

Erdwurzeln mit Velamen.

Nach einer zusammen mit Herrn Dr. K. Suessenguth ausgeführten Untersuchung.)

Von K. Goebel.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Wer sich über Bau und Funktion der Wurzeln in den Lehr- und Handbüchern unterrichten will, wird diesen entnehmen, daß die Erdwurzeln im Grunde überall im wesentlichen gleich gebaut sind: sie nehmen Wasser und darin gelöste Salze durch die Wurzelhaare oder die lebenden Zellen der Wurzeloberhaut auf und befördern sie durch den — auch im wesentlichen überall gleich gebauten — Zentralzylinder nach oben. Die zu Reservestoffbehältern, Dornen usw. umgebildeten Wurzeln können wir dabei außer Betracht lassen, da es sich nur um solche mit typischer Wurzelfunktion handelt.

Ein viel mannigfaltigeres Bild erhalten wir, wenn wir uns die Wurzelbildung bei Epiphyten, Wasser- und Sumpfpflanzen, Parasiten u. a. vergegenwärtigen. Jeder Botaniker kennt die merkwürdigen Luftwurzeln der Orchideen mit ihrem „Velamen“ und ihrer zuweilen blattähnlichen Gestalt, die „Krustenwurzeln“ und „Blattwurzeln“ mancher Podostemaceen, die Atemwurzeln von *Jussiaea* u. a., die „Nestwurzeln“ und „Rankenwurzeln“ mancher Orchideen (und Aroideen) und andere Merkwürdigkeiten.

Daß diese abweichenden Ausbildungsformen sich von dem gewöhnlichen oben kurz geschilderten Wurzeltypus ableiten, kann nicht wohl bezweifelt werden. Wenn wir uns nach ihrem Zustandekommen im einzelnen fragen, so stoßen wir natürlich auf dieselben Probleme wie bei allen Anpassungserscheinungen. Diese hier zu erörtern, würde viel zu weit führen, es kann auf früher Gesagtes verwiesen werden¹⁾.

Vielmehr soll hier nur Eine Frage besprochen werden, nämlich die: ist anzunehmen, daß die für Epiphyten, Wasserpflanzen usw. er-

1) Vgl. Goebel, Organographie, 2. Aufl., und: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Jena 1920.

wähnten Eigentümlichkeiten in Verbindung mit der abweichenden Lebensweise dieser Pflanzen entstanden sind, oder handelt es sich dabei nur um Eigenschaften, die wir auch bei Erdwurzeln finden, Eigenschaften, die vielleicht bei Pflanzen, die sich besonderen Lebensbedingungen „angepaßt“ haben, noch gesteigert werden konnten, aber doch schon vorher (d. h. so lange die Pflanzen noch in der Erde lebten) vorhanden waren? Wir sehen dabei natürlich ab von Anschauungen wie die, daß diese Eigenschaften zwar nicht wirklich, aber in der ‚Potenz‘ vorhanden gewesen sein könnten. Denn das ist im Grunde nur ein Spiel mit Worten — selbstverständlich muß das, was entsteht, als „möglich“ vorausgesetzt werden.

Diese Frage soll hier zunächst untersucht werden hinsichtlich des „Velamens“, wie es als charakteristisch für die Luftwurzeln der Orchideen und mancher epiphytischer Araceen betrachtet wird.

Schimper¹⁾ war, da er bei allen von ihm untersuchten epiphytischen Orchideen (mit Ausnahme einer kleinen *Stenoptera*-Art) ein Velamen an den Wurzeln fand, ursprünglich geneigt, dieses als Anpassung an die epiphytische Lebensweise aufzufassen, während spätere Befunde ihm die Ansicht nahelegten, daß die terrestrischen Voreltern der mit Velamen versehenen Orchideen schon ein solches besaßen. Er konnte nämlich bei einer rein terrestrischen Orchidee, dem *Epidendrum cinnabarinum*, ein Velamen nachweisen. Indes beweisen derartige vereinzelte Vorkommnisse natürlich kaum etwas. Es ist ja ganz gut möglich, daß einzelne Orchideen vom Epiphytismus wieder zur terrestrischen Lebensweise übergingen und dabei ihre Struktureigentümlichkeiten beibehielten. Etwas anderes wäre es, wenn wir auch bei Orchideen, die nur im Boden wachsen, ein Velamen nachweisen könnten.

Die früher verbreitet gewesene Angabe, daß die Wurzeln der terrestrischen Malaxideen ein typisches Velamen besitzen, hat sich als irrig erwiesen²⁾. Sie ist offenbar dadurch entstanden, daß die Knollen dieser Pflanzen umgeben sind von einer lockeren schwammigen Hülle (die aus den Basalteilen der Blätter besteht). Deren sämtliche Zellen sind im trockenen Zustand mit Luft gefüllt, nehmen aber bei Befeuchtung Wasser auf. Die Zellen sind mit netzförmigen oder schrauben-

1) A. F. W. Schimper, Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena 1888, p. 47. — Haberlandt ist, wie es scheint, der Meinung, daß die Velamenbildung eine auf Luftwurzeln beschränkte sei. Wenigstens führt er in seiner „Physiol. Pflanzenanatomie“ (5. Aufl., p. 215) sie nur für die „Luftwurzeln der tropischen Orchideen und mancher epiphytischer Aroideengattungen“ an. Die zahlreichen Fälle, in denen Erdwurzeln ein Velamen haben, werden nicht erwähnt.

2) Goebel, Zur Biologie der Malaxideen. Flora, Bd. 88, 1901.

förmig verlaufenden Verdickungsleisten versehen — gleichen also auch darin dem Velamen der Wurzeln und weisen nur gelegentlich Öffnungen auf. Auch die Phloroglucinreaktion entspricht der der Velamenzellen. Es ließ sich zeigen, daß die toten Zellen Wasser leicht aufsaugen. Da man derartige Zellen früher nur vom Wurzelvelamen her kannte, ist es leicht verständlich, daß man auch bei den Malaxideen ein solches annahm.

Indes ist ein wohlentwickeltes Velamen bei tropischen Erdorchideen in mehreren Fällen — abgesehen von der Schimperschen Angabe — gefunden worden. So bei *Sobralia*- und *Phajus*-Arten, ferner bei *Paphiopedilum*, der unserem „Frauschuh“ nahe verwandten Gattung, deren Arten ebenso wie die von *Cypripedium* der Hauptsache nach Erdbewohner sind.

Aber es ist ja nicht notwendig, daß wir uns auf die Orchideen beschränken, bei denen epiphytische und terrestrische Lebensweise keineswegs immer streng getrennt sind. Wenn es gelänge, rein terrestrische Pflanzen aufzufinden, deren Wurzeln ein Velamen besitzen, welches nach Bau und Funktion dem der Orchideenwurzeln entspricht, so wäre das für die Entscheidung der Frage, die wir uns gestellt haben, von besonderer Bedeutung.

Solche Pflanzen gibt es nun tatsächlich unter den terrestrischen Monokotylen. Ehe wir einige davon aufzählen, wollen wir erst den Begriff eines Velamens (= Wurzelhülle) näher umgrenzen. Wir verstehen darunter ein aus der Oberhaut hervorgegangenes, aus toten Zellen bestehendes, nach innen hin an eine mit „Durchlaßzellen“ versehene „Exodermis“ (s. unten) grenzendes Gewebe, das imstande ist, von außen Wasser und darin gelöste Stoffe aufzunehmen. Im trockenen Zustande sind seine Zellen mit Luft erfüllt. Nicht selten haben sie eigenartige Wandverdickungen, indes ist deren Vorhandensein nicht wesentlich. — Diese Definition stimmt mit der von Leitgeb¹⁾ u. a. gegebenen überein, während die von Kroemer²⁾ angewandten Bezeichnungen mir wenig empfehlenswert erscheinen — sie scheinen auch keine Verwendung gefunden zu haben.

Daß man auch bei der eben gegebenen Definition nicht immer zu einer ganz scharfen Abgrenzung gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten kommt, ist kein Hindernis für ihre praktische Anwendung.

Aus Gründen, die aus dem folgenden hervorgehen werden, beschränkt sich unsere Untersuchung auf Wurzeln, die mit einem mehr-

1) H. Leitgeb, Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschrift. der Wiener Akademie der Wissenschaften 1864.

2) K. Kroemer, Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. *Bibl. botanica*, Bd. XII, Heft 59, Stuttgart 1903.

schichtigen Velamen versehen sind. Übrigens gibt es — wie auch das folgende zeigen wird — innerhalb Einer Gattung Arten mit ein- und solche mit mehrschichtigem Velamen¹⁾.

Zunächst mögen einige Literaturangaben angeführt werden.

Der erste Beobachter eines mehrschichtigen Velamens an Erdwurzeln, Nicolai²⁾, sagt: „Das Epiblema³⁾ bleibt meistens einfach... In einigen Fällen teilt es sich tangential und gibt zur Bildung einer Wurzelhülle Anlaß. Diese Bildung kommt, wie bekannt, bei den Luftwurzeln vieler Orchideen- und mehrerer Pothos-Arten vor. Ich fand sie auch bei einer Erdwurzel, nämlich bei *Crinum bracteatum*. Hier wird die Wurzelhülle drei bis vier Zellen dick und besteht aus porös verdickten Zellen. Ihre äußerste Zellreihe, die genau wie die übrigen gestaltet ist, wächst häufig in Wurzelhaare aus. — Sicher werden sich auch noch bei vielen anderen Erdwurzeln Wurzelhüllen finden lassen.“ — Diese Vorhersage hat sich auch, wenngleich nicht in ihrem ganzen Umfange⁴⁾, erfüllt.

Pfitzer⁵⁾ glaubte, daß man die „Wurzelhülle“ der Orchideen und Aroideen als einen besonderen Fall der mehrschichtigen Epidermis zu betrachten habe. „Nicolai hat aber ferner eine ähnliche Bildung bei einer Erdwurzel, der von *Crinum bracteatum*, gefunden; ich habe dasselbe bei *Cr. americanum* beobachtet. Die äußeren, in verschiedener Weise, ähnlich wie bei den Orchideen, in der Wand verdickten Zellschichten, welche nach Nicolai ebenso entstehen wie die luftführenden Wurzelhüllen der eben genannten Pflanzen, enthalten aber bei *Crinum*, wie dies bei einer Wasser aus dem Boden aufnehmenden Wurzel natürlich ist, Flüssigkeit. Wir haben hier demnach einen unmittelbaren Übergang zwischen dem „Velamen“ der Luftwurzeln und der Wasser führenden mehrfachen Oberhaut der Stämme und Blätter, und werden

1) Porsch gibt für die Orchidee *Campylocentrum chlororhizum* eine zwei- bis dreischichtige Exodermis an. Meiner Ansicht nach hat er die innersten, mit starken Wandverdickungen versehenen Velamenzellen der Exodermis zugerechnet. (Porsch, Orchidaceae in Ergebn. der botan. Expedition der Kaiserl. Akad. der Wissensch. nach Südbrasilien. LXXIX. Band der Denkschriften der mathem.-naturw. Klasse der Wiener Akademie, Wien 1906.

