© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die sekundären Adventivwurzeln von Dracaena
und der
morphologische Wert der Stigmarien.

Von *Leonhard Lindinger.*

Mit 24 Abbildungen im Text.

Das Vorkommen sekundären Dickenwachstums in den Wurzeln von *Dracaena*-Arten bildet im Verhalten der Monokotylenwurzel eine eigenartige Ausnahme, die auch durch die Tatsache nicht erklärt werden kann, daß die betreffenden *Dracaena*-Arten gewaltige Dimensionen erlangen. Denn wenn man auch von den massigen Erscheinungen mancher Palmen und Pandanen hinsichtlich der andersartigen Stammstruktur dieser Pflanzen ganz absieht, so bleiben doch noch einige Monokotylen übrig, nämlich *Aloë-*, *Cristogucca-* und *Yucca*-Arten, deren Individuen infolge sekundären Dickenwachstums und reicher Verzweigung den Drachenbäumen an Größe und Wuchsform kaum nachstehen, deren Wurzeln also den gleichen Anforderungen gerecht werden müssen, dabei aber des sekundären Dickenwachstums entbehren. Auch bedarf die Angabe einer Einschränkung, daß die Drazänenwurzel sich sekundär zu verdicken, d. h. vermittels eines Meristems in die Dicke zu wachsen vermag. Dieses Meristem ist nämlich nicht ein Besitztum der Wurzeln und ihrer Verzweigungen wie etwa bei den Gymnospermen- und Dikotylenbäumen, sondern es ist in besonderer Weise auf die stammnahen Wurzelteile beschränkt. Nachdem nun auch das Perikambium der Drazänenwurzel, wenigstens in der Jugend, befähigt ist, sich bei der Anlage der normalen Seitenwurzeln in ein Meristem umzuwandeln, fiel es mir auf, daß das Meristem, welches das sekundäre Dickenwachstum der Wurzeln bewirkt, außerhalb der Endodermis aus den dieser benachbarten Schichten der inneren Rinde hervorgeht. Daß es tatsächlich so entsteht, habe ich vor einigen Jahren nachgewiesen [4], und auch Rywosch scheint sich meiner Überzeugung angeschlossen zu haben [9 : 274]. Ich möchte hierbei erwähnen, daß der Ausdruck „innere Rinde" einer Berichtigung bedarf; denn wenn man an der Auffassung festhält, daß der bündelführende Teil in Stamm und Wurzel der Monokotylen zum Zentralzilinder zu rechnen ist, dann müssen auch die Schichten, aus welchen das anfängliche Etagenmeristem entsteht, zum Zentralzilinder gehören, in der Wurzel also auch die Endodermis, „die innerste Rindenschicht"; oder aber man hält an der Deutung der Endodermis als innersten Rindenschicht fest, dann besteht das „Holz",

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wenn ich mich dieser Bezeichnung der Kürze wegen bedienen darf, wenigstens der Wurzel aus zwei Teilen von ganz verschiedenem Wert, erstens aus dem primären von Bündeln durchzogenen Teil, dem aus dem Plerom entstandenen primären Zentralzilinder, zweitens aus dem vom Periblem abzuleitenden Sekundärteil. In Wirklichkeit liegt die Sache so, daß bei den Drazänen Plerom und Periblem nicht streng geschieden sind, daß, um Worte Knys zu gebrauchen, „der von der Endodermis umschlossene Gewebe-Cylinder mit den inneren Partien der Rinde gemeinsame Initialen besitzt" [3 : 761]. Aus praktischen Erwägungen behalte ich die bisherige Bezeichnung dieser Grenzschichten als innere Rinde bei.

Da ich reiches Drazänenmaterial aus dem Hamburger Botanischen Garten zur Verfügung hatte, so gelang es mir, zwischen dem Sekundärzuwachs und der Verzweigungsart der Wurzeln einen Zusammenhang aufzudecken, worüber ich schon vor einiger Zeit kurz und nur die Tatsachen berücksichtigend berichtet habe [5 : 284 f.]. Ich schrieb damals: „Wie schon gesagt worden ist, findet sich die Hauptmasse des sekundären Zuwachses meist auf der oberen, der Außenseite der Wurzeln. Schneidet man nun eine dicke Wurzel durch, so bemerkt man, daß die dem Stamm entspringende Wurzel nach verhältnismäßig kurzer Zeit seitwärts biegt und an Dicke plötzlich beträchtlich abnimmt, daß dagegen eine aus dem Zuwachs adventiv entstandene neue Wurzel in der ursprünglichen Richtung fortwächst. An den kultivirten Pflanzen treten häufig zwei gleichstarke Adventivwurzeln statt einer auf, veranlaßt durch das beim Verpflanzen erfolgende Kürzen der ursprünglichen, dem Stamm entspringenden Wurzeln. An diesen Adventivwurzeln aus Adventivwurzeln bilden sich wieder Adventivwurzeln usw. Der Durchmesser der neuauftretenden Adventivwurzeln ist ohne Zuwachs stets mindestens der gleiche wie der ihrer Ursprungswurzel einschließlich deren Sekundärzuwachs. Die Pflanze ist dadurch in der Lage, mächtige Wurzeln zu bilden, welche an Durchmesser die Stammbasis häufig übertreffen; so besitzen z. B. verhältnismäßig kleine Exemplare von *Dracaena marginata* Wurzeln von der $1^1/_2$fachen Dicke des Stammgrundes. Da sich alle diese Wurzeln in dem Teil, der noch keinen Zuwachs aufweist, in normaler Art reich verzweigen, kommt ein Wurzelsystem zustande, das anscheinend in gar keinem Verhältnis zur vergleichsweise winzigen Blattkrone steht. Äußerlich sind diese neu auftretenden, bisher stets übersehenen Wurzeln daran zu erkennen, daß sie eine dünnere hellere Korkhaut besitzen als der ältere Teil ihrer Ursprungswurzel und daß sie zwischen dem Stamm und den normalen Seitenwurzeln der älteren Wurzeln auftreten, während in normaler Weise die Bildung neuer Seitenwurzeln aus den Adventivwurzeln hinter der fortwachsenden Wurzelspitze stattfindet. Mit der Erkenntnis dieser einzig dastehenden Verzweigung erklären sich auch die häufig zu beachtenden Fälle, daß

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Sekundärzuwachs der Wurzeln auf dem Querschnitt, nicht auf der Außenseite am stärksten entwickelt ist.

Über die Wachstumsweise der baumartigen Drazänen ist ferner zu bemerken, daß nach meinen Beobachtungen zwar alle dem Stamm entspringenden Wurzeln sekundäres Dickenwachstum besitzen, daß aber die zuerst auftretenden Wurzeln von Stecklings- und Keimpflanzen dünn bleiben, keine Adventivwurzeln bilden und, obwohl sie anscheinend sehr lange leben, abgelöst werden von neuen, über ihnen aus dem Stamm entstehenden mächtigen Adventivwurzeln, welche das geschilderte Verhalten zeigen. Diese stellen die dauernden Wurzeln dar, ich konnte wenigstens an keiner der zahlreichen von mir untersuchten Pflanzen eine weitere vom Stamm ausgehende Wurzelbildung beobachten. Daraus, daß die dünneren stammbürtigen Wurzeln die älteren, die dickeren die jüngeren Wurzeln sind, zeigt sich die Übereinstimmung der Drazänen mit den anderen Monokotylen; der Besitz eines aus dauernd erhaltenen Basalgliedern von Wurzeln aufgebauten Wurzelsystems hebt sie aus ihnen heraus."

Seit den damaligen Feststellungen habe ich weiteres Material erhalten, welches meine Anschauungen über diese wurzelbürtigen Adventivwurzeln, für die ich die Bezeichnung sekundäre Adventivwurzeln vorschlage, teils ergänzt, teils aber erheblich erweitert und in mancher Hinsicht etwas verändert hat.

