

Untersuchungen über die Verzweigung fleischiger Phanerogamen-Wurzeln.

Von
O. Bloch.

Hierzu Taf. I. u. II.

Bekanntlich stehen die primären Nebenwurzeln an der Hauptwurzel in Längsreihen, deren Zahl und Ort auf der Peripherie den primordialen Gefässplatten entspricht, welche das centrale leitende System der Wurzeln durchziehen. Diese Anordnung war schon lange aufgefallen,¹⁾ ohne dass man dieselbe auf ihren genetischen Grund hätte zurückführen können. Erst die Untersuchungen Nägelis²⁾ und später Nägelis und Leitgeb³⁾ haben den Wachstumsmodus festgestellt, welchem die Wurzel folgt und die Gründe für jene regelmässige Stellung der Nebenwurzeln durch ihre Entwicklungsgeschichte gegeben. Nägeli und Leitgeb hatten dieselbe besonders für die Kryptogamen verfolgt; Ph. van Tieghem⁴⁾ bestätigte ihre Angaben in einer ausführlichen Untersuchungsreihe und dehnte dieselbe auch auf die verschiedensten Phanerogamen-Familien aus.

Wir müssen bei Betrachtung der Verzweigung der Wurzeln zunächst einen Unterschied machen zwischen solchen Bewurzelungen, welche eine deutlich ausgebildete Hauptwurzel zeigen (die dikotylen Phanerogamen) und denen, wo das nicht der Fall ist; bei ersteren wiederum ist zu unterscheiden zwischen dem Verhältnis der primären Nebenwurzel zur Hauptwurzel einerseits und dem der Nebenwurzel höherer Ordnung zu ihrer respektiven Mutterwurzel andererseits. Denn da die Hauptwurzel ein weit intensiveres Dickenwachstum hat als die

¹⁾ Schacht, Lehrb. II.

Derselbe, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wurzeln (Flora 1853. No. 17).

Clos, Rhizotaxie anatomique (Ann. d. Sc. nat. 3^e sér. t. XVIII).

Sachs, Gesetzmässige Stellung der Nebenwurzeln. Wien 1852.

²⁾ Beiträge z. wissenschaftl. Bot. I. 1850. Ueber das Wachstum des Stammes und der Wurzel.

³⁾ Entstehung und Wachstum der Wurzeln (Beitr. Heft IV).

⁴⁾ Recherches sur la symétrie de structure des plantes (Ann. d. Sc. nat. V. sér. t. XIII).

Nebenwurzel, und diese, wie wir sehen werden, im Innern ihrer Mutterwurzel angelegt wird, so wird die primäre Nebenwurzel in ihrer Entwicklung in ganz anderer Art beeinflusst werden als die Nebenwurzeln höherer Ordnung.

I. Stellungsverhältnisse der Nebenwurzeln, soweit sie vom Dickenwachstum unbeeinflusst sind.

a. Primäre Nebenwurzelreihen. Die obengenannten Forscher haben gezeigt, und ihre Angaben sind in neuester Zeit von Reinke¹⁾ und Janczewski²⁾, wenigstens in den uns hier interessirenden Punkten, bestätigt worden, dass die primären Nebenwurzeln der Kryptogamen durch die Teilung derjenigen Zellen der innersten Rindenschicht entstehen, welche den primordialen Gefässplatten zunächst liegen³⁾; und zwar geschieht die Anlegung zu einer Zeit, wo diese Schicht, die sich später als Schutzscheide differenziert, noch nicht die dieser eigentümlichen Faltungen und Verdickungen zeigt. Für die Phanerogamen liegt dagegen der Bildungsherd in den entsprechenden Zellgruppen der äussersten peripherischen Schicht des Gewebeylinders, der von Hanstein als Plerom bezeichnet worden ist, und die von Nägeli als Perikambium, von van Tieghem, mit Bezug auf ihre Rolle bei der Bildung der Nebenwurzeln, als *couche rhizogène* bezeichnet wird.

Bei den Gramineen liegt nur vor den mit den Gefässplatten abwechselnden Siebgruppen Perikambium; bei den Umbelliferen und Araliaceen ist dasselbe vor den Polen der Gefässplatten durch Oelgänge unterbrochen. Bei diesen Familien erscheint denn auch die Ursprungsstelle der Nebenwurzeln verschoben und zwar bei den Gramineen vor die Mitte der Siebgruppen, bei den Umbelliferen und Araliaceen nach den Perikambiumstreifen zu beiden Seiten des Oelganges.

Da nun die primordialen Gefässplatten durch die ganze Wurzel hindurch als Wände sich fortsetzen, die in der Längsaxe der Wurzel sich schneiden, so folgen hieraus jene Vertikalreihen der Nebenwurzeln. Dieselben sind in der gleichen Anzahl vorhanden wie die Gefässplatten und liegen mit denselben in einer Ebene bei den Kryptogamen und den weitaus meisten Familien der Phanerogamen; sie sind in der gleichen Anzahl vorhanden wie die Gefässplatten, aber ihre Ebenen alterniren mit denen der Platten bei den Gramineen; sie sind in doppelter Zahl vorhanden, und ihre Ebenen sind geneigt gegen die der respektiven Platten bei den Umbelliferen und Araliaceen.

¹⁾ Hanstein, Botan. Abhandlg. Heft 3.

²⁾ Ann. d. Sc. nat. 5^e sér. t. XX.

³⁾ Ausgenommen sind die Lycopodiaceen, Sellaginellen und Isoëteen, welche sich durch Bifurcation verzweigen.

B. Verzweigung höherern Grades bei Kryptogamen und Phanerogamen ohne Dickenwachstum. Bei den Kryptogamen legen sich die in der primären Nebenwurzel auftretenden primären Gefässe seitlich an die äussersten Gefässe der Platte der Hauptwurzel an¹⁾; die Gefässplatte der Nebenwurzel fällt in die Querschnittsebene und steht senkrecht auf der der Hauptwurzel. Bei den Phanerogamen dagegen fallen diese beiden Ebenen zusammen, indem die ersten Gefässe der Nebenwurzel nach oben und unten zu liegen kommen und sich in der nämlichen Longitudinale an die der Hauptwurzel anlegen. Da nun eine secundäre Nebenwurzel sich an einer primären im allgemeinen in derselben Weise bildet wie diese an der Hauptwurzel, so ist, für die Kryptogamen und Monokotyledonen, die ihre ursprüngliche Structur nicht durch nachträgliches Dickenwachstum verändern, der ganze Plan der Verzweigung gegeben: bei den Kryptogamen wird immer die tertiäre Nebenwurzel (Wurzel des 4. Grades) mit der Axe der Hauptwurzel in eine Ebene fallen; bei den Monokotyledonen werden alle höheren Verzweigungen derselben primären Nebenwurzel in einer Ebene stattfinden.

II. Die Wurzelverzweigung bei Phanerogamen mit Dickenwachstum.

a. Allgemeines. Anders und weit complicirter gestaltet sich die Sache für die ein starkes und frühzeitiges Dickenwachstum zeigenden Pfahlwurzeln der Dikotylen, wie es besonders bei kultivirten Rüben stattfindet (*Daucus Carota*, *Raphanus sativus*, *Beta vulgaris*). Denken wir uns eine solche Pfahlwurzel von etwa 0,5 mm Durchmesser vor beginnendem Dickenwachstum und an ihr eine wohlausgebildete primäre Nebenwurzel, die senkrecht zur Hauptaxe von ihr ausgeht. An dieser primären Nebenwurzel trete, innerhalb der primären Rinde der Hauptwurzel, eine secundäre Nebenwurzel auf. Sobald die letztere ihre Gefässplatte ausgebildet hat (und das geschieht nach den Untersuchungen von Burgerstein²⁾ schon wenige Tage nach der Anlage), bildet sie ein festes System mit Haupt- und primärer Nebenwurzel, und der Punkt der Anlegung hat einen unveränderlichen Abstand von der Primordialplatte der Hauptwurzel. Von der Gefässplatte der Hauptwurzel aus, also von der Basis der primären Nebenwurzel her, beginnt nun ein starkes Dickenwachstum. Dieses wird nach einiger Zeit jenen Anlegungspunkt der Secundärwurzel erreicht und überschritten haben, dieselbe überwallen, und die fernere Entwicklung resp. weitere Verzweigung der Secundärwurzel wird innerhalb der secundären Gewebe der Hauptwurzel vor sich gehen müssen. Die Entwicklung höherer Verzweigungen solcher Wurzeln unterliegt

¹⁾ Vergl. van Tieghem l. c.

²⁾ Sitzungsber. d. Wiener Akad. B. 70. Juli 1874.

also physiologisch und besonders mechanisch ganz anderen Bedingungen als bei Kryptogamen und Monokotyledonen, und es fragt sich nun, welchen Einfluss üben dieselben aus.