2) Nicolai, Das Wachstum der Wurzel. Schriften der physikal.-ökonom. Gesellsch. in Königsberg, VII, 1865, p. 73.

3) So wurde — teilweise bis in die neueste Zeit — die äußerste Zellschicht der Wurzel bezeichnet, die man von der Epidermis unterscheiden zu sollen glaubte.

4) D. h. wenn man von der „Wurzelhülle“ voraussetzt, daß sie mehrschichtig sein müsse. Entdeckt wurde das Velamen der Orchideen von Link.

5) E. Pfitzer, Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen, Jahrbücher f. wissenschaft. Botanik, VIII, 1872, p. 79.

so darauf hingewiesen, daß auch das erstere nur als eine mehrschichtige Epidermis zu betrachten sei.“

Pfitzer geht also von der Meinung aus, daß das Velamen der Orchideen und Aroideen normal luftführend, die „Wurzelhülle“ von *Crinum* aber wasserführend sei, d. h. wie die mehrschichtige Epidermis aus lebenden, wasserreichen Zellen bestehe. Letzteres trifft nicht, ersteres nur für bestimmte Außenbedingungen zu. Bekanntlich kann das Orchideenvelamen — abgesehen von den luftfesthaltenden Streifen — Wasser aufnehmen und ebenso kann die „Wurzelhülle“ von *Crinum* u. a., wie wir sehen werden, unter bestimmten Umständen Luft, unter anderen Wasser führen. Beide stimmen also, wie nachgewiesen werden soll, in physiologischer Beziehung ebenso überein, als das für ihre Entstehung — durch perikline Teilungen des Dermatogens — zutrifft.

Auch sonst fehlte es nicht an Versuchen dem Velamen der Luftwurzeln eine Sonderstellung zuzuweisen. Man ging für die Erdwurzeln offenbar von der Auffassung aus, daß nur lebende Epidermiszellen oder Wurzelhaare für die Wasseraufnahme in Betracht kommen.

Juel¹⁾, welcher eine Anzahl, namentlich von monokotylen Wurzeln mit besonderer Berücksichtigung der Exodermis (von ihm epidermoidale Zellschicht genannt) untersuchte, sagt (a. a. O. p. 14): „Im allgemeinen scheint auch bei diesen Wurzeln die epidermoidale Zellschicht eine schützende und relativ impermeable Scheide zu sein“ . . . „Wenn Durchgangsstellen für Wasser in dieser Scheide vorhanden sein sollten, dürften sie nahe der Spitze der Wurzel zu suchen sein, denn weiter von der Wurzelspitze dürfte die Epidermis das Vermögen Wasser aufzusaugen verlieren und die epidermoidale Zellschicht ganz impermeabel sein.“

Er scheint dies namentlich daraus zu schließen, daß die Wände der kurzen Zellen nicht dünner seien oder weniger den Säuren (Schwefelsäure, Chromsäure) widerstehen als die der langen, doch werden bei *Ophiopogon* die inneren Wandverdickungen der Kurzzellen durch Chromsäure gelöst. Er meint schließlich, daß nicht bewiesen sei (und auch, wie wohl hinzugefügt werden darf nicht auf anatomischem Wege bewiesen werden kann), daß die Kurzzellen der Endodermis Durchgangsstellen für Wasser seien, er habe aber keine andere Deutung der eigentümlichen Differenzierung dieser Zellschicht ersinnen können.

1) H. O. Juel, Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Wurzeln. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd. IX, Nr. 9. Stockholm 1884. In dieser Abhandlung sind mehrere neue Beispiele für das Vorkommen eines mehrschichtigen Velamens nachgewiesen.

Eine Untersuchung von Lierau¹⁾ über die Aroideenwurzeln bringt über Bau und Funktion der „Wurzelhülle“ nichts wesentlich Neues. Er meint, sie umkleide „alle oberirdischen Wurzelteile (p. 9) und sei eine Art Wasserreservoir der Wurzel, wohl auch ein Reservoir gelöster anorganischer Nährstoffe“.

Bei unterirdischen Wurzeln scheint die Wurzelhülle, das „Velamen“ der teleologisch gerichteten Auffassung entbehrlich, da man an Erdwurzeln die gewöhnlichen Bauverhältnisse erwartete. Demzufolge wurde bei Aroideen teilweise eine Verschiedenheit zwischen Erdwurzeln (bei denen das Velamen verloren gehen sollte) und Luftwurzeln angenommen — eine Annahme, von der z. B. bei *Anthurium ellipticum* leicht nachweisbar ist, daß sie nicht zutrifft.

Diese Aroidee gehört zu denen, die einen Trichter mächtiger Blätter besitzen, deren Blattspreiten über 1 m lang, über 40 cm breit werden. Unterhalb des Stammteiles entspringen zahlreiche nach verschiedenen Richtungen wachsende „Nestwurzeln“. Im Substrat befindet sich ein ausgedehntes Wurzelsystem. Sowohl die Erdwurzeln als die Nestwurzeln besitzen ein aus 5–6 Zellschichten bestehendes Velamen. Bringt man auf den unteren Teil einer 10 cm langen Nestwurzel einen Tropfen flüssiger Tusche, so wird er vom Velamen sofort eingesogen wie von einem Stück Filtrierpapier — während ein auf dem der Spitze nahe gelegenen Teil des Velamens gebrachter Tropfen noch unverändert ist. Wahrscheinlich beruht das darauf, daß bei der Vergrößerung der lebenden Wurzelzellen die toten Velamenzellen Risse erhalten, die das rasche Eindringen erleichtern. Übrigens bilden auch die Nestwurzeln in feuchter Luft nahe ihrer Spitze Wurzelhaare aus.

Von den *Anthurium*-Arten haben nur wenige ein aus mehreren Schichten von Zellen bestehendes mit Spiralfaserverdickung versehenes Velamen²⁾, bei einigen andern ist es zwar drei- bis sechsschichtig, aber ohne Spiralfaserverdickungen³⁾, die weitaus größte Zahl hat aber nur eine ein- bis zweischichtige „Wurzelhülle“. Es mag dabei bemerkt sein, daß auch bei den erstgenannten Arten nur die obersten Wurzeln frei an die Luft ragen. Sie werden bald von dem Humus bedeckt, der sich in den Blattrosetten bzw. Nestwurzeln ansammelt. In diesem verlaufen dann Erdwurzeln. Aber sie verlieren nicht nur ihre Wurzelhülle, sondern auch die im Boden selbst angelegten Erdwurzeln besitzen eine solche.

1) M. Lierau, Über die Wurzeln der Araceen. Englers bot. Jahrbuch, Bd. IX, 1887.

2) Nach der Aufzählung von Lierau: *A. egregium*, *acaule*, *crassinervium*, *affine*, *Wagenerianum*, *grandifolium*, *Wildenowii*.

3) *A. Binoti*, *Olfersianum*, *coriaceum*, *Hookeri*, *lucidum*, *Martianum*, *leuconeurum*.

Wenn wir von den Aroideen und Orchideen absehen, so ist mir ein mehrschichtiges Velamen bis jetzt bekannt geworden bei den Erdwurzeln folgender Pflanzen: (In folgender Liste sind die in Südafrika vorkommenden Pflanzen mit einem * bezeichnet).

I. Liliaceen:

* <i>Agapanthus umbellatus</i>	} . . .	Südl. Kapkolonie
* „ <i>minor</i>		
<i>Aspidistra elatior</i>	Himalaya, China, Japan
<i>Chlorophytum Hoffmanni</i>	Trop. Afrika
<i>Ophiopogon japonicus</i>	Japan
<i>Semele androgyna</i>	Kan. Inseln

II. Amaryllidaceen:

* <i>Amaryllis Belladonna</i>	Kapland
(Nach J u e l) * <i>Ammocharis falcata</i>	Südafrika
* „ <i>Taveliana</i>	„
* <i>Buphane disticha</i>	„
* <i>Brunsvigia natalensis</i>	Südamerika
* <i>Clivia nobilis</i>	Kapland
* „ <i>miniata</i>	Natal
<i>Crinum americanum</i>	Südamerika
„ <i>aquaticum ein- bis zwei-</i>		
„ <i>schichtiges Velamen</i>	Afrika
„ <i>asiaticum</i>	Südasien
* „ <i>giganteum</i>	Südwest-Natal
* „ <i>longifolium</i>	Kap
* „ <i>Mac Owani</i>	Südafrika
* <i>Haemanthus Catharinae</i>	Natal, Transvaal
* „ <i>puniceus</i>	Südl. Kapkolonie
<i>Hippeastrum aulicum</i>	Brasilien
* <i>Nerine curvifolia</i>	Kapland
* <i>Vallota purpurea</i>	Südl. Kapland.

Nicht in diese Liste aufgenommen ist z. B. *Asparagus Sprengeri*, welcher an älteren Wurzelteilen eine aus mehreren Lagen toter Zellen bestehende mehrschichtige Epidermis hat, unter der eine mehrschichtige Exodermis ohne lebende Durchlaßzellen liegt. Eine Wasseraufnahme an diesen älteren Teilen tritt zwar auch ein (wie Wägungen zeigten). Da die Bauverhältnisse der Endodermis aber nicht in unsere Definition passen, wurde die Pflanze in die Liste nicht aufgenommen.

Kein mehrschichtiges Velamen fand sich bei:

* *Aloë striata*, *Arthropodium*, * *Babiana* sp., * *Bowiea volubilis*
* *Bulbine longiscapa*, *Chlorophytum Sternbergianum*, *Cyanastrum cor-*

difolium, Doryanthes Palmeri, *Eucomis subedentata, *Gasteria sp., Hymenocallis caribaea, H. eucharidifolia, H. macrostephana, Haemanthus fimbriatus und H. tigrinus, Liriope spicata, Ophiopogon Jaburan, *Ornithogalum caudatum, Phormium Cookianum, Rohdea japonica, Rhoeo discolor, Sansevieria cylindrica, Smilax ornata, Tupistra macrostigma, Tacca cristata, *Testudinaria silvatica, Veltheimia viridiflora, *Vellozia candida, Zephyranthes verecunda.

