

Arbeiten aus dem botanischen Institut zu Marburg.

VII. S. Rostowzew: Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen.

1. Umbildung von Wurzeln in Sprosse.

In der Litteratur findet sich eine Anzahl von Angaben über die Umwandlung einer Wurzelspitze in einen Spross. Viele Beobachter erwähnen diese Eigenthümlichkeit bei den verschiedensten Pflanzen, Gefässkryptogamen und Phanerogamen, aber nur in wenigen Fällen ist diese Erscheinung genauer untersucht und sicher nachgewiesen worden, in den meisten anderen bedarf sie noch sehr der Bestätigung. An die erste Stelle der zweifellos constatirten Thatsachen betreffs der Umwandlung einer Wurzelspitze in einen Spross, müssen wir die monocotyle Pflanze, *Neottia nidus avis*, stellen. Viele Autoren, Vaucher¹⁾, Reichenbach²⁾, Irmisch³⁾, Prillieux⁴⁾, Hofmeister⁵⁾, bieten mehr oder minder genaue Angaben über diese Eigenthümlichkeit der Neottia-wurzeln dar und Warming⁶⁾ hat sie genau untersucht. Bei der Umwandlung einer Wurzelspitze in einen Spross bei dieser Orchidee erneuert sich die Haube der Wurzel nicht mehr, die Spitze der Wurzel verengt sich, sie wird weisslich, da die Haube abfällt. Dann erscheinen am Sprosse das erste Blatt und nachher die erste Wurzel des Sprosses. Das Gefässbündel der veränderten Wurzel geht geradezu in den Spross über und dabei verändert sich die Vertheilung des Phloëms und des Xylems im Gefässbündel. Am Querschnitte der Stelle, wo die Wurzel in den Spross übergeht (Fig. 11, Warming'scher Taf. IV) sieht man, dass einige Phloëmelemente nicht nur zwischen Xylempartieen, wie in der normalen Wurzel (Fig. 12, Taf. IV), sondern auch vor denselben liegen. Wahrscheinlich dreht sich hier das Gefässbündel und nimmt also den typischen Stamm-bau an.

Ein anderer zweifelloser Fall der Wurzelspitzenumbildung in einen Spross ist bei *Anthurium longifolium* von Goebel⁷⁾ nachgewiesen. Er

1) Vaucher: Hist. physiologique des plantes d'Europe. IV.

2) Reichenbach: De pollinis orchidearum genesi ac structura. Lipsiae 1852.

3) Irmisch: Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen, 1852, und Bot. Zeit. 1857. S. 472.

4) Prillieux: Ann. d. sc. nat. IV. sér. 1852.

5) Hofmeister: Allgem. Morph. S. 428.

6) Warming: Om Rødderne hos *Neottia nidus Avis* L. (Medd. fra den naturhist. Forening i Kjobenhavn. 1874, N. 1—2).

7) Bot. Zeit. 1878. S. 645.

hat bei einem älteren Exemplar von dieser Pflanze an der Oberfläche des Topfes zahlreiche junge Pflänzchen gefunden, welche, wie die Beobachtungen gezeigt haben, direct an den Wurzelspitzen sassen. Die Veränderungen der Wurzel beginnen nach des Verfassers Beobachtungen damit, dass an der Spitze der Wurzel, welche der Oberfläche des Bodens nahe ist, einige grünliche Schüppchen erscheinen, die bei weiterem Wachstum des Pflänzchens verkümmern. Nachher bemerkt man eine kleine Einschnürung an der Wurzelspitze; auf die Einschnürung folgt eine knötchenförmige Anschwellung, der erste Knoten des jungen Pflänzchens, welches bald Blätter entwickelt. Das Gefässbündel und der anatomische Bau der Wurzel geht direct in den des Stammes über. In der Wurzel befindet sich ein centrales polyarches Gefässbündel, dessen centraler Theil von einem Strange langgestreckter dickwandiger Bastzellen eingenommen wird. Bei dem Uebergange verschwindet vollständig der Centralskleromstrang und verlaufen die Gefässtheile des Wurzelgefässbündels unregelmässig, geschlängelt und gewunden. Von einem Gefässtheil der Wurzel gehen gewöhnlich zwei Gefässtheile in den Stamm. Querschnitte durch die Uebergangsstelle zeigen, dass an der Aussenseite des Wurzelgefässbündels die Parenchymzellen Theilungen erfahren und der Verfasser glaubt, dass aus diesen Zellen ein Phloëmtheil sich vor jedem Gefässtheil bildet und auf diese Weise das neue Gefässbündel den collateralen Bau erhält. Ob diese Phloëmtheile des Sprosses mit denen der Wurzel in Verbindung stehen, hat der Verfasser nicht nachgewiesen.

In diesen zwei Fällen ist die uns interessirende Erscheinung bei den Phanerogamen zweifellos constatirt. Es gibt auch noch einige zufällige lückenhafte Beobachtungen dieser Erscheinung bei anderen Phanerogamen. Obwohl diese Angaben in Lehrbüchern und in Abhandlungen von vielen Beobachtern ziemlich oft erwähnt worden, sind sie nicht mit Sicherheit nachgewiesen, sie sind zum Theil zweifelhaft und unrichtig. So bemerkt Beer¹⁾, dass bei *Catasetum tridentatum*, einer Orchidee, »eine vollkommene junge Pflanze sich an der Wurzelspitze bildet.« Diese kurze Bemerkung ist nicht genau genug, um diese Angabe für zweifellos halten zu können. Karsten's Beobachtung über die Entwicklung des Blütenstandes resp. des Sprosses aus einer Wurzelspitze bei einer gefülltblühenden Gartenbalsamine ist unvollständig. Das sieht man schon an den Notizen des Verfassers selbst. Er sagt²⁾, dass »die ungebildete Wurzel aus der Basis eines Astes entsprossen war . . .« »Das Gewebe der Wurzelmütze war in der Entwicklung augenscheinlich zurückgeblieben, dagegen hatte an deren Stelle die Epidermis mit den äusseren Schichten des Rindengewebes, bis fast zur Spitze hin das Cambium überwachsen,

1) Beer: »Praktische Studien an der Fam. der Orchideen«. Wien 1854. S. 36.

