbindung hergestellt wird, besitzt die genannten Punkte nicht nur an den radialen Wänden, sondern auch an der innern tangentialen Wand.

Der Vorgang der Beiwurzelbildung ist bei *Myriophyllum verticillatum* L. auch von Van Tieghem und Douliot¹⁾ verfolgt worden. Doch deckt sich ihre Darstellung nicht mit der vorliegenden. Die Unterschiede im Bau des Internodiums und des Knotens sind den beiden Autoren völlig entgangen. In ihrer Schilderung der anatomischen Verhältnisse des Stengels ist daher insofern eine Unrichtigkeit unterlaufen, als sie die bekannten großen Luftkanäle auch als im Knoten vorhanden angeben, während sich diese nur im Internodium finden und im Knoten ein Diaphragma die Luftkanäle abschließt. Die Autoren sprechen bei Beschreibung des Zentralzylinders von Leitbündeln; dem gegenüber habe ich schon oben darauf hingewiesen, daß eine Sonderung in Leitbündel eigentlich nur eine kurze Strecke weit im Knoten existiert.

Die Wurzelanlage entsteht nach den Verfassern „entre deux libres voisins“. Das stimmt deshalb nicht, als es viele Wurzeln gibt, welche gerade gegenüber einer Gruppe von Siebzellen entstehen. Daß eine Anlage auch etwa durch Teilung einer einzigen Perizykelzelle entstehen kann, habe ich bei meinen Untersuchungen nie beobachtet und erscheint mir unwahrscheinlich.

Die Teilung, welche das Dermatogen vom Periblem trennt, beginnt nach Van Tieghem und Douliot in den äußern Zellen und schreitet von beiden Seiten her gegen den Scheitel hin fort; ich habe den umgekehrten Verlauf der Teilung konstatieren können, wofür als Beleg Fig. 8 Taf. III dienen mag.

Daß das Periblem 13 Zellschichten mächtig ist, wenn die Wurzelspitze aus dem Stengel tritt, wird durch meine Beobachtungen nicht bestätigt, zeichnet sich doch gerade die Wurzel von Myrio-

¹⁾ op. cit. Seite 460—461.

phyllum verticillatum L. durch ihre geringe Dicke aus, was auf die schwache Entwicklung des Periblems zurückzuführen ist, das in allen von mir untersuchten Fällen nie mehr als sechs Schichten zählte.

Die beiden Autoren beschreiben und zeichnen ein nach ihren Angaben verschiedene Male beobachtetes Stadium, das in der Entwicklung still gestanden ist, indem sowohl das Periblem als auch das Dermatogen einschichtig geblieben sind. Ich habe solche auf einer gewissen Entwicklungsstufe stehen gebliebene Wurzeln nie gefunden. Wohl aber habe ich die Beobachtung gemacht, daß die zwei äußern Lagen der Wurzelspitze, Periblem und Dermatogen, sich im allgemeinen sehr langsam entwickeln. So kann die Wurzel bereits eine ziemliche Länge erreicht haben, sich z. B. schon der äußern Rindenpartie des Stengels nähern, bevor im Periblem und Dermatogen perikline Teilungen auftreten.

5. *Ranunculus divaricatus* Schrk.

Diese Hahnenfußart kommt bei uns in ruhenden Gewässern vor.¹⁾ Die wechselständigen Blätter, deren Achselprosse meist wohl ausgebildet sind, erscheinen in zahlreiche Zipfel zerschlitzt, welche auch außerhalb des Wassers ausgespreizt bleiben. Die Länge der Sproßinternodien ist 5—7 cm. Aus den Knoten brechen Beiwurzeln hervor, denen namentlich die Bedeutung von Haftorganen zukommt.

Das Bild, das wir im Querschnitt durch ein Internodium erhalten, weicht auffallend von demjenigen der bis dahin beschriebenen

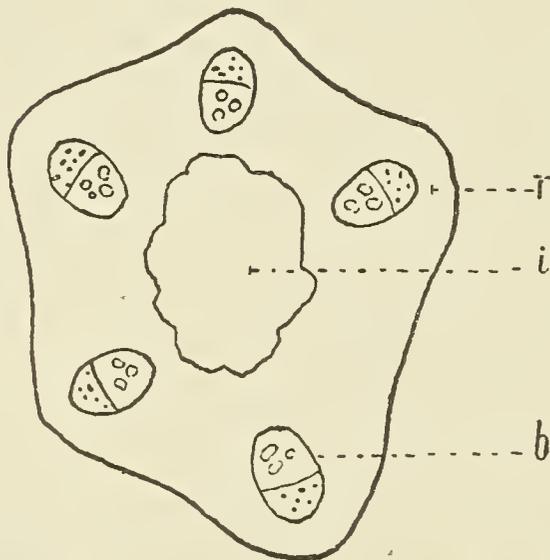


Fig 7. Schematischer Querschnitt durch ein Internodium.
r - Rinde, b - Leitbündel, außen Leptom und innen Hadrom, i - zentraler Hohlraum.

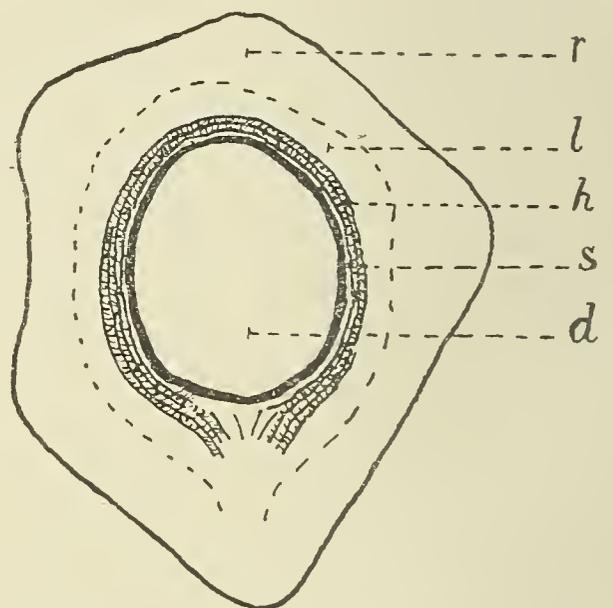


Fig. 8. Schematischer Querschnitt durch einen Knoten.
r - Rinde, l - Leptom, h - Hadrom des Knotenringes, s - Sklerenchymring, d - Diaphragma.

andern vier Pflanzen ab. Der größte Teil des Querschnittes besteht aus parenchymatischem, stärkereichem, chlorophyllführendem Gewebe. In dasselbe sind nahe am Umfang des Stengels, von der Epidermis nur durch etwa drei bis fünf Schichten getrennt, einzelne Leitbündel eingebettet, deren Anzahl zwischen drei und

¹⁾ Das zur Untersuchung benutzte Material wurde in den Hardweihern bei Altstetten gesammelt.

sechs schwankt. Je nach dieser Zahl ist der Stengelquerschnitt drei- bis sechseckig (Fig. 7 Seite 50).

Die hohen Zellen der Epidermis und diejenigen der ersten Rindenschicht schließen lückenlos zusammen, während die abgerundeten Zellen des übrigen Stengelparenchyms kleine drei-, vier- und vielseitige Interzellularen begrenzen. Es fehlen aber die bei den andern besprochenen Pflanzen so mächtig entwickelten großen Luftgänge. Wohl als Ersatz dafür bildet sich in ältern, derbern Stengelteilen ein zentraler Hohlraum aus, der durch Auflösung der axilen Partie des Markes entsteht (Fig. 7 Seite 50). Ein Zentralzylinder ist nicht ausgebildet, eine Grenze zwischen Rinde und Mark somit nicht vorhanden. Als Rinde haben wir die außerhalb der Leitbündel herumlaufenden drei bis fünf Schichten anzusehen; der innerhalb der Leitbündel gelegene Teil des Parenchymgewebes stellt das Mark und die zwischen denselben liegenden Partien die Markstrahlen dar.

Die kollateralen Leitbündel liegen in der Nähe der Stengelkanten; sie sind von elliptischem Umriß mit in der Richtung des Stengelradius gestreckter großer Achse. Der Abstand benachbarter Bündel des Kreises ist vier- bis sechsmal größer als die Breite des Bündels. Eine Gesamtendodermis ist im Stengel nicht zur Ausbildung gelangt; dafür besitzt jedes einzelne Leitbündel eine besondere Schutzscheide. Die Zellen dieser Endodermen sind kleiner als die der umgebenden Rinde und ihre radialen Wände zeigen etwa im innern Drittel die bekannten Casparyschen Punkte. Innerhalb der Endodermis eines Bündels zieht sich noch eine andere parenchymatische Schicht mit kleinern Zellen rings herum, die wir als Perizykel auffassen können. Leptom und Hadrom sind in bekannter Weise angeordnet. Das erstere besteht aus Leitparenchym, Geleitzellen und etwa sechs bis zehn Siebröhren, welche letztere durch ihre Weite und die typisch ausgebildeten Siebplatten sich von den andern Elementen unterscheiden. Im Hadrom finden wir etwa vier bis acht verholzte Gefäße. In vielen Bündeln öffnet sich innerhalb der Primordialgefäße ein lysigener Hohlraum, der auf drei Seiten von Hadromparenchym begrenzt ist.

Auf Querschnitten der an den Knoten anstoßenden Internodiumpartien zeigt jedes Leitbündel an seinem innern Rande einen sichelförmigen Beleg aus sklerenchymatisch verdickten Zellen, die gegen die Enden des Bogens hin an Weite abnehmen. An noch näher am Knoten liegenden Stellen tritt außerhalb der ersten noch eine zweite Sklerenchymschicht auf mit größeren Zellen. Die von zahlreichen Tüpfelkanälen durchbohrten Sklereiden sind genetisch von den dünnwandigen Parenchymzellen der Umgebung abzuleiten, die durch Verholzung und Schichtung ihrer Membranen zu Festigungszellen wurden, welche in der Tat durch viele Übergänge mit dem Parenchym verbunden sind.

Eigentümliche anatomische Verhältnisse zeigt der Knoten. Vom Parenchym seiner Rinde und des Markes ist dasselbe zu sagen, wie bei den andern untersuchten Pflanzen. Die Zellen sind kleinlumig, abgerundet und stehen dicht gedrängt beisammen. Ein axiler Hohlraum ist im Knoten nie vorhanden. Eine Zell-

platte schließt also die das Internodium durchziehenden Zwischenzellgänge ab, ohne den Durchtritt der Luft ganz zu verhindern.

Wenn wir eine Schnittserie vom Internodium her gegen den Knoten hinauf verfolgen, so können wir in den Leitbündeln durchgreifende Veränderungen wahrnehmen. Die Schutzscheide derselben ist an den Seiten nicht mehr deutlich ausgebildet; sie verschwindet hier, wenn wir dem Knoten näher rücken, zuletzt ganz. Die Elemente des Leptoms und des Hadroms, die in axiler Richtung durch das Internodium ziehen, biegen in der Nähe des Knotens in eine wagrechte Ebene um, wobei Sieb- und Gefäßteil sich nach den beiden Seiten hin verzweigen. Die Anastomosen je zweier Bündel treffen sich und bilden im Knoten einen einzigen Ring (Fig. 8 Seite 50). Der letztere enthält außen Leptom und innen Hadrom. Dieses besteht zum größten Teil aus in der Ebene des Querschnittes verlaufenden Tracheiden mit verzweigten, stark anastomosierenden Spiralfaserverdickungen. Die oben erwähnten sichelförmigen Belege der Leitbündel schließen sich eben-

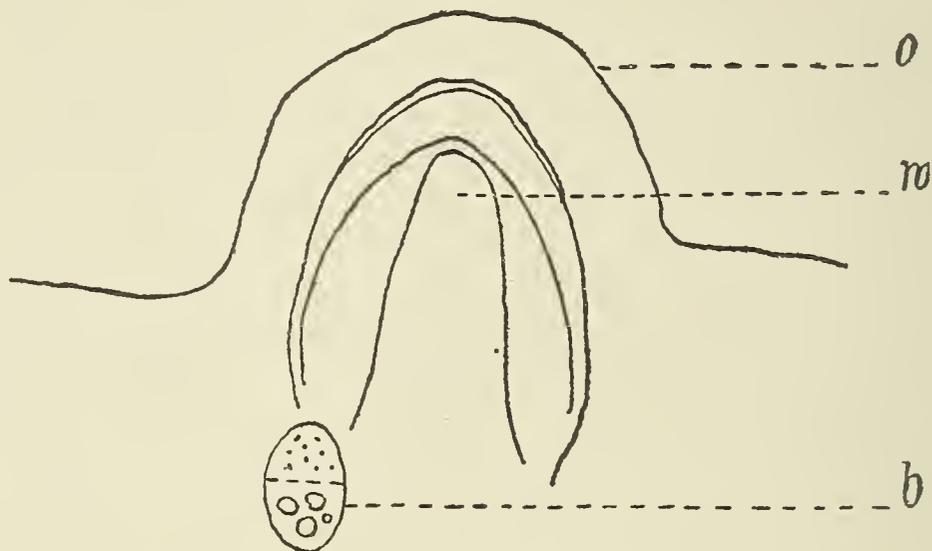


Fig. 9. Schematischer Längsschnitt durch eine Wurzel.
o - Epidermis des Stengels, w - Beiwurzel mit Plerom, Periblem, Haube und Wurzel tasche, b - Leitbündel des Stengels.

falls zu einem ein-, an manchen Stellen zweireihigen Kreis von Festigungszellen, der dem innern Rand des Hadroms entlang verläuft (Fig. 8 Seite 50). Der Knotenring hebt sich mit scharfer Grenze nach außen von der Rinde, nach innen vom Mark ab.