Bezüglich der Untersuchungsobjekte sei zum voraus bemerkt, dass die Entwicklung der Verzweigung höheren Grades hauptsächlich an *Daucus Carota* von den jüngsten bis zu den ältesten Stadien verfolgt wurde; dass aber beliebige andere Objekte (*Tragopogon porrifolius*, *Petroselinum sativum*, *Pastinaca*, *Raphanus*-Varietäten) in jedem gerade zu Gebote stehenden Entwicklungsstadium so ähnliche Bilder der Verzweigung boten, dass dieselbe der von *Daucus* gleich gesetzt werden kann. Abweichungen, wie sie durch einen anormalen Modus des Dickenwachstums bedingt sind (*Beta vulgaris*), sollen besonders erwähnt werden.

b. Das Dickenwachstum und die primäre Nebenwurzel. Betrachten wir zunächst die Wurzel einer jungen *Daucus*-Pflanze zur Zeit, wo sie noch vollständig aus primärem Gewebe, die Beblätterung der Pflanze nur aus den Kotyledonen besteht. Das Längenwachstum ist dabei schon fast vollkommen beendet, die primordiale Gefässplatte (bipolar) ausgebildet. Es ist zu beachten, dass sich in der Längsrichtung zwei Etagen unterscheiden lassen, eine untere (der Wurzelspitze zunächst gelegene), dünnere, meist stark verkrümmte und eine obere, gerade, etwa fünf mal längere, bis nahe an die Kotyledonen reichend. Anatomisch unterscheiden sich beide nicht, aber jener untere Teil nimmt am Dickenwachstum nur sehr geringen Anteil. Die künftige stark verdickte Rübe geht aus dem oberen Teil hervor, und auf diese Region beziehen sich auch die folgenden Angaben. Die Uebergangsstelle ist äusserlich deutlich zu erkennen.

Die Nebenwurzeln, die an dieser Hauptaxe hervorbrechen, zeigen ein ausserordentlich rasches Längenwachstum. Schon etwa 14 Tage nach der Keimung, wenn der Durchmesser der Hauptwurzel kaum 1 mm beträgt, haben sie nicht selten eine Länge von 3—4 cm. Bemerkenswert ist die Aufeinanderfolge, in welcher die seitlichen Gebilde erscheinen. Nach Nägeli und Leitgeb ist die Anlage der Nebenwurzeln bei den Kryptogamen streng akropetal. Es scheint aber fraglich, ob dieses Gesetz, wie jene Forscher annehmen, auch für alle Phanerogamen streng gültig ist. Die erste aussen sichtbare Nebenwurzel ist nämlich nicht, wie es bei akropetaler Entwicklung der Fall sein müsste, die oberste (den Kotyledonen zunächst gelegene), sondern bricht an der Uebergangsstelle jener beiden Etagen durch. Darauf erscheinen die nächsten in der Richtung nach der Wurzelspitze zu. Erst wenn diese schon eine beträchtliche Länge erreicht haben, kommen auch die Seitenwurzeln im oberen Teile zum Durchbruch und zwar in umgekehrter Reihenfolge, d. h. zuerst die untersten und später die weiter nach den Kotyledonen zu gelegenen. Diese Umkeh-

rung der Reihenfolge kann zwei Ursachen haben. Erstlich kann die Entstehungsfolge sich zu einer bestimmten Zeit wirklich umkehren, wie es ja auch bei andern seitlichen Gebilden (Seitenblättchen) vorkommt. Oder es kann sein, dass die Anlagen wirklich alle akropetal entstehen; dass aber das Dickenwachstum, welches gerade in dieser oberen Region, wie schon erwähnt, am frühzeitigsten und stärksten auftritt, die jungen Anlagen an schneller Entwicklung hindert. Ich möchte diese Frage nicht unbedingt entscheiden; ich halte jedoch die letztere Annahme für die wahrscheinlichere. Denn sollte sich die Entstehungsfolge der Nebenwurzeln in einer bestimmten Periode des Längenwachstums umkehren, so dürften an ganz jungen Wurzeln auf einige Entfernung von den Kotyledonen hin gar keine Anlagen von Nebenwurzeln zu finden sein, in der Region nämlich, wo sie später akrofugal entstehen; thatsächlich aber findet man junge Anlagen bis auf wenige cm von den Kotyledonen. Ferner nimmt die Schnelligkeit der Aufeinanderfolge des Durchbrechens der Nebenwurzeln gerade in dem Verhältnis ab, wie die Ergiebigkeit des Dickenwachstums zunimmt, sodass die obersten Nebenwurzeln oft kaum durchgebrochen sind, wenn die unteren schon mehrere cm lang sind.

Ein Querschnitt durch die Hauptwurzel an der Ansatzstelle einer gerade hervorbrechenden Nebenwurzel zeigt uns die letztere im Längsschnitt. Sie besitzt bereits alle Gewebeschichten; sie hat eine eigene Rinde, eine deutliche Epidermis, eine Wurzelhaube, einen medianen Gefässstrang, kurz, sie erscheint innerhalb des primären Rindengewebes der Hauptwurzel, dessen Elemente sie auseinander gedrängt hat, vollkommen als fremder, mechanisch eingeschobener Körper. Der Zusammenhang mit der Hauptwurzel ist nur vermittelt an der Basis. Dort gehen alle die verschiedenen Gewebeschichten der Nebenwurzel, mit Ausnahme der äussersten Schicht der Kalyptra, allmählich über in das Perikambium der Hauptwurzel. Dieser Umstand ist begründet in der Entwicklung der Nebenwurzel. Es strecken sich nämlich gewisse Zellen des Perikambiums, die vor den Polen der Gefässplatten liegen, radial und teilen sich tangential. Die äusseren abgeschnittenen Zellen allein, oder zugleich die umgebenden Rindenzellen bilden durch weitere Teilungen die Wurzelhaube der Nebenwurzel, die inneren die verschiedenen Schichten ihres Gewebekörpers, sodass alle Schichten des neuen Gebildes in unmittelbarer Kontinuität mit dem Perikambium der Hauptwurzel bleiben, dagegen durch eine wohlausgebildete Epidermis von dem Rindengewebe der Mutterwurzel abgegrenzt sind; dasselbe wird mechanisch zur Seite gedrängt und zerstört.¹⁾

¹⁾ Vergl. die Abbildungen bei Reinke und Janczewski. Bezüglich der Zahl der Mutterzellen und der speciellen Teilungsvorgänge in denselben herrschen allerdings noch beträchtliche Differenzen zwischen den Angaben dieser Forscher einerseits und denen Nägelis und Leitgebs andererseits.

Das Dickenwachstum der hier in Betracht kommenden Pflanzen beginnt nun ausserordentlich früh (8—14 Tage nach der Keimung). Es ist hervorzuheben, dass dasselbe bei der Wurzel in zwei Zonen vor sich geht. Die eigentliche Kambiumzone, der spätere Verdickungsring, beginnt bei Wurzeln mit polyarchen Gefässplatten mit tangentialen Teilungen der Zellen, welche in den Winkeln liegen, unter denen sich die Gefässplatten schneiden, also nach innen vor den primären Siebgruppen. Bei *Daucus*, wo die Gefässplatte diarch ist, d. h. die Gefässe von zwei peripherischen Punkten aus sich bilden und zu einer diametralen Platte sich vereinigen, sind auch diese Initialpunkte des Dickenwachstums auf zwei reducirt, welche vor den innersten Gefässen der Platte liegen.

Dieses Kambium wird später dadurch zum geschlossenen Ring, dass sich die anfangs getrennten kambialen Bogen vor den Polen der Gefässplatte vereinigen, indem sie das dortliegende Perikambium in ihren Bereich ziehen und zwar (nach van Tieghem) die innerste Schicht desselben, wenn es nämlich mehrschichtig ist; einschichtiges Perikambium teilt sich nach demselben Autor erst tangential, die inneren Segmente gehen in den Kambiumring über. Dieser Kambiumring ist der eigentliche Verdickungsring, welcher nach innen Xylem, nach aussen Phloem, vor den Polen der Gefässplatte jedoch gewöhnlich nur Strahlenparenchym erzeugt. Dieses bildet in der ausgewachsenen Wurzel die grossen primären Markstrahlen, welche den Ort leicht auffinden lassen, wo die ursprüngliche Gefässplatte liegt.