Das Wurzelsystem der Drazänen.

Von älteren, nachweislich aus Samen gezogenen Drazänen habe ich einige *Dracaena draco* untersuchen können. Herr Garteninspektor Funke-Erlangen besitzt einige übermannshohe Exemplare, welche sehr gut bewurzelt sind. Die Stammbasis der Pflanzen, deren eine in Abb. 1 wiedergegeben ist, zeigt die schon früher [4 : 323] von mir gemeldete eigenartige Erscheinung, daß der Stamm durch das Meristem des Sekundärzuwachses nicht gleichmäßig verdickt wird, sondern in einer gewissen Höhe seinen Umfang plötzlich mehr als verdoppelt und hier eine ganze Anzahl Wurzeln aussendet, welche den Anfang des dauernden Wurzelsystems bilden. Was aus dem darunter befindlichen Stammstück mit seinen ganz ansehnlichen Wurzeln geschieht, ist mir unbekannt. Schon Mirbel (1844) hat diese Wuchsweise beobachtet, aber falsch gedeutet, indem er das verhältnismäßig dünn bleibende Stammstück, das er „souche" nennt, für das Gegenstück der Pfahlwurzel der Dikotylen hielt. Wahrscheinlich hat er es sogar als Wurzel selbst aufgefaßt. Daß es leicht eine Pfahlwurzel vortäuschen kann, ist an Abb. 2 gut zu erkennen. Wir sehen hier die für die Monokotylen ohne Meristem bezeichnende Wuchsweise: der Stamm besitzt die Form eines umgekehrten Kegels und die ihm entspringenden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wurzeln sind um so dicker, je jünger sie sind. Man darf aber nicht übersehen, daß bei *Dracaena draco* auch dieser Stammabschnitt die Fähigkeit besitzt, sekundär in die Dicke zu wachsen; man findet in ihm ein wohlentwickeltes Meristem. Er bildet also eine Ausnahme von der durch Schoute festgestellten Erscheinung, daß die meristemführenden Monokotylenstämme infolge des Sekundärzuwachses ihre anfangs umgekehrt kegelförmige Gestalt ins Gegenteil umwandeln.[1]

[1] Die gleiche Ausnahme findet sich bei *Agave stricta*, *Sansevieroa cylindrica* und zwei abessinischen *Aloë*-Arten, deren Bestimmung mir noch nicht möglich war. Sie bilden trotz erheblichen Sekundärzuwachses dauernd umgekehrt kegelförmig bleibende Stämme, wie ich an importirten Exemplaren festgestellt habe.

Abb. 1.
Dracaena draco, unteres Stammende. Durch den oberen, dauernden Wurzelkranz hindurch ist der gleichfalls bewurzelte ältere, dünnere Stammteil sichtbar. Die oberen Wurzeln zeigen mehrfach Längsrisse in der Korkhaut, bewirkt durch das sekundäre Dickenwachstum. Verkl. Originalaufnahme.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sekundäres Dickenwachstum ist nun zwar häufig auch in den Wurzeln dieses dünneren Stammteiles vorhanden, bleibt hier aber stets gering; die aus dem verdickten Stammteil entspringenden Wurzeln zeigen es dagegen in hervorragender Weise. Äußerlich macht es sich dadurch bemerkbar, daß die glatte primäre Korkhaut der Wurzeln der Länge nach aufreißt und durch eine rauhe Korkdecke ersetzt wird; auf der Abb. 1 ist das an mehreren Wurzeln zu sehen.

Die Entstehung des Meristems aus den inneren Rindenschichten läßt Abb. 3 einwandfrei erkennen; die Abbildung stellt einen Querschnitt durch eine Wurzel von *Dracaena draco* dar, welche ich durch die freund-

Abb. 2.
Dracaena draco, unteres Stammende. Die Wurzeln sind zum Teil entfernt, um die plötzliche Verdickung des Stammes an der Austrittsstelle der bleibenden Wurzeln besser erkennen zu lassen. Der untere Stammteil, Mirbels „souche", ist umgekehrt kegelförmig. Verkl. Originalaufnahme.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

liche Vermittlung des deutschen Konsuls in Santa Cruz de Tenerife, Herrn J. Ahlers, von Herrn Dr. O. Burchard aus Orotava erhalten habe. Übereinstimmend mit meinen früheren Angaben [4] ist das Perikambium verholzt, der Zuwachs wird durch die unversehrte Endodermis gegen den Zentralzilinder abgegrenzt.

Über das spätere Verhalten des Zuwachses in den Wurzeln des kanarischen Drachenbaums ist mir nichts Sicheres bekannt, weil das mir zu Gebot stehende Material zu jung ist; aus Abbildungen, besonders aus der von Schenk [10] mitgeteilten Tafel, welche den Stammfuß des Drachenbaums von Icod wiedergibt, habe ich entnommen, daß an den aus dem Stamm hervorgegangenen Wurzeln nach einiger Zeit mächtige Verzweigungen in Stammnähe entstehen, häufig in der Zweizahl: ein Verhalten, wie es andere *Dracaena*-Arten in der Kultur aufweisen und das wohl hier wie dort als gleiche Erscheinung zu betrachten ist. Ich werde darauf bei den gleich zu erörternden Bewurzelungsverhältnissen dieser anderen Arten zu sprechen kommen.

Im Gegensatz zu *Dracaena draco* besitzen die in unseren Gewächs-

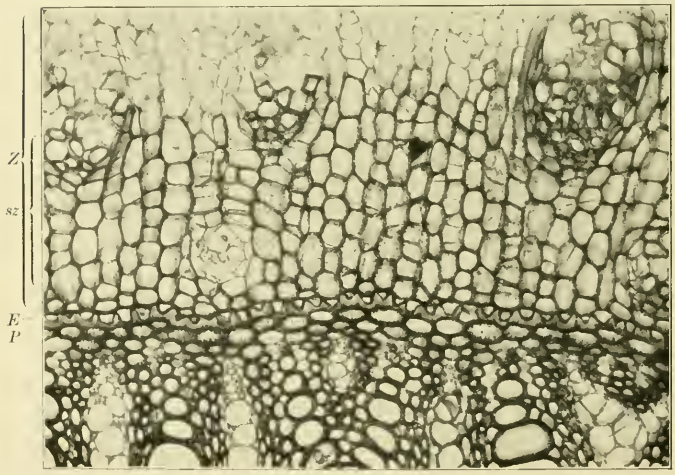

Abb. 3.
Dracaena draco. Wurzel aus Orotava, Teil eines Querschnittes. Perikambium (*P*) verholzt, Endodermis (*E*) geschlossen, Zuwachs (*Z*) „rindenbürtig". Innerhalb des schon verholzten Zuwachsteils (*sz*) ein unfertiges Gefäßbündel. Äußerer Teil des Zuwachses noch unverholzt. × 93. Originalaufnahme.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

häusern gezogenen anderen baumförmigen *Dracaena*-Arten eine ziemliche geringe Wurzelzahl, soweit die vom Stamm ausgehenden Wurzeln in Betracht kommen. Nun werden diese Arten wohl nur selten aus Samen gezogen, um so mehr aber durch Stecklinge verjüngt und vermehrt. Die von mir untersuchten Pflanzen waren alle dieser Entstehung. Man kann daher einwenden, die an ihnen beobachteten Verhältnisse seien aus diesem Grund andere wie an Pflanzen, welche aus Samen herangezogen wurden. Die eine Beobachtung, daß alle Pflanzen, welche ich untersuchen konnte, innerhalb der Art gleichbleibende Bewurzelungsverhältnisse aufwiesen, läßt den Einwand als hinfällig erkennen. Schließlich muß ja bei Pflanzen, welche keine Pfahlwurzel, sondern Adventivwurzeln besitzen, die Bewurzelung stets dieselben, der Art eigenen Verhältnisse zeigen, ganz gleich, ob ein Steckling oder ein Sämling vorliegt. Nur in einem Punkt und nur an jüngeren Pflanzen ließ sich mitunter eine Abweichung von dem

