

Über den morphologischen Wert der an Wurzeln entstehenden Knollen einiger *Dioscorea*-Arten.

Von

Leonhard Lindinger.

Vor einer Reihe von Jahren hat Queva in einer ausführlichen Abhandlung über die Vegetationsorgane der *Dioscoreaceen*¹⁾ unter anderm die Knollen von *Dioscorea illustrata* beschrieben, welche am Ende dicker Wurzeln durch Anschwellung der Wurzelspitze entstehen. Queva kommt auf Grund der anatomischen Besonderheiten, die der Knolle im Gegensatz zu einer Wurzel eignen, zu dem Schluss, daß die Knollen bei der genannten Art und bei der die gleichen Verhältnisse aufweisenden *Dioscorea discolor* den morphologischen Wert einer Wurzel verloren haben (l. c. p. 367). Hauptsächlich ist es die Struktur der zahlreichen in der Knolle zerstreut verlaufenden Gefäßbündel, welche ihm diese Anschauung nahe gelegt hat. Er fasst die Ergebnisse seiner Untersuchung, soweit sie die besagten Organe betreffen, in folgenden Worten zusammen (p. 409): „Lorsque le tubercule se forme à l'extrémité d'une racine comme chez les *Dioscorea illustrata*, le faisceau multipolaire de la racine s'élargit fortement, puis il se continue par un grand nombre de cordons libéro-ligneux qui peu à peu prennent très nettement la structure de faisceaux unipolaires orientés radialement bois en dedans et liber en dehors. Le point de végétation conserve sa structure, c'est-à-dire qu'il est formé d'une masse méristématique recouverte d'un cambiforme; celui-ci produit un liège comparable à une pilorhize. La transformation ne va pas plus loin dans cet exemple. Elle suffit cependant pour nous donner l'idée d'un organe morphologiquement défini, une racine dont le point de végétation s'élargit et qui, sans changer d'aspect, donne un organe dont la nature morphologique est différente de celle de l'organe initial.“

Wenn nun Queva auch angibt, daß das Organ seinen morphologischen Wert geändert habe, d. h. daß der knollige Teil einen

¹⁾ Queva, Ch.: Recherches sur l'anatomie de l'appareil végétatif des Taccacées et des Dioscorées. Lille 1894.

andern Wert erlangt habe als der zylindrische, so läßt er doch die Frage offen, als was es nun zu betrachten sei. Denn irgend etwas Definierbares muß es ja sein.

Diese Lücke auszufüllen hat Göbel¹⁾ in einer vor längerer Zeit veröffentlichten Untersuchung unternommen. Unter Berücksichtigung der Anschauung, welche Queva auf anatomischem Weg erlangt hatte, kommt Göbel auf Grund einer entwicklungsgeschichtlich-biologischen Betrachtung zu der Ansicht, daß die Knollen der *Dioscoreen* — also auch die an Wurzeln entstehenden — morphologische Mittelwerte zwischen Spross und Wurzel darstellen.

Die Gründe, auf denen sich diese Ansicht aufbaut, erscheinen mir nicht stichhaltig. Die Knollen, welche von Formen gleich der *Dioscorea Batatas* gebildet werden, sind morphologisch nicht gleichwertig den Knollen von *D. discolor* usw. Während erstere als Sprosse zu bezeichnen sind,²⁾ liegt kein Grund vor, den Knollen der *D. discolor* und ähnlicher Arten den morphologischen Wert von Wurzeln abzusprechen. Um das Ergebnis meiner Untersuchung vorwegzunehmen: Die Knollen von *D. discolor*, *D. eburnea* und *D. illustrata* haben nicht ihren **morphologischen**, sondern ihren **physiologischen** Wert geändert, oder mit anderen Worten: Die dicken Wurzeln der bezeichneten Arten bestehen aus zwei physiologisch verschiedenen Teilen, indem die nach dem Typ einer Ernährungswurzel gebaute Wurzel am apikalen Ende die Funktion eines Speicherorgans übernimmt. Die anatomischen Unterschiede zwischen beiden Teilen sind auf Rechnung der Funktionsänderung zu setzen.

Die eben ausgesprochene Auffassung findet ihre Stütze im Beispiel, in der Entwicklung der Knollen, im lückenlosen Zusammenhang der Gewebe der beiden Wurzelteile, in der Art dieser Gewebe, und im Vergleich mit anderen *Dioscoreaceen*- und Monokotylenwurzeln. Der Gang der Beweisführung ist in den folgenden Zeilen niedergelegt.

Vor allem dürfte es sich empfehlen, eingehend die **Wachstumsweise der *Dioscorea discolor***,³⁾ sowie die **Entstehung**

¹⁾ Göbel, K.: Morphologische und biologische Bemerkungen. 16. Die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen, Organe, welche zwischen Wurzeln und Sprossen stehen. (Flora Bd. 95. p. 167—212.)

²⁾ Vgl. die Angabe in „Zur Anatomie und Biologie der Monokotylenwurzel“. (Beih. z. Bot. Centralblatt. Bd. XIX. 1905. Abt. I. Heft 2. p. 322.)

Da die Arbeit schon vor dem Erscheinen der Göbelschen Veröffentlichung im Druck war (seit Februar 1905), konnte ich nicht mehr darauf eingehen.

Ich möchte hier darauf aufmerksam machen, daß die Adventivsprosse an den Knollen von *D. Batatas* usw. an ganz anderer Stelle auftreten, als bei *D. discolor* usw.: Kein gemeinsames, sondern eher ein trennendes Merkmal.