Die Beiwurzeln gehen meist von einem einzigen Leitbündel unterhalb des Knotenringes aus (Fig. 9 Seite 52). Sie setzen sich nicht an die äußere Seite, ans Leptom, sondern an die Flanke des Leitbündels an, in der Weise, daß die Basis der Wurzel sowohl mit dem Siebteil als mit dem Gefäßteil in Verbindung kommt. Gelegentlich sieht man auch Wurzeln am Knotenring selbst ihren Ursprung nehmen. Nie habe ich jedoch Wurzeln oberhalb desselben entstehen sehen.

Die Anzahl der in einem Knoten wachsenden Wurzeln ist eine geringe. Da für jedes Leitbündel die Möglichkeit der Wurzelbildung gegeben ist, so könnten in einem Knoten drei bis sechs Wurzeln vorhanden sein; doch sieht man tatsächlich selten mehr als zwei oder drei.

Ob die Beiwurzeln an einem einzelnen Leitbündel oder ob sie am Knotenring entspringen, im einen wie im andern Falle sind

sie Bildungen des Perizykels. In Fig. 12 Taf. III ist die Zeichnung einer Wurzelanlage, die sich an einem Leitbündel unterhalb des Knotenringes entwickelt. Der äußere Teil des Bündels ist der Siebteil, der innere der Gefäßteil. An seiner linken Flanke ist die Wurzelanlage und das Ganze ist umschlossen von der Endodermis. An den Stellen des Internodiums, die an den Knoten anstoßen, haben die Leitbündel an den beiden Flanken innerhalb des einschichtigen Perizykels noch etwa drei Schichten parenchymatischer Zellen, die in unserer Figur auf der rechten Seite des Bündels zu sehen sind. Diese Parenchymreihen, welche auch einigen Anteil an der Wurzelbildung nehmen, sind zum Leitparenchym zu rechnen.

Im ersten Stadium der Wurzelentwicklung werden die Zellen des an der Flanke des Leitbündels liegenden Teils des Perizykels, sowie diejenigen der drei darunter liegenden Parenchymschichten inhaltsreich. Die Zellen wachsen und drücken die Schutzscheide nach außen, wie es in Fig. 12 Taf. III links dargestellt ist. Erst wenn sich die Wurzelanlage bereits ziemlich stark verwölbt, treten im Perizykel perikline Wände auf, welche denselben in zwei Schichten spalten (Fig. 13 Taf. III). Während die innere der entstandenen Schichten zum Plerom wird, teilt sich die äußere noch einmal periklin, um das Periblem und Dermatogen zu differenzieren (Fig. 14 Taf. III). Die Zellen des Pleroms teilen sich durch zahlreiche Wände, die keine bestimmte Anordnung erkennen lassen. Es wird durch diese Teilungen der Umfang des Pleroms wesentlich vergrößert, was ein immer stärkeres Heraustreten der ganzen Anlage zur Folge hat. Die außerhalb der letztern gelegene Partie der Schutzscheide wird zusammengedrückt. Manches Mal drängt sich die äußerste Reihe der Anlage so in die Endodermis hinein, daß man diese als periklin geteilt anzusehen versucht wäre (Fig. 14 Taf. III).

Später als im Plerom beginnen die Teilungen im Periblem und im Dermatogen, deren Schilderung wir Fig. 9 Taf. II zu Grunde legen wollen. In diesem Stadium der Entwicklung geht der Gewebezuwachs von den Scheitelzellen der drei Etagen aus. Das Plerom wächst mit einer Scheitelzelle, die nach den Seiten durch antikline und nach innen durch perikline Wände Tochterzellen abschneidet. In der Figur ziehen fünf Zellreihen vom Scheitel des Pleroms aus gegen die Basis hin. Von diesen fünf Reihen teilen sich die zwei äußersten auf den Seiten nicht mehr periklin, sie werden zum Perizykel. Wohl aber begegnen wir periklinen Teilungslinien bei den drei innern Reihen, welche durch fünf Periklinen in zentrifugaler Folge in acht Reihen zerfallen.

Der einschichtige Periblemscheitel zeigt im Querschnitt zwei Initialen, die gewöhnlich von ungeteilten Segmenten begleitet sind. Die von den Initialen durch antikline Teilungen gelieferten Zellen besorgen die Abscheidung neuer Elemente durch perikline Wandungen, die in der Hauptsache zentripetal auftreten. Doch finden wir gerade hier mannigfache Ausnahmen von dieser Regel. So kann z. B. die äußerste Periblemschicht, die sonst bei streng zentripetalem Entstehen der Periklinen ungeteilt bliebe, sich noch einige Male durch Periklinen segmentieren. In Fig. 9 Taf. II hat

sich die äußerste Schicht auf der rechten Seite des Periblems durch drei, diejenige links durch vier solcher Teilungslinien gegliedert, und zwar zeigt in dieser Schicht die Entwicklung, im Gegensatz zu den Hauptteilungsschritten, zentrifugale Tendenz. Auch mittlere Schichten des Periblems erfahren manches Mal noch eine nachträgliche perikline Spaltung; eine solche ist in unserer Figur auf der rechten Seite des Periblems zu sehen. Im ganzen zählt dasselbe hier jederseits elf Reihen von Zellen.

Ebensowenig wie das Periblem hält sich das Dermatogen an eine streng gesetzmäßige Reihenfolge in der Differenzierung seiner Schichten und es bedarf einiger Überlegung, um das Chaos der Periklinen in der Haube eines älteren Wurzelstadiums zu entwirren. Die zuerst aufgetretene perikline Teilungslinie ist in Fig. 9 Taf. II als die auf beiden Seiten am weitest reichende leicht herauszufinden; sie umkreist den Scheitel in einem großen Bogen. Die nächsten gleichsinnigen Teilungen treten außerhalb der ersten auf, erfolgen also zentrifugal. In der Figur sind vier solcher Teilungen eingetreten. Später schreitet die Entwicklung, von der ältesten Periklinen der Haube aus, vorwiegend zentrifugal nach innen; unsere Figur zeigt drei solcher Teilungslinien. Die Haube setzt sich also aus zwei verschieden gebildeten Partien zusammen, aus einem äußern Teil, der namentlich zentrifugal und einem innern, der vorwiegend zentripetal angelegt wird. Wenn auch noch nachträglich äußere Schichten der Haube sich etwa periklin teilen, so liegt doch der Herd für die Erneuerung des Haubengewebes von nun an in der innersten Dermatogenschicht. Die Unregelmäßigkeit in der Anordnung der Periklinen wird noch durch ihre Asymetrie in Bezug auf die Wurzelachse erhöht, welche öfters die genannten Linien in der Weise schneidet, daß der linke Bogen größer ist als der rechte oder umgekehrt.

Die außerhalb der Wurzelanlage liegende Endodermispartie wird von der Wurzel vor sich her geschoben und veranlaßt anti-kline Teilungen einzugehen. Bei ältern Stadien wird die Schutzscheide da, wo die Rinde am breitesten ist, aus ihrem Zusammenhange gelöst. Sie umhüllt die Wurzelspitze als einschichtige Wurzeltasche. Wegen der großen Menge von Stärkekörnern, die in dem Parenchym des Stengels enthalten sind, kann man die resorbierende Tätigkeit der Wurzeltasche leicht verfolgen. Außerhalb derselben sieht man eine Schicht Zellen mit schwindendem Lumen. In dieser und noch etwa zwei folgenden Schichten sind Stärkekörner bereits nicht mehr vorhanden. Dieselben sind durch das von der Tasche ausgeschiedene Enzym in lösliche Form gebracht worden, um der jungen Wurzel zugeleitet zu werden. Auch die Protoplasten und die Membranen werden resorbiert, wodurch der Wurzelspitze das Vorrücken ermöglicht wird. Die Zellen der Epidermis widerstehen dem resorbierenden Einfluß des Sekrets und werden durch die wachsende Wurzel nach außen gedrückt. Mit der Epidermis wird auch noch die äußerste Rindenschicht stark gedehnt, bis die Wurzel etwa um ihre halbe Länge über den Umfang des Stengels hinausragt (Fig. 9 Seite 52). Dann werden zuletzt die beiden Schichten mechanisch gesprengt.

Den Anschluß der Wurzel an das Leitbündel besorgt das Plerom, welches mit trichterförmig erweitertem Grunde sich an das Leptom und Hadrom des Bündels anlegt, während das Periblem gar nicht mit demselben in Verbindung tritt, da die Endodermis der Wurzel sich vermittelt einiger basaler Periblemzellen mit derjenigen des Bündels verbindet und diese beiden dann zusammen den Zentralzylinder der Wurzel gegen die außerhalb desselben liegenden Gewebe abschließen. Vermöge der besondern Art der Wurzelinsertion tritt das Plerom nicht bloß mit den zwei genannten Teilen des Leitbündels in Kommunikation, sondern auch mit dem durch kreisförmige Verbindung der Stränge im Knoten entstandenen Ring. In den Wurzeln habe ich, wenigstens was die noch im Stengelgewebe eingebetteten Anlagen betrifft, nirgends Gefäße ausgebildet gesehen. Vielleicht hängt mit diesem Umstande auch die Tatsache zusammen, daß in den Radialwänden der Wurzelendodermis nirgends Casparysche Punkte auftreten. Es stellt sich somit *Ranunculus divaricatus* Schrk. auch in dieser Hinsicht in einen Gegensatz zu allen andern bisher besprochenen Pflanzen. Auch Anschlußtracheiden werden in der Regel während dieser ersten Entwicklungsperiode nicht gebildet.

Infolge des Anschlusses der Wurzel an eine Seite des Leitbündels ist die Richtung ihrer Achse keine radiale. Ganz junge Anlagen bilden mit der in Beziehung zum Stengel radial liegenden großen Achse des elliptischen Bündels einen Winkel von 60–70°. Im Verlaufe des weitem Wachstums der Wurzel findet eine Krümmung derselben statt, weshalb bei ältern Stadien der genannte Winkel nur noch etwa 30–50° beträgt. Würde die Wurzel den anfänglichen Achsenwinkel beibehalten, so hätte sie auf einer weit größeren Strecke das Rindengewebe zu durchbohren, also auch einen größeren Widerstand zu überwinden.

6. *Ranunculus fluitans* Lam.

Dieser Wasserhahnenfuß bewohnt im Gegensatz zum eben besprochenen immer fließende Gewässer. In Form von flutenden Rasen erscheint er in Bächen und Flüssen. Die untern Sproßteile kriechen, wagrecht niederliegend, am Boden dahin, in welchem sie sich vermittelt der Beiwurzeln ihrer Knoten fest verankern. Den Knoten entspringen dem Haupt sproß gleich gestaltete Seitentriebe, die selbst wieder Achselsprosse zweiter Ordnung erzeugen können. Alle Seitenzweige sind in der gleichen Richtung wie die Hauptachse gestreckt und fluten, zu Büscheln von ein bis mehrere Meter Länge vereinigt, in der Richtung der Strömung.

Die Blätter sind untergetaucht, vielspaltig, mit gerade vorgestreckten, gleichlaufenden Zipfeln; sie sind meist länger als die Stengelglieder, die etwa eine Länge von 5 bis 7 cm erreichen.

Da die oben für den Stengel von *Ranunculus divaricatus* Schrk. gegebene Schilderung der anatomischen Verhältnisse im allgemeinen auch für *Ranunculus fluitans* Lam. zutrifft, können wir uns hier etwas kürzer fassen.