Ein zweites Teilungsgewebe aber wird durch die ausserhalb der Siebgruppen befindliche Perikambiumzone gebildet; es ist dies das Korkmeristem. Durch lebhaft tangential und radiale Teilung im Beginn des Dickenwachstums wird dasselbe bald vielschichtig. An seiner Peripherie bilden sich hierauf verkorkte Zellen, welche dem äusseren primären Rindengewebe die Nahrungszufuhr abschneiden. Infolge hiervon vertrocknet dasselbe und wird abgestossen; die der Zerstörung am längsten widerstehende, nach aussen dem Perikambium anliegende Schutzscheide wird auch zeitweilig zur äussersten Schicht.

Diese beiden Wachstumszonen, welche durch die primären Siebgruppen getrennt sind, haben ihre Vereinigungsstelle vor den Polen der Gefässplatte und stehen dort in organischem Zusammenhange mit dem Gewebe der Nebenwurzel. Die Kambiumzone der Hauptwurzel setzt sich in die Nebenwurzel hinein fort, oder, körperlich gedacht, der Kambiumcylinder, welcher den Holzkörper der Hauptwurzel umschliesst, bildet eine Ausstülpung, welche den Xylemcylinder der Nebenwurzel einschliesst. Diese Kambiumausstülpung lässt sich auf jedem Radial- und Querschnitt, der Haupt- und Nebenwurzel zugleich trifft, verfolgen. Die Teilungen eines zusammenhängenden Kambiummantels bedingen also zugleich das Dickenwachstum der Haupt- und

der Nebenwurzel; der Körper der letzteren geht in die Gewebe der ersteren über: es ist keine Grenze zwischen beiden, weder jetzt, noch in den spätesten Zuständen, zu entdecken (Fig. 7). Ein Tangentialschnitt an der Hauptwurzel, welcher also einen Querschnitt der Nebenwurzel darstellt, zeigt ausserdem, dass die Ausstülpung des Kambiumcylinders nicht kreisförmig ist, sondern elliptisch, die grosse Axe in der Längsrichtung der Hauptwurzel gelegen, sowie es die oben beschriebene Anlegung der Primordialplatte der Nebenwurzel an die der Hauptwurzel verlangt (ihre grösste Breite fällt ja mit der Längsrichtung der Hauptwurzel zusammen).

Während nun aber die tangentialen Teilungen der Kambiumzone in der Hauptwurzel, sowohl phloem- als xylembildend, mit grosser Lebhaftigkeit vor sich gehen, zeigt die Nebenwurzel ein weit schwächeres Dickenwachstum. Die secundären Gefässe, welche aus dem der Haupt- und der Nebenwurzeln gemeinsamen Kambium hervorgehen gehören auch beiden gemeinsam an. Sie folgen zunächst dem Längsverlauf der Hauptwurzel, biegen dann unter rechtem Winkel nach der Nebenwurzel um und bilden so für dieselbe ein reiches Gefässsystem. Das anatomische Bild des Verlaufes der secundären Gefässe wird dadurch immer ähnlicher dem des Stammes; die in die Nebenwurzel ausbiegenden Secundärgefässe lassen sich vergleichen den Blattspuren, und man könnte sie Nebenwurzelspuren im Gegensatze zu den wurzeleigenen Strängen nennen.

Der Einfluss des Dickenwachstums auf die Nebenwurzel macht sich schon frühzeitig geltend. In der Nähe des medianen Gefässstranges der Hauptwurzel kann man auf dem radialen Längsschnitt die Art der Anlegung der Gefässplatte der Nebenwurzel an die der Hauptwurzel deutlich verfolgen. Wie schon für die Phanerogamen überhaupt angegeben wurde, bilden sich die primären Gefässe der Nebenwurzel so aus, dass sie, von zwei Punkten aus in centripetaler Aufeinanderfolge entstehend, eine Platte konstituieren, deren Ebene in die Longitudinale der Hauptwurzel fällt. Bei *Daucus* bildet diese Platte mit der der Hauptwurzel einen Winkel von etwa 30° (so überhaupt bei Umbelliferen und Araliaceen, bei den andern Phanerogamen fallen beide Ebenen zusammen. Vgl. Fig. 5a u. b.) Das starke Dickenwachstum der Hauptwurzel, dem das der Nebenwurzel nicht schnell genug folgt, übt nun einen tangentialen Zug auf das junge Gewebe der Nebenwurzel, soweit dasselbe sich innerhalb der Hauptwurzel befindet, aus. Dadurch werden die longitudinal an einander gelagerten Gefässe horizontal verzogen und zwar so stark, dass bereits wenige mm von der Anheftungsstelle auf einem Tangentialschnitt durch die Hauptwurzel (also einem Querschnitt der Nebenwurzel) diese Platte nicht mehr zu erkennen, sondern nur durch einige im Innern des Querschnitts verstreute Gefässe angedeutet ist (Fig. 7); demgemäss zeigt auch ein Radial-

schnitt durch Haupt- und Nebenwurzel zugleich statt einer Platte von primären Gefässen dieselben in verschiedenen Ebenen liegend und vielfach verzerrt. Zu bemerken ist noch, dass, während die junge Platte der Hauptwurzel an beiden Polen gewöhnlich nur zwei Spiral- und Ringgefässe zeigt, während die später gebildeten centralen Gefässe Netzgefässe sind, die Platte der Nebenwurzel oft nur aus Spiral- und Ringgefässen besteht, und zwar mit sehr weiten Windungen; ein Zeichen, dass das sehr rasche Dickenwachstum der Hauptwurzel nicht nur einen tangentialen, sondern auch einen longitudinalen Zug auf die Nebenwurzel ausübt. Folgen dieses Zuges werden wir auch noch weiter unten zu betrachten haben.

c. Die secundäre Bewurzelung in ihrer Abhängigkeit vom Dickenwachstum.

α. Secundäre Anlagen innerhalb der primären Rinde der Hauptwurzel.

Gehen wir nun weiter zur secundären Bewurzelung, so finden wir zunächst, dass dieselbe, soweit sie ausserhalb der Hauptwurzel an einer primären Nebenwurzel vor sich geht, in regelmässiger, aber quantitativ schwacher Weise erfolgt. Die secundäre Wurzel setzt sich an die primäre an wie diese an die Hauptwurzel. Im Innern der jungen Pflanze finden wir meristematische Anlagen secundärer Nebenwurzeln gar nicht selten schon zu der Zeit, wo das Dickenwachstum erst begonnen hat, oft nur 0,5 mm von der Gefässplatte der Hauptwurzel entfernt. Die Untersuchung wird bei *Daucus* dadurch sehr erschwert, dass die primäre Nebenwurzel nicht genau horizontal von der Hauptwurzel abgeht, sondern etwas nach deren Spitze zugeneigt ist, so dass man auf Querschnitten selten vollständige Längsschnitte sowohl der primären als der secundären Nebenwurzel erhält. Oefter gelang es mir in demselben Schnitt mehrere Anlagen von secundären Nebenwurzeln an derselben primären zu finden, die eine näher, die andere entfernter von der Platte der Hauptwurzel, welche sich dann dadurch als akropetal angelegt erwiesen (in Beziehung auf die primäre Nebenwurzel), dass die weiter nach innen liegende die weiter vorgeschrittene war. Diese meristematischen Anlagen befanden sich jedoch stets nur innerhalb der Rinde der Hauptwurzel, also ausserhalb des Kambiummantels derselben, sowohl bei beginnendem als bei vorgeschrittenem Dickenwachstum der Hauptwurzel, ein Umstand, auf den ich hier besonders hinweise; er zeigt nämlich, dass auch die secundären Anlagen immer nur aus dem Kambiumcylinder der primären entstehen, welcher sich ja als Ausstülpung der Kambiumzone der Hauptwurzel stets ausserhalb derselben befinden muss. Da die Rinde der primären Nebenwurzel nur von geringer Ausdehnung ist, so wachsen diese secundären Nebenwurzeln natürlich als heterogene

Körper in die primäre Rinde der Hauptwurzel hinein, mit selbständiger Haube, Epidermis etc.

β. Secundäre Nebenwurzeln nach Abwerfung der primären Rinde. Nach Abwerfung der primären Rinde hört die regelmässige Entwicklung secundärer Nebenwurzeln an der primären auf akropetal zu sein, ihre Bildung wird von jetzt an von dem Entwicklungszustande der Hauptwurzel abhängig. Ihr Hauptbildungs-herd liegt innerhalb des secundären Gewebes der Hauptwurzel und zwar wenige mm (0,25—2) von deren Oberfläche entfernt. Niemals habe ich meristematische Anlagen an einer primären Nebenwurzel tief innerhalb der secundären Rinde gefunden; dagegen erscheinen auf jedem durch die Durchbruchsstelle einer Nebenwurzel geführten Schnitt, sobald die Wurzel eine Dicke von 4—6 mm erreicht hat, reichliche periphere Verzweigungen, bis zum 3. und 4. Grade, die letzten noch als meristematische Zellgruppen, die ersten mit ausgebildeten Gefässen. Eine Regelmässigkeit der Verzweigung ist dabei nicht zu erkennen; oft genug liegen alle Zweige nach derselben Seite hin mit mannigfachen Verkrümmungen, so dass es scheint, als hätte der Durchbruch durch die Epidermis der Hauptwurzel grosse Schwierigkeit gemacht und die fortwachsende Spitze der secundären Nebenwurzel gezwungen sich die bequemste Durchbruchsstelle zu suchen.