Auch unter diesen Pflanzen sind einige südafrikanische. Es ist selbstverständlich, daß das nichts gegen eine biologische Bedeutung des Velamens beweist. Auch unter gleichen äußeren Bedingungen finden wir ja die Organbildung verschiedener Pflanzen oft sehr verschieden.

Aus der Aufzählung der Pflanzen, bei denen bis jetzt ein mehrschichtiges Velamen gefunden wurde, scheint mir Folgendes hervorzugehen:

1. Das Auftreten eines mehrschichtigen Velamens ist — soweit bis jetzt bekannt — auf wenige Monokotylenfamilien beschränkt (während das einschichtige weit verbreitet ist). Es findet sich bei Orchideen, Aroideen, Liliaceen, Amaryllideen, bei zahlreichen anderen Monokotylen konnte es nicht nachgewiesen werden.

2. Es ist auffallend, daß gerade bei Pflanzen des südlichen Afrikas, namentlich des Kaplandes, sich besonders häufig ein mehrschichtiges Velamen findet. Unter den aufgezählten 24 Pflanzen sind 16 südafrikanisch, zwei gehören dem übrigen Afrika an. Es kann das nicht wohl daher rühren, daß in unseren Gewächshäusern zufällig viele südafrikanische Amaryllidaceen kultiviert werden¹⁾, vielmehr ist anzunehmen, daß eine eingehendere Untersuchung aller südafrikanischen Amaryllideen (vielleicht auch Liliaceen), von denen sich leider nur noch wenige in Kultur befinden, weitere Beispiele zutage fördern würde.

Die beiden Erfahrungen lassen sich auch so fassen, daß einerseits eine (nur in einigen Familien vorhandene) auf „inneren“ Gründen beruhende Befähigung zur Bildung eines mehrschichtigen Velamens in Betracht kommt, andererseits Velamen bildende Pflanzen in bestimmten Florengebieten höchstwahrscheinlich in Beziehung zu den Lebensbedingungen besonders stark vertreten sind.

Es gleichen sich die Velamen bildenden Wurzeln meist auch in anderen Eigenschaften. Sie sind bei Orchideen, Araceen, Amaryllideen u. a. meist verhältnismäßig dick und fleischig, werden also zur Wasserspeicherung benutzt.

1) In Flora capensis, Vol. VI, London 1896—97) werden 130 Arten von Amaryllideen im engeren Sinne (mit Ausschluß der Hypoxideen und Velloziaceen) aufgezählt.

Daß auch die anatomischen Bauverhältnisse des Velamens bei Pflanzen aus verschiedenen Familien, bei Epiphyten und bei terrestrischen eine auffallende Übereinstimmung aufweisen, wird sich aus dem Folgenden ergeben.

Nicht unerwähnt bleiben mag, daß auch die oberirdischen Organe einer Anzahl der genannten Pflanzen insofern sich gleichen, als sie (z. B. *Clivia*, *Agapanthus*, *Buphane*, *Nerine*) derbe, lederige Blätter (Semele Phyllocladien) mit „xerophilem“ Bau besitzen. Einige (nicht alle!) dieser Pflanzen scheinen auch (soweit man von Gewächshaus-exemplaren aus urteilen kann) in der Ruhezeit ihre Blätter zu behalten, also nicht einzuziehen. So z. B. *Clivia* und *Agapanthus*. Bews¹⁾ führt z. B. *Brunsvigia*, *Buphane*, *Crinum longifolium*, *Cyrtanthus*²⁾, *Nerine*, *Haemanthus natalensis* als Pflanzen des „low level veld“ auf, von dem er sagt: „The soil is of a hard, dry, clayey type and it has the valley frosts and low rainfall. In response to these factors, the grasses are more xerophytic than those composing the other type of Veld“. Damit stimmen auch die Bauverhältnisse der Blätter der genannten Amaryllideen überein, die natürlich nicht auf das „Veld“ beschränkt zu sein brauchen. *Amaryllis Belladonna* z. B. ziert die Sandhügel nahe der Küste der Table-Bay. *Agapanthus* (eine Liliacee) wächst zwischen den Felsen des Tafelberges. Auch *Chlorophytum Hoffmanni* zeigt xerophile Ausbildung: großzellige wasserspeichernde Epidermis und stark eingesenkte Spaltöffnungen. Die Wurzeln dieser Pflanze sind teilweise zu eiförmigen Wasserspeichern ausgebildet — Bauverhältnisse, wie sie für Pflanzen an zeitweilig wasserarmen Standorten bekannt sind.

Aspidistra hat dünne Blätter, aber der Bau des Assimilationsparenchyms ist ein verhältnismäßig dichter, die Außenwände der Epidermiszellen sind ziemlich dick. Die Blätter trocknen abgeschnitten auch ziemlich langsam aus. Außerdem ist zu beachten, daß die Pflanze im Verhältnis zu ihrem Wurzelsystem nur wenige Blätter hervorbringt, sie kann offenbar Trockenperioden ertragen.

Ihre natürlichen Standortsverhältnisse sind mir nicht bekannt, man möchte vermuten, daß sie an schattigen aber zeitweilig wasserarmen Stellen wächst. — In der Kultur ist sie wegen ihrer ungewöhnlichen Lebensfähigkeit bekannt.

Bezüglich *Crinum*³⁾ sei auf die späterhin bei Besprechung von

1) J. W. Bews, The vegetation of Natal. Annals of the Natal Museum, Vol. II, part 3, 1912.

2) Besitzt höchstwahrscheinlich auch ein mehrschichtiges Velamen.

3) Die Samen zeigen in lehrreicher Weise Eigenschaften, die teils „xerophil“, teils „hygrophil“ ausgenützt werden können. Sie haben soviel Wasser als

Cr. aquaticum zu machenden Angaben verwiesen. Diese Gattung enthält Arten, die, soweit sich derzeit beurteilen läßt, teils an zeitweilig austrocknenden, teils an ständig feuchten Standorten leben. Ein Velamen besitzen, wie es scheint, alle bis jetzt untersuchten Arten. Es ist für die einzelnen aber offenbar von sehr verschiedener Bedeutung und auch von verschiedener Ausbildung — eine Tatsache, die nicht verwunderlich ist, wenn man die Anpassungserscheinungen von dem früher vom Verf. vertretenen Standpunkt aus betrachtet.

Dicke und Bau des Velamens.

Die Bestimmung der Velamendicke im Verhältnis zum Halbmesser der ganzen Wurzel ergab folgende Mittelwerte:

Aspidistra elatior gegen die Wurzelspitze hin 1:5, weiter oben 1:7,4.

Crinum Macowani: Desgleichen 1:8,5 und 1:12,3; *Semele androgyna* 1:11; *Nerine curvifolia* 1:11,5; *Asparagus Sprengeri* 1:11 (einschließlich der Exodermis).

Amaryllis Belladonna: dünnere Wurzel 1:13,5, dickere 1:18,5.

Hippeastrum aulicum 1:15,5; 1:17,5.

Clivia nobilis 1:17,5 (vorn hinter der Spitze); *Vallota purpurea* 1:21,5; *Agapanthus umbellatus* 1:23,5; *Haemanthus Catharinae* 1:25.

Der Bau des Velamens und der Exodermis ist von früheren Autoren, namentlich Kroemer, so eingehend beschrieben worden, daß es genügen wird, wenn hier nur die für die Funktion des Velamens wichtigen Punkte hervorgehoben werden.

Diese sind folgende:

1. Das Velamen wird nahe der Spitze angelegt (vgl. die von Kroemer mitgeteilten Messungen)¹⁾, seine Zellen verlieren frühzeitig ihren Inhalt, bleiben aber (offenbar infolge der Beschaffenheit ihrer Wände) lange erhalten.

Reservestoff, daß sie ohne Wasserzufuhr keimen können — eine „xerophile“ Eigenschaft. Andererseits schwimmen sie trotz ihrer Größe im Wasser — können also „hygrophil“ verbreitet werden.

1) Für *Agapanthus*, *Clivia*, *Crinum amabile*, *Haemanthus Lindenii*, *Pancratium caribaeum* gibt er a. a. O. p. 127 an: „Das Velamen ist bei etwas älteren Wurzeln in seiner typischen Form schon in der unmittelbar hinter der Wurzelhaube liegenden Region vorhanden; bei ganz jungen Wurzeln erreicht es die definitive Ausbildung erst in einer Zone von etwas größerem Spitzenabstand, welcher aber nach meinen Beobachtungen kaum größer wird als 1,5—2,5 cm.“

Die Wurzeln von *Clivia nobilis* zeigten im Winter ein ausgesprochenes Ruhestadium, in welchem die Velamenzellen schon unter der Wurzelhaube abgestorben waren. Die Wurzelspitze erscheint dann als ein kegelförmiger Aufsatz auf dem älteren Teil. Man kann an alten Wurzeln leicht die ringförmigen Einschnürungen beobachten, welche die einzelnen „Jahrestriebe“ voneinander abgrenzen. Bei einer in lebhaftem Wachstum begriffenen Wurzel waren noch in einer Entfernung von 1,8 cm von der Spitze alle Velamenzellen lebend, die Verdickungsleisten waren schon deutlich wahrnehmbar. An in feuchter Luft kultivierten Wurzeln traten lange Wurzelhaare auffallend hervor. Sie werden auch an den in der Erde wachsenden Wurzeln ihre gewöhnliche Funktion ausüben. Später werden sie oft sozusagen in die Bildung des Velamens mit einbezogen (erhalten auch Verdickungsleisten) und können auch im toten Zustand noch an der Wasseraufnahme sich beteiligen.

2. In keinem Falle konnte beobachtet werden, daß die Velamenzellen auf ihren Außenwänden regelmäßige, spontan entstandene¹⁾ Durchlöcherungen besitzen. Für *Clivia nobilis* gibt Kroemer (a. a. O., p. 28) Perforationen an, die aber an der Außenwand der äußersten und an der tangentialen Innenwand der innersten Velamenzellen fehlen. Es finden sich an den Velamenwänden tatsächlich Stellen, die sehr nach Perforationen aussehen. Indes waren wir nicht imstande, uns an Dünnschnitten und durch Injektionsversuche von der Abwesenheit einer dünnen Schließhaut zweifellos zu überzeugen, doch mag sie tatsächlich manchmal zerrissen werden oder sonst verschwinden. Übrigens besitzt, wie unten gezeigt werden soll, die Frage nach dem Vorhandensein von Perforationen nicht die Bedeutung, welche man ihr früher beilegte.

