Studien über die Wurzelsysteme einiger dicotyler Holzpflanzen.

Von **M. Büsgen.**

Hiezu Tafel I—IV und 32 Textfiguren.

Während eines Aufenthaltes in Buitenzorg, den mir das Reichsstipendium zum Besuch des botanischen Gartens daselbst ermöglichte, hatte ich Gelegenheit, in der benachbarten Tjikeumeuh Sämlinge einer Anzahl von wichtigen tropischen Kulturgewächsen zu ziehen. Gleichzeitig sammelte ich, zum Teil unter erheblichen Schwierigkeiten, ein ziemlich ausgedehntes Material an Wurzeln von anderen tropischen Holzpflanzen, um dieselben einer vergleichenden, morphologischen und anatomischen Untersuchung zu unterwerfen. Im folgenden sind einige an diesem Material und an einer Anzahl einheimischer Holzpflanzen gemachte Beobachtungen mitgeteilt.

Die Kulturen in Tjikeumeuh dauerten von Mitte Oktober bis Ende Februar, so dafs es sich um lauter $4^1/_2$ Monate alte Pflanzen handelt. Dieselben wurden in je 12 Exemplaren in drei nebeneinander gelegenen Beeten gezogen, deren Boden mit Mist gut gedüngt und zum Teil mit Zusätzen von Kalk versehen wurde. Beet 1 erhielt keinen Kalk, war also wie der natürliche Boden in Tjikeumeuh sehr kalkarm. Beet 2 erhielt einen mäfsigen, Beet 3 einen starken Kalkzusatz, der bis zur Tiefe von einem Fufs sorgsam mit dem übrigen Boden vermengt wurde. Zunächst zähle ich die kultivierten Pflanzen auf, indem ich dabei kurz angebe, wie der Kalk gewirkt hat; näheres über diese und andere Pflanzen nebst Bemerkungen allgemeiner Art enthalten die dann folgenden Spezialbeschreibungen. Die Abbildungen auf Tafel I stellen je ein mittelgrofses Exemplar der kultivierten Pflanzen dar.

Caesalpinia coriaria gedieh auf allen drei Beeten nur schlecht, am wenigsten gut aber auf dem kalkreichsten Beet; diese Art wird nicht weiter in Betracht gezogen. Die übrigen Pflanzen gediehen im allgemeinen auf allen Beeten. Thea assamica erschien durch reichlichen Kalkzusatz etwas geschädigt, Eugenia aromatica, Castilloa elastica, Cinnamomum zeylanicum, Coffea liberica und Theobroma Cacao waren

auf dem nicht gekalkten Beet etwas zurückgeblieben, dürften also unter gegebenen Umständen für eine mäfsige Kalkdüngung empfänglich sein; Swietenia Mahagoni, Cola acuminata und Pithecolobium Saman verhielten sich völlig indifferent. Die einzige Pflanze, welche sich durch bedeutend bessere Entwicklung für die Kalkdüngung wirklich dankbar erwies, war Albizzia moluccana. Weitere Erfahrungen über das Gedeihen der genannten Pflanzen in Plantagenkulturen auf verschiedenen Böden liefsen sich auf Java nicht einsammeln, da die dortigen Plantagen fast durchweg auf dem einförmigen Verwitterungsboden andesitischer Vulkangesteine sich befinden.

Bei dem Wurzelsystem unserer einheimischen Bäume lassen sich, wie ich früher („Allgemeine Forst- und Jagdzeitung", 1901) zeigte, im allgemeinen zwei Typen unterscheiden. Sie haben nichts mit der Unterscheidung von Pfahlwurzeln, Flachwurzeln und Herzwurzeln zu tun, die sich auf die Tracht der ganzen Wurzelsysteme bezieht und in vielen Fällen von der Natur des Bodens abhängt, vielmehr prägen sie sich in dem Charakter der letzten Auszweigungen eines Wurzelsystems aus, wie er sich darstellt

1. in der Dicke der einzelnen Wurzelästchen,
2. dem Verhältnis zwischen der Länge und Stärke der letzten Nebenwurzeln zu Länge und Stärke ihrer Mutterwurzel,
3. in dem Reichtum und Charakter der Verzweigung in den äufsersten Regionen des Wurzelsystems.

Unter diesen drei Punkten ist 1 am wenigsten von den äufseren Umständen abhängig, während 2 und 3 namentlich lokal je nach den Eigenschaften der Umgebung der Wurzeln mancherlei Modifikationen erleiden können.

Es ist leicht zu verstehen, dafs von den drei genannten Eigenschaften der Saugwurzelsysteme zum grofsen Teil ihre Arbeitsweise abhängt. Ein Vergleich der Eschenwurzel mit der Wurzel der Rotbuche mag dies näher dartun.

Die letzten Ausläufer des Wurzelsystems der Esche (Tafel II) zeigen lauter langgestreckte, etwa $^1/_4$ bis $^1/_2$ mm dicke Zweige, die einen Unterschied zwischen Mutterwurzeln und Tochterwurzeln kaum erkennen lassen und sich nach allen Seiten im Boden ausbreiten. Die relative Dicke der verschiedenen Würzelchen geht Hand in Hand mit spärlicher Verzweigung; man sieht sofort, dafs ein solches Wurzelsystem wohl geeignet ist, gröfsere Bodenmassen zu durchwuchern, dafs aber die einzelnen Teile des von der gesamten Wurzelmasse in Anspruch genommenen Areals nicht besonders stark ausgenutzt werden

können. Die Wurzelteile, welche am meisten zur Zersetzung der Bodenmineralien und zur Wasseraufnahme beitragen, sind die behaarten Partieen hinter den Wurzelspitzen. Deren Anzahl aber ist bei der Esche in einem gegebenen Bodenvolum verhältnismäſsig klein. Selbst wenn der ganze abgebildete Teil des Wurzelsystems aufnahmefähige Haare trägt, bleiben, da die Haare bei derartigen Wurzelsystemen nur kurz zu sein pflegen, innerhalb des Ausbreitungsgebietes der Saugwurzeln ziemlich beträchtliche Bodenteile der Einwirkung der letzteren entzogen. Die Eschenwurzel vermag demnach wohl extensiv zu arbeiten, indem sie ihre Wurzeln weit ausbreitet, ist aber zu intensiver Ausnutzung eines jeden kleinen Bodenvolums weniger befähigt.

Die letzten Auszweigungen des Wurzelsystems der Rotbuche (Tafel III) sind nach einem ganz anderen Typus gestaltet. Hier fällt auf den ersten Blick die geringere Dicke und die sehr viel gröſsere Anzahl der letzten Faserwürzelchen ins Auge. In einem gegebenen kleinen Bodenvolum, etwa einem Kubikzentimeter, können hier sehr viel mehr aufnehmende Spitzen vorhanden sein als bei der Esche. Freilich ist dafür das ganze Wurzelsystem nicht so reich entwickelt und so ausgedehnt wie bei dem letztgenannten Baum. Das Wurzelsystem der Buche hat eine mehr intensive Arbeitsweise.

Es ist dieser Unterschied zwischen extensiv und intensiv arbeitenden Wurzelsystemen nicht gleichbedeutend mit einem Unterschied in der Gröſse der aufnehmenden Fläche oder der auf das Wurzelsystem verwandten Substanzmenge. Ich glaube kaum, daſs das Extensivsystem der Esche eine geringere Oberflächenentwicklung hat, als das Intensivsystem der Buche, und auch das Trockengewicht eines jeden von beiden steht zu dem des zugehörigen Sprosses (ohne Blätter) im selben Verhältnis (es ist ihm ungefähr gleich, wie man leicht aus der Lage des Schwerpunkts in der Gegend des Wurzelhalses erkennt). Vielmehr handelt es sich um zwei verschiedene Arten der Verteilung der Wurzelsubstanz im Boden, welche Unterschiede in der Methode der Ausnützung deselben, speziell in der Wasserversorgung bedingen. Beide Methoden können dem Baume gleichviel Mineralstoffe zuführen, da deren Beschaffung nur von der Oberflächenentwicklung der gesamten absorbierenden Wurzelmasse abhängt. Ein Baum mit intensiver Wirtschaftsweise wird aber mehr im stande sein, auch die letzten kleinen Wasserhüllen der Bodenteilchen aufzunehmen, als der extensiv wirtschaftende. Diesem letzteren wird bei seinem weit verbreiteten Wurzelsystem im Waldboden meistens eine absolut gröſsere Wassermenge zu Gebote stehen. Er wird aber

auch an eine solche gebunden sein und unter Umständen auf Standorten nicht mehr gedeihen können, denen ein intensiv arbeitendes System noch Wasser zu entnehmen vermag. Sachs (Landwirtschaftl. Versuchsstationen 1859 cit. in Pfeffers Pflanzenphysiologie I, 151) hat gezeigt, dafs eine junge Tabakpflanze verschiedenen Böden nur Bruchteile ihres gesamten Wassergehaltes entzog und welkte, als dieselben, je nach ihrer Natur, noch 12,3 %, 8 %, 1,5 % Wasser enthielten. So könnte man erwarten, dafs die von verschiedenen Versuchspflanzen zurückgelassenen Wassermengen je nach der Ausbildung der Wurzelsysteme verschieden sein müfsten. Experimentelle Erfahrungen hierüber scheinen nicht vorzuliegen. Doch sprechen andere Gründe dafür, dafs der hier gemachte biologische Unterschied zwischen den Wurzelsystemen nicht ganz willkürlich ist. So steht beispielsweise der Ruf, den die Esche bei den Forstwirten geniefst, mit obigen Annahmen ganz im Einklang. Sie gehört zu denjenigen Waldbäumen, welche an die Fruchtbarkeit des Bodens die höchsten Anforderungen stellen und zugleich zu den Holzarten gröfsten Wasserverbrauchs. Für den letzteren sind nun freilich wohl in erster Linie die Blätter mafsgebend. Tatsächlich verdunstet die Esche, nach den bekannten Versuchen v. Höhnels (Zentralbl. f. d. ges. Forstwesen, herausg. von Seckendorff, Wien X. 1884) mehr als jede andere Holzart und man kann sich fragen, ob der grofse Anspruch, den sie an den Boden stellt, mehr auf dem grofsen Verbrauch beruht oder darauf, dafs ihr Wurzelsystem auf extensive Wasserwirtschaft angewiesen ist. Andererseits wird ein Baum trotz eines auf extensive Wasserwirtschaft eingerichteten Wurzelsystems auch auf trockenen Standorten aushalten können, wenn er genügende Schutzmittel gegen unzeitgemäfse Transpiration besitzt, wie solche z. B. im xerophilen Blattbau oder der Fähigkeit, die Spaltöffnungen zu verschliefsen (s. Stahl, Bot. Ztg. 1894) gegeben sind. Dies würde z. B. auf unsere Kiefern passen, die trotz eines ziemlich extensiven Wurzelsystems an den Boden nur sehr geringe Ansprüche stellen.

Die Dicke der letzten Auszweigungen der Extensivsysteme ermöglicht denselben, relativ bedeutende Wassermengen zu speichern. Ihre starken primären Rinden können als Reservoire angesehen werden, die zwischen dem grofsen Wasserverbrauch wie er bei der Esche und anderen Vertretern des Extensivtypus stattfindet, und dem Wasserzustrom regulierend eintreten. Für krautige Pflanzen hat Kroemer (cit. s. u.) darauf hingewiesen, dafs auch hier bei Hydrophilie die Wurzelrinde stärker zu sein pflegt als bei anderer Anpassung.

Buche und Esche stellen unter unseren einheimischen Bäumen zwei Extreme dar, zwischen denen sich zahlreiche Zwischenstufen finden, als deren Repräsentanten die Ahornarten gelten können. Ihre letzten Wurzelauszweigungen sind dicker als die der Buche, aber dünner als die der Esche und auch die Anzahl der aufnehmenden Spitzen innerhalb eines gegebenen Bodenvolums hält beim Ahorn zwischen Esche und Buche etwa die Mitte (Fig. 1).

Janse hat in seiner Arbeit über die Endophyten der Wurzeln einiger javanischer Pflanzen auf ähnliche Unterschiede in der Ausbildung der Wurzelsysteme aufmerksam gemacht, wie sie oben konstatiert wurden. (Annales d. jardin. botanique d. Buitenzorg vol. XIV 1897 pag. 170.) Er fand, dafs die von ihm untersuchten Wurzeln grofse Unterschiede in der Verästelung, der Dicke und der Starrheit erkennen liefsen und bildet folgende drei Gruppen: 1. die Würzelchen sind durch bedeutende Dicke ausgezeichnet (bis zu 3 mm); 2. Würzelchen etwas weniger dick mit etwas reicherer Verzweigung, aber mit ziemlich langen und geraden Würzelchen besetzt; 3. das Wurzelsystem zeigt eine sehr reiche Verzweigung. Seine Würzelchen sind sehr dünn (bis zu 0,1 mm) und kurz, aber stets ziemlich starr. Eine vierte Gruppe umfafst nur einige Kräuter, deren Wurzeln Janse als lang, dünn und biegsam (assez souples) bezeichnet. In jeder dieser Gruppen figurieren Pflanzen aus den verschiedensten Familien. Janse hat weitere Betrachtungen an diese Zusammenstellung nicht geknüpft.

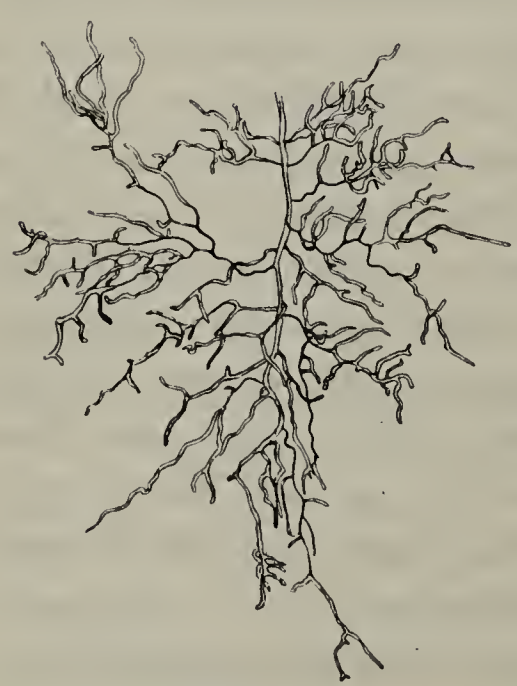

Fig. 1. Aus dem Wurzelsystem des Spitzahorn.

Die umfassendste neuere Arbeit über die äufseren Eigenschaften der Wurzelsysteme, die auch deren biologische Bedeutung behandelt, ist ein Aufsatz von Freidenfelt (Flora o. allgem. bot. Ztg. Bd. 91 Ergzsbd. z. Jahrg. 1902 pag. 115 bis 208). Er bezieht sich ausschliefslich auf krautige Pflanzen und stellt für diese eine grofse Anzahl von Typen auf, deren Übersichtlichkeit darunter etwas leidet, dafs der Verfasser morphologische und biologische Faktoren gleichzeitig als Einteilungsprinzipien herangezogen hat. Er unterscheidet zunächst Hauptwurzelformen, d. h. solche, bei denen die primäre

Wurzel erhalten bleibt, gleichviel, ob sie sich bald in ein überwiegend entwickeltes System von Saugwurzeln auflöst oder als Pfahlwurzel auftritt. Ihnen gegenüber stellt er Adventivwurzelformen, bei welchen das Wurzelsystem sich wesentlich aus Adventivwurzeln zusammensetzt (z. B. Gräser). Biologisch lassen sich die beiden genannten Formen wohl nicht streng auseinander halten. Für die Typen wenigstens, bei welchen keine ausgesprochene Pfahlwurzel vorhanden ist, scheint es mir biologisch gleichgültig, ob sie aus einer primären Wurzel oder adventiv entstanden sind. Weiter werden Haftwurzeltypen und Saugwurzeltypen unterschieden. Die ersteren umfassen Wurzelsysteme mit mehr oder weniger groben und tiefgehenden, in der Regel als Speicherorgane funktionierenden Wurzeln (Orchideen etc.), die letzteren Systeme mit mehr oder weniger feinen nicht tiefgehenden Wurzeln, die keine Bedeutung als Speicherorgane besitzen. Für unseren Zweck wichtig ist die Unterscheidung in mesophilxerophile Typen einer-, hydrophile Typen andererseits. Die hydrophilen Typen charakterisiert nach Freidenfelt 1. der Ersatz der primären Wurzeln durch Adventivwurzeln, 2. die Stärke und die geringe oder ganz mangelnde Verzweigung der Haupt- und Nebenwurzeln. Einige abweichende Formen mit feineren und reicher verzweigten Nebenwurzeln (Juncus, Phragmites) sind zum Ertragen zeitweiliger Trockenheit befähigt. An die hydrophilen Typen kann man Freidenfelts „adventiven Mullsaugwurzeltypus“ anschliefsen, dem die Wurzelsysteme der „Mullheliophoben“ d. h. der Pflanzen des lockeren feuchten Waldbodens angehören (Anemone nemorosa, Majanthemum bifolium u. a.). Ihre Wurzelsysteme würden zu unseren Extensivsystemen zählen. Das andere Extrem ist Freidenfelts adventiver Saugwurzeltypus der Xerophyten, der durch dünne Wurzeln I. Ordnung ausgezeichnet ist, welche eine grofse Menge von Nebenwurzeln entsenden, die ihrerseits reich und wiederholt in äufserst feine Endzweige geteilt sind (psammophile Caricés, Festuca ovina). Solche Formen würden zu unseren Intensivsystemen zu rechnen sein.

