Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Seitenwurzeln der Monocotylen.

Von

S. Rywosch.

Die Anlage neuer Wurzeln an einer Mutterwurzel geschieht bei den Phanerogamen bekanntlich im Pericykel. Eine Zellgruppe zwischen der innersten Rindenschicht (Schutzscheide) und den Erstlingen der radialen Wurzelbündel gibt dem neuen Seitengebilde den Ursprung.

In den gewöhnlichsten Fällen findet man die Anlage der Seitenwurzel[1]) vor einem Holzstrang, und nur bei den Gramineen und den Cyperaceen unter den Monocotylen- und bei einigen wenigen Dicotylenfamilien sehen wir die erste Anlage nicht vor einem Xylem, sondern vor einem Phloem. Es gilt im allgemeinen als Regel, daß nach einer bestimmten Anzahl von Teilungen das erste Holzelement der neuen Wurzel sich an der der neuen Anlage gegenüber stehenden Protoxylemgruppe ausbildet; bei den Gramineen, Cyperaceen und den abweichenden Dicotylen natürlich an den beiden seitlichen Gefäßgruppen. Hierauf wäre also der ganze Anschluß an die Mutterwurzel beschränkt. Nur für wenige Fälle ist es bekannt, daß sich der Anschluß auf mehr als ein Xylem der Mutterwurzel ausdehnt, so bei *Iris germanica, Asphodelus ramosus* und *Asparagus* auf drei Stränge (Van Tieghem) und auf mehrere bei *Pandanus* und Palmen (Mohl). Was die erste Differenzierung in dem sich teilenden und zur Seitenwurzel sich ausbildenden Gewebe anbe-

[1]) Als Seitenwurzeln werden wir solche Wurzeln bezeichnen, welche an einer anderen Wurzel entstehen. Diejenigen Wurzeln, welche einem Stamme entspringen, werden wir Adventivwurzeln nennen. (Vgl. Goebel pag. 350. Anmerkung.)

langt, so gilt das zuerst angelegte Holzelement als das Erstlingsgefäß der neuen Wurzel; in den Fällen aber, wo sich der Anschluß auf mehrere Gefäßgruppen ausdehnt, wie besonders bei den Palmen, spricht man von Spaltung und Verzweigung der Seitenwurzelbündel (H. v. Mohl, De Bary).

Wir wollen uns vorläufig mit diesen kurzen allgemeinen Auseinandersetzungen begnügen. Nach Besprechung der speziellen Untersuchungen aber wenden wir uns noch einmal und zwar eingehender den geltenden Ansichten über die Seitenwurzelentwicklung zu.

1. In diesem Kapitel werden wir die Entwicklung der Seitenwurzeln mehrerer Monocotylen mit Ausschluß der Gramineen, welche erst im nächsten Kapitel besprochen werden, behandeln.

Wenn man eine Luftwurzel von *Monstera deliciosa* an einer Stelle, wo eine Seitenwurzel derselben entspringt, von außen näher betrachtet, besonders zu einer Zeit, wo letztere schon so weit entwickelt ist, daß sie etwa die ursprüngliche Richtung der Mutterwurzel eingenommen hat, letztere aber an ihrer Spitze schon merklich kränkelt, so kann man folgendes feststellen: Eine Querzone von einigen Millimetern ist zwiebelartig angeschwollen. Eine solche Anschwellung läßt uns natürlich auf ein stärkeres Dickenwachstum an dieser Stelle schließen. Letztere Vermutung wird noch durch die Längsrisse in der Rinde unterstützt, die man mit bloßem Auge deutlich wahrnimmt. Die mikroskopische Untersuchung ergibt tatsächlich, daß an diesen Stellen ein Dickenwachstum stattgefunden hat. Und zwar ist das sonst meist einreihige Pericambium vielreihig geworden. Die Art der Teilungen, sowie das Schicksal der neuen Zellen werden uns am meisten im folgenden beschäftigen.

Der Prozeß der Verdickung beginnt mit Teilungen an derjenigen Stelle, wo die junge Wurzel angelegt wird. Die tangentialen Teilungen im Pericykel beschränken sich nicht auf diese eine Stelle, sondern sie greifen seitlich weiter. Nicht selten teilen sich sämtliche oder fast sämtliche Pericambiumzellen, wie das in der Figur 1 veranschaulicht ist. Die Stelle, an welcher die neue Wurzel entsteht, ist mit V = Vorderseite, der entgegengesetzte Pol mit H = Hinterseite bezeichnet.

Die Teilungen beginnen an der Vorderseite, dann schreiten

sie seitlich nach rechts und links weiter. Wie wir später bei anderen Pflanzen sehen werden, kann es auch hier vorkommen, daß eine geringere oder größere Anzahl von Zellen am hinteren Pol ungeteilt bleibt. In solchen Fällen kann es vorkommen, daß von einer Seite her die Teilungen sich weiter erstrecken, als von der anderen, und so die ganze Verdickung etwas asym-

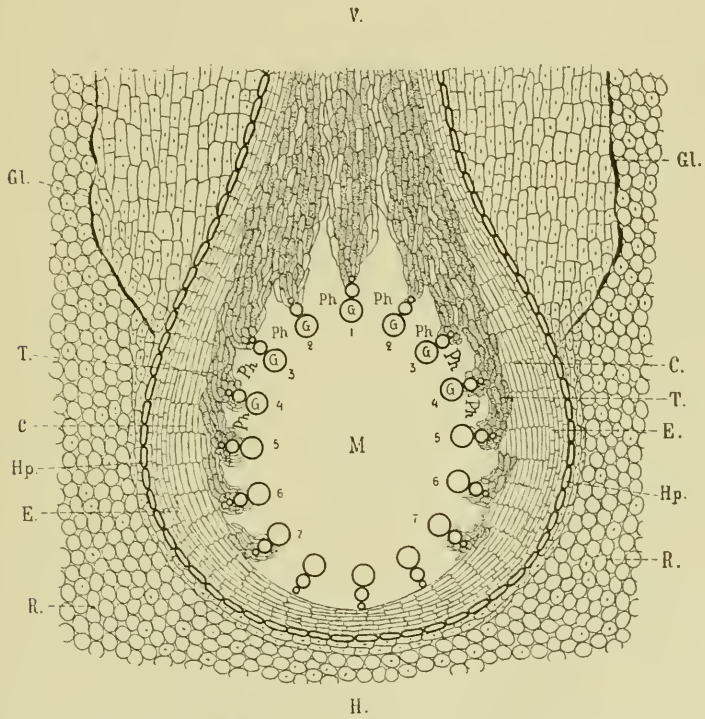

Fig. 1. Querschnitt einer Wurzel von *Monstera deliciosa* mit einer Seitenwurzel; etwas schematisch dargestellt. Vielfach vergrößert. V. = vorn, H. = hinten, R. = Rinde, Hp. = Hornparenchym, C. = Cambium, T. = Tracheiden, G. = Gefäße (Xylem), Ph. = Phloem, M. = Mark, Gl. = Grenzlinie.

metrisch wird, was jedoch bei dieser Pflanze selten zutrifft. Was die Anzahl der Reihen betrifft, so ist sie nicht immer dieselbe; als ausnahmslose Regel gilt aber, daß sie nach hinten zu abnimmt. Es kommt vor, daß am hinteren Pol der Pericykel nur zwei- oder dreireihig geworden ist, während er am Vorderende etwa zwölf bis vierzehn Reihen hat. Hier möchte

ich nur darauf hinweisen, daß der vordere Teil überhaupt teilungsfähiger ist, als der hintere Teil. Man könnte es so auffassen, daß letzterer zur Zeit, wo die Teilungen statthaben, sich in einem relativ älteren Entwicklungszustande befindet.

Durch Fig. 2 wird der Unterschied in den Teilungen an zwei Stellen, die verschieden weit vom Vorderende entfernt sind, dargestellt. Fig. 2 a, welche diesem Punkte näher liegt, zeigt etwa zwölf Zellreihen im Pericykel. An der weiter nach hinten gelegenen Stelle, welche durch die Fig. 2 b dargestellt ist, haben die Teilungen erst begonnen.

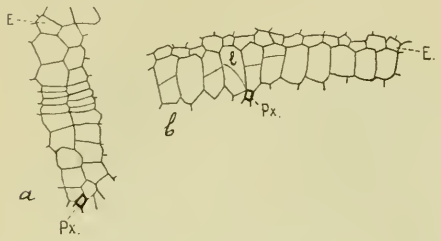

Fig. 2, a. E. = Endodermis, Px. = Protoxylem. Dazwischen liegt der zum vielzelligen Cambium sich ausgebildete Pericykel. Vergrößerung 120 mal.

b. Vom selben Querschnitt, wie Fig. 1, nur weiter nach hinten gelegene Partie. E. = Endodermis, Px. = Protoxylem. Zwischen diesen liegen die radial gestrekten, zum Teil geteilten Zellen des Pericykels. *l.* = eine schiefgestellte Wand. Vergrößerung 120 mal.

Vor der Teilung strecken sich die Zellen des Pericykels in radialer Richtung, sie werden recht hoch (Fig. 2 b), und gehen die ersten Tangentialteilungen ein, und das zu einer Zeit, wo die mehr nach vorne gelegenen Zellen sich schon längst geteilt haben. Natürlich hat der vorn gelegene Teil des Pericykels auch mit gerade so einer Teilung begonnen, wie sie die Fig. 2 b uns zeigt. Bei der Zelle *l* sehen wir übrigens, daß die neue Wand nicht überall parallel der Tangentialwand der Mutterzelle angelegt wird. Gerade direkt bei dem Protoxylem finden wir oft eine geneigte Wand, wie sie bei *l* wiedergegeben ist.

Auf dem Querschnitt der Hauptwurzel, und als solche bezeichnen wir jede Wurzel in bezug auf die von ihr entspringende Seitenwurzel, sehen die durch Teilung entstandenen Zellen des Pericykels ganz wie Cambiumzellen in der sekundären Zuwachszone bei den Dicotylen aus. Sie sind stark tangential abgeflacht. Durch Färbung, etwa mit Hämatoxylin, treten verhältnismäßig große Zellkerne sehr deutlich hervor. Auf Längsschnitten sehen die Zellen im ganzen parenchymatisch aus. Nur hie und da

findet man eine Gruppe von Zellen, die etwas in die Länge gestreckt sind und mit den Querwänden in einander greifen.

