

Vergleichende Untersuchungen zur Wurzelbildung

Die Entwicklung von Radikula,
Seitenwurzeln und sproßbürtigen Wurzeln
bei *Geranium pratense* (L.), *Tropaeolum majus* (L.),
Impatiens walleriana (Hook. f.) und *Cucurbita maxima* (Duch.)

Dissertation

zur Erlangung des Grades

"Doktor der Naturwissenschaften"

am Fachbereich Biologie

der Johannes-Gutenberg-Universität

in Mainz

vorgelegt von

VOLKER HERTEL

geb. in Offenbach am Main

Mainz, 2002

Dekan: Prof. Dr. J. Markl

1. Berichterstatter:

2. Berichterstatter:

Tag der mündlichen Prüfung: 14. Mai 2003

Inhalt

Einleitung 1

Material und Methode 6

Abbildungsverzeichnis 10

Verzeichnis der häufiger verwendeten Abkürzungen 11

Richtungs- und lagebeschreibende Begriffe 12

Ergebnisse 13

1 Geranium pratense 13

1.1 Die Radikula 13

1.1.1 Die Substrat- und Musterbildung bis zur Anlegung der Radikula 13

1.1.2 Die Anlegung der Radikula 20

1.1.3 Die Grenze zwischen Radikula und Hypokotyl 29

1.2 Die sekundären Wurzeln 35

1.2.1 Die Wurzelbildung vor Beginn des sekundären Dickenwachstums 36

1.2.2 Die Wurzelbildung während des sekundären Dickenwachstums. 53

2 Tropaeolum majus 63

2.1 Die Seitenwurzeln 63

2.2 Die sproßbürtigen Wurzeln 68

2.3 Die Grenzwurzeln 77

3 Impatiens walleriana 86

3.1 Die Radikula 86

3.2 Die Grenzwurzeln 93

3.3 Die Seitenwurzeln 108

3.4 Die sproßbürtigen Wurzeln 117

4 Cucurbita maxima 130

4.1 Die Seitenwurzeln 130

4.2 Die sproßbürtigen Wurzeln 144

Diskussion 157

1 Die Anlegung der Wurzel 157

2 Der Anlegungszeitpunkt 158

3 Die Herkunft der Wurzeln 159

4 Substrat- und Musterbildung 162

4.1 Musterbildung bei einschichtiger Entstehung 162

4.2 Musterbildung bei mehrschichtiger Entstehung 163

4.3 Der Einfluß des Wachstums auf die Musterbildung 164

4.4	Zur Aussagekraft der frühen Musterbildung	166
4.5	Die histogenfreie Musterbildung	167
4.6	Der Beginn der Radikulagenese	167
4.7	Substratbildung ohne Wachstum	168
4.8	Größe der Primordien	169
4.9	Zur histogenfreien Musterbildung im Embryo	170
5	Primäre Histogenese und Überprägung	172
5.1	Anzeichen der primären Histogenese	172
5.2	Umgestaltung des Zellmusters durch Überprägung	174
5.3	Lageabhängige Differenzierung	175
5.4	Die Wurzelhaube	176
5.5	Die Wurzeltasche	179
5.6	Übergang zur exogenen Anlegung	181
6	Beziehung zum tragenden Organ	182
7	Das Modell der Wurzelentwicklung	183
8	Die Radikula im System der Wurzeln	185
	Zusammenfassung	188
	Literatur	189

Einleitung

Die Wurzeln der Pflanzen ziehen nicht oft das Interesse der Morphologen auf sich; sind sie doch im Vergleich mit der Sproßachse und den Blättern einfach und uniform gebaut. Darüber hinaus erzeugen sie selber meist nichts anderes als wiederum nur Wurzeln.¹ Eine größere Vielfalt findet sich erst nach der Reifung der Wurzel, wenn einzelne Funktionen besonders betont werden.²

Ein besonderer Stellenwert kommt den Wurzeln allerdings bei der Gliederung des Pflanzenreiches zu, denn die beiden Großgruppen der Kormophyten unterscheiden sich deutlich auch in der Art der Bewurzelung. So wird bei den Spermatophyten die erste Wurzel als Keim- oder Primärwurzel zumindest im Jugendstadium stark gefördert und kann alleiniger Träger aller folgenden Wurzeln sein. Damit können die Wurzeln ein Organsystem bilden, das sich deutlich von dem des Sprosses absetzt. Die Spermatophyten werden aus diesem Grund auch als Allorhizophyten bezeichnet und damit von den homorrhizen Pteridophyten abgegrenzt (GOEBEL 1930, S. 1145, WEBER 1936, S. 232, TROLL 1937, S. 178 u. 1943, S. 2148). Bei diesen bilden sich die Wurzeln gleichzeitig mit der fortschreitenden Sproßentwicklung.

Diese Sonderstellung der ersten Spermatophytenwurzel beschränkt sich nicht allein auf die starke Förderung, denn diese kann sekundär zurückgenommen werden bis hin zum Ablast.³ Kennzeichnend ist gleichermaßen, daß die Primärwurzel im Gegensatz zu allen folgenden Wurzeln die basale Verlängerung der Sproßachse bildet und auch nicht aus dem tragenden Organ hervorbriecht. Bereits im Embryo steht der Wurzelpol dem Sproßpol als scheinbar gleichwertiger Pol direkt gegenüber, weshalb TROLL (1949) einen solchen Embryo als bipolar bezeichnet; die Primärwurzel spricht er als exogene Bildung an.⁴ Erst durch diesen bipolaren Embryo sollen die Samenpflanzen vollständig als Allorhizophyten charakterisiert sein.

¹ Die Bildung von Wurzelsprossen ist allerdings verbreiteter als allgemein angenommen (vgl. RAUH 1937, TROLL 1943, PETERSON & PETERSON 1986).

² Die Förderung der Speicherfunktion führt bekanntlich zur Ausbildung von Wurzelknollen oder Rüben, letztere im Verein mit dem Hypokotyl, mitunter auch basalen Sproßachsenanteilen. Besondere Aufgaben bei der Befestigung der Pflanzen übernehmen Haftwurzeln, Wurzelranken, Stelzwurzeln oder Brettwurzeln; Stoffwechselfunktionen stehen bei Photosynthese- und Atemwurzeln im Vordergrund (TROLL 1943, JURITZA 1987). Sogar die Fortbewegung der Pflanze können Wurzeln übernehmen, wenn sie als Zugwurzeln ausgebildet sind (FROEBE & PÜTZ 1988, PÜTZ, FROEBE & HAESE 1990, PÜTZ 1991).

³ Die fehlende Förderung der Primärwurzel führt zur sekundären Homorrhizie, wie sie bei den Monokotylen, aber auch einigen Dikotylen zu beobachten ist, so auch bei der Gattung *Impatiens* (WEBER 1936). Im Gegensatz zur primären Homorrhizie werden diese sproßbürtigen Wurzeln jedoch nicht im Sproßvegetationspunkt angelegt. Das völlige Fehlen der Primärwurzel ist unter anderem bekannt für Parasiten (z. B. *Cuscuta*, HACCIOUS & TROLL 1961) und Wasserpflanzen (z. B. *Stratiotes* BAUDE 1956, vgl. auch v. GUTTENBERG 1968, S. 34 f). Trotz der zwangsläufig resultierenden homorrhizen Bewurzelung oder gar einer völligen Wurzellosigkeit sind auch solche Pflanzen in typologischer Hinsicht den Allorhizophyten zuzurechnen (WEBER 1953, S. 9).

⁴ GOEBEL (1884, S. 350) hingegen bezeichnet die Radikula als endogene Bildung „da sie entweder (wie z. B. bei den Coniferen) tief im Gewebe des Embryo's oder doch unterhalb des Embryoträgers angelegt wird.“ Auch VAN TIEGHEM & DOULIOT (1888, S. 568) machen deutlich, daß die Radikula bei Berücksichtigung des Suspensors als endogene Bildung angesehen werden muß. Unbelastet von der Polaritätsproblematik des Embryos stellen sie dieser Sichtweise jedoch eine Einstufung der Radikula als exogene Bildung bei Mißachtung des Suspensors zur Seite.

Durch die starke Förderung, die terminale und axiale Stellung und die freie Anlegung unterscheidet sich die Primärwurzel so deutlich von den folgenden Wurzeln,^{5,6} daß sie verschiedentlich als Mittler zwischen Sproßachse und Wurzel auch in phylogenetischer Hinsicht angesehen wird (FOSTER & GIFFORD 1974, S. 30). So sollen beide Organe der Telomtheorie zufolge einen gemeinsamen Ursprung haben, da sie sich aus dem gleichen Urterlom entwickelt hätten (ZIMMERMANN 1959, S. 150; 1965).⁷

Wurden Einzelaspekte der TROLLSchen Argumentation, wie die exogene Anlegung oder auch die axiale Stellung der Radikula, bereits früher in Frage gestellt oder als Sekundärphänomene erkannt (GUÉDÈS 1979, S. 20, ROHWEDER & ENDRESS 1983, S. 141, HAGEMANN 1984, S. 252, JURZITZA 1987, S. 117), so gelang es doch erst SIEGERT (1989) in einer systematisch ausgerichteten Zusammenschau und unter Berücksichtigung auch der als untypisch geltenden Embryogenesen ein tragfähiges Konzept der Embryogenese zu entwickeln. Indem alle Produkte der Zygote in die Betrachtung einbezogen und als Gesamtembryo angesehen werden, werden die Embryogenesen aller Kormophytengruppen vergleichbar. Nun zeigt sich, daß der Embryo der Spermatophyten keineswegs bipolar ist: Zwar wird ein Pol vom Sproßpol gestellt, der andere Pol aber ist das basale Ende des Embryos, und das ist die Basalzelle. Aufgrund deren geringer morphogenetischen Potenz können diese beiden Pole nicht gleichwertig sein; der Embryo ist daher heteropolar. Der Wurzelpol wird erst sekundär als Ersatzpol eingeschaltet. Erst wenn sich mit dem Verlust der basalen Anteile aus dem Gesamtembryo ein reeller Embryo herauschält, der in seiner Umgrenzung dem späteren Keimling entspricht, wird ein Zustand erreicht, der dem eines bipolaren Embryos ähnelt. Schon aufgrund ihrer Entwicklungsgeschichte sind diese beiden Pole nicht gleichwertig. Da die Radikula innerhalb des Gesamtembryos angelegt wird, kann sie zudem keine exogene Bildung sein, selbst wenn aufgrund ihrer extremen Förderung⁸ ihre Flanken die Oberfläche des Embryos erreichen. Die Radikula unterscheidet sich in diesem Punkt also nicht wesensbestimmend von den sekundären Wurzeln, seien es Seitenwurzeln oder sproßbürtige Wurzeln:⁹ Alle Wurzeln werden endogen angelegt, auch wenn die Bedeckung unterschiedlich stark sein kann.¹⁰ Auch in der axialen

⁵ Mitunter wurde eine Schrägstellung oder endogene Entstehung der ersten Wurzel als Beweis dafür angesehen, daß es sich bei dieser Wurzel nicht um eine Primärwurzel, sondern um eine sproßbürtige Wurzel (im herkömmlichen Sinne) handelt (YAMASHITA 1973, PANKOW & v. GUTTENBERG 1957, S. 33 f; vgl. hierzu aber SIEGERT 1989, S. 42 ff).

⁶ In einer Art Umkehrschluß verweigern beispielsweise YAMASHITA & UENO der ersten Wurzel von *Coix* eine Einschätzung als Primärwurzel schon aufgrund der Tatsache, daß sie den folgenden Wurzeln so ähnlich sei (1992, S. 99).

⁷ Zur phylogenetischen Herleitung der Wurzel vgl. aber HAGEMANN (1992).

⁸ Den gleichen Effekt hätte auch eine Abmagerung der wurzeltragenden basalen Embryoteile (vgl. SIEGERT 1989, S. 34).

⁹ Die Benennung der Wurzel folgt den Vorschlägen TROLLS (1949): Wurzeln, die aus dem Sproß hervorgehen, werden als sproßbürtige Wurzeln bezeichnet, solche, die aus einer Wurzel entstehen, als Seitenwurzeln. Alle diese Wurzeln werden unter dem Begriff sekundäre Wurzeln zusammengefaßt und damit auch begrifflich der Primärwurzel gegenübergestellt.

¹⁰ Bei verschiedenen *Cruciferen*-Arten werden sproßbürtige Wurzeln sogar unter Einbeziehung der Epidermis gebildet (HANSEN 1881, LEMAIRE 1886, WEBER 1936); damit sind sie faktisch exogenen Ursprungs. Auch bei

Ausrichtung sieht SIEGERT keinen unüberbrückbaren Gegensatz zu den seitlich inserierenden sekundären Wurzeln, ist doch das Einrücken seitlich angelegter, aber stark geförderter oder proleptischer Organe in die Figurenachse weit verbreitet, wie schon das Keimblatt der Monokotylen (HACCIUS & LAKSHMANAN 1966) oder das Vorhandensein pseudoterminaler Blüten (TROLL 1964, S. 25) zeigt.

Damit entkleidet SIEGERT die Radikula ein Stück weit ihrer Sonderrolle und zeigt sie als eine erste sproßbürtige Wurzel, die zwar stark gefördert ist, sich aber dennoch von den Folgewurzeln ableiten lassen sollte. Wie jedoch weitere Untersuchungen (KLEMENZ 1991, BECKER 1998) vermuten lassen, unterscheidet sich die Radikula auch durch ihre Anlegung deutlich von den sekundären Wurzeln, denn hier kommt ein bislang wenig beachteter Prozeß zum Tragen: die Einbeziehung bereits vorhandener Muster in die Organanlage. Wie bereits V. GUTTENBERG bemerkt, geht die Musterbildung im Embryo nicht von irgendwelchen Initialen aus, denn „diese treten im Embryo nur ausnahmsweise und in geringem Grade in Erscheinung“ (1960, S. 1). Die Musterbildung geschieht vielmehr an Ort und Stelle. VON GUTTENBERG verwendet hierfür den Begriff primäre Histogenese. BECKER & SIEGERT (in Vorber.) konkretisieren diese Überlegung und ersetzen diesen Begriff wegen seiner Vieldeutigkeit¹¹ durch den Begriff Überprägung. Das Substrat der Überprägung wird im Embryo vor seiner kormischen Durchgliederung gebildet, also bevor die Organe angelegt sind. Diese Substratbildung wird deshalb als organfreie Musterbildung bezeichnet. Hierbei auftretende Zellmuster bilden lediglich Wachstums- und Erstarkungsvorgänge ab. In der Vergangenheit wurden gerade diese Muster gelegentlich als Beginn einer Organbildung fehlgedeutet (vgl. PHILIP & HACCIUS 1976, YAMASHITA 1991, aber auch SCHNECKENBURGER 1989, S. 109, BECKER 1998).

Die sekundären Wurzeln sind im Gegensatz zur Radikula als Neubildungen bekannt: In einem weitgehend ausdifferenzierten Gewebe wird ein geringmächtiges Areal zum Zweck der Wurzelbildung meristematisiert. Die Sonderung der Grundgewebe soll bereits mit den ersten Teilungen vollzogen sein. Für eine organfreie Musterbildung und eine anschließende Überprägung wäre demnach kein Substrat vorhanden. Damit wäre ein wesentlicher Unterschied zwischen der primären Wurzel und den sekundären Wurzeln gefunden. Er würde zwar nicht die Wurzelnatur der Radikula in Frage stellen, wäre aber doch Trennendes, das über die bloße Förderung einer ersten sproßbürtigen Wurzel hinausgeht.

Somit rückt ein Vergleich der verschiedenen Wurzelbildungen in den Mittelpunkt des Interesses. Solche Gegenüberstellungen wurden bislang nur sehr selten angestellt (HEYDEL &

Orchideen und Burmanniaceen können sproßbürtige Wurzeln exogen entstehen (TROLL 1943, S. 2166 f). Diese Wurzeln müssen nun nicht als besondere Organe angesehen werden, sondern sind Vertreter der typischerweise endogen angelegten sproßbürtigen Wurzeln, die nur aufgrund einer extremen Reduktion bei gleichzeitig vollmeristematischem Charakter ihres Trägerorgans bis an dessen Oberfläche heranreichen (vgl. die Deutung bei SIEGERT 1989, Fußn. 10).

¹¹ Der Begriff Histogenese wird gleichermaßen in einem speziellen wie auch in einem allgemeinen Sinn verwendet, so für histologische Differenzierung, aber auch für die Bildung von Geweben, mitunter sogar für die Formbildung (vgl. HAGEMANN 1970).

v. GUTTENBERG 1957, BECKER 1998), denn meist wird nur ein Wurzeltyp untersucht.¹² Selbst wenn die Anlegung von Radikula und von sekundären Wurzeln bearbeitet wird, werden die Wurzeltypen meist gar nicht (SEAGO 1971 u. 1973) oder doch nur eingeschränkt (STEFFEN 1952) miteinander verglichen.

Auch die Entwicklung der Radikula selber ist angesichts der Vielzahl embryogenetischer Untersuchungen (vgl. bereits SOUÈGES 1948) erstaunlich lückenhaft dokumentiert, da die Fragestellung embryologischer Untersuchungen seit den grundlegenden Arbeiten Souèges in erster Linie auf die Aufklärung der Zelldeszendenz zielt. Sobald die Initialen der Radikula erkennbar werden, läßt sich die Embryogenese klassifizieren; der Zweck solcher Untersuchungen ist damit erfüllt, und die späte Embryogenese mit der Entwicklung der Radikula wird nicht mehr dargestellt. Nicht unwesentlich hierfür dürfte auch die zunehmende Unregelmäßigkeit in der Zellteilungsfolge älterer Embryonen sein (SWAMY & PADMANABHAN 1962, ROHWEDER & ENDRES 1983, S. 140). Nur in wenigen Untersuchungen wird die Entwicklung der Radikula bis zur Keimruhe oder gar darüber hinaus verfolgt (REEVE 1948, v. GUTTENBERG 1947 und 1957, v. GUTTENBERG, BURMEISTER & BROSELL 1955, STEFFEN 1952, HAGEMANN 1959). Durch die Ausführungen SIEGERTS (1989) angeregt, wurde die Anlegung und Entwicklung der Radikula bis hin zur Keimung bei mehreren Familien auch unter morphologischen Gesichtspunkten untersucht (DARSTEIN 1986, HERTEL 1987¹³, DITTMANN 1988, SCHNECKENBURGER 1989, KLEMENZ 1991, BECKER 1993, BECKER 1998, BECKER & SIEGERT, in Vorber.) und damit letztlich an die Arbeiten HANSTEINS (1870), FLAHAUTS (1878) und HEGELMAIERS (1878) angeknüpft.

Die Anlegung der sekundären Wurzeln scheint seit den Untersuchungen VAN TIEGHEM & DOULIOTS (1888) hinreichend bekannt. Diese außerordentlich umfangreiche Abhandlung prägt trotz der schematisierenden Betrachtung und Darstellung noch immer die Vorstellung von der Bildung sekundärer Wurzeln (vgl. v. GUTTENBERG 1968, S. 43): Solange die tragenden Organe noch nicht in das sekundäre Dickenwachstum eingetreten sind, soll die Anlegung der sekundären Wurzeln, gleich ob Seitenwurzel oder sproßbürtige Wurzel, sehr einheitlich sein. Neuere Untersuchungen bringen jedoch eine unerwartete Variabilität zu Tage (z. B. BONNETT & TORREY 1966, BELL & MCCULLY 1970, MALLORY ET AL. 1970, KARAS & MCCULLY 1973, BYRNE 1973, MCCULLY 1975, BYRNE et al. 1975, SEAGO & MARSH 1990); sie scheinen aber das Bild der Wurzelentstehung kaum zu beeinflussen.¹⁴

Obwohl die mikroskopische Untersuchung der Wurzelanlegung seit mehr als 130 Jahren andauert (NÄGELI & LEITGEB 1867, HANSTEIN 1870, REINKE 1871), wirft ein genauerer Blick

¹² Übersichten finden sich für die Seitenwurzeln bei PETERSON & PETERSON (1986) und MCCULLY (1975), für die sproßbürtigen Wurzeln bei BARLOW (1986) und LOWELL & WHITE (1986), sowie für die Radikula bei v. GUTTENBERG (1968).

¹³ Dieser Arbeit sind einige Abbildungen zur Radikulagenese der *Geranium*-Arten entnommen.

¹⁴ Stellvertretend sei an dieser Stelle eine Passage aus MACLEOD & THOMPSON (1979, S. 435) wiedergegeben: The development of all roots is similar in that they appear to undergo an almost identical sequence of changes from their initiation until maturation no matter what their origin. Primary ..., adventitious ... and lateral ... roots, for example, all arise from the division of a relatively small number of cells. (Die Auslassungen betreffen Literaturverweise).

auf die Literatur zahlreiche Fragen auf – Grund genug zu weiteren, eigenen Untersuchungen. Die folgende Darstellung widmet sich den Keimwurzeln, den Seitenwurzeln, den sproßbürtigen Wurzeln und gegebenenfalls den Grenzwurzeln. Ganz bewußt wurden Familien ausgewählt, die etwaiger Sonderbildungen im Bereich der sekundären Wurzeln unverdächtig sind und auch in systematischer Hinsicht repräsentativ sein könnten: Geraniaceen, Tropaeolaceen und Balsaminaceen können als Vertreter der Pinnatae (CRONQUIST 1968, HARTL 1990, FROHNE & JENSEN 1985)¹⁵ dem Mittelbau der Choripetalen zugerechnet werden. Die Cucurbitaceen erscheinen demgegenüber abgeleiteter; sie stehen als einziger Vertreter der Cucurbitales bei den Parietales, aber ebenfalls noch innerhalb der Choripetalen.

¹⁵ Die systematische Einordnung dieser Familien wird allerdings recht unterschiedlich gehandhabt: EHRENDORFER (1991) stellt die Tropaeolaceen in eine eigene Ordnung, zu den Violanae, auch wenn sie „vielleicht eher den *Geraniales* nahestehen...“ (S. 793). Bei MELCHIOR (1964) wiederum stehen die Balsaminaceen abseits, bei den Sapindales. DAHLGREN (1980) gliedert die Balsaminaceen und die Tropaeolaceen in jeweils eigene Ordnungen aus.