Bei Holzpflanzen liegt die Sache insofern einfacher, als bei den Bäumen (die Palmen etwa abgerechnet) das Bedürfnis nach Befestigung, soweit es sich um die Saugwurzeln handelt, als gleich angenommen werden darf, bei den jüngsten Wurzelteilen Unterschiede in der Speicherfunktion wohl nur in bezug auf Wasser eine Rolle spielen und von den Unterschieden zwischen primären und adventiven Wurzeln abgesehen werden kann.

I. Coffea liberica.

Die mittlere Höhe meiner Kulturpflanzen zeigte in den drei Beeten keine erheblichen Unterschiede; sie betrug etwa 14,5 cm. Die Wurzeln stiegen etwa 20 cm tief in den Boden hinab, wobei die schwächeren Pflanzen die Pfahlwurzel stärker hervortreten liefsen, während sie sich bei den übrigen in einem starken Büschel von Wurzelverzweigungen verbarg. Ältere Kaffeepflanzen besitzen eine

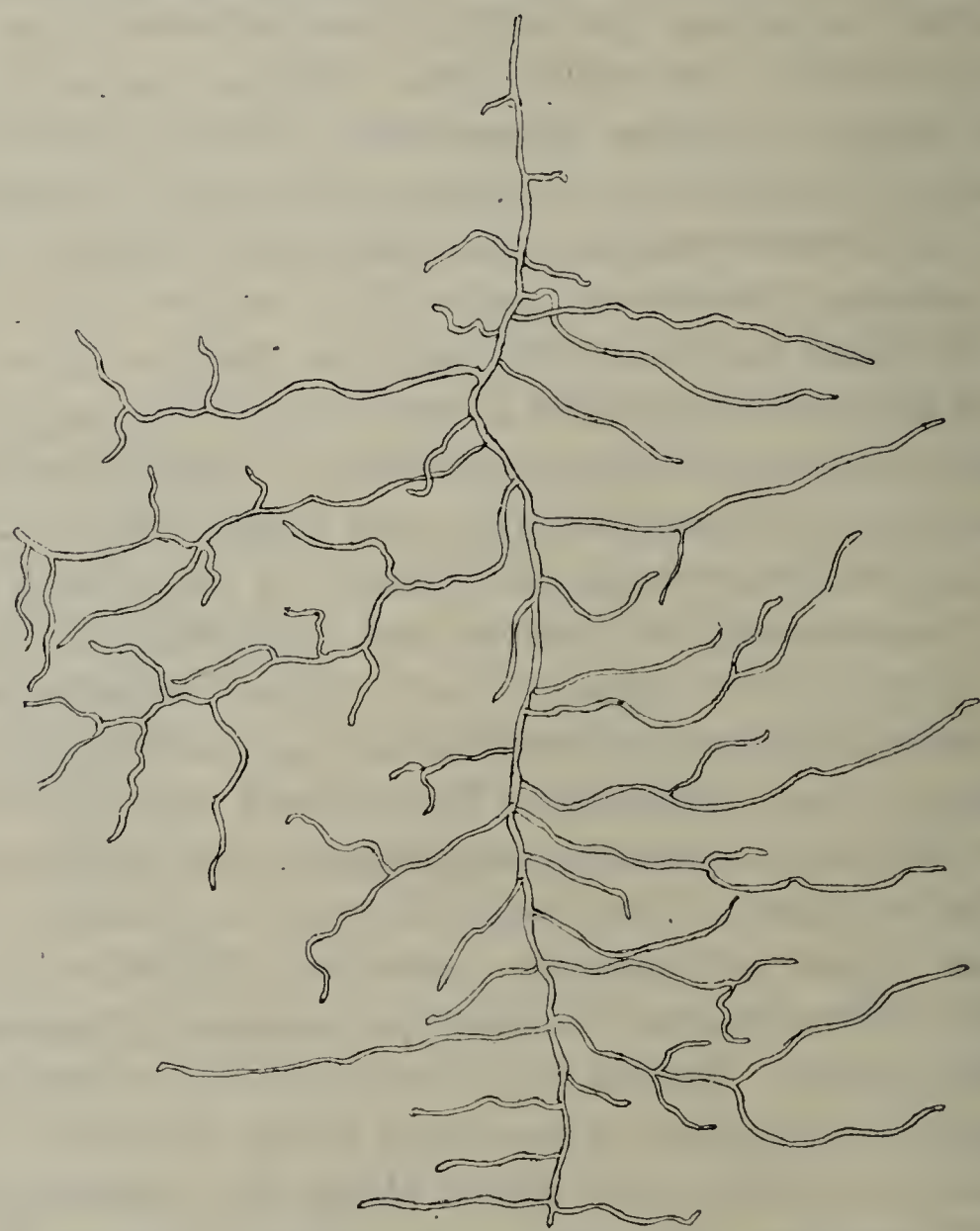

Fig. 2. Aus dem Wurzelsystem von Coffea liberica.

oder mehrere ausgeprägte Pfahlwurzeln, die eine Länge von mehreren Fufs erreichen können. Die Gesamtlänge des Wurzelsystems, wie sie sich durch Addieren der Längen der einzelnen Wurzelzweige ergab, betrug bei einer mittleren Pflanze meiner Versuchsbeete mindestens 15 m. Dabei ging die längste Wurzel 25 cm tief in den Boden hinein, bei seitlicher Ausbreitung des Systems über einen Kreis von etwa 10 cm Radius. Das Ganze beherrscht also ein Bodenvolum von etwa 7500 ccm. Die Ausnutzung dieses verhältnismäfsig geringen Bodenraumes geschieht durch eine grofse Anzahl relativ langer und wenig

verzweigter Saugwürzelchen, die an die letzten Auszweigungen des Wurzelsystems der Esche erinnern (Fig. 2). Ihrer relativen Dicke wegen sind sie nicht imstande, sich zwischen die kleinsten Bodenpartikelchen einzudrängen und sie ihrer letzten Wasserhüllen zu berauben, wohl aber vermögen sie gröfsere Feuchtigkeitsmengen rasch aufzunehmen, worin ein vielfach unterbrochenes Kleid von kurzen, geraden Wurzelhaaren sie unterstützt. Die natürlichen Bedingungen,

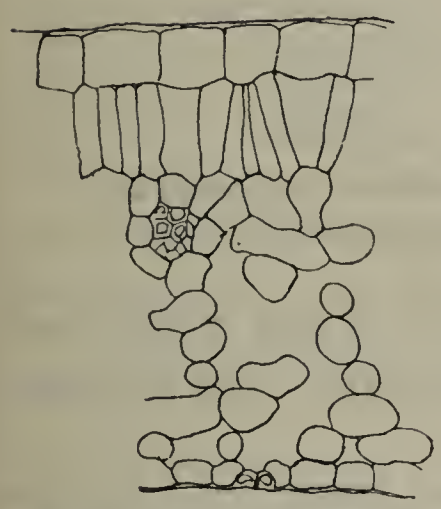

Fig. 3. Querschnitt des Blattes von Coffea liberica.

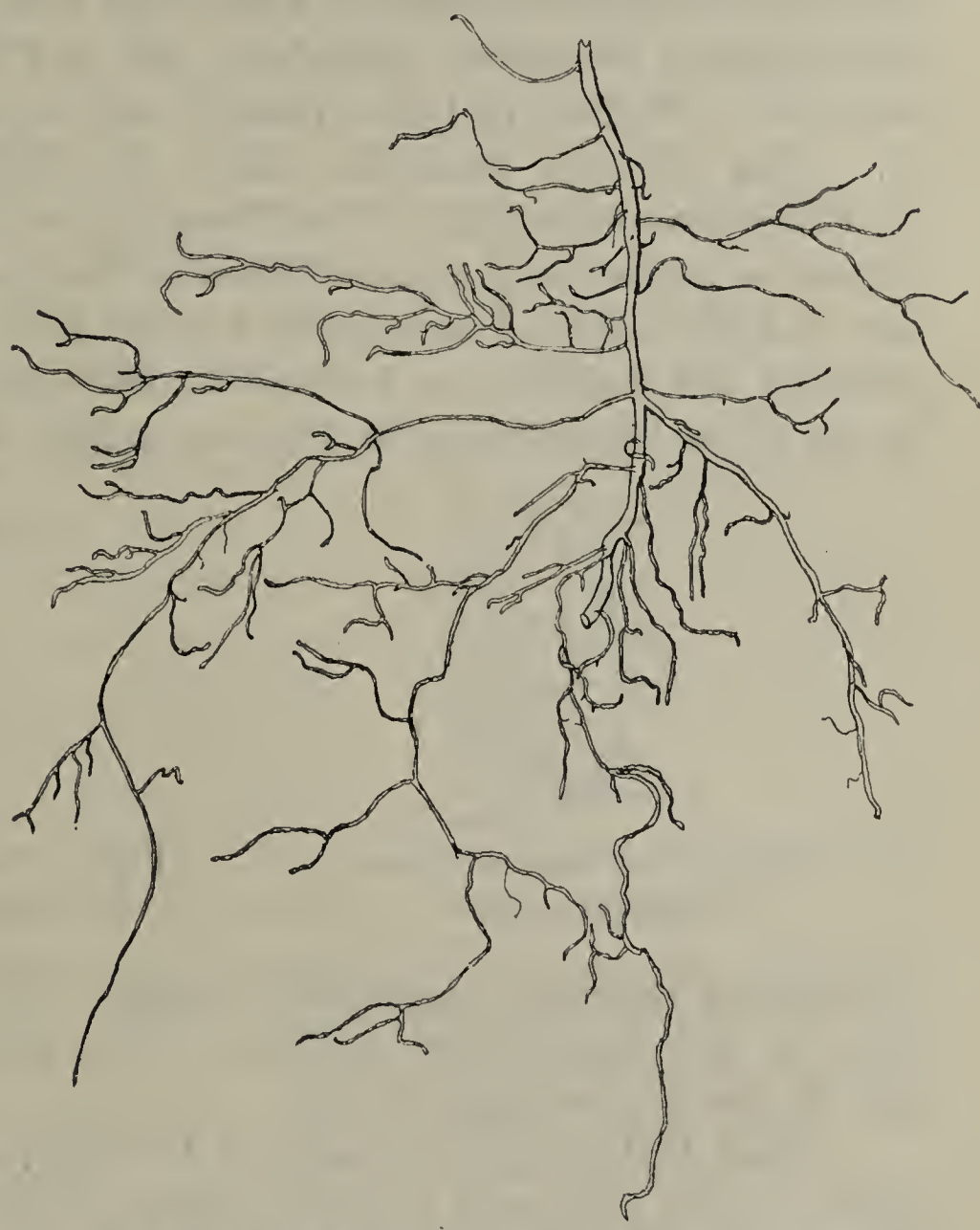

Fig. 4. Aus dem Wurzelsystem von Cinchona.

unter denen Coffea liberica gedeiht, stimmen mit dieser Annahme einer mehr extensiven Tätigkeit ihres Wurzelsystems überein: die Pflanze bedarf einer ziemlich hohen Wasserzufuhr und ist gegen direkte Besonnung und länger andauernde trockene Winde empfindlich, zumal ihre Blätter zwar immergrün und lederartig sind, aber doch nur einen sehr gemäfsigt xerophilen Bau besitzen. Zu dem Wurzelsystem, dessen Mafs ich oben mitgeteilt habe, gehörten Blätter von einer Gesamtoberfläche von etwa 200 qcm. Ihre oberseitigen Epidermis-

zellen sind auffallend grofs und geeignet, als Wasserspeicher zu funktionieren, haben aber ebenso wie die kleineren Epidermiszellen der Blattunterseite nur mäfsig verdickte Aufsenwände. Die Lufträume im Innern der Blätter zeigen eine mittlere Entwicklung. Die zahlreichen Spaltöffnungen besitzen keinen anderen Schutz als die so verbreiteten, den Vorhof begrenzenden kleinen Kutikularleisten. Dafs die Pflanze bei gegebener Gelegenheit kräftig transpirieren und gröfere Mineralstoffmengen aufnehmen kann, darf man wohl aus dem hohen Aschengehalt der Blätter schliefsen, der in Prozenten der Trockensubstanz 9,775 (Beet I), 10,619 (Beet II) und 10,501 (Beet III) betrug[1]).

Von anderen Rubiaceen habe ich Cinchona succirubra und C. Ledgeriana untersucht. Die Wurzelsysteme dieser beiden Spezies haben im grofsen und ganzen denselben Habitus wie das des Kaffees, nur sind die letzten Auszweigungen etwas feiner. Ihre nähere Untersuchung bot deshalb ein besonderes Interesse, weil die genannten Arten grofse Unterschiede im Blattbau zeigen und in einer wichtigen

Fig. 5. Cinchona succirubra. Blattquerschnitt.

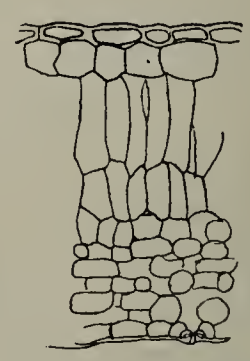

Fig. 6. Cinchona Ledgeriana. Blattquerschnitt.

praktischen Beziehung zueinander stehen. Beide Arten werden auf Java in den Bergwäldern kultiviert und zwar sowohl von Privaten wie in den Regierungsplantagen.

Nach Mitteilung des Vorstehers der letzteren, Herrn van Leersum, ist die Erfahrung gemacht worden, dafs Cinchona Ledgeriana-Sämlinge nicht mehrmals hintereinander auf demselben Boden sich anpflanzen lassen, dafs aber Pfröpflinge von Cinchona Ledgeriana auf dem Wurzelstock von C. succirubra auch ein zweites und drittes Mal auf demselben Boden gut gedeihen. In der Vermutung, dies rühre daher, dafs C. succirubra ein leistungsfähigeres Wurzelsystem besitze als C. Ledgeriana, liefs ich mir einige ein- und zweijährige Sämlinge der letzteren Spezies und ebenso alte Pfröpflinge senden.

---

1) Die betr. Analysen verdanke ich Herrn Professor Councler und dessen Assistenten Herrn Dr. Mayer in Hann. Münden.

Die Wurzelsysteme der Pröpflinge zeigten sich in der Tat weit stärker entwickelt als die der Ledgeriana-Samenpflanzen. Im Habitus der letzten Wurzelauszweigungen aber trat kein Unterschied hervor und auch der anatomische Befund war bei den Wurzeln beider Cinchona-Arten völlig gleich.