3. Die Velamenzellen selbst sind im allgemeinen dünnwandig (was für ihre Durchlässigkeit von Bedeutung ist). Sie sind vielfach — ähnlich, wie das von vielen Orchideen bekannt ist — durch Verdickungsleisten (*Clivia*, *Haemanthus*, *Nerine*, *Vallota*) ausgesteift, bei manchen Pflanzen auch nur getüpfelt (z. B. bei *Crinum asiaticum*, während *Cr. Mac Owanii* und *Cr. Powellii* feine Faserverdickungen der Velamenzellen aufweisen).

Es kann also die Art der Wandverdickung bei den Arten einer Gattung verschieden sein. Jedenfalls sind die Velamenzellen, trotzdem sie tot sind, vor dem Zusammengedrücktwerden und vor Fäulnis ge-

1) Hier wie sonst können sich natürlich Löcher durch Zerreißen bilden. Daß sie aber gewöhnlich nicht vorhanden sind, wird auch durch die unten mitzuteilende Erfahrung bestätigt, daß zwar Lösungen, nicht aber Suspensionen vom Velamen aufgenommen werden.

schützt. Tatsächlich bleiben sie auch lange erhalten. Die Angabe Kroemers, daß sie in den älteren Wurzelteilen von *Vallota purpurea* zusammengepreßt seien, konnten wir nicht bestätigen.

Wenn man Wurzeln trocken liegen läßt, erhält das Velamen starke Längsfalten — es ist viel weniger stark geschwunden als die Rindenzellen, welche „Schrumpfung“ zeigen. Indes ist die Funktion der Verdickungen wahrscheinlich nicht nur eine mechanische, sie werden auch für die Adsorption von Bedeutung sein.

4. Für die Frage nach der Funktion der Velamen- und der Exodermiszellen ist natürlich auch die chemische Beschaffenheit ihrer Zellwände von Interesse, namentlich die nach einer Verholzung oder Verkorkung. Sie geben frisch keine Zellulosereaktion, wohl aber bei *Clivia* nach Behandlung mit Schulzeschem Mazerationsgemisch (wenigstens die äußeren Verdickungsschichten der Membran).

Mit Phlorogluzinsalzsäure trat eine Rotfärbung der Velamenzellwände bei *Clivia*, *Agapanthus* u. a. (nicht aber bei *Chlorophytum Hoffmanni*) ein, mit Anilinsulfat bei *Clivia* eine schwache Gelbfärbung, die in den inneren Velamenzellen deutlicher hervortrat. Mit Kobaltrhodanid¹⁾ trat keine intensive Blaufärbung auf, wie bei Holz, sondern nur eine mehr grünliche. Man wird also geneigt sein, die Velamenzellen als schwach „verholzt“ zu betrachten — doch sind bekanntlich die Farbreaktionen keineswegs sichere Anzeichen für die chemische Beschaffenheit — es ist wahrscheinlich, daß noch andere Membranstoffe als „Lignin“ den Zellmembranen eingelagert sind und ihre Eigenschaften bedingen.

Die Rotfärbung mit Sudanglyzerin kann nicht als ein Zeichen stärkerer Verkorkung betrachtet werden. Wenn man Schnitte mit Schulzeschem Gemisch oder Javellescher Lauge behandelt, so unterbleibt die Rotfärbung mit Sudanglyzerin, während sie in der Exodermis noch eintritt. Aber auch wenn eine schwache Verkorkung vorliegen sollte, ergeben doch die unten anzuführenden Beobachtungen, daß die Velamenzellen für Wasser leicht durchlässig sind.

Bei *Aspidistra* zeigen die Zellwände der inneren Schichten eigentümliche körnige bzw. schwammige Auflagerungen, wie sie auch über den Durchlaßzellen (Kurzellen) der Exodermis auftreten.

Mit Safranin färben sich die Velamenzellen ebenso wie z. B. die von *Anthurium ellipticum* intensiv, auch wenn man die Lösung von außen (also nicht durch eine Schnittfläche) aufnehmen läßt.

1) Vgl. betr. dieser Casparis, Beiträge zur Kenntnis verholzter Zellmembranen. Pharmazeut. Monatshefte 1920, Nr. 9, 10 u. 11.

Legt man größere Wurzelstücke, die unten und oben mit Paraffin verschlossen sind, in Methylenblaulösung, so kann man sich durch Hellerwerden der Lösung leicht davon überzeugen, daß der Farbstoff vom Velamen und zwar (wie die mikroskopische Prüfung zeigt) von dessen Zellwänden adsorbiert wird.

Als Adsorptionsapparate wird man vermutungsweise auch die „Stabkörper“ auf der Außenseite der „Durchlaßzellen“ und die Innenwandverdickungen der Durchlaßzellen von *Clivia* (Fig. 1) zu betrachten geneigt sein, ähnlich wie das ja auch bei Orchideen und Aroideen geschehen ist. Besonders stark entwickelt sind die Stabkörper über den Durchlaßzellen von *Gonioscypha eucomoides*, welche ein einschichtiges Velamen hat.

5. Die Exodermiszellen gliedern sich in Kurzzellen („Durchlaßzellen“) und Langzellen. Erstere besitzen lange einen lebenden Inhalt, letztere verlieren diesen früh. Ihre tangentialen Außenwände (meist auch die radialen Wände) sind zweifellos verkorkt, die Außenwände der Kurzzellen nicht oder schwach. Auf die Stab-

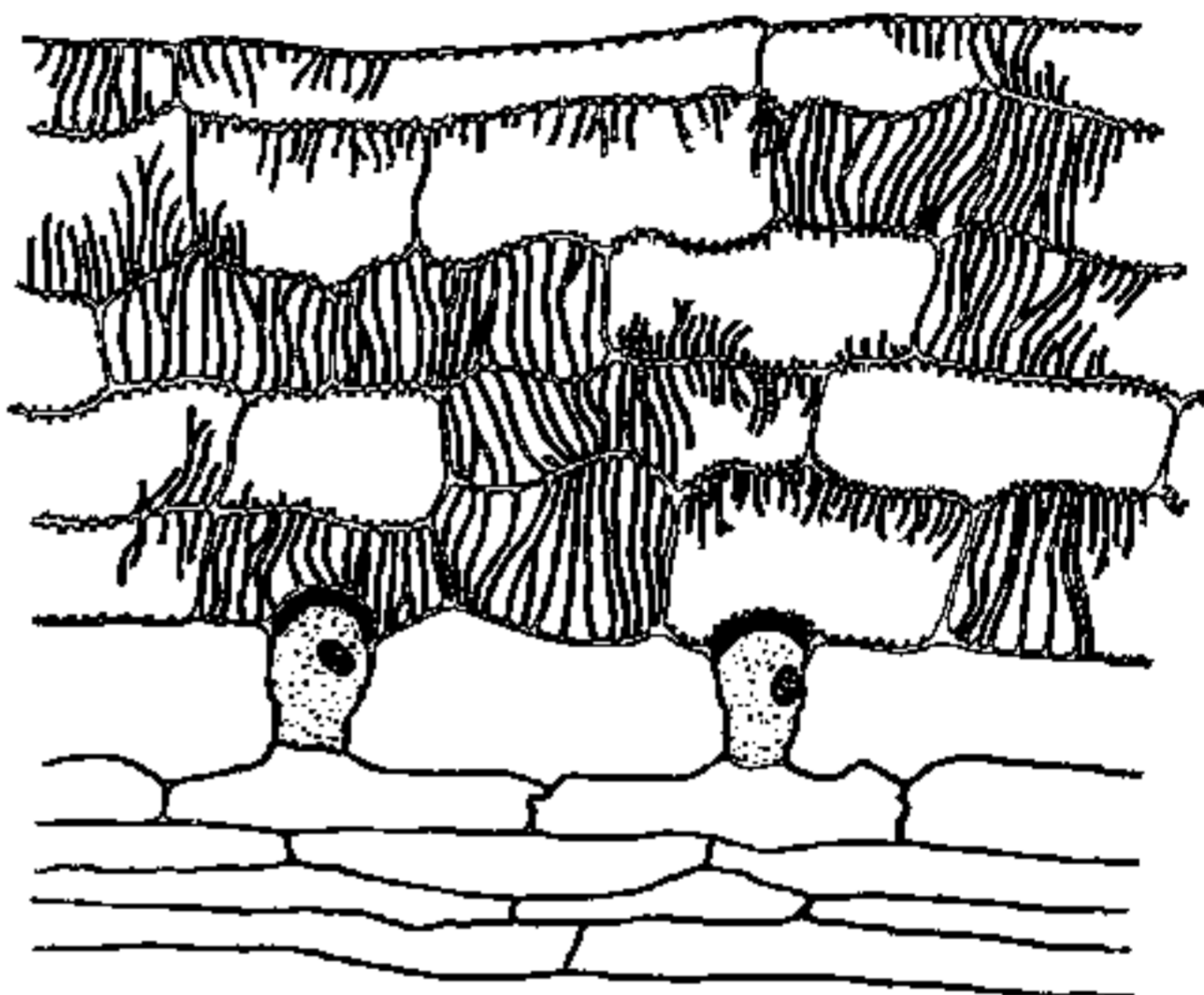


Fig. 1. *Clivia nobilis*. Längsschnitt durch eine Wurzel. Fünfschichtiges Velamen, zwei Durchlaßzellen getroffen. Vergr. etwa 170 \times .

körper bzw. Verdickung der Innenwände wurde schon hingewiesen.

Hier sei nur betont, daß in der Beschaffenheit der Außenwände zwischen den lebenden Kurzzellen (Durchlaßzellen) und den Langzellen jedenfalls ein Unterschied besteht, und zwar ein solcher, der die Annahme, die Kurzzellen seien „Durchlaßzellen“, unterstützt. Ob die Tatsache, daß bei Wurzeln, die mit Pilzhyphen infiziert sind, stets die Kurzzellen die Eintrittsstellen darstellen durch die Beschaffenheit von deren Membranen oder ihres Inhalts bedingt ist, bleibe dahingestellt.

Funktion des Velamens.