³⁾ Außer dieser Art stand mir noch eine andere unbenannte zur Verfügung. Die Befunde deckten sich, sodaß ich mich nur auf *D. discolor* beziehen werde.

und Funktion des knolligen Organs zu betrachten. Der aus der alten Knolle entstandene Sproß verzweigt sich an manchen im Boden befindlichen Knoten und treibt aus ihnen und aus den untersten Knoten der oberirdischen Sproßteile Wurzeln. Die bewurzelten Verzweigungen erscheinen über dem Boden; sie verhalten sich gleich dem Hauptsproß, werden oft auch durch das Absterben des Verbindungsstückes selbständig. Gegen das Ende der Haupttriebszeit der Pflanze schwellen die Spitzen der dickeren Wurzeln zu Knollen an, welche etwa Kinderfaustgröße erlangen können. Das Übergangsstück verläuft kurze Zeit wagrecht, krümmt sich dann so, daß der Vegetationsscheitel aufwärts gerichtet ist, und nimmt rasch an Umfang zu. Die Krümmung erfolgt durch ungleichseitiges Wachstum des anschwellenden Wurzelteils. Der fertigen Wurzel entspringen zahlreiche dünne in akropetaler Reihenfolge entstandene Wurzeln, welche am Grund nicht selten zu einem der Knolle aufsitzenden winzigen Knöllchen verdickt sind. Da sich die Knolle erst am Ende der Vegetationsperiode der Vollendung nähert und Wurzeln treibt, so können diese Wurzeln nicht mehr zur Ernährung der Mutterpflanze beitragen. Augenscheinlich dienen sie zunächst dazu, die Knolle mit Nährstoffen zu versehen. Doch soll damit nicht gesagt sein, daß die in der Knolle gespeicherten Reservestoffe darauf zurückzuführen sind. Ob diese Wurzeln die Ruheperiode überdauern, habe ich nicht festgestellt.

Die dicken Wurzeln, denen die Knollen ansitzen (je eine), werden neben der Aufgabe, die Reservestoffe in die Knollen zu leiten, noch die Bestimmung haben, durch bedeutendes Längenwachstum die zu erzeugenden Knollen von der diesjährigen Pflanze zu entfernen und eine ergiebige Ausbreitung der Art auf vegetativem Weg zu sichern; Göbel maß bei *Dioscorea eburnea* einen der Knolle ansitzenden Wurzelteil von 2 m Länge und hebt ebenfalls hervor, daß damit die Entfernung der neuen Pflanze von der alten erreicht wird.

Daß die Tätigkeit der knollenerzeugenden Wurzeln als direkte Nährwurzeln nicht hoch anzuschlagen ist, geht aus der frühzeitigen Verkorkung ihrer Oberfläche hervor.

Die Knollen sind dicht mit Stärke gefüllt, gehören demnach zu den Speicherorganen, und sorgen durch Bildung von Adventivsprossen für die Erneuerung der Pflanze.

Als Wurzelträger in dem Sinn, wie Göbel die Knollen der *Dioscoreen* im Vergleich mit den Stolonen von *Cordyline* und *Yucca* auffaßt¹⁾ (l. c. p. 186f.), sind also die Knollen von *Dioscorea discolor* usw. nicht zu bezeichnen. Der Ausdruck könnte eher auf die

¹⁾ Vgl. auch p. 322 meiner schon erwähnten Untersuchung.

Göbel nennt nicht *Cordyline*, sondern *Dracaena*. Das ist unrichtig, keine *Dracaena* besitzt „mächtige unterirdische Knollen“.

Der zwischen *Cordyline* und *Dracaena* vorhandene Unterschied im Verhalten der unterirdischen Teile ist den Gärtnern wohlbekannt. Man vgl. auch Vilmorins Blumengärtnerei. 3. Aufl. Bd. I. p. 1059 unter *Cordyline*. p. 1063 unter *Dracaena*.

dickeren Wurzeln angewandt werden, da diese, aus den schon erwähnten Gründen wohl nur wenig selbst, um so mehr durch ihre reichverzweigten Seitenwurzeln die Ernährung der Pflanze besorgen. Doch bleibt die Bezeichnung „Wurzelträger“ besser auf die so eigenartigen Organe von *Selaginella* beschränkt.

Die Knollenbildung erfolgt nicht an allen in Frage kommenden Wurzeln gleichzeitig. Den kultivierten Exemplaren, an denen ich meine Beobachtungen anstellte, waren zu Ende der Triebzeit die oberirdischen Vegetationsorgane genommen worden. Die unterirdischen Teile starben langsam ab (selbstverständlich nicht die Knollen); die Knollenbildung dauerte aber noch fort: im November fand ich neben fertigen Knollen noch Wurzeln, deren Spitzen die Umbildung zur Knolle in verschiedenen Stadien zeigten.

Dioscorea discolor — nach den von Queva und Göbel gemachten Angaben ferner *D. eburnea* [Lour. var. *fusca* hort.] und *D. illustrata* — und die andere mir vorliegende unbestimmte Art sind demnach Stauden, welche durch die Weise, wie sie die Ruheperiode überdauern, unter den Monokotylen vielleicht einzig dastehen. Es ist mir wenigstens kein zweiter Fall aufgestoßen.¹⁾ Die Rolle, die bei den anderen Monokotylenstauden Sprossen vorbehalten ist, nämlich die Art auf vegetativem Weg zu erhalten und zu vermehren, ist hier auf einen Teil der Wurzel übergegangen. Dieser Teil dient nicht mehr als Ernährungswurzel, erleidet eine Formänderung und bildet Adventivsprosse.

Wenn nun auch die Monokotylen kein weiteres Beispiel für das geschilderte Verhalten bieten, so ist ein bei den Dikotylen vorhandener analoger Fall von nicht weniger großem Interesse, zumal er eine völlige Parallelerscheinung zu den besprochenen *Dioscorea*-Arten bildet.