2) Karsten: »Blumenentwicklung aus einer Wurzelspitze«. Flora 1861. S. 232.

aus dem die Blumenknospen sich entwickelt hatten«¹⁾). Diese Beschreibung ist nicht klar genug, um daraus einen sicheren Schluss über das Wesen der beobachteten Erscheinung abzuleiten.

Die Angaben von diesem Verfasser über die Umwandlung der Wurzelspitze in einen Spross bei einer *Dioscorea*²⁾ sind auch nicht gut nachgewiesen und sehr zweifelhaft. Bei mehreren *Dioscorea*-Arten kommen einige unterirdische Knöllchen durch eine eigenthümliche Veränderung der Wurzeln vor. Sachs³⁾ hat solche Knöllchen bei *D. sativa* und *D. Japonica* untersucht. Nach dieser Beobachtung unterscheiden sich aber ganz entwickelte Knöllchen sehr von den echten Wurzeln, da sie keine Haube haben und einen ganz besonderen anatomischen Bau besitzen. Sachs hat beobachtet, dass neue Sprosse sich aus dem dünnen Oberende der Knöllchen entwickeln. Er hat auch einige Knöllchen in 3—10 Stücke geschnitten und an jedem Stück entstand wenigstens eine neue Pflanze; jede von diesen Pflanzen hatte eine Hauptwurzel und einen Hauptspross, verhält sich also ganz ähnlich, wie eine sich aus einem Samen entwickelnde Pflanze. Karsten beobachtete auch die Entwicklung eines Sprosses bei einer unbestimmten *Dioscoree*. Er sagt⁴⁾, »dass an dem unteren Ende dieser Knollen dort, wo früher die Wurzelmütze sich befand, bei der *Dioscorea* sich später Knospen bilden, die einen beblätterten Stamm entwickeln«. Die Angabe Karsten lässt nicht zweifellos erkennen, ob eine wirkliche Wurzelumbildung oder eine Adventivknospe an den Knöllchen vorlag. Vaucher⁵⁾ erwähnt, dass eine Entwicklung eines Sprosses aus einer Wurzelspitze bei einer anderen *Dioscoree*-Gattung — *Tamus* — vorkommt. Aber schon Dutrochet und Mohl⁶⁾ haben darauf aufmerksam gemacht, dass bei *Tamus* das Rhizom eine eigenthümliche Veränderung annimmt: es besteht aus einem einzigen Internodium, welches sich in concentrischen Schichten verdickt und nicht aus axillaren Knospen Stengel treibt, sondern dieselben aus Adventivknospen entwickelt. Dasselbe war wahrscheinlich auch bei Vaucher der Fall.

Unter den Gefässkryptogamen ist die Umbildung einer Wurzelspitze in einen Spross bis jetzt nur bei einer Polypodiaceenart, *Anisogonium seramporense* Presl durch Lachmann⁷⁾ constatirt. Dieser Beobachter

1) L. c. p. 233.

2) Karsten: Die Vegetationsorgane der Palmen. Berlin 1847. S. 113.

3) Sachs: Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arbeit. des bot. Inst. in Würzburg. IV. H. 1882. S. 708.

4) L. c. p. 113.

5) Vaucher: Hist. phys. p. 323.

6) Citaten nach Schnitzlein: Iconoger. I. t. 57.

7) Lachmann: Contributions à l'histoire naturelle de la racine des Fougères p. 159.

hat bei einem grossen, gut entwickelten Exemplare dieses Farns im Gewächshause von Lyon drei Pflänzchen gefunden, welche aus den Enden der Wurzeln entstanden waren. Diese Wurzeln, die Verfasser als »*les racines gemmipares*« bezeichnet, verliefen horizontal, nicht allzu tief unter dem Boden und unterscheiden sich nicht von den anderen unveränderten Wurzeln dieser Pflanze; sie waren von normalem Bau und Ansehen. Ich werde die Gelegenheit haben, noch genauer auf diesen Fall einzugehen. Obwohl der Verfasser nicht jüngere Stadien beobachtet hat, müssen wir annehmen, dass hier thatsächlich eine Wurzelspitze sich in einen Spross umbildet, da die vom Verfasser beobachteten Sprosse direct an den Wurzelenden sassen und das Wurzelgefässbündel direct in das des Sprosses übergeht und da zweitens *Anisogonium seramporense* dieselbe Pflanze ist wie *Asplenium esculentum* Kr.¹⁾, deren Wurzelspitzenumwandlung in einen Spross ich mit Sicherheit nachgewiesen habe.

Ausser diesem Falle kennen wir keine andere Gefässkryptogamenpflanze, bei welcher die Wurzelspitzenumwandlung in einen Spross vorkommt, obwohl man noch Ophioglossearten erwähnt, aber das ist nicht richtig. Obwohl verschiedene Autoren (Mettenius, Hofmeister, Van Tieghem, Fée, Holle, Lecoq, Duval-Jouve und andere) über die Knospenercheinung an den Wurzeln von *Ophioglossum* (*vulgatum*, *pedunculatum*, *nudicale*) und *Botrychium lunaria* bemerken, sieht man nach diesen Beobachtungen nicht, dass die Knospen bei diesen Arten durch eine Wurzelendungveränderung hervorgeht. Vergl. z. B. Angaben von Hofmeister²⁾, Van Tieghem³⁾ und Holle⁴⁾. Zwar sieht man, dass der junge Spross auf einer Wurzel, an der Stelle⁵⁾, wo eine Nebenwurzel erscheinen sollte, sitzt; allein damit ist nicht nachgewiesen, dass sich hier die Nebenwurzel in einen Spross umbildet.

Endlich rechnen einige Autoren zu der Kategorie der Erscheinungen der Wurzelspitzenumwandlungen in einen Spross auch die Entwicklung des Laubsprosses bei Selaginella-Arten, die Pfeffer⁶⁾ beobachtet hat. Bei einigen Selaginella-Arten (*S. laevigata*, *Martensii* und *inaequalifolia*⁷⁾) findet man beblätterte Sprosse an der Stelle der Wurzelträger, besonders dann, wenn die über den Wurzelträgern stehenden beiden Gabelsprosse

1) Vergl. Hooker: Sp. Fil. 3. p. 268: *Asplenium esculentum* = *An. seramporense*.

2) Hofmeister: Abhandl. der Königl. Sächs. Gesellschaft der Wissensch. 1856. 1. Bd. S. 133.