Zunächst sei hier an die Bedeutung des Velamens der Luftwurzeln der Epiphyten, namentlich der Orchideen, erinnert.

Schleiden, Chatin, Leitgeb u. a. suchten sie darin, daß es imstande sei „atmosphärische Dünste zu kondensieren“. Schimper

und der Verf.¹⁾ dagegen in der Aufsaugung von Wasser — was durch Wägungen nachgewiesen wurde.

Daß auch Salzlösungen durch das Velamen hierdurch aufgenommen werden, ist meines Wissens bis jetzt nicht besonders nachgewiesen worden, wenn man es auch von vornherein für wahrscheinlich halten wird. Es wurden Luftwurzeln von *Epidendrum radicans* und *Rhensanthera Imschootiana*, welche das Substrat noch nicht erreicht hatten, mit Diphenylamin-Schwefelsäure auf das Vorhandensein von Nitraten geprüft. Blaufärbung trat nicht ein. Dagegen fand sie statt, einige Zeit nachdem auf das Velamen (und nur auf dieses) eine sehr verdünnte Salpeterlösung gebracht worden war. Es kann also nicht bezweifelt werden, daß die Salpeterlösung durch das Velamen (das vor der Prüfung der Wurzel vollständig entfernt wurde) eingetreten war. Daneben wurde nachgewiesen (a. a. O. p. 192), daß das Velamen auch die Transpiration der Luftwurzeln heruntersetzt. Was die Wasseraufnahme anbelangt, so wurde a. a. O. hervorgehoben, daß zwar Durchlöcherungen der Zellmembranen in manchen Fällen vorkommen, daß aber Leitgeb's Ansicht, das Velamen sei durch Löcher unmittelbar mit der Atmosphäre in Verbindung, keineswegs als allgemein erwiesen betrachtet werden könne. Vielmehr sei wahrscheinlich, daß die Beschaffenheit der Membran bei der Wasseraufnahme eine wichtige Rolle spiele. Daß das in der Tat der Fall ist, wird sich aus dem unten Anzuführenden ergeben. Seitdem ist meines Wissens über die Funktion des Velamens nur noch eine Abhandlung von Nabokich²⁾ erschienen, welche im wesentlichen die oben kurz dargelegte Auffassung bestätigt und hinzufügt, daß das Velamen auch ein Schutzgewebe gegen Abkühlung sei. Er bringt das namentlich damit in Beziehung, daß bei den Epiphyten des feuchteren Tieflandes das Velamen schwächer entwickelt sei³⁾ als bei denen der Bergregionen. Diese seien namentlich während der Trockenzeit starken Temperaturschwankungen ausgesetzt und die Wasseraufnahme gehe bei höherer Temperatur rascher vor sich als bei niederer.

Wir sehen aber auch bei Erdwurzeln, die starken Temperatur-

1) Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen, I (1889), p. 188. Dasselbst weitere Literatur.

2) Nabokich, Über die Funktionen der Luftwurzeln. Botan. Zentralbl. 1899, Bd. LXXX, p. 331 ff.

3) Die Orchideen der Niederungen haben vielfach dorsiventrale, freiliegende, gegen Transpirationsverlust durch starke Wandverdickung der Exodermis geschützte Wurzeln, an deren Oberseite das Velamen zuweilen stark reduziert ist. Vgl. Goebel, Induzierte oder autonome Dorsiventralität bei Orchideenluftwurzeln. Biolog. Zentralbl. 1915. Dasselbst weitere Literatur.

schwankungen viel weniger ausgesetzt sind, ein kräftig entwickeltes Velamen auftreten, und auch bei Epiphyten wird das Velamen als Schutzgewebe gegen Abkühlung wohl nur in ganz untergeordneter Weise in Betracht kommen, jedenfalls nur solange es Luft enthält. Mit Wasser gefüllt wird es — ebenso wie die angrenzenden Zellen — bald dessen Temperatur annehmen.

Für die untersuchten Erdwurzeln mit Velamen liegt keinerlei experimentelle Untersuchung vor, was wohl mit dazu beigetragen hat, daß in den Lehr- und Handbüchern nur die epiphytischen Orchideen und Aroideen als mit Velamen versehen dargestellt wurden¹⁾.

Es stellte sich zunächst heraus, daß sie alle durch das Velamen (und zwar manche sehr rasch) Wasser aufsaugen. Unterschiede sind, ebenso wie bei den Orchideen, auch hier vorhanden.

Wägungen sollen später angeführt werden.

Daß tote Pflanzenzellen sich mit Wasser füllen können, ohne daß Löcher in der Membran vorhanden sind, erscheint zunächst, wenn nicht etwa innen ein luftverdünnter Raum oder eine wasseranziehende Substanz vorhanden ist, wenig wahrscheinlich.

Ausgehend von den Erfahrungen bei Sphagnum und anderen Moosen, welche mit ihren toten durchlöcherten Zellen Wasser aufsaugen, nahm man an, daß bei den Orchideen und Aroideen das Velamen „infolge der Durchlöcherung seiner Zellwände einen Kapillarapparat vorstellt, der jeden auffallenden Wassertropfen sofort wie Fließpapier aufsaugt“²⁾. Diese Vorstellung ist, wie oben erwähnt, schon bei den genannten Pflanzen keineswegs durchgehends erwiesen. Für das Velamen der Erdwurzeln von Amaryllideen u. a. ist aber eine Durchlöcherung der Zellmembranen, wie sie jene Ansicht voraussetzt, sicher, wenn überhaupt, doch nur in ganz beschränktem Maße vorhanden — ebenso fehlt sie bei dem velamenähnlichen Gewebe der Malaxideen (vgl. p. 2, 3). Trotzdem saugt das Velamen dieser Wurzeln, wie unten dargelegt werden soll, Wasser in beträchtlicher Menge auf³⁾.

Hier kommt, wie 1889 bemerkt wurde, die Beschaffenheit der Zellmembranen in Betracht. Unsere Darstellungen über Kapillarität gehen unwillkürlich aus von anorganischen Körpern, deren kapillare Hohlräume

1) Vgl. z. B. Haberlandt, *Physiol. Pflanzenanatomie*, 5. Aufl., p. 215; Strasburger, *Großes mikr. Praktikum*, 5. Aufl., 1913, p. 301. Haberlandt stellt das Absorptionsgewebe der Bodenwurzeln (aus lebenden Zellen gebildet) dem der Luftwurzeln gegenüber.

2) Vgl. z. B. Haberlandt, *Botanische Tropenreise*, 2. Aufl., 1910, p. 169.

3) Dementsprechend gibt auch Holle (H. Holle, *Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederstraffwerden* (Flora, Bd. 108, 1915) an, daß bei *Oncidium flexuosum* sich Zellen mit nichtdurchlöcherten Wänden mit Wasser füllen.

von einander durch Wasser nicht durchlassende „Wände“ getrennt sind. Daher rührt z. B. vielleicht auch die Äußerung von Sachs¹⁾, die Theorie, nach welcher das im Holze aufsteigende Wasser sich nur in Kapillarröhren bewegen solle, falle von selbst schon deshalb hinweg, weil die Holzzellen der Koniferen und Laubhölzer nicht in offener Verbindung stehen.

Falls die Membranen für Wasser (und Luft) durchlässig sind, kann auch von einer geschlossenen Zelle zur anderen Wasser durchdringen, selbst wenn es sich um ein keineswegs für die Wasseraufnahme angepaßtes Gewebe handelt. Man kann sich davon leicht überzeugen, wenn man ein Stück Hollundermark auf oder (beschwert) in Wasser legt. Die Zellen dieses Gewebes sind bekanntlich nur mit Luft erfüllt, die Zellwände verholzt. Nach einiger Zeit füllen sich die Zellen mit Wasser, so daß das Stück nach etwa 14 Tagen in Wasser untersinkt. Wenn man statt Wasser Safraninlösung nimmt, dringt diese in die Zellhöhlungen ein, und färbt die Wände. Die Luft, welche die Zellen ursprünglich erfüllt, muß natürlich entweder ganz oder teilweise verdrängt, oder im Wasser gelöst werden.

Dünne Streifen (die aber nur an der Schnittfläche geöffnete Zellen enthalten) wurden mit dem unteren Drittel in Wasser gestellt: I wog ursprünglich 10 mgr, II 15 mgr, nach 24 St. I 132 mgr, II 142, also eine Zunahme bei I um etwa 1200%, bei II um etwa 900%. Daß dabei die kapillare Füllung der durch den Schnitt geöffneten Zellen nur eine ganz untergeordnete Bedeutung hat, braucht kaum bemerkt zu werden. Es handelt sich ganz überwiegend um eine Füllung der unverletzt gebliebenen Zellen. Eine etwa 1 mm dicke Scheibe von Hollundermark wurde luftdicht auf eine Glasröhre aufgekittet und diese mit der Luftpumpe in Verbindung gesetzt²⁾. Wenn die Hollundermarkscheibe auf Wasser aufgesetzt wurde, konnte dieses nach etwa einer Minute durchgesogen werden. Dabei wurde die Hollundermarkscheibe (Sonnenrosenmark verhält sich ganz ähnlich) aus der Mitte des Markkörpers genommen, da in der Peripherie am Marke noch Gefäße anhaften können.

Daß nicht etwa Löcher in den getüpfelten Membranen vorhanden sind, zeigt die Tatsache, daß Suspensionen (benützt wurde Berliner Blau) nicht in die Zellen hineingehen, Injektion unter der Luftpumpe gelingt zwar mit Wasser (jedenfalls auch mit Lösungen), aber nicht mit

1) Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., p. 214.

2) Nach Amelung (Über mittlere Zellgrößen, Flora LXXVII (1893), kommen auf 1 mm des Markes von Sambucus nigra durchschnittlich sieben Zellen.

einer Suspension. Diese Erfahrungen zeigen, daß tote Zellen sich mit Wasser füllen können, auch ohne daß lebende dabei mitwirken und ohne daß die toten Zellen durch Kohäsionszug deformiert („geschrumpfelt“) waren. Voraussetzung ist eine bestimmte Beschaffenheit der Membran: diese muß benetzbar und für Wasser (eventuell auch für Luft) leicht durchlässig sein. Je mehr das der Fall ist, desto rascher erfolgt die Füllung. Es ist so, als ob die Membranen als Abschlußmittel für Wasser und Lösungen gar nicht vorhanden, aber doch durch Herstellung kapillarer Hohlräume wirksam wären.