Die Kukurbitazee *Thladiantha dubia*²⁾ zeigt, ins Dikotyle übertragen, alle Verhältnisse, welche wir bei *Dioscorea discolor* gefunden haben. Auch sie überwintert, d. h. überdauert die Ruheperiode, mit Knollen, die aus Wurzelanschwellungen hervorgehen. Auch hier ist es, soviel ich beobachtet habe, die Wurzelspitze, welche der Veränderung unterliegt. Alle anderen Teile gehen am Ende der Vegetationsperiode ein. Die Adventivsprossen entstehen gleichfalls in der Nähe oder sogar aus den Geweben des Vegetations Scheitels auf der Oberseite der Knolle;³⁾ in allen anderen Fällen, in denen Adventivsprosse an Wurzeln beobachtet sind, gehen sie aus dem stammnahen Teil hervor (vgl. p. 320).

¹⁾ Wie es sich mit eventueller Adventivknospenbildung in knollig verdickten Wurzelenden von *Curcuma*-Arten verhält, ist noch zu untersuchen.

Neuerdings veröffentlichte H. F. Macmillan eine Abbildung von *Calathea Allouya* (Lindl.), welche außer zahlreichen zylindrischen Wurzeln noch andere unterirdische Teile besitzt. Diese verlaufen in den gleichen Richtungen wie die Wurzeln, fallen aber dadurch auf, daß sie mit einer eiförmigen Knolle endigen. Vielleicht handelt es sich auch hier um Wurzeln; Macmillan gibt allerdings an, daß die Knollen „eyes“ besitzen. (The Tropical Agriculturist and Magazine of the Ceylon Agricultural Society. Vol. XXV. No. 6. Dez. 1905.)

²⁾ = *Thladiantha calcarata* Clarke.

³⁾ Göbel, Organographie p. 190, nach Sachs. Ges. Abh.

Auch darin gleicht *Thladiantha* den in Rede stehenden *Dioscorea*-Arten, daß sich die Knollen am Ende von sehr langen Wurzeln bilden. Die Pflanze ist förmlich berüchtigt durch die Wanderungen, welche sie auf diese Weise ausführt.

Ob die so eigenartige Wachstumsweise mit der Diözie von *Dioscorea* und *Thladiantha* zusammenhängt, ist wohl schwer zu beweisen. Nicht zu verkennen ist aber, daß unter den gegebenen Verhältnissen die Möglichkeit sehr groß ist, daß beide Geschlechter nahe zusammen kommen.

Anatomie der zylindrischen Wurzel von *Dioscorea discolor*.

Die Wurzeln entstehen wie wahrscheinlich alle Monokotylenwurzeln endogen, d. h. die ersten Teilungen zur Anlage der künftigen Wurzel treten im Perizykel bzw. im Perikambium auf. Die dickeren Wurzeln weichen im Bau etwas von ihren Verzweigungen ab. Die erste Rindenschicht ist als Exodermis entwickelt, die Innenwand ihrer Zellen schwächer verdickt als die Seiten- und Außenwände. Die Zellwände sind verkorkt, desgleichen mitunter die der nächsten Schicht. Später entwickelt sich aus einer weiteren, oft der 5. Schicht ein Korkmeristem. Der Durchmesser der Rinde ist meist größer als der des Zentralstrangs; sie besteht aus unverdickten parenchymatischen Elementen mit zahlreichen, auf dem Querschnitt annähernd kreisrunden Raphidenzellen. Der Durchmesser der Rindenzellen nimmt gegen die Endodermis ab. Die Zellen der innersten Schichten sind deutlich tangential gedehnt, ebenso die U-förmig verdickten Endodermiszellen. Die Rinde bleibt lebendig. Eine Wurzelhaube ist immer vorhanden.

Der radiäre polyarche Zentralstrang ist mit Ausnahme der Bastteile verholzt; die äußeren, mit einander verschmolzenen Bündel schließen ein verhältnismäßig geringes Füllgewebe ein, in dem Vasalteile verlaufen. Der Zentralzylinder gehört also zu den sogenannten abnormen.¹⁾ Wenn daher Göbel sagt (p. 184): „Zudem haben die Wurzeln der *Dioscoreaceen* ganz den normalen Bau [und die gewöhnliche Entstehung]“, so bezieht sich das nicht auf den Bau des Zentralzylinders, sondern vermutlich auf die Eigenschaften, welche die Dioscoreenwurzel mit der Monokotylenwurzel überhaupt gemein hat. (Ander's läßt sich der Satz nicht verstehen, denn es gibt bei den Monokotylenwurzeln, ja sogar bei denen der Dioscoreen verschiedene Typen.)

Die Wurzeln dünnen Durchmessers unterscheiden sich insofern, als ihr Zentralzylinder tetrarch oder pentarch mit einem oder zwei großen zentralen Gefäßen ist. Die Endodermiszellen des sklerotischen Zentralstrangs sind U-förmig verdickt.

Die Gefäßbündel des polyarchen Zentralzylinders zeigen eine abweichende Orientierung der Teile. Die Kribralteile liegen teils

¹⁾ Die Literatur über diesen Gegenstand findet sich bei H. Ross, Beiträge zur Anatomie abnormer Monokotylenwurzeln. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. I. 1883.)

radiär außen an den Vasalteil angelagert, teils zwischen je zwei Vasalteilen.

Dickenwachstumserscheinungen.

Bei Bildung einer Seitenwurzel verwandelt sich das Perikambium lokal in ein Meristem von zeitlich begrenzter Tätigkeit. Der Zentralzylinder der Mutterwurzel behält seine durch die verholzten Grundgewebezellen bewirkte Beschaffenheit als mechanische Einheit. Auch die an der Peripherie der Neubildung entstehenden radialen Reihen finden sich in allen anderen verzweigten Monokotylenwurzeln.

Abweichende Erscheinungen, die in morphologischer Hinsicht für die Auffassung der Knolle als Wurzel bedeutsam sind, fand ich in Wurzeln, die von *Heterodera radiculicola* befallen waren.¹⁾ Äußerlich ließen die Wurzeln das Vorhandensein der Schmarotzer durch stellenweise Anschwellungen erkennen.