Abb. 4.
Dracaena umbraculifera, Stammbasis mit fünf dicken und drei dünnen Wurzeln; die dünnen Wurzeln sind die vom Kopfsteckling zuerst gebildeten. Die dicken, bleibenden Wurzeln sind nicht genau gleichzeitig gebildet worden, eine bricht soeben durch.
Verkl. Originalaufnahme.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verhalten feststellen, das die Art durchschnittlich zeigte. Wenn nämlich ein sogenannter Kopfsteckling von einem sehr kräftigen Individuum gemacht worden war, fanden sich mehr stammbürtige dicke Wurzeln als bei anderen, schwächeren Individuen der gleichen Art. Mit zunehmendem Alter der Pflanze glich sich jedoch dieser Unterschied stets wieder aus, indem einige Wurzeln stationär blieben, andere das Übergewicht erlangten, so daß schließlich die Stammbasis das für die Art bezeichnende Bild bot.

Die mir zugänglichen, wie gesagt, aus Stecklingen hervorgegangenen Pflanzen schlossen sich im Auftreten der zum dauernden Wurzelsystem bestimmten Wurzeln eng an die aus Samen gezogenen *Dracaena draco* an, nur war bei ihnen der schwachwüchsige, in Abb. 2 dargestellte Stammteil bis zum Verschwinden gekürzt, man vergleiche dazu die Abbildungen 4 bis 6. Ein Kopfsteckling von *Dracaena umbraculifera* (Abb. 4) hatte im ersten Jahr drei dünne Wurzeln gebildet, welche inmitten der mächtigen Wurzeln des zweiten Jahres zu sehen sind; die stärkste der letzteren will sich gerade entwickeln. Die nächsten Abbildungen lassen noch größere Unterschiede zwischen den ersten und den bleibenden Wurzeln

Abb. 5.
Dracaena reflexa. Stammbasis eines Stecklings, der zuerst einige dünne, reichverzweigte, dann eine mächtige Wurzel gebildet hat. Diese besitzt schon Zuwachs, hat zwei normale Seitenwurzeln gebildet und zwei Adventivwurzeln (*a* und a_1) angelegt.
Nat. Größe. Originalaufnahme.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erkennen. Von letzteren ist erst eine vorhanden, sie übertrifft aber an Dicke sogar den Stamm. Die Pflanze der Abb. 5 und 6 ist *Dracaena reflexa;* um Verwechslungen zu vermeiden, sei bemerkt, daß es die Art ist, bei der Wright das Dickenwachstum der Wurzeln untersucht hat [vergl. 4].

Über das Verhalten dieser mächtigen Wurzeln geben die beiden folgenden Abbildungen (7 und 8) Aufschluß; sie stellen eine dieser Wurzeln mit einigen Verzweigungen dar, die Art ist *Dracaena marginata.* Man bemerkt, daß von dem kurzen oberen Stück eine ungefähr gleichdicke Wurzel seitlich abzweigt, welche sich später nach innen umbiegt und anscheinend zwei weitere Seitenwurzeln aussendet. Der Längsschnitt durch dieses Wurzelsystem (Abb. 8) erklärt es aber wesentlich anders. Vorher muß noch bemerkt werden, daß die feineren Verzweigungen der dünneren Wurzeln mit dem größten Teil dieser selbst entfernt worden sind, um ein einfacheres Bild zu erhalten. Zunächst erkennt man also, daß der in Abb. 7 sichtbare nach unten laufende Wurzelrest nicht die Fortsetzung der ältesten Wurzel ist. Diese ist vielmehr schräg durchschnitten, der Fortsatz ist ein Teil einer aus dem angegebenen Grund entfernten Wurzel, die ebenso wie die erhalten gebliebene eine aus dem Sekundärzuwachs hervorgegangene Adventivwurzel ist. Der hier „rindenbürtige" Zuwachs ist unterhalb der Abzweigung der Adventivwurzeln nur

Abb. 6.
Dracaena reflexa, dasselbe im Längsschnitt. Originalaufnahme.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

noch in ganz geringem Maß vorhanden, sein Hauptteil wird bei der Wurzelbildung aufgebraucht. Diese Adventivwurzel nun hat zwei dünnere Seitenwurzeln gebildet, über diesen aber eine neue mächtige Adventivwurzel, welche ebenfalls aus dem Zuwachs hervorgegangen ist. Sie ist am unteren Ende abgeschnitten und hat hier wieder zwei Seitenwurzeln aus dem Perikambium entsandt, über diesen abermals eine dicke Wurzel, welche ebenfalls als Adventivwurzel zu bezeichnen ist. Gerade dieses Material hat mir aber den Aufschluß über den Grund der sich widersprechenden Angaben über die Entstehung des Meristems in der Drazänenwurzel geliefert. Als die zweitgeschilderte Adventivwurzel beim Verpflanzen gekürzt wurde, waren ihre Gewebe noch nicht ausgebildet, die Endodermis war noch nicht geschlossen und das Perikambium noch unverholzt, seine Zellen alle in teilungsfähigem Zustand. Die Folge war, daß das Meristem nach dem Entstehungsort der letzten Adventivwurzel des beschriebenen Wurzelsystems zu aus dem Perikambium hervorging, die Endodermis teilweise überhaupt nicht in der ihr eigenen Weise gebildet wurde; ich konnte in diesem Wurzelstück alle die von früheren Autoren (vergl. 4) gemachten Beobachtungen feststellen. Darüber werde

Abb. 7.
Dracaena marginata.
Wurzel mit Adventivwurzeln.
Verkl. Originalaufnahme.

Abb. 8.
Dracaena marginata, dasselbe im Längsschnitt, die älteste Wurzel (*a*) schräg durchschnitten. *b*, *d*, *e* Adventivwurzeln. *g* ebenso, aber erst im Entstehen, *c* Seitenwurzeln der Adventivwurzel *b*, *f* solche von *d*. Verkl. Originalaufnahme.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ich später einmal ausführlich berichten. Das, was uns heute am meisten interessirt, ist das Vorhandensein der Adventivwurzeln, welche ihren Ursprung aus anderen Wurzeln nehmen. Ich fasse sie alle, auch die scheinbar aus Teilungen des Perikambiums hervorgegangenen, als Adventivwurzeln auf, denn einmal entstehen sie regelmäßig hinter den normalen perikambialen Seitenwurzeln, zwischen diesen und dem Ursprung der nächstälteren starken Wurzel, und dann sind die Teilungen, aus denen sie hervorgehen, nur ein Teil eines zusammenhängenden Meristembezirks, der sich über den ganzen älteren Wurzelteil erstreckt und hier allmählich in das „rindenbürtige" Meristem übergeht, während bei normalen Seitenwurzeln das Perikambium nur ein lokal eng begrenztes Meristem erzeugt. Außerdem entstehen diese Adventivwurzeln oft so, daß sie gleichzeitig einer starken Wurzel und einer von dieser entspringenden Seitenwurzel angegliedert