3) Van Tieghem: Ann. sc. nat. 5. ser. t. XIII. p. 111.

4) Holle: Bot. Zeit. 1875. S. 313.

5) s. Holle, l. c. Fig. 10.

6) Pfeffer: Die Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella. Hanstein's Bot. Abh. Bd. 1, Heft V, 1867. S. 67.

7) Beijerinck (Beobachtungen und Betrachtungen. Amsterdam 1886. S. 16) hat noch solche Sprosse bei *S. denticulata* und *S. Galeottiana* beobachtet.

weggebrochen waren. Jedoch muss man hier zuvor nachweisen, ob die Wurzelträger Wurzeln ohne Haube oder blattlose Sprosse sind.

Nach der oben geführten Betrachtung der wichtigsten Angaben über die Wurzelspitzenumwandlung in einen Spross, sehen wir, dass diese Erscheinung ohne Zweifel nur bei *Neottia nidus avis*, *Anthurium longifolium*, *Anisogonium seramporense* (oder *Asplenium esculentum*) nachgewiesen ist. Nachher ist die Zahl solcher Pflanzen vergrössert worden etzt können wir zu diesen Pflanzen noch *Platycteriumarten* rechnen. Schon Sachs¹⁾ hat die Vermuthung ausgesprochen, dass bei *Platycterium Willinkii* sich eine Wurzelspitze in einen Spross umbilden kann, und diese Vermuthung ist jetzt durch meine Beobachtungen bestätigt.

Ich habe die Umbildung der Wurzelspitze in einen Spross bei *Asplenium esculentum* Pr. und *Platycterium alcicorne* Desv. untersucht, ausserdem habe ich solche Umwandlung bei anderen *Platycteriumarten*, welche in den Marburger Gewächshäusern cultivirt werden (*Pl. Willinkii* Hr., *Pl. Stenmaria* Desv. und *Pl. Hilli* Moore) beobachtet.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Herrn Prof. Goebel für die Ueberlassung des Untersuchungsmaterials und für das grosse Interesse, welches er für meine Arbeit gezeigt hat, an dieser Stelle verbindlichst zu danken.

Im Spiritusmaterial von *Asplenium esculentum*, welches mir Herr Prof. Goebel liebenswürdig zur Verfügung gestellt hatte, habe ich eine grosse Anzahl junger Sprosse gefunden; wie die nähere Untersuchung ergab, stellten dieselben Wurzelendenumwandlung in Sprosse in allen möglichen Entwicklungsstadien dar. Dieses Material war in Rostock von Herrn F. Schulze (früher Universitätsgärtner in Rostock), welcher auf diese Erscheinung schon einige Jahre vor der Publikation Lachmann's aufmerksam machte, von einem grossen Exemplar von *Asplenium* gesammelt worden, welches im Gewächshause des dortigen botanischen Gartens cultivirt wird.

Die umgebildeten Wurzeln waren von verschiedenem Alter und verschiedener Grösse, einige waren sehr jung, fein und kurz, einige waren ziemlich lang und dick (bis 2 mm), also kann die Wurzelspitze in verschiedenem Lebensalter sich in einen Spross umbilden, in einigen Fällen geschieht das wahrscheinlich schon, bevor die Wurzel noch die Rinde ihrer Abstammwurzel durchbrochen hat. Nach den Notizen des Rostocker Universitätsgärtners und so viel man aus dem Spiritusmaterial urtheilen konnte, bilden sich sehr leicht Sprosse aus den Nebenwurzeln solcher Wurzeln, von denen die Spitze abgeschnitten worden ist (Taf. IX, Fig. 1). Man bekommt mit ziemlicher Sicherheit zu Sprossen umgebildete Wurzeln, wenn man ein Stück einer gut entwickelten, gesunden Wurzel von der

¹⁾ Sachs: Vorlesungen. 1. Aufl. S. 29.

Pflanze abschneidet, wie die Beobachtungen des Herrn Schulze und die meinigen im Marburger Gewächshause gezeigt haben. Da die von mir untersuchten Sprosse ziemlich klein waren und nur kurze, aber gut entwickelte Blätter hatten, müssen wir annehmen, dass sie sich an solchen Wurzeln bilden, welche nicht tief im Boden liegen, wie das auch Lachmann in Lyon beobachtet hat.

Es ist sehr interessant, dass bei dem *Asplenium esculentum* gewöhnlich nur diese eine Vermehrungsart existirt; fertile Blätter werden hier, soviel bekannt, nur äusserst selten gebildet. Das Rostocker Exemplar, welches massenhaft junge Sprosse aus Wurzeln bildet, hat bisher niemals fertile Blätter entwickelt. Auch in Lyon befindet sich nach Lachmann¹⁾ ein grosses Exemplar dieser Pflanze, an welchem noch nie Sporenbildung beobachtet wurde.

Es ist meine Aufgabe, zunächst zu untersuchen, welche anatomischen Veränderungen in der Wurzel bei ihrer Umbildung zum Spross vor sich gehen. Nach Erledigung dieser Frage wird es interessant sein, auch über die äusseren Ursachen Näheres zu erfahren. Vorläufig kann ich freilich zur Aetiologie nur wenige Angaben machen, welche sich auf Beobachtungen an todtem Material und einige an lebenden Pflanzen stützen. Ich kann nur sagen, dass die umgebildeten Wurzeln der von mir untersuchten Farnarten immer gesund, gut genährt, ihre Rinde reich an Stärke oder an Schleim (bei *Platyserium*) waren, und dass sie nahe der Oberfläche des Bodens oder ganz auf derselben (*Platyserium*) liegen. Eine spätere Fortsetzung meiner Arbeit wird mir hoffentlich gestatten, auf Grund experimentaler Untersuchungen eingehender die Ursachen der Umbildungserscheinung klarzulegen.