Material und Methode

In die vorliegende Untersuchung wurden folgende Pflanzenarten einbezogen:

Impatiens walleriana Hook. f. (*I. holstii* Engl., *I. sultani* Hook. f.),

F1-Hybride ‚Bellizy[®] Scharlach‘

Tropaeolum majus L., rankende und niedrige Mischungen¹

*Cucurbita maxima*² Duch., Sorte ‚Gelber Genetzter‘³

Diese Arten wurden als handelsübliches Saatgut über örtliche Samenhandlungen bezogen. Samenanlagen wurden aus eigenen Kulturen, dem Botanischen Garten der Johannes Gutenberg-Universität und verschiedenen Privatgärten entnommen. Samenanlagen von *Cucurbita maxima* wurden zudem handelsüblichen Früchten entnommen.

Geranium pratense L.

Geranium lucidum L.

Geranium sanguineum L.

Geranium sylvaticum L.

Von den *Geranium*-Arten wurden Samenanlagen, Samen und ganze Pflanzen meist am natürlichen Standort gesammelt. Ein kleiner Teil der Samen wurde im Botanischen Garten der Johannes Gutenberg-Universität gesammelt.

Die Samen wurden auf verschiedenen Substraten zur Keimung gebracht. Die kleinen Samen der *Geranium*-Arten und von *Impatiens walleriana* wurden auf feuchtem Filtrierpapier in schräg stehenden Petrischalen ausgelegt. Die Samen von *Impatiens walleriana* wurden sofort mit der Mikropyle nach unten ausgerichtet. Die kamyloptropen Samen der *Geranium*-Arten wurden nach dem Durchbruch der Radikula durch die Testa so ausgerichtet, daß der Wurzelvegetationspunkt nach unten wies.

Die größeren Samen von *Cucurbita maxima* und *Tropaeolum majus* wurden auf Hygropor 73[®] der Firma Compo, Münster, zur Keimung gebracht. Dieses Substrat stellt eine Mischung zweier Kunstharzschäume dar. Es besteht zu 70 % aus Hygromull[®], das offenzellig und damit wasserspeichernd ist, und zu 30 % aus Styromull[®]. Bei diesem Bestandteil handelt es sich um geschlossenzellige Polystyrolflocken (Styropor[®]-Flocken), die zur Stabilisierung des Substrates dienen. Hygropor 73[®] erwies sich als sehr günstig für die Darstellung der ersten Keimlingsstadien dieser Arten. Die Samen lassen sich einfach positionieren, und das

¹ Das eingesetzte Saatgut wird vom Handel als ‚Rankende Prachtmischung‘ (Firma Benary, Hannoversch Münden) und ‚Tropaeolum majus nanum – Niedrige Mischung‘ (Firma Royal Sluis, Aalsmeer, Niederlande) bezeichnet.

² Nach eigenen Beobachtungen lassen sich *Cucurbita maxima* und *Cucurbita pepo* schon als Keimlinge gut unterscheiden: Bei *Cucurbita maxima* besitzen die Cotyledonen 7 bis 9 deutlich hervorspringende Leitbündel auf der Dorsalseite, bei *Cucurbita pepo* sind es nur 5. Als sichere Vertreter von *C. pepo* wurden hierauf die Variatio Styriaca, der Steyrische Ölkürbis, die Variatio giromontiina, die Zucchini, und der sogenannte Spaghettikürbis untersucht.

³ Nach Auskunft der vertreibenden Firma (Julius Wagner, Heidelberg) ist die Sorte unter diesem Namen nicht mehr im Handel, da es mittlerweile keinen deutschen Erhaltungszüchter mehr gibt; sie wird nun als ‚Kaempe Melon‘ geführt.

Substrat ist gut feuchtespeichernd. Die geringe Dichte ($\rho = 14 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$) erleichtert die Präparation der Wurzeln außerordentlich. Darüber hinaus ist dieses Substrat schneidbar, so daß sich eine besondere Reinigung der Wurzeln erübrigt. Völlig ungeeignet war Hygropor 73[®] jedoch als alleiniges Substrat für die längerfristige Kultur, wengleich dieses Material für diese Zwecke mitunter empfohlen wird (HECHT 1982, S. 51). Auch bei Versorgung mit einem handelsüblichen Flüssigvolldünger für Hydrokultur (Blusana[®]) zeigten die Keimlinge nach wenigen Wochen Kümmerwuchs und die Wurzelvegetationspunkte starben ab. Länger zu kultivierende Pflanzen wurden daher in handelsüblicher Einheitserde (z. B. Composana[®]) oder in Torfkultursubstrat (TKS 1) gezogen. Das Torfkultursubstrat hat gegenüber einer Einheitserde den Vorteil, daß es frei ist von mineralischen Substanzen und damit gut schneidbar ist. Die freipräparierten Wurzeln brauchen daher weniger intensiv gereinigt werden, so daß die Gefahr einer Gewebeerstörung geringer ist.

Sproßbürtige Wurzeln wurden auch durch die Kultur von Kopfstecklingen in Düngerlösung oder Leitungswasser gewonnen.

Die Pflanzen und Pflanzenteile wurden in AFP üblicher Rezeptur⁴ fixiert. Die weitere Aufbewahrung erfolgte meist in 70 %igem Ethanol.

Die histologisch zu bearbeitenden Materialien wurden über eine aufsteigende Alkoholreihe und Isobutanol als Intermedium entwässert und gleichzeitig mit Eosin gefärbt. Die damit gut erkennbaren Objekte wurden in das paraffinähnliche Paraplast[®] plus (Fa. Monoject Scientific Inc., Kildare) eingebettet. Die Schnitte in einer Dicke von 7 bis 15 μm wurden mit einem Grundschlittenmikrotom der Firma Leitz angefertigt. Eine Schnittdicke von 10 μm erwies sich als akzeptabler Kompromiß zwischen den mit abnehmender Schnittdicke zunehmenden Verformungen (vgl. SHIELDS & DEAN 1949) und der besser werdenden optischen Auflösung. Die Schnittbänder wurden mit Eiweißglyzerin oder mit Gelatine-Glyzerin nach HAUPT aufgeklebt. Letzteres zeigte eine wesentlich bessere Klebefähigkeit. Aus toxikologischen Erwägungen heraus wurde jedoch kein Phenol als Antiseptikum (GERLACH 1984), sondern das wirksamere und weniger humantoxische Thymol (KUSCHINSKY & LÜLLMANN 1984, S. 437) verwendet. Zur Färbung wurde Hämatoxilin nach DELAFIELD verwendet. Eine Eosin-Kontrastierung ergab sich durch die Blockfärbung der Objekte vor der Einbettung in Paraffin. Die Entwässerung der gefärbten Schnitte erfolgte über die übliche aufsteigende Alkoholreihe mit Isopropylalkohol oder auch Isobutylalkohol als wasserfreier Stufe. Vor dem Einschluß in Eukitt[®] (Fa. Kindler, Freiburg) wurden die Schnitte meist in Xylol übertragen, teilweise wurde statt dessen Roti[®]histol (Fa. Roth, Karlsruhe) verwendet. Jene Schnittserien, die mit Roti[®]histol behandelt worden waren, entfärbten sich jedoch größtenteils, so daß bald wieder auf Xylol zurückgegriffen werden mußte. Die Färbung verschwand zum Teil vollständig, oft schon nach wenigen Tagen, wobei häufig auch innerhalb eines Objektträgers Bereiche verschieden starker Entfärbung sichtbar sind.

⁴ AFP: 90 Vol.-% Ethanol (70 %ig [Vol.-%]), 5 Vol.-% Formaldehydlösung (ca. 36 %ig [Gew.-%]) und 5 Vol.-% Propionsäure.

Zusätzlich zu den Paraplastschnitten wurden Schnitte vom Frischmaterial und auch vom Alkoholmaterial mit einem Gefriermikrotom der Firma Leitz unter CO₂-Kühlung angefertigt und mit den üblichen Nachweisreaktionen untersucht.

Die Zeichnungen wurden mit Hilfe einer Zeicheneinrichtung der Firma Leitz am Lichtmikroskop angefertigt. So lange das Zeichnungsformat DIN A3 nicht überschritt, wurden sie mit wenigen Ausnahmen unter Benutzung der Immersionsoptik (100/1,25) ausgeführt. Alle Zeichnungen wurden mit Hilfe der Phasenkontrasteinrichtung nachgebessert und schließlich mittels eines Photokopiergerätes verkleinert, so daß fast alle Zeichnungen in gleichem Vergrößerungsmaßstab (300 : 1) abgebildet werden können.

Die Übersichts- und Nahaufnahmen wurden mit einer Spiegelreflexkamera (Canon F-1) unter Benutzung eines Balgengerätes (Novoflex mit 105 mm Novlexar oder Canon 35 mm Lupenobjektiv) auf Farbdiafilm (Kodachrome[®] 25 oder Kodachrome[®] 64) angefertigt. Als Lichtquelle diente meist eine Kaltlichtleuchte (KL 1500 der Firma Schott, Mainz) mit Konversionsfilter (Filtertyp 511 des gleichen Herstellers). Die Mikrophotographien erfolgten ebenfalls mit dieser Kamera am Dialux[®]-Mikroskop der Firma Leitz unter Benutzung einer elektromagnetisch geschalteten Zentralverschlusseinheit (Eigenbau) auf Farbdiafilm (Kodachrome[®] 25) oder Schwarz-Weiß-Negativfilm (Ilford Pan F[®]). Die Schwarz-Weiß-Negativfilme wurden in ID 11[®] (Fa. Ilford) als Stammlösung entwickelt; zur Kontraststeigerung wurde die Entwicklungszeit auf $\frac{5}{3}$ der empfohlenen Entwicklungszeit verlängert. Um die im Vergleich zum ausdifferenzierten Gewebe geringen Kontraste innerhalb der Meristeme trennen zu können, wurde im Positivprozeß meist Papier mittlerer Gradation verwendet (Ilfospeed RC De Luxe[®]). Eine graue Wiedergabe der Lichter, wie sie der Bildhintergrund der Hellfeldaufnahmen darstellt, wurde dafür in Kauf genommen.

Die Rekonstruktionen des dreidimensionalen Aufbaus (Abb. 43, 77, 84 und 88) wurden mit Hilfe eines Zeichenprogramms (AutoCAD[®] der Firma Autodesk Inc.) am Computer angefertigt. Hierzu wurde das Monitorbild über die Zeicheneinrichtung in das mikroskopische Bild einprojiziert. Die Zeicheneinrichtung wurde dazu mit dem Tubus nach hinten gedreht und der Umlenkspiegel so eingestellt, daß der Monitor sichtbar wurde. Das Monitorbild erscheint bei dieser Anordnung seitenverkehrt und auf dem Kopf stehend. Daher wurde der Monitor selbst auf den Kopf gestellt. Schließlich wurde statt des Umlenkspiegels ein Pentadachkantprisma verwendet; das Monitorbild ist dann seitenrichtig und aufrecht. Als Prisma diente ein Standard-Sucheraufsatz für die oben genannte Spiegelreflexkamera mit demontierter Augenlinse. Als Eingabemittel wurde ein Graphiktablett benutzt. Die Bewegungen des Cursors konnten so direkt im mikroskopischen Bild verfolgt werden und die Konturen der Gewebe nachgezogen werden.⁵

⁵ DELOZIER et al. (1987) mischen Monitorbild und mikroskopisches Bild durch die Digitalisierung der Mikrophotographien. Auch hier erfolgt die Eingabe der zu bearbeitenden Strukturen schließlich über das manuelle Nachziehen der Konturen am Monitor. Ungünstig erscheint die Erfassung der Strukturen über Photographien statt durch direkte Beobachtung. SPOOR (1991) nimmt bei Sproßabschnitten von *Zebrina pendula* die einzelnen Schnitte mit Hilfe eines „Shuttle-Mikroskops“ (ein Mikroskop nach Art eines Vergleichsmikroskops [Gerlach 1976, S. 19], bei dem die Bilder der beiden Objekte – hier der aufeinanderfolgenden Schnitte einer Serie – jedoch nicht nebeneinander, sondern als Mischbild erscheinen) als Einzelbilder eines Kino-Films auf, der mit

Die wichtigen Schnitte eines Präparats wurden auf diese Weise entsprechend der Höhenlage im Objekt in verschiedene Ebenen des Programms übernommen. Anschließend wurden die Konturlinien der Einzelschnitte durch das Computerprogramm perspektivisch verzerrt und mit einem Plotter auf Transparentpapier ausgegeben. Schließlich wurden diese Abbildungen übereinandergelegt und mit der Hand unter ständiger Kontrolle des mikroskopischen Bildes umgezeichnet. Dieser letzte, manuelle Arbeitsschritt war nötig, da die mir damals bekannten Programme nicht in der Lage waren, bei solchen Zeichnungen diejenigen Linien zu entfernen, die durch darüberliegenden Schnitte verdeckt würden. Dies betraf kommerzielle Programme genauso wie Spezialentwicklungen (DELOZIER et al. 1987; NIKLAS & BOYD 1987). Weiterhin führt die automatisierte Zuordnung der Strukturen aufeinanderfolgender Schnitte, besonders bei sehr schräg orientierter Leitelementen, nicht immer zu korrekten Ergebnissen. Eine manuelle Überarbeitung des Computerbildes erwies sich auch deshalb als unerlässlich.

verschiedenen Geschwindigkeiten abgespielt werden kann. Damit wird die räumliche Dimension der Höhe in eine zeitliche Komponente umgewandelt. Eine differenzierte Auswertung der sehr eindrucksvollen Bildfolgen gestaltet sich jedoch sehr schwierig, was das Verfahren für unsere Zwecke ungeeignet erscheinen läßt. Zudem ist der apparative und auch der zeitliche Aufwand enorm. (So müssen beispielsweise die an sich zusammenhängenden Schnittbänder getrennt und die Schnitte abwechselnd auf zwei verschiedene Objektträger aufgebracht werden.)

Abbildungsverzeichnis

Meistens wurden Abbildungen verschiedener Objekte zu einer Tafel zusammengefaßt. Daher können nicht alle Abbildungen direkt hinter den entsprechenden Stellen im Text stehen. Zur besseren Orientierung sind die Stellen der ausführlichsten Besprechung im Text hervorgehoben durch den halbfetten Druck des Abbildungsverweises und den Verzicht auf eine Abkürzung.

Abbildungs- nummer	Seite	Abbildungs- nummer	Seite	Abbildungs- nummer	Seite
1, 2, 3	14	36, 37	64	83, 84	112
4	17	38	65	85, 86	114
5	18	39	67	87	115
6	19	40	69	88, 89	116
7, 8	21	41	71	90, 91	118
9	23	42	72	92	121
10	24	43	74	93	122
11, 12	25	44, 45	76	94	124
13	27	46	78	95	125
14	30	47, 48, 49	80	96, 97	127
15	31	50	82	98, 99, 100, 101	132
16	34	51	83	102, 103, 104	133
17, 18	36	52	84	105, 106, 107	136
19, 20, 21	39	53, 54, 55	87	108, 109	139
22, 23	41	56, 57	89	110	141
24	44	58, 59, 60	91	111, 112	142
25	45	61, 62, 63, 64	91	113, 114	145
26	47	65, 66	95	115, 116, 117	146
27	48	67	97	118	148
28	49	68, 69	98	119	149
29	54	70	100	120	150
30	55	71, 72, 73	101	121	152
31	57	74	103	122	154
32, 33	58	75, 76	104	123	165
34, 35	61	77	106	124	174
		78, 79, 80	109		
		81, 82	111		

Die Tabelle befindet sich auf Seite 160, die Diagramme 1 bis 3 auf den Seiten 135 bis 140.

Verzeichnis der häufiger verwendeten Abkürzungen

Axy:	Anschlußxylem	Se:	Siebelement
Dg:	Dermatogen	Tr:	Tracheide
Dkg:	Dermatokalyptrogen	Wh:	Wurzelhaube
En:	Endodermis	Whfl:	Wurzelhaubenflanke
Ka:	Kambium	Wt:	Wurzeltasche
Ko:	Kolumella	Xy:	Xylem
Mx:	Metaxylem		
Pb:	Periblem	in Zusammensetzungen:	
Pd:	Protoderm	ä:	äußeres
Ph:	Phloem	i:	inneres
Pk:	Perikambium	mü:	mütterliches
Pl:	Plerom	p:	primäres
Px:	Protoxylem	pr:	des Primordiums
Pz:	Perizykel	s:	sekundäres
Rd:	Rhizodermis	Sw:	der Seitenwurzel
S:	Suspensor		

Die Länge des unbeschrifteten Maßstabalkens entspricht 100 μm .

Sofern nicht anders angegeben, handelt es sich bei den Darstellungen der sekundären Wurzeln um Querschnitte durch das tragende Organ; abgebildet ist dann die Transversalebene der sekundären Wurzel.

Die zellulär ausgeführten Zeichnungen werden durch mindestens eine Mikrophotographie des entsprechenden Schnittes ergänzt. Bei vielen Objekten größerer Ausdehnung war aufgrund einer nie ganz zu vermeidenden schrägen Schnittführung eine zeichnerische Rekonstruktion der Objektebene anhand der benachbarten Schnitte nötig. In solchen Fällen wurde die Photographie des Schnittes ausgewählt, der die Mitte des Vegetationspunktes beinhaltet.

Richtungs- und lagebeschreibende Begriffe

Die Richtungsangaben periklin und antiklin werden im Sinne SACHS´ (1878, S. 58) verwendet: Sie beschreiben die Richtung der Zellwände in Bezug auf die benachbarte Oberfläche des Organs. Daraus abgeleitet werden Teilungen, die zu solcherart orientierten Wänden führen, kurz als perikline oder antikline Teilungen gekennzeichnet (vgl. ESAU 1969, S. 55). Ergänzend werden die Begriffe periklin und antiklin auch für die entsprechenden Richtungen verwendet: Als periklin wird eine Ausrichtung annähernd parallel zur benachbarten Oberfläche bezeichnet, als antiklin eine annähernd senkrecht zur Oberfläche stehende Ausrichtung.

In zylindrischen Körpern kann mit ESAU (1969, S. 55) eine antikline Ausrichtung nochmals unterschieden werden als achsenparallel, dann wird sie als radial bezeichnet, oder als quer zur Achse stehend, was als quer bezeichnet wird. Der Begriff periklin wird bei solchen geometrischen Zusammenhängen durch den Ausdruck tangential ersetzt.

Selbst die Begriffe oben und unten bedürfen, soweit sie auf den Embryo angewendet werden, der Erläuterung: So wie mit SOUÈGES die ersten beiden Zellen des Proembryos als cellule apicale und cellule basale bezeichnet werden, wird der zur Mikropyle gelegene Bereich als basaler Anteil angesprochen, der entgegengesetzte Anteil als apikaler Bereich, unabhängig vom Vorhandensein eines ausgestalteten Apex, des sproßvegetationspunktes. Dementsprechend wird mit „unten“ das zur Mikropyle weisende Ende bezeichnet; „oben“ wird sich der reelle Embryo entwickeln. In dieser Orientierung sind alle Embryonen abgebildet.

Die Medianebene des Keimlings ist die Ebene, die beide Cotyledonen und die Keimachse schneidet. Die Transversalebene steht senkrecht dazu: Sie verläuft zwischen den Cotyledonen und schneidet ebenfalls die Keimachse (vgl. Abb. 65).

Für die Seitenwurzeln und die sproßbürtigen Wurzeln kann auf die Terminologie der axillären Verzeigung (TROLL 1973, S. 74) zurückgegriffen werden: Median- und Transversalebene schneiden die Wurzel längs; die Medianebene steht dabei auch längs zum tragenden Organ, so daß sie beide Organe gewissermaßen der Länge halbiert. Die Transversalebene hingegen schneidet das tragende Organ quer. Die meisten der abgebildeten Präparate sind Querschnitte des tragenden Organs und bilden damit die Transversalebene der Seitenwurzel oder der sproßbürtigen Wurzel ab.

Ergebnisse

1 *Geranium pratense*

1.1 Die Radikula

Über die frühe Embryogenese der Geraniaceen geben die Arbeiten von SOUÈGES (1923a, 1923b), POUPHAS (1950) und KUMAR (1976) detailreich Auskunft. Im Mittelpunkt dieser Arbeiten steht die Untersuchung der Zellteilungsfolge, sowie der Cotyledonen- und Achsenbildung. Die Anlegung der Radikula findet nur geringe Beachtung, wenn auch verschiedentlich die Herkunft der einzelnen Initialengruppen angegeben wird. Einzig HEGELMAIER (1878) beschreibt, für *Geranium pratense* selber, die Entwicklung des gesamten Embryos bis hin zur Samenreife.¹ Gerade die Untersuchung der späteren, für die Radikulagenese besonders wichtigen Stadien leidet allerdings unter den beschränkten mikrotechnischen Möglichkeiten seiner Zeit.² Auf eine gesonderte Darstellung der ersten Teilungsschritte kann verzichtet werden: Die Anlegung der Radikula findet erst in der späten Embryogenese statt, und eine Aufklärung der Zelldeszendenz ist für das Verständnis der morphogenetischen Prozesse wenig hilfreich (vgl. HACCIOUS 1971, S. 315; V. GUTTENBERG 1960, S. 24; HAGEMANN 1978, S. 40).³

1.1.1 Die Substrat- und Musterbildung bis zur Anlegung der Radikula

Wie den angeführten Untersuchungen zu entnehmen ist (vgl. **Abbildung 1**), erstarrt der junge Gesamtembryo gleichmäßig von der Basalzelle bis zu seinem halbkugelförmigen Abschluß, so daß er Keulenform annimmt. Suspensor und definitiver Embryo sind nicht voneinander abgesetzt. Ein solcher Gesamtembryo wird mit SIEGERT (1989) als homoblastisch, genauer als verkürzt homoblastisch⁴ (BECKER & SIEGERT, in Vorber.) bezeichnet. Diese Keulenform erfährt bald eine leichte Abänderung (**Abbildung 2**): Kurz oberhalb der Basalzelle wird durch ein basales Längenwachstum ein zylindrischer Bereich eingeschaltet; der Bereich gleichmäßiger Erstarkung setzt erst wieder ab der Mitte ein und bildet so den Keulenkopf.