Die Veränderungen betrafen stets den Zentralzylinder. Die Älchen dringen da in ihn ein, wo eine Seitenwurzelanlage ist.²⁾ Hier verursacht der von ihnen ausgehende Reiz eine lebhaftete Zellteilung: aus dem Perikambium entsteht ein Meristem, das wenige Gefäßbündel und sehr viel Grundgewebe bildet. Die neuen Bündel sind kollateral; die Zellwände bleiben dünn, die Gefäße enger als im gesunden Teil. Auch die Zellwände des Teils, der den Neubildungen benachbart ist, werden nicht verdickt, so daß hier die Bündel ebenfalls durch dünnwandige Zellen getrennt bleiben, deren Zahl durch wenig häufige Teilungen etwas vermehrt wird. Die Endodermis ist auf der erkrankten Seite nicht mehr zu erkennen, die ihr entsprechende Schicht läßt sich jedoch auf Längsschnitten von den gesunden Teilen her feststellen. Sekundäre Rindenzellen werden nur in geringer Zahl gebildet. Die gesund gebliebene Partie des Zentralzylinders stimmt mit dem entsprechenden Teil in der gesunden Wurzel überein. Im Querschnitt bietet die Wurzel an der erkrankten Stelle ein Bild, welches an den von

¹⁾ Wie kurz bemerkt sein mag, fand ich diesen Parasiten in sämtlichen unterirdischen Teilen mehrerer Pflanzen von *Dioscorea discolor*. An den Internodien verursachten die Älchen kleine knopfartige Auswüchse, die zum großen Teil aus einer Zellneubildung bestanden, welche von den Zellen des im Sproß vorhandenen Sklerenchymmantels ausging: diese Zellen waren meist ebenfalls sklerenchymatisch. Zum Teil waren es Kribralelemente, die mit den entsprechenden Teilen der Bündel in Verbindung standen. Auch tracheidale Zellen waren vorhanden. Die Längsrichtung der neugebildeten Zellen schloß etwa einen rechten Winkel mit derjenigen der normalen Gewebezellen ein. Den Abschluß nach außen bildete eine Art von Wundkork. Lebende Älchen waren zur Zeit der Untersuchung nicht mehr vorhanden.

In den Knollen waren die Parasiten auf die Rinde beschränkt und durch Wundkork vom gesunden Gewebe geschieden. Weitere Neubildungen waren nicht vorhanden.

²⁾ Vergl. M. Treub, Quelques mots sur les effets du parasitisme de l'*Heterodera javanica* dans les racines de la canne à sucre. (Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. VI. 1887. p. 93—96.)

Houard abgebildeten Querschnitt durch eine Stengelgalle von *Hedera Helix* erinnert.¹⁾

Eine weitere, nicht weniger bedeutsame Art von Dickenwachstum fand ich an der Austrittsstelle der dicken Wurzeln aus den Knoten. Hier sind häufig knollenartige Wucherungen vorhanden, welche die Größe einer Haselnuß erreichen können.²⁾ Sie entstehen durch die Tätigkeit eines Meristems, das sowohl den Sprossen wie den Wurzeln an beider Vereinigungsstellen neue Elemente anfügt. Soweit die Wurzeln in Betracht kommen, geht das Meristem aus den innersten Rindenschichten hervor und erscheint zuerst an der aufwärts gewandten Seite, wo es stets gefördert bleibt. Das Perikambium ist verholzt. Die sekundären Bildungen, die dem Zentralzylinder angefügt werden, bestehen aus Gefäßbündeln, deren Struktur ich nicht untersucht habe, und aus verholztem Grundgewebe. Die Rinde wird durch sekundäre Schichten erheblich dicker, besonders wenn *Heterodera*-Befall vorliegt.

Obwohl ich auch in den geschilderten Knöllchen häufig *Heterodera* entdeckt habe — die Tiere befanden sich im Meristem und in der Rinde —, schließt die Tatsache, daß das sekundäre Dickenwachstum auch in gesunden Wurzelbasen vorhanden ist, das Zurückführen eben dieses Dickenwachstums auf den von den Älchen ausgehenden Reiz aus. Nachdem das beobachtete Meristem, erst Etagen-, dann Initialmeristem, in Entstehung und Tätigkeit im Prinzip mit dem Meristem übereinstimmt, das in den stammnahen Wurzelteilen der Drachenbäume arbeitet,³⁾ muß man auch den Wurzeln von *Dioscorea discolor* die Befähigung zuerkennen, sekundäre Neubildungen durch echtes Dickenwachstum hervorzubringen vermittelt eines Meristems, das, unabhängig vom Perikambium, in der Rinde entsteht.

Besitzt nun das beschriebene zylindrische Organ den morphologischen Wert einer Wurzel?

Wir haben gesehen, daß das Organ aus den Stengelknoten adventiv hervorgeht, endogener Entstehung ist, von Verzweigungen nur gleichgeformte Gebilde erzeugt, einen festen, kompliziert gebauten Zentralzylinder besitzt, der von einer Endodermis aus U-förmig verdickten Zellen umgeben ist, und daß sein Vegetations-scheitel stets von einer Wurzelhaube bedeckt ist. Es weist also dieselben Merkmale auf wie das Organ, das man bei den Monokotylen als Wurzel bezeichnet.

¹⁾ Houard, Recherches anatomiques sur les galls de tiges: Pleurocécidies. p. 147. Fig. 3. Lille 1903.

²⁾ Die Knöllchen stimmen (äußerlich) genau überein mit Quevas „galls formées par un Nématode (*Heterodera*) [l. c. pl. XVII, fig. 1 S.].