Der Querschnitt durch ein Internodium zeigt dieselbe Anordnung der Gewebe. Die Zahl der Leitbündel ist jedoch eine

größere — sie variiert zwischen vier und sieben —, da der Stengel selbst etwas derber und von größerer Dicke ist. Da die Größenzunahme des Stengelquerschnittes auch eine entsprechende Vermehrung des Rindengewebes bedingt, sind die Leitbündel weiter von der Epidermis entfernt. Gewöhnlich sind sie von derselben um etwa vier bis sieben Zellschichten getrennt. Jedes Leitbündel ist von einer besondern Schutzscheide umgrenzt. In Bezug auf diese bemerkt de Bary¹⁾ in der Erklärung einer Figur, die einen Querschnitt durch ein Bündel von *Ranunculus fluitans* Lam. darstellt: „Von der mit u bezeichneten, ringsum gehenden Schicht blieb es zweifelhaft, ob sie an ihren, auf das Bündel bezogen, radialen Wänden eine Andeutung von Endodermisstruktur besitze.“ Ich habe mit Bestimmtheit in zahlreichen Präparaten die für die Endodermis charakteristischen Punkte an den radialen Wänden der Schutzscheide konstatieren können. Der Bau der Leitbündel entspricht ganz genau demjenigen von *Ranunculus divaricatus* Schrk., nur mit dem Unterschiede, daß dieselben meistens von etwas größerem Umfange sind und daher auch mehr Siebröhren und Gefäße aufweisen.

Der Querschnitt durch einen Knoten bietet auch wieder dasselbe Bild wie bei der besprochenen Art. Die einzelnen Bündel verzweigen sich seitlich im Knoten; die Elemente des Leptoms und Hadroms verlaufen horizontal und bilden in ihrer Gesamtheit einen einzigen Ring. Derselbe ist innen von einer Schicht Sklerenchymzellen begrenzt.

Die Beiwurzel entsteht an der Flanke eines Leitbündels unterhalb des Knotenringes, aber in dessen unmittelbarer Nähe. Hier bildet das Leitparenchym an den Flanken etwa vier Schichten, die sich an der Wurzelentwicklung im ersten Stadium derselben beteiligen. Doch verdanken die Wurzelgewebe ihre Entstehung allein der Perizykelschicht. Die Zellen des ganzen rhizogenen Komplexes schwellen an. Damit ist die Aufgabe der Leitparenchymzellen eigentlich beendet, da ihre Bedeutung vorwiegend darin liegt, die Zellen des Perizykels nach außen vorzudrängen. Durch zwei zentrifugal aufeinander folgende Teilungsschritte werden im Perizykel die drei Regionen der Wurzelspitze abgeschnitten, Plerom, Periblem und Dermatogen. Da alle Teilungsvorgänge die gleichen sind wie bei *Ranunculus divaricatus* Schrk., kann ich hier auf eine einläßlichere Darstellung verzichten. Die Entwicklung des Pleroms zeigt zentrifugale Tendenz, während sich das Periblem in der Hauptsache durch zentripetal entstehende Periklinen vergrößert; indessen treten auch hier wie bei *Ranunculus divaricatus* Schrk., namentlich in der äußersten Schicht, noch nachträgliche perikline Teilungen ein. Die aus dem Dermatogen hervorgehende Haube weist zwei Phasen in ihrer Entwicklung auf. Die ersten Schichten werden in zentrifugaler Folge abgeschnitten (Fig. 16 Taf. III). Erst nachdem etwa vier solcher periklinen Teilungen erfolgt sind, setzt der weitere Aufbau der Haube mit zentripetal eintretenden periklinen Teilungen ein. Ein Stück der

¹⁾ Bary, A. de, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. 1887. Seite 344.

Endodermis sitzt der Wurzelspitze müthenförmig auf und stellt die einschichtig bleibende Wurzeltasche dar (Fig. 16 Taf. III).

Der Durchbruch durch das Rindengewebe geschieht durch Resorption der zarten Parenchymzellen und durch Sprengung der derben Epidermis und der subepidermalen Rindenschicht.

Während ich bei *Ranunculus divaricatus* Schrk. die Differenzierung von Anschlußtracheiden in der Basis der Wurzel nur ausnahmsweise beobachtet habe, fand ich im Gegensatz dazu diese Elemente regelmäßig bei ältern, noch im Stengelgewebe ruhenden Stadien von *Ranunculus fluitans* Lam. Im medianen Längsschnitt durch eine Wurzelbasis bei quer geschnittenem Stengel sieht man, vom Leitbündel des Stengels herkommend, zwei Züge von Anschlußtracheiden, kurze, ziemlich weite, mit netzfaserigen Wandverdickungen ausgerüstete Elemente, die durch Umwandlung von Zellen der Plerombasis entstanden sind. Der eine dieser Tracheidenstränge kommt von den Gefäßen des Stammbündels her, während der andere an den Siebteil desselben anschließt. Von den beiden Strängen ist der erstgenannte stärker ausgebildet. In ihrer Gesamtheit bilden die Anschlußtracheiden einen gegen den Wurzelansatz hin trichterförmig sich erweiternden Hohlkegel, dessen Elemente nicht bloß mit Hadrom und Leptom des Leitbündels, sondern auch mit dem Knotenring in Kommunikation treten. In den von mir untersuchten latenten Wurzelstadien ist indessen in keinem Falle die Ausbildung von Gefäßen erfolgt; ebenso fehlten auch durchwegs die Casparyschen Punkte in den Radialwänden der Wurzelendodermis. Das scheint die Vermutung zu rechtfertigen, daß die Casparyschen Streifen in funktioneller Beziehung zu den wasserleitenden Organen stehen.

Über die Bildung der Beiwurzeln von *Ranunculus divaricatus* Schrk. und *Ranunculus fluitans* Lam. finden sich in der botanischen Literatur keine Angaben. Wohl aber sind die betreffenden Verhältnisse bei *Ranunculus aquatilis* L. durch die Untersuchungen von Lemaire¹⁾ bekannt geworden.

Da die anatomische Struktur des Stengels der zuletzt erwähnten Hahnenfußart von derjenigen der von uns untersuchten in nichts abweicht, liegt der Schluß nahe, daß auch in Bezug auf die Bildung der Beiwurzeln analoge Verhältnisse zu erwarten sind. Nach den Angaben des Autors — Zeichnungen sind den Ausführungen nicht beigegeben — entwickeln sich die Beiwurzeln genau in derselben Weise wie z. B. bei *Veronica beccabunga* L., was nun allerdings mit den von mir gefundenen Ergebnissen nicht vollständig übereinstimmen würde.

Unsere Anschauungen stehen schon in Bezug auf die erste Entwicklung der Anlage nicht in Einklang. Während ich gute Gründe habe, die Bildung des embryonalen als Höcker in die Erscheinung tretenden Stadiums auf die Beteiligung und das Wachstum der unter dem Perizykel liegenden Parenchymzellen zurückzuführen, leitet Lemaire diesen Höcker vom Perizykel ab, der sich einmal periklin teile, worauf die innere Schicht ihre Elemente stark vermehre. Meine Ansicht wird namentlich dadurch

¹⁾ op. cit. Seite 43—46.

gestützt, daß man an den Flanken des Leitbündels innerhalb des Perizykels mehrschichtiges Parenchym findet, jedoch bloß in der Nähe des Knotens. (Siehe die rechte Seite von Fig. 12 Taf. III.) Ein weiterer Grund liegt für mich darin, daß ich in Stadien dieses Alters nie eine perikline Teilungslinie wahrnehmen konnte.

Die Vermehrung der Schichten des Periblems und die Bildung der Haubenschichten erfolgt bei *Ranunculus aquatilis* L. nach der Darstellung von Lemaire in zentripetalem Sinne, während ich für das Periblem wohl im allgemeinen zentripetale Teilungen fand, aber doch auch zentrifugale Segmentierung, namentlich in der äußerten Schicht, zu konstatieren Gelegenheit hatte. (Vergl. für *Ranunculus divaricatus* Schrk. Fig. 9 Taf. II.) Für die Haube war dann eine anfängliche Entwicklung mit zentrifugaler Tendenz sogar Regel, wie es für *Ranunculus divaricatus* Schrk. Fig. 9 Taf. II, für *Ranunculus fluitans* Lam. Fig. 16 Taf. III beweisen.

Zusammenfassung.

Bau des Stengels im Internodium.

1. Im Internodialgewebe der untersuchten Pflanzen ist ein wohl ausgebildetes Luftgewebe, Aërenchym, vorhanden. Große Durchlüftungsräume sind von lamellösem Gewebe begrenzt bei *Veronica beccabunga* L., *Lysimachia nummularia* L., *Jussiaea grandiflora* Mich. und *Myriophyllum verticillatum* L.

Ranunculus divaricatus Schrk. und *R. fluitans* Lam. entbehren großer Luftlücken, weisen dafür eine große Anzahl enger, meistens vierkantiger Interzellularen auf. Ferner besitzt jedes ihrer Leitbündel einen besondern Luftgang im Hadrom und gewöhnlich ist bei ältern Sprossen ein axiler Hohlraum des Markes vorhanden.

Bei *Jussiaea grandiflora* Mich. sind die Atemwurzeln mit schwammigem Durchlüftungsgewebe ausgerüstet.

2. Die Leitbündel sind zu einem einzigen Bündelring vereinigt bei *Veronica beccabunga* L., *Lysimachia nummularia* L., *Jussiaea grandiflora* Mich. und *Myriophyllum verticillatum* L.

Diese einfache Stranganordnung ist vermutlich dem gestaltenden Einfluß des Wassers zuzuschreiben. Bei gesonderten Leitbündeln ist der Transport des Wassers in bestimmte, voneinander unabhängige Bahnen eingeengt, was bei Landpflanzen insofern von Wert ist, als eine Regulierung der Wasserversorgung der einzelnen Pflanzenteile möglich ist. Da den Sumpf- und Wasserpflanzen unbeschränkt Wasser zu Gebote steht, unterbleibt hier die Isolierung der einzelnen Stränge.

Eine Ausnahme machen *Ranunculus divaricatus* Schrk. und *R. fluitans* Lam., welche gesonderte Leitbündel aufweisen.

3. Bei den vier zuerst genannten Pflanzen ist der Bündelring von einer Gesamtendodermis umgeben. Bei den beiden

Hahnenfußarten besitzt jedes Leitbündel eine besondere Schutzscheide.¹⁾

4. Die innerhalb der Endodermis gelegene Parenchymschicht — der Perizykel — behält die Teilungsfähigkeit ihrer Zellen längere Zeit bei und wird deshalb zum rhizogenen Gewebe des Stengels.

Bau des Stengels im Knoten.

5. Der Knoten wird von einer Gewebeplatte aus dichtem Parenchym quer durchsetzt. Bei *Jussiaea grandiflora* Mich. fehlt dieselbe, indem hier die Rindenzellen nur auf der Seite, wo das Blatt inseriert ist, lückenlos zusammenschließen.

Die Scheidewände sind mechanische Aussteifungen der in den Stengelgliedern lockern Rinde. Sie verhindern das Eindringen von Wasser in die Durchlüftungsräume, wenn die ältesten Partien absterben.

Die Entstehung der Beiwurzeln.

6. In den Stengeln von *Veronica beccabunga* L., *Lysimachia nummularia* L., *Myriophyllum verticillatum* L., *Ranunculus divaricatus* Schrk. und *R. fluitans* Lam. werden die Beiwurzeln aus dem Perizykel gebildet.

Bei *Jussiaea grandiflora* Mich. entstehen Dermatogen und Periblem aus dem Perizykel, das Plerom aus der innerhalb desselben liegenden Parenchymschicht.

7. Die innerhalb des rhizogenen Gewebes liegende Schicht oder Schichten beteiligen sich am Aufbau der Plerombasis.

8. Bei *Lysimachia nummularia* L., *Myriophyllum verticillatum* L., *Ranunculus divaricatus* Schrk. und *R. fluitans* Lam. ist der Ort des Auftretens der Beiwurzeln topographisch bestimmt; die Zahl derselben ist eine beschränkte.

Bei *Jussiaea grandiflora* Mich. erscheinen dieselben in unbestimmter, größerer Anzahl an beliebigen Stellen auf beiden Seiten der Blattinsertion, bei *Veronica beccabunga* L. an beliebigen Stellen rings um den Zentralzylinder herum.

9. Unter Berücksichtigung der Ergebnisse von Lemaire und der berichtigen Untersuchungen von Van Tieghem und Douliot möchte ich vorschlagen, die Beiwurzeln der Dikotylen ihrem Ursprunge nach in vier Abteilungen einzuordnen:

1. Beiwurzeln, die im Perizykel entstehen,
2. Beiwurzeln, deren Dermatogen und Periblem im Perizykel, deren Plerom im Siebparenchym entsteht,
3. Beiwurzeln, die im Siebparenchym entstehen,
4. Beiwurzeln, die aus der Epidermis und Rinde gebildet werden.