¹ Eine vollständige Embryogenese von *Perlargonium x hortorum* ist abgebildet in MASTALERZ (1971); die zugrundeliegende Veröffentlichung (ADAMS 1967) ist jedoch über das Bibliothekswesen nicht zu erhalten.

² Das Mikrotom und die Paraffin-Einbettung waren zwar bereits bekannt, aber noch nicht gebräuchlich (GREHN 1977). So untersuchte HEGELMAIER die größeren Embryonen mittels halbierender Handschnitte!

³ Es soll aber daran erinnert werden, daß die ersten Teilungen noch lange das Muster des Embryos bestimmen. So zeigt der Embryo der Abb. 2 im apikalen Bereich noch jene stockwerkartige Gliederung, die aus den ersten Querteilungen herrührt.

⁴ Mit dieser begrifflichen Eingrenzung wird dem im Vergleich zu den Gymnospermen geringeren Anteil des Suspendors am Gesamtembryo Rechnung getragen.

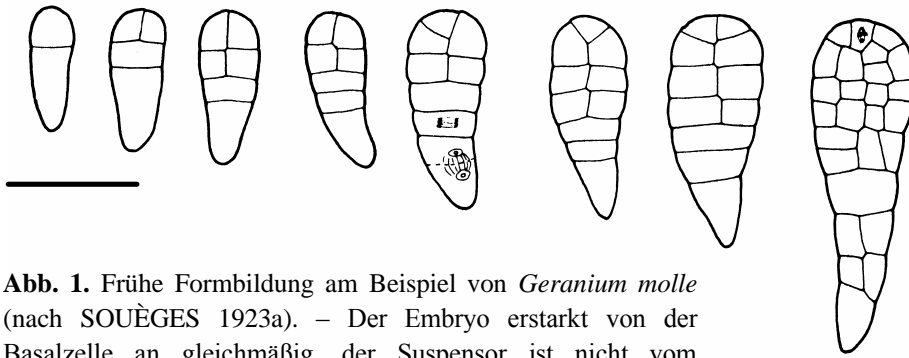


Abb. 1. Frühe Formbildung am Beispiel von *Geranium molle* (nach SOUÈGES 1923a). – Der Embryo erstarkt von der Basalzelle an gleichmäßig, der Suspensor ist nicht vom definitiven Embryo abgesetzt.

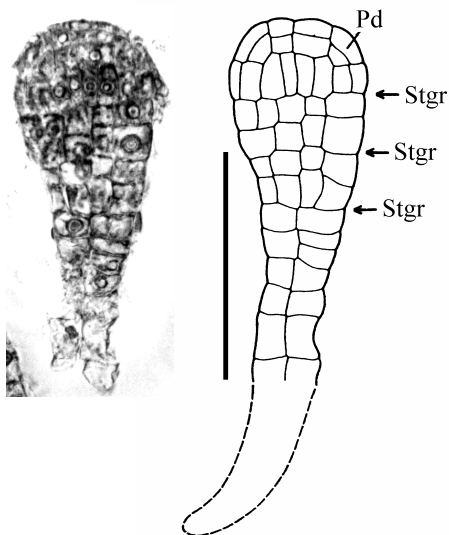


Abb. 2. Abwandlung der Keulenform. • Durch ein basales Längenwachstum wird ein zylindrischer Bereich eingeschaltet. Die Stockwerksgrenzen (Stgr) sind noch als durchlaufende horizontale Wandkomplexe erkennbar.

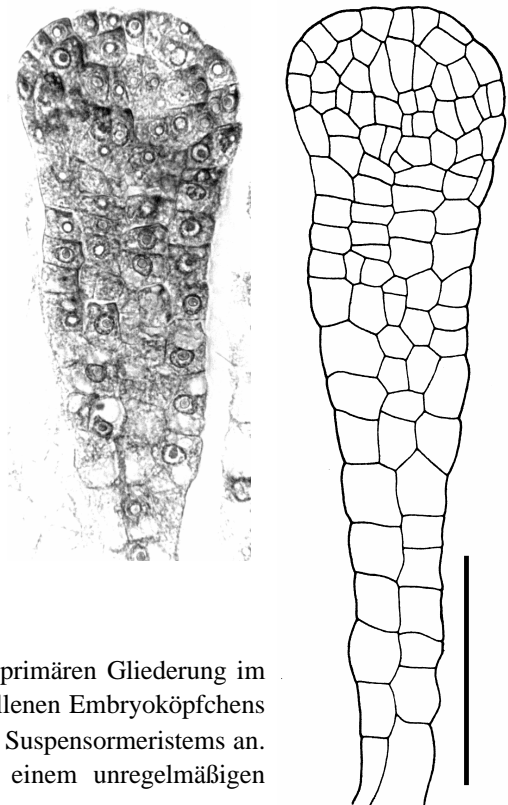


Abb. 3. Einrichtung des Suspensormeristems und Verlust der primären Gliederung im definitiven Embryo. • Direkt unterhalb des kugelig angeschwollenen Embryoköpfchens zeigen längs gerichtete Zellreihen die beginnende Tätigkeit des Suspensormeristems an. Die vormals klare Gliederung des definitiven Embryos ist einem unregelmäßigen Zellmuster gewichen.

An der dicksten Stelle des Embryos läßt sich eine der alten Stockwerksgrenzen erkennen: Die ehemalige Querwand⁵ tritt noch deutlich hervor, obwohl die späteren Längsteilungen den Wandverlauf mehrfach gebrochen haben. Diese Stockwerksgrenze bildet eine deutliche Zäsur innerhalb des Gesamtembryos: Nur im apikalen Stockwerk haben sich die äußeren Zellen periklin geteilt. Durch diese Schälteilungen (HANSTEIN 1870) ist das Protoderm vom Rest des Embryos geschieden. Die Protodermbildung greift nicht auf die subapikalen Stockwerke über. Da die Fähigkeit zur Protodermbildung gemeinhin nur dem definitiven Embryo zugeschrieben wird, ist man geneigt, das oberste Stockwerk des Gesamtembryos für den definitiven, besser den intermediären Embryo⁶ zu halten. Die Gliederung des Gesamtembryos wird zudem durch unterschiedliche Zellformen hervorgehoben: Im intermediären Embryo erscheinen die Zellen gestreckt – längs gestreckt im Inneren, periklin gestreckt an der Oberfläche – im Suspensor sind die Zellen meist quaderförmig, nur erscheinen sind sie radial gestreckt. Auch im meristematischen Aspekt läßt sich diese Gliederung wiederfinden: Die Zellen des intermediären Embryos sind ohne Ausnahme vollmeristematisch; darunter beginnt der Übergang zu den plasmaärmeren halbmeristematischen Zellen. Sie reichen bis zur Basis des Suspenders. Im subapikalen Stockwerk selber liegen voll- und halbmeristematische Zellen auch nebeneinander: dieses Stockwerk vermittelt zwischen intermediärem Embryo und Suspensor nicht nur durch seine Lage, sondern auch durch seinen meristematischen Aspekt. Es gleicht damit einer Hypophyse. Aufgrund der verkürzt homoblastischen Organisation des Geraniaceen-Embryos fehlen jedoch spezifische Teilungsmuster, die eine zweifelsfreie oder auch zellgenaue Identifizierung einer Hypophyse ermöglichten (BECKER & SIEGERT, in Vorber., S. 18 Mskr.)

Im weiteren Verlauf der Entwicklung schwillt der intermediäre Embryo über die Halbkugelform hinaus an (**Abbildung 3**) und beginnt sich damit gegen den Suspensor abzusetzen. Eine angiospermentypisch heteroblastische Gliederung wird aber nicht erreicht. Das Zellmuster des intermediären Embryos wird mit zunehmender Größe unregelmäßiger („Typus der massigen Embryonen“ nach HACCIUS, 1953). Anders als bei den periklinen Teilungen, die zur Abgliederung des Protoderms führen, liegt dem vorübergehenden Vorherrschen der Längsteilungen also keine Gewebedifferenzierung zugrunde; es handelt sich hierbei um eine organfreie Musterbildung (vgl. BECKER & SIEGERT, in Vorber.).⁷

Direkt unterhalb des intermediären Embryos beginnt eine nach unten gerichtete Zellproduktion, die zur Verlängerung des Suspenders beiträgt. Sie erreicht für die Angiospermen derart ungewöhnliche Ausmaße, daß das Bildungsgewebe in Analogie zu den Gymnospermen als Suspensormeristem bezeichnet werden kann. Der Zuwachs wird als zylindrischer Teil eingeschoben zwischen den kugeligen intermediären Embryo und den sich verjüngenden, ehemals oberen Suspensorbereich. Auch im Zellmuster unterscheiden sich die vom Suspensor-

⁵ In Analogie zu den Befunden SOUÈGES zu *Geranium molle* (1923a) ist das die erste Querwand der Zygote, die *ca* und *cb* trennt.

⁶ In diesen frühen Stadien ist der Umfang des reellen Embryos (definitiver Embryo im Sinne SCHNARFS 1929) noch nicht abzuschätzen. Es kann daher nur nach einem intermediären Embryo (SIEGERT 1989) gesucht werden.

⁷ Bei schwächtigen Embryonen hingegen wird ein solches Muster direkt in die Gewebe überführt.

meristem abgegebenen Zellreihen durch ihre regelmäßige Anordnung deutlich von den angrenzenden Embryobereichen.

Mit zunehmender Größe wird der Embryo bilateral⁸ (**Abbildung 4**), da der intermediäre Embryo seine Radiärsymmetrie mit der Anlegung der Cotyledonen verliert. Während der transversale Durchmesser des Suspensors von der Basalzelle bis zum intermediären Embryo langsam und stetig zunimmt, erreicht der mediane Durchmesser sein Maximum bereits in der Mitte des Suspensors. Beide Anteile des Gesamtembryos sind durch einen angenähert radiärsymmetrischen Bereich verbunden; der bilaterale Bau erscheint daher als ein auch dem Suspensor eigenes Merkmal. Mit dem weiterem Wachstum paßt sich der Gesamtembryo der kampylotropen Samenanlage mit einer Einkrümmung in der Medianebene an und wird dadurch dorsiventral. Die Krümmung beginnt im oberen Bereich des Suspensors und greift später auf den intermediären Embryo über. Im reifen Samen schließlich ist die wesentliche Einkrümmung auf den Bereich des Kotyledonarknotens übergegangen.

Lange Zeit bleibt der Suspensor wesentlich größer als der intermediäre Embryo (**Abbildung 5**). Maßgeblich für dieses Wachstum ist bis zur Anlegung der Cotyledonen jedoch nicht die Tätigkeit des Suspensormeristems, sondern die enorme Vergrößerung jener Suspensorzellen (Abb. 5b u. 5c), die bereits vor der Entstehung des Suspensormeristems vorhanden waren.⁹ Die Tätigkeit des Suspensormeristems erhält aber den allmählichen Übergang von dem kleinzelligen und plasmareichen Gewebe des intermediären Embryos zu den großen und plasmaarmen Zellen des Suspensors (**Abbildung 6**). In der für ein monopleurisch arbeitendes Meristem typischen Weise sind die oberen Zellen quer zur Wachstumsrichtung abgeplattet und strecken sich mit zunehmender Entfernung vom Meristem. Die Grenze zum intermediären Embryo wird durch das Ende der Längsreihen markiert, wo die breiten Suspensorzellen unvermittelt an die länglichen Zellen des intermediären Embryo anstoßen. Das Oberflächen-gewebe des Suspensormeristems schließt nun jedoch ohne Zäsur an das Protoderm des intermediären Embryos an. Anfangs waren die Zellen noch deutlich dicker als die Protodermzellen des intermediären Embryos, so daß sie den unteren Abschluß der Schälteilungen gut erkennen ließen. Nun gleichen sich die oberen Zellen des Suspensoroberfläche in Größe, Form und Plasmagehalt an das Protoderm an; erst weiter unten nehmen die Zellen allmählich suspensortypische Gestalt an. Das Ende des Protoderms läßt sich deshalb nicht mehr direkt erkennen.¹⁰ Durch das verhältnismäßig kleinzellige Abschlußgewebe erhält der obere Suspensorbereich eine glatte Oberfläche und gleicht darin dem intermediären Embryo (Abb. 5); die

⁸ bilateral im botanischen Sinn, d. h. eine Spiegelung ist an der Medianebene und der Transversalebene möglich; entspricht der Disymmetrie im zoologischen Sinn.

⁹ Der zweilagige Bereich des Suspensors (Abb. 4) geht ausschließlich auf diese Zellen zurück. Das Suspensormeristem dagegen besitzt auch in der Transversalebene von Anfang an mindestens vier Zellen, folglich muß auch das von ihm produzierte Gewebe mindestens vierlagig sein.

¹⁰ Ein ähnliches Gewebe beschreibt SCHNECKENBURGER (1989, S. 17) bei verschiedenen Gymnospermen, besonders bei Arten der Gattung *Zamia*. Einem Vorschlag SIEGERTS folgend, verwendet er den Begriff „Thallderm“, um dieses Gewebe vom Protoderm des reellen Embryos abzugrenzen und die Ausbildung an thallosen Partien des Gesamtembryos anzudeuten.

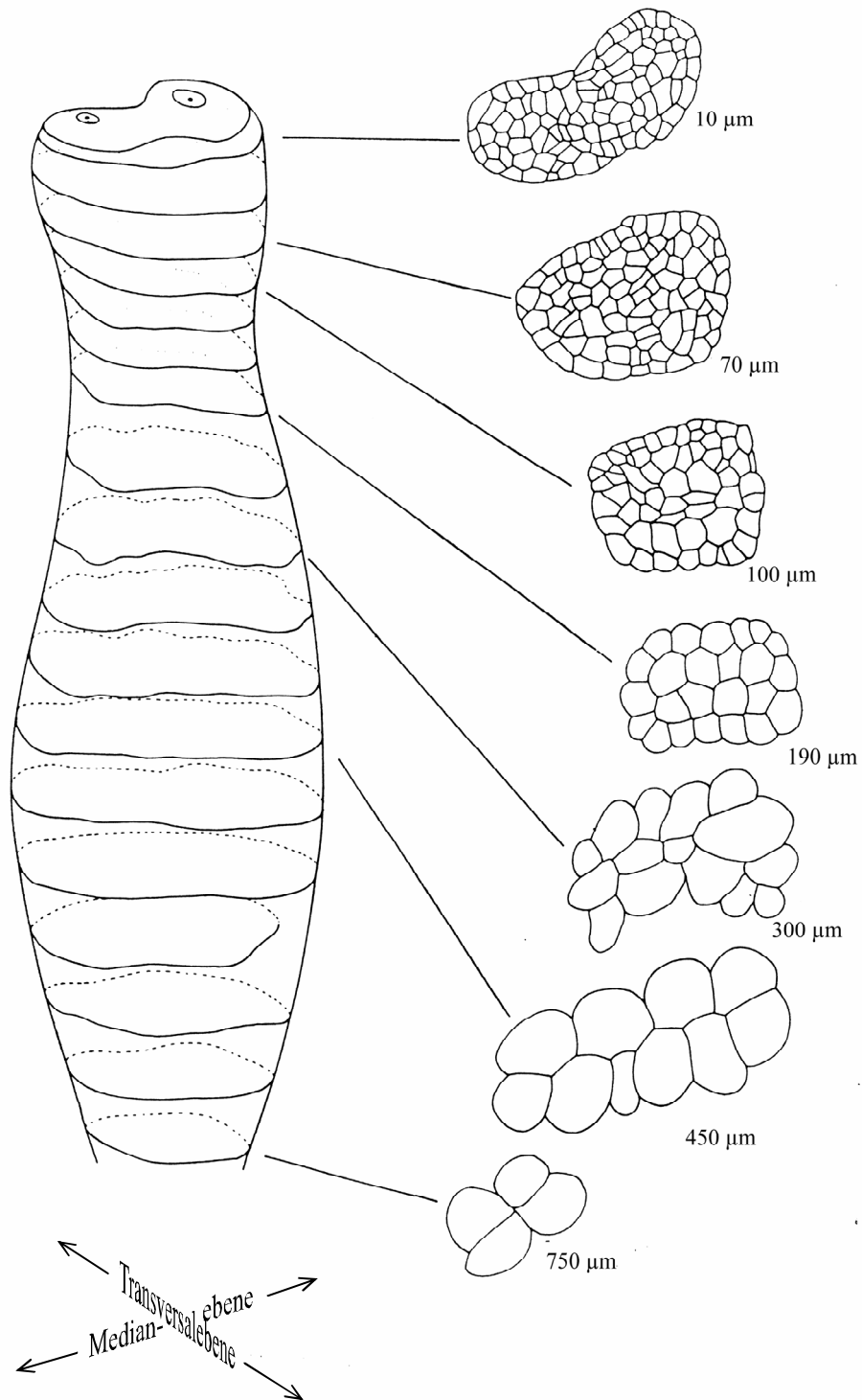


Abb. 4. Formbildung des Gesamtembryos zu Beginn der Organogenese. • Rekonstruktion der äußeren Form anhand von Serienschritten. Der Gesamtembryo ist ca. 1000 µm lang, die basalen 250 µm sind nicht erfaßt. Charakteristische Einzelschnitte sind in unverzerrter Aufsicht mit Angabe des Schnittniveaus dargestellt.

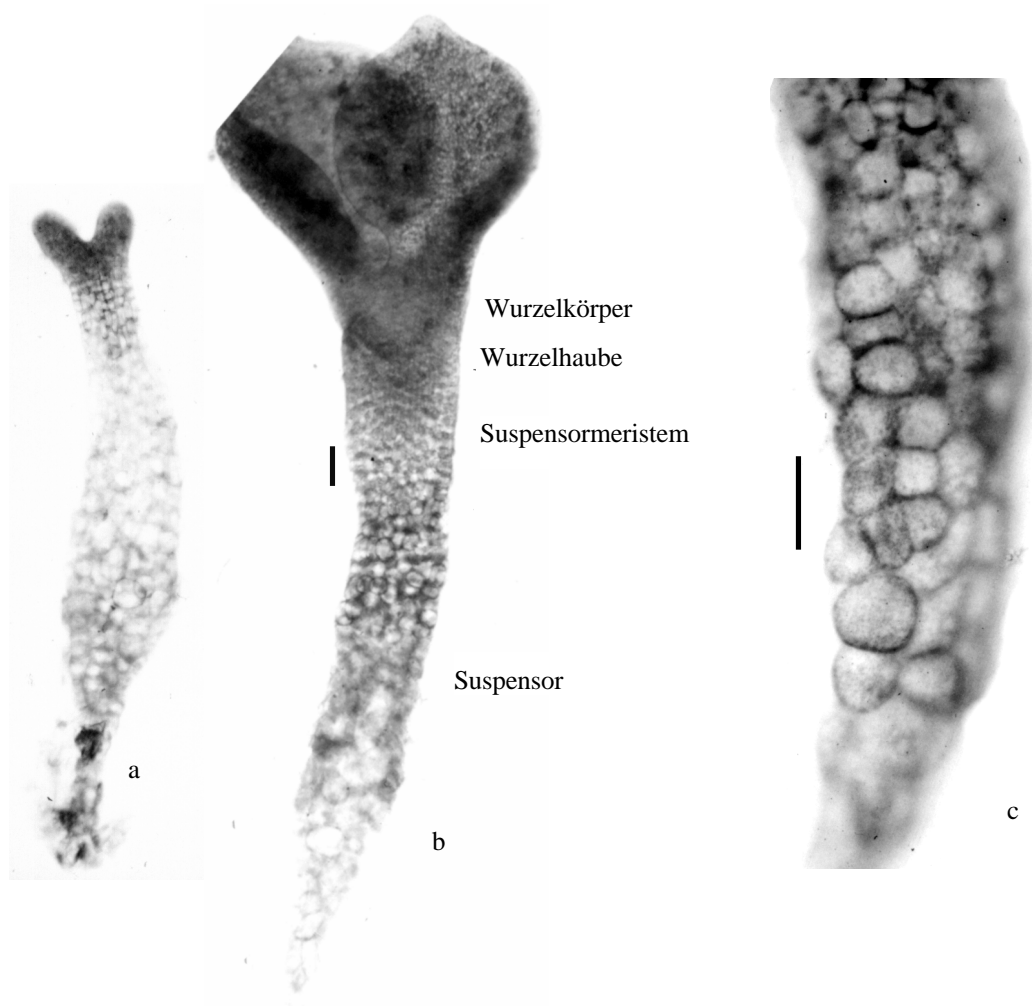


Abb. 5. Größe und Beschaffenheit des Suspensors. – Gesamtembryonen zur besseren Darstellung zwischen Objektträger und Deckglas gerade gebogen. Fig. a: Aufsicht auf die Medianebene, Fig. b: Schräge Aufsicht, Fig. c: Ausschnitt des Suspensors.