Die Wurzeln der von mir untersuchten Farnarten haben ganz normalen Bau. Bei *Asplenium esculentum* und *Platyserienarten* sind sie diarch gebaut und haben viele zweizeilig gestellte Nebenwurzeln (Fig. 1 und Fig. 2). Bei *Asplenium* bildeten sich grösstentheils die Endungen der Hauptwurzeln um (Fig. 1), aber nicht selten auch die der Nebenwurzeln: manchmal konnte man auf einem Wurzelstück viele Sprosse finden, von denen die einen an der Spitze einer Hauptwurzel, die anderen an der der Nebenwurzeln sassen, manchmal beobachtete man einen Spross nicht am Ende der Wurzel, sondern an ihrer Seite (Fig. 1, *Sp'* und folgende Fig.), wie das zu erklären ist, werde ich weiter unten auseinander zu setzen Gelegenheit haben. Bei *Platyserienarten* waren, wie Fig. 2 (*Pl. aleicorne*) zeigt, die Haupt- und Nebenwurzeln zu Sprossen umgewandelt und bei *P. aleicorne* fanden sich nicht selten eine grosse Anzahl solcher Sprosse dicht bei einander. Bisweilen war aber bei *Pl. aleicorne* und grösstentheils bei anderen *Platyserienarten* auch an einem grösseren

1) L. c. p. 159.

Wurzelstück nur eine einzige Umwandlung zu finden. Die Zahl der Sprosse ist vom Alter der Mutterpflanze abhängig.

Die Wurzeln der beiden Farnarten haben eine tetraedische Scheitelzelle, der Vegetationspunkt ist mit einer gut entwickelten Haube bedeckt. Bei *Platyserium* ist die Scheitelzelle ziemlich tief in das Meristemgewebe der Wurzel eingesenkt. Bei *Asplenium* liegt die Scheitelzelle hoch und tritt aus dem Meristemgewebe der Spitze empor, so dass das Ende der Wurzel zugespitzt ist (Fig. 1), bei *Platyserium* ist es stumpf (Fig. 2), da die Wurzelhaube bei dieser Art etwas weniger entwickelt ist als bei *Asplenium*. Die Oberfläche der Neben- und Hauptwurzeln ist bei *Platyserium* in ihrer ganzen Länge, wie meistens bei epiphytischen Pflanzen, dicht mit braunen Haaren bedeckt (Fig. 2); bei *Asplenium* (Fig. 1), als bei einer Landpflanze, stehen die Haare nur an einer kurzen Strecke des Wurzelendes unweit von ihrer Spitze. Die braunen Haare des *Platyserium* sind ziemlich lang, am Ende bisweilen verzweigt und einige von ihnen stellen eine dünne Röhre dar, welche von Pilzfäden und Conidien überragt ist. Die Wände der Haare sind braun und bestehen aus umgewandelter Cellulose, welche der Wirkung der kochenden Kalilauge und Schwefelsäure widersteht, nur das Ende einiger Haare ist farblos und es besteht aus reiner Cellulose; bisweilen fällt dieses farblose Ende bei dem nächsten Haarwachstum ab und es bildet sich dann eine dünne Röhre. Die jüngsten, dicht an der Wurzelspitze stehenden Haare sind ganz farblos. Man muss annehmen, dass die alten Haare die Function haben, die Wurzel gegen starke Wasserverdunstung und gegen das Austrocknen zu schützen, während die jüngsten Haare das Wasser und die Nährstoffe aus dem Substrat absorbieren. Wahrscheinlicher wird diese Annahme noch durch den Umstand gemacht, dass die Wände der Epidermiszellen weiter rückwärts von der Wurzelspitze ebenfalls incrustirt und zur Wasseraufnahme unfähig gemacht sind.

Von der Pilzinfektion kann ich nur einige Worte sagen. Einige sehr dünne Hyphen des Pilzes, dessen Natur nicht nachgewiesen ist, umschlingen manchmal sehr dicht einige Haare, treten in dieselben ein, entweder durch ihre Oeffnungen oder mit Durchbrechung ihrer Wände. Die Hyphen strecken sich durch die ganze Länge des Haares, manchmal verzweigen sie sich und bilden in einer Epidermiszelle einen Knäuel. Diese Hyphen sind sehr dünn und fein und haben zerstreute glänzende Körper. Nicht selten beobachtet man Conidienbildung dieses Pilzes, welche in der Weise vor sich geht, dass das Ende einer Hyphe Conidien abschnürt, manchmal bilden sich die Conidien auch mitten in einer Hyphe, indem eine Partie derselben anschwillt und sich zu Sporen umbildet. Die Conidien bilden sich massenhaft und eine Epidermiszelle und Haare waren völlig mit derselben erfüllt.

Die Zellen der Wurzelrinde haben incrustirte Cellulosemembranen von gelblicher Farbe, die äusseren sind dunkler als die inneren; auf den porösen Membranen sieht man sehr klar ohne Behandlung mit Reagentien eine Streifung. Die Rinde hat folgenden Bau: ihre erste Schicht besteht aus tafelförmigen Zellen, deren grosser Diameter auf Querschnitten radial gerichtet ist, bei anderen Schichten (4—6) der Rinde ist der grosse Diameter tangential gerichtet. Das Gefässbündel ist von einem gut entwickelten Sklerenchym geschützt. Die sklerenchymatischen Zellen sind dunkelbraun, mit sehr verdickten Wänden und von Porenkanälen durchzogen. Das sklerenchymatische Gewebe bildet im Querschnitt entweder zwei halbmondförmige Platten, welche den Phloëtheilen gegenüber liegen, oder einen vollen Ring. Das diarche Gefässbündel ist mit gut entwickelter Endodermis umringt; auf die Endodermis folgt nach innen zu der Pericikel (oder Protophloëm), welcher beinahe aus drei Schichten Zellen besteht, von denen die der ersten Schicht fast doppelt so gross sind als die der anderen. Das Phloëm besteht aus zwei Partien, welche dem Xylem anliegen. Die mittleren Elemente des Xylems sind bisweilen unverholzt.

Bei *Asplenium* erfahren die Wurzelhaare keine solche Veränderung, wie bei *Platyserium*, und sterben bald ab. Die Rinde besteht aus Zellen von beinahe isodiametrischem Querschnitt; welche in der Mitte der Rinde grösser sind, als an ihren Grenzen. Ihre porösen Membranen sind in den innersten Schichten der Rinde am dicksten, nach aussen zu nehmen sie allmählich an Dicke ab; sie sind braun. Also bildet sich ringsherum um das Gefässbündel eine Röhre von dickwandigen Zellen. Das diarche Gefässbündel hat eine gut entwickelte Endodermis, einen Pericikel, welcher aus zwei Schichten von Zellen besteht, von denen die am Xylem anliegenden kleiner sind als die anderen.