Infolge der Gesetzmässigkeit der Anlegung der Nebenwurzeln an die Gefässplatte ihrer respektiven Mutterwurzeln sollte die Richtung der höheren Verzweigungen eine im voraus bestimmte sein. Bei denjenigen Phanerogamen, wo die Gefässplatte der Nebenwurzel genau in dieselbe Ebene fällt, wie die der Hauptwurzel, mussten (wie bereits oben erwähnt) alle Verzweigungen in derselben Ebene stattfinden (s. Fig. 5b). Bei den Umbelliferen und Araliaceen ist dies schon deshalb nicht der Fall, weil die Gefässplatte der Tochterwurzel mit der ihrer Mutterwurzel einen Winkel von ca. 30° bildet (s. Fig. 5a); doch auch in anderen Phanerogamenfamilien suchen sich die Nebenwurzeln ihren Weg im Innern der verdickten Hauptwurzel nach allen möglichen Richtungen hin. Der Grund dafür liegt in dem oben hervorgehobenen Einfluss des Dickenwachstums auf die Gefässplatte der Nebenwurzel: sowie die Pole der Gefässplatte verrückt sind, ist auch die ganze, von der Lage dieser Pole abhängige Verzweigung aus der ihr theoretisch zukommenden Ebene verdrängt. So brechen denn auch bei *Daucus* die Wurzeln höherer Ordnung neben und unter der primären hervor, und diese selbst ist, da sie kein besonders starkes Dickenwachstum zeigt, von den Nebenwurzeln höherer Ordnung nicht zu unterscheiden.

In Folge der tangentialen Spannung, die das Dickenwachstum an der Peripherie bedingt, erscheinen die Durchbruchstellen verbreitert, als eine Art Polster, aus kleinzelligem, meristematischem Gewebe gebildet. Zum wirklichen Durchbruche indessen gelangen bei weitem nicht alle

diese Anlagen; selten findet man, dass mehr als zwei vollständig ausgebildete Nebenwurzeln an derselben Stelle nach aussen treten. Die meisten werden wohl beim raschen Dickenwachstum der Hauptwurzel schnell überwältigt und als meristematische Anlagen erstickt. Sobald indessen diese peripherischen Verzweigungen einige Mächtigkeit erlangen, und dies geschieht umsomehr, je älter und dicker die Rübe wird, üben sie gewisse mechanische Einflüsse auf das Wachstum derselben aus. Sie setzen dem Gewebe der Hauptwurzel, das durch die Thätigkeit des Verdickungsringes nach aussen geschoben wird, in ihren festen Bestandteilen einen Widerstand entgegen. Sie können nicht mehr, wie es bei schwacher Verzweigung der Fall sein mag, zur Seite gedrängt werden. Das Dickenwachstum der Hauptwurzel wird an der Verzweigungsstelle aufgehalten und setzt sich nun neben, über und unter derselben fort. Dadurch erscheinen bald die früher polsterartig erhabenen Durchbruchsstellen als eingesenkte Rillen, oft bis 2 mm tief, was der *Daucus*-Wurzel ihre charakteristische Runzelung verleiht. Der Druck, den das von innen an die Verzweigung andrängende Gewebe auf dieselbe ausübt, pflanzt sich als Zug auf die mit ihr fest verbundene Nebenwurzel fort, und dieser Zug giebt sich noch an dem centralen Gefässstrange der Hauptwurzel zu erkennen, wo die Nebenwurzel ihren Anschluss findet. Auf dem Radialschnitte sieht man die Gefässe des Centralstranges der Hauptwurzel, an der Vereinigungsstelle mit den Gefässen der Nebenwurzel, im stark gekrümmten Bogen von ihrer Längsrichtung nach der Seite der Nebenwurzel zu abgelenkt (Fig. 6), und man kann hieran erkennen, wie innig diese Vereinigung statt hat. Diese Zerrung ist auch eine Hauptursache, dass so oft auf dem Querschnitte das Bild der Primordialplatte undeutlich wird, indem deren Gefässe von einander getrennt werden, und sich parenchymatisches Gewebe zwischen sie einschiebt. Nicht selten sind auch die zarten, engen Spiralgefässe, welche die primäre Nebenwurzel in ihrer Gefässplatte enthält, gezerzt und selbst zerrissen, so dass der Zusammenhang der Gefässplatte der Haupt- und Nebenwurzel unterbrochen erscheint (Fig. 6). Ferner zeigt sich dieser Zug auf dem Querschnitte in sternförmigen Gruppierungen des zwischen den secundären Gefässsträngen liegenden Parenchyms. Dieselben werden dadurch hervorgebracht, dass die Zellen nach verschiedenen Punkten der Peripherie gezogen werden, sich radial ausdehnen und tangential entfernen. Der causale Zusammenhang zwischen dieser Gruppierung und dem Zuge der Nebenwurzeln zeigt sich gerade bei *Daucus* besonders schön, wenn in derselben Höhe nach allen vier möglichen Richtungen Nebenwurzeln ausgehen, und die Gruppierung eine ausserordentlich gleichmässige wird (Fig. 8).

III. Die fertige Verzweigung der Nebenwurzeln von *Daucus*, in einem speciellen Falle an Tangentialschnitten verfolgt (Fig. 1—4).

Nachdem wir die Bewurzelung von *Daucus* in ihren verschiedenen Entwicklungsphasen verfolgt haben, wollen wir dieselbe durch die Betrachtung eines fertigen Zustandes in einem bestimmten Falle zu einem Gesamtbilde vereinigen, welches uns gestatten wird, verschiedene Einzelheiten einzufügen. Wir wählen dazu eine Reihe von (136) Tangentialschnitten. Dieselben nehmen den Raum von der Peripherie bis zum Centralstrang an einer ausgewachsenen Pfahlwurzel von *Daucus Carota* (lange Form, Radius des Querschnittes = 20 mm) ein. Tagentialschnitte wählen wir deshalb, weil dieselben, Querschnitte durch die Nebenwurzeln und ihre Verzweigungen darstellend, das ganze System der letzteren in jedem Entwicklungsabschnitte zugleich zeigen. Die ersten Schnitte können uns an der Durchbruchsstelle nur ein unregelmässig begrenztes Loch zeigen, da sie über die oben erwähnte Rille hinweggeführt werden. Erst etwa 2 mm unter der Oberfläche der Hauptwurzel zeigen die Schnitte Nebenwurzelquerschnitte, und erst der sechste von diesen bildet ein zusammenhängendes Gewebe. Der erste von diesen vollständigen Schnitten (Fig. 1) zeigt 13 Wurzelspuren, 8 davon erscheinen als meristematische Zellgruppen, 5 sind Gefässstränge, welche mehr oder weniger schief durchschnitten sind, je nachdem die Wurzel, der sie angehören, einen grösseren oder kleineren Winkel mit der Richtung der primären Nebenwurzel macht. Auf dem dritten Schnitt bereits haben sich fünf von den meristematischen Anlagen verloren, dagegen haben sich fünf neue zugefunden; jene waren die jüngsten noch unentwickelten Anlagen, diese die älteren, tiefer entsprungenen, die aber noch nicht bis zur Oberfläche vorgedrungen sind. Auf dem achten Schnitt zeigen alle noch vorhandenen 8 Anlagen schwache Gefässe; es haben nämlich die früheren Schnitte nur die Spitzen der Anlagen getroffen, eine Region, in welcher Gefässe noch nicht ausgebildet sind. Zugleich strahlen auf Schnitt 8 sämtliche Gefässe nach drei Centren. Sie vereinigen sich in der umgekehrten Reihenfolge, wie sie Verzweigungen von einander sind, so dass Schnitt 10 nur noch zwei getrennte Gefässgruppen aufweist. Auch von diesen biegt die eine nach der andern ein, vereinigt sich auf Schnitt 11 mit ihr, und Schnitt 14 (16 mm vom Centralstrang der Hauptwurzel entfernt) zeigt nun ein Bild, ähnlich wie es auch der Querschnitt einer Hauptwurzel darstellt (Fig. 2): Gruppen von (secundären) Gefässen, eingestreut in ein Parenchym, umgeben von einem kleinzelligen Verdickungsring, welcher nach aussen etwas Phloem abgesetzt hat; eine Grenze zwischen dem Gewebe der Haupt- und dem der Nebenwurzel ist, wie schon bemerkt, nicht zu erkennen. Die Pri-

mordialplatte der Nebenwurzel ist undeutlich durch einige etwas excentrisch im Innern liegende, enge Gefässe angedeutet. Dieses Bild erhält sich nun lange ziemlich unverändert und ausserordentlich deutlich, indem die Gefässe meist genau quer durchschnitten sind. Erst auf Schnitt 50 (circa 12 mm von der Axe der Hauptwurzel) nehmen die peripherischen Gefässe des Querschnitts der Nebenwurzel eine von der Axe derselben divergirende Richtung an, ein Zeichen, dass man sich dem Verdickungsring der Hauptwurzel nähert, wo sie grossenteils nach oben und unten in der Richtung der Hauptaxe abbiegen werden.