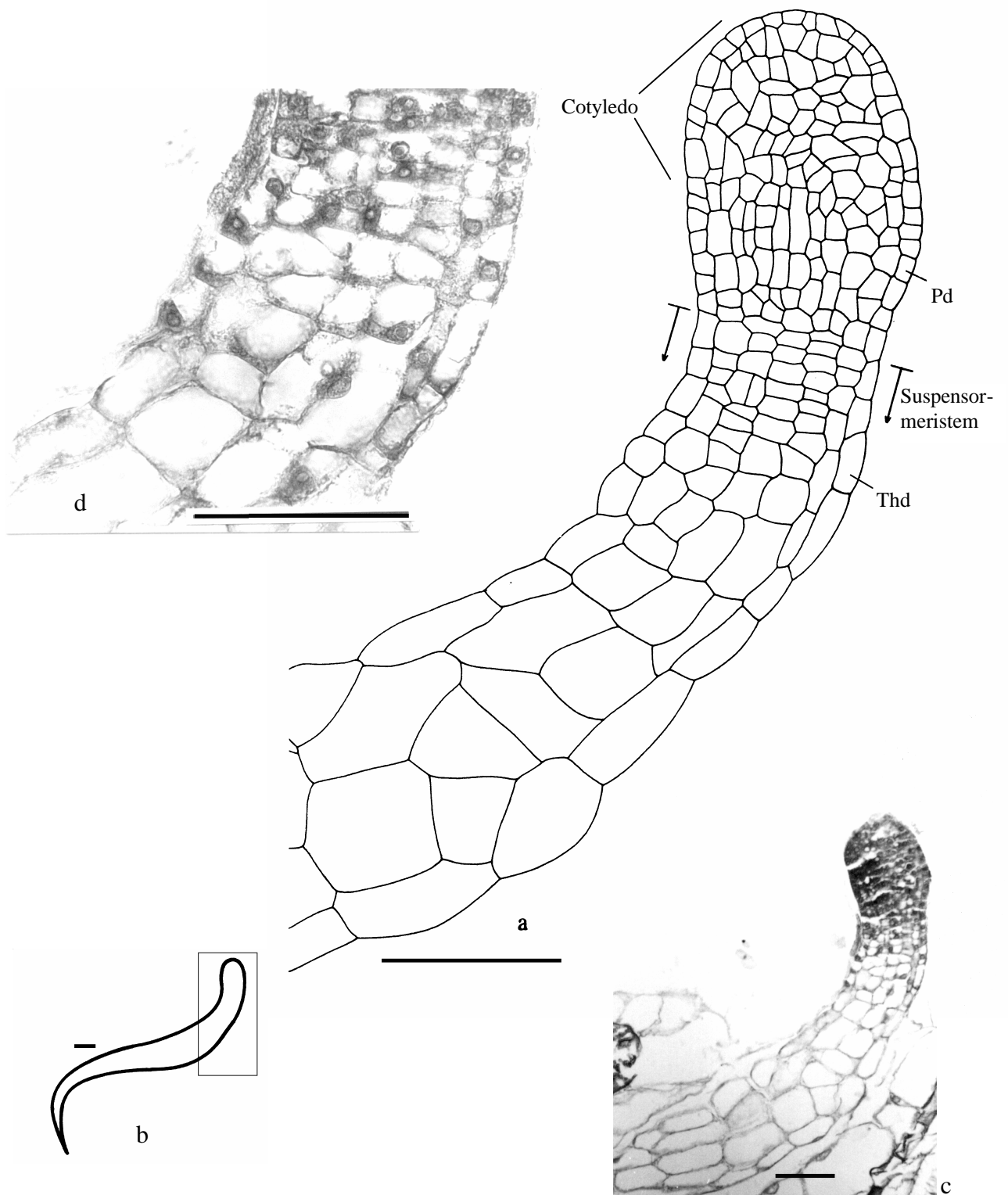


Abb. 6. Meristem und Abschlußgewebe des Suspensors, der Schnitt durchfährt die Transversalebene im oberen Bereich des Suspensors; *Geranium sanguineum*. • Fig. a: In der zeichnerischen Darstellung ist der vom Schnitt nur teilweise erfaßte Cotyledo rekonstruiert. Fünf längsverlaufende Zellreihen spiegeln die Aktivität des Suspensormeristems wider. Das Protoderm geht ohne Zäsur in das Thalloderm (Thd) des Suspensors über. Fig. b: Umriß des Gesamtembryos. Fig. c: Übersicht. Fig. d: Detail des Suspensormeristems.

Grenze zwischen Suspensor und intermediärem Embryo verschwimmt bei äußerlicher Betrachtung.

Seine maximale Länge von ungefähr 2 mm hat der Suspensor noch vor Anlegung der Radikula erreicht (Abb. 5). Der letzte Zuwachs von ungefähr 0,5 mm beruht allein auf der Tätigkeit des Suspensormeristems. Dann stellt das Suspensormeristem seine Tätigkeit ein; die vormals deutliche Reihung der Zellen verwischt sich durch deren Größenzunahme und weitere Teilungen. Die Lage des Suspensormeristems ist dann nicht mehr erkennbar; damit verschwindet bis zur Anlegung der Radikula auch die zellgenaue Grenze zwischen dem intermediären Embryo und dem Suspensor.¹ Die Zellreihen am oberen Ende des Suspensors bilden also nichts anderes ab als die Tätigkeit des Meristems; sie stellen lediglich eine vorübergehende Struktur dar. Es handelt sich auch hier um eine organfreie Musterbildung, keinesfalls um den Beginn einer Gewebedifferenzierung oder gar die Bildung einer Kolumella (vgl. BECKER & SIEGERT, in Vorber., YAMASHITA 1991).

1.1.2 Die Anlegung der Radikula

Verschiedene Gewebe lassen sich im intermediären Embryo erst unterscheiden, wenn das Flächenwachstums der Cotyledonen bereits begonnen hat (**Abbildung 7**): Die Zellen des Periblems entwickeln deutliche Vakuolen, während Plerom und Protoderm vollmeristematisch bleiben. Im Periblem überwiegen Querteilungen, so daß die ehemals längs gestreckten Zellen vorwiegend isodiametrisch werden. Im Plerom finden gehäuft tangentielle Teilungen statt; die Zellen werden damit noch schmaler als zuvor. Nach unten ist das halbmeristematische Periblem durch nur undeutlich vakuolisierte Zellen begrenzt. Hier sind die meisten Teilungsebenen schräg gestellt und weichen damit auffallend von den sonst vorherrschenden Ausrichtungen ab.² Mit diesen schrägen Zellteilungen beginnt die Ausbildung jener bogenförmigen Zellreihen, wie sie für den Vegetationspunkt des Wurzelkörpers charakteristisch sind. Durch weitere schräge Teilungen wird der untere Bereich des Wurzelkörpers so ausgestaltet, daß die Zellbögen auf einen immer engeren Bereich hinzielen und sich der Parabelform annähern (Abb. 9, 11, 12). Eine Disproportionierung im Wachstum des Gesamtembryos hat auf diese Musterbildung vergleichsweise wenig Einfluß, da die Wurzelspitze in einem Bereich liegt, der lange Zeit annähernd zylindrisch bleibt.

¹ Einen vagen Hinweis auf die Zuordnung der Embryoanteile kann die Reaktion auf die Präparation bieten: Der Suspensor wird durch die Präparation sehr leicht zerstört und unterscheidet sich darin deutlich vom protodermgedeckten Anteil des Gesamtembryos. In dieser unterschiedlichen Widerstandsfähigkeit gegen die präparativen Belastungen scheint sich die Zäsur zwischen dem persistierenden Teil des Gesamtembryos – dem realen Embryo einschließlich der Übergangshaube – und dem Suspensor als ephemeres Gebilde anzudeuten. Wohlge-merkt zeigt sich dieser Unterschied bis fast zur Samenreife nur nach der Präparation; vor der Konservierung besitzen auch noch ältere Gesamtembryonen einen intakten Suspensor. Die unterschiedliche Widerstandsfähigkeit beruht nicht allein auf der unterschiedlichen Zellgröße von Suspensor und reellem Embryo, da sich in der Übergangsregion fast gleich große Zellen gegenüberstehen, die dennoch unterschiedlich reagieren.

² Diese schrägen Teilungen gleichen den Bogenteilungen, mit denen sich bei gestutzten Wurzeln der Wurzelvegetationspunkt regenerieren kann (NĚMEC 1905, PRANTL 1874).

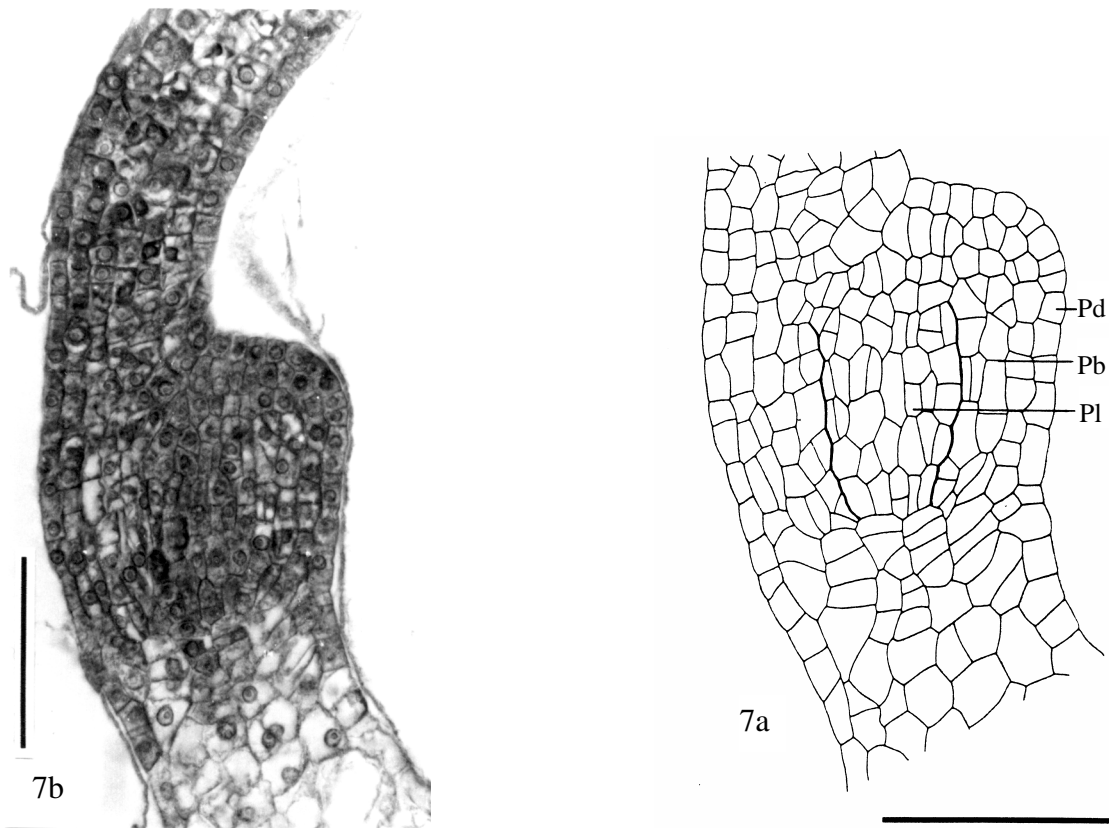


Abb. 7. Sonderung der Gewebe und Bildung bogenförmiger Zellreihen als erste Anzeichen der Radikulabildung. • Längs gerichtete Zellreihen im Anschluß an Plerom und Periblem stellen das Substrat der Übergangshaubenbildung.

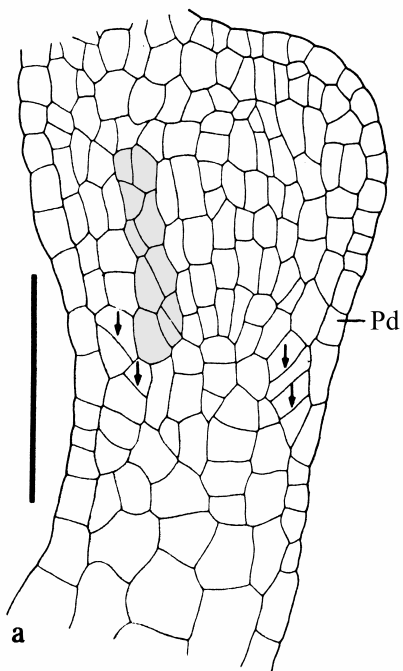


Abb. 8. Umgestaltung des Zellmusters und Bildung der Übergangshaube; *Geranium sylvaticum*. • Teile ehemals längs ausgerichteter Zellfamilien (eine ist grau unterlegt) werden durch schräge Teilungen zu Abschnitten bogenförmig verlaufender Zellgenossenschaften. Die Flanken der Übergangshaube entstehen durch schräge Teilungen (↓) vorhandener Zellen.

Suspensorwärts schließt sich an den künftigen Wurzelkörper ein plasmaarmes Gewebeareal an, das noch vom vollmeristematischen Protoderm oder dem Abschlußgewebe des Suspensors bedeckt wird. Die Zellen dieses Areals sind nach mehrfachen Teilungen abgeplattet. Im Zentrum verlaufen die Zellteilungen quer, zu beiden Seiten hin sind sie zunehmend schräg gestellt. Damit wird aus den längs ausgerichteten Zellfamilien ein neues, schalenartiges Muster erzeugt: Es entsteht eine Wurzelhaube direkt aus dem reichlich vorhandenen Substrat an der Basis des intermediären Embryos. Ihre Bildung ist recht variabel: So kann, wie dargestellt, zuerst der innere Bereich ausgestaltet werden; es können aber auch zunächst die Teilungen auftreten, die den oberen, randnahen Bereich der Haubenflanken initiieren (**Abbildung 8**). Das Protoderm nimmt nur selten an der Haubenbildung teil, und auch dann bleibt sein Anteil daran gering (**Abbildung 9**). In keinem Fall wird das gesamte Substrat der Wurzelhaube – oder auch nur ein größerer Anteil – durch das Protoderm neu gebildet.³ In den meisten Embryonen zieht das Protoderm als ungeteilte Schicht über die Wurzelhaube hinweg und geht allmählich in die Oberflächenschicht des Suspensors über (**Abbildung 11, 12**). Die innere Haubenschicht, die zum Dermokalyptrogen wird, mündet dann nicht in das Protoderm, sondern in die darunterliegende Rindenschicht ein. Wie bereits HEGELMAIER (1878, S. 155) bemerkt, entsteht die Kontinuität zwischen Protoderm und Dermokalyptrogen erst nachträglich durch perikline Teilungen von Protodermzellen (vgl. auch Abb. 13).

Die Haubenbildung hat zunächst keinen Einfluß auf die äußere Form des Gesamtembryos. Sie findet ohne Volumen- oder Substanzzunahme statt; sie ist kein Wachstumsprozeß. Diese erste Wurzelhaube wird vielmehr durch die Umformung eines bereits vorhandenen Substrats gebildet; ein Vorgang, den wir mit SIEGERT (1989) als Überprägung bezeichnen. Für eine solcherart entstandene Wurzelhaube hat Siegert den Begriff der Übergangshaube eingeführt (SIEGERT 1989, vgl. KLEMENZ 1991, S. 16, BECKER & SIEGERT, in Vorber.). Damit kann diese Haube auch begrifflich gegen die Haube einer wachsenden Wurzel abgesetzt werden, die als Folgehaube bezeichnet werden kann. Eine solche Folgehaube erneuert sich aus dem Dermokalyptrogen; die Folgehaubenbildung ist direkt mit einer Zellproduktion und damit mit einem Wachstum verknüpft.

Die Übergangshaube läßt bald eine Gliederung in Kolumella und Haubenflanken erkennen. Der Bereich um die embryonale Mittellinie herum besteht aus längeren Zellreihen, deren Zellen sich fast ausschließlich quer teilen. Damit zeigt dieser Bereich bereits das typische Teilungsmuster einer Kolumella. In den Haubenflanken erscheinen schräg zur Längsachse stehende Zellreihen, die mit zunehmendem Abstand vom Wurzelzentrum breiter werden und sich längs aufspalten (Abb. 9). Diese Zellreihen entstehen ohne gemeinsame Initiale; sie sind

³ In dieser Hinsicht wurden *Geranium pratense*, *G. sanguineum* und *G. sylvaticum* untersucht. Gleiches dürfte aber für alle *Geranium*-Arten mit großem Suspensor und entsprechend umfangreicher Basis des intermediären Embryo gelten. Eine Haubenbildung, wie sie für die Dikotylen typisch ist, zeigt hingegen *Geranium lucidum* (**Abbildung 10**). Der Suspensor ist bei dieser Art vergleichsweise schwächig; im oberen Bereich ist er im Längsschnitt lediglich vierreihig. Der Mittelteil der Haube, die Kolumella, entwickelt sich aus den Zellreihen, die sich in das Innere des Suspensors fortsetzen. Die Haubenflanken entstehen allein durch perikline Teilungen des Protoderms, das basal in die Oberflächenschicht des Suspensors übergeht.

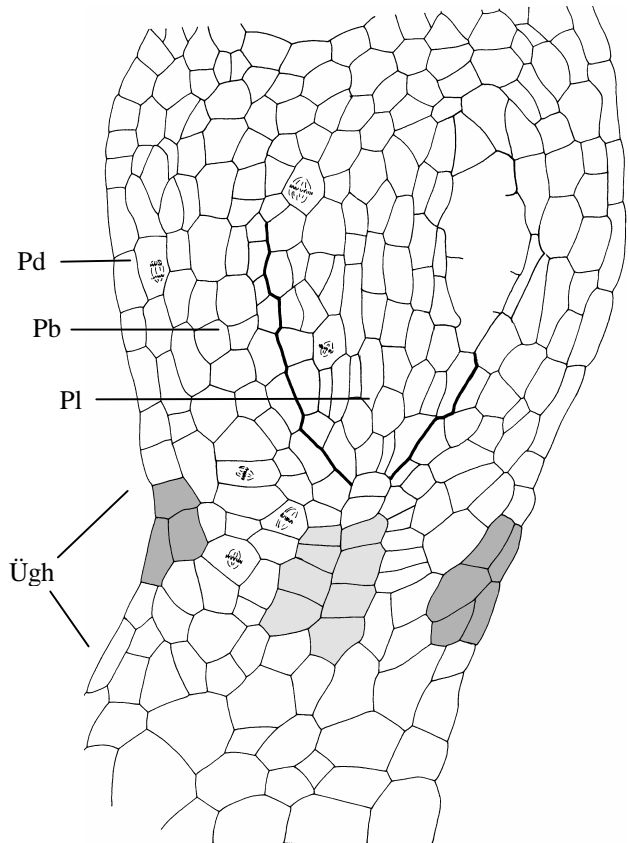
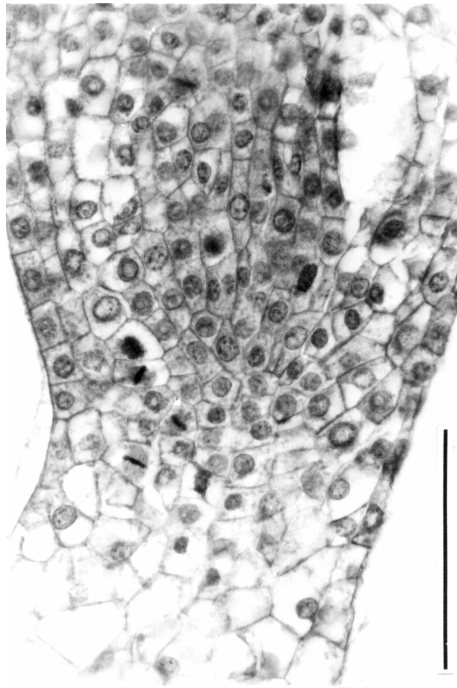


Abb. 9. Gliederung der Übergangshaube und Beteiligung des Protoderms an der Haubenbildung; *Geranium sanguineum*. • Die zentralen, ungeteilten Längsreihen der Übergangshaube sind als Kolumella hellgrau unterlegt. Die Zellfamilien, die die Beteiligung des Protoderms an der Haubenbildung anzeigen, sind dunkelgrau markiert.

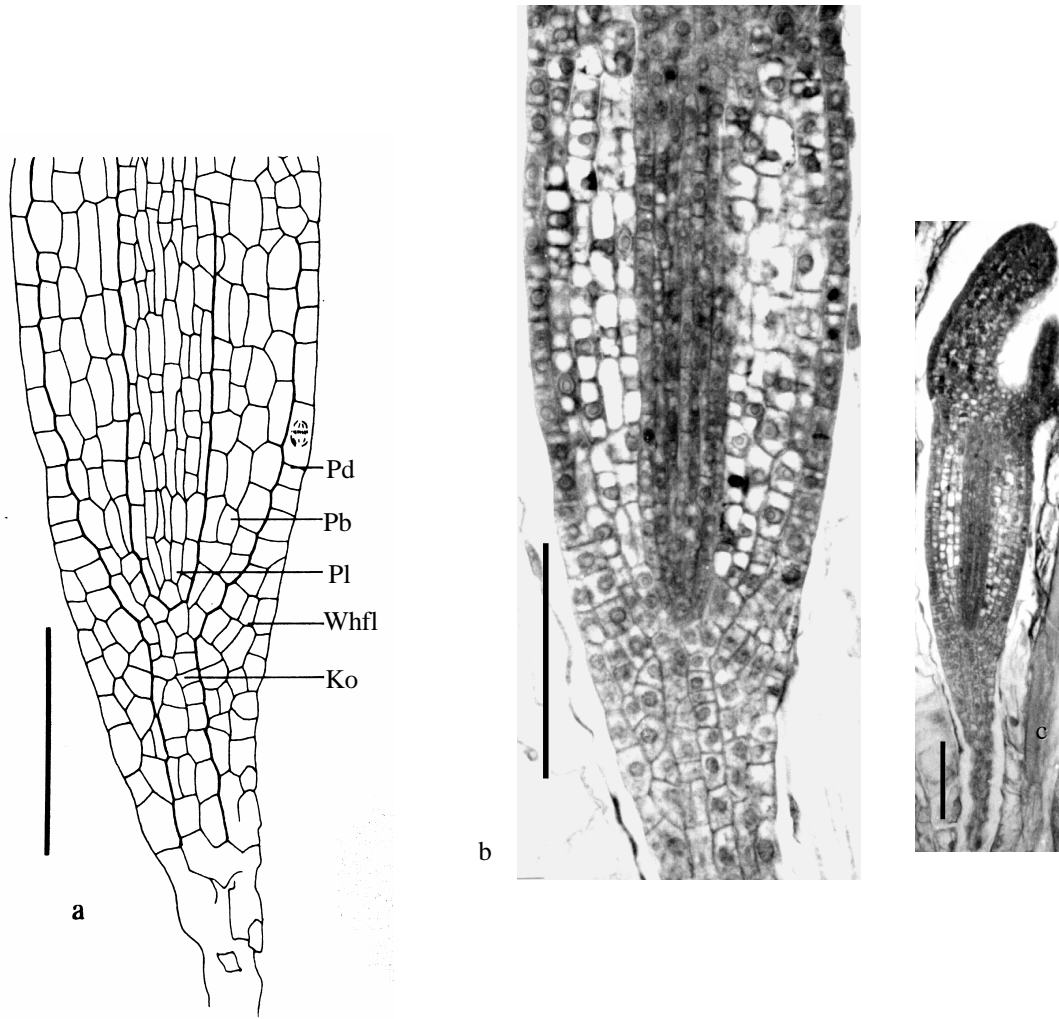


Abb. 10. Haubenbildung bei *Geranium lucidum*. • Wie die klare Reihung der aus dem Protoderm hervorgehenden Zellfamilien zeigt, entstehen die Haubenflanken bei dieser Art allein aus dem Protoderm.