Bei einigen so gebauten Wurzeln tritt zu einer Zeit, unter dem Einfluss noch nicht bekannter Bedingungen eine Veränderung der Theilung der tetraedrischen Scheitelzelle ein, d. h. sie beginnt nur nach drei Richtungen sich zu theilen, die Abgrenzung eines oberen Segmentes, welches zur Bildung der Wurzelhaube nöthig ist, unterbleibt, die Scheitelzelle zeigt also gleiches Verhalten, wie die des Sprosses, die Wurzel bildet sich also direkt in einen Spross um. Das ist das erste Stadium der Umbildung. Die Theilungen in der Scheitelzelle setzen sich in derselben Ordnung fort, aber die Sprosssegmente theilen sich auf andere Weise, als die der Wurzel, und dadurch ist die Grenze zwischen dem Sprosse und der Wurzel leicht zu bestimmen (Fig. 3). Die Sprosssegmente theilen sich durch Wände nach den drei Richtungen des Raumes und es bildet sich also ein Zellkörper, welcher bei *Asplenium* zugespitzt (Fig. 3), bei *Platyserium* (Fig. 4) anfangs etwas vertieft und nachher flach ist. Dieser Zellkörper besteht zuerst aus meristematischem Gewebe, aber schon früh tritt eine Differenzirung derselben ein. Die äusseren Zellen des Zellkörpers

nehmen parenchymatischen Charakter an (Fig. 3, 4), in dem Centrum des Körpers erscheinen langgestreckte Elemente, welche das Gefäßbündel bilden; an der Spitze des Körpers rings um die Scheitelzelle befindet sich meristematisches Gewebe und bei *Platyserium* besteht die erste Schicht desselben aus tafelförmigen Zellen, welche perpendiculär zur Oberfläche angeordnet sind.

Die ersten Stadien der Wurzelumbildung sind ohne Schnitte sehr schwer zu erkennen. Es giebt nur ein Merkmal, und namentlich, wenn die Wurzelspitze sich in einen Spross umgewandelt hat, so verlängert sich die Wurzel nicht mehr so rasch und die Wurzelhaare stehen also näher an der Wurzelspitze, als auf den unveränderten Wurzeln, besonders beobachtet man das bei *Platyserium* (Fig. 2). Nachher, wenn der Zellkörper schon ausgebildet ist, kann man leicht die veränderten Wurzeln von den normalen unterscheiden, da sie an ihrem Ende fast kugelförmig angeschwollen sind (Fig. 1, 2).

Die Haube bleibt ziemlich lange an dem Sprosse hängen, man findet sie noch bei *Asplenium*, wenn schon das erste und zweite Blatt, bei *Platyserium*, wenn schon das Mantelblatt und 1—2 Laubblätter ziemlich entwickelt sind. Am Anfange der Wurzelumbildung theilen sich die jüngsten Segmente der Haube fort, wie bei einer normalen Wurzel (Fig. 3), bei *Platyserium* dauern diese Theilungen länger fort als bei *Asplenium*, da die Haube beim ersteren (Fig. 4) inniger mit der veränderten Wurzelspitze verbunden ist, als bei dem letzteren; bei diesem ist sie nur an ihrem unteren Theile mit der Wurzelspitze verbunden (Fig. 3), bei *Platyserium* dagegen mit ihrer ganzen unteren Fläche (Fig. 4).

Die Anlage des ersten Blattes, des Mantelblattes, bei *Platyserium* tritt sehr früh ein, und sowohl diese Anlagen, als auch der Vegetationspunkt des Sprosses, sind durch gegliederte und kopfförmige drüsige Haare geschützt, bei *Platyserium* finden sich nicht so viele wie bei *Asplenium*, bei *Platyserium* erscheinen zu diesem Zwecke noch so viele Schuppen (Paleae), welche in Spiralen angeordnet sind. Die Anlagen des Blattes, des Haars und der Schuppe sind eine einzige Zelle der meristematischen Oberfläche der Sprossspitze. Sie ragt empor und bei der Blattanlage ist sie viel grösser als bei Haaren und Schuppen. Diese primäre Zelle verhält sich verschieden bei der Blatt-, Haar- und Schuppenbildung; bei der Bildung des ersten Organs theilt sie sich nach drei Richtungen und bildet einen Zellkörper, bei der Haarbildung theilt sie sich nur durch quere Wände und bildet eine Reihe von Zellen, bei Schuppenentwicklung bildet sich eine einschichtige oder bisweilen mehrschichtige Lamelle. Die Schuppenanlagen bei *Platyserium* dringen in die Haube ein (Fig. 4), welche dadurch Zacken bildet und erscheint also eine feste Verbindung der Haube mit dem Sprosse. Deswegen verhält sich die Haube bei weiterem Sprosswachsthum bei *Asplenium* und *Platyserium* verschieden. Bei ersterem

spannt der wachsende Spross die Haube, welche dadurch allmählich abstirbt. Endlich wird dieselbe durch das starke Drängen des Sprosses zersprengt. Es werden dabei entweder einzelne Fetzen gebildet, welche noch einige Zeit lang an der Basis des Sprosses hängen bleiben (Fig. 5, 6), oder aber die Haube reißt mit einem Male an ihrer Anheftungsstelle los und wird in toto abgeworfen. Die junge Sprossanlage wird dort nackt, sie hat schon ein gut entwickeltes erstes Blatt, welches typisch schneckenförmig eingerollt ist und direct am Vegetationspunkte anliegt, sie hat auch die Anlage des zweiten Blattes. Die erste Wurzel durchbricht bald die Rinde des Sprosses, die Anlage dieser Wurzel erscheint sehr früh, gleichzeitig mit der Blattanlage oder vielleicht noch etwas früher. Diese Wurzel verlängert sich rasch und dringt in den Boden ein, fast gleichzeitig mit der ersten Wurzel erscheint die zweite und der Spross entwickelt sich weiter, das erste Blatt entfaltet sich und der Spross kann nun selbständig vegetiren (Fig. 7), sodann bilden sich, wie in gewöhnlichen Fällen, mehr Blätter und Wurzeln aus. Wie schon oben gesagt wurde, können sowohl Haupt- als Nebenwurzeln zu Sprossen umgebildet werden, und daher ist die Lage der Sprosse an der Wurzel verschieden. In einigen Fällen sitzt der Spross ganz am Ende der Wurzel (Fig. 1, 3, 5, 7, 8), in diesen Fällen wächst der Spross anfangs in der Richtung der Wurzel (Fig. 3, 5); aber bald tritt eine geotropische Krümmung ein (Fig. 5, 6, 7, 8). Wenn der Spross auf Hindernisse stösst, wie Steinstücke, Wände des Culturtopfes u. s. w., so nimmt er sehr verschiedene Gestalt an. Ich habe z. B. einen Spross gesehen, bei welchem das schon aufgerollte erste Blatt spiralig gekrümmt war. Der viel länger als gewöhnlich entwickelte Sprosshöcker (erster Zellkörper) war umgebogen und nur der Theil des Sprosses mit dem zweiten und dem dritten Blatte hatte normale Lage und Gestalt. Fig. 8 stellt auch einen Spross dar, welcher auf ein Hinderniss gestossen war. Die umgewandelte Wurzel kann bisweilen Nebenwurzeln entwickeln, die um den Spross herum in der ursprünglichen Richtung der umgebildeten Wurzel weiter wachsen, so dass es bisweilen aussieht, als ob der Spross seitwärts aus der Wurzel hervorgewachsen sei.