Die tangentiale Abplattung der Zellen des jetzt mehrschichtigen Pericykels bezieht sich nicht auf den ganzen Umfang des Zylinders. Dort wo die neue Wurzel den Strängen direkt aufsitzt, haben sich die entsprechenden Elemente radial gestreckt, so daß vor einem Teile des Zentralzylinders, etwa vor fünf Xylem- und Phloemgruppen mit dem dazwischen liegenden Gewebe, sich mehrere stark radial gestreckte Zellreihen finden, welche ganz so, wie die oben beschriebenen tangential abgeflachten Zellen, durch Teilungen des Pericykels entstanden sind.

Außer den Teilungen im Pericykel findet auch noch eine Teilung zwischen dem Phloem und Xylem statt. Die Elemente, die durch diese Teilungen entstehen, sind in der Richtung vom Zentrum zur Peripherie längsgestreckt. Sie müßten also mit ihrem größten Durchmesser senkrecht zu den tangentialen Wänden der oben beschriebenen abgeflachten Zellen stehen. Sie verlaufen auch mehr oder weniger in genannter Richtung. Sie bilden aber nicht einen rechten Winkel mit den anderen Pericykelzellen, denn sie sind etwas geneigt, und zwar meist nach vorne. Ebenso, wie zwischen der Endodermis und den Leitsträngen, finden also auch zwischen dem Xylem und Phloem neue Teilungen statt.

Es ist also einerseits ein neues Teilungsgewebe entstanden, welches um den Zentralzylinder (innerhalb der Endodermis) verläuft, anderseits aber ein Teilungsgewebe, welches zwischen den Strängen liegt. Es ergibt sich auf dem Querschnitte ein teilungsfähiger Ring, welcher sich nach hinten immer verjüngt, ganz vorne dagegen beim Übergang in die neue Wurzel sich auflöst. Das Teilungsgewebe, welches sich zwischen dem Xylem und Phloem entwickelt, bildet eine Art von Fortsätzen am genannten Ring. Wenn, wie ich oben erwähnt habe, nur ein Teil des Pericykels Teilungen eingeht, ist der Ring natürlich nicht vollständig. Aber auch zwischen den Strängen hört die Teilung an derselben Stelle auf, wo sie im Pericykel abgebrochen wird.

Unser Hauptinteresse erweckt die Frage, in welche Elemente und in welcher Weise die Cambialzellen umgewandelt werden.

Die Fig. 1 gibt uns eine Vorstellung von der Umbildung des nun vielfach geteilten Pericykels. Ein großer Teil der cambialen Zellen hat sich in Holzelemente umgebildet. Es sind nun Tracheiden entstanden, deren Membranen die charakteristische netzfaserige Verdickung aufweisen. Sie sind direkt an den Holzsträngen mehr oder weniger parenchymatischer Form, werden aber länger, da wo sie von einer Gefäßplatte zur anderen verlaufen, so daß sie stark tangential gestreckt werden. Etwa vor den drei vordersten Xylemsträngen ist die Streckung in eine radiale übergegangen.

In der schematischen Figur sind die Gefäßgruppen des Zentralzylinders mit Zahlen bezeichnet. Und zwar steigen die Zahlen mit der Entfernung von vorn. Die Umwandlung der Cambiumzellen in Tracheiden findet vor den vordersten Gefäßplatten früher statt, als vor den hintersten. Während bei 1—5 schon ein großer Teil die netzfaserige Verdickung aufweist, sind bei 6 und besonders bei 7 nur wenige in Holzelemente umgewandelt worden. Es könnte also scheinen, daß ebenso, wie das Cambium selbst von vorn nach hinten in seiner Ausbildung fortschreitet, auch die tracheidale Umwandlung in derselben Richtung erfolgt. Wir wollen die Entwicklung von vorne nach hinten basipetal, diejenige in entgegengesetzter Richtung, also von hinten nach der jungen Bildung hin, acropetal nennen. Man könnte nun glauben, daß die ganze Entwicklung, sowohl die Bildung des Cambiums als auch die Umbildung des letzteren in tracheidale Elemente, eine basipetale sei. Dies trifft nur für die Entwicklung des Cambiums zu; die Entwicklung der netzfaserigen Tracheiden aber ist einerseits eine basipetale, anderseits eine acropetale.

Wie wir schon früher gesehen haben, hat die Umwandlung der Cambiumzellen in Tracheiden an den der neuen Anlage näheren Gefäßgruppen zuerst begonnen. Die Entwicklung ist also in dieser Beziehung eine basipetale. Acropetal ist sie aber in folgender Hinsicht: beginnt an einer Gefäßplatte die Bildung der neuen Tracheiden, so schreitet dieselbe nach vorne, also in der Richtung zur neuen Bildung hin fort. In der schematischen Figur sieht man, wie von den Gefäßgruppen, welche mit 6 und 7 bezeichnet sind, die Tracheidenumwandlung in genannter Weise

fortschreitet. Bei der Gefäßgruppe 6, welche näher der neuen Wurzel liegt, ist die Entwicklung schon recht weit vor sich gegangen, bei 7 dagegen viel weniger, während man bei 3, 4, 5 deutlich sehen kann, daß die Umbildung in Tracheiden so weit gegangen ist, daß sie von einer Gefäßgruppe zur anderen ununterbrochen verlaufen. Bei 7 sehen wir dagegen, daß die Tracheiden wohl schon angelegt sind, die Umwandlung aber nicht so weit gegangen ist, daß die Gefäßgruppen 7 und 6 verbunden wären. Auch 6 und 5 sind noch nicht verbunden, jedenfalls fehlt hier nur etwa eine Tracheidenreihe, während

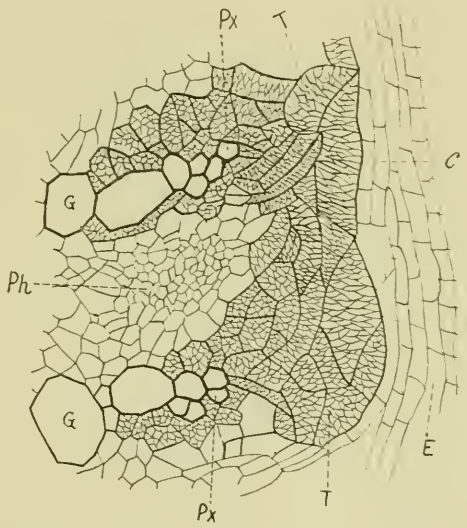

Fig. 3. E. = Endodermis, C. = Cambium, T. = Tracheiden, Px. = Protoxylem, G. = Gefäße, Ph. = Phloem. Vergrößerung 180mal.

von 7 bis 6 als mehr nach hinten gelegenen Gruppen der Umbildung noch etwa 3 Reihen harren.

Bei der Verbindung zweier Gefäßgruppen durch die Tracheiden des Pericykels wird das Phloem überbrückt, so daß es ganz abgeschlossen vom lebenden Gewebe des Pericykels dasteht.

In Fig. 3 sehen wir zwei Gefäßgruppen, welche durch die Tracheiden verbunden sind; das Phloem (Ph) liegt unter dieser Überbrückung. Am selben Querschnitt, aber weiter nach hinten gelegen, sehen wir das durch Fig. 4 dargestellte Bild. Hier

ist die Umwandlung der Cambiumzellen noch nicht so weit, daß die Überbrückung vollständig wäre. Das Phloem liegt bei Ph, noch ganz frei, das davor gelegene Phloem ist schon zum größten Teil von den Tracheiden bedeckt, obgleich letztere die nächste Gefäßgruppe noch nicht erreicht haben, was daraus zu ersehen ist, daß die Cambiumzellen a—a sich noch nicht zu Tracheiden umgebildet haben.

Wir haben gesehen, daß die aus dem Pericykel entstandenen Cambiumzellen sich zu Tracheiden umbilden. Aber gerade bei

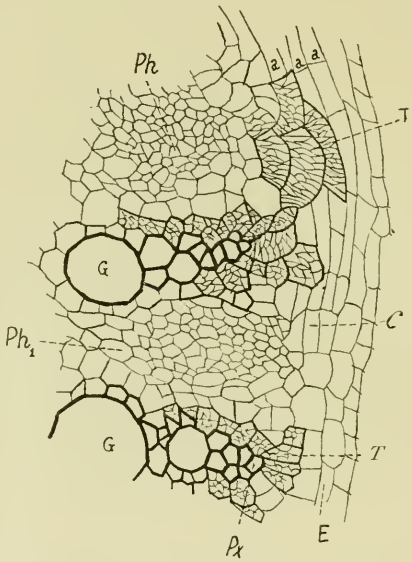

Fig. 4. Stellt eine weiter nach hinten gelegene Partie vom selben Querschnitte, wie Fig. 3. Die Bezeichnung und Vergrößerung wie Fig. 3.

Monstera behält ein großer Teil der Zellen ihre Form, den lebenden Inhalt und die Cellulosemembran. Während etwa 10—14 Reihen im Pericykel entstehen, bleiben meist nicht weniger als 6—9 Tangentialreihen, wie es scheint, für immer dünnwandig, und da die Verholzung der Elemente von dem Leitbündel her vor sich geht, so verholzen eben diejenigen tangentialen Reihen, welche näher dem Zentralzylinder sind, die der Endodermis näheren Reihen bleiben dagegen unverholzt.

Oben wurde schon darauf hingewiesen, daß der vordere Teil

zur Zeit der neuen Wurzelanlage überhaupt teilungsfähiger ist. Diesem Verhalten entspricht auch die Verdickung der Elemente im Zentralzylinder. Bekantlich enthalten die besprochenen Wurzeln ein dickwandiges Mark im Zentrum. Auch die Elemente zwischen dem Xylem und Phloem sind derbwandig. Die Verdickung geht vom Zentrum zur Peripherie vor sich, also zentrifugal (Russow). An denjenigen Stellen, wo eine Wurzel angelegt wird, erfolgt die Verdickung nicht zur selben Zeit auf dem ganzen Umfange. Die hintere Partie ist schon oft längst verdickt, während das vordere Mark noch ganz dünnwandig ist. Dabei kann man auch oft beobachten, daß der Ausgangspunkt der Verdickung nicht ganz im Zentrum, sondern merklich exzentrisch nach hinten verschoben ist.