Weitere secundäre Bildungen sind bis hierher noch nicht zu beobachten gewesen; es gelingt dies überhaupt selten in diesem Teile des Wurzelkörpers. Das rührt einmal daher, dass die Rübe, nachdem sie eine gewisse Dicke (etwa 6—8 mm) erlangt hat, gerade das stärkste Dickenwachstum zeigt, und dass es während desselben zu keiner ausgiebigen peripherischen Verzweigung kommt; dann aber auch daher, weil durch dieses starke Dickenwachstum etwaige zarte meristematische Anlagen schnell überwallt werden, nicht zur Ausbildung ihrer Gefässe gelangen und sehr schwer von dem umgebenden Gewebe der Hauptwurzel zu unterscheiden sind. Schnitt 65 (etwa 10 mm von der Primordialplatte der Hauptwurzel) geht durch die Region, wo der Cambiummantel der Hauptwurzel sich nach der Nebenwurzel ausstülpt. Hier sind die peripherischen Gefässe der Nebenwurzel ganz schief durchschnitten, da sie, im rechten Winkel nach der Richtung der Hauptaxe umbiegend, in die Ebene des Tangentialschnittes fallen. Die nächsten Schnitte, in der Xylemregion der Rübe geführt, zeigen natürlich immer weniger querdurchschnittene Gefässe, und der ganze Nebenwurzelquerschnitt wird immer undeutlicher, da von jetzt an auch der Verdickungsring der Nebenwurzel fehlt, der sich vorher scharf vom umgebenden Gewebe abhob; da ferner die noch bleibenden centralen Gefässe der Nebenwurzel sehr eng sind, und da überall die starken, längsdurchschnittenen Gefässe des Xylemteils der Hauptwurzel auftreten.¹⁾

Auf Schnitt 65 tritt zugleich, in gewisser Entfernung von dem Querschnitt der Nebenwurzel, ein kleinzelliges Gewebe auf, in welchem ein Zusatz des oben erwähnten Reagens die Anwesenheit von querdurchschnittenen Gefässen anzeigt: wir haben hier den Querschnitt einer zweiten Nebenwurzel. Dieser rückt auf den folgenden Präparaten dem ersten immer näher, und zugleich erscheint in Schnitt 100 (6 mm vom Centrum) ein dritter Querschnitt (Fig. 3), dessen Gefässe sich, etwa 2 mm vom Centrum der Hauptwurzel, mit denen des zweiten vereinigen (Fig. 4). Unterdessen ist auch der zweite Querschnitt dem

¹⁾ Uebrigens bewährt sich als ein vortreffliches Hilfsmittel, um die leitenden Gefässe der Nebenwurzel und damit deren Verlauf aufzufinden, ein Zusatz von Anilin-Sulfat, welches die verholzten Gefässwände durch Gelbfärbung anzeigt.

ersten erheblich nahe gerückt, und seine Gefässe haben die Richtung nach demselben eingeschlagen. Eine direkte Vereinigung beider konnte allerdings nicht mehr konstatirt werden, da in der Nähe der Centralplatte die Weichheit des Gewebes, die grosse Zahl starker, secundärer Gefässe der Hauptwurzel eine genaue Verfolgung unmöglich machten. Jedenfalls aber haben wir die Berechtigung, diese drei Wurzelquerschnitte als frühzeitige Verzweigungen von einander anzusehen. Wir haben damit auch jene frühzeitigen secundären Nebenwurzeln wiedergefunden, welche, nachdem ihre Gefässplatte mit derjenigen der primären Verzweigung sich fest verbunden hatte, von dem in die Dicke wachsenden Gewebe der Hauptwurzel überwallt wurden und in derem Innern zur Ausbildung gelangten. Es haben sich damit alle Entwicklungsstadien der Verzweigung auf der Reihe der Tangentialschnitte wieder konstatiren lassen. Ob die nach aussen durchgebrochene Wurzel nun wirklich die primäre war, oder ihrerseits nur eine Verzweigung des zweiten oder höheren Grades, während die eigentliche primäre, frühzeitig durch Zerstörung ihrer Spitze am Weiterwachstum verhindert, als ein Stumpf zurück blieb, den wir im Innern aufgefunden haben, lässt sich nicht entscheiden: jedenfalls aber können wir ab initio solche Vorkommnisse annehmen, so dass die im Innern vorkommenden Wurzelreste sowohl als Stümpfe verletzter Primär-, wie als Reste von Nebenwurzeln höherer Ordnung zu betrachten sind.

IV. Andere fleischige Wurzeln.

a. Fleischige Wurzeln mit normalem Dickenwachstum.

Von andern fleischigen Wurzeln, deren Entwicklung der von *Daucus Carota* analog ist, will ich anführen *Petroselinum sativum* und *Pastinaca sativa*, welche genau denselben Bau und denselben Habitus der Bewurzelung zeigen, wie *Daucus*. *Raphanus sativus* und var. *Radicula* unterscheiden sich von *Daucus* äusserlich durch ein noch stärkeres Dickenwachstum und kugelige Form der Wurzel; anatomisch dadurch, dass die Hauptmasse der Rübe ein mächtig entwickeltes Xylem ist, während die Rinde verhältnismässig zurücktritt. Die Nebenwurzeln stehen hier, weil vor den Polen der gleichfalls dipolaren Gefässplatte kein Oelgang liegt, in zwei Reihen. Sie sind in longitudinaler Richtung dicht an einander gerückt. Eine reichliche Bildung von Secundärwurzeln tritt hier nicht ein; deshalb fehlt die Rillenbildung, und der Tangentialschnitt ergibt stets, dass selbst scheinbar neben einander durchgebrochene Seitenwurzeln nahe unter der Oberfläche der Hauptwurzel in geringem Abstände über einander stehen und sich getrennt bis zum Centrum verfolgen lassen. Auch *Lactuca Scariola* zeigt nur geringe Verzweigung und deshalb auf dem Radial- und

Querschnitt nicht die oben beschriebenen mechanischen Wirkungen auf die Centralplatte der Hauptwurzel.

Dagegen ist bei *Tragopogon porrifolius* die Verzweigung wieder stärker ausgebildet; das Dickenwachstum ist ausserdem ein weit geringeres, so dass die einmal meristematisch angelegten Seitenwurzeln leichter zur vollständigen Ausbildung gelangen und bequemer im Innern der secundären Rinde sich auffinden lassen, als bei der gelben Rübe, deren ausserordentlich saftreiches Gewebe überhaupt schwer zu behandeln ist; auch der Umstand, dass die Nebenwurzeln höheren Grades hier im rechten Winkel von ihren respektiven Mutterwurzeln abgehen, macht dieses Objekt für die Untersuchung der Nebenwurzeln sehr geeignet.

b. Wurzeln mit anormalem Dickenwachstum.

Ein von dem gewöhnlichen Typus abweichendes Dickenwachstum zeigen die Wurzeln der Chenopodiaceen, Amarantaceen, *Phytolacca*-Arten.¹⁾

Die Thätigkeit des normalgebildeten Verdickungsringes erlischt frühzeitig. Dagegen zeigen die vor den primären Siebgruppen liegenden Zellen der Aussenzone des Phloems lebhaft tangential Teilungen, und es bildet sich von diesen Punkten aus ein neuer Kambiumring, indem die Teilungen sich kreisförmig nach beiden Seiten fortsetzen, worauf diese neue Kambiumzone in ihrem ganzen Umfange nach innen Xylem, nach aussen Phloem absetzt. Auch die Thätigkeit dieses Gewebes erlischt bald, um der eines neuen Platz zu machen, welches sich in der neuen Rinde gerade so bildet, wie vorher das zweite. Solche Verdickungsringe können in grosser Menge entstehen; es folgen sich abwechselnd Xylem- und Phloemringe. Die secundären Gefässstränge stehen dabei durch schräg aufsteigende Anastomosen in Verbindung, welche durch das sie einhüllende zarte, weisse Gewebe von dem mit rothem Saft erfüllten Gewebe der Wurzel stark abstechen.