Ganz verschieden von diesem Verhalten ist ein anderes Vorkommen von Sprossanlagen, welches man häufig beobachten kann und bei welchem der Spross thatsächlich seitlich an einer Wurzel entspringt. Dieser Umstand findet seine Erklärung dadurch, dass hier eine noch nicht ganz entwickelte Nebenwurzel in einen Spross umgewandelt ist (Fig. 9, 11). Solche Umbildung tritt an Nebenwurzeln entweder ziemlich weit von der Spitze der Hauptwurzel (Fig. 9, 10) oder ganz in der Nähe derselben (Fig. 11) auf. Im letzteren Falle hört die Spitze der Hauptwurzel grösstentheils auf weiter zu wachsen, beim ersten Falle wächst sie gewöhnlich weiter (Fig. 12) und es erscheinen dann neue Nebenwurzeln (Fig. 10), die sich bisweilen ebenfalls in einen Spross umbilden können. Da die in der

ähe stehenden unveränderten Nebenwurzeln bisweilen den entstandenen Spross in dichtem Gewirre umgeben, ist es schwer, sich über die Insertion des letzteren zu orientiren.

In den Fällen, in welchen eine noch nicht entwickelte Nebenwurzel in einen Spross umgewandelt ist, kann häufig der Anschein erweckt werden, als ob hier eine Adventivknospen-Bildung vorläge. Dass das nicht der Fall ist, lässt sich durch anatomische Untersuchung oft sehr schwer feststellen; indess giebt es andere Gründe, welche darthun, dass hier die Umwandlung einer sehr jungen Nebenwurzelanlage stattgefunden hat. Es stehen solche Sprossanlagen stets in der Reihe der unveränderten Nebenwurzeln (Fig. 9, 10, 11), und ferner sehen wir, dass sonst die Umwandlung einer Nebenwurzel in einen Spross in jedem beliebigen Alter der Wurzel eintreten kann. Da fernerhin die Wurzeln bald kurz, bald lang sind, können wir wohl annehmen, dass sich die Sprossanlagen bereits am gebildet haben, wenn die Wurzelspitze noch nicht das Rindengewebe durchbrochen hat.

Da die Wurzelhaube in den ersten Stadien der Sprossentwicklung noch vorhanden ist, sieht man keine äussere Grenze zwischen dem Spross und der Wurzel, erst später kann man sie bestimmen. Das ist dadurch bedingt, dass die Epidermis der Wurzel unterbrochen wird und dass der Sprosshöcker angeschwollen und seine seitliche Oberfläche aus parenchymatischen Zellen gebildet ist (Fig. 5). Die kreisförmige Erhebung, die Lachmann'sche »saillie circulaire«¹⁾, sieht man nur auf ganz entwickeltem Sprosse, wenn die geotropische Krümmung desselben schon eingetreten ist und sieht man das nur selten. An den Längsschnitten erkennt man die Grenze sehr deutlich, sowohl in den der jüngeren Stadien, als wie in den der älteren, da die Rinde und Gefässbündel des Sprosses anderen Bau haben, als die der Wurzel.

Bei *Platyserium* bietet die Wurzelumwandlung nicht solche Mannigfaltigkeiten dar, wie bei *Asplenium*. Hier habe ich niemals eine seitliche Sprossanlage beobachtet. In einen Spross aber können sehr kurze Nebenwurzeln sich umbilden, sie haben schon die Rinde der Abstammwurzel durchbohrt, manchmal liegen sie sehr nahe bei einander, also erscheint eine ganze Reihe von Sprossen (Fig. 2). Die Zahl der Sprosse, welche auf einem Exemplar der Pflanze erscheinen können, ist verschieden. Einige nicht sehr grosse Exemplare in den Marburger Gewächshäusern haben eine ganze Menge Sprosse in den verschiedensten Entwicklungsstadien (Goebel, Pflanzenbiolog. Schild. S. 227). Die Scheitelzelle bei der normalen Wurzel ist, wie schon erwähnt, ziemlich vertieft und der ganze Vegetationspunkt mit der Haube bedeckt. Die Scheitelzelle bleibt auch bei der Wurzelspitzenumbildung einige Zeit vertieft, aber nachher, wenn

1) L. c. p. 160.

die Sprossanlage schon gut entwickelt ist, in der Form eines cylindrischen Höckers (Fig. 4), liegt sie in der platten Scheitelfläche des Höckers. Das Auftreten der Schuppen und ersten Organanlagen am jungen Sprosse, sowie das Verhalten der Wurzelhaube, sind bereits oben geschildert worden. Die Scheitelzelle der umgebildeten Wurzel giebt nach drei Richtungen Segmente ab, die älteren von denen stellen eine rechtwinklig gebogene Tafel dar (Fig. 4). Die Segmente theilen sich nach allen drei Richtungen des Raumes, aber peripherische Zellen sind immer tafelförmig und geben die Anlagen der Schuppen und der Blätter. Die Blätteranlagen und einige Schuppen sind mit drüsigen und verzweigten sternförmigen Haaren bedeckt. Durch die Thätigkeit der Scheitelzelle und durch die der peripherischen Zellen der Segmente wird die Scheitelfläche des Sprosses vergrössert und etwas abgerundet, indem sich die mittlere Partie emporwölbt und die anfangs in gleicher Höhe liegende Randpartien der Scheitelfläche an die Sprossseiten gerückt werden. Die Schuppen, an welchen die Haube festhing, werden durch das Wachstum des Stammscheitels nach abwärts gerückt, die Haube zerreisst und die einzelnen Fetzen derselben werden braun und sterben ab.