Dafür zeigten indessen ihre Blätter sehr interessante Verschiedenheiten. C. succirubra (Fig. 5) hat ein grofses breites Blatt mit dünnwandigen Epidermen und ungeschützten Spaltöffnungen, während das Blatt der C. Ledgeriana (Fig. 6) schmäler ist und ziemlich dicke Epidermisaufsenwände, oberseits sogar ein hypodermales Wassergewebe besitzt. C. succirubra wird danach in derselben Zeit mehr Wasser verbrauchen als C. Ledgeriana, zumal sie auch raschwüchsiger ist als diese letztere. Ihr Wurzelsystem ist auf eine höhere Arbeitsleistung eingerichtet, die bei dem Pfröpfling der Ledgeriana zugute kommt.

Fig. 7. Coffea liberica. Wurzelquerschnitt.

Weitere untersuchte holzige Rubiaceen waren Nauclea obtusa und lanceolata aus dem Urwald von Tjibodas, eine Gardenia aus dem Buitenzorger Garten, ferner Cephalanthus occidentalis und eine Maclura aus dem Mündener Garten. Nauclea besafs dünnere und reicher verzweigte Würzelchen als Coffea; die übrigen Arten aber schlossen sich im Habitus der Wurzelverzweigung ganz an Coffea an.

Auffallenderweise nähern sich meine Versuchspflanzen aus Tjikeumeuh mit Ausnahme von Castilloa elastica und Eugenia aromatica allesamt dem Coffea-Typus. Sie besitzen alle relativ dicke und wenig verzweigte Wurzeln, die zum Teile noch weit mehr als die von Coffea auf extensive Wasserwirtschaft angewiesen sind. Dies überrascht umsomehr, als unter den Laubbäumen unseres Klimas die Esche mit ihrem Extensivsystem ziemlich vereinzelt dasteht. Nur die Walnufs hat ähnlich dicke und wenig verzweigte Saugwurzeln. Man kann es verstehen, dafs dieser Typus in dem feuchten Klima, dem alle meine Kulturpflanzen entstammten, weiter verbreitet ist. Zu beachten ist aber auch, dafs unsere Waldbäume nur wenigen Familien angehören. Eine der tropischen ähnliche Mannigfaltigkeit der Gehölzflora würde auch bei uns mehr Beispiele von extensiven Wurzelsystemen liefern können.

Bei Coffea (Fig. 7) besteht die Wurzelepidermis aus mäfsig grofsen Zellen, die hie und da zu büschelig gestellten Haaren auswachsen. Ihre äufseren Tangentialwände sind nur wenig dicker als die übrigen Wandteile und geben wie diese die Holzreaktionen mit salzsaurem Phloroglucin und schwefelsaurem Anilin. Nach Vorbehandlung mit Eau de Javelle färbt Chlorzinkjod sie blau mit Ausnahme der auf der Wurzeloberfläche senkrechten Wände. Diese sind demnach schwach verkorkt, die übrigen Membranen aber nur verholzt, so dafs sie rasch und leicht sich ihnen darbietendes Wasser aufzunehmen vermögen. Unter der Epidermis findet sich eine einschichtige Zelllage, die aus zweierlei Formelementen besteht: In der Längsrichtung der Wurzel gestreckte und dazwischengestreute kurze Zellen von fast würfelförmiger Gestalt. Bei beiden sind die äufseren Wände und die Seitenwände verkorkt; nur in den kurzen Zellen aber ist eine Membranverdickung vorhanden, die der äufseren Tangentialwand anliegt und aus einer dicken Platte aus verholzter Zellulose besteht. Die tangentialen Innenwände dieser Zellen sind nicht verkorkt, so dafs eine ungehinderte Kommunikation zwischen ihnen und den weiter innen gelegenen Schichten der Wurzelrinde statthaben kann. Will man die von Krömer (Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der angiospermen Wurzel. Bibliotheca botanica 59, 1903) angewandte Nomenklatur gebrauchen, so hätte man die beschriebene hypodermale Zellschicht als Kurzzelleninterkutis zu bezeichnen. Man darf annehmen, dafs die Kurzzellen der geringeren Verkorkung wegen leichter für Wasser und die Bodennährstoffe passierbar sind als die übrigen Hypodermzellen und ihres Protoplasmagehaltes wegen auch andere osmotische Eigenschaften besitzen. Sie vermögen eine andere Auswahl zu treffen unter den ihnen sich bietenden gelösten Stoffen und sondern wohl auch selbst Stoffe nach aufsen ab. Für diese letztere Tätigkeit spricht der Umstand, dafs die Pilzhyphen, welche im Innern der Kaffeewurzel als endotrophe Mykorrhizabildner sich ansiedeln, in chemotropischer Reaktion gerade die Kurzzellen als Eingangspforte zu benutzen pflegen, was schon Janse gesehen hat. Die Hypothese Artur Meyers, wonach die Interkutisbildungen dazu bestimmt sind, den Austritt von Nährstoffen aus dem Wurzelinnern nach aufsen zu erschweren (s. Krömer l. c.) wird durch die obigen Bemerkungen nicht berührt. Sie hat viel für sich, doch mufs ihre experimentelle Begründung abgewartet werden. Die an meinen in Alkohol konservierten Materialien oft zutage tretende Erscheinung, dafs die hypodermalen Zellschichten anders gefärbt waren und also andere Stoffe

enthielten als die übrigen Wurzelrindenzellen, weist übrigens darauf hin, dafs bei einer Beurteilung jener Bildungen auch ihre eventuelle Schutzfunktion den kleinen Tieren des Bodens gegenüber in Betracht zu ziehen ist. Jene meist bräunlichen Färbungen rühren wahrscheinlich von Oxydationsprodukten von Gerbstoffen her, deren Schutzfunktion durch Stahl nachgewiesen ist. An Anguillulen und anderen kleinen Schädlingen fehlt es im Boden nicht.

Die inneren Rindenzellen der Kaffeewurzel sind durch gröfsere oft viereckige Intercellularräume von einander getrennt, die den äufseren Schichten fehlen. Einige der an die Endodermis angrenzenden Zellen führen sandiges Calciumoxalat, was für viele Rubiaceen-Gattungen charakteristisch ist (Solereder, System. Anat. d. Dikotyledonen, 1899). Die Endodermiszellen sind dünnwandig und besitzen den Caspari'schen Punkt. Einige Zentimeter weit hinter der Wurzelspitze wird die primäre Wurzelrinde abgeworfen, wobei ihre mittleren Schichten eine Zusammendrückung erfahren.

Der anatomische Bau der Cinchona-Wurzel stimmt im allgemeinen mit dem oben beschriebenen überein, doch besteht die hypodermale Schicht aus lauter gleichartigen Zellen mit verkorkten Wänden (Endoderm-Interkutis Krömers). Kurzzelleninterkuten haben nach Krömer unter den Rubiaceen auch Coffea arabica und Psychotria emetica, nach meinen Beobachtungen Cephalanthus occidentalis und Nauclea obtusa und lanceolata. Die beiden letztgenannten Arten sind indessen noch näherer Untersuchung bedürftig.

Denselben habituellen Wurzeltypus wie bei Coffea und anderen Rubiaceen trifft man bei den verwandten Caprifoliaceen (Lonicera-Arten des Mündener Gartens). Die Ähnlichkeit der Coffeawurzel mit der der Esche wurde schon erwähnt. Diese Ähnlichkeit erstreckt sich auch auf andere Oleaceen, wie Syringa vulgaris und Ligustrum vulgare, welche Pflanzen sich im Habitus der letzten Wurzelauszweigungen aufserordentlich gleichen, obwohl ihre oberirdischen Teile so sehr verschieden sind. Auch der innere Bau ihrer Wurzeln stimmt nahe überein. Sie besitzen wie die Esche unter der Epidermis ein einschichtiges verkorktes, dünnwandiges Hypoderma (Endoderminterkutis) und eine dünnwandige Endodermis, ähneln also auch anatomisch manchen Rubiaceenwurzeln. Über der Interkutis fiel bei Syringa und Ligustrum eine durch abweichende Inhaltsbeschaffenheit ausgezeichnete Zellschicht auf, die vielleicht eine besondere Schutzschicht gegen Tiere darstellt.

Noch ausgeprägter als bei Rubiaceen und Oleaceen erscheint

der Extensivtypus im Wurzelsystem der Lauraceen und der Meliaceen. Zu den ersteren gehört unter meinen Versuchspflanzen

2. Cinnamomum zeylanicum.

Die $4^1/_2$ Monate alten Sämlinge waren die kleinsten von allen meinen Kulturpflanzen und besafsen auch das kleinste Wurzelsystem nebst dem geringsten Aschengehalt. Die oberirdischen Teile zeigten sich auf allen drei Beeten gleich gut entwickelt. Ihre mittlere Höhe betrug auf dem kalkfreien Beet 16,5 cm, auf dem kalkreichen Beet

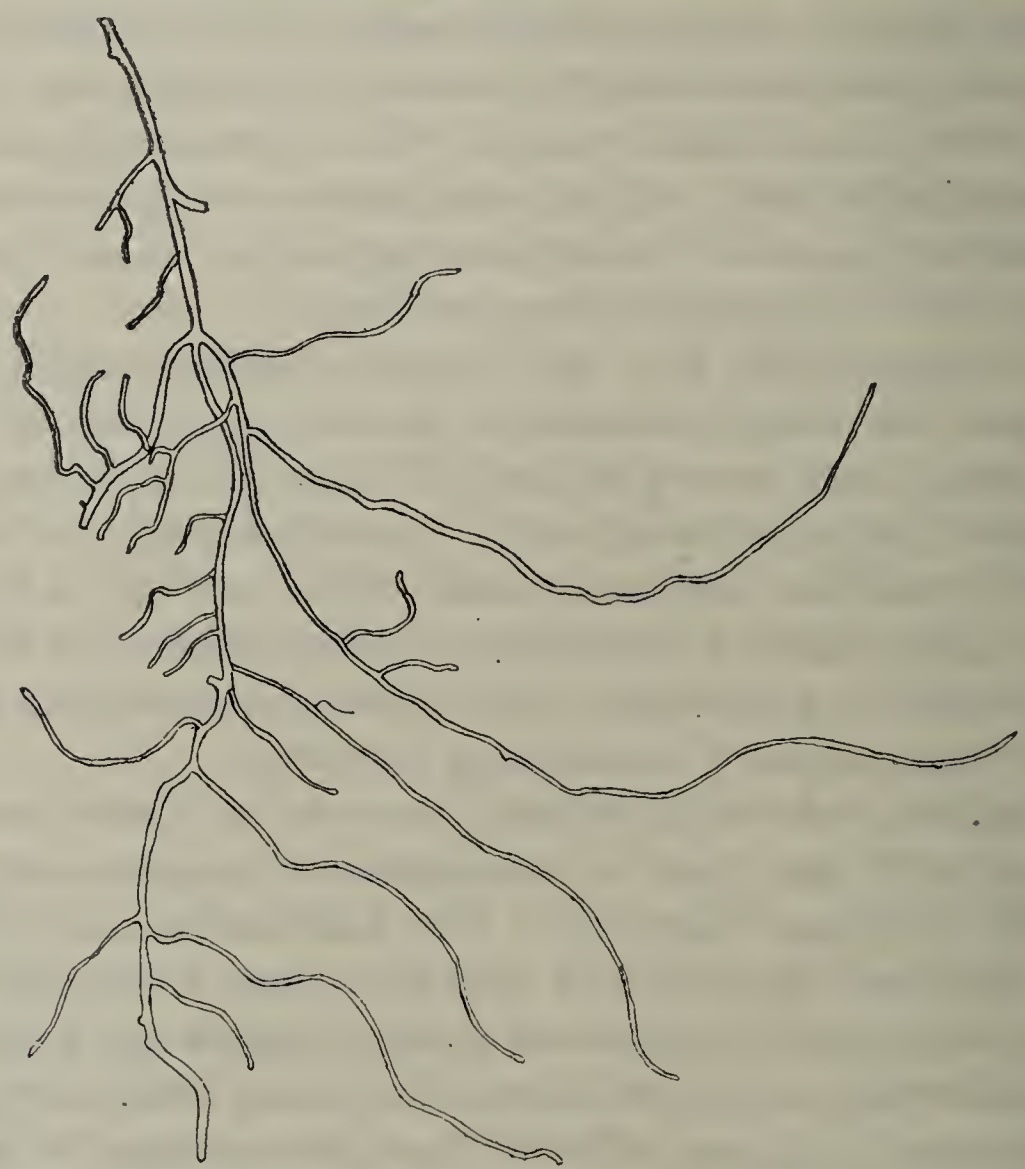

Fig. 8. Aus dem Wurzelsystem von Cinnamomum zeylanicum.

14 cm. Auffallend waren die Unterschiede in der Wurzellänge; die mittlere Länge der Hauptwurzel erreichte auf dem kalkfreien Beet 18,4 cm, also nur 2 cm mehr als die oberirdischen Teile; auf dem kalkreichen Beete aber war die mittlere Wurzellänge 24 cm, also 10 cm mehr als die der oberirdischen Sprosse; eine Erklärung für diese Differenz vermag ich nicht zu geben.

Der Habitus des Wurzelsystems ist aus Fig. 8 und der Tafel I zu ersehen. Es besteht aus wenigen etwa gleichstarken Hauptzweigen

von etwa $^1/_3$ bis $^1/_2$ mm Dicke, die sich nur sehr spärlich weiterverzweigen. Auf einen jeden Kubikzentimeter Bodenraum kommen noch weit weniger aufnehmende Wurzelspitzen als bei Esche und Kaffee, und von einer intensiven Bodenausnutzung (in unserem Sinne) wird kaum die Rede sein können, zumal wenn, wie an meinen Exemplaren, Wurzelhaare nicht entwickelt werden. Die Gesamtlänge des ganzen Wurzelsystems einer mittelgrofsen $4^1/_2$ Monate alten Pflanze betrug nur ca. 75 cm.

Man kann a priori sagen, dafs ein solches Wurzelsystem nur einer Pflanze angehören kann, welche entweder an einen stets feuchten Standort gebunden ist oder Schutzmittel gegen Transpiration besitzt. Das letztere ist der Fall. Die Blätter von Cinnamomum zeylanicum (Fig. 9) haben ausgeprägt xerophytischen Bau. Die Aufsen- und Seitenwände der beiderseitigen Epidermen sind mit starken unregel-

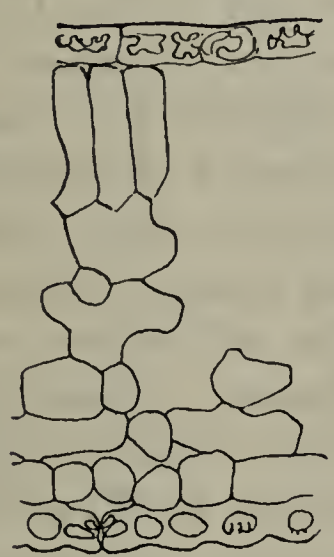

Fig. 9. Cinnamomum zeylanicum. Blattquerschnitt.

Fig. 10. Cinnamomum zeylanicum. Wurzelquerschnitt.

mäfsig in das Zellinnere vorspringenden Verdickungen versehen und stark cuticularisiert, die Schliefszellen der Spaltöffnungen eingesenkt und von starkwandigen Nebenzellen überwölbt. Endlich sind die Lufträume im Blatt verhältnismäfsig gering entwickelt. Der geringen Transpirationstätigkeit entspricht das langsame Wachstum und der geringe Aschengehalt. Der letztere betrug bei den Pflanzen meines kalkreichen Beetes 6,333 % der Trockensubstanz gegen 5,032 % bei dem nichtgekalkten und 5,7555 % bei dem schwachgekalkten Beet.

Die Oberhautzellen der Wurzel sind bis auf die tangentiale Aufsenwand verfolgt; diese letztere gibt mit Chlorzinkjod Cellulosereaktion. Nach innen folgen 1 bis 3 intercellularraumfreie Zellschichten, bei deren äufserster die Wände Holz- und Korkreaktion

ergeben bis auf die tangentiale Innenwand, die nicht immer verholzt ist. Die Endodermis ist nicht verholzt. Die zwischen Hypoderma (Endoderminterkutis s. Krömer l. c. pag. 32) und Endodermis gelegenen Rindenzellen sind abgerundet, unregelmäfsig angeordnet und von Intercellularen begleitet. Die übrigen untersuchten Lauraceenwurzeln stimmten mit der Cinnamomumwurzel im Vorhandensein der dünnwandigen hypodermalen Schicht überein, die sich, wo darauf geprüft wurde, als verkorkt erwies. Überall war ferner die Endodermis dünnwandig und sehr verbreitet das Vorkommen kleiner Sclerenchymzellgruppen oder auch einzelner sclerenchymatischer Elemente in der primären Rinde in der Nähe der Endodermis.