Abb. 9—12.
Dracaena fragrans. Stammbasis mit drei bleibenden Wurzeln (eine davon abgesägt), von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sind. Die Endodermis kommt übrigens häufig auch dann zur Ausbildung, wenn infolge frühzeitigen Kürzens der Wurzeln in den embryonalen äußeren Schichten des Zentralzylinders, deren eine das Perikambium bilden sollte, lebhafte Teilungen eingetreten waren; sie findet sich dann inmitten der Neubildungen. Nicht selten jedoch unterbleibt die bezeichnende Verdickung ihrer Zellwände vollkommen, und auch anders ist sie nicht nachweisbar; wir haben also dann Wurzeln, welche durch einen äußeren Eingriff ihre normale Struktur aufgegeben haben, ein experimenteller Nachweis für die morphologische Gleichheit der inneren Rindenschichten und des Perikambiums. Einen weiteren Beweis dafür habe ich in den Wurzeln einer alten *Dracaena umbraculifera* gefunden, die mir jüngst Herr Professor E. Zacharias in liebenswürdigster Weise zur Untersuchung überlassen hatte. Hier hatten die Basalteile der starken stammbürtigen

Abb. 10.

verschiedenen Seiten. Man sieht deutlich die plötzliche Dickenabnahme der jeweils mittleren Wurzel unterhalb der Ursprungsstelle der sekundären Adventivwurzeln, bemerkens-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Adventivwurzeln überhaupt keine Endodermis gebildet, auch der sonst im äußeren Teil des primären Zentralzilinders zu findende Kreis dicht gedrängter, teilweise verschmolzener Gefäßbündel war nicht vorhanden, die Bündel standen hier wohl etwas dichter, berührten sich aber nicht; darauf folgte im allmählichen Übergang ein mächtiger Zuwachsteil, aus dem einige sehr starke sekundäre Adventivwurzeln entsprangen. Die normalen Seitenwurzeln, welche etwas stammferner vorhanden waren, gingen aus geringen Zuwachszonen hervor, welche die für Seitenwurzeln bezeichnende lokale Förderung zeigten, aber untereinander zusammenhingen. Im stammfernen Teil der Wurzel war die Endodermis vorhanden. Schon eine theoretische Betrachtung stellt die adventive Entstehung der starken Verzweigungen der basalen Teile der stammbürtigen Wurzeln außer Zweifel. Bei dem etagenförmigen Fort-

Abb. 11.

wert sind die an der hellen Farbe kenntlichen ganz jungen, dicken Adventivwurzeln, welche aus dem dicken Wurzelteil entspringen. In Abb. 10 und 11 sind zwischen den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schreiten des Meristems von innen nach außen müssen bei dem sehr beträchtlichen Zuwachs der genannten Teile schon längst Schichten der inneren Rinde meristematisch geworden sein, also können die fraglichen Wurzeln nicht aus dem Perikambium bezw. aus Zellen, welche aus einer als Perikambium zu bezeichnenden Zellschicht entstanden sind, hervorgegangen sein, nachdem gerade auch die äußersten der vorhandenen Zuwachsschichten zum Aufbau der neuen Wurzel verwandt werden. Näher kann ich mich, wie bereits gesagt, hier auf diese Verhältnisse nicht einlassen.

An einem ziemlich alten Exemplar von *Dracaena fragrans*, das ich vor kurzem erhalten hatte, waren diese Adventivwurzeln in großer Zahl vorhanden. Der Stammbasis entsprangen drei dicke Wurzeln, welche sich in kurzer Entfernung vom Stamm in mehrere dünnere auflösten (Abb. 9—12). Der Durchmesser des Stammes betrug an der auf Abb. 10 sichtbaren

Abb. 12.

dicken Wurzelbasen einige ältere dünne, stammbürtige Wurzelreste sichtbar. Verkl. Originalaufnahmen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

überwallten Wundstelle 5 cm. Zwei dieser Wurzeln (Abb. 11 und 12) waren dreiteilig, rechts und links von einer dünnen Wurzel entsprang je eine mehrfach dickere. Eine der dem Stamm entspringenden Wurzeln fehlt (Abb. 9), sie hatte ich vor etwa zehn Monaten absägen lassen, um zu erfahren, ob sie Adventivsprosse treiben würde; um sicherer zu gehen, hatte ich sie im Topf belassen. Den Erfolg zeigt Abb. 13. Auch diese Wurzel hatte zwei starke Verzweigungen getrieben, während sie selbst unterhalb derselben, also apikal, dünn geblieben war; der Rest dieses dünnen Teils ist bei a zu bemerken. Daß es sich bei diesen dicken Wurzelbasen tatsächlich um Wurzeln handelt, das kann man an Abb. 14 sicher feststellen; hier ist der kleine dunkle, exzentrisch gelegene Kreis der

Abb. 13.
Dracaena fragrans, die abgetrennte Adventivwurzel (vergl. Abb. 9), welche einen Adventivsproß getrieben hat. Die Fortsetzung des Wurzelteils a ist a_1, b und b_1 sind sekundäre Adventivwurzeln, die anderen Wurzeln sind perikambiale Seitenwurzeln.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

primäre Zentralzilinder, die Hauptmasse wird vom sekundären Zuwachs gebildet. Auf Abb. 15, einem Längsschnitt durch die gleiche Wurzel, sehen wir, wie die eigentliche Wurzel plötzlich ganz dünn wird, während der Zuwachs sich in eine mächtige Adventivwurzel fortsetzt; die zweite ist weggeschnitten und nur ihr Ansatz zum Teil noch sichtbar. Auch einige noch ganz junge Adventivwurzeln, durch ihre weiße Farbe kenntlich, sind auf den Abbildungen 9—12 zu bemerken.

Interessante Verhältnisse bietet der Anschluß dieser Adventivwurzeln an die Wurzeln, denen sie entspringen, insofern als sie, im Zentralzilinder Gefäße führend, einem Gewebe entstammen, das solche nicht besitzt. Es würde jedoch zu weit führen, näher darauf einzugehen. Eines sei aber noch erwähnt. Wenn innerhalb der Strecke, über die sich der geförderte Sekundärzuwachs erstreckt, eine normale (perikambiale) Seitenwurzel vorhanden ist, so zeigt auch sie Sekundärzuwachs, aber nur in geringem Grad.

Fragen wir uns nun nach dem Erfolg dieser Bewurzelungsweise. Ich habe mich früher [4 : 323] folgendermaßen über die mutmaßliche Bedeutung des einseitig angeordneten Zuwachses geäußert: „Berücksichtigt man, daß *Dracaena* im Vergleich zu anderen Monokotylenbäumen nur wenige Wurzeln besitzt, daß Stamm und Blattkrone immer schwerer darauf lasten, je höher sie emporstreben, daß vollends durch die Verzweigung des Stammes der Druck ganz bedeutend zunimmt, so werden die Wurzeln durch die angegebene Struktur auf die einfachste Weise instand gesetzt, den an sie gestellten Anforderungen nachzukommen. Die Haupt-

Abb. 14.
Dracaena fragrans. Basis der auf Abb. 9 rechts befindlichen Wurzel, quer durchschnitten. Durchmesser in der Pfeilrichtung 6 cm. Der dunkle Kreis ist der primäre Zentralzilinder, der mächtige Zuwachs ist nach außen gerichtet. Originalaufnahme.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

masse des Zuwachses wird direkt in die Druckrichtung gelegt und der ganze Zuwachs wie ein Schutz auf den Zentralzilinder gestellt. Auf solche Weise entsteht ein biegungsfestes Gerüst, das sich, nach allen Seiten ausgreifend, langsam vergrößert, wohl in gewissem Verhältnis zur Zunahme der Krone."