Ohne den Typen von Lemaire allzu großen Wert beizumessen, kann man doch Van Tieghem und Douliot nicht unbedingt beipflichten, wenn sie dieselben gänzlich verwerfen und

¹⁾ Vergleiche darüber auch die Bemerkung Haberlandts, op. cit. Seite 329: „Warum z. B. der Stengel von *Ranunculus aconitifolius*, *parnassifolius*, *amplexicaulis* eine Gesamtendodermis besitzt, während *R. lingua* und *flammula*, welche zur selben Sektion gehören, mit Einzelendodermen versehen sind, ist vorläufig noch gänzlich unbekannt.“

nur einen Typus anerkennen wollen, mit der Begründung, daß Lemaire Wurzeln miteinander verglichen habe, die frühzeitig, die normal und die spät angelegt worden seien. Von der Überlegung ausgehend, daß bei der Aufstellung der Typen weniger die Zeit der Entstehung der Wurzeln als vielmehr morphologische Verhältnisse in Betracht kommen dürften, finde ich kein Hindernis, hier als Vergleichsmoment die Art des Gewebes in Betracht zu ziehen, welches die Beiwurzeln erzeugt. Die Tatsache, daß es Wurzeln gibt, die funktionell gleichwertig sind und die ihren Ursprung in verschiedenen Regionen nehmen, ist nun einmal vorhanden und zeigt, daß die Natur sich an kein starres Schema hält, sondern nach Bedürfnis Wurzeln da bildet, wo sie am zweckmäßigsten entstehen können. Wenn auch die Mehrheit der Pflanzen ihre Beiwurzeln nach dem selben Typus erzeugt, ist das kein Grund, einer Minderheit den Wert besonderer Typen zu verweigern.

In die erste Kategorie reihen sich die Beiwurzeln weitaus der meisten Pflanzen ein. (Untersuchte Beispiele: *Veronica beccabunga* L., *Lysimachia nummularia* L., *Myriophyllum verticillatum* L., *Ranunculus divaricatus* Schrk. und *R. fluitans* Lam.)

Zum zweiten Typus gehört *Jussiaea grandiflora* Mich.

Zur dritten Gruppe¹⁾ zählen die Beiwurzeln von *Asperula odorata*,²⁾ *Circaea lutetiana*,³⁾ *Viola canadensis*,⁴⁾ ebenso die spät angelegten Beiwurzeln von *Vinca*.⁵⁾

Zur letzten Gruppe gehören die aus den Stengelknoten wachsenden Wurzeln der Kruziferen.

Daß eine vom allgemeinen Typus abweichende Entstehungsart nicht als anormal bezeichnet werden kann, lehrt *Asperula odorata*, das seine Beiwurzeln nie im Perizykel, sondern immer im Siebparenchym entstehen läßt. Solche Besonderheiten sind nicht eine Laune des Zufalls, sondern sind der Ausdruck bestimmter Anpassungen. Es wird eben Fälle geben, wo der Perizykel aus verschiedenen Gründen nicht mehr teilungsfähig ist oder wo günstige Vegetationsbedingungen rasch ausgenützt werden, so bei den Kruziferen, die dann eben auf raschem Wege, also exogen, ihre Beiwurzeln anlegen.

Wir können den ersten Typus auch als Haupttypus bezeichnen; die andern drei Typen sind dann für gewisse Arten, Gattungen oder Familien zutreffende Ausnahmefälle.

¹⁾ Diejenigen zitierten Beispiele, welche nicht Gegenstand der eigenen Untersuchungen waren, sind von Lemaire beschrieben und die Richtigkeit seiner Angaben von Van Tieghem und Douliot bestätigt worden.

²⁾ Ad. Lemaire, op. cit. Seite 72; Ph. Van Tieghem et H. Douliot, op. cit. Seite 483.

³⁾ Ad. Lemaire, op. cit. Seite 40; Ph. Van Tieghem et H. Douliot, op. cit. Seite 457.

⁴⁾ Ad. Lemaire, op. cit. Seite 67; Ph. Van Tieghem et H. Douliot, op. cit. Seite 441.

⁵⁾ Ad. Lemaire, op. cit. Seite 70; Ph. Van Tieghem et H. Douliot, Seite 472.

10. In der Entwicklung der Beiwurzeln nach dem Haupttypus (*Veronica*, *Lysimachia*, *Myriophyllum*, *Ranunculus*) können wir drei Phasen unterscheiden:

1. Vergrößerung des Lumens der Anlagezellen,
2. Gliederung in die drei Scheitelzelllagen durch zwei zentrifugal auftretende perikline Teilungen.

3. Differenzierung der einzelnen Regionen des Scheitels.

11. Die Vergrößerung des Pleroms erfolgt durch Periklinen, die nicht in gesetzmäßiger Weise angeordnet sind.

Die Teilungen des Periblems finden durch Periklinen statt, die streng zentripetal aufeinander folgen. Ausnahmen bilden *Myriophyllum verticillatum* L., *Ranunculus divaricatus* Schrk. und *R. fluitans* Lam. Bei *Myriophyllum* wird die äußerste Periblemschicht nachträglich, also durch einen zentrifugalen Teilungsschritt segmentiert. Bei den zwei Hahnenfußarten teilt sich die äußerste Periblemschicht mehrere Male nachträglich in perikliner Richtung, ebenso auch andere mittlere Periblemschichten.

Das Dermatogen erzeugt die Schichten der Haube durch in zentripetalem Sinne auftretende Periklinen. Bei *Ranunculus divaricatus* Schrk. und *R. fluitans* Lam. erscheinen zuerst einige zentrifugal angelegte Periklinen.

12. Die Endodermis des Stengels, infolge der Verkorkung ihrer Membranen ein widerstandsfähiges Gewebe, wird durch die wachsende Wurzel aus dem Gewebeverbande gelöst; sie begleitet die Wurzelspitze als einschichtige Wurzeltasche, welche das Absorptionsgewebe der Wurzel darstellt, solange diese im Stengel eingeschlossen ist.

13. Die Sonderung des Urmeristems in die drei Scheitelregionen, Plerom, Periblem und Dermatogen, wird durch mechanische Momente bedingt. Doch bestehen in vielen Fällen gewisse Beziehungen zwischen der Scheitelzellanordnung und den differenzierten Geweben der Wurzel. Bei den von mir untersuchten Pflanzen und wahrscheinlich bei der Mehrzahl der Beiwurzeln erzeugenden Dikotylen wird das Dermatogen zum Protoderm, ein Teil des Pleroms zum Prokambium, das Periblem und der Rest des Pleroms zum Grundmeristem. Aus dem Dermatogen entsteht daher die Epidermis, aus dem Periblem die Rinde und aus dem Plerom der Zentralzylinder. Für die Epidermis liegt der genetische Zusammenhang auf der Hand. Die Annahme von Beziehungen zwischen Periblem und Rinde, Plerom und Zentralzylinder stützt sich auf die Tatsache, daß die Grenzschicht des Periblems gegen das Plerom hin auch zur Grenzschicht der Rinde gegen den Zentralzylinder hin wird, indem sich jene zur Endodermis umwandelt, was aus dem Auftreten der Casparyschen Punkte in den radialen Endodermiswänden der Basis älterer Wurzelanlagen geschlossen werden kann. Diese Punkte treten bei *Myriophyllum verticillatum* L. schon bei 0,2 mm Abstand von der Wurzelspitze auf,¹⁾ bei *Veronica beccabunga* L. und *Lysimachia*

¹⁾ Kroemer, op. cit. Seite 94, gibt als Spitzenabstand der Zone, in welcher der Casparysche Streifen angelegt wird, für junge Wurzeln von *Canna indica* 0,5—1 cm an, für *Iris germanica* 1—1,5 cm, für *Acorus Calamus* 1—2 cm. u. s. w.

nummularia L. in einem Abstand von 0,3 mm, bei *Jussiaea grandiflora* Mich. von 0,6 mm. Bei den genannten Pflanzen sind sie nur in solchen Wurzeln zu sehen, deren Prokambium bereits Gefäße differenziert hat; sie fehlen den in latenten Wurzelstadien niemals Gefäße ausbildenden zwei Hahnenfußarten. Diese auffallende Korrelationserscheinung ist wohl bedingt durch funktionelle Beziehungen der Casparyschen Streifen zu den Leitungsbahnen.

14. Vermöge seiner Lage an der Peripherie des Zentralzylinders ist der Perizykel das geeignetste Gewebe zur Erzeugung der Beiwurzeln, da dieselben hier am besten mit den wasserleitenden Organen des Stengels in Verbindung gebracht werden können und ihre Ernährung hier am leichtesten möglich ist.

Der engere Anschluß wird durch besondere Anschlußtracheiden mit netzfaserig verdickten Membranen besorgt. Bei *Veronica beccabunga* L., *Lysimachia nummularia* L., *Myriophyllum verticillatum* L. legen sich die Anschlußtracheiden an die sekundären Gefäße des Stengels an, bei *Jussiaea grandiflora* Mich. an die primären, bei *Ranunculus fluitans* Lam. an das Hadrom und Leptom des kein sekundäres Dickenwachstum zeigenden Leitbündels. *Ranunculus divaricatus* Schrk. hat in den untersuchten Stadien noch keine Anschlußelemente ausgebildet.

15. Das Wasser ist auslösender Reiz zur Entwicklung der bereits bei der primären Differenzierung entstandenen und gibt den Anstoß zur Bildung von neuen Wurzelanlagen.

Das Licht verlangsamt das Wachstum der Beiwurzeln (*Veronica beccabunga* L.).

16. Die Beiwurzeln sind von vitaler Bedeutung für Sumpf- und Wasserpflanzen, da sie das mit den untern Sproßpartien bald absterbende Hauptwurzelsystem zu ersetzen haben.

Sie fördern die vegetative Vermehrung, indem sie die auf dem besiedelten Substrate vorwärts kriechenden Stengelteile verankern; sie helfen ferner günstige Ernährungsbedingungen intensiv ausnützen.

Literaturverzeichnis.

- De Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. 1877.
- Eriksson, J., Über das Urmeristem der Dikotylenwurzeln. (Pringsheims Jahrbücher. Bd. 11. 1878.)
- Fischer, H., Der Perizykel in den freien Stengelorganen. (Pringsheims Jahrbücher. Bd. 35. 1900.)
- Freidenfelt, T., Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. (Flora. Ergänzungsband. 1902.)
- Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. 1904.
- Hansen, Ch., Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen. (Abhandlungen der Senckenberg. Gesellschaft, Frankfurt. Bd. XII. 1880.)
- Janczewski, E., Accroissement des racines dans les phanérogames. (Ann. sc. nat. Série V. T. 20. 1874.)
- Développement des radicelles dans les phanérogames. (Ann. sc. nat. Série V. T. 20. 1874.)
- Iltis, H., Über den Einfluß von Licht und Dunkel auf das Längenwachstum der Adventivwurzeln bei Wasserpflanzen. (Ber. d. D. b. G. Bd. XXI. 1903.)
- Kroemer, K., Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. (Bibliotheca botanica. Heft 59. 1903.)
- Lemaire, Ad., Recherches sur l'origine et le développement des racines latérales chez les dicotylédones. Diss. Paris 1886.
- Mangin, L., Origine et insertion des racines adventives et modifications corrélatives de la tige chez les monocotylédones. (Ann. sc. nat. Série VI. T. 14. 1882.)
- Nägeli, C. und Leitgeb, H., Entstehung und Wachstum der Wurzeln. (Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik von C. Nägeli. Heft 4. 1868.)
- Reinke, J., Untersuchungen über Wachstumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel. (Hansteins botanische Abhandlung. Heft 3. 1871.)
- Sachs, J., Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. (Arbeiten des botanischen Instituts Würzburg. 1870.)
- Schenck, H., Die Biologie der Wassergewächse. 1885.
- Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. (Bibliotheca botanica. Heft 1. 1886.)
- Über das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. (Pringsheims Jahrbücher. Bd. 20. 1889.)
- Schwendener, S., Über das Scheitelwachstum der Phanerogamenwurzeln. (Gesammelte botanische Abhandlungen. 1898.)
- Strasburger, E., Noll, F., Schenck, H., Karsten, G., Lehrbuch der Botanik. 6. Aufl. 1904.
- Van Tieghem, Ph., Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées. (Bull. sc. bot. de Fr. T. 29. 1882.)
- Van Tieghem, Ph., et Douliot, H., Observations sur la sortie des racines latérales et en général des organes endogènes. (Bull. soc. bot. France. T. 33. 1886.)
- — Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. (Ann. sc. nat. Série VII. T. 8. 1888.)
- Vonhöfne, V. H., Über das Hervorbrechen endogener Organe aus dem Mutterorgan. (Flora. Bd. 15 und 16. 1880.)

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Zeichnungen sind mit Objektiv 7 und dem Zeichnungsokular nach Leitz entworfen worden, Vergrößerung der Originale 1 : 400. Die Reproduktionen sind auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.