Selbstverständlich muß das Wasser — wenn wir der Einfachheit halber bei diesem bleiben — zunächst die Membran imbibieren (wobei z. B. bei *Clivia* die Verdickungsleisten quellen können). Es kleidet dann die inneren Membranflächen aus und sammelt sich zunächst in den Kanten und Ecken. Nach der (auch von mir geteilten brieflich geäußerten) Auffassung Steinbrincks, dem ich für seine freundliche Äußerung auch hier danken möchte, entstehen hierdurch Menisken, die nunmehr eine Saugwirkung auf das Außenwasser ausüben. Dieser Saugung wirkt der Widerstand der eingeschlossenen Luft entgegen. — Die Füllung wird um so weniger Zeit beanspruchen, je rascher die Luft entweder durch Löcher entlassen oder durch Lösung und Diffusion beseitigt wird¹⁾.

Einige Wägungen zeigen, daß die Lösung der Luft in dem Füllwasser von Bedeutung ist. Es wurde in der einen Versuchsreihe lufthaltiges destilliertes Wasser verwendet, in der anderen ausgekochtes und dann abgekühltes.

An je drei Stücken Hollundermark betrug innerhalb von 7 Tagen die Gewichtszunahme in lufthaltigem Wasser im Mittel 34,84%, in dem ausgekocht gewesenen 87,88%. Die Zahl der Wägungen müßte nur eine größere sein, um das Ergebnis als ein wirklich gesichertes betrachten zu können.

Selbstverständlich kann bei einem toten Gewebe, welches an ein lebendes grenzt, noch anderes dazukommen: es wäre z. B. denkbar, daß durch die Atmungstätigkeit der lebenden Rindenzellen und die leichtere

1) Nicht überall liegen die Verhältnisse gleich. Auch die leeren Zellen am Ende der Blätter von *Bryum argentum* füllen sich z. B. mit Wasser, wenn sie damit benetzt werden. Luftblasen konnten dabei an frischen Pflanzen nicht beobachtet werden. Wahrscheinlich liegt die obere Wand dieser Zellen der unteren dann, wenn diese leer sind, so an, daß ein lufthaltiges Zellumen kaum vorhanden ist. Auch vergrößern sich die Zellumfänge etwas durch Quellung, so daß bei Befuchtung zunächst ein luftverdünnter Innenraum, welcher sich rasch mit Wasser füllt, entstehen wird.

Löslichkeit der Kohlensäure zeitweilig im Velamen eine Luftverdünnung eintritt, welche den Eintritt von Wasser begünstigt oder eine Anreicherung der in den Velamenzellen enthaltenen Luft an Kohlensäure, was ebenso wirken würde. Indes lag es uns ferne, diese Fragen zu prüfen, vielmehr handelte es sich nur um die, ob das Velamen Wasser leicht aufnimmt und an die Wurzel abgibt.

Die Wasseraufnahme durch das Velamen der Clivia-Erdwurzeln läßt sich schon durch Verschwinden von Wassertropfen, die auf lufttrockenes Velamen gebracht wurden, erkennen¹⁾. Legt man ältere Wurzelstücke, deren Schnittflächen mit Paraffin verschlossen sind, in Wasser, so kann man unter dem Präpariermikroskop den Austritt zahlreicher Luftblasen beobachten.

Wägungen ergeben folgendes. Zunächst suchten wir eine Vorstellung davon zu gewinnen, wie das stark entwickelte Wurzelsystem von Clivia sich nach seinem Gesamtgewicht zu dem Rhizom und den oberirdischen Teilen verhält, weil daraus auch hervorgeht, welche Wassermengen in den lebenden Zellen der Wurzeln gespeichert sind.

Eine gut entwickelte Pflanze, die seit 1½ Jahren im Topfe stand, wurde ausgetopft und das Wurzelsystem sorgfältig ausgewaschen. Dann ließ man die Wurzeln abtrocknen, bis keine Flüssigkeit mehr äußerlich zu sehen oder zu fühlen war.

Das Gesamtgewicht betrug . . .	1309 g,
Rhizom mit Blättern	611 g,
Wurzeln	698 g.

Das Wurzelsystem übertraf also — offenbar infolge seiner fleischigen Ausbildung — an Gewicht den Sproßteil. Dieser kann deshalb auch beträchtliche Wasserverluste aus dem im Wurzelsystem in den lebenden Zellen gespeicherten Wasser decken.

Die Wurzeln wurden abgeschnitten, alle Spitzen (mit Wurzelhaaren) und alle Schnittflächen mit Kolophonium-Ceresin geschlossen und das Gewicht der Verschußmasse bestimmt (26 g). Nach 17½ Stunden wogen:

Rhizom + Blätter	596,5 g (Wasserverlust 2,37 ‰),
Wurzel allein (Verschußmasse abgerechnet)	621,5 g
	(Wasserverlust 10,96 ‰).

In einem trockeneren Raume würde der Gewichtsverlust der Wurzeln erheblich größer gewesen sein.

Die Wurzeln wurden dann 2 Stunden in Wasser gelegt, abtrocknen

1) Die verschiedenen Velamenpflanzen verhalten sich — ebenso wie die Orchideenwurzeln — in dieser Hinsicht verschieden.

gelassen und mit Filtrierpapier nachgetrocknet. Die Gewichtszunahme betrug 53,5 g = 8,61 %. Es darf wohl angenommen werden, daß das aufgenommene Wasser der Hauptsache nach noch im Velamen war.

Nach weiteren 3 $\frac{1}{2}$ Stunden im Wasser hatten die Wurzeln ihr ursprüngliches Gewicht nahezu wieder erreicht. Das Rhizom mit Blättern hatte in 23 Stunden nur 4 g Wasser verloren — die Wurzeln hatten also mit ihrem Velamen in 2 Stunden etwa 14mal mehr Wasser aufgenommen als die Blätter in 24 Stunden verdunstet hatten. Unter anderen Bedingungen würde der Transpirationsverlust der Blätter jedenfalls ein größerer gewesen sein. Doch sind sie durch dicke Kutikula, Einsenkung der Spaltöffnungen u. a. gegen starke Transpiration geschützt.

Von weiteren Wägungen sei zunächst angeführt, daß das Velamen der Wurzeln das Austrocknen verlangsamt.

Drei Wurzeln von *Clivia* verloren, mit Velamen an der Luft liegend, in 22 Stunden durchschnittlich 40 % Wasser, solche, bei denen das Velamen nebst Exodermis entfernt worden war, 86 % — wobei bemerkt sei, daß die Exodermis bei *Clivia* zwar verkorkt, aber dünnwandig ist.

Da indes die Wurzeln durch Wasserverlust anscheinend nicht rasch geschädigt werden, so dürfte die Bedeutung des Velamens als Transpirationsschutz beim Austrocknen des Bodens keine sehr wichtige sein.

Die Prüfung der Wasseraufnahme ergab folgendes:

Untersucht wurden Wurzelstücke mit Paraffinverschluß an beiden Enden. *Crinum MacOwani* (24 Stunden an der Luft gelegen):

	I	II	III
Gewicht der trockenen Wurzel in Gramm:	0,839	0,448	0,653
$\frac{1}{2}$ Stunde in Wasser	0,937	0,518	0,736
5 Stunden in Wasser	1,247	0,866	1,032
22,5 Stunden in Wasser	1,625	1,177	1,405
Gewichtszunahme	93,69%	162,72%	115,16%
Das Gewicht vor dem Trocknen hatte betragen:	1,513	0,940	1,281

Es war also mehr Wasser aufgenommen worden als vorher abgegeben war. Das Volumen des ganzen Wurzelstückes wurde bei I berechnet auf 1520 cbmm, der Wurzel ohne Velamen auf 1256. Das des Velamens betrug also 264 cbmm, aufgenommen wurden 0,786 g = 786 cbmm Wasser. Das Velamen mußte also in 22 $\frac{1}{2}$ Stunden dreimal gefüllt worden sein und hatte mindestens zweimal seinen Inhalt nach innen abgegeben. Bei II mußte das Velamen viermal gefüllt worden sein.

Bei *Haemanthus Catharinae* betrug die Gewichtszunahme (bei Aufnahme von Wasser durch das Velamen hindurch) in 22,5 Stunden in Wasser durchschnittlich 5 %.

Sehr bedeutende Zunahmen ergaben sich auch bei *Amaryllis Belladonna*, *Nerine curvifolia* und *Asparagus Sprengeri*, doch genügen wohl schon die angeführten Zahlen. Bei *Clivia* wurden auch Wurzeln untersucht, welche durch Kochen oder Austrocknen getötet worden waren, im übrigen aber ebenso behandelt wurden, wie die lebenden. Es ergab sich, daß auch diese Wurzeln sehr bedeutende Mengen von Wasser durch das Velamen aufnahmen und wieder „turgeszant“ wurden, was zeigt, daß die Membranquellung dafür von Bedeutung ist. Offenbar wird Wasser hier auch in die abgetöteten Zellen der Wurzelrinde usw. aufgenommen. Nur war zum Straffwerden eine längere Zeitdauer notwendig als bei der lebenden Wurzel.

Zahlreiche andere Versuche (auch mit oben nicht erwähnten Pflanzen), z. B. solche, die zeigen, daß man durch das Velamen erhebliche Mengen von Wasser hindurchsaugen kann, können unerwähnt bleiben. Daß nicht nur Wasser, sondern auch Lösungen durch das Velamen in die lebenden Wurzelzellen gelangen, zeigt schon die Tatsache, daß durch 10%ige Salpeterlösung (die nur durch das Velamen eindringen konnte) die lebenden Wurzelzellen plasmolysiert bzw. getötet werden.

Nitrat ließ sich in manchen der Erde entnommenen *Clivia*wurzeln nachweisen, in anderen nicht. Wurde letzteren 1%ige Salpeterlösung durch das Velamen zugeführt, so ergab sich mit Diphenylaminschwefelsäure Blaufärbung (zuweilen mit deutlicher Bevorzugung der „Durchlaßzellen“).

In verdünntes Lithiumnitrat gelegte Wurzeln, deren Velamen nach einiger Zeit sorgfältig abgeschabt wurde, ergaben bei spektroskopischer Prüfung des Wurzelgewebes das Vorhandensein von Lithium, das sonst in der Wurzel fehlt. Verdünnte Methylviolett- und Methylenblaulösung ergab intensive Färbung der Velamenwände; in die Exodermis und das Rindengewebe war der Farbstoff — so lange die Zellen zweifellos lebend waren — nicht eingedrungen. Wohl aber war Wasser aus der Farbstofflösung in die Rinde gelangt, da die anfangs durch Austrocknen geschrumpfte Wurzel prall wurde.