Diese Ansicht kann ich nicht mehr aufrecht erhalten. Ich habe ja schon eingangs darauf hingewiesen, daß es noch andere Monokotylenbäume des Drachenbaumtypus gibt, deren Wurzeln nicht befähigt sind, in die Dicke zu wachsen, und trotzdem den Stamm mitsamt dem stets wachsenden Gewicht der Blattkrone aufrecht festhalten. Auch ist die Hauptmasse des Zuwachses der Drazänenwurzel durchaus nicht immer direkt in die Druckrichtung gelegt (vergl. Abb. 14). Gleichwohl mag ja der Zuwachs die Wurzeln mechanisch verstärken, das ist nicht abzuleugnen, zumal der sekundäre „Holz"körper sehr fest ist, weil das Parenchym zwischen den Bündeln verholzt. Wohl aber gewährleistet die geschilderte Art der Wurzelbildung eine bessere Ausnützung des Bodens. Die Drazänenwurzeln verzweigen sich in hohem Grad, übereinstimmend mit den Wurzeln vieler anderen Monokotylen und entgegen der landläufigen Ansicht über die Monokotylenwurzel — man vergleiche dazu Abb. 16, welche die Spitzen von Seitenwurzeln 3. Ordnung mit ihren Auszweigungen bei *Dracaena umbraculifera* zeigt —; durch das Fehlen eines allen Wurzeln gemeinsamen Meristems ist aber der Moment bestimmt, in dem die Wurzeln infolge des Unvermögens, die Leitungsbahnen zu vermehren, die Pflanze nicht mehr genügend ernähren können. Warum nun bei *Dracaena* nicht wie bei anderen Monokotylen neue Wurzeln aus der Stammbasis, sondern

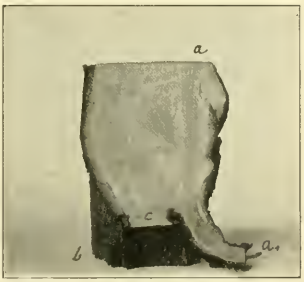

Abb. 15.

Dracaena fragrans, dasselbe im Längsschnitt. Fortsetzung von *a* ist a_1, die scheinbare Fortsetzung *b* wird durch eine sekundäre Adventivwurzel gebildet; eine zweite derartige Wurzel, von *b* entspringend, ist in Resten bei *c* zu sehen. Durchmesser bei *a* 4 cm. Originalaufnahme.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aus dem Zuwachs der Wurzeln selbst gebildet werden, entzieht sich zurzeit der Erklärung. An sich bedeutet es ja nichts Ungewöhnliches, denn die Adventivwurzeln gehen bei *Dracaena* stets aus dem Meristem des sogenannten Sekundärzuwachses hervor, also ist auch die Tatsache, daß sich Gefäße an Tracheiden anschließen, nichts Neues. Diese sekundären Adventivwurzeln weichen nun in ihrer Wachstumsrichtung stets etwas von derjenigen ihrer Mutterwurzeln ab und erschließen der Pflanze neue Bodenräume, ein Vorgang, der sicherlich mit der Langlebigkeit der Wurzeln und dem raschen Wachstum der Pflanzen im Zusammenhang steht.

Ich möchte noch kurz die Frage streifen, ob die Fähigkeit der Wurzeln, durch ein aus der „inneren Rinde" hervorgehendes Meristem sekundär in die Dicke zu wachsen, als Neuerwerbung der Drazänen zu betrachten ist oder nicht. Die Tatsache, daß sie sich bei keiner weiteren Monokotylengattung findet[1], würde einer Bejahung der Frage günstig sein. Ich habe jedoch schon vor mehreren Jahren darauf hingewiesen, daß die Bildung einer Außenscheide in den Wurzeln zahlreicher Monokotylen eng zusammenhängt mit einer meristematischen Tätigkeit der inneren Rindenschichten [4 : 346]. Die Adventivverzweigung der Drazänenwurzel

[1] Ob sich vielleicht ein ähnliches Dickenwachstum in den dicken Wurzeln der Gattung *Samuela* findet, ist mir zurzeit noch nicht bekannt, da die zwei von mir beobachteten Exemplare von *S. carnerosana* noch zu jung sind. Ein Rhizom wie *Yucca* hat die Art, von der ich früher ein Exemplar als *Yucca baccata* abgebildet habe [5 : 290], noch nicht gebildet.

Abb. 16.
Dracaena umbraculifera, zurzeit letzte Auszweigungen noch wachsender Seitenwurzeln 3. Ordnung. Wenig verkl. Originalaufnahme.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dürfte deshalb eher als eine ursprüngliche Wuchsform aufzufassen sein, die in der Gegenwart vereinzelt dasteht. Für das hohe Alter dieser Wuchsform spricht dagegen ihr anscheinend sicheres Vorhandensein bei den Lepidophyten.

Der morphologische Wert der Stigmarien.

Die als die unterirdischen Organe von Lepidophyten erkannten, als *Stigmaria* bezeichneten Fossilreste sind ihrer morphologischen Bedeutung nach immer noch strittig. In neuerer Zeit haben sich Solms-Laubach [13 : XII. Abschnitt] und Potonié [8 : 209 ff.] ausführlich mit ihnen beschäftigt. Besonders Solms-Laubach hat alle Ansichten über ihre Natur eingehend erörtert. Man hält sie bald für unterirdische Achsen, bald für morphologische Mittelwerte zwischen Achse und Wurzel; letzteres hauptsächlich aus dem Grund, weil ihre Auszweigungen, die sogenannten Appendices, nicht in Längsreihen stehen wie sonst die Wurzeln, sondern in der Quincunx und bis dicht an die Spitze der Stigmaria-„Gabeläste" vorhanden sind, während die Wurzeln ihre Verzweigungen gewöhnlich erst aus etwas älteren Teilen hervorgehen lassen.

Man hat daher in den Appendices auch Blätter zu erblicken vermeint. Gegen diese Auffassung spricht das auch von Potonié [8 : 242] betonte Vorkommen der Stigmarianarben (Reste der Appendices) an einwandfreien Stämmen von *Sigillaria brardii*. Potonié bemerkt dazu (l.c.): „Ich halte sie für Stigmarianarben, die sich an umgestürzten, noch lebenskräftigen Stämmen durch den Reiz der Bodenfeuchtigkeit entwickelt haben, ebenso wie sich bei lebenden Pflanzen oftmals Adventivwurzeln, und zwar an morphologisch genau den gleichen Orten, also unter den Narben von Laubblättern, entwickeln können." Dafür, daß die Appendices als echte Wurzeln zu betrachten sind, lassen sich noch mehr Gründe anführen. Einmal entstehen sie endogen, wie ich an den Querschliffen, deren Untersuchung mir Herr Professor Rothpletz-München in liebenswürdigem Entgegenkommen gestattete, einwandfrei feststellen konnte; sie durchbrechen die äußeren Stigmariateile genau in derselben Weise wie es jede normale Wurzel mit ihrem Mutterorgan macht — endogen entstehende Blätter sind dagegen nicht bekannt; zweitens zeigen sie die gleiche Einschnürung unmittelbar nach ihrem Hervortreten, die man an fleischigen, dicken Monokotylen-, Cycadeen- und Marattiazeenwurzeln bemerkt; drittens stehen sie bei den als *Pleuromeia* bekannten Resten in Längszeilen[1].

[1] *Pleuromeia* hat übrigens, wenn man vom völlig verschiedenen inneren Bau absieht und nur die Form der wurzeltragenden Stammbasis zum Vergleich heranzieht, ein genaues Gegenstück in der Stammbasis der baumförmigen *Aloë*-Arten. Dort wie hier stehen die Wurzeln auf Vorwölbungen des Stammgrundes, welche durch eine mit der Lokalisation der Adventivwurzeln zusammenhängende vermehrte Meristemtätigkeit entstehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die endogene Entstehung ist schon dadurch bewiesen, daß die Stigmarianarben auch von solchen Resten, welchen die Rinde, zum mindesten aber die äußere Decke, fehlt, außer dem Bündel noch den Rindenteil der Appendices erkennen lassen, wogegen nur das Gefäßbündel vorhanden sein könnte, falls es sich um Blätter handelte. Die Wurzelnatur der Appendices dürfte demnach außer Zweifel stehen. Auf das schon erwähnte Vorhandensein der Appendices bis an die Stigmariaspitze, über der sie sich zusammenneigen ähnlich Blattanlagen über einem Sproßscheitel [13 : 276], werde ich noch zurückkommen.