Von anderen Lauraceen wurden untersucht Machilus rimosa, Alseodaphne excelsa, Beilschmiedia Roxburghii, Kryptocarpa tomentosa, Cylicodaphne Noronhiana, Eusideroxylon Zwageri, Litsea cassiaefolia und polita, Persea gratissima, Phoebe attenuata und Polyadenia salicifolia, Tetranthera mappacea, pantjara und mollis, Cinnamomum nitidum und sintok. Alle diese Arten besitzen dieselben verhältnismäfsig dicken und wenig verzweigten Wurzeln wie Cinnamomum zeylanicum, so dafs wir auch hier darin einen Familiencharakter zu sehen haben. Alle die genannten Arten gehören den stets feuchten tropischen Bergwäldern an. Die Lauraceen anderer Klimate besitzen denselben Wurzeltypus, wie ich an Sassafras officinarum und Lindera hypoleuca im Mündener Garten feststellen konnte. Diese beiden Arten werfen die Blätter ab, so dafs auch hier der Blattbau veränderlicher erscheint als der Wurzeltypus. Anatomisch zeigt die Wurzel des Sassafras eine relativ kleinzellige Epidermis mit ringsum verholzten Wänden, die an der Aufsenseite der Zellen etwas verdickt sind. Ihr folgt nach innen wie bei Cinnamomum ein Hypoderma mit verholzten Aufsen- und Seitenwänden. Bei Lindera fehlt die Verholzung.

3. Swietenia Mahagoni.

Die Versuchspflanzen gediehen alle gut, am besten die in dem nicht mit Kalk gedüngten Beete, woraus zu schliefsen ist, dafs der Kalkbedarf des Mahagonibaumes gering sei. Die Länge des oberirdischen Teiles übertraf die Tiefe, bis zu der das Wurzelsystem hinabsteigt, sie betrug im Durchschnitt aus sechs Pflanzen 35 cm, die Wurzellänge 28 cm. Das Wurzelsystem (Fig. 11 und Tafel I) zeigt eine senkrecht absteigende Pfahlwurzel mit schwächeren, aber nicht viel kürzeren Seitenzweigen erster Ordnung, die nur wenige immer noch ziemlich dicke Auszweigungen entwickelten. Es liegt somit ein aus-

gesprochenes Extensivsystem vor, dessen Leistungsfähigkeit indessen durch kurze Wurzelhaare gesteigert wird. Die letzten Auszweigungen des Systems erinnern etwas an die Wurzeln unserer Ahornarten, mit denen sie auch das Auftreten gelegentlicher, aber weniger deutlicher Einschnürungen gemein haben.

Die Swieteniablätter haben hygrophilen Bau. Die beiderseitigen Epidermen sind nicht besonders grofszellig und besitzen unverdickte Aufsenwände. Das Blattinnere führt ziemlich grofse Lufträume und die Spaltöffnungen sind ungeschützt; sie entbehren sogar des Vorhofverschlusses. Was Gamble (A Manual of Indian timber II. Aufl. 1902 pag. 154) über die Standortsbedürfnisse des Baumes mitteilt, entspricht dem, was man nach den Eigenschaften des Wurzelsystems

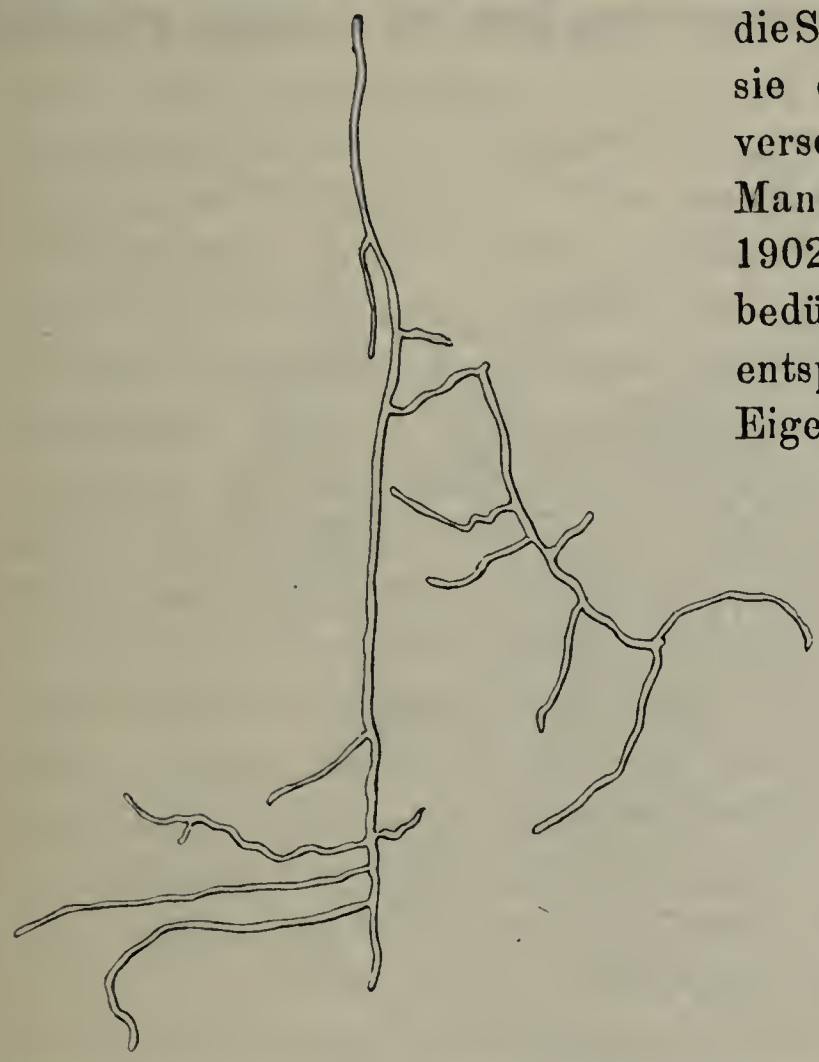

Fig. 11. Aus dem Wurzelsystem von Swietenia Mahagoni.

Fig. 12. Swietenia Mahagoni. Wurzelquerschnitt.

und der Blätter erwartet. Er wächst in Englisch-Ostindien am besten in der Nähe des Meeres in einem gleichmäfsig feuchten Klima und gedeiht nicht in armem Boden. Mit der Entfernung vom Meer und dem Trocknerwerden des Klimas verlangsamt sich sein Wuchs. Nach Koorders und Valeton (Bijdragen tot de Kennis der Boomsoorten van Java No. 3 pag. 5) ist Swietenia auf Java immergrün und selbst auf dürrem Boden im trockenen Ostmousson noch in vollem Blattkleid. Vielleicht tritt hier im Notfall ein Schliefsen der Spaltöffnungen, wie es Stahl bei Zitterpappel und Weifserle beobachtet hat, transpirationshemmend ein. Jedenfalls weist der geringe Aschengehalt,

Beet ohne Kalk 6,891 %, Beet mit wenig Kalk 7,205 %, Beet mit viel Kalk 6,563 %, wenigstens bei meinen Versuchspflanzen auf eine nur mäfsige Transpirationstätigkeit hin.

Die Wurzel hat eine ziemlich dünnwandige, kleinzellige Epidermis, die bald verschwindet. Darunter liegt ein einschichtiges Hypoderma, dessen Zellwände entweder keine Verdickungen zeigen, oder auf den zur Oberfläche senkrechten Wänden einen Verdickungsring oder endlich eine starke Verdickung ihrer tangentialen Aufsenwände. Sämtliche drei Membranformen kann man an ein und dem-

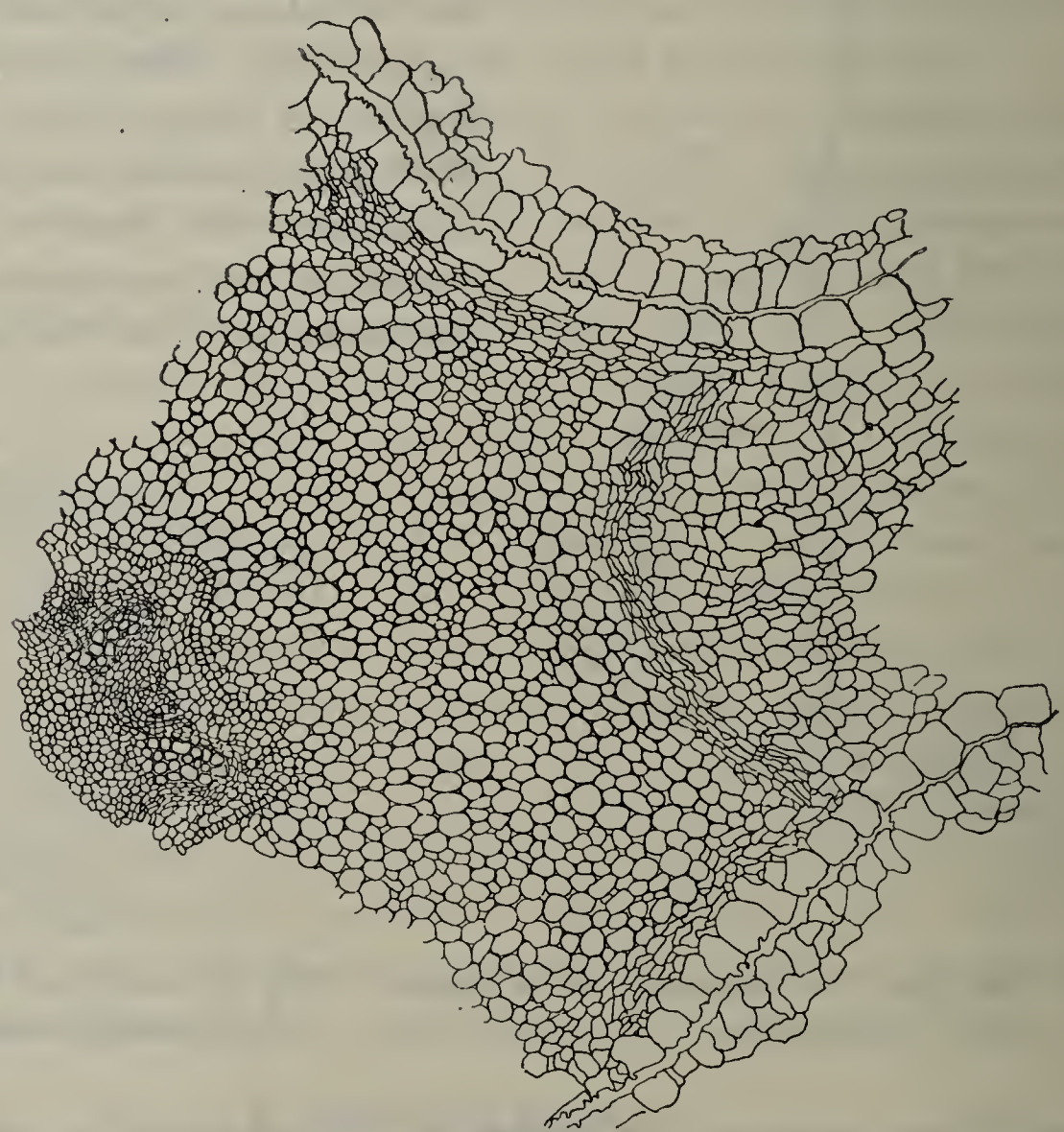

Fig. 13. Dysoxylon alliaceum. Wurzelquerschnitt. Rechts eine Lenticelle.

selben Wurzelquerschnitt finden. Die Verdickungsschichten bestehen aus Cellulose, die dazu gehörigen primären Membranen aber sind schwach verholzt und verkorkt. Die Endodermiszellen sind dünnwandig, das Rindenparenchym besitzt unregelmäfsige Zellanordnung und ist mit Ausnahme der gerade verlaufenden langen Triebwurzeln, denen auch die interkutalen Verdickungsschichten fehlen, endotroph verpilzt.

An Swietenia schliefsen sich die übrigen von mir untersuchten Meliaceen an. Fast alle haben relativ dicke, wenig verzweigte Wurzeln und sind somit auf eine extensive Wasserwirtschaft angewiesen.

Die extremsten Fälle von Dicke und spärlicher Verzweigung der äufsersten Würzelchen fand ich bei Arten der Meliaceen-Gattungen Aglaia und Dysoxylon. Die letzten Auszweigungen der Wurzeln von Dysoxylon excelsum erreichen eine Dicke von 1,5—2 mm und sind somit, da auch Wurzelhaare fehlen, jedenfalls nur zu extensiver Arbeit geeignet. Die Wurzeln von Dysoxylon alliaceum (Taf. IV) waren noch etwas dicker, bis zu 2,5 und 3 mm. Diese besonders auffallende Dicke beruht namentlich auf besonders starker Entwicklung ihrer Wurzelrinde. Diese letztere (Fig. 13) besitzt mehr als 20 Schichten unregelmäfsig angeordneter, von vielen Intercellularen durchzogener Parenchymzellen, an welche nach innen eine dünnwandige Endodermis anschliefst. Nach aufsen geht das lückige Rindenparenchym über in einige lückenlos aneinander schliefsende Zellschichten, die aber auch noch dünne Zellulosewände haben, und dann folgt eine Schicht mit stark verdickten, unregelmäfsig warzig in das Zellinnere hineinragenden Aufsenwänden. Diese Aufsenwände und ebenso die Seitenwände der betreffenden Zellen sind verholzt und dieselbe Reaktion zeigen auch die Aufsenwände der 2—3 verdickungslosen Zellschichten, welche noch aufserhalb jener die Wurzeloberfläche bedecken; ihre Seitenwände geben Cellulosereaktionen. Die Mäule'sche Holzreaktion (Fünfstücks Beiträge z. w. Bot. IV 1900 pag. 166) ergibt nur in der äufsersten Schicht der verdickten Aufsenwände eine Färbung. Diese ist also auch hier chemisch verschieden von der Verdickungsmasse, der nur die Phloroglucinreaktion zukommt. Verdickung der tangentialen Aufsenwand hypodermaler Zellen findet sich auch bei anderen Meliaceen (Cedrela, Swietenia). Bei Aglaia scheint sie durch Bedeckung der Wurzeloberfläche mit desorganisierten Zellen ersetzt (s. u.).

Sehr auffallend ist an den Wurzeln von Dysoxylon alliaceum das Auftreten von Lenticellen. Sie erscheinen als einige Millimeter lange und etwa 1 mm breite Spalten der Wurzeloberhaut, aus welchen ein von den äufsersten Lagen des Rindenparenchyms ausgebildetes Füllgewebe hervortritt. Das Vorkommen erinnert an die von Jost an verschiedenen Palmwurzeln beobachteten Pneumathoden (Bot. Ztg. 1887).

Die Blätter einer untersuchten Dysoxylon-Art sind zwar etwas lederartig, besitzen aber sonst hygrophilen Bau. Ihre Epidermiszellen

sind ziemlich dünnwandig, das Blattinnere enthält reichlich Lufträume und die Spaltöffnungen besitzen keinerlei Schutzvorrichtungen. Die Dysoxylon-Arten sind denn auch auf ein besonders feuchtes Klima angewiesen. Nach Koorders und Valeton (l. c.) findet sich Dysoxylon alliaceum und andere Arten auf Java nur auf konstant feuchtem, fruchtbaren Boden in den immergrünen schattenreichen Bergwäldern.