Bedeutung der Buchstaben.

1. Stengel.

o = Epidermis,	r = Rinde,	e = Endodermis,
i = Interzellularen,	p = Perizykel,	m = Mark,
l = Leptom,	v = Siebröhren,	n = Siebparenchym,
c = Kambium,	h = Hadrom,	g = Gefäße.

2. Beiwurzel.

s = Seitenzelle,	st = Epistele,	l = Wurzeltasche,
d = Dermatogen,	k = Haube,	o ¹ = Epidermis,
pr = Periblem,	pl = Plerom,	g ¹ = Gefäße,
a = Anschluß- tracheiden,	e ¹ = Endodermis,	p ¹ = Perizykel.

Plerom, Periblem und Dermatogen sind durch eine stärkere Linie umgrenzt.

Tafel I.

Veronica beccabunga L.

- Fig. 1 u. 2. Partie aus einem Sproßquerschnitt. Erste Anlage einer Beiwurzel. Einzelne Zellen, bzw. eine ganze Schicht des Siebparenchyms beteiligen sich am Aufbau der Anlage.
- Fig. 3. Partie aus einem Sproßquerschnitt. Wurzelanlage mit beginnender erster perikliner Teilung.
- Fig. 4. Sproßquerschnitt. Wurzelanlage mit der ersten periklinen Teilung.
- Fig. 5 u. 6. Sproßquerschnitt. Anlagen mit beginnender zweiter perikliner Teilung.
- Fig. 7. Sproßquerschnitt. In zwei Zellen der Anlage ist die zweite perikline Teilung eingetreten.
- Fig. 8. Sproßquerschnitt. Die zweite perikline Teilung der Anlage ist vollendet.
- Fig. 9. Partie aus einem Längsschnitt des Sprosses. Anlage mit vollendeten periklinen Teilungen. Die Endodermis, das Dermatogen und die innerhalb des Perizykels liegende Parenchymschicht haben sich periklin geteilt.
- Fig. 10. Längsschnitt des Stengels. Das Plerom der Anlage hat seinen Umfang vergrößert. Periblem und Dermatogen sind noch ungeteilt.
- Fig. 11. Sproßquerschnitt. Das Plerom der Anlage hat sich weiter entwickelt, das Periblem hat sich einmal periklin geteilt.
- Fig. 12. Längsschnitt durch eine ältere Wurzelanlage.

Fig. 13. Querschnitt durch die Anschlußzone zwischen Stengel und einer ältern Wurzel. Im Zentrum sind die Gefäße der Beiwurzel quer getroffen; die Anschlußtracheiden und die Gefäße des Stengels erscheinen in ihrer Längsrichtung.

Tafel II.

Fig. 1—3 *Veronica beccabunga* L., Fig. 4—8 *Lysimachia nummularia* L., Fig. 9 *Ranunculus divaricatus* Schrk.

Fig. 1. *Veronica beccabunga* L. Längsschnitt durch die Plerombasis einer Beiwurzel. Anschluß derselben an die Gefäße des Stengels vermittelt der Anschlußtracheiden.

Fig. 2. Querschnitt durch eine Beiwurzel in der Nähe des Vegetationspunktes. Beginnende Differenzierung von vier Gefäßplatten im Zentralzylinder.

Fig. 3. Querschnitt durch eine Beiwurzel nach Eintritt des sekundären Dickenwachstum.

Fig. 4. *Lysimachia nummularia* L. Stengelquerschnitt. Wurzelanlage mit der ersten periklinen Teilung.

Fig. 5. Stengelquerschnitt. Wurzelanlage, die zweite perikline Teilung zeigend.

Fig. 6. Stengelquerschnitt. Differenzierung des Pleroms der Anlage.

Fig. 7. Stengelquerschnitt. Im Periblem vollzieht sich eine erste perikline Teilung.

Fig. 8. Längsschnitt durch eine ältere Wurzelanlage.

Fig. 9. *Ranunculus divaricatus* Schrk. Längsschnitt durch ein älteres Beiwurzelstadium, dessen Spitze die Epidermis des Stengels beinahe erreicht hat.

Tafel III.

Fig. 1—6 *Jussiaea grandiflora* Mich., Fig. 7—11 *Myriophyllum verticillatum* L., Fig. 12—14 *Ranunculus divaricatus* Schrk., Fig. 15 *Ranunculus fluitans* Lam.

Fig. 1. *Jussiaea grandiflora* Mich. Stengelquerschnitt. Erste Anlage einer Beiwurzel, bestehend aus einer Perizykelschicht und drei Siebparenchymsschichten.

Fig. 2. Stengelquerschnitt. Erste Anlage einer Beiwurzel. Die Siebparenchymzellen teilen sich durch nach allen Richtungen gehende Wände.

Fig. 3. Stengelquerschnitt. Junge Anlage einer Beiwurzel. Teilung der radialen Anlagereihen durch Antiklinen.

Fig. 4. Stengelquerschnitt. Junge Anlage einer Beiwurzel, die perikline Teilung des Perizykels zeigend, welche das Dermatogen und Periblem differenziert.

Fig. 5. Stengelquerschnitt. Junge Anlage einer Beiwurzel. Das Plerom wölbt sich höckerartig vor; das Periblem hat sich einmal geteilt, Dermatogen noch ungeteilt.

Fig. 6. Längsschnitt durch eine ältere Anlage einer Beiwurzel.

Fig. 7. *Myriophyllum verticillatum* L. Stengelquerschnitt. Junge Anlage einer Beiwurzel mit der ersten periklinen Teilung.

Fig. 8. Stengelquerschnitt. Junge Anlage einer Beiwurzel. Beginn der zweiten periklinen Teilung.

Fig. 9. Stengelquerschnitt. Junge Anlage mit differenziertem Plerom und

66 Wettstein, Entwicklung der Beiwurzeln dikotyler Sumpfpflanzen.

ungeteiltem Periblem und Dermatogen. Die Wurzelspitze ist im Begriffe, in den Luftraum zwischen zwei Lamellen der Rinde auszutreten.

Fig. 10. Längsschnitt durch eine Beiwurzel. Beginnende Differenzierung des Periblems. Der dargestellte Teil der Wurzel befindet sich bereits in einem Luftraum der mittlern Rindenpartie.

Fig. 11. Längsschnitt durch eine ältere Anlage einer Beiwurzel.

Fig. 12. *Ranunculus divaricatus* Schrk. Querschnitt durch ein Leitbündel des Stengels, das links die erste Anlage einer Beiwurzel noch ohne perikline Teilung aufweist. Auf der rechten Seite ist mehrschichtiges Leitparenchym, wie es in der Nähe der Knoten an den Flanken der Leitbündel auftritt.

Fig. 13. Junge Anlage einer Beiwurzel mit der ersten periklinen Teilung.

Fig. 14. Anlage mit der zweiten periklinen Teilung.

Fig. 15. *Ranunculus fluitans* Lam. Längsschnitt durch das Stadium einer Beiwurzel mit den differenzierten drei Scheitelzellagen.

Beihefte zum Botanischen Centralblatt Bd. XX. Abt. II.