Dank dem Umstande, daß das vordere Mark recht lange unverdickt ist, tritt oft noch folgende Erscheinung auf. Wie wir schon früher sahen, teilt sich nicht nur das Pericambium, sondern auch zwischen dem Xylem und Phloem gehen einige Zellen Teilungen ein, auf welche die Umwandlung in Tracheiden folgt. Ganz allgemein reichen die genannten Teilungen zwischen dem Xylem und Phloem etwa bis zu einem der größeren Gefäße (Fig. 3 und 4). Manchmal aber sieht man, daß zwischen den Gruppen der vorderen Hälfte des Umfanges, konstant aber etwa zwischen den drei vordersten Gefäß- und Phloemsträngen die Teilung viel tiefer geht und recht weit ins Mark eindringt; wir finden dann im Mark einige Cambiumstreifen, welche im Querschnitt genau so aussehen, wie die früher geschilderten. Tritt der seltene Fall ein, daß das hintere Mark sehr lange unverdickt bleibt, so sieht man, daß die Teilungen als Streifen das ganze Mark bis zu den innersten Gefäßen der hintersten Gefäßgruppen durchsetzen. Hier und da sieht man manchmal auch einige unter diesen cambialen Zellen in der Nähe von Gefäßen sich netzfaserig verdicken.

Bemerkt sei noch, daß zuweilen vor manchen Gefäßgruppen, wenn in der Nachbarschaft schon die geschilderten Veränderungen eingetreten sind, überhaupt keine Tracheiden gebildet werden, auch nicht zwischen dem Xylem und den beiden benachbarten Phloembündeln. In solchen Fällen überbrückt das Tracheidensystem, welches vom hinten gelegenen Xylem nach

vorn in der Entwicklung fortschreitet, auch diese Gefäßgruppe, in der Weise, wie sonst nur das Phloem überbrückt wird.

Was nach dem geschilderten zu erwarten war, hat auch die Untersuchung in folgendem Falle ergeben. Setzen nämlich, was nicht zu oft vorkommt, zwei Seitenwurzeln etwa in gleicher Höhe an, so sieht man, wie das Cambium von beiden Polen ausgehend sich nach hinten fortsetzt, so daß jeder Pol der Vorderseite bei einer gewöhnlichen Entwicklung entspricht. Das Hinterende aber liegt ungefähr in der Mitte zwischen den beiden Anlagen, wo auch das Cambium am wenigsten entwickelt ist. Die Entwicklungsgeschichte der neuen tracheidalen Elemente geht wiederum von jedem Xylemteil aus und zwar in der Richtung nach vorne hin. So sehen wir die tangential verlaufenden Tracheiden, welche von den Gefäßen nach dem neuen Bildungsorte hin in ihrer Entwicklung fortschreiten, in diesem Falle nach zwei entgegengesetzten Seiten ihre Richtung einschlagen. Von der Mitte der Peripherie aus gehen von der einen Hälfte der Xylemgruppen die Tracheiden nach der Richtung zu der einen Seitenwurzel, während von den anderen Gefäßgruppen nach der anderen Seitenwurzel hin Tracheiden gebildet werden. Es kommt vor, daß gerade von der Mitte der Peripherie, nachdem die erste Tracheide nach einem Pole hin sich entwickelt hat, die darauf folgenden die Richtung ihrer Entwicklung zum anderen Pole hin einschlagen, welche Entwicklungsrichtung bis zur eventuellen Erreichung einer vorderen Gruppe beibehalten wird.

Die vorliegende Beschreibung bezieht sich eigentlich auf die Entwicklung von Seitenwurzeln an Luftwurzeln von *Monstera deliciosa*. Im wesentlichen wiederholen sich dieselben Verhältnisse auch bei unterirdischen Wurzeln dieser Pflanze. Es ist meist nur folgender Unterschied zu bemerken. Während bei den Luftwurzeln der Pericykel zumeist annähernd im ganzen Umfange sich teilt, bleibt bei den unterirdischen Wurzeln häufig ein großer Teil desselben, etwa die hintere Hälfte, ungeteilt. Dies hängt z. T. damit zusammen, daß letztere sich nicht wie die in der Luft wachsenden Wurzeln sympodial verzweigen[1]).

[1]) Wie Goebel (Exp. Morphologie) gezeigt hat, tritt eine solche sympodiale Verzweigung an Luftwurzeln nur nach Schädigung des Gipfels ein.

Die Ersetzung einer Wurzel durch eine Tochterwurzel hat immer einen viel weiter geteilten Pericykel zur Folge.

Syngonium affine. Bei dieser Aroidee finden wir im Ganzen dieselben Entwicklungsbilder, wie bei *Monstera.* Ich könnte nur kleine Unterschiede verzeichnen. So findet man nicht selten den durch Teilung vielreihig gewordenen Pericykel stellenweise ganz bis zur Endodermis in Tracheiden umgebildet. Hier und da sieht man auch an weit nach hinten gelegenen Stellen manche recht hohe, also etwas radial gestreckte Tracheiden. Ich will noch erwähnen, daß ich gerade bei einer Syngoniumwurzel die größte Asymmetrie beobachtet habe. Während von der einen Seite her der halbe Pericykel sich geteilt hat, bleibt von der anderen Seite des Umfanges der größte Teil ungeteilt.

Vanda tricolor. Die Wurzel hat ein sehr starkes mechanisches Gewebe. Der Pericykel teilt sich je nach der Stärke der Seitenwurzel mehr oder weniger weit. Ich habe aber auch bei solchen Seitenwurzeln, welche einer verletzten Wurzel entstammte, und so dieselbe fortsetzte, nicht mehr als etwa die Hälfte des Umfanges des Pericykels geteilt gefunden. Die Entwicklung ist dieselbe wie bei den früher genannten Pflanzen, d. i. die Tracheiden entwickeln sich von dem Orte ihrer Entstehung nach vorne hin. Alle Elemente, die aus dem Pericykel entstehen, verdicken sich bald sehr stark. Aber nur ein Teil hat sich zu Tracheiden ausgebildet, die übrigen sind mehr oder weniger parenchymatisch und mit einfachen Tüpfeln versehen. Durch diese zwei Arten von Verdickung kompliziert sich oft das Bild, zumal man hie und da ganze Streifen von unverdickten cambialen Zellen findet, welche ganz von bereits verdickten eingeschlossen sind.

Wir finden hier oft die neuen Elemente auch in dem hintern Teile stark radial gestreckt.

Die Schutzscheide ist bei allen Wurzeln, wo eine Seitenwurzel entsteht, selbstredend an den Stellen, wo die Verdickung statt hat, erweitert. Da aber die Dickenzunahme nach hinten abnimmt, so ist es klar, daß sie in den mehr nach vorne gelegenen Teilen breiter erscheint. Es können ja auch Zerreißungen vorkommen. Aber eine Erscheinung habe ich gerade bei *Vanda* beobachten können, durch welche die Schutzscheide in einer eignen Art erweitert wird. An der Grenze, wo die Erweiterung beginnt, von welcher Stelle an also der Pericykel nach hinten zu ungeteilt bleibt, platzt die Schutzscheide ab und zu. *Vanda* gehört aber zu denjenigen Monocotylen, bei welchen die Zellen der Rindenschicht, welche an die stark verdickte Schutzscheide grenzt, sich ebenfalls sehr stark verdicken (Schwendener). An der Stelle, wo die Schutzscheide reißt, wächst eine oder zwei Zellen der stark verdickten Rindenzellen bedeutend in radialer Richtung und wird also recht hoch. Auf diese Weise ist mehr Raum zur Teilung der neuen Elemente gegeben, da an dieser Stelle die Scheide an die oberen Teile dieser hohen Zellen ansetzt. Diese Erscheinung fand ich auch bei *Vanda* nur recht selten.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich das Verhalten der Schutzscheiden bei der

Bildung von Seitenwurzeln berühren. Ich werde auch später bei mancher Pflanze noch vorübergehend darauf zurückkommen. Bekanntlich stehen, und bei *Vanda* prägnant ausgesprochen, vor dem Xylem die sogenannten Durchlaßzellen. Untersucht man auf Querschnitten eine Mutterwurzel, an welcher eine schon beträchtliche Seitenwurzel ausgebildet ist, so sieht man, daß sich alle Durchlaßzellen mit sehr wenigen Ausnahmen von der Stelle an, wo der Pericykel geteilt ist, bis ganz nach vorne, fast bis zum völligen Schwinden des Lumens verdicken; während an den nach hinten gelegenen Partien, wo die Scheide über ungeteiltem Pericykel liegt, die Durchlaßzellen unverdickt bleiben. Nur sehr selten findet ausnahmsweise auch hier eine Verdickung statt, wie sich ausnahmsweise manche vordere Durchlaßzelle nicht ganz verdicken kann.

Cypripedium insigne. Das mechanische Gewebe innerhalb der Schutzscheide ist nicht so mächtig ausgebildet, wie bei *Vanda*, auch scheint die Entwicklung desselben langsamer vor sich zu gehen. Bei der Anlage der Seitenwurzel teilt sich der Pericykel recht weit nach hinten. Nicht selten teilt er sich in der ganzen Peripherie, besonders natürlich da, wo bei verletzter Mutterwurzel die Seitenwurzel sehr kräftig wird. Auch hier ist die Entwicklung der Tracheiden nach vorne hin von dem Xylem ausgehend leicht zu beobachten.

Bei *Clivia miniata* geht die Verholzung des neuen Cambiums recht weit. Man sieht auch bei diesen Wurzeln von den Holzplatten aus nach vorne die neuen Tracheiden sich bilden. Wahrscheinlich entwickeln sich nicht bei allen nach hinten gelegenen Xylemplatten die neugebildeten Holzelemente so weit, daß ein vollständiges Verschmelzen mit den nächst vorderen stattfindet. Die Entwicklung dauert übrigens sehr lange an. Man findet oft, wenn man den Anschluß recht alter Seitenwurzeln an die Hauptwurzel untersucht in den letzteren noch immer unverholztes, ganz dünnwandiges Cambium, welches nach hinten zu nicht in Tracheiden umgewandelt ist.

Die *Iris*arten haben ebenfalls ein mehr oder weniger weit reichendes Cambium. Die beiden untersuchten *Iris germanica* und besonders *Iris güldenstädtiana* zeigen gut die Entwicklung der verholzten Elemente von den hinteren Bündeln nach den vorderen zu. Wie auch zuweilen bei anderen Pflanzen, sieht man hier, daß in den ferner gelegenen Partien des Cambiums die neuen Tracheiden an einer Holzplatte ansetzen und sich nach vorn zu entwickeln. Die neu gebildeten Tracheiden sind, sofern es nicht die allervordersten betrifft, meist mehr oder weniger isodiametrisch.