Die Gattung Aglaia hat etwas dünnere Wurzeln, die aber immer noch ungefähr den Durchmesser von 1 mm erreichen. Die untersuchte Spezies war A. mucronulata, ein immergrüner Baum, der in Ost- und Mitteljava in einer Meereshöhe von 0—300 m wächst und im Gegensatz zu den Dysoxylon-Arten nicht in den stets feuchten schattigen Wäldern vorkommt. Die Wurzeln dieser Art verlaufen in ihren Endteilen vielfach ganz gerade und haben dadurch etwas Starres. Alle Membranen ihres Querschnitts geben Zellulosereaktion. Die Oberfläche der Wurzel bedeckt eine ziemlich homogene dunkelrotbraune Masse, ein Desorganisationsprodukt ihrer äufsersten Zellen. Darunter lag eine Schicht ziemlich grofser dünnwandiger Zellen, die sich an meinem Alkoholmaterial durch schwach rotbraune Färbung, ihre Inhalte von den übrigen Wurzelrindenzellen unterschieden. Über den Blattbau von A. mucronulata ist mir nichts bekannt; man darf vermuten, dafs derselbe weniger hygrophil ist als der von Dysoxylon, weil Mittel- und Ostjava periodische Trockenzeiten besitzen. Von anderen Meliaceen wurden Lansium domesticum und Cedrela Toona und febrifuga untersucht. Die erstere Art schliefst sich an Dysoxylon und Aglaia an, während die Cedrela-Wurzeln wesentlich dünner sind und sich den Intensivsystemen nähern.

Eine weitere Familie, bei deren Vertretern die Dicke und die spärliche Verzweigung der äufsersten Würzelchen auffällt, sind die Magnoliaceen, von welchen ich Michelia champaca und montana, Talauma mutabile, Manglietia glauca und die im Mündener Garten kultivierte Magnolia acuminata untersuchte. Die vier erstgenannten gehören auf Java dem stets feuchten, fruchtbaren Boden der immergrünen Urwälder an. Bei der anatomischen Untersuchung von Michelia, Manglietia, Liriodendron und Magnolia fand sich die gesamte Wurzelrinde dünnwandig. Nur bei Michelia können die Innenwände der Hypodermzellen schwache Verdickungen zeigen. Die bei Magnolia und Manglietia ausgeführten chemischen Reaktionen ergaben das Vorhandensein eines ein- oder zweischichtigen schwach verholzten und verkorkten Hypoderms (Endoderminterkutis).

Andere Beispiele des Meliaceentypus boten die Sapotaceen. Namentlich Palaquium Gutta, borneense und Treubii zeichneten sich

durch Dicke der Saugwurzeln aus, die aber doch hinter Dysoxylon zurückblieb. Die Kautschukpflanze Payena Leerii verhielt sich ähnlich, während Achras Sapota und Chrysophyllum Cainito mehr an Cedrela sich anschliefsen. Bei den Palaquien fielen die dickwandigen Oberflächenzellen der Wurzeln auf, die bis zum Vegetationspunkt reichten, aber nicht überall die ganze Wurzeloberfläche einnahmen. Namentlich bei Payena war die dickwandige Zellschicht vielfach unterbrochen und es traten dickwandige, büschelig angeordnete Wurzelhaare auf.

Ferner schliefsen sich dem Meliaceentyp an die Cornaceen Marlea tomentosa var., M. rotundifolia, Mastixia dichotoma, Cornus mas und sanguinea; endlich Myristica fragrans.

Mastixia und Cornus besitzen ein grofszelliges, einschichtiges Hypoderm mit dünnen verholzten oder verkorkten Wänden.

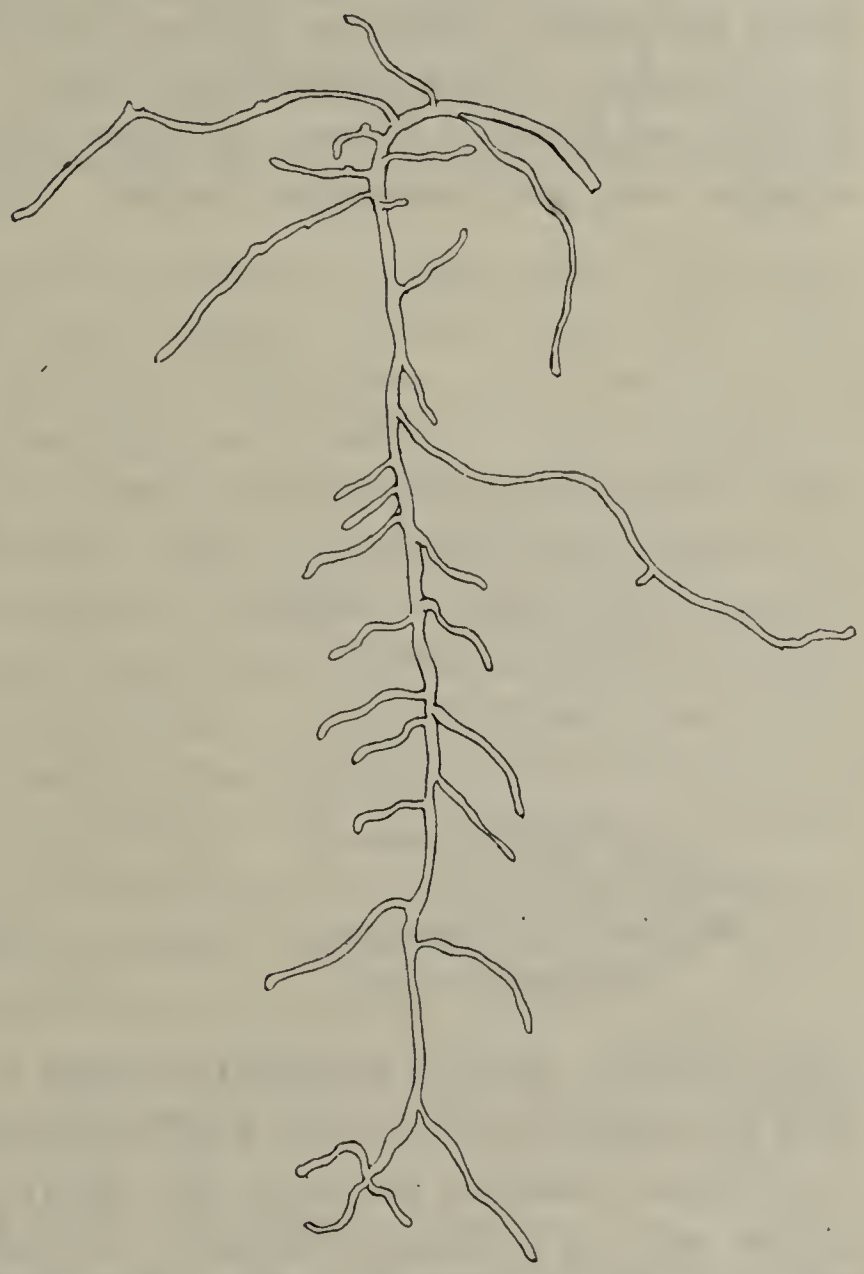

Fig. 14. Cola acuminata. Aus dem Wurzelsystem.

5. Cola acuminata.

Die Kalkdüngung erwies sich im grofsen und ganzen als einflufslos, indem alle Pflanzen auf den drei Beeten gleich gut gediehen, höchstens erschien auf dem kalkfreien Beet der Wuchs etwas gestaucht.

	Mittlere Wurzellänge	Mittlere Sprofshöhe
Kalkfreies Beet I	29 cm	20,7 cm
Wenig gekalktes Beet II	25 cm	—
Kalkreiches Beet III	29,3 cm	38,7 cm

Die Mittelzahlen sind für Beet I aus Messungen an sieben, für Beet II und III an sechs Pflanzen berechnet, auffallend ist die starke Wurzelentwicklung in dem kalkreichen Beet. Alle Pflanzen wiesen

lange Pfahlwurzeln auf mit langen wenig verzweigten Seitenwurzeln. Die Gesamtsumme der Wurzeln der $4^1/_2$ Monate alten Pflanze erreichte eine Länge von 95 cm. Schlagen wir dazu noch einen Meter für Verluste, so erscheint die Wurzelmasse immer noch sehr klein im Verhältnis zu der grofsen Blattfläche des Keimlings, die sich auf etwa 270 Quadratzentimeter berechnet. Alle Wurzeln sind dick ($^1/_3$—1 mm) und wenig geeignet zu „intensiver" Arbeit. Die Blätter sind gemäfsigt xerophil, da sie ziemlich dickwandige grofse zu Wasserspeichern geeignete Epidermiszellen haben; die Spaltöffnungen besitzen aufser den bekannten kleinen Cuticularfortsätzen über dem Vorhof besondere Schutzeinrichtungen nicht. Die Pflanze bedarf eines heifsen und feuchten Klimas und liebt einen tiefgründigen, leicht tonhaltigen und gut trainierten Boden. Von der afrikanischen West-

Fig. 15. Cola acuminata. Blattquerschnitt.

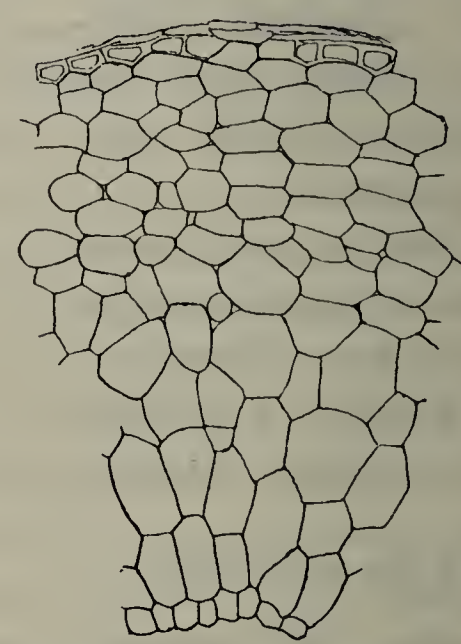

Fig. 16. Cola acuminata. Wurzelquerschnitt.

küste zwischen dem 10.° nördlicher und 5.° südlicher Breite stammend, wird sie namentlich auf den Antillen kultiviert, wo sie in der Nähe des Meeres besonders zwischen 300—600 m Höhe gedeiht. Dies alles stimmt mit den Schlüssen überein, die sich aus dem Charakter ihres Wurzelsystems in Verbindung mit dem Blattbau ziehen lassen. Der Aschengehalt meiner Versuchspflanzen war ein mittlerer.

Kalkfreies Beet	7,840 %	der Trockensubstanz.
Wenig gekalktes Beet	8,328 %	
Reichlich gekalktes Beet	8,801 %	

Den Vegetationspunkt der Wurzel überkleidet eine mehrschichtige Haube von Zellen, die an meinem Alkoholmaterial eine tiefbraune Färbung zeigten und noch mehrere Zentimeter hinter dem Vegetations-

punkt eine dunkelbraune desorganisierte Deckschicht der Wurzel bildeten. Hierunter fanden sich Schichten mit teilweise stark verdickten, allseitig verholzten Wänden und tiefbraunem Inhalt und solche aus ebenfalls gebräunten, etwas gröfseren, dünnwandigen Zellen. In dem dann folgenden farblosen Rindenparenchym liefsen sich zwei mehrschichtige Zelllagen unterscheiden, eine äufsere in der Richtung der Tangente und eine innere in der Richtung des Wurzelradius gestreckter gröfserer Zellen. In der Endodermis zeigen nur einige vor den Siebteilen des tetrarchen Zentralstrangs gelegene Zellen Korkreaktion, während die Wände der anderen aus Cellulose bestehen. Beim Dickenwachstum wird zunächst die innere Parenchympartie zusammengeprefst und dann samt den nicht collabierenden äufseren Zelllagen abgeworfen.

Dem Wurzeltypus der Cola folgen im allgemeinen die übrigen untersuchten Sterculiaceen, doch zeigen mehrere eine etwas reichlichere Verzweigung und dünnere Würzelchen, ohne indessen den Charakter typischer Intensivsysteme zu erreichen. Auch Angehörige der verwandten Familien der Bombacaceen (Ceiba pentandra) und Tiliaceen (Elaeocarpus dentatus, stipularis, Acronodia, angustifolius, Sloanea Sigun) zeigten denselben Charakter. Unsere europäischen Linden allerdings weichen nach dem Intensivtypus hin ab. Ihr Wurzelsystem unterscheidet sich in den hier in Frage kommenden Merkmalen kaum von dem der Buche. Bei manchen Elaeocarpusarten fiel der frühe Verlust der primären Rinde auf, infolgedessen die letzten Enden der Verzweigungen des Wurzelsystems eigentümlich geschwollen erschienen. Die Sterculiacee Kleinhofia hospita ist in meinen Notizen unter die Pflanzen des Intensivtypus eingereiht. Leider fehlt mir das Material, um diese Angabe nochmals zu kontrollieren. Das Verhalten von Ceiba und Theobroma wird im folgenden etwas näher geschildert.

6. Ceiba pentandra.

Die Pflanzen aller drei Beete waren gut gediehen, doch zeigten sich die des etwas gekalkten Beetes am besten entwickelt.

	Länge d. oberird. Teils	Länge d. längsten Wurzel	Aschengehalt in % d. Trockensubstanz
Ohne Kalk . .	20,1 cm	22,5 cm	10,245
Wenig Kalk . .	28,5 cm	30,1 cm	9,091
Viel Kalk . . .	22,4 cm	19,5 cm	9,219

Die Unterschiede im Aschengehalte sind unerheblich und wohl zufällig, das Übergewicht der etwas gekalkten Pflanzen über die

anderen ist aber zu erheblich, um übersehen werden zu können. Dem verhältnismäfsig hohen Aschengehalt der Pflanzen entspricht ihr rasches Wachstum und der Bau der Blätter (s. Fig. 17). Diese sind dünn, haben nur sehr wenig verdickte Epidermisaufsenwände und nicht besonders geschützte Spaltöffnungen. Sehr auffallend ist die Gröfse der oberseitigen Epidermiszellen. Man kann in Zweifel sein, ob sie als Wasserspeicher dienen oder vielleicht Schutzstoffe gegen Tierfrafs enthalten. In der kleinzelligeren Epidermis der Blattunterseite sind sternförmig angeordnete Raphidenzellen vorhanden. Eine andere Eigentümlichkeit derselben Blattseite sind Cuticularleisten, die in der Figur gut hervortreten.

Das Wurzelsystem meiner Kulturpflanzen zeigte mehrere untereinander gleichstarke $^1/_3$ bis $^1/_2$ mm und mehr dicke, sehr wenig ver-

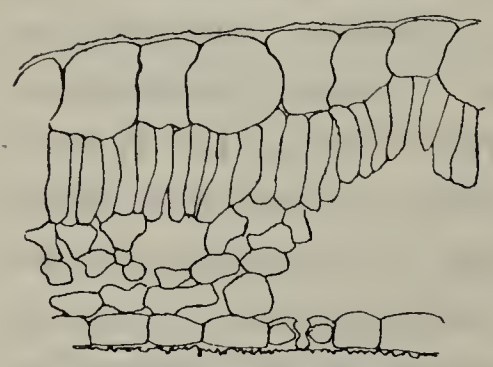

Fig. 17. Ceiba pentandra. Blattquerschnitt.