³⁾ Beih. z. Bot. Centralblatt. Bd. XIX. Abt. I. 1905. Heft 2 p. 321 ff.

Zu einer gewissen Zeit hört die Wurzelspitze auf, das zylindrische Organ zu verlängern und wandelt sich in ein knolliges Gebilde um, dessen **Anatomie und Entstehung** im Nachfolgenden berücksichtigt werden soll.

Nach der Feststellung, daß die Wurzel von *D. discolor* und der zweiten von mir untersuchten Art fähig ist, vermittelt eines Meristems in die Dicke zu wachsen, ist es um so mehr hervorzuheben, daß an dem Aufbau der Knolle keine Gewebe beteiligt sind, welche durch die Tätigkeit eines Sekundärmeristems entstanden wären. Die Knollenform wird lediglich durch eine enorme primäre Zellvermehrung im Vegetationsscheitel erreicht. Und zwar findet die Vermehrung in dem Teil statt, der bisher den Zentralzylinder entstehen ließ. Die Zunahme der Zellenzahl steigert sich anfangs, bleibt dann einige Zeit konstant, um schließlich annähernd im Maß der anfänglichen Zunahme wieder abzunehmen. Der Vegetationsscheitel bleibt dauernd von der Wurzelhaube bedeckt, die sich zwar entsprechend verbreitert, sonst aber keine Veränderung erleidet.

Die Gewebe des zylindrischen Wurzelteils setzen sich lückenlos direkt in die Knolle hinein fort. Wenn man den Durchmesser der beiden Teile gegen einander abwägt, so ist die Rinde in der Knolle als sehr schwach entwickelt zu bezeichnen. Die Zellen, welche durch die erwähnte, auch von Queva (p. 365 ff.) festgestellte Zellvermehrung im hypertrophierten Zentralzylinder entstanden sind, sind zum größten Teil parenchymatischer Natur, ihre Wände unverdickt. Die Endodermis kann vom Übergangsteil bis gegen die Mitte der Knollenlänge deutlich verfolgt werden, dann wird sie durch das allmähliche Verschwinden der Zellwandverdickungen unkenntlicher und verliert sich schließlich in den zusammenfließenden Parenchymen der Rinde und des „Zentralstranges“. Soweit sie unterschieden werden kann, zeigen sich ihre Zellen gleich den benachbarten Rindenzellen tangential gedehnt.

Mit der Zunahme des Grundgewebes treten — in der Richtung vom zylindrischen Teil gegen den Knollenscheitel — die Gefäßbündel auseinander. Anfangs stehen die äußeren noch in einem deutlichen der Endodermis genäherten Kreis. Je weiter man sie aber verfolgt, desto mehr findet man sie über den Querschnitt durch die Knolle verstreut. Zuletzt lassen sie keine bestimmte Anordnung mehr erkennen. Der Sklerenchymbelag der Bündel schwindet; es bleiben von dickwandigen Elementen nur mehr diejenigen des Holzteils. Jedoch auch sie büßen mehr und mehr an Wanddicke, die Gefäße an Lumen ein. Da die Kribralteile schon im zylindrischen Wurzelabschnitt der radialen Außenseite von Vasalteilen anliegen, kann die gleiche Lagerung in der Knolle nicht weiter auffallen.¹⁾ Sie ist übrigens nicht allgemein: bei den

¹⁾ Wohin man mit der einseitigen Verwendung eines anatomischen Verhältnisses gelangen kann, möge nachstehende Schlußfolgerung zeigen:

Die Lagerung der Kribralteile an der radialen Außenseite deutet nach Queva auf eine eventuelle Sproßnatur eines Organs. Eine derartige Anordnung findet sich in den Blattstielen von *Smilax* (Queva, l. c. pl. VIII,

innersten Bündeln ist sie weder in der Knolle noch im Übergangsteil mit absoluter Regelmäßigkeit zu finden.

Die Knolle ist von einer Korkhaut umgeben. Die Parenchymzellen des hypertrophierten Zentralstrangs sind dicht mit Stärke gefüllt. In dem (ur)meristematischen Gewebe eines Teils des Vegetationsscheitels treten gegen den Beginn der neuen Triebzeit Teilungen auf, welche ein sproßerzeugendes Meristem entstehen lassen (vergl. auch Queva.) Der Sproß durchbricht die darüber befindlichen Schichten der Knolle, nicht etwa nur der Haube. Er stellt somit eine endogene Adventivbildung dar.

Wie verhält es sich mit der angeblichen Gleichheit in der Anordnung der Gefäßbündelteile in Knolle und Sproß?

In der Knolle findet sich, wie gesagt, der Kribralteil meist, nicht immer, der radialen Außenseite des Vasalteils angelagert. In den oberirdischen Sproßteilen kann von einer entsprechenden Lagerung schon deshalb keine Rede sein, als einmal die Gefäßbündel im Kreis angeordnet, zweitens mindestens zwei Kribralteile vorhanden sind. In den unterirdischen Stengelabschnitten steigert sich diese Zahl auf meist vier. Die Bündel sind in radialer Richtung bandförmig verbreitert, die einzelnen Kribralteile durch Vasalpartien von einander getrennt. Von einer Anordnung derart, daß in den Bündeln der Sprosse die Kribralteile radial den Vasalteilen anlagen, kann also nicht gesprochen werden.

Kann vielleicht darin, daß in der Knolle die Bündel auf dem Querschnitt zerstreut erscheinen, eine Annäherung an die Struktur der Sprosse erblickt werden? Wenn es sich z. B. um eine Drazäne handelte, müßte die Frage bejaht werden. Nachdem aber bei *Dioscorea discolor* die Bündel in allen Sproßteilen einen Kreis bilden, und nachdem in dieser Frage nur ein Vergleich zwischen Wurzel und Sproß von ein- und derselben Pflanzenart zulässig ist, fällt die Antwort verneinend aus.