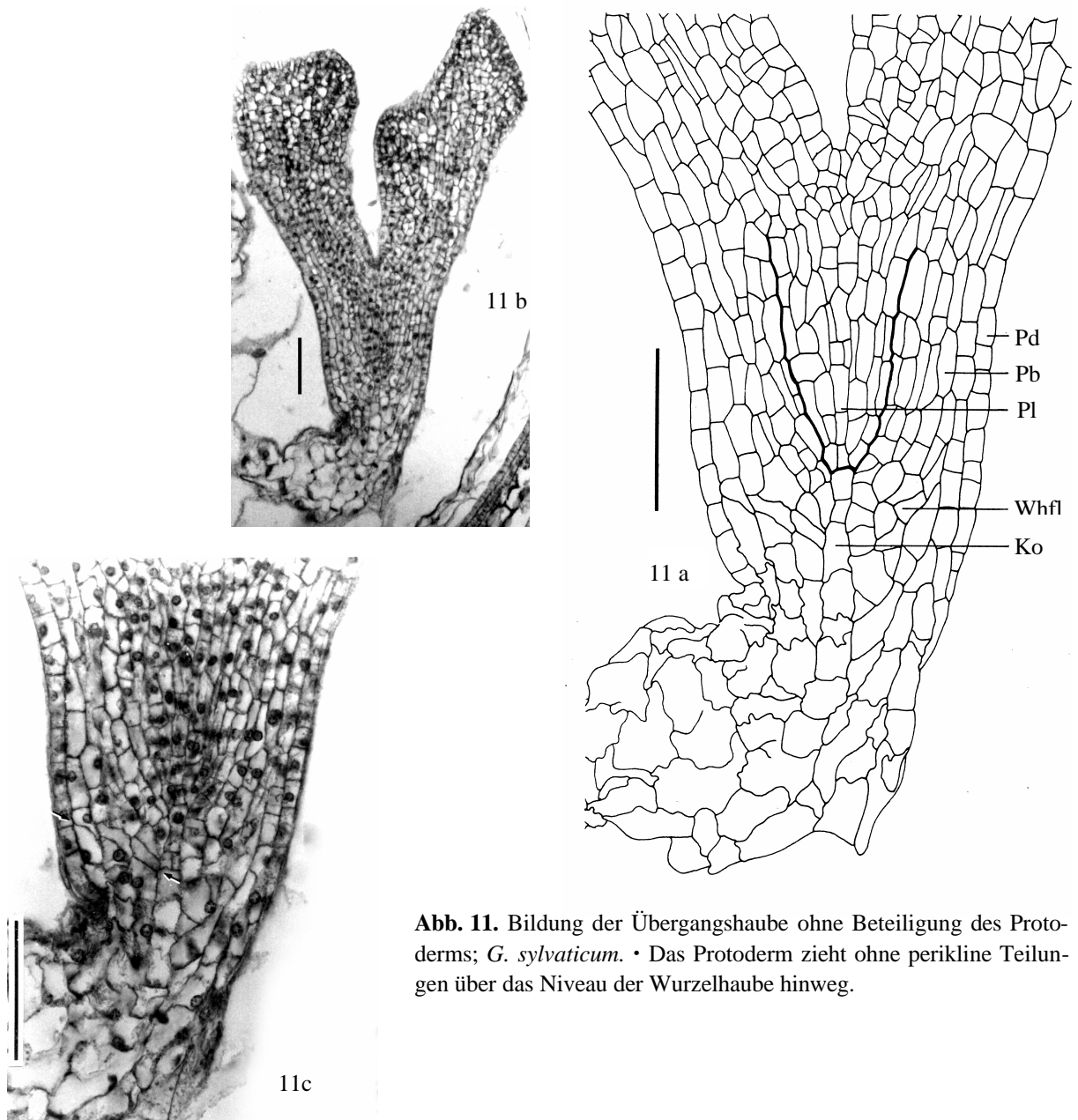


Abb. 11. Bildung der Übergangshaube ohne Beteiligung des Proto-
derms; *G. sylvaticum*. • Das Protoderm zieht ohne perikline Teilun-
gen über das Niveau der Wurzelhaube hinweg.

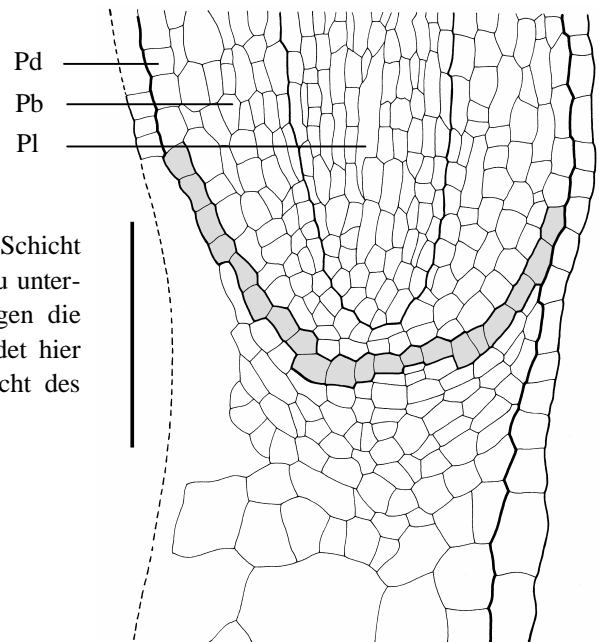


Abb. 12. Beginn der Folgehaubenbildung. • Die innere Schicht
der Übergangshaube wird zum Dermokalyptrogen (grau unter-
legt) und beginnt durch anhaltende perikline Teilungen die
Folgehaube aufzubauen. Das Dermokalyptrogen mündet hier
nicht in das Protoderm, sondern in die äußere Schicht des
Periblems.

also keine Zellfamilien,⁴ sondern lediglich Zellgenossenschaften, wie mit HANSTEIN (1870, S. 3, Fußn.) solche Einheiten genannt werden. Die Zellgenossenschaften imitieren das wachstumsbedingte Muster der Zellfamilien. Aufgrund der andersartigen Orientierung des Ausgangsmusters bleibt diese durch Überprägung erreichte Reihung weniger streng als in den Zellfamilien.

Auch bei ungestörter Symmetrie der äußeren Form sind immer wieder Unregelmäßigkeiten des Zellmusters erkennbar. So können weitgehend durchgliederte Haubenflankenbereiche mit wenig strukturierten, embryonal wirkenden Zellmustern abwechseln. Diese Unregelmäßigkeiten belegen die Entkoppelung der Musterbildung von der Substratbildung. Sie ist ein wesentliches Element der Überprägung, ist diese doch durch die Umformung bereits vorhandenen Substrats gekennzeichnet. In einer Folgehaube hingegen entsteht das Zellmuster zugleich mit der Neubildung des Substrates; dort lassen sich solche ausgeprägten Unregelmäßigkeiten der Musterbildung nicht beobachten.

Durch weitere perikline Teilungen werden die meisten Zellen der Übergangshaube schmal-abgeplattet und erreichen damit jene Form, die für den wurzelkörpernahen Bereich einer Wurzelhaube typisch ist. Schließlich konzentrieren sich die periklinen Teilungen auf die innere Schicht der Übergangshaube (**Abbildung 12**). Dies ist nicht mit einer Veränderung des meristematischen Aspekts verbunden, da die Übergangshaube insgesamt plasmareich geworden ist. Im folgenden wird die Haube nicht mehr durch die weitere Überprägung vorhandenen Materials aufgebaut, sondern durch die Neubildung von Zellen. Mit der Etablierung dieser Initialen beginnt die Produktion der Folgehaube. So bildet sich bereits vor Eintritt der Keimruhe ein umfangreicher Haubenkomplex (**Abbildung 13**). Durch die Verlängerung des Wurzelvegetationspunktes im Zuge der Wurzelreifung werden auch die Flanken der Wurzelhaube gedehnt, so daß die bislang schalenförmige Wurzelhaube die typische Spitztütenform einer ausgereiften Wurzelhaube annimmt.

Die Differenzierung des Haubenkomplexes schreitet von seiner Peripherie zum Wurzelkörper hin hin fort. Die inneren Schichten der Übergangshauben bleiben zunächst vollmeristematisch wie die der Folgehaube. Erst zu Beginn der Keimung besteht die gesamte Übergangshaube aus großen und plasmaarmen Zellen. Dann erst markiert die Grenze zwischen vollmeristematischem und differenzierten Gewebe auch die Grenze zwischen Übergangs- und Folgehaube. Bis dahin zeigt sich die Grenze zwischen beiden Haubenanteilen nur in einem Wechsel des Zellmusters, der die unterschiedliche Entstehungsweise der beiden Anteile widerspiegelt: Die Folgehaube entwickelt sich aus einer einzigen Initialenschicht, dem Dermokalyptrogen. Dementsprechend besteht sie aus radialen Zellreihen, die die ganze Folgehaube vom Dermokalyptrogen bis zur Peripherie durchziehen. Nicht immer sind diese Reihen jedoch auch deutlich zu sehen. In der Übergangshaube, die sich durch Überprägung aus einem bestehenden Zellmuster entwickelt, lassen sich höchstens kurze Zellfamilien erkennen; das

⁴ Der Begriff Zellfamilie bedeutet, daß alle Zellen einer einzigen Initialen entstammen; diese sitzt meist an einem Ende der Zellfamilie. Gemeint ist der unmittelbare Zusammenhang dieser Zellen, der sich in einer gemeinsamen Außenkontur niederschlägt. Allzuweit darf dieser Begriff jedoch nicht gefaßt werden, da sich letztlich alle Zellen auf eine einzige Zelle, die Zygote, zurückverfolgen lassen.

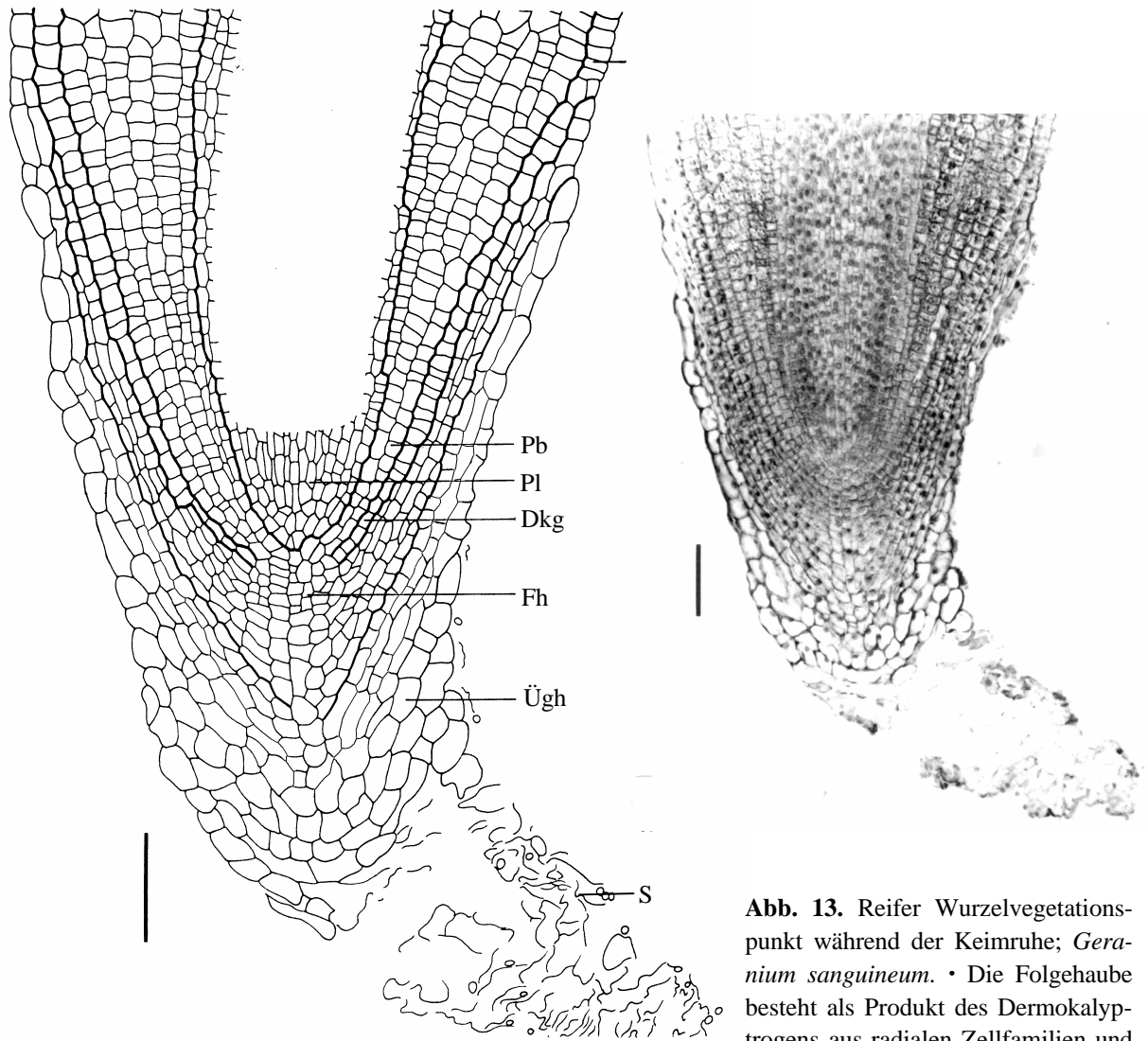
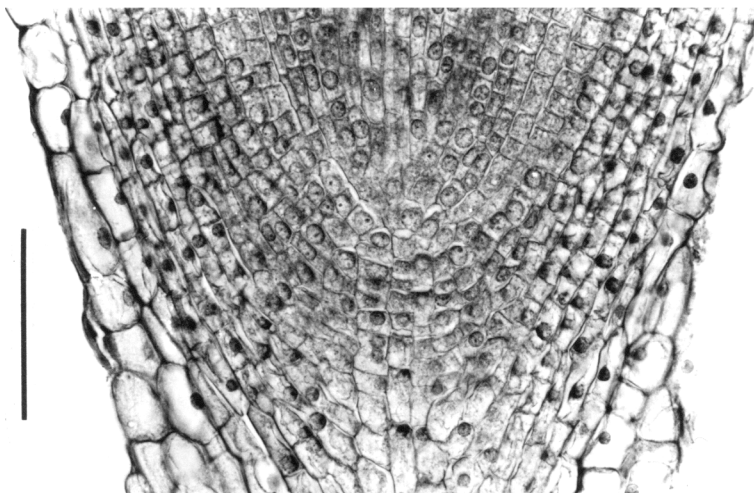


Abb. 13. Reifer Wurzelvegetationspunkt während der Keimruhe; *Geranium sanguineum*. • Die Folgehaube besteht als Produkt des Dermokalyptrons aus radialen Zellfamilien und setzt sich so gegen die Übergangshaube ab. Die Grenze beider Haubenanteile wird im Sprung des Zellmusters erkennbar und ist in der Zeichnung mit dicker Linie markiert.



Zellmuster erscheint weniger geordnet. Dort, wo die Mehrzahl der radialen Zellreihen endet, befindet sich die Grenze zwischen beiden Haubenanteilen.

Der Spitze der Übergangshaube sitzt ein stark degeneriertes Gebilde an, dessen ehemals zelluläre Struktur sich kaum noch erkennen läßt. Genauso wenig wie sich in den früheren Phasen der Radikulagenese eine zellgenaue Grenze zwischen Übergangshaube und Suspensor festlegen läßt, kann auch jetzt nicht entschieden werden, ob es sich hierbei allein um den Suspensor handelt, oder ob nicht auch die Peripherie der Übergangshaube darin enthalten ist.

Auch im Wurzelkörper sind Übergangs- und Folgeformen der Gewebe zu fordern: Der Wurzelkörper entsteht wie die Wurzelhaube durch Überprägung bereits bestehenden Gewebes, und erst später beginnt das initialengebundene Wachstum, das in der wachsenden Wurzel die Gewebebildung weiterführt. Dieses Wachstum unterscheidet sich jedoch wesentlich von dem der Folgehaube: In der Folgehaube sind die Teilungen auf eine einzige Schicht konzentriert. Eine Zellreihe entsteht durch die fortlaufenden Teilungen der inneren Zelle; die Tochterzellen teilen sich höchstens noch in antikliner Richtung. Im reifen Wurzelkörper finden die Zellteilungen in einem viel größeren Bereich statt (CLOWES 1959; ESAU 1969, S. 367). Die Gewebe des Wurzelkörpers bestehen also nie aus durchlaufenden Zellfamilien, sondern stets aus einer Abfolge von Zellfamilien; unterschiedlich ist nur die Herkunft der Ausgangszellen dieser Zellfamilien. In den Übergangsgeweben sind dies die Zellen, die an Ort und Stelle bereits vorhanden waren; in den Folgegeweben werden sie von den jeweiligen Initialen geliefert. Der Wechsel von der Überprägung zum initialengebundenen Wachstum führt daher im Wurzelkörper zu keinen deutlichen Veränderungen im Zellmuster. Da zudem der durch Überprägung entstandene Teil des Wurzelkörpers erhalten bleibt als Basis der Wurzel und Verbindung zum Hypokotyl, also nicht wie die Übergangshaube abgestoßen wird, sind die Übergangs- und Folgeformen der Gewebe im Wurzelkörper nicht voneinander zu unterscheiden.

Die zentralen Zellreihen der Haube und die Zellen an der Spitze des Periblems bilden zwei deutlich zu unterscheidende Populationen. Der Vegetationspunkt gleicht darin dem geschlossenen Typ (v. GUTTENBERG 1968). Einige Zellen im Zentrum des Periblems stehen in direkter Verlängerung der Kolumellareihen. Das Zellmuster ähnelt damit bereits partiell dem eines offenen Wurzelvegetationspunktes, bei dem Periblem und Kolumella gemeinsame Initialen besitzen (v. GUTTENBERG 1968). Die künftigen Initialen sind jedoch noch nicht aktiv: Die Teilungsmuster in direkter Nachbarschaft lassen sich nicht mit einem gesteigertem Längswachstum in Einklang bringen. Hier findet vielmehr eine Angleichung der Zellformen statt; das spätere funktionsbedingte Zellmuster wird nur vorweggenommen. Noch ist allein jene Kolumella zu sehen, die sich aus den Teilungen des Dermokalyptrogens vor der Spitze des Periblems entwickelt hat; v. GUTTENBERG bezeichnet sie als primäre Kolumella (1968, S. 28).

Später entsteht durch Querteilungen der jetzigen Peribleminitialen die sekundäre Kolumella, welche die primäre Kolumella vor sich herschiebt – genauso wie zuvor die Übergangshaube von der Folgehaube verdrängt wurde. Die Abfolge der Kolumella-Generationen spiegelt sich im Zellmuster wider. Da sich aber die Initialen zuvor durch Überprägung an die bestehenden Kolumellareihen in unterschiedlichem Maß angleichen können, kann diese

Musteränderung gering sein und läßt sich dann nur an Sprüngen innerhalb einzelner Reihen der Kolumella erkennen. (vgl. Abb. 14)

Während der Keimung lockert sich der Zellverband im Übergangsbereich beider Haubengenerationen; der Kontakt zwischen der Übergangshaube und dem Protoderm bleibt jedoch erhalten, so daß die Flanken der Übergangshaube mit dem Wurzelkörper fest verbunden bleiben. Die Übergangshaube wird daher von der wachsenden Wurzelspitze aufgerissen und klappdeckelartig beiseite geschoben (**Abbildung 14**). Zusammen mit der Übergangshaube verliert die Radikula auch den Suspensor – und damit auch den Beweis ihrer endogenen Anlegung. Die Abstoßung der Übergangshaube allein ist dagegen kein Indiz für die endogene Natur der Radikula: Die Übergangshaube ist ein Element des Wurzelvegetationspunktes, kein Überrest des tragenden Gewebes. Die Radikula liegt also schon im Bereich der Haubenflanken frei; hier fehlt eine Umhüllung durch nicht überprägte und damit wurzelfremde Anteile des Gesamtembryos.⁵ Nur wenn das Protoderm an der Bildung der Übergangshaube nicht beteiligt war, kann dessen Verlust im Rahmen der Abstoßung der Übergangshaube als Freibrechen der Radikula gedeutet werden. In den maßgeblichen, fortgeschrittenen Entwicklungsstadien lassen sich solche Details der Übergangshaubengnese jedoch nicht mehr erkennen.

1.1.3 Die Grenze zwischen Radikula und Hypokotyl

Im Embryo entwickeln sich Radikula und Hypokotyl als vollkommene Einheit; ein basales Ende der Radikula läßt sich nicht erkennen (vgl. NOLL 1935). Nur der Bereich, in dem die Zellreihen sich bogenförmig zusammenneigen und damit von der Längsreihung des basalen Embryoendes abweichen, läßt sich als Radikula ansprechen. Das ist aber gleichzeitig der Teil, der von der Wurzelhaube bedeckt wird, und das ist nicht mehr als der Wurzelvegetationspunkt⁶. Ein eventuell vorhandener zylindrischer Anteil der Radikula, der sich an den Wurzelvegetationspunkt anschließt, läßt sich so nicht erkennen.