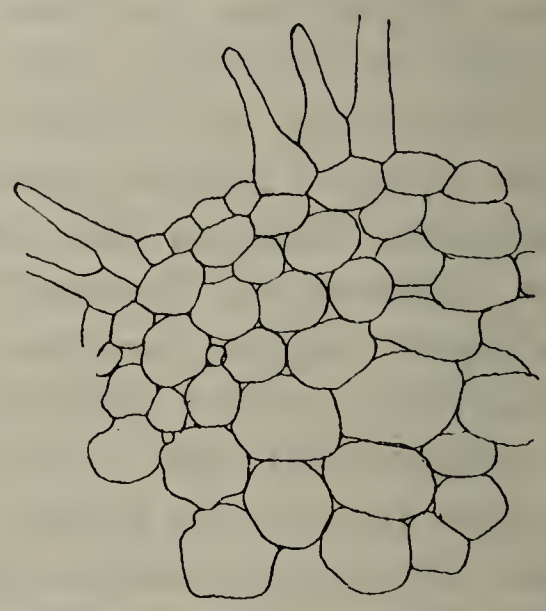

Fig. 18. Ceiba pentandra. Querschnitt durch das äufsere Drittel der Wurzelrinde.

zweigte Wurzeln, die teils horizontal in geringer Tiefe sich ausbreiteten, teils als Pfahlwurzel tiefer hinabstiegen. Ältere Bäume zeigten mehrere Meter weit nahe der Bodenoberfläche verlaufende Wurzeläste. Trotz der ziemlich dichten Bedeckung der äufsersten Wurzelästchen mit kurzen Haaren kann man hier wohl nur von extensiver Wasserwirtschaft sprechen. Das locker gebaute Holz des auffällig dicken Stammes wird als Wasserspeicher gute Dienste tun und aufserdem steht der Baum während der trockenen Jahreszeit kahl. Die Wurzeln besitzen keinerlei durch Wandverdickungen oder chemische Reaktionen unterscheidbaren Interkutisbildungen. An die Epidermiszellen mit ihren dünnen Cellulosewänden schliefst sich unmittelbar das Rindenparenchym an, dessen Zellen nach innen an Gröfse zunehmen und unregelmäfsig angeordnet sind. Drei- und viereckige Intercellularen

sind reichlich vorhanden. Sie fehlen nur den innersten Rindenschichten und der Endodermis, deren Membranen eine teilweise Verkorkung erkennen lassen. Deutliche Holzreaktion erhielt ich nur im Gefäfsbündel.

7. Theobroma Cacao.

In allen drei Versuchsbeeten gediehen die Pflanzen im allgemeinen gut, doch blieben die des nicht gekalkten Beetes zweifellos hinter den anderen etwas zurück. Das mäfsig mit Kalk gedüngte Beet machte den besten Gesamteindruck, während in dem kalkreichsten Beet sich die beiden gröfsten Pflanzen befanden. Folgende Tabelle gibt einige aus Messungen an je sechs Pflanzen der drei Beete berechnete Mittelzahlen:

	Mittlere Höhe	Blattzahl	Mittlere Wurzellänge	Aschengehalt in % d. Trockensubstanz
Ohne Kalk .	16 cm	5	16,5 cm	10,334
Wenig Kalk .	19,3 cm	7	19,5 cm	
Viel Kalk . .	18 cm	7	28,6 cm	12,679

Am deutlichsten sprach sich das Übergewicht der mit Kalk gedüngten Pflanzen in der Blattgröfse aus, die bei den stärksten Exemplaren bis zu 18 cm Spreitenlänge bei 7 cm Breite anstieg. Der gröfseren Blattmasse entsprach das gröfsere Wurzelsystem.

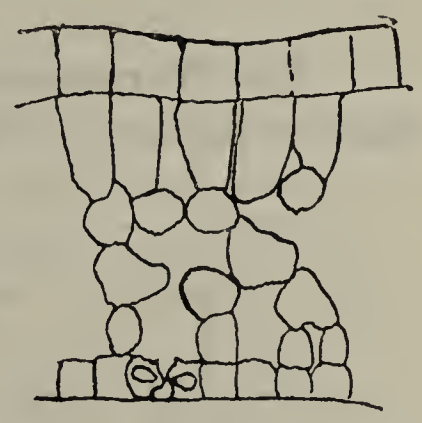

Fig. 19. Theobroma Cacao. Blattquerschnitt.

Junge Keimlinge zeigen eine stark ausgeprägte Hauptwurzel mit Nebenwurzeln 1. und 2. Ordnung in der Nähe des Wurzelhalses. Auch bei den $4^1/_2$ Monate alten Exemplaren war noch eine deutliche Pfahlwurzel vorhanden, die im Maximum 30 cm tief in den Boden hinabstieg. Die äufsersten Saugwürzelchen erwiesen sich als fein und reich verzweigt, wenn auch nicht so wie bei den typischen Intensivsystemen. Die Blätter sind dünn und hygrophil gebaut (Fig. 19), die Äufsenwände ihrer Epidermen kaum verdickt und die Spaltöffnungen wenig geschützt. Es ist somit verständlich, dafs die Pflanze eine grofse Luftfeuchtigkeit und Schatten bedarf. Das rasche Wachstum und der hohe Aschengehalt der Versuchspflanzen zeigen, dafs die Blätter trotzdem reichlich transpirieren.

Die anatomische Untersuchung zeigt pilzfreie Triebwurzeln, deren Rinde zu äufserst etwa drei lückenlos zusammenschliefsende dünnwandige, in meinem Material etwas gebräunte Zellschichten erkennen läfst. Ihnen schliefsen sich nach innen zahlreiche unregelmäfsig an-

geordnete Zellen mit Intercellularen und endlich eine ziemlich grofszellige dünnwandige Endodermis an, deren Inhalt im Gegensatz zu allen übrigen Rindenzellen sich gebräunt hat. Jene drei äufsersten Zellschichten fallen bald zusammen, während die übrigen Rindenzellen ihre Membranen etwas verdicken; die ganze primäre Rinde wird indessen bald unter geringem Schrumpfen abgeworfen. Die schwächeren Würzelchen sind zum Teil Mykorrhizen. Unter der an meinen Untersuchungsobjekten nur in undeutlichen Resten vorhandenen Epidermis lag bei solchen ein Interkutis, die aus zweierlei Zellen bestand: dünnwandigen Elementen und unregelmäfsig, oft in Gruppen dazwischen gestreuten Zellen mit einer starken Verdickungsschicht unter der Aufsenwand. Die primären Membranen dieser Zellen erwiesen sich als verholzt und teilweise als verkorkt, während die Verdickungsschichten nur teilweise verholzt waren und namentlich die starken tangentialen Verdickungen in der Hauptmasse Cellulosereaktion gaben. Die Wände der Endodermis schienen verkorkt zu sein, doch liefs die starke, auch in Eau de Javelle nicht schwindende Braunfärbung derselben keinen sicheren Schlufs zu.

8. Thea assamica.

Das Wurzelsystem zeigt ungefähr denselben Typus wie das des Kaffees, nur ist die Bildung einer Pfahlwurzel noch mehr ausgesprochen.

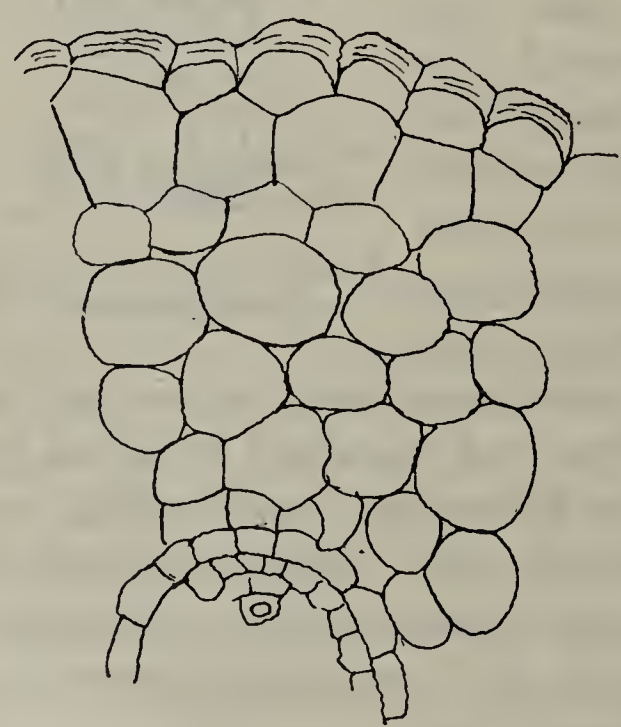

Fig. 20. Thea assamica. Wurzelquerschnitt.

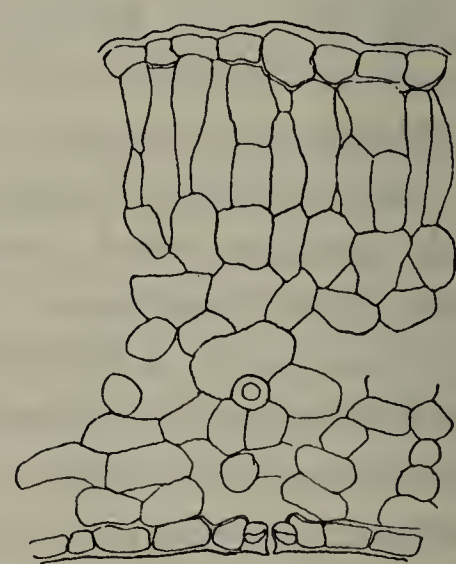

Fig. 21. Thea assamica. Blattquerschnitt.

Anatomisch (Fig. 20) fällt das Fehlen jeglicher Wurzelhaarbildung und der Dicke der tangentialen Aufsenwände der Epidermiszellen auf, die bis zum Vegetationspunkt reicht. Die Wände dieser Zellen

sind ringsum verholzt und schwach verkorkt, doch erstrecken sich die betreffenden Reaktionen in der Regel nicht auf die Verdickungsschichten der Aufsenwand. Diese bestehen meist aus Cellulose. Unter der Epidermis liegt ein einschichtiges, schwach verkorktes Hypoderm. Etwas stärker verkorkt sind die Wände einzelner, doch nicht aller Endodermiszellen, die sonst nichts Bemerkenswertes aufweisen.

Die Teekeimlinge waren die einzigen unter meinen Versuchspflanzen, die auf dem nichtgekalkten Beete ein besseres Aussehen zeigten als auf den anderen. Doch möchte ich hieraus nicht auf eine schädliche Wirkung des Kalkes schliefsen, da nicht alle gekalkten Pflanzen minderwertig waren.

	Mittlere Höhe	Mittlere Wurzellänge	Asche in % d. Trockensubstanz
Ohne Kalk	12,8 cm	11,3 cm	12,405
Wenig Kalk . . .	11,6 cm	7,4 cm	12,230
Viel Kalk	11,2 cm	10,4 cm	12,115

Bei dem langsamen Wuchs der Pflanzen überrascht der hohe Aschengehalt. Die Blätter besitzen mittelgrofse Epidermiszellen mit namentlich oberseits etwas verdickten Aufsenwänden und nicht besonders geschützten Spaltöffnungen (Fig. 21). Die zahlreichen Zähne am Blattrande lassen vermuten, dafs hier flüssiges Wasser ausgeschieden werden kann. Eine derartige Förderung des die Pflanze durchziehenden Wasserstromes würde zur Erklärung des hohen Aschengehaltes beitragen.

Andere von mir untersuchte Termströmiaceen (Eurya acuminata, Gordonia excelsa, Schima Noronhae) besitzen dünnere Würzelchen als der Tee. Sie nähern sich schon den Pflanzen mit Intensivwurzelsystem.

Eine Mittelstellung zwischen Extensiv- und Intensivtypen nehmen die meisten Leguminosen ein. Sie sind unter meinen Kulturpflanzen vertreten durch

9. Pithecolobium Saman.

Die sehr raschwüchsigen Pflanzen gediehen auf den drei Beeten und schienen der Kalkdüngung gegenüber sich dankbar zu erweisen. Die stärkste der $4^1/_2$ Monate alten Pflanzen, die eine Höhe von 54 cm erreichte, befand sich aber auf dem nichtgekalkten Beete. Am wenigsten gut entwickelt erschienen die Pflanzen des Beetes II. Dies kann nur daher rühren, dafs dieses Beet, in der Mitte zwischen den beiden anderen gelegen, etwas weniger Licht empfing und das Pithecolobium gegen Beleuchtungsunterschiede sehr empfindlich ist.

	Mittlere Länge des oberirdischen Sprosses	Mittlere Länge der längsten Wurzel	Aschengehalt in % d. Trockensubstanz
Ohne Kalk .	22,1 cm	19,6 cm	7,901
Wenig Kalk .	19,7 cm	16,6 cm	7,923
Viel Kalk . .	30 cm	24,6 cm	6,363

Der geringe Aschengehalt ist bei den raschwüchsigen Pflanzen auffallend, zumal die Blätter hygrophil gebaut sind und das Wurzelsystem gut entwickelt ist. Allerdings ist die Gesamtblattfläche (ca. 210 qcm) im Verhältnis zur Gesamtwurzellänge (ca. 285 cm) nicht besonders grofs. (Vgl. Castilloa.) Die dünnen und zarten Blätter zeigen dünnwandige Epidermen, grofse Luftlücken und nicht geschützte Spaltöffnungen. Das Wurzelsystem besteht aus mehreren ziemlich gleichstarken Triebwurzeln, die weit ausstreichen und reichlich mit dünnen Seitenwurzeln besetzt sind, aber doch noch dem Coffeatypus nahestehen, dem auch Janse die Pflanze anschliefst.

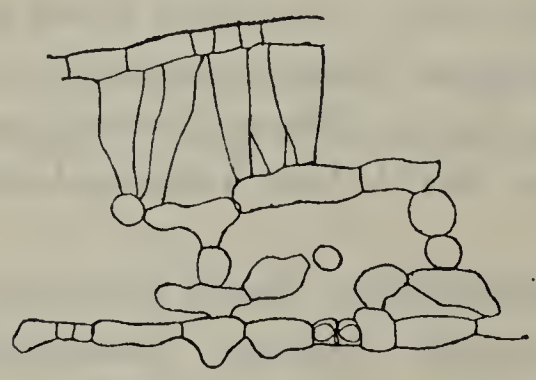

Fig. 22. Blattquerschnitt von Pithecolobium Saman.

Fig. 23. Pithecolobium Saman. Wurzelquerschnitt.

Die jungen Wurzeln besitzen eine kleinzellige an den Aufsenwänden schwach verdickte Epidermis, der nach innen ein bis zwei intercellularraumfreie Zellschichten folgen. Dann kommen nach innen an Gröfse zunehmend mehrere Schichten mit dreieckigen Intercellularen und zuletzt wieder intercellularraumarme kleinzelligere Schichten, deren innerste die mit Caspari'schen Punkten versehene dünnwandige Endodermis ist. Die sämtlichen Zellwände der Wurzelrinde, namentlich die der inneren Schichten und die Radialwände der Endodermiszellen, geben die Phloroglucinreaktion; verkorkt zeigte sich nur die Endodermis und vielleicht eine äufsere Membran der Epidermiszellen.

Die Pflanzen hatten neben den normalen Wurzelknöllchen endotrophe Mykorrhizen. Aufserdem war das Wurzelsystem eines älteren

Baumes in Tjikeumeuh mit eigentümlichen Anschwellungen übersät, die sich als Anguillulagallen erwiesen. Sie waren oft der Ausgangspunkt besonders zahlreicher Verzweigungen, so dafs dicke stark von feinen Wurzeln durchflochtene Erdklumpen beim Herausziehen an ihnen haften blieben.

Von anderen Leguminosen kultivierte ich noch die als Schattenbaum in Kaffeeplantagen beliebte Albizzia moluccana. Dieser aufserordentlich raschwüchsige Baum erwies sich für Kalkdüngung sehr dankbar. Die Pflanzen des kalkfreien Beetes blieben ganz unansehnlich, die der beiden anderen Beete waren wenigstens der Mehrzahl nach üppig und grofs. Die gröfste Pflanze erreichte in der Zeit von $4^1/_2$ Monaten eine Höhe von 90 cm. Untersucht wurden ferner Parkia africana und biglobosa, Myroxylon toluifera, Peltophorum sp., Entada scandens, Ormosia sumatrana, Castanospermum australe, Tamarindus indica. Ihre Wurzelsysteme schliefsen sich dem von Pithecolobium an. Zum Intensivtypus rechnen die Wurzelsysteme von Cynometra cauliflora, Pterocarpus trinervis, Bauhinia acuminata und fusconervis.

Die auf Java verbreiteten Arten dieser letzteren Gattung sind auf Mittel- und Ostjava, also auf Gegenden mit Wechsel von Trockenzeit und Regenzeit beschränkt. Für Bauhinia malabarica wird speziell angegeben, dafs sie fast ausschliefslich auf wasserarmem Boden sich findet. Auch Acacia arabica scheint, nach etwas unvollständigem Material zu urteilen, mit einem Intensivsystem begabt zu sein, was zu der Fähigkeit dieser Pflanze, in einem zeitweise sehr trockenen Klima zu gedeihen, pafst.