Die Bedeutung der Durchlaßzellen wird man darin suchen, daß sie dem Velamen Wasser und Lösungen entziehen und es den lebenden Rindenzellen zukommen lassen, während für die mit verkorkten Wänden versehenen toten „Langzellen“ der Exodermis eine ausgiebige Wasseraufnahme wenig wahrscheinlich ist.

Indes lag eine Aufklärung dieses Vorganges nicht in unserer Absicht. Es sei nur erwähnt, daß Naphtholgelb (das von Goppelsröder

als besonders schnell und leicht diffusibel bezeichnet wird) bei Agapanthuswurzeln, die in eine verdünnte Lösung dieses Farbstoffes eingestellt wurden, in 15 Minuten die Wände vor den Durchlaßzellen und deren Rückenwand (Innenwand) stark gelb gefärbt hatte, das Plasma war leicht gelb gefärbt und — wie Plasmolyse zeigte — noch lebend. Die Außenwände der Langzellen der Exodermis waren hellgelb, das Velamen fast nicht, die Rindenzellen gar nicht gefärbt. Bei *Aspidistra* waren nach 25 Minuten Velamen und Exodermis stark gefärbt. Die „Stabkörper“ nehmen viel Farbe auf, ebenso z. B. Methylviolett, Eosin, Fuchsin.

An der Aufnahme von Wasser und Lösungen durch das Velamen ist also nicht zu zweifeln.

Eine andere Frage ist, ob wir den Besitz eines Velamens als eine „Anpassung“ dieser Erdwurzeln betrachten dürfen. Daß tote, undurchlöchernte Pflanzenzellen Wasser und darin gelöste Stoffe aufnehmen können, ohne daß diese Eigenschaft für die Pflanze von irgendeiner derzeit erkennbarer Bedeutung ist, sahen wir ja auch bei dem toten Mark einiger Pflanzen. Das schließt aber natürlich keineswegs aus, daß diese Eigenschaft, die ja bei den Velamenzellen in besonderer Weise hervortritt, von den Wurzeln unter bestimmten Bedingungen ausgenützt werden kann — wie das ja auch bei Orchideen und einigen Araceen der Fall ist. Namentlich wird an Standorten, welche zeitweilig wasserarm sind, in Betracht kommen, daß durch den Besitz eines Velamens die wasseraufnehmende Oberfläche eine bedeutend größere ist, als wenn nur die mit lebenden Zellen und lebenden Wurzelhaaren besetzte Zone der Wurzel in Betracht käme, und daß durch das Velamen nicht unbedeutliche Wassermengen — die sonst der Wurzel nicht zugute kämen — festgehalten werden können. Daß das Velamen wie andere poröse Körper im dampfgesättigten Raum Wasserdampf absorbiert und kondensiert, mag unter Umständen gleichfalls von Bedeutung sein. Indes halte ich es für nicht ausgeschlossen, daß ein Velamen auch an Wurzeln sich findet, die es „nicht nötig“ haben.

Wie andere Strukturen kann auch das Velamen einer Rückbildung unterliegen.

Durch die Freundlichkeit des Herrn Prof. Glück erhielt ich einige Wurzeln von dem im Heidelberger botanischen Garten kultivierten *Crinum aquaticum* — einer Art, die, wie der Namen besagt, an ständig feuchten Standorten¹⁾ lebt.

1) Vgl. die Standortangaben für einige *Crinum*-Arten in Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen II, 1889, p. 128. Wie weit z. B. *Cr. aquaticum* ständig feuchte Standorte bewohnt, ist fraglich.

Wurzelhaare waren an den untersuchten Wurzeln nicht vorhanden. Das Velamen bestand aus einer bis zwei Zellschichten leerer, sehr dünnwandiger Zellen ohne Verdickungsleisten und Tüpfelung. Dagegen traten die Durchlaßzellen auf dem Längsschnitt sehr auffallend hervor dadurch, daß sie nach außen hin viel breiter sind als nach innen (Fig. 2). Das Velamen ist offenbar so gut wie bedeutungslos geworden. Die Durchlaßzellen treten als Stellen der Wasser- und Nährstoffaufnahme besonders deutlich hervor, sie ersetzen offenbar die fehlenden Wurzelhaare¹⁾ und können bei einer in ständig feuchten Umgebung lebenden Wurzel das leicht tun.

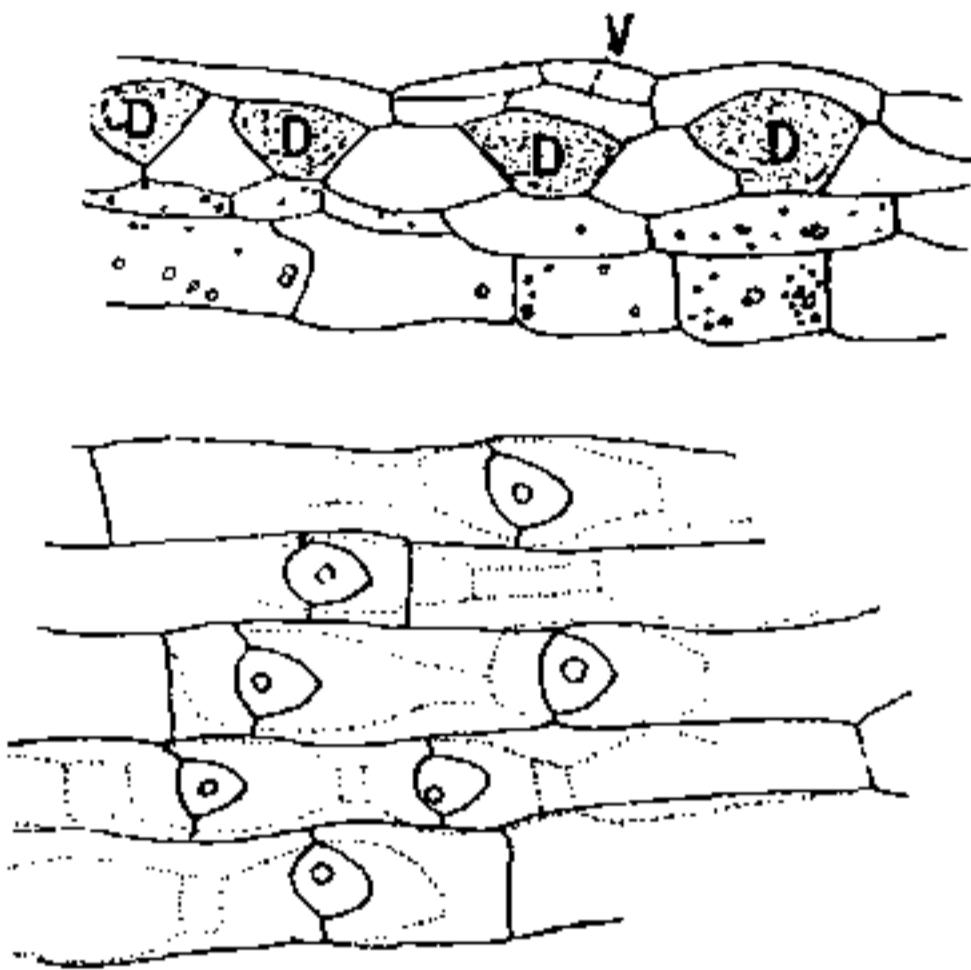


Fig. 2. Oben Längsschnitt durch den äußeren Teil einer Wurzel von *Crinum aquaticum*. *D* Durchlaßzellen, unten Flächenschnitt von innen. *V* Velamen. In der unteren Figur sind die Grenzen der Velamenzellen punktiert.

Daß auch sonst durch ein einschichtiges Velamen Wasseraufnahme stattfinden kann, ist anzunehmen. Indes lag die Untersuchung derartiger Fälle außerhalb der hier verfolgten Fragestellung. Erwähnt sei nur, daß z. B. lufttrockene Wurzeln von *Hemerocallis flava* in Wasser gelegt zahlreiche Luftblasen aus dem Velamen entweichen ließen, also Wasseraufnahme in dieses zeigten. Ob das Wasser durch die lebenden Zellen in das Innere der Wurzel gelangt, wurde nicht untersucht, es liegt aber kein Grund vor, daran zu zweifeln.

Es wurde ferner geprüft, ob die Wurzeln, die mit einem meist lufthaltigen Velamen versehen sind, auch im Wasser leben und in diesem ihr Velamen ausbilden können.

Es wurden deshalb Rhizome von *Clivia*, *Agapanthus* und *Aspidistra* in Wasser, späterhin Nährlösung kultiviert. Die vorhandenen Wurzeln starben bald ab und gingen in Fäulnis über. Sie wurden sorgfältig entfernt, um Fäulnis des Rhizoms zu verhüten. Dann bildeten sich an den Rhizomen in gegen den Vegetationspunkt des Rhizoms fortschreitender Reihenfolge neue Wurzeln. Es ergab sich bei *Clivia* eine bedeutende Hemmung der Velamenbildung — statt vier bis fünf Zellschichten (deren Zellen mit Verdickungsleisten besetzt sind) waren nur zwei vorhanden (an der Basis einer untersuchten Wurzel drei).

1) Ob diese immer fehlen, kann nur an mehr Material, als mir zu Gebote stand, ermittelt werden.

Die Zellen des Velamens waren anscheinend kleiner als die normalen, die Wandverdickungen spärlicher entwickelt. Die Ausbildung des Velamens stimmte der Hauptsache nach überein mit der an der ersten Wurzel einer Keimpflanze. Auch bei ihr waren nur zwei bis drei Zellschichten (mit Verdickungsleisten, die weniger stark als die an den Wurzeln älterer Pflanzen ausgebildet waren und mit weniger stark verdickten Durchlaßzellen) vorhanden.

Bei *Agapanthus*, dessen Wurzeln gewöhnlich drei Zellschichten mit getüpfelten Zellwänden besitzen, waren gleichfalls nur zwei Zellschichten vorhanden (Fig. 3).