Die Verzweigung der Nebenwurzeln, die auch hier in 2 Reihen stehen, ist ausserordentlich reichlich, wie denn auch die centralen Gefässe eine sehr starke Verbiegung zeigen. Man sieht auf einem Tangentialschnitt an der Hauptwurzel, der also die Nebenwurzel quer trifft, bei einem ausgewachsenen Exemplar 15–20 Nebenwurzelquerschnitte auf etwa $\frac{1}{2}$ qm Fläche; die einzelnen Nebenwurzeln bleiben ausserordentlich schwach. Man könnte hier wohl erwarten, dass, da verschiedene Verdickungsringe nach einander entstehen, jeder derselben primäre Nebenwurzeln produciren könne. Indessen scheint dies auch hier nicht der Fall zu sein, sondern auch *Beta* dem bei *Daucus* ge-

¹⁾ Vergl. Trécul, *comptes rendus* v. 23, Juli u. 6. Aug. 1866.

Schmitz, *Sitzungsber. d. naturforschenden Gesellschaft zu Halle* (Bot. Zeitg. 1876 p. 677).

Van Tieghem l. c.

fundenen Gesetze zu folgen, dass primäre Verzweigungen nur sehr frühzeitig von der Hauptwurzel angelegt werden. Denn einmal konnte ich meristematische Anlagen an äusseren Verdickungsringen der Hauptwurzel nicht auffinden, und dann liessen sich alle aussen sichtbaren Wurzeln entweder bis in die Nähe der Primordialplatte verfolgen oder bis zur Vereinigung mit einer anderen Nebenwurzel im Innern der Hauptwurzel. Dagegen bedarf eine andere Erscheinung, die sich auf dem Tangentialschnitt zeigt, einer Erklärung, die sich aus dem eigentümlichen Bau von *Beta* ergibt. Es scheint nämlich an einem beliebigen Punkt im Innern plötzlich eine Nebenwurzel sich in zwei zu spalten, welche divergirend nach innen auseinandergehen. Ein Teil der Gefässe einer Gruppe, welcher anscheinend einer Nebenwurzel angehörte, wird auf einmal schief durchschnitten, trennt sich von den übrigen und vereinigt sich nach einiger Zeit mit einem Gefässstrange der Hauptwurzel, während die andern Gefässe der Gruppe weiter bis nach innen sich verfolgen lassen. Es rührt dies daher, dass gewisse von den oben erwähnten, zwischen den verschiedenen Wachstumszonen schräg aufsteigenden Bündelstämmen sich an die Gefässe einer Nebenwurzel angelegt haben und sich nach innen natürlich wieder von denselben trennen: mit ihrer Hülle aus ungefärbten, zarten Zellen, aus denen sie sich gebildet haben, gewähren sie dann im Querschnitt selbst das Ansehen schwacher Nebenwurzeln. In Wirklichkeit ist es nichts anderes als ein Einbiegen der Nebenwurzelspuren in das Gefässsystem der Hauptwurzel; nur dass hier die Nebenwurzelspuren bündelweise auftreten und in mehreren Zonen liegen.

V. Bemerkungen.

Schliesslich füge ich noch einige Bemerkungen hinzu, welche, wie Vorstehendes auf die Entwicklung der einzelnen Nebenwurzeln, auf die Gesamtheit der Bewurzelung sich beziehen.

1. Während bei vielen, besonders perennirenden Dikotyledonen die Nebenwurzeln leicht die Hauptwurzel in ihrer Ausbildung überholen, und es schwierig ist, in späterer Zeit die Wertigkeit der einzelnen Zweige festzustellen, bleiben bei den fleischigen Wurzeln die Nebenwurzeln der pfahlförmigen Hauptwurzel gegenüber ausserordentlich zart und dünn, selten über 0,5 mm stark, trotz ihres Verdickungsringes, der dem der Hauptwurzel ganz analog gebaut ist. Sie bilden ferner, so weit sie ausserhalb der Hauptwurzel liegen, nur wenige Wurzeln zweiten und dritten, noch weniger höheren Grades. Eine so starke Ausbildung einer Nebenwurzel, dass dieselbe der Hauptwurzel gleich, und diese sich durch Bifurcation gegabelt zu haben scheint, tritt nur als Ausnahme ein.

2. Schacht¹⁾ giebt an, dass die Nebenwurzeln in ihrer Ent-

¹⁾ Schacht, Anatomie und Physiologie der Gewächse. II. S. 142.
Flora 1853 S. 157.

stehung nur gebunden sind an die Aussenwand der Gefässbündel, dass sie daher näher oder entfernter vom Mark endigen können, je nach der Zeit ihres Entstehens; d. h. je nachdem die Gefässbündel durch die Thätigkeit des Verdickungsringes im Querschnitt nach aussen verlängert sind. Diese Bemerkung bezieht sich allerdings auf perennirende, baum- und strauchartige Gewächse, doch ist gerade *Daucus Carota* als Beispiel für obige Angabe eintirt. Es ist mir indessen stets gelungen, an dieser und den andern fleischigen Wurzeln eine aussen sichtbare Nebenwurzel bis zur innern Gefässplatte hinein zu verfolgen. Diese Annahme hängt zusammen mit Schachts Angabe, dass, mit wenigen Ausnahmen (*Cicuta virosa*, *Viscum album*) allen Wurzeln ein centrales Mark zukomme. Dies ist aber gerade bei den in Rede stehenden Objekten nicht der Fall. In jüngeren Zuständen, auch schon bei ziemlich vorgeschrittenem Dickenwachstum, lässt sich die zusammenhängende Lamelle der primordialen Gefässplatte bis zu den Kotyledonen hinauf verfolgen. Erst bei starker peripherischer Verzweigung der Nebenwurzel wird dieselbe durch die erwähnten mechanischen Einflüsse auseinandergezerrt, sodass der Anschein eines centralen Markes entsteht, und die Nebenwurzeln in einiger Entfernung vom Mark endigen, aber doch immer an einem (jetzt verschobenen) Gefässe der ursprünglichen Platte. Dass auch Schacht wohl bemerkte, dass die Nebenwurzel wenigstens bis tief hinein ins Innere der Hauptwurzel reiche, geht aus einer andern Angabe hervor, wonach bei starker Verdickung der Hauptwurzel, wo also der Verdickungsring schon weit nach aussen liegt, Nebenwurzeln nicht mehr entstehen sollen. Für Schacht war auch die Annahme eine selbstverständliche, dass der Verdickungsring jederzeit dieselben Bildungen (Nebenwurzeln) produciren könne. Er betrachtete die Gefässstreifen der Wurzeln als Xylemteil von regulären, offenen Gefässbündeln, die ihnen nach aussen angrenzende Zone als ein Kambium, welches dem der Stammbündel entspreche, und das jüngere Stadium des späteren Verdickungsringes darstelle. Thatsächlich aber ist der Verdickungsring der Wurzel, soweit er vor den Polen der Gefässplatten liegt, ein secundäres Produkt jener Zone, des Perikambiums, und von diesem, als der specifischen Mutterschicht der Nebenwurzeln, durchaus verschieden. Ausserdem konnte gerade bei *Daucus* der Anschein einer früheren Endigung der primären Nebenwurzel dadurch entstehen, dass dieselbe, wie schon erwähnt, nicht genau horizontal von der Hauptwurzel abgeht. Dadurch scheint also auf irgend einem Querschnitt die Nebenwurzel zu endigen, während ein folgender ihre Fortsetzung zeigt. Ferner sind die centralen Gefässe der Nebenwurzel, welche am weitesten nach innen gehen und sich an die Centralplatte der Hauptwurzel anlegen, sehr dünn und durch den mechanischen Zug der Nebenwurzel zerrissen, sodass der Zusammenhang zwischen der Platte der Haupt- und der der Nebenwurzel unterbrochen ist.

3. Ebenso ist auch die Annahme unhaltbar, wenigstens für die in Rede stehenden Objekte, dass bei geschlossenem Verdickungsringe an beliebigen peripherischen Punkten der Wurzel Seitenwurzeln entstehen können. Auch diese Angabe¹⁾ bezieht sich allerdings wieder hauptsächlich auf Wurzeln von Bäumen, die ich nicht untersucht habe, doch ist auch gerade *Beta vulgaris* als Beispiel angeführt. Wenn hier aber Seitenwurzeln zwischen den Vertikalreihen auftreten, so rührt dies entweder von einem ungleichmässigen Dickenwachstum der Hauptwurzel her, welches in einer gewissen Region die Seitenwurzeln verschob, sodass dieselben doch auf die ihnen gewöhnliche Ursprungsstelle zurückzuführen sind, oder daher, dass eine kräftig entwickelte sekundäre Seitenwurzel ihren eigenen Weg in einer von der primären sehr abweichenden Richtung durch das sekundäre Gewebe der Hauptwurzel hindurch beibehält. Dass übrigens am Stamm Nebenwurzeln an beliebigen Punkten des Verdickungsringes entstehen können, ist ausser Frage; denn hier ist derselbe, bei geschlossenem Gefässbündelkreise, in seinem ganzen Umfang gleichwertig. Anders bei den vorliegenden Wurzeln, wo die schon erwähnte Erhaltung des Strahlenparenchyms vor den Polen der Gefässplatten an diesen Punkten ganz andere Bedingungen herstellt als vor den Siebgruppen vorhanden sind.