Am Keimling markiert die beiseitegeschobene Übergangshaube den Übergang zwischen Epidermis und Rhizodermis (**Abbildung 15**). Diese Grenze der Gewebe wird oft mit der Grenze der Organe • Hypokotyl und Radikula • gleichgesetzt (vgl. FLAHAULT 1877, VAN TIEGHEM 1891, HACCUS & TROLL 1961). Hierbei ist jedoch die besondere Entstehungsweise der Rhizodermis zu bedenken: Sie entwickelt sich nicht wie die Epidermis aus dem Protoderm, sondern entsteht im Innern des Wurzelvegetationspunktes; bei den Dikotylen gemeinsam mit der Wurzelhaube aus dem Dermokalyptrogen. Die Rhizodermis ist also keine primäre Oberfläche: Sie wird erst exponiert, wenn die bedeckenden Haubenflankenanteile abschilfern (HAGEMANN 1984, S. 263; JURZITZA 1987, S. 40). Das Auftreten der Rhizodermis ist damit an die Wurzelhaube gekoppelt: Dort, wo keine Haube war, kann keine Rhizodermis sein (vgl.

⁵ Bei den Gymnospermen besteht eine solche Umhüllung aus der Wurzelkalotte, die aus dem Suspensormeristem hervorgeht (SIEGERT 1989, SCHNECKENBURGER 1989).

⁶ Als Wurzelvegetationspunkt wird in Übereinstimmung mit TROLL (1973, S. 388) der Bereich des Apikalmeristems bezeichnet, der von der Wurzelhaube umgeben ist. Er umfaßt damit späterhin die Zone der stärksten Teilung, nicht aber der Streckung und der Differenzierung. In dieser Fassung entspricht der Ausdruck dem Begriff des Apikalmeristems im engeren Sinne bzw. dem des Protomeristems (ESAU 1969, S. 65).

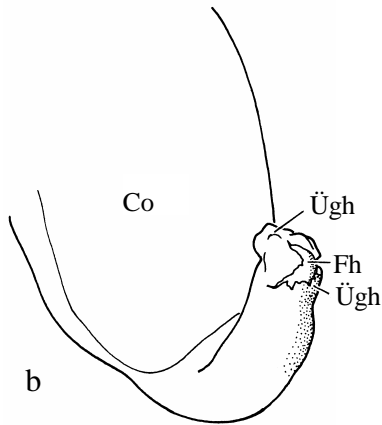
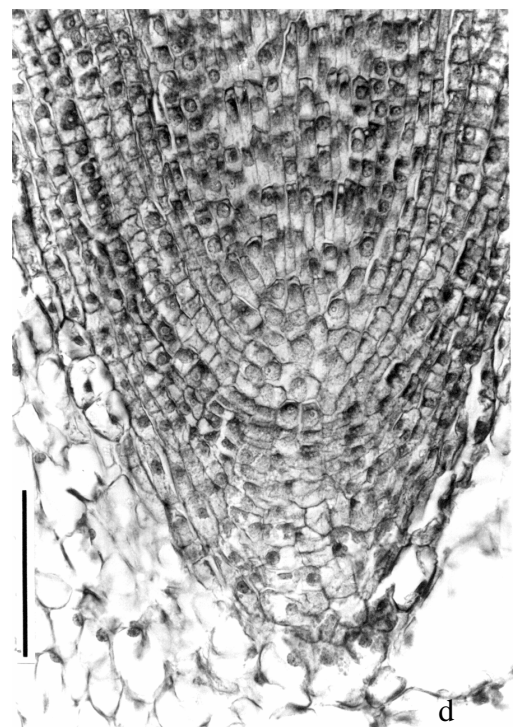
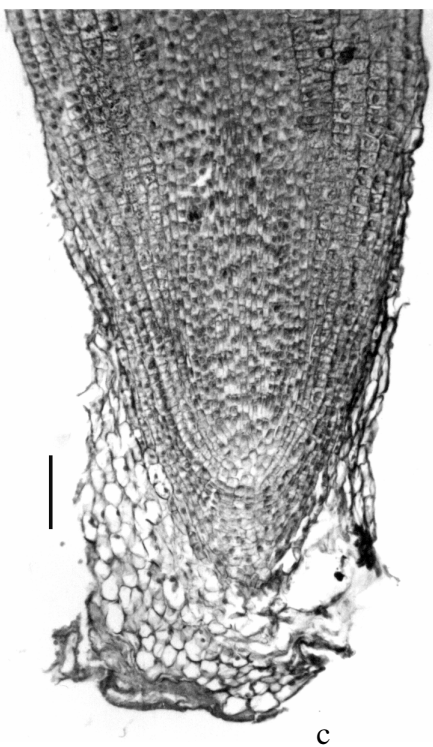
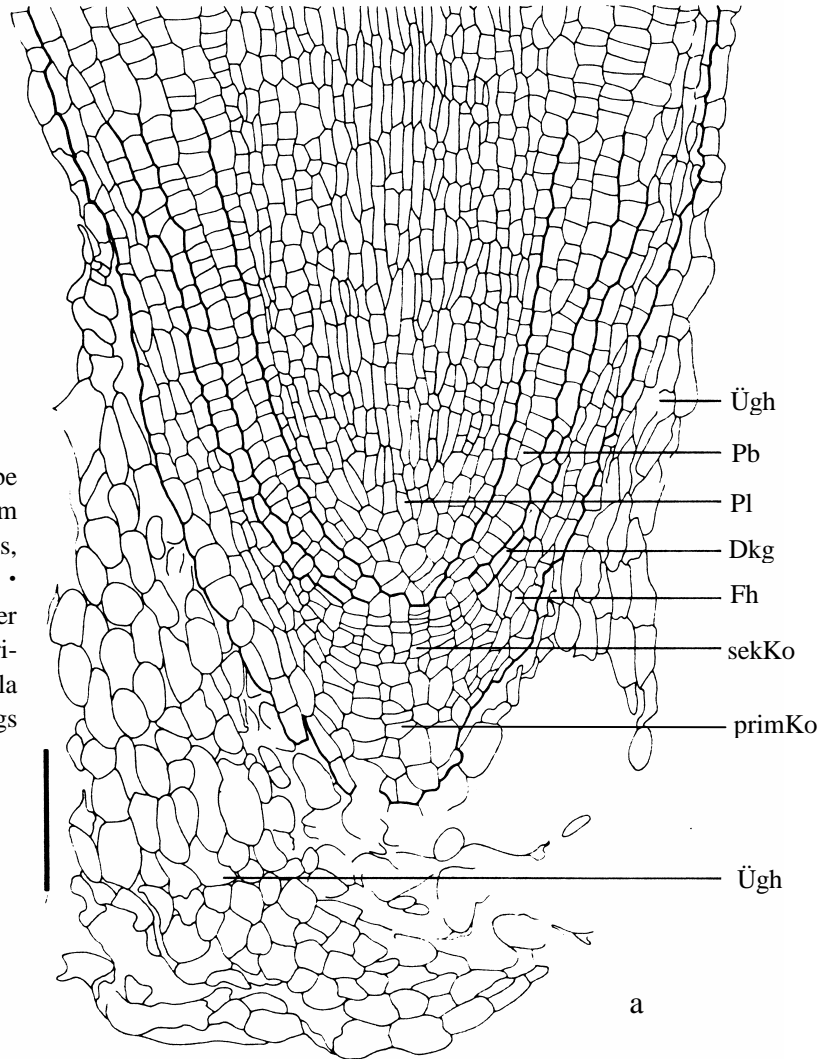


Abb. 14. Verlust der Übergangshaube während der Keimung., Übergang zum offenen Typ des Vegetationspunktes, Bildung der sekundären Kolumella • Fig. a: Ein Bruch in der Abfolge der Zellreihen zeigt den Übergang von primärer (primKo) zu sekundärer Kolumella (sekKo). Fig b: Ansicht des Keimlings vor der Präparation.



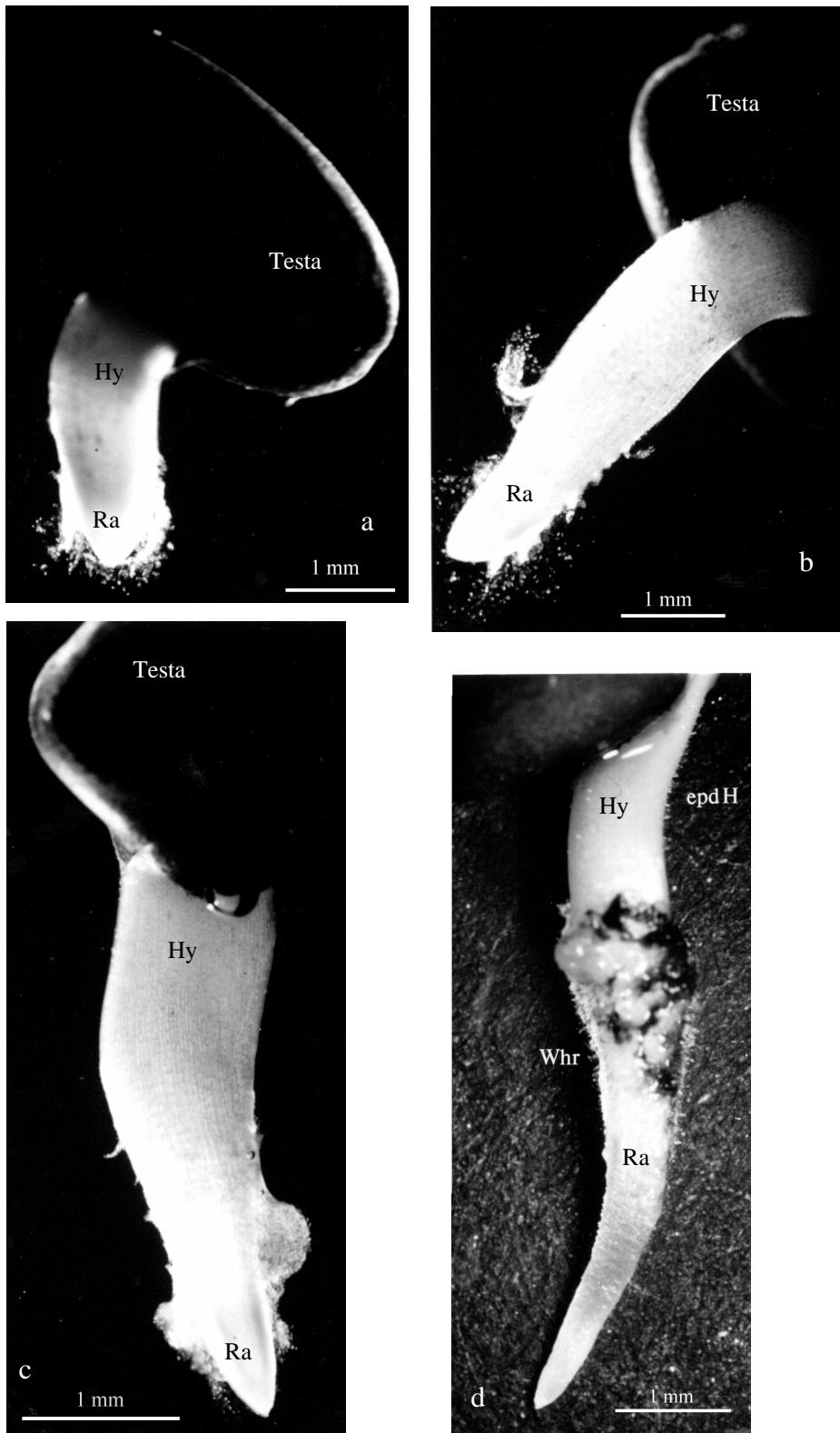


Abb. 15. Keimung und Abstoßen der Übergangshaube; aus der Testa hervorbrechende Radikula mit Hypokotyl.
 • Die Übergangshaube kann sich während der Keimung bis auf die Flanken auflösen (Fig. a und b) oder als kompakter Körper beiseite geschoben werden und so die Grenze zwischen Hypokotyl und Radikula markieren (Fig. c und d) Die Behaarung besteht am Hypokotyl aus epidermalen Haaren (epdH), an der Radikula aus Wurzelhaaren (Whr).

aber HACCIIUS 1953 zu *Podophyllum Emondi*). Die Grenze zwischen Hypokotyl und Radikula wird bei Beurteilung des Abschlußgewebes daher zwangsläufig mit der Position des Haubenes zu Beginn des Radikulawachstums gleichgesetzt. Diese Haubengrenze muß aber nicht mit der Organgrenze identisch sein. So reicht sie bei *Eranthis hiemalis* weit an der Kotyledonarscheide hinauf (HACCIIUS 1953); es „... besteht jedoch kein Zweifel darüber, daß die Primärwurzel nicht mit einem Teil der Kotyledonarscheide identisch ist“ (HACCIIUS & TROLL 1961, S. 142). Andererseits kann auch die Wurzelhaube nur einen Teil der Radikula bedecken (vgl. *Impatiens walleriana*).⁷ Die Radikula ist ja nicht allein das Produkt ihrer Initialen; sie entsteht im wesentlichen durch Überprägung. So könnten auch Bereiche des Embryos zur Radikula werden, die bereits jenseits der Wurzelhaube, zum Hypokotyl hin, liegen. Das Abschlußgewebe dieses Anteils der Radikula entwickelte sich aus dem Protoderm und wäre dann der Epidermis zuzurechnen.⁸

WEINHOLD (1967) hält die Umlagerung des Gefäßsystems für das maßgebliche Unterscheidungskriterium zwischen Radikula und Hypokotyl. Dieses Kriterium ist bei den *Geranium*-Arten jedoch nicht anwendbar: Eine sproßtypische Anordnung in distinkten Leitbündeln wird erst im Kotyledonarknoten mit der Aufspaltung in die Leitbündel der Kotyledonarstiele erreicht. Der Wechsel von der wurzeltypischen Leitgewebestruktur zur Anordnung des Kotyledonarknotens beansprucht die obere Hälfte des Epidermis-tragenden Bereiches. Darunter findet sich die wurzeltypische Konfiguration des Zentralzylinders: Das Perikambium ist großzellig und hebt sich deutlich von dem kleinzelligen Zentralzylinderparenchym ab. Auf dem Weg zum Kotyledonarknoten wird zunächst das Perikambium vielzellig und zeigt keine klare Schichtung mehr; die inneren Perikambiumzellen sind kleiner und vermitteln so zum Zentralzylinderparenchym: Das Perikambium läßt sich kaum mehr als gesondertes Gewebe erkennen. Der Durchmesser des Zentralzylinders nimmt zu und die Xylempole rücken in den Zentralzylinder ein; ihr Abstand zueinander bleibt unverändert. Weiter oben verläuft die Differenzierung des Metaxylems nicht mehr so streng zentripetal, wie es dem exarchen Xylem der Wurzel entspricht. Es werden immer mehr Metaxylemelemente zu beiden Seiten der ursprünglich einschichtigen Xylemplatte gebildet. Dann werden in der Mitte des Zentralzylinders keine Xylemelemente mehr differenziert, wodurch an dieser Stelle Markparenchym erhalten bleibt und zwei getrennte Xylemkomplexe entstehen. Noch weiter oben werden die Metaxylemelemente bevorzugt seitlich vom Protoxylem differenziert, so daß die bekannten doppelten Leitbündel (ESAU 1969, S. 385) der Kotyledonarstiele entstehen. Bei den Umlagerungen des Gefäßsystem gibt es bei *Geranium pratense* also keineswegs „charakteristische

⁷ Auch an der Basis der sekundären Wurzeln findet sich ein Bereich unterschiedlicher Länge, der nie von der Wurzelhaube bedeckt war, zweifelsohne aber der Seitenwurzel zuzurechnen ist.

⁸ Epidermis ist dieses Gewebe aufgrund der Herkunft aus dem Protoderm und dem Fehlen der Wurzelhaare, eines Merkmals, das untrennbar mit einer endogenen Entstehung des Gewebes verbunden ist (vgl. die Myzotrichen bei *Impatiens walleriana*).

und scharf lokalisierbare Veränderungen“ (WEINHOLD 1967, S. 444); eine exakte Grenze zwischen Radikula und Hypokotyl läßt sich anhand des Gefäßsystems nicht ziehen.⁹

Außer durch ihr Abschlußgewebe unterscheiden sich beide Organe jedoch auch im Ablauf des Streckungswachstums. Diese Streckung erfaßt den Keimling nicht gleichmäßig; es lassen sich schon sehr früh organotypische Wachstumsverteilungen beobachten. Bekanntlich „ist das Längenwachstum der Wurzel ein ausgesprochenes Spitzenwachstum. Ausnahmen von dieser Regel sind überhaupt nicht bekannt“ (TROLL 1943, S. 2028). Das Hypokotyl dagegen streckt sich auf ganzer Länge, eine bevorzugte Wachstumszone ist nicht auszumachen.¹⁰

Um diese Streckungsvorgänge verfolgen zu können, wurden Keimlinge verschiedenen Alters in Anlehnung an die Methode von SACHS (1873) von der Wurzelhaube bis zu den Kotyledonen in gleichmäßigem Abstand, durchschnittlich 0,7 mm, mit Tuschefpunkten markiert.¹¹ Die Veränderung des Punkteabstandes und die mitunter zu beobachtende Verformung der Punkte gibt dann Auskunft über die Verteilung des Wachstums (**Abbildung 16**):

Die zwischen den Wurzelhaaren aufgetragenen Tuschefpunkte behalten im Lauf der weiteren Entwicklung ihren Abstand untereinander bei. Dieser Teil der Wurzel verlängert sich somit nicht mehr. Zwischen der Wurzelhaube und der Wurzelhaarregion aufgetragene Punkte werden in die Länge gezogen. Die Streckungszone der Radikula ist zum Zeitpunkt der Markierung etwa 2 bis 2,5 mm lang und damit deutlich kürzer als in erwachsenen Wurzeln. Tuscheflecke auf der Wurzelhaube werden von der wachsenden Wurzel vorangeschoben, ohne daß sich ihre Form oder ihre Lage zueinander ändert. Da sie das Gewebe versteifen, verhindern sie das allmähliche Abschilfern der Haubenoberfläche und bleiben lange erhalten. Die Markierungen auf der Epidermis zeigen ein unterschiedliches Verhalten in Abhängigkeit von der Entfernung zur Rhizodermis. Punkte, die bis zu etwa 1,5 mm von der Rhizodermis entfernt aufgebracht wurden, verändern ihre Lage nicht mehr; hier ist die Streckung zum Zeitpunkt der Markierung bereits abgeschlossen. Die weiter zum Sproßvegetationspunkt gelegenen Punkte entfernen sich dagegen von der Rhizodermis und auch voneinander. Wie in der Streckungszone der Radikula werden auch hier die Punkte in die Länge gezogen. Im Gegensatz zur Wurzel betrifft dies hier alle Markierungen, außer den ein oder zwei Punkten in

⁹ Bei *Ranunculus arvensis* ist nach WEINHOLD (1967) das Leitgewebe ebenfalls bis auf Höhe des Kotyledonarknotens wurzelähnlich. Nach der Systematik der Autorin besteht daher das „morphologische Hypokotyl“ (der Epidermis-gedekte Bereich zwischen Radikula und Kotyledonarknoten) allein aus dem „anatomischen Wurzelhals“. Ein „anatomisches Hypokotyl“ (mit kollateralen Leitbündeln) fehlt dann. Die Aufgliederung des Organs je nach betrachtetem Abgrenzungskriterium (das Oberflächengewebe für eine morphologische Fassung, das Leitgewebe für eine anatomische Fassung) ist jedoch kaum mehr als eine Beschreibung und erscheint für die anstehende Problematik wenig hilfreich.

¹⁰ Diese Unterschiede des Wachstumsmusters äußern sich auch in der Art der reizabhängigen Krümmung von Radikula und Hypokotyl. Während in der Wurzel eine Änderung der Wachstumsrichtung ausschließlich im Spitzenbereich erfolgt, kann im Hypokotyl eine Krümmung – die wohl immer durch seitenunterschiedliches Zellwachstum bewirkt wird – das ganze Organ bis hin zur Radikula durchlaufen (ZIEGLER 1991, S. 451).

¹¹ Eine direkte, mikroskopische Beobachtung der Zellverlängerung, wie sie BRUMFIELD (1942) an der Rhizodermis der Radikula von *Phleum pratense* durchführte, ist für diese Problemstellung aufgrund der großen zu kontrollierenden Länge zu aufwendig. Besonders die hier nötige Markierung der Zellen im mikroskopischen Maßstab erscheint problematisch.