Der junge Vegetationspunkt und die jungen Blätter sind sehr gut durch die Schuppen geschützt. Diese Schuppen legen sich dicht aneinander an. Die mehrschichtigen unter ihnen enthalten viele verdickte, braune, sclerenchymatische Zellen, wodurch die Schutzhätigkeit der Schuppen sich vergrössert. Als Schutz des Sprosses spielt ohne Zweifel auch der Schleim eine grosse Rolle, von welchem jede lebende Zelle des Sprosses erfüllt ist.

Sowohl bei *Asplenium* als bei *Platyserium* geht das Gefässbündel der umgebildeten Wurzel direct in den Spross über. Diese Eigenthümlichkeit hält Lachmann¹⁾, welcher die ersten jungen Stadien der Sprossentwicklung nicht beobachtet hat, für den zweifellosen Beweis für die Umbildung der Wurzelspitze in den Spross. Aber seine Beobachtungen über den Gefässbündelübergang sind nicht ausführlich.

Bei den beiden untersuchten Arten ist der Gefässbündelübergang gleichartig. An Querschnittserien sieht man, besonders nach Behandlung mit Phloroglycin und Chlorzinkjod sehr klar diesen Uebergang. Die Strangscheide, welche bei *Asplenium* aus dickwandigen parenchymatischen, bei *Platyserium* aus sclerenchymatischen Zellen besteht, verschwindet allmählig im jungen Sprosse; die Endodermis geht ohne Veränderung in den Spross, der Pericykel wird bei dem Uebergang mehrschichtig. Noch grössere Veränderungen treten in den wichtigsten Theilen des Gefässbündels im Xylem und im Phloëm ein (Fig. 13—17). Das Gefässbündel ist, wie schon oben erwähnt, diarch. Die erste Veränderung besteht

1) L. c. p. 162.

darin, dass das Xylem nicht mehr mit dem Pericykel in Berührung steht, sondern zwischen ihnen enge Phloënzellen erscheinen. Ein grosser Theil des Xylems in der Mitte des Bündels bleibt unverholzt (Fig. 13), dann erscheinen die Xylemelemente rechts und links, indem das Xylem sich in zwei Stücke theilt und eine Drehung macht, in den Raum zwischen den Xylemstücken ragt das Phloëm hinein (Fig. 14, 15) und nachher nimmt das Gefässbündel concentrischen Aufbau an (Fig. 16). Das Phloëm ist auf beiden Seiten des Xylems ausgebildet, in der Mitte des Bündels liegt eine Partie parenchymatischer Zellen, welche bei *Platyserium* bald dunkelbraun werden und absterben. In der weiteren Umbildung, zur Zeit der Erscheinung des ersten Blattes, entsteht aus diesem ringförmigen Gefässbündel allmählich ein hufeisenförmiges (Fig. 17) und später theilt sich dasselbe in zwei Bündel, welche den normalen Charakter des Stammgefässbündels haben. Das Netz des Verlaufes des Gefässbündels im jungen Spross ist dasselbe wie im Stamm. Es kommt vor, dass das Gefässbündel, während es bei dem Uebergange die oben beschriebenen Veränderungen durchläuft, Seitenstränge an Nebenwurzeln abgiebt.

Die Resultate dieser Arbeit sind folgende:

1. Bei *Asplenium esculentum* Pr. und *Platyserienarten* (*P. alpicorne*, *P. stemmaria*, *P. Hilli*, *P. Willinkii* Hr.) kann die Wurzel sich direct in einen Spross umbilden. Diese Umbildung kann in den verschiedenen Altersstadien der Wurzel vor sich gehen.
2. Bei dieser Umbildung wird die Scheitelzelle der Wurzel direct zur Scheitelzelle des Sprosses.
3. Das Gefässbündel geht direct in den Spross über, indem es ähnliche Veränderungen durchläuft, wie im hypocotylen Glied der Embryonen höherer Pflanzen.

Die sichere Nachweisung der ähnlichen Umwandlung der Wurzelspitze in einen Spross hat eine grosse Bedeutung in Betreff der Definition der morphologischen Dignität der Wurzel. Wir kennen jetzt nur wenige Eigenthümlichkeiten, durch welche wir die Wurzel von dem Spross unterscheiden können und in einigen Fällen sind sie nicht constant und absolut und können sich verändern durch einige Einflüsse und die Wurzel kann zum Spross werden. Hier ist zu erwähnen, dass die Angabe von Beijerinck¹⁾, wenn richtig, von grossem Interesse wäre. Er will beobachtet haben, dass bei *Rumex Acetosella* ein junger Spross, welcher aus einer adventiven Knospe der Wurzel entstanden ist, sich in eine Wurzel umbildet. Die Beijerinck'sche Beschreibung dieser Beobachtung und die dazu gegebenen Figuren (Taf. I, Fig. 8, 9, 10 u. s. w.) erweisen indess seine Meinung nicht. Aus den Wurzeln von *Rumex Acetosella* bilden sich viele Nebensprosse und Nebenwurzeln dicht beisammen. So