Die Stigmarien selbst deutet Potonié „in morphologischer Hinsicht als Zwischenbildungen zwischen Stengel- und Wurzelorganen" [8 : 214]. Aus seinen weiteren Worten über die fraglichen Gebilde geht hervor, daß er darunter Achsen versteht, welche nur Wurzeln tragen; ganz klar scheint er sich über ihre Mittelstellung nicht zu sein, denn er bezeichnet sie dann wieder als Achsen. Über das Vorkommen von sogenannten Zwischenbildungen zwischen Achse und Wurzel ist man sich nicht einig, nach Potonié muß man sie als möglich annehmen, „wenn man sich nicht in starken Widerspruch mit der Descendenz-Theorie setzen will." [8 : 214]. Man sollte fast glauben, daß man in der Hinsicht nicht nur diesen einen Widerspruch kennt. Außerdem ist das eine eine Theorie und das andere nicht bewiesen. Göbel hat freilich angenommen, daß die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen solche morphologischen Zwischenwerte darstellen [1][1]. Für einen Teil der von Göbel als morphologisch gleichwertig angenommenen Knollen habe ich aber nachweisen können, daß es sich dabei um echte Wurzeln handelt, welche nur eine physiologische Änderung erfahren haben [6]. Und was die anderen Dioscoreazeenknollen betrifft, so handelt es sich dabei um unzweifelhafte Achsenorgane. Hinsichtlich *Testudinaria* möchte ich auf Schlechtendals Bemerkungen über die nahverwandte mexikanische Art verweisen (nach Schl. vielleicht *Dioscorea macrophylla*). „Merkwürdig erscheint", sagt Schlechtendal, „bei dieser *Dioscorea* die Ausbildung des Mittelstocks, der dem von H. Mohl so sorgfältig beschriebenen von *Tamus* oder richtiger *Dioscorea Elephantipes* vom Cap so sehr gleicht. Es ist dies aber keine vereinzelte Erscheinung, welche sich nur bei diesen beiden Pflanzen zeigt, sie kommt bei vielen anderen Arten vor, und was man fleischige Wurzel bezeichnet hat, möchte auch wohl nur ein fleischiges Rhizom sein, welches in Stücke geschnitten, neue Pflanzen gibt.

Die jüngsten Pflanzen, welche wir erhielten, hatten einen konischen, etwa 3—4 Lin. im Durchmesser haltenden Mittelstock, von dessen unterer Fläche in der Mitte die stärkere Primärwurzel, von dessen Rande besonders,

[1] Worsdell bemerkt dazu: „It is very unlikely that organs intermediate between shoot and root can exist in Nature" [15 : 14].

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aber auch einzeln von den Seitenflächen des Kegels feinere Wurzeln abgehen; von der Spitze desselben erheben sich entweder nur einzelne Blätter,[1] neben welchen man einige spitze Schuppen bemerkt, oder ein oder zwei Stengel" [11 : 891].

Nun bildet eben das Fehlen der Blätter bezw. Blattnarben den Hauptgrund, weshalb man diese Dioscoreazeenknollen als Mittelbildungen betrachtet. Auch die Wurzelträger der Selaginellen und die Ausläufer von *Nephrolepis*[2], mit denen sich Velenovský beschäftigt hat, gehören hierher, ebenso die Ausläufer von *Saxifraga cotyledon*, welche an der Spitze eine Rosette bilden, selbst aber blattlos sind [12 : 585], desgleichen die Rhizomäste von *Gloriosa* [7 : 193], von denen Velenovský sagt: „Wenn wir eine weitere Umschau in der Pflanzenwelt halten würden, so möchten wir finden, daß diese Achsenarme den Wurzel- und Achsenträgern bei den Gefäßkryptogamen gleichkommen" [14 : 662]. Gerade bei *Gloriosa* liegt aber weiter nichts vor als die allen Monokotylen eigene Verzweigungsart durch mehrere (meist zwei) sich gleich stark entwickelnde Seitenknospen, die Arme sind nichts anderes als Achsen, wie gelegentlich auf ihnen vorkommende Blattnarben

[1] Von mir gesperrt. Lindgr.

[2] Sperlich spricht sie als Sprosse an (Flora XCVI, 1906).

Abb. 17.
Gloriosa sp., zweiarmiges Rhizom einer importirten Pflanze. Am längeren Schenkel eine endständige Knospe, am kürzeren bei *b* eine Blattnarbe, *a* die Narbe des vorjährigen Laubstengels. Verkl. Originalaufnahme.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

beweisen. Ich konnte jüngst ein solches Rhizom im Bild festhalten (Abb. 17). Freilich kann man auch dann die Achsen noch als zweierlei erklären, entweder als Achsen, an denen die Blattnarben für gewöhnlich spurlos verschwunden sind, oder als ein einziges (erstes) Internodium, an dem naturgemäß kein Blatt vorhanden sein kann. Solche blattlosen Achsenorgane, die als ein langes Internodium aufgefaßt werden müssen, sind die Blütenschäfte vieler Amaryllidazeen: bei *Crinum moorei* werden sie oft über 1 m lang. Es liegt aber durchaus kein Grund vor, gleich ein neues Organ zu konstruiren, wenn auch zugegeben werden muß, daß Fälle wie der in Abb. 17 selten zur Beobachtung gelangen, die Deutung deshalb nicht immer leicht ist. Daß es tatsächlich Achsen gibt, welche sich wie Wurzeln verhalten, allerdings immer noch Blattnarben (wenigstens im jüngsten Teil) bezw. Schuppenblätter erkennen lassen,

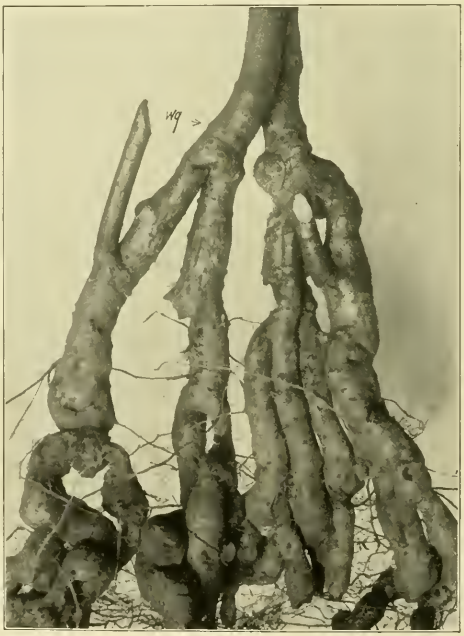

Abb. 18.
Cordyline congesta. Stammbasis mit Stolonen. Bei *wq* Wurzel in Quincunxstellung. Verkl.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zeigt Abb. 18, die ich einer früheren Untersuchung entnehme [5 : 287]. Die Abbildung zeigt die positiv geotropen Stolonen von *Cordyline congesta*, die der Stammbasis meist in der Zweizahl entspringen. Setzen wir den Fall, eine solche Stammbasis sei uns aus früheren Erdperioden fossil überkommen, so bezweifle ich, daß wir die Stolonen ohne weiteres als Achsenorgane ansprächen.

Diese Cordylinen liefern uns den Beweis, daß auch heute noch Bäume mit zweigeteilter Basis vorkommen, daß auch heute noch Wurzeln die Quincunx-Anordnung zeigen (Abb. 18 wq). Die ganze Verzweigung ist derjenigen der Stigmarien äußerlich ungemein ähnlich. Zwei Punkte sind es jedoch, welche mich abhalten, aus diesem doch nur oberflächlichen Vergleich heraus mich für die Achsennatur der Stigmarien zu entscheiden, einmal die steile Wachstumsrichtung der Cordyline-Stolonen, dann die

Abb. 19.
Cordyline indivisa. Stammbasis mit Stolonen, äußere Ansicht. Originalaufnahme.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

abweichende Verzweigung. Diese ist nämlich eigentlich monopodial, indem der Stolon sich nicht in zwei Zweige auflöst, sondern weiterwächst, von Zeit zu Zeit aber Seitenäste aussendet, welche sich gleichstark entwickeln und das gleiche Verhalten zeigen, wobei der Hauptast stets etwas aus seiner Richtung gelenkt wird.