Ähnlich wie die Leguminosen verhalten sich die Familien der Araliaceen, Euphorbiaceen und Anacardiaceen, von deren jeder ich eine Anzahl von Vertretern untersuchte (Euphorbiaceae: Antidesma montanum, Glochidion macrocarpum, Hevea brasiliensis, Macaranga denticulata, Mallotus philippinensis und cochinchinensis, Ostodes paniculata, Poinsettia sp. Araliaceae: Brassaiopsis sp., Macropanax oreophilum, Arthrophyllum ovalifolium, Heptapleurum sp. [vgl. auch Janse l. c.]).

10. Castilloa elastica.

Die Pflanzen gediehen auf allen drei Beeten gleich gut. Die stärkste von allen erreichte eine Höhe von 40 cm und ihre Wurzel ging 55 cm tief in die Erde hinab. Sie befand sich auf dem reichlich gekalkten Beete und zeigt, dafs die Kalkdüngung auf die Castilloa wenigstens nicht schädlich gewirkt hat.

	Mittlere Stammhöhe	Mittlere Wurzellänge	Mittleres Trockengewicht	Aschengehalt in % der Trockensubstanz
Ohne Kalk . .	26,0 cm	39,2 cm	5,62	15,195
Wenig Kalk . .	25,6 cm	58,6 cm	4,63	16,036
Viel Kalk . .	—	—	—	14,355

Der Aschengehalt der Castilloen war der höchste unter allen meinen Versuchspflanzen. Dem entspricht die grofse, transpirierende Blattfläche der Keimlinge; sie betrug bei einem mittelgrofsen Exemplar ca. 610 qcm. Die grofsen Blätter sind reich an Intercellularräumen und dünnhäutig, ihre Epidermiszellen relativ klein und ohne besondere

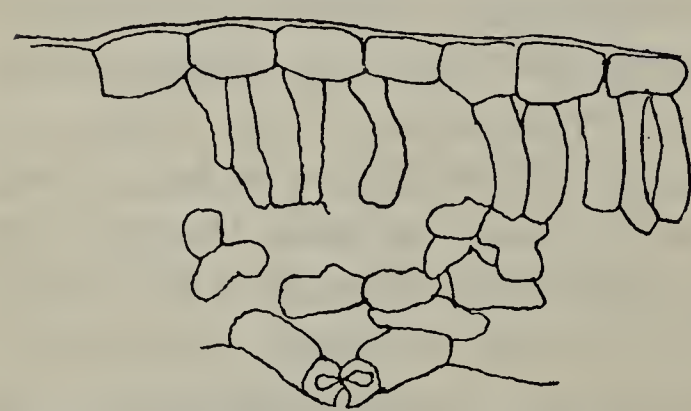

Fig. 24. Castilloa elastica. Blattquerschnitt.

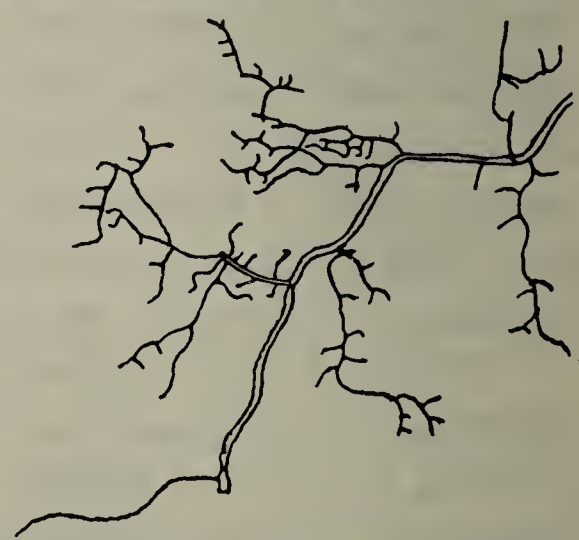

Fig. 25. Castilloa elastica. Aus dem Wurzelsystem.

Verdickungen. Die Spaltöffnungen sind ungeschützt und ragen sogar etwas über ihre Umgebung hervor.

Das Wurzelsystem (vgl. die Tafel I) zeigt anfangs eine deutliche Pfahlwurzel, die aber bald von Seitenwurzeln I. Ordnung eingeholt wird, welche in den oberflächlichen Bodenschichten als Langwurzeln weit umherstreichen. Sie sind selbst wieder mit ebenfalls langen Laufwurzeln II. Ordnung besetzt, welche dann die zahlreichen, noch einmal verzweigten, nur einige wenige Zentimeter langen Saugwurzeln tragen. Aus den Wurzeln III. Ordnung können noch Langwurzeln werden, aus denen der weiteren Ordnungen wohl nur noch ausnahmsweise.

Berechnet man aus der Länge der Seitenwurzeln I. Ordnung und der Tiefe, bis zu der das Wurzelsystem in den Boden hinabsteigt, den Bodenraum, den unsere $4^1/_2$monatige mittelgrofse Pflanze ausbeutet, so ergibt er sich etwa als ein umgekehrter Kegel von 40 cm Höhe und 85 cm Grundflächendurchmesser, also 70 226 ccm Inhalt. Den Bodenraum, der einer gleichalten Kaffeepflanze zu Gebote steht, fanden wir

oben zu 7500 ccm. Die Castilloa weifs also mit ihrem Wurzelsystem ein fast zehnmal so grofses Bodenquantum auszunutzen. Soweit die Kurzwurzeln reichen, mufs die Ausnutzung intensiv sein, denn sie sind dünn und zahlreich genug, um sich zwischen die kleinsten Bodenpartikelchen einzudrängen. Freilich bleibt bei ihrer geringen Länge manche Stelle des ganzen, vom Wurzelsystem okkupierten grofsen Raumes frei.

Das Wurzelsystem erscheint gleichzeitig auf extensive und intensive Arbeit eingerichtet. Es wird gröfsere Wassermengen rasch aufnehmen, aber auch kleinere dem Boden noch entziehen können. Dem entspricht es, wenn der Baum in den sehr feuchten Wäldern auf

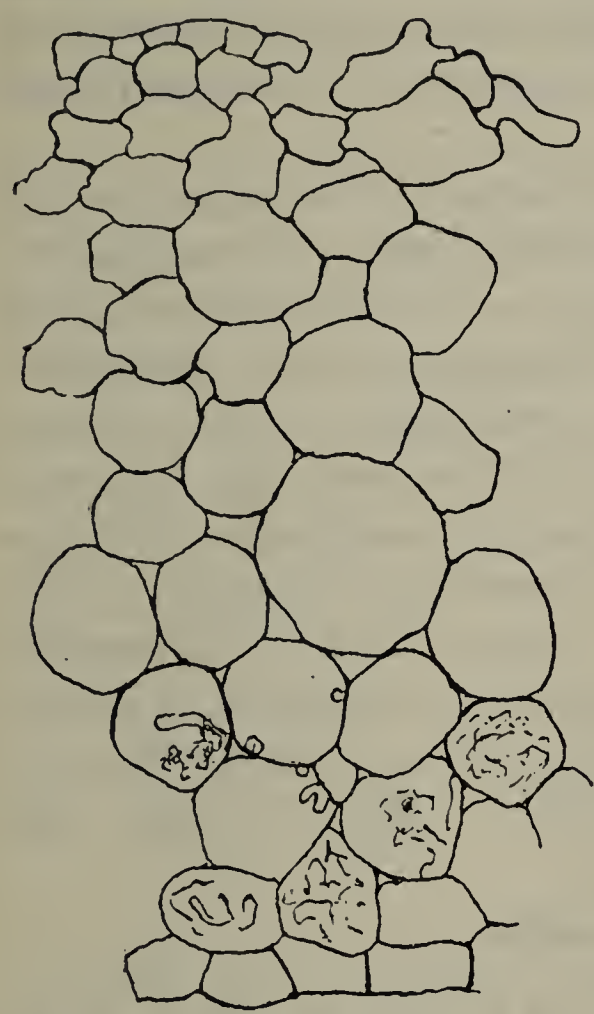

Fig. 26. Castilloa elastica. Wurzelquerschnitt.

Fig. 27. Aus dem Wurzelsystem von Eugenia aromatica.

der Landenge von Panama, andererseits aber auch an Punkten der pacifischen Küste lebt, wo eine 3—4 Monate lange Trockenperiode herrscht (Jumelle, Cultures coloniales). Interessant ist, dafs die Gesamtlänge aller Wurzelverzweigungen unserer Castilloapflanze, wenn man erwägt, dafs die letzten zarten Verzweigungen nur unvollständig mefsbar sind, nicht sehr verschieden ist von der, welche oben für eine gleich alte Pflanze von Coffea liberica (15 m) angegeben wurde; sie beträgt 11—12 m. Der gröfsere Bodenraum für die Castilloapflanze wird also nicht sowohl durch einen Mehraufwand an Wurzellänge als durch eine andere Verteilung der Wurzelmasse gewonnen.

Die Epidermis der Wurzel ist kleinzellig und dünnwandig und trägt ein vielfach unterbrochenes Kleid aus kurzen Haaren. In der Wurzelrinde liefs sich ein äufserer, etwa 2—3 Zellschichten

umfassender, von gröfseren Intercellularen freier Teil von einem inneren, aus abgerundeten Zellen mit drei- und viereckigen Intercellularen bestehenden gut unterscheiden. Die Endodermiszellen zeigten die bekannten welligen Radialwände, sonst aber nichts Bemerkenswertes. Im übrigen gaben alle Zellwände der Wurzelrinde Zellulosereaktion, wobei ihre schwachen, netzartigen Wandverdickungen den schmalen, an den Enden sich auskeilenden, dünnwandig gebliebenen Stellen gegenüber gut hervortraten. Beim Beginn des Dickenwachstums wird die primäre Rinde unter Schrumpfen ihrer inneren Partien abgeworfen.

Die dünnen und reich verzweigten letzten Würzelchen, welche das Wurzelsystem der Castilloa als Intensivsystem charakterisieren, finden sich auch bei anderen Moraceen, so bei Artocarpus integrifolia, incisa und Blumei, bei vielen Ficusarten (alba, Benjamina, elastica, lepicarpa, involucrata, Ribes, variegata), Trema virgata und amboinensis, Antiaris toxicaria und bei Morusarten des Mündener Gartens. Sie scheinen daher zu den Familiencharakteren der Moraceen zu gehören. Unter den übrigen baumartigen Urticales folgen unsere Ulmus- und Celtis-Arten, nach Janse auch eine tropische Celtis, demselben Typus. Die eigentlichen Urticaceen (Laportea crenulata, Villebrunea integrifolia) haben etwas stärkere Wurzeln, mehr dem Leguminosen-Typ entsprechend. Ihnen schliefst sich Platanus an.

II. Eugenia aromatica.

Die Pflanzen gediehen in allen drei Beeten gut, doch erwies sich die Kalkdüngung als vorteilhaft.

	Oberirdischer Sprofs	Mittlere Länge der längsten Wurzel	Aschengehalt in % der Trockensubstanz
Ohne Kalk . . .	16 cm	14,6 cm	11,824
Wenig Kalk . . .	18 cm	14,0 cm	8,355
Viel Kalk	19 cm	20,3 cm	10,555

Die mit viel Kalk gedüngten Pflanzen waren demnach den nicht gekalkten durchschnittlich um 3 cm Sprofslänge und 5,7 cm Wurzellänge voraus. Bei allen Pflanzen hatte ausgesprochene Pfahlwurzelbildung stattgefunden und die Pfahlwurzel war im Maximum bis zur Tiefe von 30 cm in den Boden eingedrungen. Namentlich in der Nähe des Wurzelhalses waren reichliche feine Verzweigungen vorhanden, die an die Verhältnisse bei Castilloa erinnerten. Man wird hier von einem intensiven Betrieb sprechen müssen. Die Gesamt-

wurzellänge einer mittelgrofsen Pflanze betrug 165 cm, die zugehörige Blattfläche ca. 70 qcm, also im Verhältnis zur Gesamtwurzellänge weit weniger als bei Castilloa und Coffea. Die Aufsenwände der Epidermiszellen des Blattes sind wenig verdickt, die Zellen selbst ziemlich klein, die Spaltöffnungen durch einen etwas mehr als gewöhnlich krugartig eingesenkten Vorhof etwas geschützt. Leider stehen mir keine näheren Angaben über die Standortsverhältnisse der Pflanze zu Gebot. Blattbau und Wurzelsystem weisen darauf hin, dafs sie etwas Trockenheit ertragen kann. Die Wurzeln meiner Pflanzen waren haarlos und besafsen eine dünnwandige, kleinzellige Oberhaut. Ihr schliefst sich ein zweischichtiges Hypoderma an, dessen innere Schicht bei schwachen, nicht aber bei starken Wurzeln an ihren tangentialen Innenwänden Verdickungschichten ausbildet. Weiter

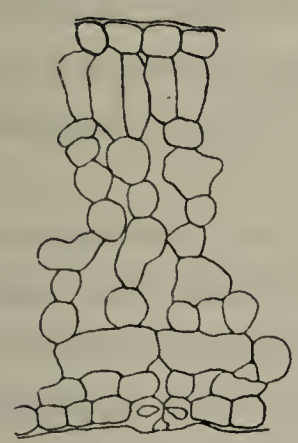

Fig. 28. Eugenia aromatica. Blattquerschnitt.

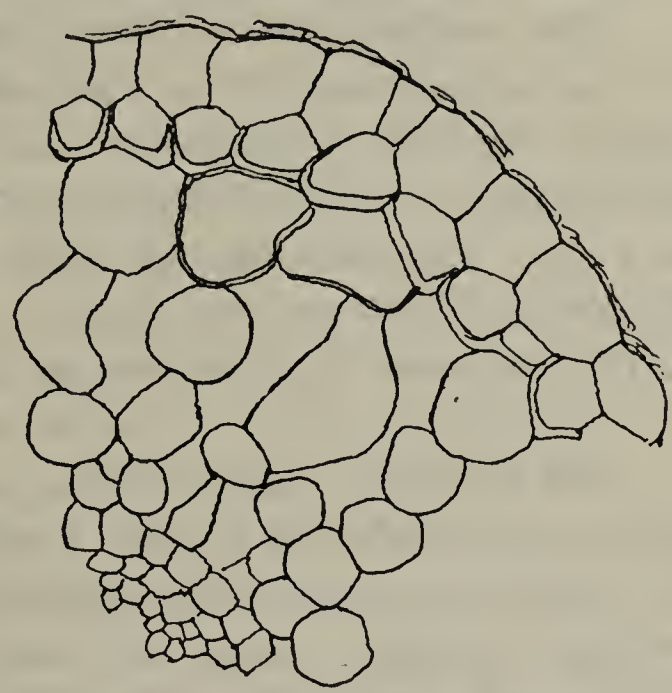

Fig. 29. Eugenia aromatica. Wurzelquerschnitt.

nach innen folgen dünnwandige Zellschichten, welche schon früh in dünne, in der Richtung des Wurzelradius verlaufende Gewebeplatten sich auflösen, die durch grofse Luftlücken getrennt sind, bald ihren Turgor verlieren und einschrumpfen. Der Inhalt der Endodermiszellen war an meinem Alkoholmaterial blau geworden, während alle übrigen Wurzelrindenzellen farblos blieben.

Die Bildung von Lacunen zwischen radiär verlaufenden Gewebeplatten spricht Freidenfelt (Biblioth. Bot. 61 pag. 90) als ein Charakteristikum hydrophiler Wurzeln an, ebenso die Bildung eines verstärkten Hypoderms. Wie dies zu den übrigen Eigenschaften unserer Pflanze pafst, wäre näher zu untersuchen.

Von anderen Myrtaceen wurden untersucht Jambosa decumana, Eucalyptus maculata var. citriodora, Eugenia densissima, operculata, densiflora, Clavimyrtus und cuprea. Bei allen zeigten die äufsersten

Würzelchen die Feinheit und reichliche Verzweigung des Intensivtypus, der offenbar auch hier zu den Familiencharakteren gehört und vielleicht dazu beitrug, dafs die Myrtaceen in Gebieten mit Trockenperioden sich haben ausbreiten können. Von anderen Familien mit Intensivwurzelsystemen seien die Cupuliferen genannt. Die Formen des javanischen Regenwaldes (Castanea Tungurrut und argentea, Quercus induta, pseudomoluccana, pallida, spicata), zeigen dieselben Verhältnisse wie unsere einheimischen Buchen und Eichen. Die verschiedene Beschaffenheit der Blätter — die tropischen Formen sind immergrün — geht auch hier nicht Hand in Hand mit Verschiedenheiten im Wurzelsystem.