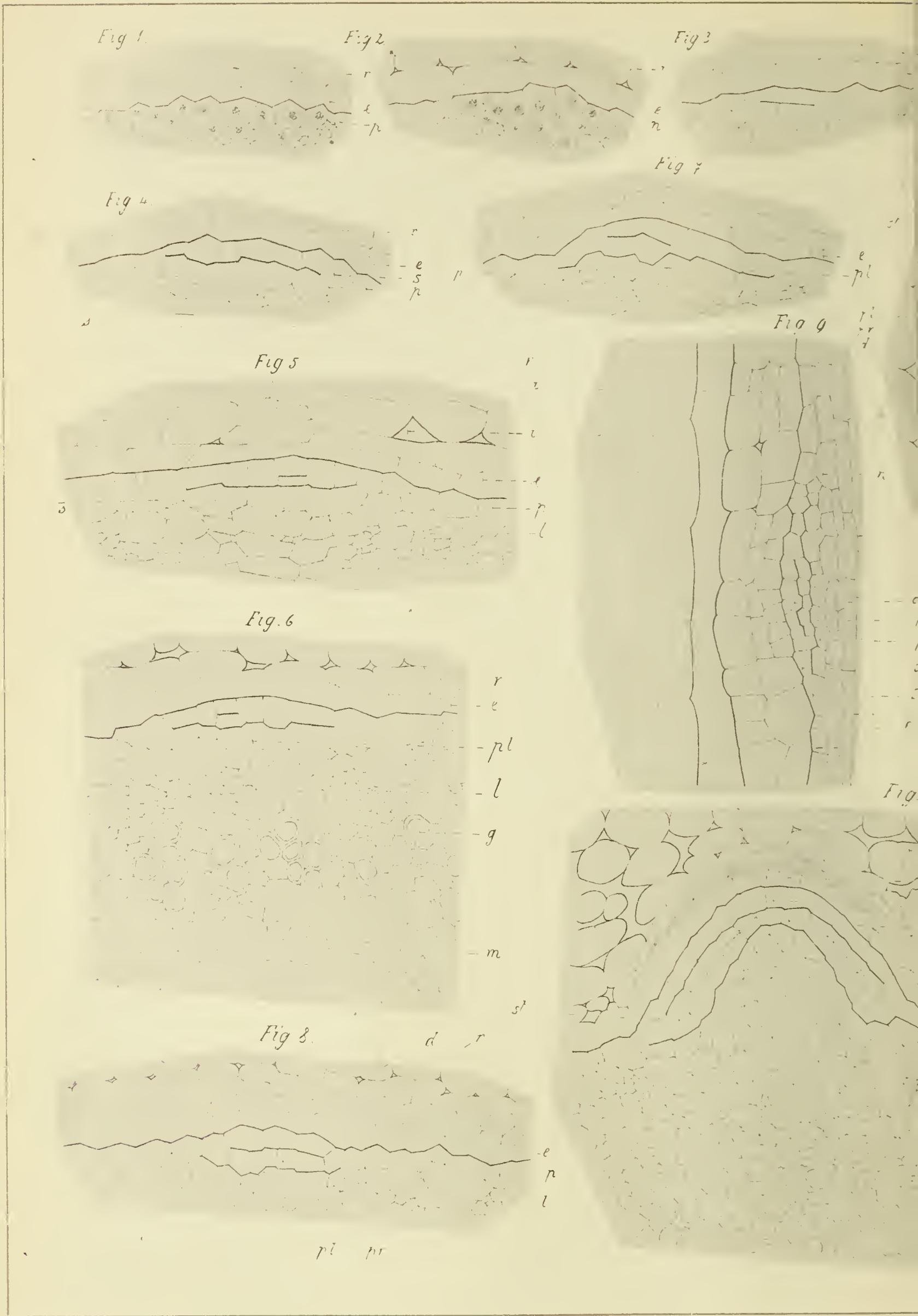


Fig 10

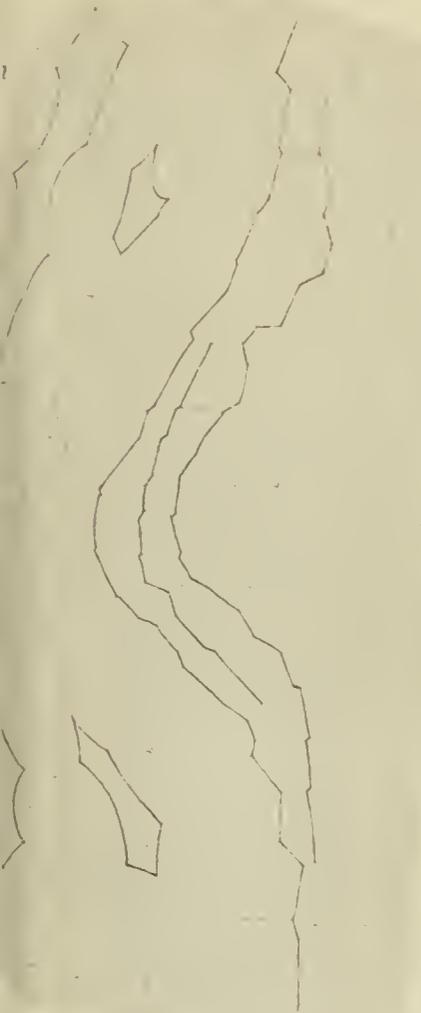


Fig 11

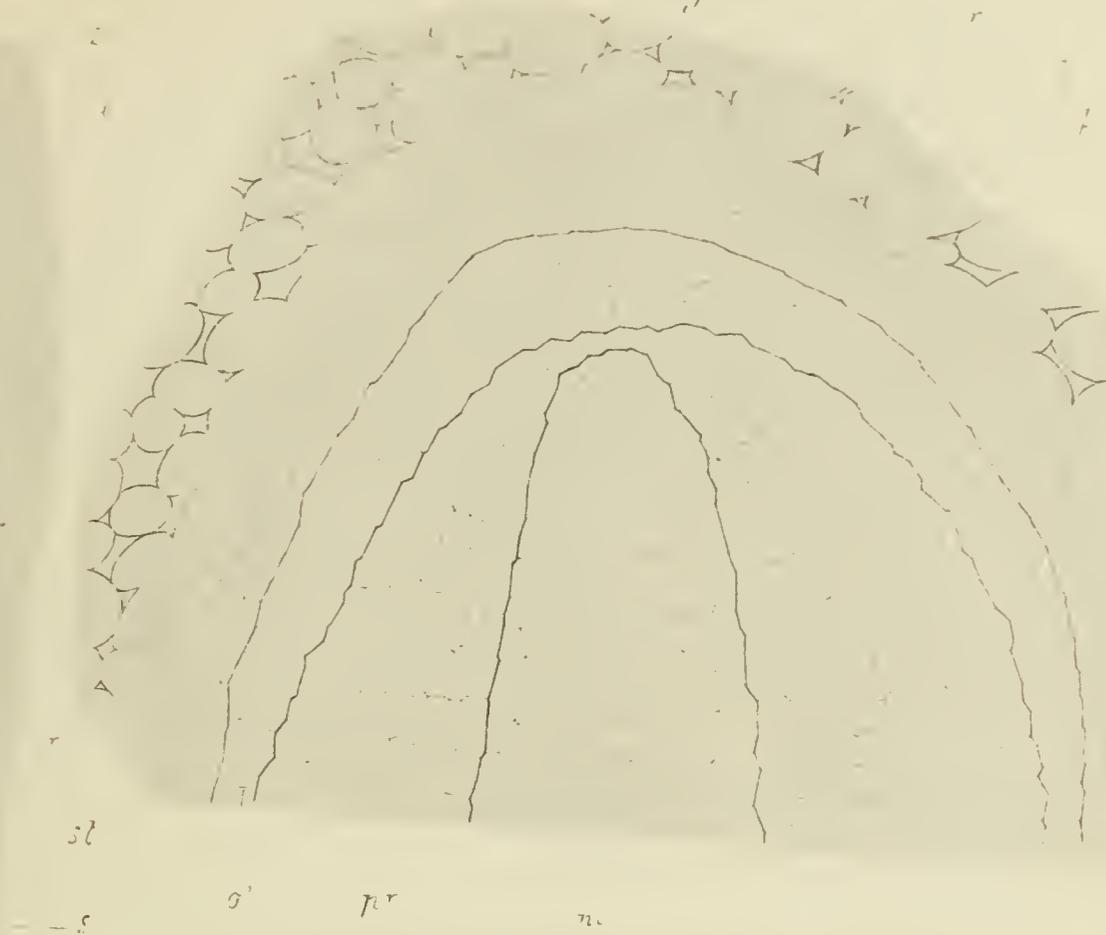
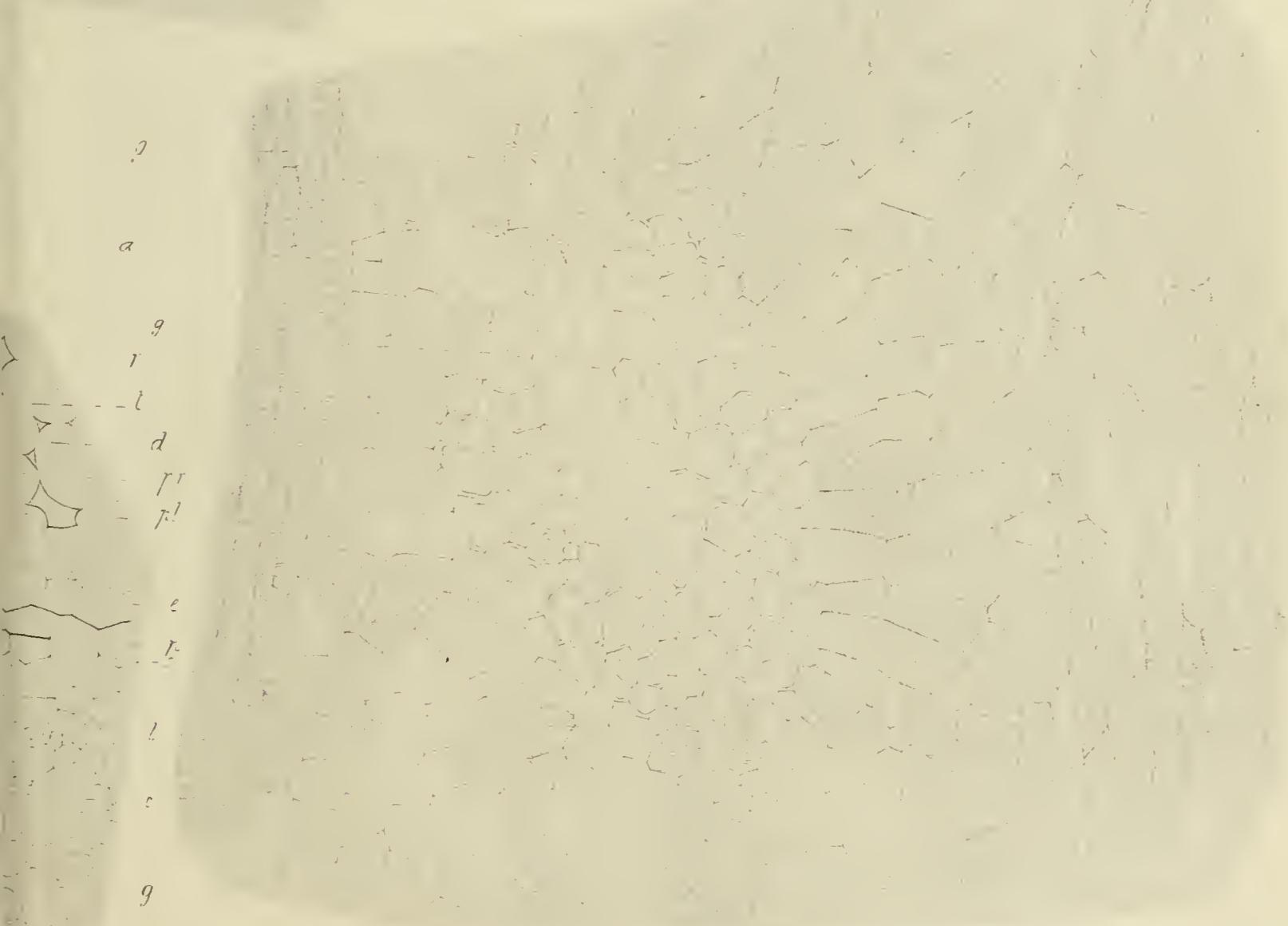
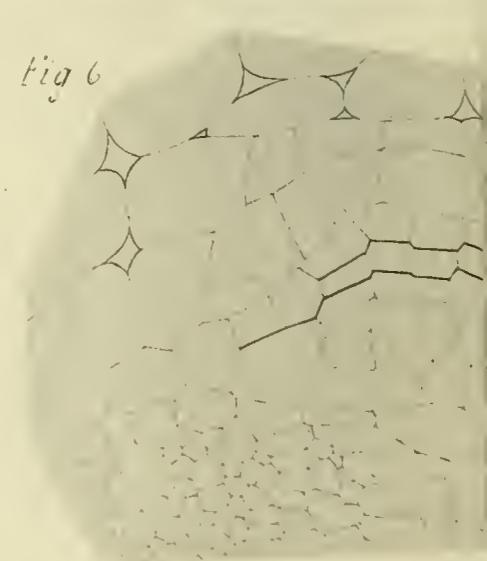
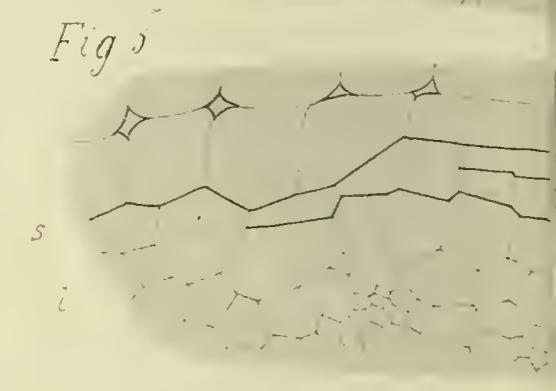
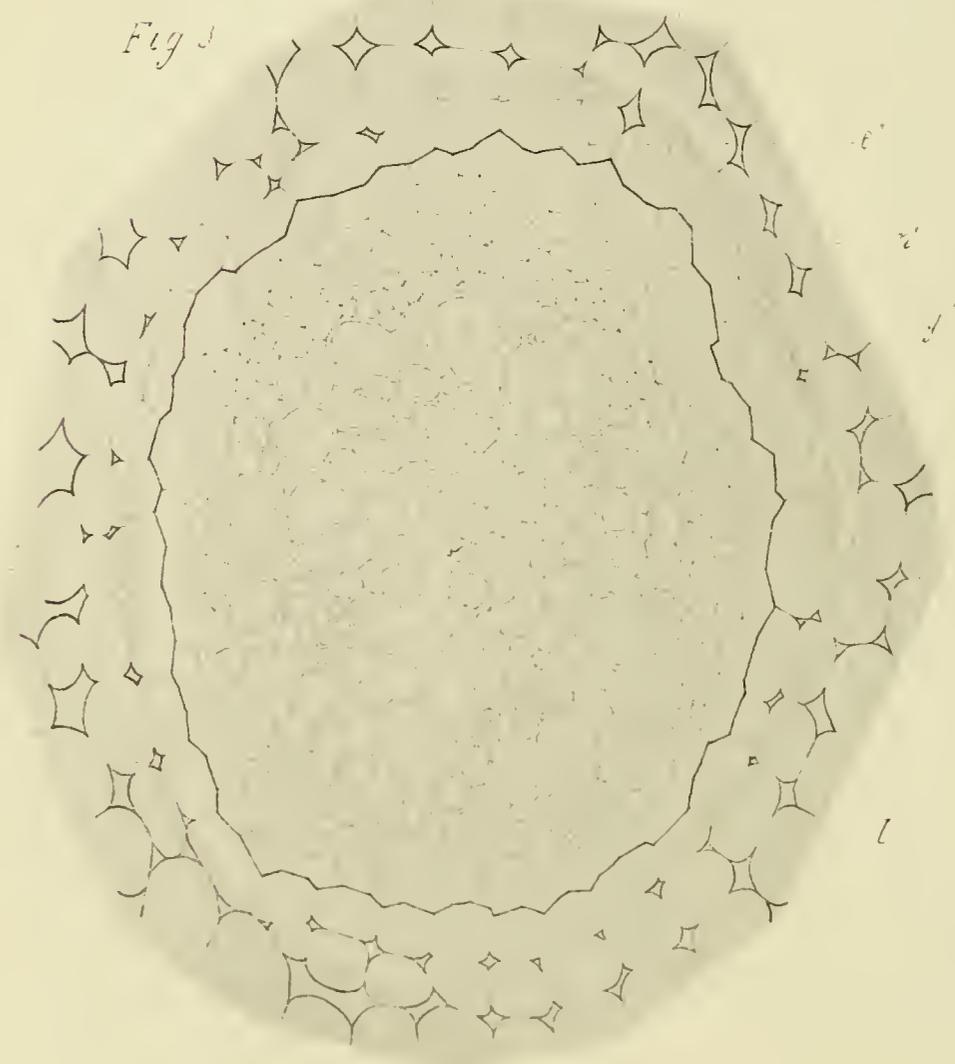
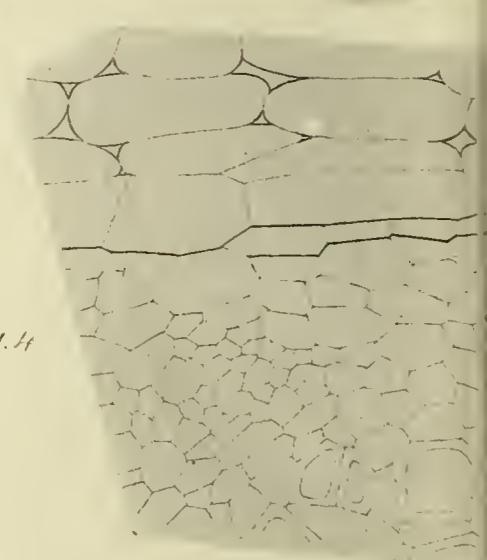
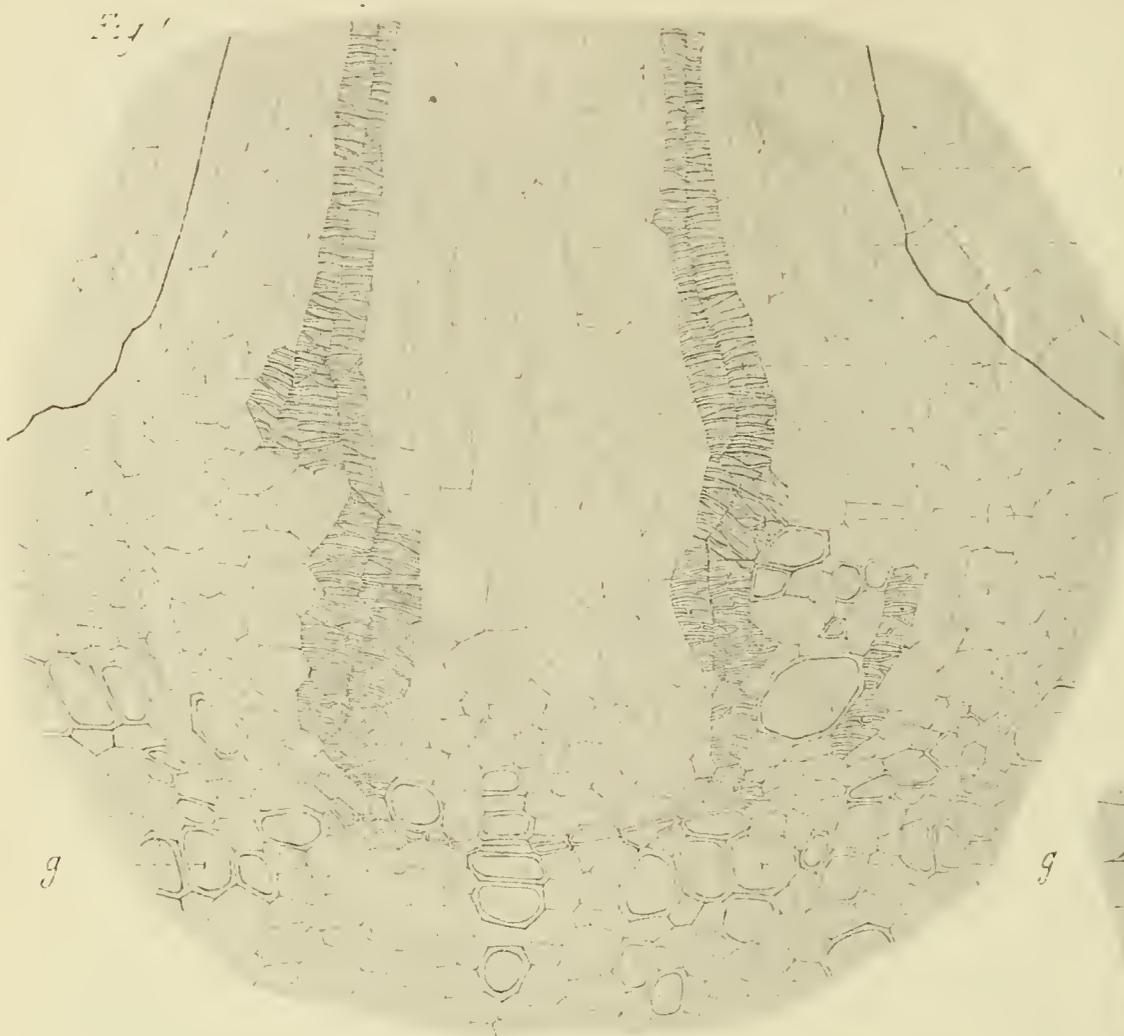
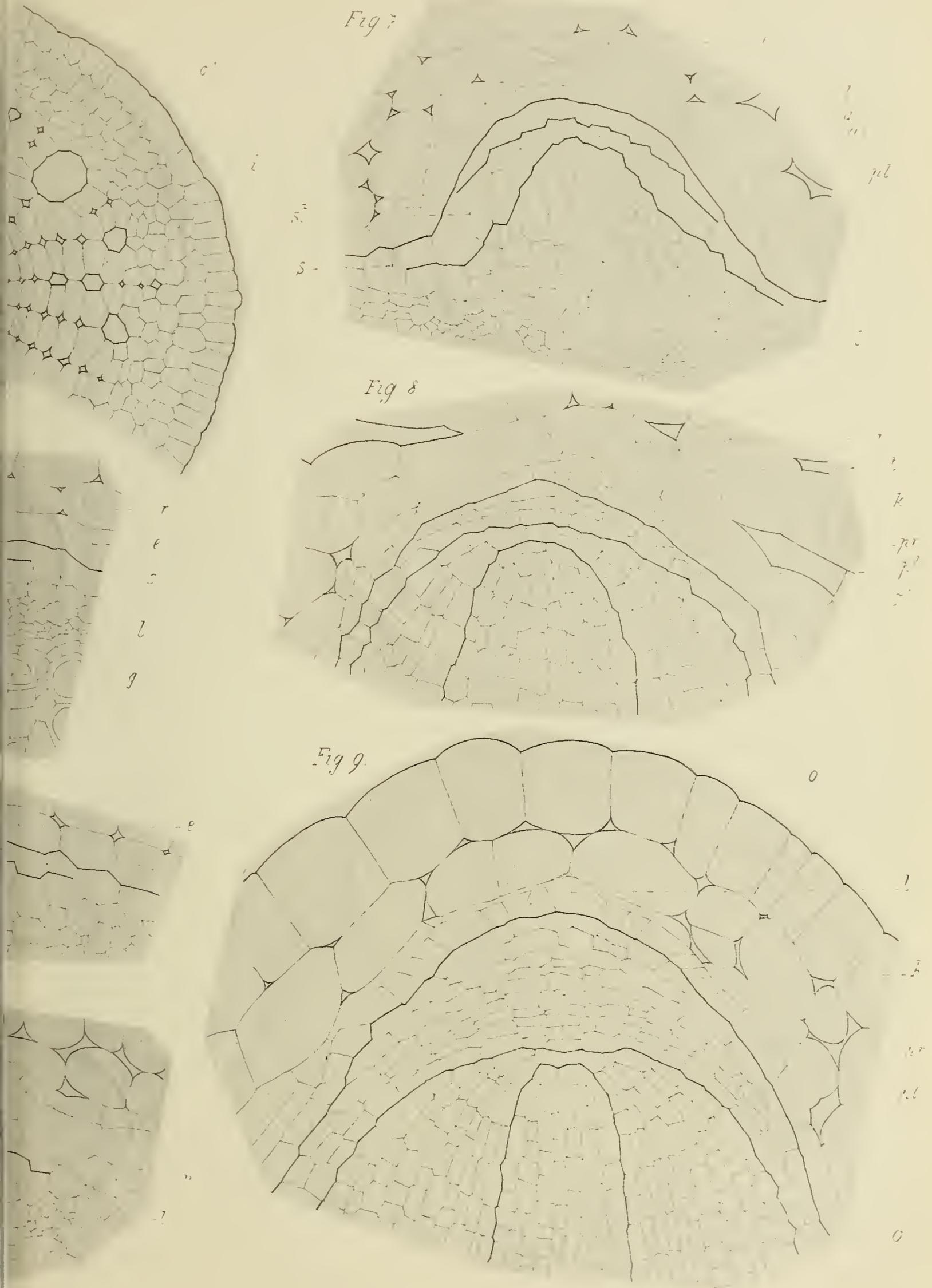