4. In vertikaler Richtung ist ein Gesetz der Verzweigung nicht zu erkennen. Nehmen wir mit Nägeli und Leitgeb²⁾ auch für die Phanerogamen eine streng akropetale Anlage der primären Nebenwurzeln für junge Zustände an, so kann doch sicher, auch bei schon begunnenem Dickenwachstum, sich eine Nebenwurzel zwischen schon vorhandene einschieben, denn an sehr jungen Individuen ist oft in einem vertikalen Abstände von mehreren cm keine meristematische Anlage zu entdecken, während späterhin die Nebenwurzeln oft sehr dicht übereinander stehen. Jedenfalls aber geschieht diese adventive Einschiebung schon sehr früh, wenn sich zwischen Perikambium und Gefässplattenpol noch kein mehrschichtiges Parenchym gebildet hat. Denn einmal müsste dieses sonst, behufs Anlegung der Gefässe der Nebenwurzel an die der Hauptwurzel, sich wieder in eine kambiale, gefässbildende Schicht zurückverwandeln, anderseits müssten sonst an älteren Wurzeln noch nicht durchgebrochene Anlagen primärer Nebenwurzeln zu finden sein, was mir wenigstens nicht gelungen ist.

VI. Resultate.

Fassen wir schliesslich die Hauptpunkte vorstehender Untersuchung zusammen, so ergibt sich, wenn wir von zweifelhaften und weiterer Forschung vorbehaltenen Punkten absehen und unter Wurzel stets nur fleischige Phanerogamenwurzeln verstehen wollen, folgendes:

¹⁾ Schacht, Anat. u. Physiol. II. p. 149.

²⁾ l. c.

1. Die primären Nebenwurzeln werden im Perikambium, und zwar stets vor den Polen der Gefässplatten, sehr frühe, vor oder bald nach Beginn des Dickenwachstums angelegt. Spätere Anlagen primärer Nebenwurzeln an beliebigen Punkten des Verdickungsringes sind mir bei den untersuchten fleischigen Wurzeln nicht vorgekommen.

2. Der Verdickungsring der Nebenwurzel bildet eine Ausstülpung des Verdickungsringes der Hauptwurzel. Haupt- und Nebenwurzel wachsen also durch ein zusammenhängendes Kambium in die Dicke, und ihre Gewebe stehen in organischer Verbindung miteinander: es ist keine Grenze zwischen beiden zu erkennen. Die secundären Gefässe der Nebenwurzel biegen unter rechtem Winkel in den Xylem-Teil der Hauptwurzel ein (Nebenwurzelspuren).

3. Die Bildung von secundären Nebenwurzeln geht an den primären sowohl innerhalb als ausserhalb des Körpers der Hauptwurzel vor sich und zwar schon sehr frühzeitig und immer aus dem Kambium der Nebenwurzel.

4. Die innerhalb der Hauptwurzel an der Nebenwurzel auftretenden secundären Anlagen legen ihre Gefässplatte an die der primären Wurzel an, wie diese die ihrige an die Hauptwurzel; sie wachsen als heterogene Körper in das Gewebe der Hauptwurzel hinein; der Punkt, wo der secundäre Zweig vom primären abgeht, wird durch das Dickenwachstum nicht verschoben, seine Entfernung von der Centralplatte ist eine feste, dagegen wird seine Entfernung von der Peripherie der Hauptwurzel immer grösser; er ist aber noch in den spätesten Stadien tief innerhalb derselben aufzufinden.

5. Der Hauptbildungs-herd der secundären Verzweigungen ist wenige mm unter der Oberfläche der Hauptwurzel, und zwar wird ihre Bildung mit zunehmender Dicke der Hauptwurzel immer reicher und geht bis zum 4. und 5. Grade.

6. Das Dickenwachstum der Hauptwurzel übt einen tangentialen Zug auf die Gefässe der Nebenwurzel aus; dies veranlasst eine Verschiebung der primären Gefässe der Nebenwurzel und verrückt so die Verzweigung höheren Grades, die bei den dikotylen Phanerogamen (mit Ausnahme der Umbelliferen und Araliaceen) theoretisch in einer Ebene vor sich gehen sollte, nach den verschiedensten Richtungen.

7. Die starke Bildung von peripherischen Verzweigungen hindert an der Durchbruchsstelle das Dickenwachstum der Hauptwurzel und veranlasst das Entstehen der Rillen bei *Daucus*, *Petroselinum* u. a. Der Druck des nach aussen sich schiebenden Gewebes der Hauptwurzel auf diese Verzweigung giebt sich als longitudinaler Zug auf den primären Nebenwurzelstrang zu erkennen; derselbe pflanzt sich auf die primären und secundären Gefässe der Hauptwurzel fort, zerzt dieselben auseinander und veranlasst sternförmige Gruppierung des dazwischen liegenden Parenchyms.

8. In vertikaler Beziehung ist im allgemeinen akropetale Anlage anzunehmen; adventive Einschiebungen kommen vor, werden indessen schon sehr zeitig angelegt.

Die vorstehenden Untersuchungen habe ich im Laufe des Sommers und Herbstes 1879 im Botanischen Institut der Berliner Universität unter der Leitung des Herrn Prof. S. Schwendener gemacht. Ich nehme hierdurch Gelegenheit diesem, meinem hochverehrten Lehrer, meinen herzlichen Dank auszusprechen für das Interesse, welches er meiner Arbeit zugewendet hat, sowie für den freundlichen Rat, den er mir im Verlaufe derselben zu Teil werden liess. Desgleichen sage ich dem Assistenten des Instituts, Herrn Dr. M. Westermayer, meinen besten Dank für seine gültige Unterstützung in einigen speciellen Fällen.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1—4. 4 Tangentialschnitte aus einer Reihe von 136 successiven Tangentialschnitten an einem ausgewachsenen Exemplar von *Daucus Carota* (Radius des Querschnittes = 20 mm).

Es bedeutet P das Parenchym der Hauptwurzel;

p » » » Nebenwurzel;

G längs durchschnittenen Gefässe der Hauptwurzel,

g quer oder schief durchschnittenen Gefässe der Nebenwurzeln.

Fig. 1. 2 mm unter der Oberfläche der Hauptwurzel. 13 meristematische, im Querschnitt getroffene Anlagen von Nebenwurzeln (m) zeigend, teils mit teils noch ohne Gefässe; l die Lücke, wo der Schnitt durch die Rille hindurchgeht, welche an der Durchbruchsstelle der Nebenwurzeln sich findet.

Fig. 2. 4 mm unter der Oberfläche der Hauptwurzel. Die Nebenwurzelspuren haben sich zu einer Nebenwurzel vereinigt, welche von dem Kambiummantel (c) umhüllt ist.

Fig. 3. 14,5 mm unter der Oberfläche. Es sind 3 Nebenwurzelquerschnitte vorhanden.

Fig. 4. 18 mm unter der Oberfläche. 2 Nebenwurzeln vereinigen sich

Fig. 5. a) Schema der Verzweigung bei Umbelliferen und Araliaceen

b) bei den übrigen Phanerogamen. I, II, III Gefässplatten der successiven Zweige.

Fig. 6. Querschnitt durch eine ausgewachsene Hauptwurzel von *Daucus Carota*. Peripherische Verzweigung der Nebenwurzeln. g die hier längs oder schief durchschnittenen Gefässe der Nebenwurzelzweige; E Epidermis der Hauptwurzel. (Halbschematisch).

Fig. 7. Längsschnitt (Radialschnitt) durch die Hauptwurzel von *Lappa officinalis*, der zugleich 2 Nebenwurzeln im Längsschnitt trifft.