Agapanthus umbellatus. Eine starke Wurzel von *Agapanthus* zeigt etwa 20 bis 22 Protoxylemgruppen. Bei der Bildung einer Seitenwurzel sehen wir, daß die neuen Tracheiden etwa an sieben der Holzplatten entstehen. Die Entwicklung zeigt sonst nichts Abweichendes vom allgemeinen Typus. Die nach vornezu strebenden Tracheidengruppen laufen nicht ganz tangential, sondern neigen in ihrer Richtung etwas nach außen hin, so daß wir nicht das Bild eines tangentialverlaufenden Tracheidenringes (oder einen Teil eines solchen), wie etwa bei *Monstera* erhalten.

Bei *Agapanthus* habe ich häufig eine Teilung des Pericykels angetroffen, welche

meiner Ansicht nach unabhängig von einer Anlage einer Seitenwurzel ist. Die *Agapanthus*wurzeln führen nämlich Pneumathoden in der Art, wie sie Jost für mehrere Pflanzen beschrieben hat. Sie kennzeichnen sich als helle in die Länge gezogene Punkte, besonders deutlich als weiße Flecke, an denjenigen Stellen, wo die velamenführende Wurzel grün erscheint. Nun fand ich häufig, daß gerade an der Stelle, wo eine Pneumathode ausgebildet ist, der Zentralzylinder nicht mehr rund, sondern der Teil seiner Peripherie, welcher der Pneumathode zugekehrt ist, in der Art eines kleinen mehr oder weniger abgerundeten Vorsprunges, ausgezogen ist. Wir sehen eben, daß die Schutzscheide über einigen wenigen Zellen etwas erweitert, nicht aber aufgelöst ist. Es kann sich eine Reihe von 6 bis 10 Zellen unter derselben geteilt haben, meistens beschränkt sich die Teilung sogar auf eine geringere Zahl von Zellen.

Ich glaube mehrere Gründe zu haben, diese Teilung nicht mit der Wurzelbildung zu identifizieren, wie das Lindinger (S. 334) in anderen Fällen wohl tun konnte. Die *Agapanthus*wurzel ist überhaupt nicht sehr reich an Seitenwurzeln. Ich fand bei dieser Pflanze an anderen Stellen niemals eine in der Entwicklung zurückgebliebene Seitenwurzelanlage. Außerdem sind zurückgebliebene Seitenwurzelanlagen wohl immer weiter in der Entwicklung, wie dieses hier besprochene Gebilde, was übrigens auch aus Lindingers Angaben ersichtlich ist. Der Grund, weshalb diese Teilung unter der Pneumathode stattfindet, ist mir nicht klar, die Tatsache beweißt jedoch, daß sie an einen bestimmten Ort gebunden ist.

Pandanus Veitchii. Die Wurzeln der Pandaneen sind bekanntlich polyarch und zwar enthalten sie wohl die höchste Zahl der Protoxylem- und Phloemgruppen unter allen Monocotylen.

Bei der Bildung einer Seitenwurzel teilen sich die Pericykelzellen recht weit, aber nicht so weit, wie z. B. bei *Monstera*. Ich habe sowohl solche Wurzeln untersucht, die immer als Seitenwurzeln verbleiben, als auch solche, die die Mutterwurzel fortsetzen. Nicht weniger lehrreich waren Wurzeln, welche wahrscheinlich zeitlebens nie ganz auswachsen, sondern nur gerade die Rindenoberfläche durchbrechen. Man findet solche kleine Seitenwürzelchen in Form von dunklen Punkten an dickeren Wurzeln nicht selten.

Bei manchen geht die Entwicklung bis zur Umbildung einiger wenigen Cambiumzellen in Tracheiden. Instruktiv sind aber besonders Seitenwürzelchen, in welchen diese Umbildung nicht stattgefunden hat. Man sieht hier, wie der Pericykel mit der Entfernung vom Orte der ersten Teilung immer weniger und weniger tangentiale Teilungen eingeht. Es bildet sich so eine diskusförmige Auflage auf die Mutterwurzel, und zwar nimmt sie gewöhnlich etwa den vierten oder dritten Teil des Umfanges der letzteren ein. Nebenbei bemerke ich noch, daß wir in solchen Fällen auch mehr als hundert Zellen in der Richtung von einem Ende bis zum anderen Ende der teilungsfähigen Partie zählen können.

Die vollständig auswachsenden Wurzeln sind in ihrer weiteren Entwicklung

verschieden, je nachdem sie die Mutterwurzel fortsetzen oder typische Seitenwurzeln bleiben. Und zwar ist im letzteren Falle die Teilung weniger ergiebig, als im ersteren. Ein bedeutenderer Unterschied bei der Entwicklung dieser beiden Arten von Seitenwurzeln äußert sich in Folgendem. Wie wir schon mehrmals gesehen haben, beschränkt sich die Teilung nicht auf den Pericykel, sondern greift auch zwischen die Xylem- und Phloemgruppen. Auch im Marke kommen im Zusammenhange mit der neuen Wurzelanlage Teilungen vor. Im vordersten Teile sehen wir die Teilungen, welche zwischen dem Xylem und Phloem auftreten, bei in das Mark sich fortsetzen. Während sich bei den kleineren Wurzelchen, wie auch bei denjenigen Seitenwurzeln, welche nicht die Mutterwurzel fortsetzen, aus diesen Zellen keine Tracheiden bilden, sehen wir, daß bei der Bildung derjenigen Seitenwurzeln, welche die Mutterwurzel fortsetzen, die durch die genannten Teilungen entstandenen Zellen fast alle in Tracheiden umgebildet werden. Diese Teilungen im Mark gehen hauptsächlich im vordersten Teile desselben vor sich. Die neuen Teilungen greifen oft knapp bis zur Hälfte des Durchmessers des Zentralzylinders. Aus den vordersten Elementen dieses Markteiles wiederum bilden sich die Tracheiden und greifen etwa bis zu einem Drittel des Durchmessers hinein. Die Tracheiden sind besonders, wo ihre Richtung mit der der neuen Wurzel zusammenfällt, recht lang, und ihre Länge übertrifft mehrmals die Breite. Ihre Wände sind netzartig verdickt, und zwar in der Form von Spiralen mit vielen Anastomosen. Eine besondere Beziehung der Tracheiden zu den im Marke dieser Pflanze verteilten Leitbündeln habe ich nicht auffinden können. Die anderen Arten von *Pandanus* scheinen sich, nach einigen flüchtigen Studien zu schließen, in nichts wesentlichem von dem näher untersuchten *Pandanus Veitchii* zu unterscheiden.

Livistona Chinensis. Bei den Palmen verläuft der Prozeß der Ausbildung des neuen Gewebes, so wie seine Umbildung verhältnismäßig schnell, so daß es Mühe kostet bis man die entsprechenden Bilder findet. Es gelingt jedoch festzustellen, daß die Entwicklung oder vielmehr die Umbildung, resp. Verdickung, des geteilten Pericykels in derselben Richtung erfolgt, wie bei den anderen Pflanzen. Nur kann man hier beobachten, daß nur ein Teil der Cambiumzellen, und zwar die vorderen, in Tracheiden umgewandelt werden. Aus dem anderen Teil der geteilten Pericykelzellen bilden sich gewöhnliche dickwandige Zellen mit einfach getüpfelten Membranen.

Gerade in dem Teile, wo sich solche verdickte Zellen bilden, habe ich gefunden, daß während sowohl die den Gefäßen zunächstliegenden Zellen, als auch die direkt unter der Schutzscheide befindlichen schon verdickt waren, ein Streifen von ein bis drei Zellagen unverdickt blieb. Wir haben hier also den gut ausgesprochenen Fall, wo beiderseits einer gewissen Zellreihe im Pericykel Verdickungen stattfinden, während der dazwischen liegende Zellstreifen selbst lange unverdickt bleibt. Der teilungsfähige Bogen nimmt im allgemeinen etwa knapp die Hälfte des Umfanges ein. So fand ich z. B. bei einer zwölf Gefäßplatten zählenden Wurzel, daß über fünf derselben sich der Pericykel teilte; bei einer 24 Gefäßplatten starken Wurzel, lagen wiederum elf derselben unter geteiltem Pericykel.

Es erübrigt noch auf ein Verhalten der Schutzscheiden hinzuweisen. Die Scheidenzellen der *Livistona*wurzel gehören zu den U- oder C-Scheiden (Russow): die innere tangentiale Wand, wie auch die radialen sind stark verdickt, während die äußere Tangentialwand unverdickt ist. Da wo eine neue Wurzel angelegt wird, ändern sich eigentlich diese Verhältnisse nicht. Der Grad der Verdickung dagegen ändert sich insofern, als etwa von der Stelle an, bis zu der der teilungsfähige Bogen reicht, sowohl die inneren Tangentialwände als auch die radialen Wände bedeutend dicker sind, und zwar ist diese bedeutende Verdickung um so mehr ausgesprochen, je näher die Scheidenzellen der neuen Anlage zu liegen kommen.

Phönix dactylifera verhält sich im Ganzen ähnlich der *Livistona*. Auch hier tritt die genannte besondere Verstärkung der radialen und tangentialen (inneren) Wände deutlich hervor, eine Erscheinung, welche übrigens auch bei anderen Pflanzen mit C-Scheiden zu beobachten ist.

Alium porrum. Die von mir untersuchten Wurzeln waren pentarch und hexarch. Gewöhnlich geschieht die Seitenwurzelanlage in derselben Weise, wie bei allen anderen Pflanzen; vor einer Xylemgruppe tritt die erste Teilung auf und verbreitet sich dann nach links und rechts weiter.

Bei den hexarchen Wurzeln bilden sich an den drei vorderen Xylemplatten neue Tracheiden. Bei diesen hexarchen Wurzeln sollte man erwarten, daß die beiden seitlichen Xylemgruppen einen Winkel von etwa 60 Grad mit derjenigen, vor welcher die erste Teilung beginnt, bilden. Ich habe aber ein anderes Verhalten feststellen können, nämlich: die beiden seitlichen neigen sich vielmehr ganz bedeutend zur mittleren, so daß die an ihnen neugebildeten Tracheiden gar nicht dazu kommen unter der Schutzscheide tangential zu verlaufen, sondern sie laufen, mit Ausnahme der allerersten kurzen Tracheiden, welche eine unbedeutende Krümmung machen, ziemlich direkt radialwärts in der gleichen Richtung mit der neuen Wurzel. Wir sehen hier die neue Wurzel über drei Xylemplatten ruhen, da vor diesen Tracheiden gebildet werden. Die Teilung des Pericykels kann auch etwas weiter greifen, aber ich habe nie an den weiteren Xylemgruppen Tracheiden entstehen sehen.