Noch besser sind die Verhältnisse an den Abbildungen 19 und 20 zu erkennen, welche die Stammbasis von *Cordyline indivisa* zum Gegenstand haben. Ich verdanke das prächtige Material gleichfalls Herrn Professor E. Zacharias. Das abgebildete Stück besitzt eine Länge von 48 cm und eine größte Breite von 22 cm. Die Wurzelnarben sowie die steile Abwärtsrichtung der Stolonen lassen sich klar erkennen (Abb. 19).

Abb. 20.

Cordyline indivisa. Stammbasis mit Stolonen. Längsschnitt. Der Sekundärteil der Stolonen ist von zahlreichen Wurzelresten durchsetzt, die aus dem primären Teil entspringen. Zwei Stolonen scheinbar gabelig. Im oberen Teil einige kranke Stellen, die eine (oben rechts) durch Wundkorkbildung abgeschlossen. Originalaufnahme.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die nächste Abbildung (20) zeigt einen Längsschnitt durch das Objekt. Übereinstimmend mit Stigmaria entstehen die Wurzeln im primären Teil, deutlich sichtbar am Stolon rechts, über der schräg rhombischen Gewebelücke. Überall durchqueren die dunklen Wurzelreste den Sekundärteil. Aber am 2. und 4. Stolon (von links nach rechts) sieht man auch, daß die Verzweigung nicht übereinstimmt, denn die scheinbar vorhandene Gabelung ist hier eine Folge einer Verletzung des ursprünglich einfachen Stolons.

Ich möchte übrigens nicht unterlassen, auf die außerordentlich Stigmaria-ähnliche Bewurzelungsbasis von *Clistoyucca arborescens* (= *Yucca brevifolia*) hinzuweisen, die Trelease veröffentlicht hat (Missouri Bot. Gard., 4. Rep., 1893, Tafel 9). Trelease gebraucht die Bezeichnung „roots" (l. c. p. 194), während ich die fraglichen Gebilde nach Einzelheiten der erwähnten Abbildung für Stolonen halte.

Bei *Stigmaria* sind dagegen scheinbar echte Gabelungen vorhanden, die Verzweigungen verlaufen auch mehr horizontal (vergl. Abb. 21 u. 22). Bevor ich weiter darauf eingehe, möchte ich die Verzweigungsweise der Lepidophyten, als deren Bewurzelungsbasen die Stigmarien sicher anzusehen sind, etwas näher betrachten. Wenn Potonié sagt: „Die Lepidodendraceen sind im Ganzen gabelig sich verzweigende Bäume" [8 : 218], und eine Seite weiter: „Nicht selten finden sich an den Enden jüngerer, noch beblätterter Zweige große tannenzapfenartige Blüthen", so muß man mir zugeben, daß die Vermutung nicht von der Hand zu weisen

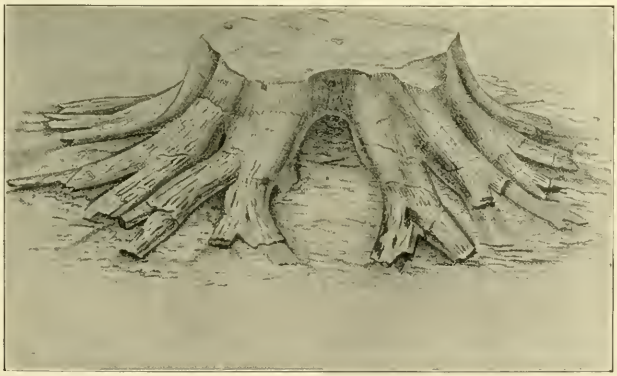

Abb. 21.
Stigmaria ficoides, von der Seite. Nach Göppert.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ist, die gabelige Verzweigung sei in Wirklichkeit gar nicht echt dichotom, sondern nur scheinbar gabelig, indem sich wie bei *Dracaena* z. B. am Grund des Sporophyllstandes zwei gleichstarke Seitenzweige entwickeln. Potoniés Abb. 209, einen restaurirten *Lepidodendron*-Baum darstellend, erhebt die Vermutung hinsichtlich der gipfelblühenden Lepidophyten zur Gewißheit. Als ich nun auch an den Gabelungen von Stigmariastücken der geologischen Institute in München und Hamburg eine Beobachtung machte, welche das Vorhandensein von echter Dichotomie ausschloß, war ich mir über die Natur der Stigmarien bald im klaren, nachdem ich kurz vorher die Verzweigungsweise der Drazänenwurzeln erkannt hatte.

Danach ist die Annahme, die Stigmarien seien Mittelwerte zwischen Sproß und Wurzel, endgiltig von der Hand zu weisen; Achsen sind sie auch nicht, denn in diesem Fall hätten bei der großen Menge der aufgefundenen Stigmarien auch einmal solche mit Blattnarben aufgefunden werden müssen. Es sind vielmehr Verbände von

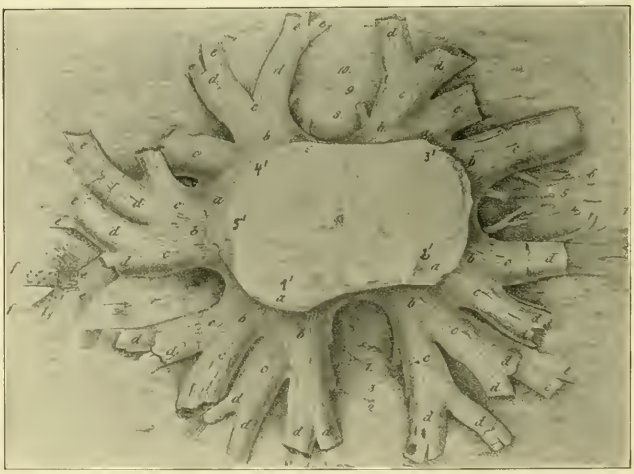

Abb. 22.

Stigmaria ficoides, von oben. 1—10 Seitenwurzeln der stammbürtigen Wurzeln, 4 und 7 selbst wieder mit einer Seitenwurzel. 1′—5′ Stelle der ältesten, stammbürtigen Adventivwurzeln, deren Fortsetzung in der entsprechenden tiefsten Gabelöffnung zu denken ist. *b—f* die aufeinanderfolgenden sekundären Adventivwurzelpaare; nach meiner Deutung entspricht *a* bei 1′—3′ der Wurzel *b* bei 4′ und 5′ usw. Nach Göppert.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Adventivwurzelbasen wie bei *Dracaena*. Untersucht man nämlich die Gabelstelle einer *Stigmaria*, so bemerkt man, daß der innere Teil, der gewöhnlich als strukturloser Steinkern erhalten ist, sich nicht gabelt, sondern sich geradlinig fortsetzt; nachdem bei einer echten Dichotomie die Wurzel in zwei gleichstarke Wurzeln restlos aufgeteilt wird, kann eine solche Dichotomie nicht vorliegen (vergl. dazu Abb. 23). Dem Steinkern, also dem Zentralzilinder, entspricht eine Narbe zwischen den beiden Ästen, oder in den wenigen Fällen, in denen die Erhaltung besser ist, setzt er sich fort als „tap root", als kegelförmiger Fortsatz auf der Unterseite (vergl. dazu Solms-Laubach, 13: 293). Der Sekundärzuwachs setzt sich in den Ästen fort, welche als Adventivwurzeln zu betrachten sind. Die „tap roots" sind die widerstandsfähigen Basen bezw. nicht weiter entwickelten Spitzen der primären Wurzeln, analog denen bei *Dracaena* (Abb. 15) auf eine kurze Strecke noch mit Sekundärzuwachs versehen, daher erhalten, während die anderen anscheinend sehr weichen Teile der Fäulnis anheimfielen, falls es sich um Basen handelt. Die Verschiedenheit im Bau des Zentralzilinders und des Zuwachses findet sich ebenfalls bei *Dracaena* (Abb. 24), wo zudem der Zentralzilinder manchmal in der Haupt-