Die Struktur der Knolle von *Dioscorea discolor* besitzt keine Eigentümlichkeiten, die auf eine Annäherung an den Sproß der Pflanze hinweisen. Die von Queva geltend gemachte Gleichheit in der Lagerung des Kribralteils zum Vasalteil ist nicht zwischen Sproß und Knolle, sondern zwischen Wurzel und Knolle vorhanden.

Einige weitere Betrachtungen.

Obwohl die bisherigen Resultate keinerlei Übereinstimmung zwischen Knolle und Sproß ergaben, sind doch noch einige wichtige

fig. 30, 33, 34, 35), also sind die Blattstiele morphologisch nicht mehr dem Blatt zugehörig, sondern sie haben ihren morphologischen Wert geändert.

In Wirklichkeit hat eine ähnliche physiologische Funktion gleichartige anatomische Verhältnisse zur Folge gehabt.

Punkte zu erledigen. Die Knollen der behandelten *Dioscorea*-Arten weichen, wenn man sie als Wurzeln auffaßt, von der Durchschnitts-Monokotylenwurzel durch folgende Eigentümlichkeiten ab:

1. Die Gefäßbündel stehen nicht im Kreis.
2. Im Innern der Knolle finden sich aus Kribral- und Vasalteil zusammengesetzte Bündel.
3. Die Knolle erzeugt regelmäßig Adventivsprosse.
4. Eine unterschiedene Endodermis ist, wenigstens in einem Teil der Knolle, nicht vorhanden.

Um zunächst Punkt 1 zu erledigen, möchte ich auf die Wurzeln von *Pandanus* hinweisen. Auch hier sind die Bündel über den ganzen Querschnitt zerstreut, und das in einer normalen Wurzel.

Ad 2 sind die Wurzeln von *Dracaena fragrans*, *D. Godseffiana* und einer weiteren *D.*-Art¹⁾ zu nennen. Wie die Gattung *Dracaena* überhaupt eine der ältesten Monokotylenformen bewahrt haben dürfte, sind offenbar auch die Wurzeln nach uraltem Typ gebaut. Bei den drei aufgeführten Arten besitzt der Zentralzylinder außer einem äußeren, aber unregelmäßigen Bündelring noch andere, nach der Art verschieden zahlreiche, über den Querschnitt zerstreute Bündel mit 1[—3] Kribralteilen. Eine regelmäßige Orientierung der Teile in diesen mitunter ausgesprochen kollateralen Bündeln läßt sich nicht erkennen.

Was die Bildung von Adventivsprossen an Wurzeln betrifft, so ist das gelegentliche Auftreten solcher von drei Monokotylen bekannt. Göbel hat sie in der Organographie (p. 436) genannt: *Anthurium longifolium*, *Listera cordata* und *Neottia Nidus-avis*. Die Anlage des Sprosses erfolgt hier im Vegetationsscheitel, sodaß man direkt von einer Umbildung des Scheitels einer Wurzel in den eines Sprosses gesprochen hat. Göbel deutet die Erscheinung in überzeugender Weise als abweichenden Einzelfall der adventiven Sproßbildung an Wurzeln überhaupt. Die in Rede stehenden *Dioscorea*-Arten schließen sich nun in der Weise an, daß eine Erscheinung zur Regel geworden ist, welche sonst nur gelegentlich beobachtet wird.

Bei den Dikotylen sind Wurzeln, welche die vegetative Erhaltung und Vermehrung der Art übernommen haben, in größerer Zahl bekannt. Während *Pirola uniflora* und viele *Podostemonaceen* die Sprosse in einiger Entfernung vom Wurzelscheitel erzeugen (aber, soviel bekannt, in akropetaler Reihenfolge), gleicht *Thladiantha dubia* auch dadurch den untersuchten *Dioscorea*-Arten, daß die Adventivsprosse in der Nähe der Scheitels entstehen. Theoretisch bietet der Fall keine Schwierigkeit. Man kann alle adventiven Seitensprosse bis auf den oder die dem Scheitel nächststehenden unterdrückt annehmen, dann resultiert das Verhalten von *Thladiantha* und *Dioscorea*.

(Ich möchte nicht unerwähnt lassen, daß Göbel in der Organographie an der Wurzelnatur der *Thladiantha*-Knollen nicht zweifelt.)

¹⁾ In der p. 312 Anm. 2 erwähnten Arbeit als *D. surculosa* bezeichnet. Die Identität mit dieser ist mir jetzt zweifelhaft.

Ad. 4. Es sind zwar viele Sprosse mit Endodermis bekannt, aber wohl wenige Wurzeln ohne Endodermis. Ein Fall ist der von mir angeführte bei *Dracaena* sp.¹⁾ Der Mangel der spezialisierten Schicht wäre also ein gewichtiger Grund zur Annahme, daß den in Rede stehenden Knollen ein anderer morphologischer Wert zukäme, als der einer Wurzel. Nun haben wir jedoch gesehen, daß die Endodermis in einem bedeutenden Knollenabschnitt vorhanden ist, außerdem sich durch einen fernerer Teil als nicht differenzierte Schicht verfolgen läßt. Demnach ist auch dieser Einwand hinfällig.

Vielleicht ist es für die Auffassung der Knolle, zur Unterstützung des bereits Gesagten, nicht unwichtig, zu untersuchen, ob eine Monokotylenwurzel im allgemeinen und die Wurzel von *Dioscorea discolor* im besonderen einer derartigen Veränderung in Bezug auf den Zentralstrang fähig ist, wie sie in der Knolle der *Dioscorea* gegenüber dem zylindrischen Wurzelteil vorliegt.