Bei pentarchen Wurzeln habe ich auch Fälle beobachten können, in denen die eigentliche Mediane der neuen Bildung nicht eine Xylemgruppe, sondern eine Phloemgruppe einnimmt. Die weiteren Teilungen gehen in gewöhnlicher Art vor sich. Die neuen Tracheiden entstehen an den beiden dem erwähnten Phloem benachbarten Gefäßgruppen. In beiden Fällen, sowohl wenn die neuen Tracheiden an drei, wie auch wenn sie an zwei Xylemgruppen entstehen, verlaufen diese Elemente radial, ohne die tangentiale Richtung unter der Schutzscheide einzuschlagen. Es ist selbstverständlich, daß hier ebenso, wie am vorderen Teile der *Monstera*wurzel die neuen Tracheiden, da sie nur radial verlaufen, das Phloem nicht einschließen können, wie das in den hinteren Partien der *Monstera*wurzel der Fall ist. (Vergl. Fig. 1.)

Tradescantia albiflora. Die Wurzeln sind so ziemlich konstant heptarch. Nach der ersten Teilung, welche vor einem Xylem auftritt, setzen sich die Teilungen im

Pericykel nach rechts und links fort. In einigen Fällen erreichen diese Teilungen die nächsten Gefäßgruppen, in anderen wieder nicht. Was die Umwandlung der neugebildeten Zellen in Tracheiden betrifft, so habe ich hier zwei, prinzipiell wohl gleiche Arten beobachten können. In gewissen Fällen entstehen neue Tracheiden nur vor derjenigen Gefäßgruppe, wo die Teilung aufgetreten ist, wenn auch die Teilungen des Pericykels nach rechts und links weiter vor sich gegangen sind. In anderen Fällen sehen wir, daß vor zwei der Xylemgruppen neue Tracheiden entstehen. Wir haben aber nicht einen Fall, wie ich ihn bei *Allium porrum* angeführt habe, wo an zwei symmetrisch zur Mediane der neuen Wurzel gelegenen Xylemgruppen die Tracheiden entstehen. Die erste Teilung findet direkt vor einer Xylemgruppe statt; nachdem aber die Teilungen weiter um sich gegriffen haben, treten nur vor einer der seitlichen Gefäßgruppen Tracheiden auf. Diese Gefäßgruppe bildet mit der in der Mediane stehenden meist einen kleineren Winkel, wie die anderen Gefäßplatten untereinander. Auch findet man oft, daß ihre dem Zentrum näher gerückten Gefäße vor Erreichung desselben mit einander sich berühren, da sich die Gefäßgruppen, in ihrer zentripetalen Entwicklung oft recht stark seitlich ausbreiten. Die Tracheiden laufen, wie bei *Allium* radial, ohne sich unter der Schutzscheide tangential fort zusetzen. Auch hier bedecken sie somit nicht das zwischenliegende Phloem. Ich erwähne hier noch, daß in der Rinde, und zwar in den innersten Schichten ganz nahe der Schutzscheide, die Zellwände sich mehr oder weniger verdicken können. In solchen Fällen habe ich gefunden, daß da, wo eine Seitenwurzel entsteht, die Zellen gerade an dem entgegengesetzten Pole ihre Wände verdicken, während in den mehr nach vorn gelegenen Teilen die Wände bedeutend dünner bleiben.

Acorus calamus. Die Verzweigung der *Acorus*wurzel ist nicht sehr bedeutend. Hie und da findet man aber gut entwickelte Seitenwurzeln. Die Bildung derselben untersuchte ich, wie bei anderen Pflanzen, deren Wurzeln verhältnißmäßig dünn sind, nur an den Stellen, wo sie den Adventivwurzeln entspringen.

An der meist heptarchen Wurzel beginnt die erste Teilung in derselben Weise, wie bei den anderen Monocotylen. Nach der ersten Teilung vor einem Xylem, schreitet dieselbe noch etwas nach rechts und links. Im ganzen aber hört diese Teilung bald auf, so daß sie nur selten bis an die benachbarten Gefäßgruppen reicht. Die Bildung der neuen Tracheiden findet vor dem ersten Xylem statt und beschränkt sich auf diese einzige Stelle. Ich habe wenigstens nie Tracheidenbildung an den weiteren Gefäßgruppen beobachten können. Es ist noch zu erwähnen, daß diejenige Gefäßgruppe, vor welcher die Seitenwurzel entsteht, breiter ist, als die anderen im selben Querschnitt der Mutterwurzel. —

2. Wir haben schon in der Einleitung auf das abweichende Verhalten der *Gramineen* und *Cyperaceen* bei der Seitenwurzelbildung hingewiesen. Wie gesagt beginnt die erste Teilung in der Regel vor einem Phloem. Diese Entwicklungsweise

wird darauf zurückgeführt, daß das Protoxylem bei diesen Familien bis zur Schutzscheide reicht. Wenn auch in gewissen Fällen diese Erscheinung wohl die Ursache der abnormen Entwicklung sein könnte, wird man doch die letztere auf ein anderes, und zwar allgemeineres Verhalten des Pericykels zurückführen dürfen. Es ist nicht zu vergessen, daß viele Gramineen und auch einige Cyperaceen auch vor den Gefäßgruppen, sei es vor allen, oder nur vor einigen Gruppen, Pericykelzellen aufweisen. So findet sich z. B. auch bei *Saccharum officinarum* die Seitenwurzelanlage vor dem Phloem, und doch ist bei dieser Pflanze der Pericykel vollständig. Sehr bemerkenswert ist anderseits, daß bei *Scirpus lacustris* auch vor einem Xylem die neuen Teilungen beginnen können. Natürlich geschieht das in Fällen, wo vor dem Xylem der Pericykel nicht unterbrochen ist, was van Tieghem und Douliot auch betonen. Ich führe diese Pflanze deshalb an, weil ihre Wurzeln als solche, welche keinen Pericykel vor dem Xylem haben, gelten (vergl. Klinges Tabelle pag. 56—57). Dieser, wie auch andere ähnliche Fälle lassen überhaupt noch die Frage offen, ob in der Tat der Pericykel so häufig in diesen Familien vor dem Xylem fehlt, wie das angenommen wird. So recht allgemein aber ist die Erscheinung, daß die Pericykelzellen vor dem Xylem mehr zur Verdickung neigen, was meiner Ansicht nach in manchen Fällen auch die Veranlassung gab, solche Zellen für Protoxylemelemente zu halten. Diese Verdickung aber ist der Grund, daß diese Zellen überhaupt weniger teilungsfähig werden, und dank diesem Umstande die ersten Teilungen in den benachbarten Zellen statt haben. Auf diese Frage werde ich nach Besprechung der einzelnen Fälle in den allgemeinen Betrachtungen zurückkommen.

Bevor ich zur eingehenden Beschreibung der Vorgänge bei der Seitenwurzelbildung bei den Gramineen übergehe, will ich noch folgendes vorausschicken. Obgleich ihre Entwicklung nicht nur in dem schon angeführten Punkte vom allgemeinen Typus abweicht, sondern wir vielmehr auf noch bedeutendere Abweichungen stoßen werden, so sei hervorgehoben, daß in diesen alle von mir untersuchten Gramineen übereinstimmen, so daß wir von einem Typus der Seitenwurzelbildung, welcher

den Gramineen eigen ist, reden können. Ihm schließen sich die Cyperaceen, wie wir zeigen werden, an.

Unter den unten angeführten Pflanzen finden sich sowohl solche, bei welchen der Pericykel stets vor dem Xylem unterbrochen ist, als auch solche, wo er ohne jegliche Unterbrechung unter der Schutzscheide verläuft; auch Wurzeln, bei welchen der Pericykel vor dem Xylem bald auftritt, bald verschwindet, haben in den Untersuchungen Berücksichtigung gefunden.

Zea mays. Der Zentralzylinder einer Wurzel ersten Grades (einer Adventivwurzel) hat nach van Tieghem und Douliot sechs bis sieben große Gefäße. Man findet aber oft viel mehr solcher Gefäße in der Wurzel — es können sogar zwanzig große Gefäße auftreten. Auf ein jedes der großen Gefäße kommen mit seltnen Ausnahmen zwei Protoxylemgruppen. In gleicher Zahl mit den letzteren finden wir die Phloembündel zwischen ihnen.

Untersucht man eine Mutterwurzel an der Stelle, wo sie eine Seitenwurzel trägt, so fällt vor allem auf, daß man im Pericykel keine weiteren Teilungen beobachten kann. Wir haben im ersten Kapitel festgestellt, daß bei allen Wurzeln der anderen Monocotylen durch die Teilung des Pericykels das Protoxylem recht weit von der Schutzscheide entfernt wird, und zwar je näher dem neuen Bildungsorte, um so mehr. Hier finden wir nichts von den Erscheinungen, welche an das Bild der Fig. 1 erinnern könnte: Alle Protoxylemgruppen sind vielmehr gleich weit von der Schutzscheide entfernt. Man könnte veranlaßt sein, zu glauben, daß bei diesen Wurzeln die ersten vor dem betreffenden Phloem statthabenden Teilungen auch die einzigen wären.

Ein näheres Studium zeigt aber, daß auch hier weitere Teilungen regelmäßig vorkommen, und daß letztere ebenso wie bei den anderen Monocotylen recht weit nach hinten greifen können. Und, wenn auch die neuen Teilungen sich nicht auf die hintersten Partien ausdehnen, so sehen wir nicht selten, daß sie auf die Hälfte des Umfanges und auch drüber sich erstrecken können.