Fig 13



Beihefte zum Botanischen Centralblatt Bd. XX. Abt. II.





Beihefte zum Botanischen Centralblatt Bd. XX. Abt. II.

Fig. 1.

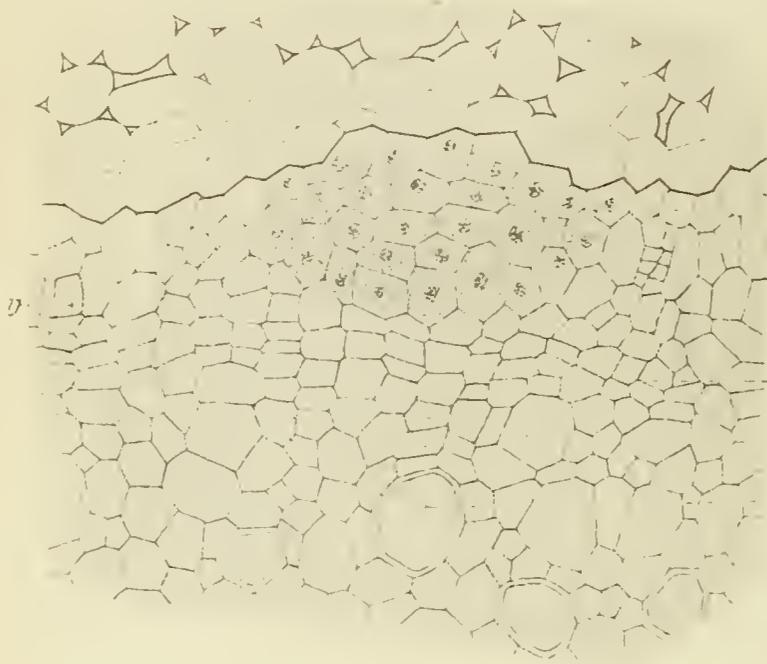


Fig. 4.

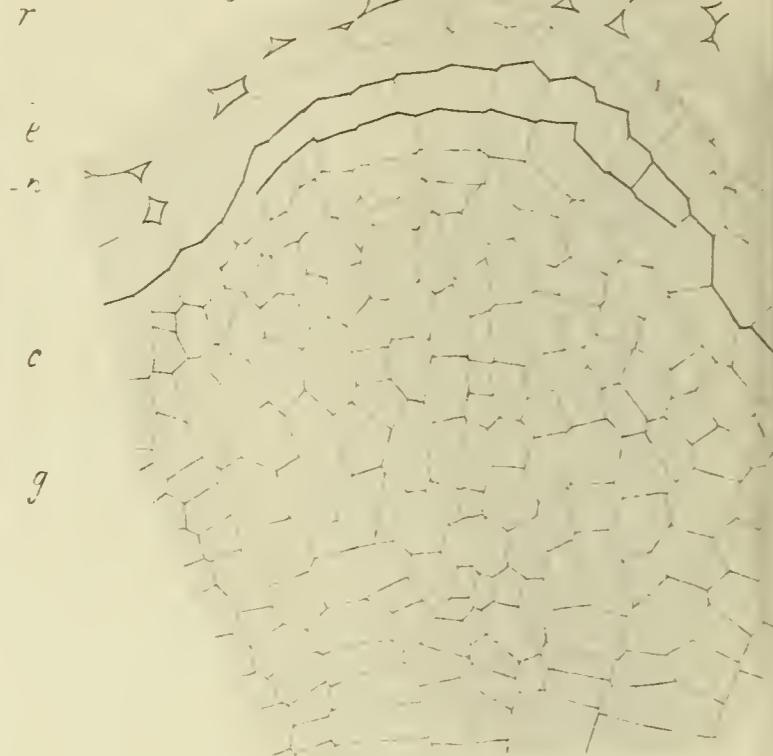


Fig. 2.

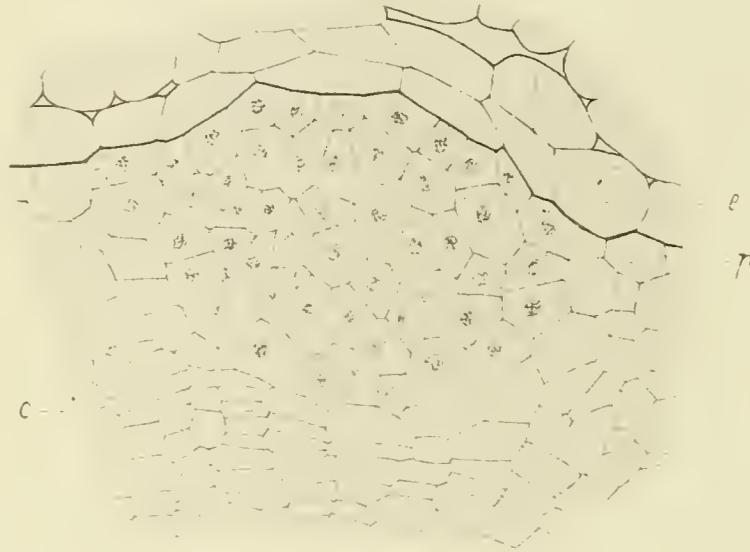


Fig. 5.