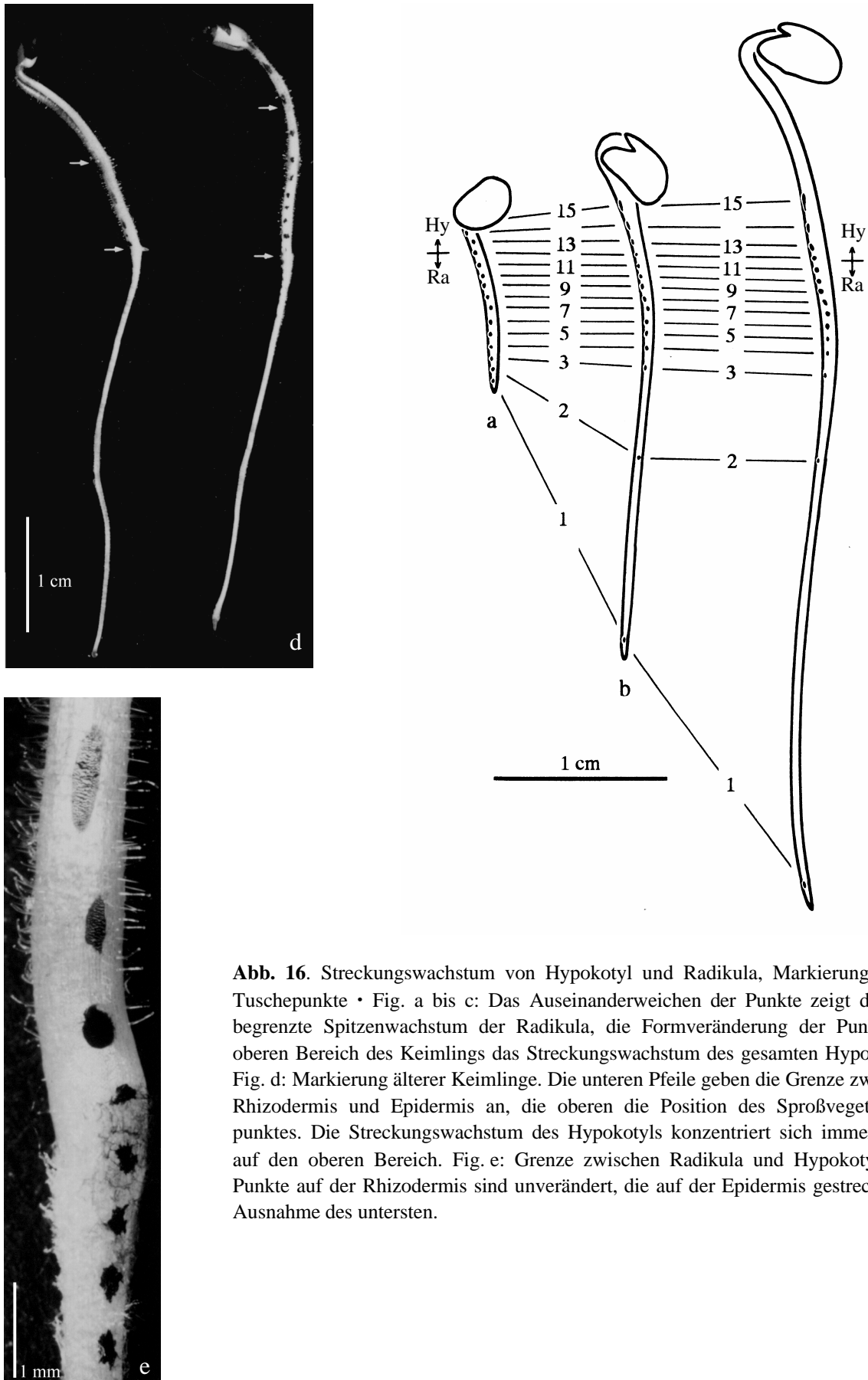


Abb. 16. Streckungswachstum von Hypokotyl und Radikula, Markierung durch Tuschepunkte • Fig. a bis c: Das Auseinanderweichen der Punkte zeigt das eng begrenzte Spitzenwachstum der Radikula, die Formveränderung der Punkte im oberen Bereich des Keimlings das Streckungswachstum des gesamten Hypokotyls. Fig. d: Markierung älterer Keimlinge. Die unteren Pfeile geben die Grenze zwischen Rhizodermis und Epidermis an, die oberen die Position des Sproßvegetationspunktes. Die Streckungswachstum des Hypokotyls konzentriert sich immer mehr auf den oberen Bereich. Fig. e: Grenze zwischen Radikula und Hypokotyl. Die Punkte auf der Rhizodermis sind unverändert, die auf der Epidermis gestreckt, mit Ausnahme des untersten.

Nähe der Rhizodermis. Diese Streckungszone ist also wesentlich länger als die der Wurzel. Das Wachstum des Hypokotyls leitet somit zu den langen Streckungszonen der Sprosse über. Sehr bald erscheint oberhalb der letzten Markierung weiteres Gewebe, von dem das weitere Wachstum ausgeht. Die Streckung konzentriert sich immer mehr auf diesen apikalen Bereich und ist im markierten Hypokotylabschnitt bald abgeschlossen.

Die Streckung beginnt in beiden Organen im basalen Bereich; die Streckungszonen wandern jeweils nach apikal fort. Sehr bald existieren zwei getrennte Streckungszonen, die sich immer weiter entfernen: die der Radikula und die des Hypokotyls. Der Bereich des Keimlings, an dem die Streckung zuerst abgeschlossen ist, ist demnach die gemeinsame Basis von Hypokotyl und Radikula. Auch wenn der untere epidermisgedeckte Bereich hinsichtlich der Anatomie des Zentralzylinders der Radikula gleicht, weist ihn der Ablauf des Streckungswachstum als Teil des Hypokotyls aus: Das Streckungswachstum hält viel länger an als in der Wurzel, die Streckungszone ist breiter und wandert nicht in Richtung der Wurzelspitze, sondern zum Kotyledonarknoten hin aus. Der Ablauf des Streckungswachstums zeigt also eine Umgrenzung der Radikula auf, die der Verteilung des Abschlußgewebes entspricht.

Für eine zellgenaue Festlegung der Radikulagrenze ist diese Methode jedoch zu ungenau: Der erste Millimeter des epidermisgedeckten Bereichs ist sehr früh vollständig gestreckt; zudem ermöglicht die grobe Markierung in diesem kleinen Bereich keine ausreichende Differenzierung des Streckungswachstums. Dieser erste Millimeter könnte also der Radikula angehören. Vor Beginn des Streckungswachstums mißt dieser Bereich jedoch nicht mehr als 0,1 mm; der Vegetationspunkt selber ist zu diesem Zeitpunkt bereits sechsmal länger. Der Fehler bleibt also klein, wenn im Embryo die Radikula mit ihrem Vegetationspunkt gleichgesetzt wird, und ein vielleicht vorhandener zylindrischer Teil der Radikula oberhalb des Vegetationspunktes vernachlässigt wird.

1.2 Die sekundären Wurzeln

Zusätzlich zur Radikula, die nach der Keimung als Primärwurzel bezeichnet wird, werden später noch weitere Wurzeln angelegt; sie werden unter dem Begriff sekundäre Wurzeln zusammengefaßt: An der Primärwurzel und an den sproßbürtigen Wurzeln entstehen Seitenwurzeln, an den Seitenwurzeln entstehen Seitenwurzeln zweiter Ordnung u.s.w. Am Hypokotyl entwickeln sich ebenfalls Wurzeln. Die Unterschiede der Wurzelgenese zwischen diesen hypokotylbürtigen Wurzeln und den Seitenwurzeln sind gering, und Hypokotyl und Radikula sind sich anatomisch sehr ähnlich, so daß die Besprechung der hypokotylbürtigen Wurzeln in die der Seitenwurzeln einfließen.

Auch nach Beginn des sekundären Dickenwachstums entstehen weitere sekundäre Wurzeln am ausdauernden Teil des Achsen- und Wurzelsystems; sie werden im Abschnitt 1.2.2 behandelt.

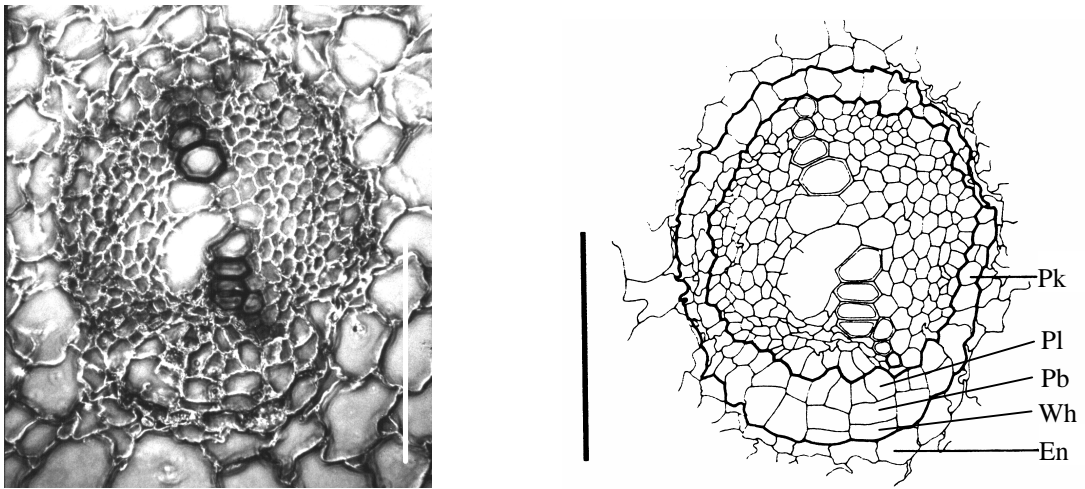


Abb. 17. Primordiogenese bei einschichtigem Perikambium. • Die dritte Schicht des Primordiums, das Substrat der Wurzelhaube und des Protoderms, entsteht durch die beginnende zweite tangentielle Teilungsserie des Perikambiums.

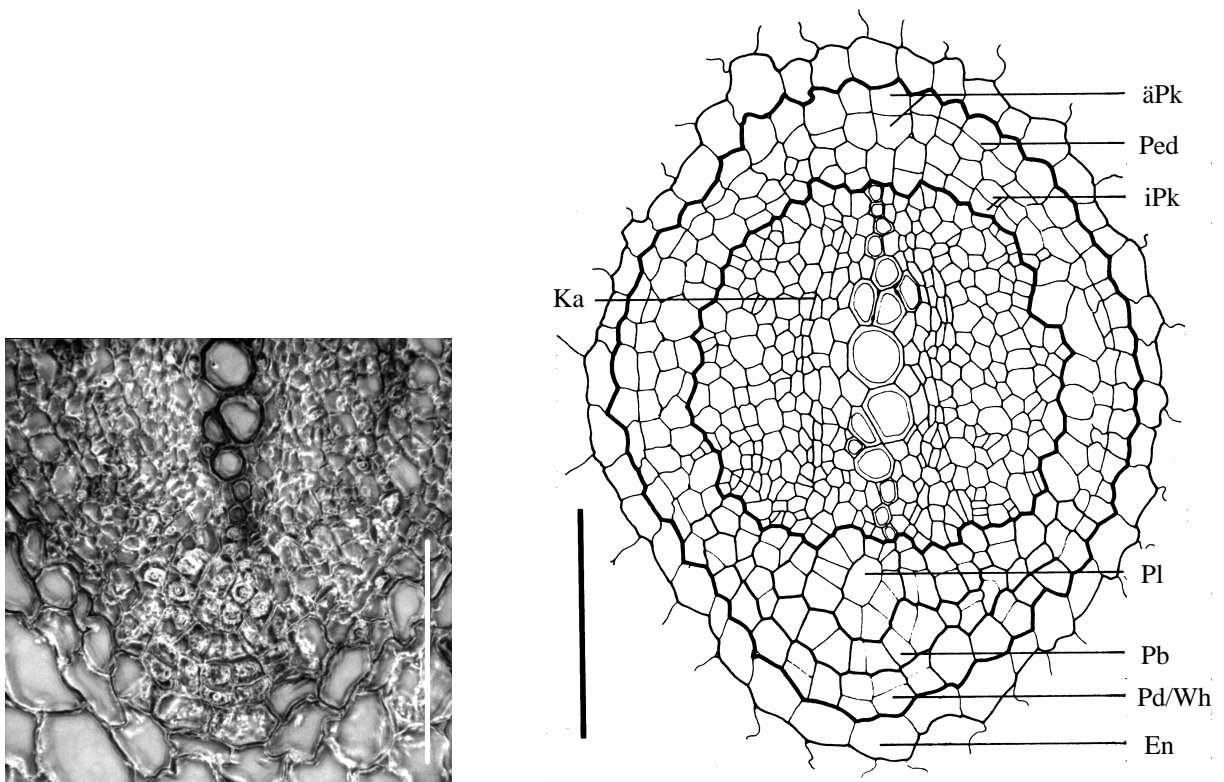


Abb. 18. Primordiogenese in zweischichtigem Substrat. • Die dritte Schicht, aus der Protoderm und Wurzelhaube entstehen (Pd/Wh), geht auf die erste tangentielle Teilungsserie der äußeren Perikambiumschicht zurück. In der Wurzel beginnt das sekundäre Dickenwachstum mit der Bildung des Kambiums (Ka); das Periderm (Ped) wird durch tangentielle Teilungen der äußeren Perikambiumschicht gebildet, die unabhängig von der Primordiogenese stattfinden.

1.2.1 Die Wurzelbildung vor Beginn des sekundären Dickenwachstums

Die Anlegung der sekundären Wurzeln ist trotz aller Übereinstimmungen wesentlich variabler als die der Radikula. Die Seitenwurzeln werden im Gegensatz zu den hypokotylbürtigen Wurzeln zwar prinzipiell akropetal angelegt, diese Anlegungsfolge wird später jedoch von zusätzlich gebildeten Wurzeln häufig durchbrochen. Auch ihre Stellung zum tragenden Organ ist nicht konstant, so daß keine deutlichen Rhizostichen entstehen¹²: Die Deviation, die Abweichung der Medianebene der Seitenwurzel von der Xylemebene der tragenden Wurzel, schwankt zwischen 35 und 45° bei den Primordien akropetaler Anlegungsfolge und kann bei den später dazwischen angelegten Primordien sogar auf 10° zurückgehen. Im Gegensatz zu manchen anderen Arten (vgl. MALLORY et al. 1970) sind die Seitenwurzeln der Geranium-Arten in keinem bestimmten Muster auf die beiden Xylempole der tragenden Wurzel verteilt. Bekanntlich wird die Anlegung der Seitenwurzeln darüber hinaus stark von Umgebungseinflüssen bestimmt (vgl. TORREY 1986, S. 43). Schon damit lassen sich die Seitenwurzeln als ein Typ der sekundären Wurzeln gegen die Radikula abgrenzen: Die Radikula ist ein fester Bestandteil des Embryos: sie wird immer, zu einer bestimmten Zeit und an einem festen Ort angelegt.¹³

Die Bildung der Seitenwurzeln erfolgt in so großer Entfernung von der Wurzelspitze, daß am Ort der Seitenwurzelbildung kein embryonales Gewebe mehr vorhanden ist (MCCULLY 1975, S. 106). Anders als die Bildung der Radikula beginnt die Bildung der Seitenwurzeln daher mit einer Remeristematisierung. Sie betrifft ein längsovales Gewebeareal¹⁴ im Perikambium und in der Endodermis. Durch wiederholte Querteilungen wird die zuvor erreichte Länge der Perikambiumzellen auf etwa ein Zehntel verkürzt (vgl. auch CASERO, CASIMIRO & LLORET 1996); der Plasmagehalt nimmt zu und die großen Zentralvakuolen verschwinden: Die Zellen werden vollmeristematisch und annähernd isodiametrisch. Auch die Endodermiszellen werden durch Querteilungen kürzer, besitzen aber weiterhin große Vakuolen.¹⁵ Die remeristematisierten Perikambiumzellen beginnen sich bald radial zu strecken und das erste Mal periklin zu teilen. Das Zentrum des Primordiums wächst schneller als dessen Peripherie: es entsteht die bekannte höckerförmige Auswölbung. Dort beginnen auch die weiteren Teilungen (**Abbildung 17**): Die Zellen der äußeren Schicht teilen sich nochmals periklin, die der inneren Schicht antiklin. In beiden Fällen geht diesen Teilungen keine wesentliche Vergröße-

¹² Aufgrund des meist weiten Abstandes zwischen den einzelnen Seitenwurzeln sind die Rhizostichen sowieso kaum zu erkennen.

¹³ Bei ansonsten kormisch gegliederten Embryonen ist die Radikula nur sehr selten ablastiert (vgl. *Stratiotes aloides*, BAUDE 1956).

¹⁴ Der mediane Durchmesser des meristematisierten Areals, und damit auch des Primordiums, ist mehr als doppelt so lang wie der transversale Durchmesser (vgl. auch Abb. 23 mit Abb. 29). Das Primordium ist also, im Gegensatz zur Darlegung TROLLS (1943, S. 2042), an seinem Ursprung keineswegs radiär gebaut, sondern deutlich bilateral.

¹⁵ Besondere Differenzierungen der Zellwände, wie ein CASPARYscher Streifen, sind auf dem Niveau der Seitenwurzelentstehung noch nicht nachweisbar ausgebildet.

rung der Mutterzellen voraus, so daß schmale Tochterzellen entstehen. Damit zeichnet sich bereits jetzt jene Dreischichtigkeit ab, die später in die Gliederung der primordialen Gewebe übernommen wird: Die innerste Schicht wird zum Plerom und die mittlere zum Periblem. Aus der äußeren Schicht entwickeln sich Wurzelhaube und Dermokalyptrogen. Bereits VAN TIEGHEM & DOULIOT (1888) haben diese Entwicklung für viele Angiospermen dargestellt, darunter auch für *Geranium molle*. Ein durchgehend einschichtiges Perikambium kommt bei *Geranium pratense* jedoch nur in sehr dünnen Wurzeln vor. In dickeren Wurzeln befinden sich zwei Zellenlagen zwischen den Gefäßpolen und der Endodermis: Das Perikambium ist dann zweischichtig. Oft sind auch nur die Bereiche über den Xylempolen verstärkt.¹⁶ An der Primordiogenese nehmen beide Schichten des Perikambiums teil (**Abbildung 18**). Die erste perikline Spaltung erfolgt in der äußeren Perikambiumschicht; bereits damit wird ein insgesamt dreischichtiger Aufbau erreicht. Die spätere Gliederung in die primordialen Gewebe läßt sich genauso wie bei Primordien einschichtiger Herkunft auf diese ersten drei Schichten zurückverfolgen: Aus der ungeteilten inneren Perikambiumschicht entwickelt sich das Plerom. Ihre Zellen zeigen ein radiales Wachstum, das jedoch noch von zahlreichen periklinen Teilungen begleitet ist. Die Tochterzellen lassen somit zunächst die pleromtypisch langgestreckte Form vermissen. Aus der periklinen Spaltung der äußeren Perikambiumschicht gehen innen das Periblem und außen die Wurzelhaube und das Dermokalyptrogen hervor.

Auch die hypokotylbürtigen Primordien werden aus dem gesamten Gewebe zwischen Endodermis und Xylempol gebildet. Im oberen Bereich des Hypokotyls fehlt dem Perikambium außerhalb der Leitgewebe indes die scharfe Grenze zum kleinzelligen Zentralzylinderparenchym. Hier wird ein linsenförmiger Gewebebereich remeristematisiert, der ungeschichtet und vielzellig in jeder Richtung ist (**Abbildung 19**). Wie bei einer zweischichtigen Perikambiumkonfiguration gehen Periblem, Wurzelhaube und Dermokalyptrogen aus einer einzigen, der äußeren Schicht des rhizogenen Bereichs hervor (**Abbildung 20** u. **21**); das restliche remeristematisierte Gewebe wird zum Plerom. Bis auf das Fehlen durchlaufender Zellfamilien gleicht seine weitere Entwicklung der des Pleroms einschichtiger Herkunft. Die Plerombasis und die späteren Initialen an der Spitze des Pleroms haben also eine unterschiedliche Herkunft, was v. GUTTENBERG dazu veranlaßt, eine so entstandene Plerombasis als bloßes „Anschlußstück“ vom Plerom gedanklich abzutrennen.¹⁷ Eine solche Zweiteilung des Pleroms läßt sich am Objekt nicht erkennen; im Rahmen einer Überprägung kann eine heterogene Herkunft des Gewebes auch ohne weiteres akzeptiert werden.

Die ersten periklinen Teilungen in der äußeren Tochtterschicht eines dreischichtigen Primordiums (Abb. 18), der künftigen Wurzelhaube, stellen noch nicht die Abgliederung ihrer Initialen dar. Sie sind Ausdruck des weiteren radialen Wachstums. Hieran sind alle Zellen dieser Schicht gleichermaßen beteiligt • besondere Initialen fehlen noch. Die erste Wurzel

¹⁶ Mitunter tritt auch eine Vermehrung der Schichten allein über den Phloempolen auf. Ein solcher Fall ist unter den Dikotylen ansonsten nur für *Hypericum*-Arten bekannt (v. GUTTENBERG 1968, S. 207, unter Bezugnahme auf VAN TIEGHEM 1885).

¹⁷ Ein solches „mehnteiliges“ Plerom entsteht bei *Cannabis* und *Humulus* aus einem drei- bis fünfschichtigem Perikambium (v. GUTTENBERG 1960, S. 36)

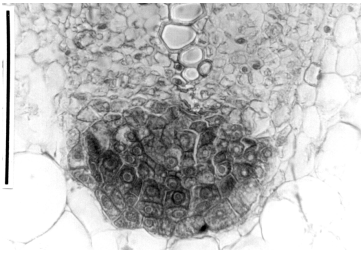


Abb. 19. Bildung hypokotylbürtiger Wurzeln. • Markante Zellfamilien sind konturiert. Mit Ausnahme des Pleroms entstehen alle Anteile der sekundären Wurzel aus der äußeren Zellschicht des Zentralzylinders.