Ein ausgesprochenes Intensivwurzelsystem fand ich ferner bei den Casuarinen, speziell bei Casuarina sumatrana, hier im Zusammenhang mit anderen Anpassungen an zeitweise Trockenheit. Auch das Intensivsystem mancher Mangroven und Ericaceen zeigt, dafs diese Form der Wurzelausbildung unter weniger günstigen Verhältnissen sich bewährt, wie sie für erstere in dem Salzgehalt des Standortes, für die anderen im Vorkommen auf saurem Boden gegeben sind.

Ein Rückblick auf die oben mitgeteilten Beobachtungen ergibt, dafs in der Dicke und dem Verzweigungsreichtum der äufsersten Würzelchen für eine ganze Anzahl dikotyler Holzpflanzen Familienmerkmale gegeben sind, die sich auch bei Arten verschiedener Klimate und bei wechselndem Blattbau konstant erhalten. In anderen Familien tritt die Konstanz weniger hervor.

Die betreffenden Unterschiede zwischen den Wurzelsystemen wurden mit den Ausdrücken Extensivsystem und Intensivsystem bezeichnet. Damit soll zunächst nur der Tatsache Ausdruck gegeben sein, dafs Wurzelsysteme wie die von Dysoxylon und Fraxinus mehr für eine extensive Arbeitsweise, d. h. für Wirtschaft bei reichlichem Wasservorrat, andere, wie z. B. die der Cupuliferen und Moraceen, auch für intensive Arbeit, d. h. für Ausnützung kleinerer Wasserquantitäten, geeignet erscheinen. Bei der geringen Ausbreitung unserer Kenntnisse über die Wasserwirtschaft der Holzpflanzen läfst sich zurzeit genaueres hierüber kaum sagen. Doch darf darauf hingewiesen werden, dafs Extensivsysteme bei Familien gefunden wurden, deren Vertreter wenigstens zum Teil feuchten Klimaten oder Standorten angehören und, nach ihrem Blattbau zu urteilen, eine starke Transpirationstätigkeit entfalten können. Das schliefst nicht aus, dafs auch in trockenen Klimaten oder an trockenen Standorten anscheinend

auf extensive Wasserwirtschaft eingerichtete Wurzelsysteme ausreichend arbeiten, wenn xerophile Eigenschaften der übrigen Pflanzenteile in Zeiten der Not den Wasserverbrauch herabsetzen. Intensivsysteme treten sowohl in stets feuchten als in periodisch trockenen Gebieten auf; ja sie erscheinen vermöge ihrer dünnen Saugwürzelchen, die besonders dazu geeignet sind, den feinsten Bodenteilchen ihre letzten Wasserhüllen zu entziehen, gerade für zeitweise trockene Standorte vorzüglich passend. Dies stimmt mit dem, was Freidenfelt (l. c.) für krautige Pflanzen ausgeführt hat, insoweit überein, als auch bei diesen dicke, wenig verzweigte Wurzeln auf Hydrophilie, reich verzweigte, dünne auf Xerophilie hindeuten. Dafs Zwischenstufen, für welche eine Beziehung zu Klima und Standort nicht hervortritt, existieren, ist selbstverständlich.

Anatomisch boten sich bei den untersuchten Wurzeln ziemlich konstante Familiencharaktere in der Beschaffenheit der Hypodermbildungen; so bei den Meliaceen, Magnoliaceen, Oleaceen u. a. Für die Lauraceen war das Vorkommen von sclerenchymatischen Elementen in der Wurzelrinde, nahe der Endodermis, charakteristisch. Im übrigen waren die untersuchten Wurzeln ziemlich einförmig gebaut. Die Endodermis war fast überall dünnwandig, doch z. B. bei Viburnum sundaicum mit einem Verdickungsring auf den Seitenwänden versehen. Das zwischen ihr und den hypodermalen Zellschichten gelegene Rindenparenchym liefs auf dem Querschnitt häufig die schon von van Tieghem für viele Wurzeln nachgewiesenen Teile unterscheiden, einen äufseren, aus kleineren in tangentialer Richtung etwas gestreckten Zellen bestehenden Teil und eine innere Partie, deren Zellen gröfser waren und in der Richtung des Wurzelradius ihre gröfste Ausdehnung hatten. Die Membranen der beiden Teile des Rindenparenchyms sind mit zahlreichen bald mehr rundlichen, bald mehr spaltenförmigen Tüpfeln versehen, die bei Blaufärbung jener Membranen mit Chlorzinkjod als hellere Stellen stark hervortraten. Genannte Färbung gelang nicht immer ohne weiteres leicht, trat aber nach Vorbehandlung mit Eau de Javelle stets ein. Stark verdickte Membranen fand ich im inneren Rindenparenchym von Pygaeum parviflorum und Castanea argentea.

Biologisch interessant und an lebendem Material noch näher experimentell zu untersuchen sind die chemischen Eigenheiten des Hypodermzellinhaltes im Gegensatz zum Inhalt der übrigen Rindenzellen. Sie dienen aller Wahrscheinlichkeit nach als Schutzmittel gegen die Tierwelt des Erdbodens. Über die in den Wurzeln tropischer

Holzpflanzen vorkommenden Pilze hat Janse (l. c.) nähere Angaben gemacht. Er fand unter 75 Pflanzenarten Westjavas 69 von endophyten Pilzen bewohnt. Ich könnte seine Liste noch erweitern, doch mag dies einer ausführlicheren Arbeit über Wurzelanatomie vorbehalten bleiben. Hier seien nur einige Beobachtungen an den Mykorrhizen meiner Kulturpflanzen mitgeteilt. Unter ihnen erwies sich als pilzfrei nur Eugenia aromatica; die übrigen können als fakultative Mykorrhizabildner angesehen werden. Die Mykorrhizen waren überall endotroph. Nur wenige Fäden hafteten der Aufsenseite der Wurzeln an. Bei Pithecolobium Saman fehlten neben den Mykorrhizen auch die Leguminosenknöllchen nicht. Besonders grofse Exemplare der letzteren fand ich, beiläufig bemerkt, bei Ormosia sumatrana (s. Fig. 30). Die Verbreitung des Pilzes in der Wurzelrinde und seine Eigenschaften entsprachen im Ganzen den Angaben von Janse. Gewöhnlich liefsen sich drei Formen im Auftreten des Pilzes unterscheiden:

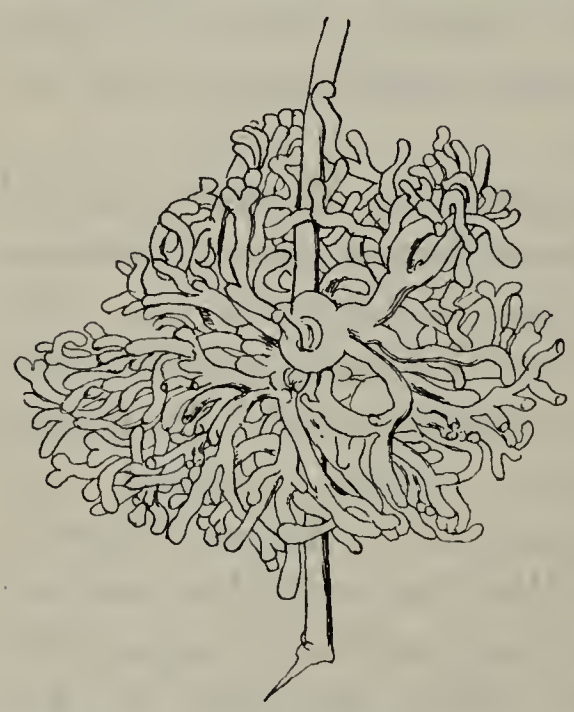

Fig. 30. Wurzelknöllchen von Ormosia sumatrana. $^1/_2$ nat. Gr.

1. Ziemlich dicke bald mehr in der Längsrichtung der Wurzel verlaufende, bald mehr in den Zellen sich hin und her windende, seltener wesentlich intercellulare (Castilloa elastica), oft auffallend inhaltsarme Hyphen. Ihre Wand gab höchstens auf kurze Strecken, wohl infolge einer Umscheidung von seiten der Wirtszelle, Zelluloscreaktion.

2. Kugelige oder mehr ovale intracellulare Anschwellungen am Ende der gewöhnlichen oder dünnerer Hyphen, die vésicules Janses. Sie besitzen oft eine derbere Membran als die Hyphen und können von diesen durch eine Querwand getrennt sein. Mitunter inhaltsarm, zeigen sie sich ein andermal stark mit protoplasmatischer Masse erfüllt, die in einigen Fällen, bei Cola, eine höckerige Oberfläche hatte, als ob sie aus einem Haufen membranloser Stücke bestehe. Die Gröfse der Anschwellungen ist verschieden. Oft füllen sie ihre Wirtszelle nahezu aus; dann wieder sind sie erheblich kleiner. Janse gibt als Grenzwerte ihres gröfsten Durchmessers 30—105 μ an. Über die Funktion dieser Gebilde sind verschiedene Ansichten aufgestellt worden. Man hat sie für Oogonien oder für eine Art von Conidien („Cysten") gehalten oder endlich angenommen, dafs sie mit der Fort-

pflanzung des Pilzes überhaupt nichts zu tun hätten, sondern nur eben „blasige Anschwellungen“ der Hyphen seien. Meine Versuchspflanzen werfen die primäre Wurzelrinde bald ab; ich habe aber in dem absterbenden Gewebe vergeblich nach weiteren Entwicklungsstadien der Anschwellungen gesucht. Trotzdem halte ich es, soweit sie mit stärkeren Membranen versehen und durch eine Querwand von der Traghyphe abgetrennt sind, für wahrscheinlich, dafs wir in ihnen Sporangien zu sehen haben. Daneben mögen nicht fruktifikative Anschwellungen immerhin auch vorkommen. Gewifsheit über derartige Dinge kann, wenn keine unzweifelhaft zu erkennenden Sporen

Fig. 31. Cola acuminata. Ektotrophe Pilzfäden mit geschrumpften Sporangien.

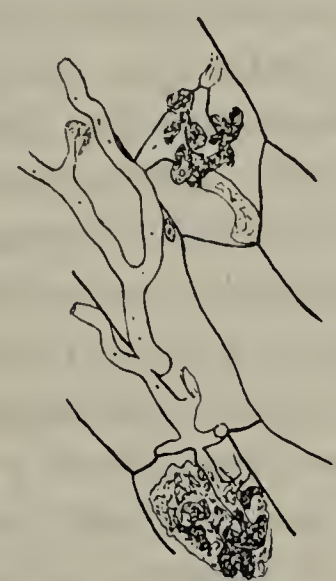

Fig. 32. Cola acuminata. Endotrophes Mycel mit „Sporangiolen“.

gefunden werden, natürlich nur die Beobachtung des lebenden Objektes liefern, die beim Studium der Mykorrhizen überhaupt noch mehr wird herangezogen werden müssen. Bei Cola und bei Thea fand ich den verpilzten Wurzeln äufserlich zerstreute Mycelfäden anhaften, deren Zusammenhang mit den endotrophen Gebilden wahrscheinlich ist, obwohl ich ihn nicht direkt nachweisen konnte. Diese Fäden trugen bei beiden Pflanzen endständige Anschwellungen, welche den vésicules sehr ähnlich sahen und wohl für unreife, im Alkohol geschrumpfte Sporangien gehalten werden müssen (Fig. 31). Die Mycelfäden waren dimorph. Es gab dickere, von starken, etwas dunkel gefärbten Membranen umgebene Hyphenstämme, die weit dünnere, hell gefärbte Zweige entwickelten. Diese Zweige besafsen auch mehr Querwände, als ihre sehr spärlich und unregelmäfsig septierten Mutteräste. Man ist versucht, sie einer Mucoracee zuzuschreiben, zumal Möller (Ztschr. f. Forst- und Jagdwesen 1903) eine solche in weiter Verbreitung als Mykorrhizapilz der Kiefer nachgewiesen hat.

3. Die Hyphen und Blasen finden sich in der Regel in den äufseren Schichten des pilzführenden Parenchyms (s. Fig. 23). Ihnen schliefsen sich nach dem Wurzelcentrum hin Zellen an, in welchen der Pilz offenbar zugrunde geht. Es sind die Zellen, welche Werner Magnus in seiner Arbeit über Neottia (Jahrb. f. w. Botanik, XXXV, 1900) als Pilzverdauungszellen bezeichnet hat. Man mufs annehmen, dafs hier die Wirtspflanze ein Enzym erzeugt, welches die Hyphenmembranen löst oder unter Desorganisation der ganzen Hyphe wenigstens stark verändert (vgl. Shibata, Jahrb. f. w. Bot. 37, 1902). An Präparaten, die mit alkalischem Methylenblau gefärbt und in Canadabalsam untersucht wurden, sieht man, dafs die Hyphenenden in den „Verdauungszellen" eine weit dünnere Membran besitzen und selbst ganz verschwinden. Daneben findet man stark sich färbende Massen, die anscheinend aus den Hyphen unter dem Einflufs der „Verdauungszellen" hervorgegangen sind (Fig. 32). Der Zellkern der letzteren kann dabei erhalten bleiben und sich amöboid verändern. Es sind diese Massen mit den Gebilden identisch, welche Janse als Sporangiolen bezeichnet hat. Trotz dieses verfänglichen Namens verwahrt sich Janse ausdrücklich dagegen, dafs er den in Rede stehenden Gebilden eine Rolle bei der Vermehrung des Pilzes zuschreiben wolle. Auch Magnus (l. c. p. 213) lehnt dies ab und erblickt in ihnen Degenerationsprodukte des Pilzes. Neuerdings (Naturw. Ztschr. f. Land- u. Forstwirtschaft 1903, 25) erklärt sie Hiltner für Sporangienanlagen, die von den Wirtszellen resorbiert werden, ehe sie zu voller Ausbildung gelangen.

Alle diese Fragen können, ebenso wie die nach der Natur des endophyten Schmarotzers, definitiv wohl erst durch Untersuchungen an lebendem Material entschieden werden. Indessen kann man es wohl als wahrscheinlich hinstellen, dafs, wenigstens bei meinen Kulturpflanzen, es sich um eine einzige, vielleicht zu den Mucoraceen gehörige Schmarotzergruppe handelt, deren Angehörige als Bildner fakultativer Mykorrhizen auftreten.

Figurenerklärungen.

Tafel I. Mittelgrofse Exemplare der kultivierten Pflanzen.

Tafel II. Aus dem Wurzelsystem einer 2jährigen Esche. Wenig verkleinert.

Tafel III. Wurzelsystem einer 2jährigen Rotbuche. Wenig verkleinert.

Tafel IV. Aus dem Wurzelsystem von Dysoxylon alliaceum. Stellenweise die Rinde abgefallen. Die Lenticellen erscheinen als Unebenheiten. Wenig verkleinert.

Die Textabbildungen nach mikrosk. Präparaten wurden, mit Ausnahme von Fig. 32, bei ca. 300facher Vergröfserung gezeichnet. Die Habitusbilder stellen die Objekte annäherd in nat. Gr. dar. Für die phot. Aufnahmen zu Tafel II—IV schulde ich Hrn. Forstassessor Japing, für Fig. 13 Hrn. Forstbeflissenen Götz herzlichen Dank.

---

1. Pithekolobium Saman, 2. Eugenia aromatica (= Caryophyllus aromaticus), 3. Thea assamica, 4. Castilloa elastica, 5. Cinnamomum zeylanicum, 6. Theobroma Cacao, 7. Ceiba pentandra (= Eriodendron anfractuosum), 8. Cola acuminata, 9. Swietenia Mahagoni, 10. Coffea liberica.

L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin S. 53.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 95

Autor(en)/Author(s): Büsgen Moritz

Artikel/Article: Studien über die Wurzelsysteme einiger dicotyler Holzpflanzen 58-94