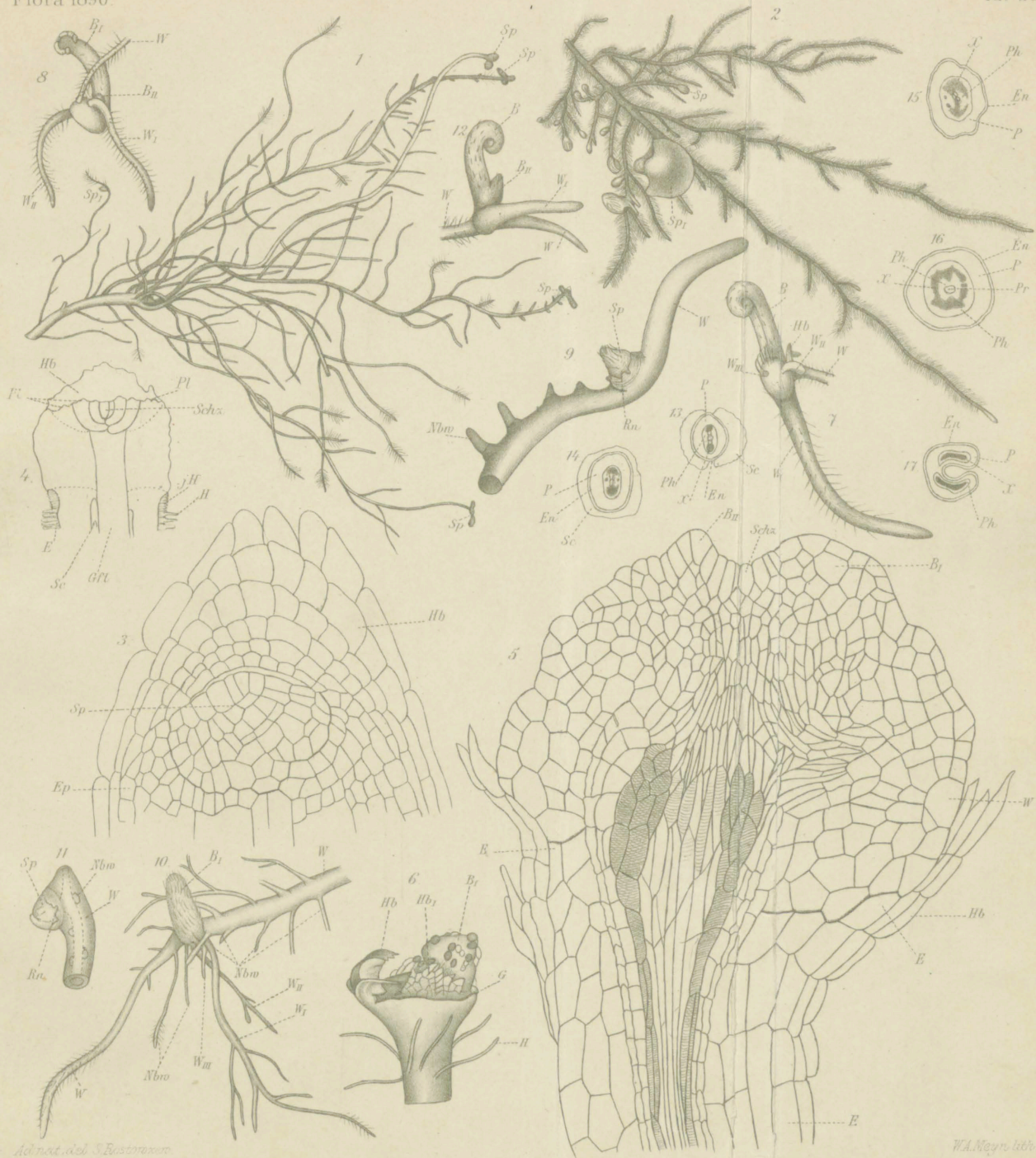
1) L. c. S. 39.

z. B. in Fig. 9 sieht man nicht klar, ob der Theil, den Beijerinck als Vorblatt bezeichnet hat, thatsächlich ein Blatt ist, oder ein Stück von der zerrissenen Rinde. Die Umwandlung einer Sprossanlage in eine Wurzel müsste also erst noch sicher erwiesen werden; bis jetzt ist es nur zweifellos bekannt, dass bei einigen Pflanzen eine Wurzelspitze zum Sprosse werden kann.

Erklärung der Figuren.

Die Buchstaben haben in allen Figuren die gleiche Bedeutung.

- Fig. 1. Ein Stück der Wurzel von *Asplenium esculentum*. Natürliche Grösse. *Sp* = Spross am Ende der Wurzel, *Sp*₁ = an der Seite derselben.
- Fig. 2. Ein Stück der Wurzel von *Platycterium alcicorne* Natürl. Grösse. *Sp*₁ = Spross mit Mantelblatt.
- Fig. 3. Längsschnitt eines jungen Sprosses von *Asplenium esculentum* 180/1. *Ep* = Epidermis der Wurzel, *Hb* = Haube.
- Fig. 4. Längsschnitt eines jungen Sprosses von *Platycterium alcicorne* 100/1. *Pl* = Paleae; *Schz* = Scheitelzelle; *jH* = junge Haare; *H* = Haare; *Gfl.* = Gefässbündel; *Sc* = Sclerenchymischeide. Die obere punktirte Linie = Grenze des Meristems des Sprosses. Die untere punktirte Linie = Grenze des Sprosses und der Wurzel.
- Fig. 5. Längsschnitt eines ziemlich entwickelten Sprosses von *Asplenium esculentum* 260/1. *Schz* = Scheitelzelle des Sprosses; *W*₁ = erste Wurzel des Sprosses; *B*₁ = erstes Blatt, schief geschnitten; *B*₂ = Anlage des zweiten Blattes.
- Fig. 6. Junger Spross von *Asplenium esculentum*. Vergröss. *Hb*₁ = innere Schichte der Haube; *G* = Grenze, an welcher die Haube abgerissen ist.
- Fig. 7. Junger Spross von *Asplenium esculentum* 5/1. *W* = Abstammwurzel; *W*_{1,2,3} = Anlage der dritten Wurzel des Sprosses.
- Fig. 8. Junger Spross von *Asplenium esculentum* 5/1.
- Fig. 9. Ein Stück der Wurzel von *Asplenium esculentum* 10/1. *Nbw* = Nebenwurzel; *Rn* = Rinde.
- Fig. 10, 11. Wurzeln (*W*) von *Asplenium esculentum* mit Sprossen.
- Fig. 12. Junger Spross von *Asplenium esculentum*.
- Fig. 13—17. Querschnitte der Wurzel und des Sprosses bei *Platycterium alcicorne*. *Sc* = Sclerenchymischeide; *En* = Endodermis; *P* = Pericikel; *Ph* = Phloëm; *X* = Xylem; *Pr* = Parenchympartie.



Ad not. del. S. Bostrom

W. Meyn lith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: [73](#)

Autor(en)/Author(s): Rostowzew S.J.

Artikel/Article: [Arbeiten aus dem botanischen Institut zu Marburg. VII. S. Rostowzew: Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. 155-168](#)