Um es zu wiederholen, besteht die Veränderung einmal im Schwinden der Wandverdickungen in der Endodermis und in dem von ihr eingeschlossenen Zentralstrang. Ferner im Vorkommen von Gefäßbündeln im „Mark“ und im Fehlen des typischen äußeren Bündelrings. Endlich in der enormen Vermehrung des Grundgewebes und der damit verbundenen Veränderung der äußeren Form des Organs.

Die angeführten Punkte lassen sich gemeinsam erledigen. Aus dem Inhalt der Knolle (Stärke) und aus ihrer Lebensdauer geht hervor, daß die Knolle als Speicherorgan aufzufassen ist. Untersucht man andere Organe gleicher Bestimmung, so findet man stets, daß der Querschnitt auf Kosten der Länge zunimmt. Eine Kartoffelknolle (Sproßknolle) zeigt ferner, daß fast alle Zellen dünnwandig sind, nur in den Vasalteilen finden sich dickerwandige verholzte Elemente. Die primären Bündel verlaufen ohne erkennbare Anordnung. Die aus Wurzelanschwellungen hervorgegangenen *Thladiantha*-Knollen bieten ähnlichen Befund.

Was die dikotylen Speicherwurzeln vor denen der Monokotylen auszeichnet, ist die Beteiligung von sekundären Geweben am Aufbau des Organs.²⁾ Queva (p. 367) und ihm folgend Göbel (p. 182f., 185) geben allerdings für die von ihnen geprüften Arten — *Dioscorea discolor*, *D. eburnea*, *D. illustrata* — ein Teilungsgewebe an. Für *D. discolor* habe ich aber feststellen können, daß ein solches, auch in den größten Knollen, nicht vorhanden ist. Der bei der Bildung von Seitenwurzeln entstehende geringe, örtlich begrenzte Zuwachs darf nicht als durch ein Teilungsgewebe entstanden betrachtet werden, das mit dem in den (Sproß-)Knollen von *Tamus* z. B. tätigen Meristem identisch wäre.

¹⁾ Beih. z. Bot. Centralbl. XIX. Abt. I. 1905. Heft 2. p. 340.

²⁾ Vgl. J. E. Weiß: Anatomie und Physiologie fleischig verdickter Wurzeln. (Flora. Jahrg. 63. 1880. No. 6—8.)

Die Anschwellung einer zylindrischen Wurzel zu einem knolligen Gebilde und die dabei stattfindende Auflösung des starren Zentralzylinders in ein dünnzelliges Gewebe mit zerstreut verlaufenden Gefäßbündeln konnte ich bei einem im Hamburger botanischen Garten kultivierten *Asparagus* beobachten, der mir als *A. splendens* bezeichnet ist. Die Pflanze besitzt Wurzeln, welche nahe der Basis spindelförmig angeschwollen sind. Sie entspringen dem Rhizom dünn zylindrisch, mit etwa 2 mm Durchmesser. Ihr Zentralzylinder ist im dünnen Wurzelteil verholzt; der Bündelring scheint doppelt, den inneren „Bündeln“ fehlt der Kribralteil. Doch kann der Zentralzylinder noch als normal bezeichnet werden, weil das stark entwickelte „Mark“ bündelfrei ist.

Die Wurzel schwillt rasch auf etwa 20 mm Durchmesser an, um nach wenigen Zentimetern wieder auf 2 mm herunterzugehen. Die Anschwellung wird durch primäre Zellvermehrung des Zentralzylinders im Vegetationsscheitel hervorgebracht. Am fertigen Organ wurden folgende Veränderungen festgestellt: die Endodermis hat ihre Wandverdickungen größtenteils verloren; die peripheren Bündel zeigen nur vereinzelte starkwandige Elemente und sind durch Teile des mächtig entwickelten Grundgewebes von einander getrennt; das „Mark“ besteht aus sehr dünnwandigen Zellen und enthält einige Vasalstränge, die sich vom peripheren Ring des dünnen Wurzelteils abgelöst haben.¹⁾

Die dünne zylindrische Fortsetzung des als (Wasser?-) Speicher dienenden knolligen Wurzelteils stimmt mit dem Basalteil überein. Der Querschnitt durch den dicken Wurzelteil zeigt einen Zentralzylinder, welchen man den abnormen zuzählen kann. Seine Entstehung gibt einen Hinweis auf die Entstehung mancher „abnormer“ Zentralzylinder aus normalen, die wiederum als Ableitungen zu betrachten sind von Zentralzylindern, wie sie sich bei den früher genannten *Dracaena*-Arten finden.

Daß aber die Wurzel von *Dioscorea discolor* der gedachten Veränderungen fähig ist, lehrt die Anatomie der beschriebenen *Heterodera*-Gallen. Die früher (p. 316) geschilderten Veränderungen, welche der Zentralzylinder einer unzweifelhaften Wurzel durch die Erkrankung erleidet, haben eine Übereinstimmung der Struktur dieser Wurzelteile mit derjenigen der Knolle zur Folge. Der Zentralzylinder gewinnt durch die Vermehrung dünnwandiger Grundgewebezellen an Umfang; die Bündel sind durch solches Gewebe getrennt; die Endodermis hat ihre bezeichnenden Wandverdickungen eingebüßt.

¹⁾ Bei den Speicherwurzeln anderer Liliifloren bleibt der Zentralzylinder unverändert, das speichernde Gewebe wird durch Vermehrung der Rindenzellen gebildet, so bei *Asparagus plumosus*, *Doryanthes Palmeri*, *Yucca baccata* (hier fand ich die Speicherwurzeln an jungen Pflanzen. Ob auch alte Exemplare welche besitzen?). *Chlorophytum comosum* schließt sich ihnen an, nur verliert die Endodermis innerhalb der Anschwellung die Verdickungen der Innenwände ganz und die der Radialwände zum Teil. Umgekehrt finden sich bei den zwei erstgenannten Pflanzen starke Außenscheiden, deren reiche Zellwand-Tüpfelung einen Zusammenhang mit der wasserspeichernden Rinde vermuten läßt.