Es ist wohl anzunehmen, daß der Bau des reduzierten Velamens der im Wasser entwickelten Wurzeln dem der in Erde gewachsenen Keimlingswurzeln entspricht, doch gelangten solche nicht zur Untersuchung. Auffallend war bei den Wasserwurzeln die Förderung ihrer Verzweigung. Dabei traten zunächst oberhalb der Stellen, an denen später die Seitenwurzel durchbrach, weißliche, den bei Feuchtkultur auftretenden Lentizellen-Wucherungen ähnliche Zellhügel hervor, meist auf der dem Rhizom abgekehrten Außenseite der Wurzeln. Sie entstanden an den Stellen, an denen das Hautgewebe der Wurzeln (einschließlich der Exodermis) durch die Ausdehnung eines interzellularräumreichen über der Seitenwurzelanlage liegenden Gewebes gesprengt worden war.

Die Hemmung der Velamenbildung im Wasser kann nicht ohne weiteres dem Einfluß des Wassers zugeschrieben werden. Es ist zu bedenken, daß durch Absterben des Erdwurzelsystems ein bedeutender Substanzverlust herbeigeführt wurde, der von Einfluß auf die Ausbildung der Wurzeln sein kann, ähnlich wie ja auch den Keimwurzeln weniger Baumaterial zur Verfügung steht als den später entwickelten. Es wurde schon erwähnt, daß das Velamen an der ersten Wurzel der *Clivia*-Keimpflanze weniger stark entwickelt ist als an späteren. Das Velamen einer Keimpflanze (das zahlreiche Wurzelhaare trug), war nur zwei- bis dreischichtig und die Durchlaßzellen hatten weniger stark verdickte Wände. Es wäre zwar möglich, daß später, wenn die Pflanze sich von dem Wurzelverlust erholt hat, Wurzeln mit stärker entwickeltem Velamen auch im Wasser gebildet werden. Bis jetzt ist dies aber nicht der Fall.

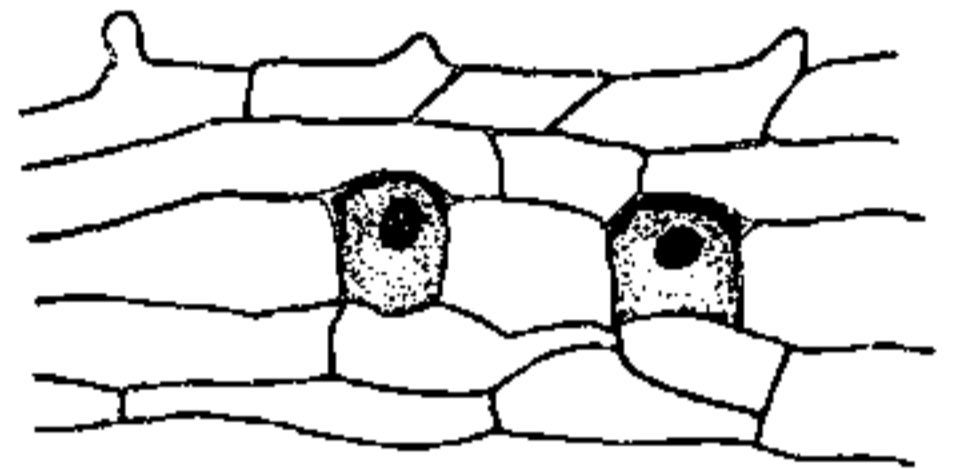


Fig. 3. *Agapanthus umbellatus*. Längsschnitt durch eine Wurzel einer Wasserkultur, etwa 5 cm hinter der Wurzelspitze. Durchlaßzellen punktiert. Vergr. etwa 170 \times .

Jedenfalls ist aber so viel sicher, daß die Ausbildung des Velamens beeinflußbar ist und daß neugebildete Wurzeln dieser xerophilen Pflanze auch in einem ihnen ungewohnten Medium, in Wasser sich entwickeln können, wenn man die Pflanzen vor Fäulnis schützt¹⁾. Wenn wir annehmen, daß zur Ausbildung eines typischen Velamens einerseits eine bestimmte Befähigung der Pflanze, andererseits bestimmte Außenbedingungen gehören, so wird uns verständlicher werden, weshalb gerade unter den Bewohnern zeitweilig wasserärmerer Standorte sich eine Anzahl Erdwurzeln mit Velamen befinden.

Da die Erdwurzeln einer Anzahl von Pflanzen ein dem einiger Epiphyten nach Bau und Leistung gleichwertiges Velamen besitzen, so lag die Frage nahe, ob diese Pflanzen nicht auch zu einer epiphytischen Lebensweise befähigt seien, um so mehr, als ja die Blätter z. B. bei *Clivia* deutlich „xerophile“ anatomische Ausbildung aufweisen.

Es wurden zwei Pflanzen von *Clivia nobilis* aus der Erde genommen, die Wurzeln abgespült und auf Baumfarnstücke mit etwas totem faserigen Substrat (*Sphagnum* u. a.) aufgebunden, wie man das in unseren Gewächshäusern mit epiphytischen Orchideen zu tun pflegt. Wie diese wurden sie mit dem Wurzelteil öfters „getaucht“. Die alten Wurzeln gingen großenteils zugrunde, sie scheinen bei diesen Pflanzen recht empfindlich zu sein. Es entwickelten sich aber kräftige neue mit zahlreichen Wurzelhaaren. Sie drangen — sei es infolge von negativem Phototropismus oder von positivem Hydrotropismus — in das poröse Substrat ein, und da sie unter diesen Umständen seit Monaten gedeihen und sogar zur Blüte gelangten, so kann man sagen, daß (wenigstens in einem feuchten Gewächshaus) *Clivia nobilis* wie ein Epiphyt gezogen werden kann. Das beweist freilich nicht, daß die Pflanze auch unter ungünstigen Bedingungen, namentlich an ihren natürlichen Standorten, dauernd als solcher wachsen kann. Doch bringt sie wenigstens zwei für epiphytische Lebensweise passende Eigenschaften mit, einen „xerophilen“ Blattbau und den Besitz eines gut entwickelten Velamens. Dieses war nämlich bei den als Epiphyten gezogenen Pflanzen — im Gegensatz

1) Man kann auch manche Kakteen, z. B. *Opuntia*-Arten (aber durchaus nicht alle Arten) als „hygrophile“ Pflanzen ziehen, und für *Mimosa pudica* wurde gezeigt, daß sie als Sumpfpflanze kultiviert Aerenchym bilden kann. Alles das beweist, daß viele Pflanzen Befähigungen besitzen, die nicht durch „Anpassung“ entstanden sind und für gewöhnlich gar nicht in Tätigkeit treten (vgl. Goebel, Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen, Jena 1920, p. 399).

zu dem für die Wasserkulturen angeführten — nicht verringert¹⁾, obwohl die alten Wurzeln auch hier zugrunde gegangen waren. Das spricht dafür, daß die Hemmung der Velamenbildung bei den in Wasser bzw. Nährlösung entstandenen Wurzeln tatsächlich durch die veränderte Umgebung bedingt ist.

Daß auch bei anderen Pflanzen sich ähnliche Fälle finden werden, ist sehr wahrscheinlich. So machte schon Hofmeister²⁾ darauf aufmerksam, daß die Rindenschicht, welche den Zentralzylinder der *Platyserium*wurzeln umgibt, „in sonderbarer Analogie mit baumbewohnenden Orchideen und Aroideen“ netzfaserig verdickte Wände zeigt. Straszeowski³⁾ fand, daß an ausgetrockneten Wurzeln das Wasser in diese Zellen bis zum Zentralzylinder eingedrungen war, gibt aber nicht an, ob es sich dabei um tote oder lebende Zellen handelt.

Wenn wir die anfangs aufgeworfene allgemeine Frage zum Schluß noch einmal ins Auge fassen, so geht aus dem Mitgeteilten ohne weiteres hervor, daß der Besitz eines wohl entwickelten Velamens keineswegs auf epiphytische Orchideen und Araceen beschränkt ist, sondern auch einer ganzen Anzahl von Erdwurzeln zukommt. Daß er auch für diese von Nutzen sein kann, wurde nachzuweisen versucht.

Es ist also anzunehmen, daß die Orchideen u. a. ein Velamen schon besaßen, ehe viele davon zur epiphytischen Lebensweise übergingen.

An einem anderen Orte soll darauf hingewiesen werden, daß auch andere merkwürdige „Anpassungen“ der Wurzeln von Epiphyten u. a. sich von den Eigenschaften der Erdwurzeln ableiten. Nur sind diese nicht bei allen Pflanzen gleich und vielfach treten sie bei den Erdwurzeln nicht hervor.

So haben viele (nicht alle) von diesen die Fähigkeit zu ergrünen, von der sie aber unter gewöhnlichen Verhältnissen keinen Gebrauch machen. Und wer weiß, ob nicht auch irgendwelche Erdwurzeln unter dem Einfluß des Lichtes sich abflachen und dorsiventral werden können wie die mancher Orchideen.

1) Wenigstens was Zahl und Verdickung der Velamenzellen betrifft. Messungen über deren Größe usw. wurden nicht vorgenommen.

2) W. Hofmeister, Beitr. zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen, p. 654.

3) H. v. Straszeowski, Die Farngattung *Platyserium*, Flora, Bd. CVIII, (1915), p. 283.

Zusammenfassung.

1. Das Vorhandensein eines mehrschichtigen, aus toten Zellen bestehenden Velamens ist nicht — wie meist angegeben wird — auf epiphytische Orchideen und Aroideen beschränkt. Es findet sich — ganz abgesehen von terrestrischen Vertretern der beiden genannten Monokotylenfamilien — auch bei einer Anzahl nicht epiphytischer Monokotylen.

2. Das Velamen saugt sich bei den untersuchten Pflanzen mit Wasser voll und läßt auch Salzlösungen (nicht aber Suspensionen) in das Innere der Wurzeln hindurchtreten. Es stimmt also nicht nur in seinem anatomischen Bau, sondern auch in seinen Leistungen mit dem der Orchideen überein. Auch bei diesen also ist anzunehmen, daß der Besitz eines Velamens nicht in Verbindung mit der epiphytischen Lebensweise „erworben“ wurde, sondern schon vor dieser vorhanden war.

3. Die Wasseraufnahme erfolgt nicht durch Löcher in den Zellwänden, sondern deshalb, weil die Zellmembranen für Wasser (und Luft) leicht durchlässig sind. Sie tritt — nur langsamer — auch bei anderen toten lufthaltigen Geweben, z. B. Hollunder- und Helianthusmark ein.

Bezüglich der Mengen des aufgenommenen Wassers sei auf den Text verwiesen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [115](#)

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl

Artikel/Article: [Erdwurzeln mit Velamen 1-26](#)