Nach den ersten Teilungen, welche vor einem Phloem stattgefunden haben, bleibt das Gewebe zwischen diesem und den

beiden benachbarten Gefäßgruppen einige Zeit noch teilungsfähig. Hauptsächlich ist aber das Gewebe zwischen dem äußersten Protoxylemelement und dem großen, also innersten Gefäße sehr lange Zeit teilungsfähig. Aber nicht nur in diesem vordersten Teile allein, sondern auch weiter nach rechts und links verläuft ein zusammenhängendes teilungsfähiges Gewebe. Es erstreckt sich in dem durch die Fig. 5 vergegenwärtigten Fall rechts bis zur vierten und links bis zur fünften Xylemgruppe. Wir sehen, daß auch hier die teilungsfähige Region sich asymmetrisch ausbreiten kann. Nach innen von diesem Streifen

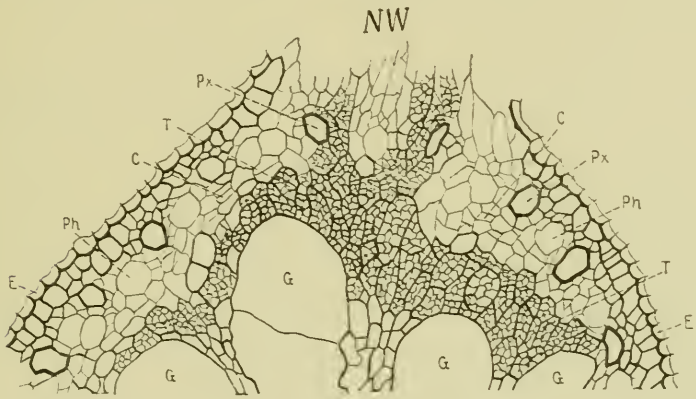

Fig. 5. Querschnitt durch eine Adventivwurzel von *Zea Mays*, wo bei Nw. eine Seitenwurzel sich gebildet hat. E. = Endodermis, C. = Cambium, Px. = Protoxylem, Ph. = Phloem, G. = Gefäße, T. = Tracheiden. Vergrößerung 130mal.

teilungsfähiger Zellen liegen die großen Gefäße, nach außen aber die Protoxylemelemente und, mit ihnen alternierend, die Phloemgruppen. Je näher das Teilungsgewebe dem Orte der ersten Teilung liegt, desto teilungsfähiger ist es, und desto mehr neue Zellreihen entstehen; nach hinten dagegen nehmen sie an Zahl ab. Auf diese Weise entsteht ein neuer Gewebestreifen, welcher vorne recht breit werden kann, hinten aber stets bedeutend schmäler ist. Dieses neue Cambium ist nicht, wie es bei allen anderen Monocotylen der Fall ist, ein Produkt des Pericykels, sondern im Stranggewebe selbst entstanden. Aus diesen Cambiumzellen ent-

stehen mehr oder weniger isodiametrische Tracheiden mit netzfaseriger Verdickung. Es bildet sich ein zusammenhängendes Tracheidensystem, welches etwa die Hälfte des ganzen Wurzelumfanges einnimmt. Fig. 5 T.

Die Entwicklung des Cambiums geht also auch hier von dem ersten Teilungsorte nach rechts und links weiter, und auch hier teilen sich die entfernter gelegenen Cambiumzellen weniger ausgiebig, als die näheren. Die Entwicklung der Tracheiden, d. i. die Reihenfolge, in welcher sie aus den lebenden Elementen entstehen, ist etwas anders, wie bei den anderen Monocotylen. Die Hauptregel gilt auch hier, daß die dem ersten Teilungsorte zunächst gelegenen zuerst, die entferntesten dagegen zuletzt verholzen. Da das Cambium zwischen dem Protoxylem und den innersten großen Gefäßen liegt, war es interessant zu erfahren, von welchem dieser beiden Holzelemente die Umwandlung ausgeht und fortschreitet. Es war leicht festzustellen, daß die Umwandlung der Zellen in Tracheiden von den großen Gefäßen aus zu dem Protoxylem hin fortschreitet. Es liegt somit hier eine zentrifugale Entwicklung vor. In Fig. 5 sehen wir, daß die Zellen des Teilungsstreifens, welche unter dem Protoxylem und in gleicher Höhe unter dem Phloem liegen, noch dünnwandig sind, während die innersten schon längst die netzfaserige Verdickung angenommen haben. Nur in den zwei vordersten Gefäßsträngen sind schon alle Zellen in Tracheiden übergegangen.

Dank dem Umstande, daß die weiteren Teilungen im Stranggewebe selbst und nicht im Pericykel stattfinden, ist auch das Phloem bei den Gramineen nicht von den neuen Tracheiden überbrückt; es liegt vielmehr direkt unter dem ungeteilten Pericykel. Durch die Bildung aber der Tracheiden an den großen Gefäßen ist das Phloem von den letzteren weiter gerückt, als an Stellen, wo keine Neubildung, und somit keine Teilungen stattgefunden haben.

Die Schutzscheide mit ihren c-förmig verdickten Zellwänden ist hier in den vordersten Partien kaum merklich stärker verdickt, als in den hinteren. Das Rindengewebe bleibt hier, wie bei den meisten Wurzeln, in den vordersten Teilen längere Zeit teilungsfähig, und zwar ist es besonders ausgesprochen an den-

jenigen Zellreihen, welche unmittelbar der Schutzscheide anliegen.

Panicum plicatum. In der Wurzel von *Panicum plicatum* verläuft der Pericykel ohne jegliche Unterbrechung vor den Gefäßgruppen als geschlossener Ring um das radial angeordnete Stranggewebe, in gleicher Weise also, wie das bei allen normalen Monocotylenwurzeln der Fall ist.

Eine starke *Panicum*wurzel hat etwa acht große Gefäße. Die Zahl der Protoxylemgruppen, mit welchem je ein Phloem alterniert, beläuft sich aufs Doppelte. Man kann auch hier feststellen, daß da, wo eine Seitenwurzel sich bildet, sich die Teilungen nicht auf diejenigen, welche zuerst vor dem Phloem stattfinden, beschränken. Auch hier entsteht ein Bildungsgewebe, das recht weit nach hinten reicht. Aus dem Teilungsgewebe bilden sich die neuen Tracheiden in derselben Weise, wie bei *Zea*. Auch hier geht die Teilung von dem Orte der neuen Bildung nach rechts und links weiter. Die Umwandlung in Tracheiden unterliegt auch hier dem allgemeinen Gesetze, daß vor denjenigen Gefäßen, welche dem neuen Bildungsorte näher sind die Verdickung und Verholzung früher eintritt, als bei den entfernteren. Es läßt sich auch feststellen, daß die Entwicklung außerdem zentrifugal ist.

Im vorigen Kapitel haben wir einige Pflanzen kennen gelernt, bei welchen das Teilungsgewebe bis ins Mark reichen kann, und haben dabei festgestellt, daß, während bei *Monstera* eine Umbildung dieses Teilungsgewebes in Tracheiden nur sehr vereinzelt vorkommt und sich nur auf einige Zellen beschränkt, in den starken Seitenwurzeln von *Pandanus* dagegen diese Umbildung in viel bedeutenderem Maße vor sich gehen kann. Bei *Panicum plicatum* habe ich einen Teilungsmodus auftreten sehen, welcher gewissermaßen dem ebengenannten an die Seite gestellt werden könnte. Das Teilungsgewebe, welches von einer Gefäßgruppe zur anderen verläuft sendet manchmal einen Fortsatz nach oben hin, umgibt auf diese Weise eine Protoxylemgruppe nicht nur von unten, an der dem Zentrum genäherten Seite, sondern legt sich auch an einer radialen Flanke derselben an, um endlich auch die äußerste Seite des Protoxylemelements im Pericykel also, zu erreichen. In solchem Falle habe ich auch die Umwandlung der Zellen, welche der äußersten tangentialen Wand anliegen, in Tracheiden beobachten können.

Von anderen Gramineen mit vollständigem Pericykel habe ich noch *Elymus arenarius* (nach van Tieghem und Douliot S. 281, ist hier ein Pericykel ohne Unterbrechung vor den Gefäßen vorhanden) und *Phragmites communis* (der Pericykel ist hier ohne Unterbrechung, vergl. Klinges Tabelle S. 56—57) untersucht. Alle diese Pflanzen ergaben dieselbe Art der Seitenwurzelentwicklung, wie ich sie für *Zea* und *Panicum* festgestellt habe.

Auch die Gramineen mit vollständig unterbrochenem Pericykel ergaben dieselbe Entwicklungsgeschichte, d. h. es entsteht ein neues Bildungsgewebe, welches unter dem Protoxylem und Phloem einerseits und den großen Gefäßen anderseits zu liegen kommt. So konnte ich bei *Phalaris arundinacea* (Pericykel vor den Gefäßen stets

unterbrochen, (Klinges Tabelle), welches ich näher studierte, feststellen, daß die Bildung des neuen Cambiums, wie die der Tracheiden, in derselben Weise erfolgt, wie bei *Zea*, *Panicum*, *Elymus* und anderen.

Bei den *Cyperaceen* ist das direkte Herantreten der Protoxylemgruppen eigentlich noch häufiger, als bei den Gramineen. Ich verweise auf Klinge und besonders auf Russow.

Es ist natürlich bei dieser Pflanzenfamilie dasselbe Verhalten zu erwarten, wie bei den Gramineen. Ich habe nur einige *Carex*arten, und zwar nicht besonders eingehend, untersucht. So viel habe ich aber feststellen können, daß die weiteren Teilungen zwischen dem Protoxylem und den großen Gefäßen statthaben. Natürlich setzen sich die Teilungen auch hier unter das Phloem weiter fort. Ebenfalls habe ich die neugebildeten Zellen zum Teil in Tracheiden sich umwandeln sehen können. Es wiederholt sich aber in jeder Beziehung dasselbe Bild, welches wir bei den Gramineen gefunden haben. —

3. Die anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen, welche wir in den früheren Kapiteln mitgeteilt haben, können in verschiedener Beziehung verwertet werden. — Vor allem haben wir gesehen, daß an der Stelle, wo die Wurzelbildung stattfindet, eine bedeutendere Anzahl von Pericykelzellen sich teilen, als das von van Tieghem und Anderen angegeben wird; ja, daß sogar der Pericykel in seinem ganzen Umfange sich teilen kann. Diese letztere Tatsache ist von Lindinger für *Philodendron* festgestellt worden. Lindinger führte in seiner Arbeit auch den Beweis, daß das sekundäre Dickenwachstum der Dracaenen usw. in der Rinde stattfindet, die Teilungen aber im Pericykel einzig und allein mit der Neubildung der Seitenwurzel zusammenhängen. Die letzteren Angaben dieses Autors kann ich durch meine Studien an einigen Dracaenen wohl bestätigen.

Die Zellteilungen im Pericykel greifen also häufig sehr weit nach hinten, und die neue Wurzel ruht gewöhnlich auf mehreren Gefäßgruppen. Die früheren Annahmen, daß solche Fälle nur vereinzelt vorkommen, haben sich somit nicht bestätigt. Besonders ist aber hervorzuheben, daß solche Fälle nicht nur bei polyarchen, wie das angenommen wird (de Bary), sondern ebenso gut bei pentarchen und hexarchen Wurzeln vorkommen. Ich erinnere an *Allium porrum*, wo die Seitenwurzeln auf zwei resp. drei Gefäßgruppen ruhen, die Teilungen im Pericykel aber sogar noch weiter greifen können. Der Grund, daß diese weiteren

Teilungen so wenig gesehen worden sind, ist, meiner Meinung nach, der, daß von den besten Erforschern der Seitenwurzelbildung meist die jüngeren Stadien berücksichtigt wurden, die älteren nur hie und da, und zwar mehr in anatomischen Arbeiten behandelt wurden.