Die gleichfalls erwähnten, aus dem Perikambium hervorgegangenen, der normalen Knolle fehlenden Neubildungen sind darauf zurückzuführen, daß die befallene Stelle zu alt war, um die durch den anschwellenden Parasiten nötig gewordene Zellvermehrung durch primäres Dickenwachstum zu erzeugen. In jungen, dem Vegetationsscheitel benachbarten Gallen konnte ich dagegen eine bedeutende primäre Zellvermehrung feststellen. In den Gallen ist stets eine mehr oder minder bedeutende Reduktion der Bündel und oft eine Verlagerung des Kribralteils gegen den Vasalteil zu bemerken.

Ganz ähnlich sind die von Treub an den Wurzeln von *Saccharum officinarum* (vgl. Anm. 2 auf S. 316) gemachten Beobachtungen, denen sich Cavaras¹⁾ Befunde an einer dikotylen Pflanze anschließen. Schließlich einige Worte über ein bekanntes, von Sachs²⁾ ausgeführtes Experiment. Sachs erreichte bei *Cucurbita maxima* durch Entfernen aller Sproßvegetationsscheitel, daß die am Blattstielgrund vorhandenen Wurzelanlagen auswuchsen und sich in Knöllchen umwandelten, wobei die Wurzelhaube schwand und sich der Gefäßbündelstrang in einen Kreis durch Grundgewebe isolierter Bündel auflöste. Sachs betont die zwischen den Knöllchen und den Sprossen bestehende Strukturähnlichkeit.

Man könnte mir entgegenhalten, daß man die Strukturänderung, die ein Organ durch den Eingriff eines Schädling's erlitten, doch nicht mit einer von der Pflanze aus inneren Gründen veranlaßten vergleichen könne.

Warum aber nicht? In den älchenkranken Wurzeln findet eine durch die Parasiten hervorgerufene Nährstoffstauung statt. Bei dem von Sachs gemachten Eingriff ebenfalls, verursacht durch das Entfernen der Sproßvegetationsscheitel. In den Wurzelspitzen von *Dioscorea discolor* usw. zum dritten desgleichen durch die Einstellung des Längenwachstums. Daß in den zwei ersten Fällen der Anstoß zum Verlassen der Norm von außen, im dritten Fall aus dem Innern der Pflanze heraus erfolgt, macht keinen schwerwiegenden Unterschied. Denn im Grund ist in allen drei Fällen die auftretende Neubildung auf das innere Vermögen der Pflanze zurückzuführen, derartige Änderungen zu erzeugen. Da nun die durch äußere Einflüsse verursachten Änderungen in Anordnung und Struktur der Gewebe nicht aus dem Rahmen des der Pflanze Möglichen hinausfallen können,³⁾ so ist auch damit zu rechnen, daß eine solche Änderung normal auftreten kann. Der Fall liegt bei der Wurzelknolle von *Dioscorea discolor* usw. vor.

¹⁾ Cavaras F.: Über die von *Heterodera radicum* (Greef) Müll. verursachten Wurzelknollen an Tomaten. (Sorauers Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten, V. 1895.)

²⁾ Sachs, Ges. Abh. II. p. 1172.

³⁾ Vgl. Göbel, Organographie. p. 173

Schlußfolgerung.

Die hauptsächlichsten Gründe für die Annahme einer morphologischen Mittelstellung der Knolle einiger *Dioscorea*-Arten zwischen Sproß und Wurzel waren das Vorhandensein von isolierten Gefäßbündeln, deren Kribralteil meist der radialen Außenseite des Vasalteils angelagert ist, an Stelle eines kompliziert gebauten, eine mechanische Einheit bildenden Zentralstrangs; worin man eine Annäherung an den Sproß erblicken zu müssen vermeinte. Ferner das abweichende Verhalten der Knolle durch Erzeugen von Adventivsprossen aus dem Gewebe des Vegetationsscheitels. Drittens das Vorhandensein eines der Wurzel fehlenden Meristems.

Alle diese der Knolle eigenen oder ihr zugeschriebenen, sie von der Wurzel trennenden Eigentümlichkeiten sind im Vorstehenden geprüft und teils als belanglos, teils als nicht vorhanden befunden worden. Das Ergebnis der Untersuchung läßt sich in folgende Worte fassen:

1. Der morphologische Wert der Knollen, welche bei *Dioscorea discolor* und der zweiten untersuchten Art am apikalen Ende stärkerer zylindrischer Wurzeln entstehen, ist der von Wurzeln.

2. Die stärkeren Wurzeln der genannten Arten gliedern sich in zwei Teile von verschiedenem physiologischen Wert. Der eine Teil stellt ein zylindrisches Organ dar, welches die Struktur einer Nährwurzel besitzt; der andere entsteht am freien Ende des vorigen und ist als knollenförmiges Speicherorgan entwickelt.

3. Der knollige Teil hat demnach eine Wertänderung erfahren, indem er zwar nicht einen anderen morphologischen, **aber einen vom früheren verschiedenen physiologischen Wert** erhalten hat.

Da nach Quevas und Göbels Zeugnis *D. eburnea* und *D. illustrata* mit *D. discolor* übereinstimmen, haben diese Sätze auch für sie Geltung.

Als Nebenergebnis hat sich die Befähigung der Wurzelbasen genannter *Dioscorea*-Arten zu sekundärem Dickenwachstum herausgestellt. Dem Dickenwachstum liegt ein rindenbürtiges, dem der Drazänenwurzeln entsprechendes Meristem zu Grund.

Hamburg, 22. September 1906.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [BH_21_1](#)

Autor(en)/Author(s): Lindinger Leonhard

Artikel/Article: [Über den morphologischen Wert der an Wurzeln entstehenden Knollen einiger Dioscorea-Arten 311-324](#)