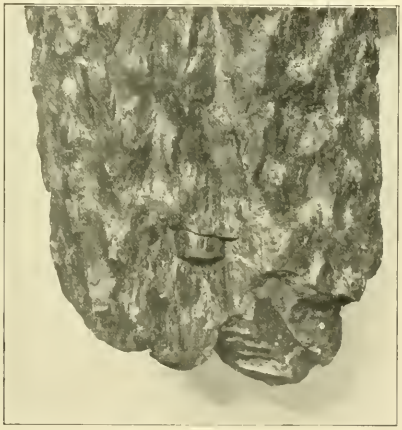

Abb. 23.
Stigmaria ficoides. Wurzelstück kurz vor der Verzweigung. Der dem Zentralzilinder entsprechende Steinkern bezw. die von ihm hinterlassene Furche gabelt sich nicht, sondern setzt sich geradlinig fort, ein Gegenbeweis gegen die behauptete Dichotomie der Stigmariaverzweigungen. Wenig verkl. Originalaufnahme.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sache unverholzt bleibt — einmal bemerkte ich eine lebensfähige Wurzelbasis, deren Zentralzilinder (stets natürlich der primäre) ausgefault war. Die Ähnlichkeit geht noch weiter. Zwar findet sich die spurlose Überwallung der Unterseite des Stammgrundes, des ehemaligen Anwuchses der Keimwurzel, auch bei *Cordyline*, aber die Vierzahl (Drei- bis Fünfzahl) der vom Stamm abgehenden Wurzeln nur bei *Dracaena* und *Stigmaria*, hier wie dort finden sich mitunter dünne, den dicken Wurzelbasen entspringende seitliche (? Adventiv-) Wurzeln, die sich normal verzweigen — die in Abb. 22 als 4 und 7 bezeichneten halte ich im Gegensatz zu Göppert nicht für „gegabelt", sondern erblicke im unteren Ast jeder Wurzel eine normale Seitenwurzel; diese von Göppert mit den Zahlen 1—10 bezeichneten Wurzeln fallen überdies ganz aus dem Stigmaria-Schema heraus. Wenn wir nun Göpperts Abbildung (Abb. 22) näher untersuchen, so können wir seine Bezeichnungen fast alle zu Recht bestehen lassen, wenn wir sagen, die bei a zu bemerkende tiefste Einbuchtung entspricht den verschwundenen Teilen der stammbürtigen Adventivwurzeln I. Ordnung, die bei b denen II. Ordnung usw. Nur halte ich die abgebildete Stammbasis für fünfwurzelig, indem ich glaube, daß Göppert die links oben dargestellten Verzweigungen einem Ast zuschrieb; mir erweckt sie

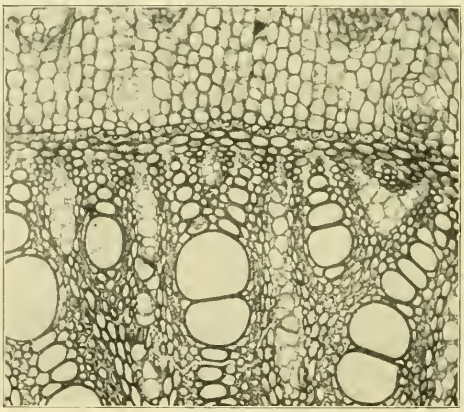

Abb. 24.

Dracaena draco, Wurzel aus Orotava, ein Teil des Querschnitts. Ähnlich den Stigmarien besitzt der primäre Zentralzilinder einen vom Zuwachsteil gänzlich abweichenden Bau. 57. Originalaufnahme.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den Eindruck, daß es sich hier um die Adventivverzweigungen zweier stammbürtiger, räumlich enger zusammenstehender Adventivwurzeln handelt.

Was zuletzt das Vorkommen der Appendices bis in die unmittelbare Nähe der Stigmariaspitze betrifft, so läßt sich das etwa damit erklären, daß die Wurzelspitze wie bei manchen Monokotylen (*Hemerocallis aurantiaca*, *Pandanus*) das Längenwachstum eingestellt hat, worauf, wie es in den eben genannten Fällen nahe an der Spitze stattfindet, allmählich überall Seitenwurzeln hervorgegangen sind. Doch muß ich zugeben, daß diese Fälle mit dem Verhalten von *Stigmaria* nur ganz entfernte Ähnlichkeit zeigen, es also durchaus nicht genügend erhellen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Literaturverzeichnis.

1. Göbel, K., Morphologische und biologische Bemerkungen. 16: Die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen, Organe, welche zwischen Wurzeln und Sprossen stehen. Flora, Bd. 95, 1905, p. 167—212.
2. Göppert, Über die Stigmaria ficoides Brongn. Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges. III. 1851.
3. Kny, L., Das Scheitelwachsthum von *Hippuris vulgaris* L. und *Elodea canadensis* (L. C. Rich. u. Michaux). Bot. Zeitung XXXVI, 1878.
4. Lindinger, L., Zur Anatomie und Biologie der Monokotylenwurzel. Beih. z. Bot. Centralbl. XIX, Abt. II, (1905) 1906.
5. — Die Bewurzelungsverhältnisse großer Monokotylenformen und ihre Bedeutung für den Gärtner. Gartenflora LVII, 1908.
6. — Über den morphologischen Wert der an Wurzeln entstehenden Knollen einiger *Dioscorea*-Arten. Beih. z. Bot. Centralbl. XXI. Abt. I, 1907, p. 311—324.
7. Münter, J., Über das Amylum der *Gloriosa superba* L. Bot. Zeitung III. 1845.
8. Potonié, H., Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie. Berlin, 1899.
9. Rywosch, S., Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Seitenwurzeln der Monocotylen. Zeitschr. f. Bot. I. 1909.
10. Schenk, H., Beiträge zur Kenntnis der Vegetation der Canarischen Inseln. Wiss. Ergebn. d. Deutsch. Tiefsee-Expedition a. d. Dampfer „Valdivia" 1898—1899. II, 1. II. 1907. — Siehe auch Naturwiss. Wochenschr. N. F. VII, 1908. p. 301.
11. Schlechtendal, D. F. L. v., Über eine mexicanische *Dioscorea*. Bot. Zeitung I, 1843.
12. Schröter, C., Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich, 1908.
13. Solms-Laubach, H. Graf zu, Einleitung in die Paläophytologie. Leipzig, 1887.
14. Velenovský, J., Vergleichende Morphologie der Pflanzen II. 1907.
15. Worsdell, W. C., in The Gardeners' Chronicle XLV, 1909.

Die den Abbildungen zu Grund gelegten Aufnahmen sind mit Rietzschel, Linear B. Nr. 0, Abb. 3 und 24 außerdem mit Leitz, Objektiv 3 und Okular 4 bezw. 2, hergestellt.

Eingegangen am 5. Oktober 1909.
Ausgegeben am 6. November 1909.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten

Jahr/Year: 1908-1909

Band/Volume: 26_BH3

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

Artikel/Article: Die sekundären Adventivwurzeln von Dracaena und der morphologische Wert der Stigmarien. 59-88