Ein gewisses Interesse für unsere Frage haben die anatomischen Untersuchungen der Palmen von H. v. Mohl. Er hat nämlich in der Mutterwurzel noch recht weit nach rechts und links gefäßartige Elemente beobachtet, welche letztere er für Verzweigungen der Gefäßbündel der Tochterwurzel erklärt. Diese Auffassung der im Pericykel entstandenen Tracheiden scheint überhaupt die allgemeine (de Bary) geworden zu sein, und überall da, wo die Rede vom Anschluß der Seitenwurzeln ist, scheint eben diese Auffassung der Verzweigung der Tochterwurzelelemente die einzige zu sein.

Diese Ansicht, ist meiner Meinung nach, ganz unberechtigt. Wir haben bei allen Wurzeln festgestellt, daß die Umbildung der Pericykelzellen von jeder Gruppe aus von vorn nach hinten geht. Es bilden sich somit in der Mutterwurzel neue Holzelemente, welche das Bestreben haben, sich zur Seitenwurzel hin zu entwickeln, um dieselbe zu erreichen, resp. sich an vordere Gefäßgruppen anzulegen, von welchen gewisse die Seitenwurzel erreichen.

Die Entwicklung der Tracheidengruppen von der Mutterwurzel zur Tochterwurzel hin beweist eben, daß hier von Verzweigung keine Rede sein kann: es würde doch sonst die Entwicklung in umgekehrter Richtung erfolgen müssen, von der Tochterwurzel zur Mutterwurzel hin! Vielmehr sehen wir, daß die Mutterwurzel die Tracheidengruppen zur Tochterwurzel hin entsendet. Dieser Entwicklungsgang tritt noch mehr in den Fällen zutage, wo die allerletzten Tracheidengruppen die vordersten überhaupt nicht erreichen. Diese Tatsache, daß die hintersten Tracheidengruppen, welche nur mit dem Xylem, vor dem sie sich gebildet haben, in Verbindung stehen, und keinen Anschluß an die vorderen Gruppen haben, zeigen ganz eklatant, daß sie selbständige Neubildungen der Mutterwurzel sind.

Nicht weniger klar tritt es bei den Gramineen zu-

tage, daß wir es mit einer Vermehrung der Holzelemente in der Mutterwurzel zu tun haben. Denn ebenso wenig, wie man die am hintersten Pole einer Mutterwurzel neugebildeten Tracheiden, welche nie die vorderen erreichen, für einen Teil der Seitenwurzel halten kann, können Holzelemente, in diesem Falle Tracheiden, welche im Stranggewebe der Mutterwurzel entstanden sind, als ein Teil der Seitenwurzel gelten.

Wenn wir auf Fig. 3 unserer Tafel zurückkommen, so sehen wir, daß das Phloem von den neuen Holzelementen ganz eingeschlossen ist. Wir finden an dieser Stelle keine neue Phloembildung. In ihrem größten Verlauf werden also die Tracheiden zweifellos nicht von Phloem begleitet. Es kann also jedenfalls nicht die Rede sein von Gefäßbündeln im Sinne von Fibrovasalsträngen, denn es fehlt der eine Bestandteil — das Phloem. Zudem ist noch besonders hervorzuheben, daß sich die Neubildungen, die man ohne Grund für Verzweigungen der Tochterwurzel angesehen hat, keine Gefäße führen und nur aus tracheidalen Elementen bestehen, so daß auch im engeren Sinne von Gefäßbündeln nicht gut die Rede sein kann.

Die Tatsache, daß vor den Gefäßgruppen der Mutterwurzel Tracheiden gebildet werden, ist von großer Bedeutung für die ganze Auffassung der Bildung und Entwicklung der Seitenwurzel, und zwar deshalb, weil auch vor dem vordersten Xylem (in der Figur 1 mit 1 bezeichnet) sich nur solche bilden. Man hält nämlich gewöhnlich das erste Holzelement, welches vor dem vordersten Gefäß gebildet wird, für das Erstlingsgefäß der Seitenwurzel. Diese Ansicht scheint mir aber ganz unbegründet zu sein. Erstens ist es seiner Form nach ganz verschieden von gewöhnlichen Protoxylemelementen, denn wir haben hier kein Ring- oder Spiralgefäß, sondern eine netzfaserige Tracheide. Außerdem kommt noch der Umstand hinzu, daß sich die neuen Elemente vor dem vordersten Xylem in Nichts von denjenigen vor den hintersten Xylemgruppen unterschieden. Und wenn wir die hintersten entschieden als Teile der Mutterwurzel ansehen, so sehe ich faktisch keinen Grund, diese Elemente, welche weit verschieden sind von gewöhnlichen Protoxylemelementen, als Erstlingselemente der neuen Wurzel anzusehen. Bei den

Gramineen liegt, im Grunde genommen, dasselbe Verhältnis vor: auch hier sind die ersten Bildungen kurze Tracheiden, an welche die im Fibrovasalstrang selbst gebildeten sich anschließen und mit ihnen eine Platte von Tracheiden bilden.

Es scheint wohl im ersten Augenblick befremdend, wenn die zuerst gebildeten Holzelemente nicht als Teile der neuen Wurzel angesehen werden sollen. Allein die angeführten Tatsachen und Überlegungen sprechen, meiner Ansicht nach, sehr dafür. Die Bildung der Holzelemente der neuen Wurzel wären also in einer Region zu suchen, welche weiter außen liegt, als die erste Tracheidenbildung. Erst einige Zellen von den Gefäßen der Mutterwurzel zur Spitze der neuen Wurzel hin, bilden sich die echten Protoxylemelemente aus, welche bei *Monstera* z. B. Ring- und Schraubenförmig verdickt sind. Die Längs- und Querschnitte der Tochterwurzel in den Teilen, wo sie noch in der Mutterwurzel verläuft, bestätigen diese Angaben, denn in unmittelbarer Nähe des Zentralzylinders der Mutterwurzel findet man keine Gefäße, welche man als Protoxylem betrachten könnte.

Wir würden mithin bei der Seitenwurzelbildung folgendes Bild erhalten. Durch die ersten Teilungen im Pericykel entsteht eine Gruppe von Zellen, welche sich in ihren oberen Teilen zu Elementen der neuen Wurzel ausbilden. Aus den basalen Zellen dagegen, welche sich auf den ganzen Umfang des Pericykels ausdehnen können, entstehen z. T. Tracheiden, welche sich auf einen größeren oder kleineren Teil des Umfanges erstrecken können.

Diese Auffassung verdient, meiner Ansicht nach, schon deshalb berücksichtigt zu werden, weil sie in gewisser Beziehung die Einheitlichkeit in der Entwicklungsgeschichte der Phanerogamen und der der Gefäßkryptogamen feststellt. Denn der Unterschied bei den Gefäßkryptogamen und Phanerogamen besteht nicht nur darin, daß bei den ersteren die Teilungen in der innersten Rinderschicht beginnen, sondern auch darin, daß bei den Pteridophyten im Pericykel noch später Zellteilungen auftreten, durch deren Vermehrung und Wachstum die Scheitelzelle hinausgeschoben wird (Nägeli und Leitgeb, S. 90). Dieses Gewebe wird von van Tieghem als »pédicule«, also Wurzelstiel

oder Wurzelfüßchen bezeichnet. Nach den hier mitgeteilten Untersuchungen aber ruht in beiden Fällen das Urmeristem der neuen Wurzel nicht direckt auf dem Zentralzylinder der Mutterwurzel, sondern sie sind durch ein anderes Gewebe, welches als sekundäre Bildung im Pericykel entstanden ist, verbunden.

Eine weitere Frage, welche ich auf Grund meiner Untersuchungen noch berühren zu müssen glaube, ist die Frage der Epistele. Bekanntlich bezeichnet van Tieghem als Epistele denjenigen Teil einer Seitenwurzel, wo ein Plerom zu sehen ist, das Periblem und Dermatogen dagegen sich noch nicht differenziert hat. Wenn wir im Auge behalten, daß die ersten Holzelemente nicht als Produkte des Pleroms der neuen Wurzel gelten können, so drängt sich von selbst die Frage auf, ob das diesen Teil umgebende Gewebe, als undifferenziertes Periblem und Dermatogen angesehen werden kann. Es scheint mir einfacher auch hier anzunehmen, daß dieses Gewebe solange es die Tracheiden umgibt noch Mutterwurzelgewebe ist. Ich glaube, daß einige Ergebnisse meiner Untersuchungen an *Monstera* geeignet sind diese Annahme zu unterstützen.

Es läßt sich feststellen, daß da wo eine Seitenwurzel in der Rinde der Mutterwurzel verläuft, diejenigen Zellen der Rinde, welche direkt an die Seitenwurzel grenzen, ihre Wände stark verdicken. Es bildet sich mithin ein mehr oder weniger zusammenhängender Streifen von verdickten Membranen. Chemisch scheinen diese Wände wenig verändert zu sein. Es bildet sich somit eine Grenzlinie zwischen der jungen Wurzel und der Rinde der Mutterwurzel. In Fig. 1 ist sie mit Gl bezeichnet. Diese Linie sehen wir in unserer Figur recht tief greifen: sie liegt jedenfalls tiefer, als das Protoxylem der Gefäßgruppe 1, d. h. der Ort der ersten Teilung bei der Entstehung der Seitenwurzel. Innerhalb des untersten Teiles unserer Grenzlinie kann man das Gewebe, welches also noch vor der Endodermis der Mutterwurzel liegt, schwerlich zu den Elementen der Tochterwurzel rechnen. Wir sehen also, daß innerhalb der Grenzlinie in unserem Falle sowohl Strangelemente (Tracheiden), als auch Rindenelemente der Mutterwurzel sich finden können. Und solche Erscheinungen gaben eben die Veranlassung allgemein von einer Epistele zu sprechen.