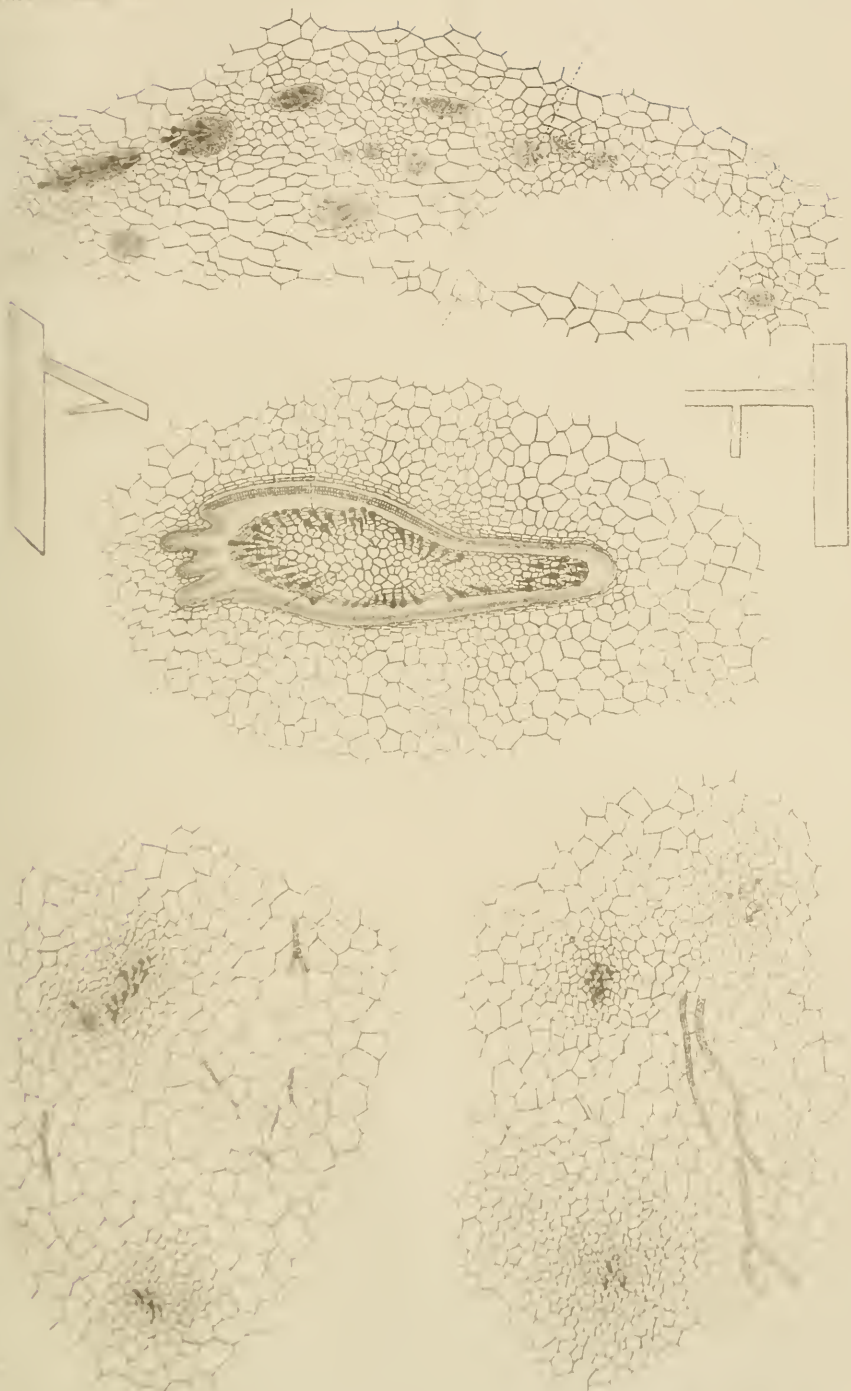
C Centralstrang der Hauptwurzel, dessen Gefäße durch den Zug der Nebenwurzeln gekrümmt erscheinen; g Gefäße der Nebenwurzeln; ns Nebenwurzelspuren, d. h. Gefäße, welche Haupt- und Nebenwurzel gemeinsam sind.

Fig. 8. Tangentialschnitt durch die Hauptwurzel von *Daucus Carota*. Grenze zwischen dem Parenchym der Hauptwurzel P und dem kleinzelligen der Nebenwurzel (p), das stark lichtbrechende, dicke aber zarte Membran zeigt; g quer durchschnittenen Gefäße der Nebenwurzeln.

Fig. 9. Querschnitt durch die Hauptwurzel von *Daucus Carota*. Radial gestreckte Zellen des Parenchyms, herrührend von dem Zug der Nebenwurzeln. G Gefäße der Hauptwurzel.

Wien 1871. Nr. 7. Brandenb. 1880

Taf. I



Wien 1871.

Nr. 7. Brandenb.

Verhandl. d. Bot. Ver. Brandenburg. 1880

Taf. II.

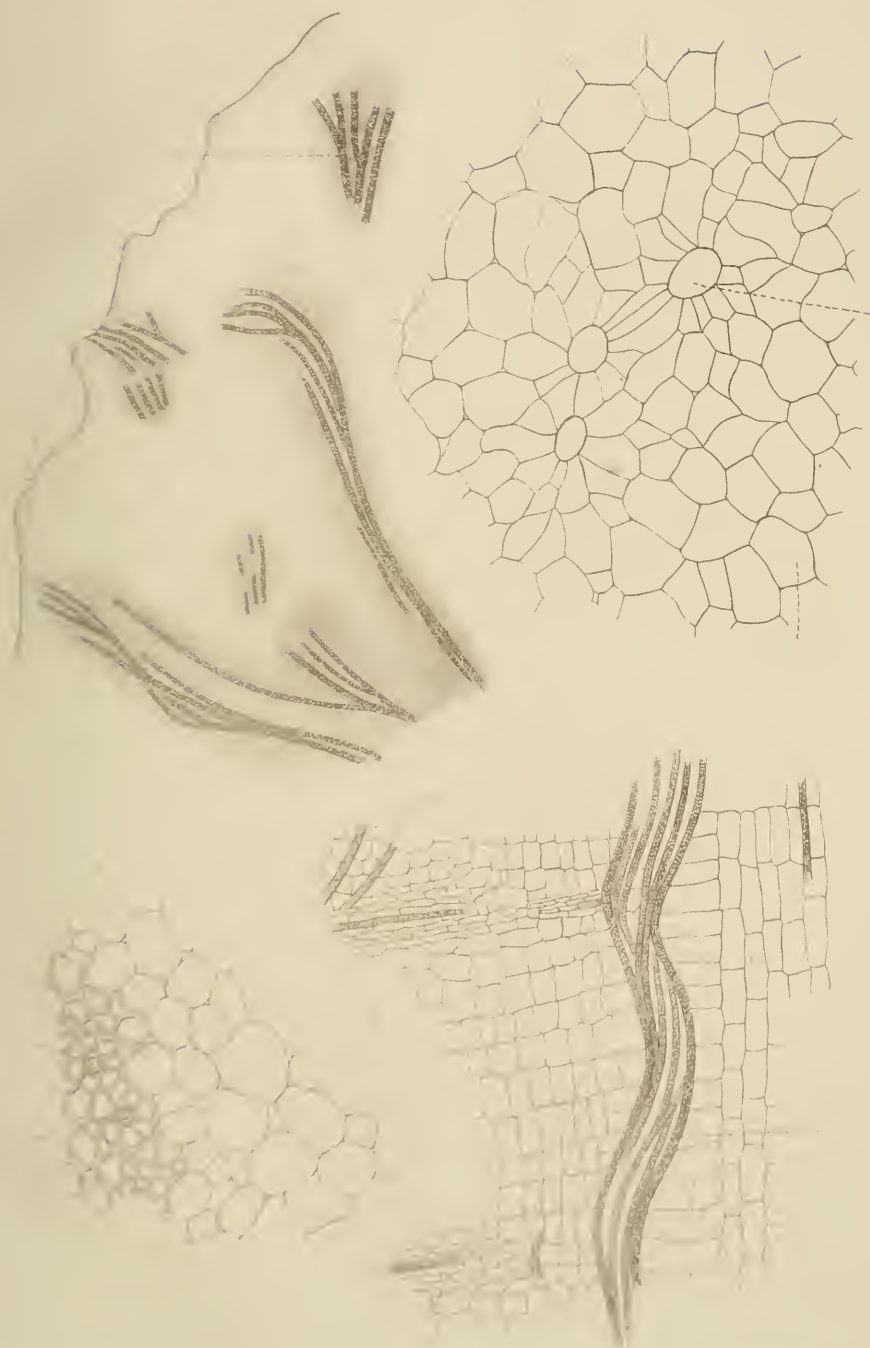


Fig. 1. a. b. c.

Fig. 2. a. b. c.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Botanischen Vereins Berlin Brandenburg](#)

Jahr/Year: 1881

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Bloch O.

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Verzweigung fleischiger Phanerogamen-Wurzeln. 6-25](#)