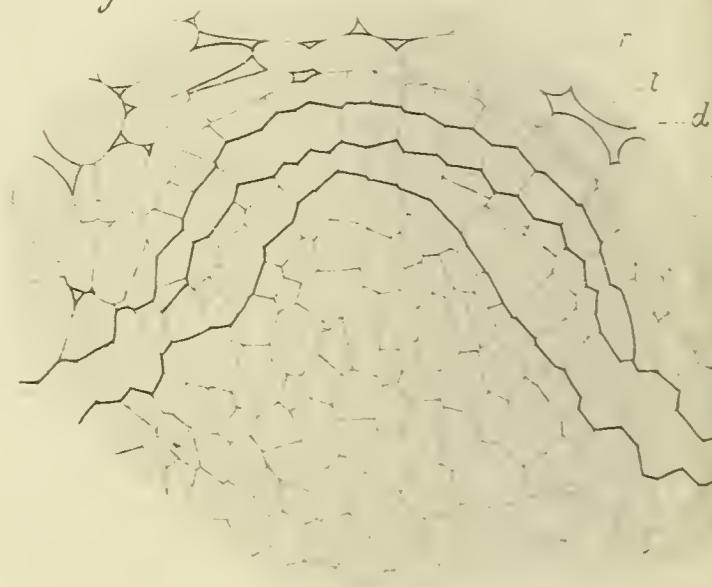


Fig. 3.

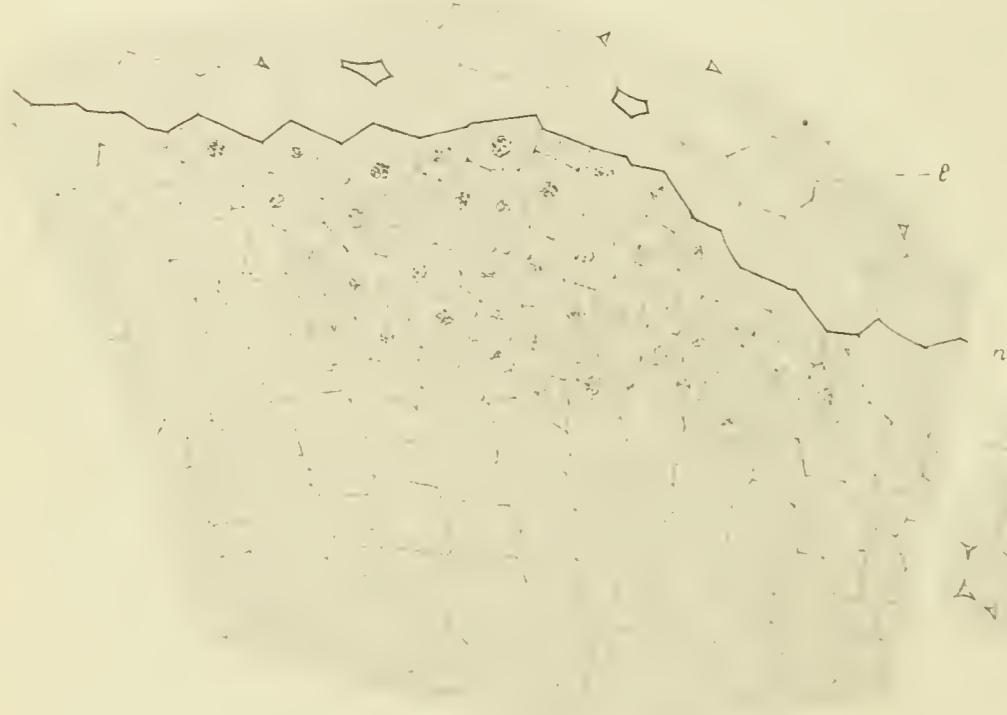


Fig. 6.

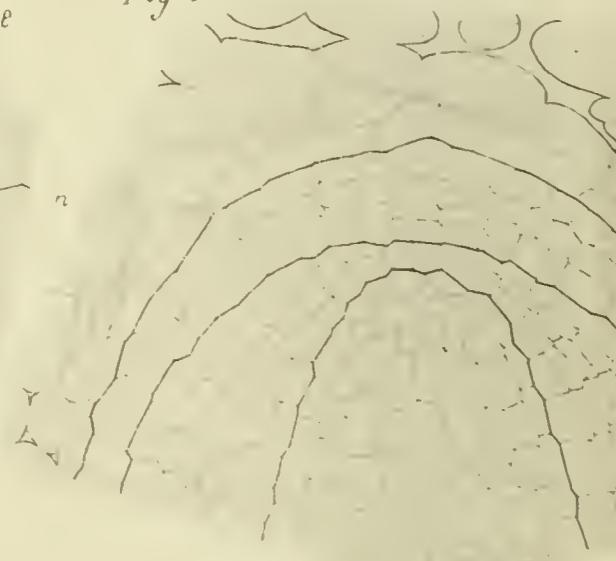


Fig. 7.



Fig. 12.

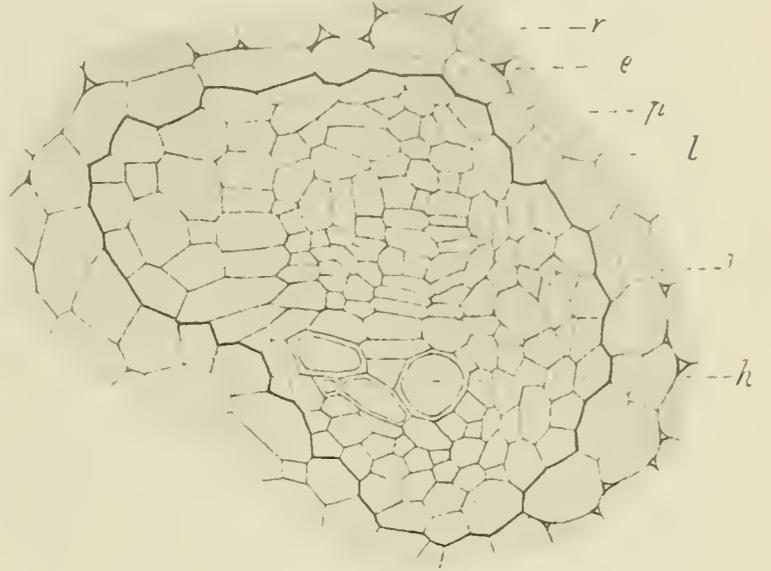


Fig. 8.

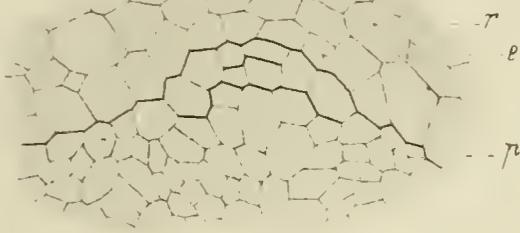


Fig. 13.

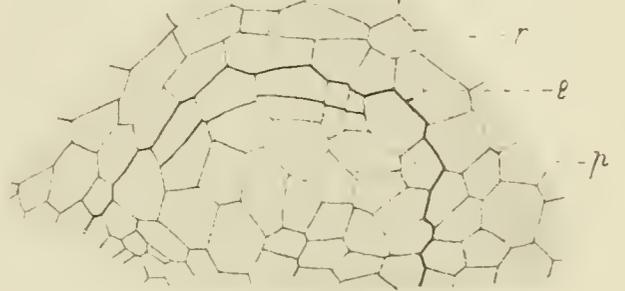


Fig. 9.

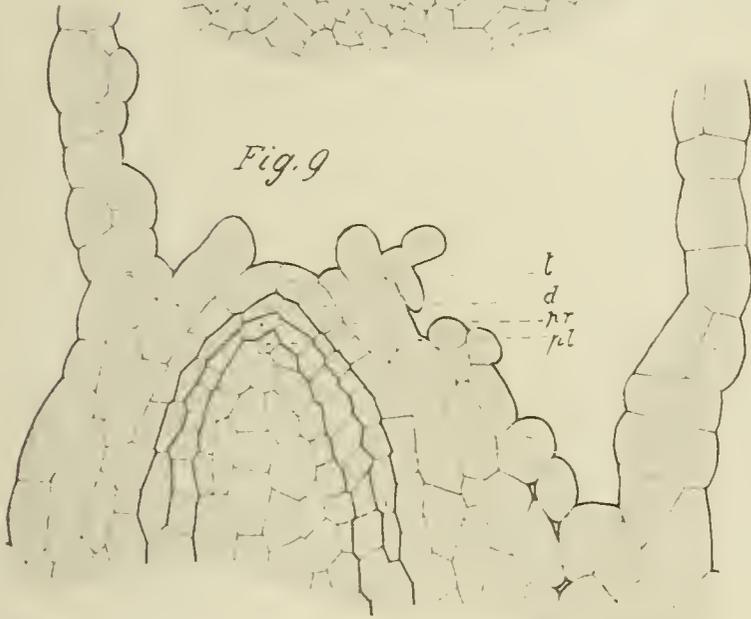


Fig. 14.

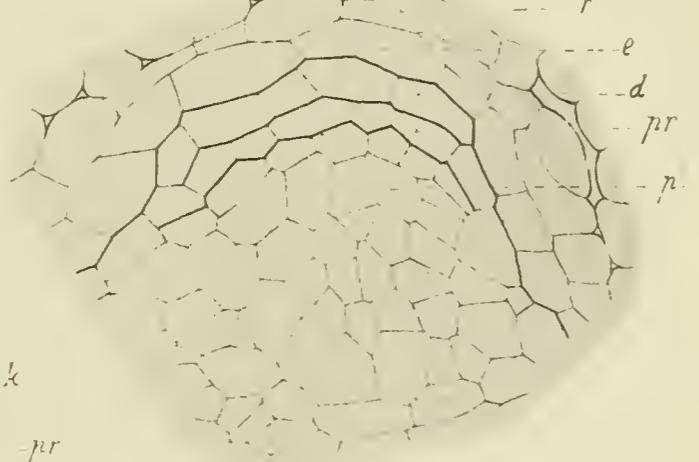


Fig. 10.

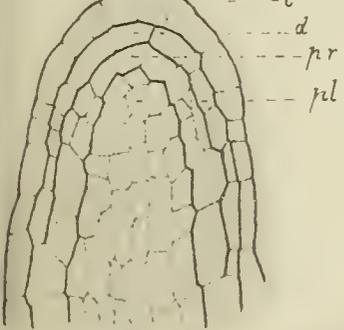


Fig. 11.

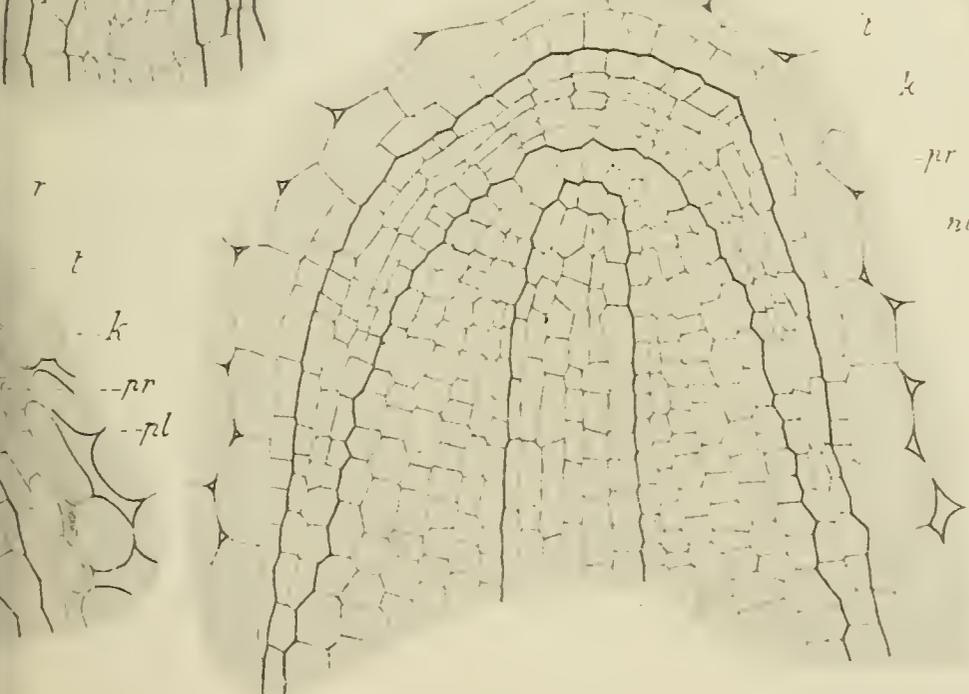


Fig. 15.





Fig. 1.



Fig. 2.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [BH_20_2](#)

Autor(en)/Author(s): Wettstein Friedrich [Fritz]

Artikel/Article: [Entwicklung der Beiwurzeln einiger dikotylen Sumpf- und Wasserpflanzen. 1-66](#)