Wie ich schon oben bewiesen zu haben glaube, wird durch die Teilungen und Bildungen von Tracheiden im Pericykel das Urmeristem vom Zentralzylinder der Mutterwurzel weggerückt. Beim Beginn der Differenzierung kann es vorkommen, daß nicht alle Bildungsgewebe in gleicher Höhe auch gleich deutlich sich ausbilden. Es kommt sogar vor, daß ein und dasselbe Gewebe an verschiedenen Stellen der Peripherie, wenn auch in gleicher Höhe, sich ganz ungleichmäßig differenziert hat. Ich will das Gesagte an einem Beispiel näher klarlegen. Die Wurzeln von *Clivia miniata* haben ein gut ausgesprochenes Velamen (Kroemer), welches 5—7 Zellen stark ist. Die Wände der Velamenzellen sind ganz besonders deutlich mit netzartigen Verdickungen ausgestaltet. Infolgedessen hebt sich das Velamen, wenn man noch Farbstoffe, etwa Methylgrün anwendet, sehr deutlich von den übrigen Geweben der Seitenwurzel, wie auch der Rinde der Mutterwurzel ab. Man trifft oft den Fall an, daß während in einer bestimmten Entfernung von dem Zentralzylinder der Mutterwurzel in einer Hälfte der Peripherie der Seitenwurzel das Velamen bereits entstanden ist, auf der anderen das Velamen sich nicht herausdifferenziert hat. Erst in einer entfernten Region bildet sich auch auf dieser Seite des Umfanges das Velamen aus. Diese Tatsachen lassen sich sowohl auf Quer-, als auch auf Längschnitten der Seitenwurzel innerhalb der Mutterwurzel konstatieren.

An der Hand derselben Wurzel will ich noch eine andere Erscheinung erwähnen. Unter dem Velamen finden wir die ebenfalls charakteristische Exodermis. Auch diese Zellen treten, besonders wenn man Methylgrün anwendet, deutlich hervor. Nun trifft man fast immer in der Seitenwurzel (natürlich innerhalb der Mutterwurzel) in ihrem basalen Teile, also noch ganz nahe dem Zentralzylinder der Mutterwurzel, Stellen an, welche ganz den Eindruck machen könnten, als ob wirklich keine Differenzierung in Periblem und Dermatogen stattgefunden hätte, und die man deshalb als Epistele bezeichnen sollte. Tatsächlich aber finden wir hier Exodermiszellen, welche zwischen dem Periblem und der mehrreihigen Epidermis, welche unverdickt ist, liegen. Die Bedeutung dieses Bildes tritt noch deutlicher hervor, wenn im selben Querschnitt der Seitenwurzel

nur etwa die eine Hälfte der Peripherie die Exodermis nicht entwickelt hat, so daß man veranlaßt wäre, von der Epistele zu reden; die andere Hälfte der Peripherie aber mit der eben erwähnten Ausbildung zeigt uns, daß die Differenzierung schon stattgehabt hat. Aus all diesen Tatsachen und Erwägungen über die Epistele komme ich zu folgendem Schlusse. Es muß in jedem Falle genau festgestellt werden, in welcher Entfernung die Protoxylemelemente der Seitenwurzel auftreten, und ob die Differenzierung in Periblem und Dermatogen tatsächlich erst viel höher sich einstellt. Außerdem ist nicht außer Acht zu lassen, daß der Druck, den die Seitenwurzel in der Rinde erleidet, nicht immer eine so akurate Anordnung des Dermatogens, wie wir sie sonst zu sehen gewöhnt sind, zuläßt.

Wenn diese Faktoren berücksichtigt werden sollten, so wird man entschieden in vielen Fällen die Epistele vermissen, ob in allen, das müssen weitere Untersuchungen lehren.

Es erübrigt noch die physiologische Bedeutung der anatomischen Verhältnisse, welche aus der angeführten Entwicklungsgeschichte resultieren, zu beleuchten.

Im allgemeinen beginnt die Anlage einer Seitenwurzel vor einem Xylem. Wir sehen schon hier, daß es auf die nächste Verbindung mit einem Wasserelement abgesehen ist. Die weitere Entwicklung weist ebenfalls auf ein Bestreben die wasserleitenden Elemente zu vereinigen, hin. Wir sehen z. B. bei *Monstera* recht weit neue Tracheiden entstehen, welche einerseits untereinander und mit dem Xylem der Mutterwurzel verbunden sind, anderseits sich bis zur Neubildung erstrecken, um da mit den Leitbündeln der neuen Wurzel in Verbindung zu treten. Während diese Bildung bei allen Monocotylen im Pericykel erfolgen, sehen wir bei den Gramineen und Cyperaceen, wo Neubildungen auf größere Strecken im Pericykel schwer angehen, auf andere Weise die Vermehrung der verbindenden Holzelemente verwirklicht. Es bildet sich im Stranggewebe selbst eine mehrere Zellreihen starke Tracheidenplatte.

Man kann nie genug betonen, wie sehr der anatomische Bau der Pflanzenorgane durch die Leitung resp. durch das Bedürfnis nach der Leitung von Wasser beeinflußt wird. Wir haben oben gesehen, daß in den Fällen, wo die Seitenwurzel die Mutterwurzel,

deren Spitze und Wachstum verkümmert, fortsetzt, sich die neuen Tracheiden auf den ganzen Pericykel ausdehnen können. Diese Tatsache ist physiologisch von ganz besonderer Bedeutung, denn, wenn alle Gefäßgruppen mit der Tochterwurzel vereinigt sind, alle an der Aufnahme des Wassers durch die letztere beteiligt sind, so wird das Aufnahmevermögen des ganzen Zentralzylinders der Mutterwurzel ausgenutzt werden. Dieser Fall ist natürlich der allergünstigste, und wenn auch nicht alle Fälle so günstig ausfallen, so haben wir doch uns überzeugen können, daß beim Fortsetzen der Richtung der Mutterwurzel seitens der Tochterwurzel die Tracheidenbildung weiter greift, als da, wo die Mutterwurzelspitze nicht verkümmert, und die Tochterwurzel mithin nur seitlich weiter wächst. Daß die Vermehrung der wasserleitenden Elemente sich in Fällen, wo die Seitenwurzel die Mutterwurzel fortsetzt, auch auf andere Teile ausdehnt, haben wir bei *Pandanus*wurzeln gesehen, wo das Tracheidensystem ins Mark sich fortsetzt.

Von physiologisch-anatomischem Standpunkte ist auch das Verhalten der Schutzscheidenzellen bei der Seitenwurzelbildung in gewisser Beziehung lehrreich. Die Luftwurzeln von *Vanda* besitzen Schutzscheiden, deren Zellen ringsum gleichmäßig verdickt sind, vor den Gefäßgruppen aber bleiben die Zellen, und zwar sind es so ziemlich konstant je zwei Zellen, von jeder Gruppe, dünnwandig — das sind die Durchlaßzellen. Die Durchlaßzellen aber, welche in dem Teile liegen, wo der Pericykel geteilt ist, verdicken regelmäßig ihre Wände. Es ergibt sich somit, daß diejenigen Gefäßgruppen, vor welchen neue Tracheiden sich gebildet haben und mit diesen zusammen also den Anschluß der Wassertransportelemente der Mutter- und Tochterwurzel bilden, in ihrer Kommunikation mit der Rinde der Mutterwurzel bedeutend eingeschränkt sind. Nicht weniger instruktiv ist der Fall bei den Palmen mit den C-förmig verdickten Schutzscheidenzellen. Wiederum ziemlich genau von der Stelle an, wo die Teilungen im Pericykel eben aufhören bis nach vorne, solange die Schutzscheide überhaupt noch reicht, verdicken sich die radialen und die inneren tangentialen Wände bedeutend stärker, als alle übrigen Scheidenzellen, welche die hintere, in diesem Falle, größere Hälfte der Peripherie einnehmen. Auch hier sind

die Gefäßgruppen mit den neuen Tracheiden in höherem Maße von der Rinde abgeschlossen, als der übrige Teil des Zentralzylinders.

Der physiologische Effekt dieses Abschlusses ist folgender. Das Wasser, welches von der Seitenwurzel kommt, soll an dieser Stelle in erster Linie dem Gefäßsystem der Mutterwurzel zugeführt werden.

Sollte man annehmen wollen, daß überhaupt die mehr nach vorne gelegenen Zellen eher zur Verdickung neigen, als die hinteren, so läßt sich das leicht wiederlegen. Es bleiben in der Rinde gerade die vorderen Zellen viel länger teilungsfähig, als die hinteren. Außerdem verdicken sich die Rindenzellen früher und stärker gerade am hinteren Pole der Mutterwurzel, — wir haben so einen Fall bei *Tradescantia* näher kennen gelernt. Daß auch das Mark sich so verhält, haben wir bei *Monstera* gesehen.

Dieser kleinen Abhandlung soll nach einiger Zeit ein Beitrag über die Entwicklungsgeschichte der Adventivwurzeln der Monocotylen, welche, beiläufig bemerkt, principiell sich von der Entwicklung der Seitenwurzeln kaum unterscheidet, folgen. Die Entwicklungsgeschichte der Wurzeln bei den Gefäßkryptogamen und Dicotylen sollen in weiteren Mitteilungen behandelt werden.

Literatur.

Borzi, A., Formazione delle radici laterali nelle Monocotyledoni. Malpighia 1887.

Goebel, K., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenk's Handbuch der Botanik. **3**, 1884.

Janczewski, Ed. de, Recherches sur le developpement des radicelles etc. Ann. des sciences naturelles T. 20 (5e série) 1874.

Jost, L., Ein Beitrag zur Kenntnis der Atmungsorgane der Pflanzen. Botanische Zeitung 1887.

Klinge, J., Mémoires de l'academie imperiale des sciences. Pétersbourg 1879. T. 26 (7e série).

Kroemer, K., Wurzelhaut, Epidermis, Endodermis der Angiospermenwurzel. Bibliotheca Botanica. **50**, 1901.

Lindinger, L., Zur Anatomie und Biologie der Monocotylenwurzel. Beihefte zum Botanischen Zentralblatt, 1906.

Mohl, H. v., Über den Bau des Palmenstammes. Verm. Schriften bot. Inhalts, S. 129.

Nägeli und Leitgeb, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, Heft 4, 1868.

Reinke, J., Untersuchungen über Wachstumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel. Hanstein's bot. Abhandlungen, Heft 3, 1871.

Russow, E., Betrachtungen über Leitbündel und Grundgewebe. Dorpat 1875.

Schwendener, S., Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abhandlungen der kgl. Akad. d. Wiss. Berlin, 1882.

Tieghem, van, Recherches sur la symetrie de Structure des Plantes vasculaires, Ann. des scienc. naturelles Botanique. (5e série) T. 13, 1870—71.

van Tieghem et Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes etc. ibid. T. 18 (7e série), 1888.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: 1

Autor(en)/Author(s): Rywosch Solom

Artikel/Article: Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Seitenwurzeln der Monocotylen. 253-283