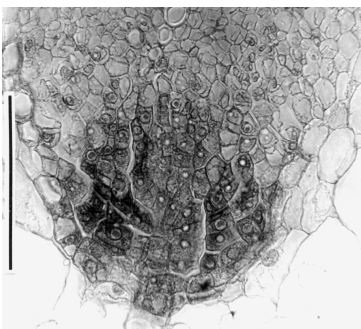
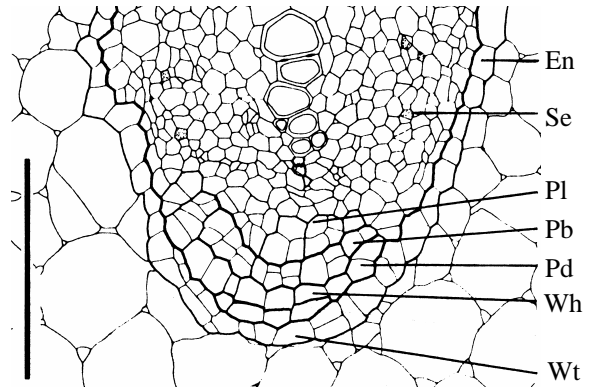


Abb. 20. Bildung hypokotylbürtiger Wurzeln. • Das Plerom entsteht aus dem gesamten Gewebe zwischen Xylempol und äußerer Zellenlage

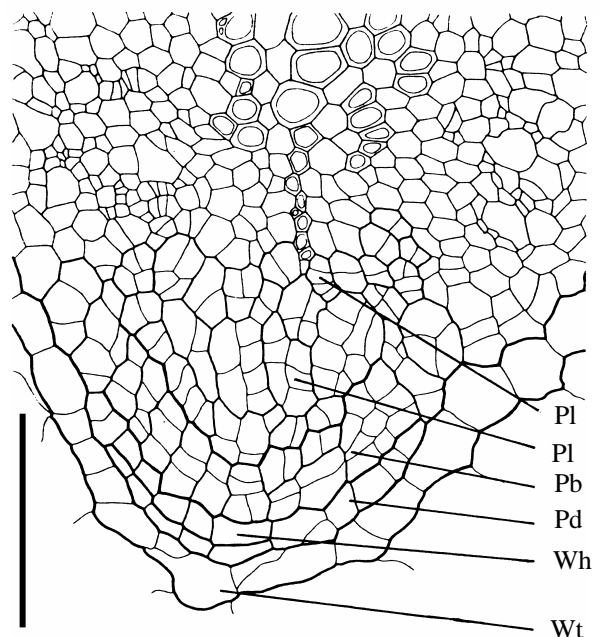
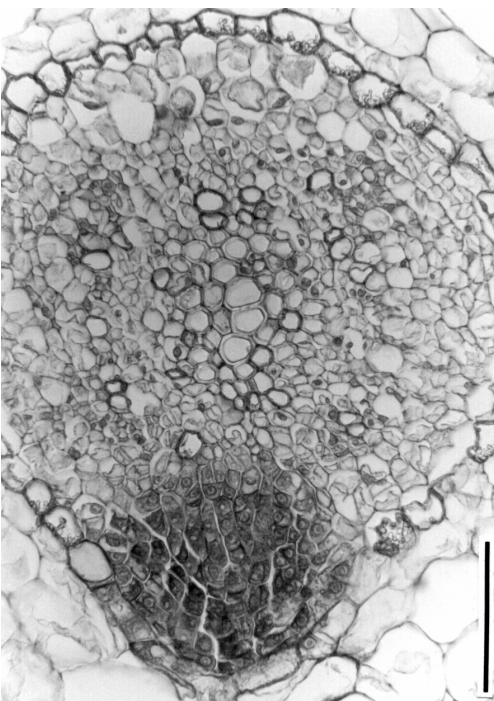
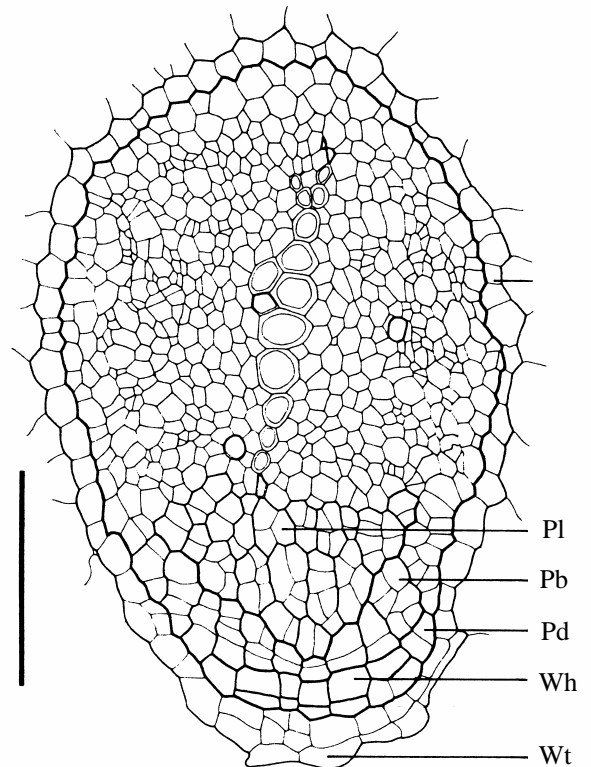


Abb. 21. Bildung hypokotylbürtiger Wurzeln. • Gemäß der vielschichtigen Herkunft zeigt das Plerom keine durchgehende Zellreihung der Gewebe, anders als die Abkömmlinge der äußeren Zellenlage.

haube des Primordiums erreicht sehr früh ihre endgültige Stärke. Bereits in einem Stadium wie es **Abbildung 22** zeigt, sind diese vier Schichten vorhanden, wenn auch erst an der Spitze. In beiden Schichten haben sich die Zellen geteilt; durchweg sind zweigliedrige Zellfamilien zu erkennen. Bei initialengebundenem Wachstum müßten viergliedrige Zellfamilien abgestuften Alters zu sehen sein. Die Anlage der Wurzelhaube unterscheidet sich somit merklich vom Fortwachsen in der erwachsenen Wurzel. Daher kann nicht nur bei der Radikula, sondern auch bei den Seitenwurzeln zwischen einer Übergangshaube und einer Folgehaube unterschieden werden. Bei der Radikulagenese ist die Überprägung ein wesentliches Element der Übergangshaubenbildung: Bereits vorhandenes Zellmaterial an der Basis des intermediären Embryos wechselt durch schräge Teilungen Orientierung und Bestimmung und wird so zu den bogenförmigen Zellreihen der Übergangshaube. Das Material der Seitenwurzel • und damit auch das Substrat ihrer Wurzelhaube • ist dagegen eine komplette Neubildung.¹⁸ Zudem stimmt die Orientierung der Zellreihen in der Peripherie des Primordiums schon wachstumsbedingt mit der Orientierung der Wurzelhaube überein: die bogenförmigen Zellreihen ergeben sich schon aus der Vorwölbung der Primordiumsoberfläche.

Die Zellen endodermaler Herkunft folgen der Streckung des Primordiums mit wiederholten antiklinen Teilungen, so daß ihre Länge ungefähr gleich bleibt. Ihr Plasmagehalt nimmt weiter zu, bleibt aber geringer als selbst in den halbmeristematischen Primordiumsbereichen. Die Zellkerne, und hier besonders die Nukleoli, bleiben deutlich kleiner als im Primordium. Trotz der wiederholten Teilungen und dem damit verbundenen Neuaufbau von Wandstruktur bleibt das für die Endodermis typische Aufleuchten der Wände im Phasenkontrast erhalten. Erst wenn die Bildung der Übergangshaube bereits weit fortgeschritten ist, beginnt die ehemalige Endodermis zweischichtig zu werden. Die periklinen Teilungen bleiben zunächst auf den Bereich der Übergangshaube beschränkt; erst später können sie weiter nach basal ausgreifen. Sie reichen aber nie über das basale Ende des Protoderms hinaus. Die entstehende Struktur erinnert damit an die Peripherie einer Wurzelhaube. Eine Übergangshaube kann als Produkt einer Überprägung durchaus heterogener Natur sein, ist doch gerade die Überprägung, die Einbeziehung bereits vorhandenen Materials, das wesentliche Element einer Übergangshaubenbildung; es kann prinzipiell also auch Gewebe endodermaler Herkunft aufgenommen werden.¹⁹ Hier jedoch sind die Unterschiede zwischen beiden Strukturen noch so deutlich, daß sich das Gewebe endodermaler Herkunft als Wurzel tasche von der Übergangshaube

¹⁸ Eine Überprägung ist denkbar, aber als solche nicht feststellbar. Sie ist möglich, wenn man das radiale Wachstum der äußersten Primordiumsschicht als „organfreie“ oder „gewebefreie“ Musterbildung wertet; die Haubenbildung erfolgte dann erst später durch Überprägung dieses Substrates. Sie wäre aber nicht mit einer Änderung des Zellmusters verbunden, da das Muster schon aufgrund des Wachstums dem Muster einer Wurzelhaube gleicht. Eine solche Überprägung wäre nicht erkennbar; die Hypothese kann folglich nicht überprüft werden und damit wenig hilfreich.

¹⁹ Damit wird das bislang wichtige Argument für die Unterscheidung von Wurzel tasche und Wurzelhaube weitgehend entwertet. Nach TROLL (1943, S. 2083 f) und v. GUTTENBERG (1968, S. 48) läßt sich ein haubenähnliches Gebilde schon aufgrund der unterschiedlichen Herkunft aus Endodermis oder Perikambium in Wurzel tasche und Wurzelhaube trennen. Daß sich die Wurzel tasche nicht zu ergänzen vermag und später verloren geht, kann kein Argument für eine Trennung beider Anteile sein. Schließlich wird die Erneuerung einer (Folge-)Wurzelhaube von ihrer innersten Schicht geleistet, die äußeren Bereiche gehen letztlich immer verloren.

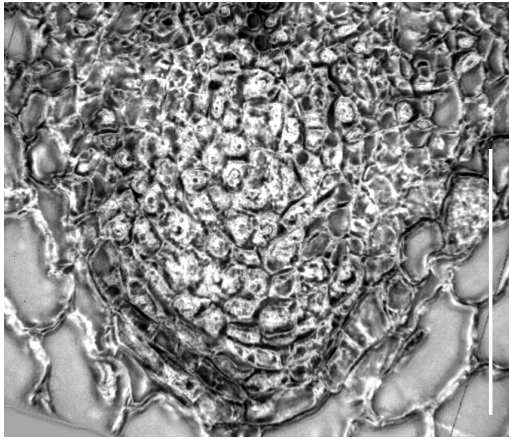


Abb. 22. Bildung der Übergangshaube. • Die Übergangshaube ist im apikalen Bereich bereits vierschichtig und in Form und Größe deutlich weiter entwickelt als das restliche Primordium. So haben die Zellen des Periblems noch nicht ihre typischen Proportionen erreicht.

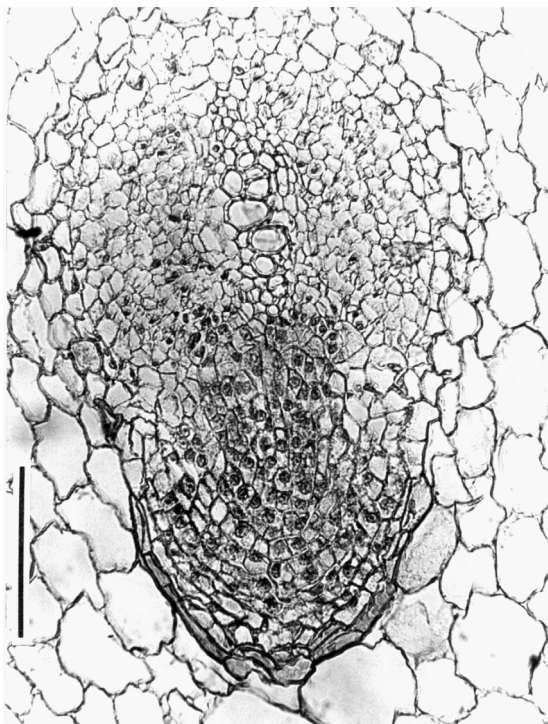
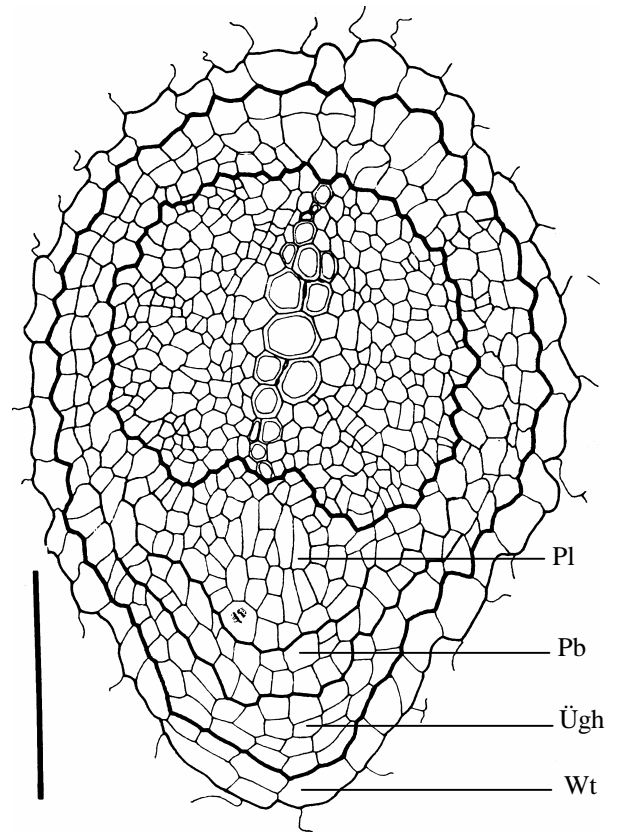
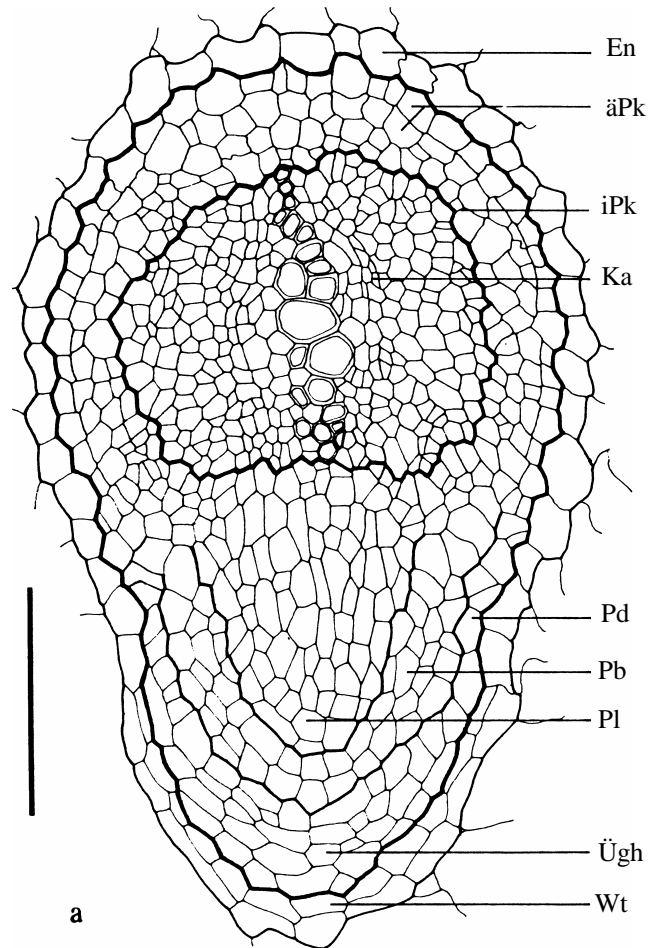


Abb. 23. Durchgliederung des Primordiums und Differenzierung der Zellformen. • Das Primordium ähnelt nun einem reifen Wurzelvegetationspunkt, ein produktives Dermokalyptrogen fehlt aber noch.



abgliedern läßt. Damit soll aber nur eine offensichtliche Gliederung zum Ausdruck gebracht werden, keinesfalls läßt sich daraus eine Aussage über die Zugehörigkeit der Wurzel tasche ableiten.²⁰

Mit der Anlegung der Übergangshaube wird das Primordium insgesamt kleinzelliger und die Zellformen werden immer unterschiedlicher (**Abbildung 23**). Bei weiterem radialem Wachstum des Primordiums überwiegen im Plerom die antiklinen Teilungen; die Zellen erscheinen daher längs gestreckt. Die Zellen des Periblems bleiben in etwa isodiametrisch, die Zellen der Übergangshaube sind schmal-plattenförmig. Nur den Zellreihen des Protoderms fehlt bislang die später so charakteristische geldrollenartige Struktur (vgl. Abb. 24), die sie erhalten, wenn sich die Protodermzellen wiederholt antiklin teilen und vorübergehend, bis zum Beginn der Wurzelstreckung, kürzer als breit werden.

In der Ausbildung so unterschiedlicher Zellformen lassen sich erste Anzeichen einer Differenzierung erkennen. Diese Musterbildung geht über die bloße Abbildung eines Wachstumsvorgangs hinaus, und so können die einzelnen Bereiche des Primordiums nun nicht nur aufgrund ihrer Bestimmung, sondern auch aufgrund ihrer aktuellen Eigenschaften als Plerom und Periblem angesprochen werden.²¹

Das Zellmuster des künftigen Wurzelvegetationspunktes entsteht bei den Seitenwurzeln ganz anders als bei der Radikula. Während bei der Keimwurzelbildung die typischen, bogenförmigen Zellreihen durch schräge Teilungen aus einem bestehenden Grundmuster neu gebildet werden (vgl. Abbildungen 11 und 12), entstehen sie bei den Seitenwurzeln mit der Ausformung des Wurzelprimordiums: Durch das starke Wachstum des unteren Plerombereichs werden die darüberliegenden Primordiumsgebiete, die sich vergleichsweise wenig verdicken,²² in die mütterliche Rinde hinein vorgewölbt. Die Flanken des Primordiums richten sich zusammen mit den darunterliegenden Zellschichten immer weiter auf, bis sie schließlich parallel zueinander stehen: Der Umriß des Primordiums ähnelt in den Längsschnitten nun einer Parabel²³; diese Form bilden auch die Zellreihen der Wurzelhaube, des Periblems und der Pleromperipherie ab.

²⁰ Eine Wertung der Wurzel tasche als Teil der Übergangshaube läßt sie als Teil der Wurzelanlage erscheinen. Gewöhnlich wird sie aber als Sonderbildung des tragenden Organs betrachtet und damit den Bildungen der Wurzelanlage gegenüber gestellt (TROLL 1973, S. 394). Auch der Begriff „endodermal cover“ (BYRNE 1973; SEAGO 1973) betont die Trennung zwischen Wurzel tasche und Wurzelprimordium.

²¹ Wie beispielsweise die Mißdeutung organfreier Muster als Kolumella (vgl. aber SIEGERT 1989, BECKER & SIEGERT, in Vorber.) belegt, bedarf die Interpretation früher Zellmuster der Vorsicht. Hier wird aber das jetzt bestehende Muster im Laufe der Differenzierung ohne Bruch weitergeführt, so daß kein Anlaß besteht, noch in diesem Stadium die Musterbildung als organfrei anzusehen.

²² Das stärkere Längenwachstum des prospektiven Plerombereichs kann nicht als Beweis einer frühen Differenzierung angesehen werden; es ist vielmehr die direkte Folge eines gleichstarken Wachstums im Kern- und im Mantelbereich des Primordiums: Die Volumenzunahme, die sich im Kernbereich als radiale Verlängerung niederschlägt, wird im Mantelbereich vom Flächenwachstum aufgezehrt. – In geometrischer Betrachtung hat eine Halbkugelschale (Periblem und Protoderm) dasselbe Volumen wie die umschlossene Halbkugel (Plerom), wenn der Radius der Halbkugelschale nur um gut ein Viertel ($\sqrt[3]{2} \approx 1,26$) größer ist als der der Halbkugel.

²³ Auch der Umriß in der Medianebene wird parabelähnlich. Da aber der mediane Durchmesser deutlich größer ist als der transversale, kann die Form des Primordiums nicht als Rotationsparaboloid beschrieben werden.

Wenn das Primordium diese Form erreicht hat, verlängert sich der durch die Wurzelhaube bedeckte Spitzenbereich zunächst nicht mehr; das Primordium wächst durch Zellvermehrung im basalen Bereich (**Abbildung 24**). Obwohl das Zellmuster an der Basis des Primordiums zunächst recht ungeordnet erscheint, bilden sich auch im Plerom bald lange Reihen von Zellen. Einige lassen sich • wie in einer erwachsenen Wurzel • bis in die Spitze hinein verfolgen. Da ein Spitzenwachstum noch nicht vorhanden ist, können diese Reihen keine durchgehenden Zellfamilien sein. Diese Reihen bilden sich vielmehr durch die nachträgliche Angleichung kürzerer Zellfamilien verschiedener Herkunft; es sind damit Zellgenossenschaften (HANSTEIN 1870).

Die Gewebe des Primordiums bilden sich aus Material, das zwar im Zuge der Seitenwurzelbildung neu entstanden ist, aber noch vor Einrichtung und Tätigkeit des Vegetationspunktes vorhanden war. Diese Zellen können so, anders als in der fortwachsenden Wurzel, nicht als Deszendenten irgendwelcher Initialen aufgefaßt werden. Somit läßt sich nicht nur bei der Wurzelhaube, sondern auch bei den anderen primordialen Geweben zwischen Anlage und Fortwachsen unterscheiden. Es existieren also auch bei Plerom, Periblem und Protoderm Übergangsformen. Freilich ist die Abgrenzung zwischen Übergangs- und Folgeform schwieriger als bei der Wurzelhaube: Die Übergangshaube wird mit Beginn der Vegetationspunktaktivität von der Folgeform ersetzt und schließlich abgeworfen. Sie läßt sich somit als transitorische Struktur fassen. Die Gewebe des primordialen Wurzelkörpers bleiben dagegen als dessen Basis erhalten. Zudem gleichen sie sich den apikal anschließenden Folgeweben zunehmend an, so daß eine Unterscheidung beider Anteile später nicht mehr möglich ist.

Die innere Schicht der Wurzeltasche hat sich der Übergangshaube weitgehend angeglichen; die Zellkerne der Wurzeltasche bleiben allerdings kleiner. Die Zellen der äußeren Schicht weisen deutliche Degenerationserscheinungen auf: Ihr Inhalt stellt eine kaum gegliederte bräunliche Masse dar, die Zellkerne sind meist nicht mehr sichtbar. Aufgrund der Angleichung der inneren Schicht ließe sich die Wurzeltasche durchaus als Teil der Übergangshaube ansehen. Trotz dieser Überlegung soll auch im folgenden die bereits eingeführte begriffliche Trennung zwischen Wurzeltasche und Übergangshaube beibehalten werden.

Die Übergangshaube bleibt im Spitzenbereich nach wie vor im wesentlichen vierschichtig. Nachdem das Seitenwurzelprimordium die mütterliche Rinde durchbrochen hat, strecken sich die Zellen in diesem Bereich axial: Die Haube wird spitztütenförmig (**Abbildung 25**) und erreicht damit die typische Form der erwachsenen Haube. Im Vergleich zu den früheren Stadien reichen die Haubenflanken nun etwa doppelt so weit am Wurzelkörper hinauf²⁴. Die Haubenflanken sind nicht durch eine aufsteigende Protodermsspaltung verlängert worden • dann wären zweigliedrige Zellfamilien vorhanden, die die ursprünglichen Protodermzellen noch erkennen ließen. Die Haubenverlängerung ist vielmehr Ausdruck des beginnenden Spitzenwachstums. Sein Betrag ist jedoch bislang gering gegenüber dem Wachstum der gesamten Seitenwurzel. Beruhte bislang das Wachstum hauptsächlich auf einer Zellvermehrung

²⁴ Entsprechend der Anordnung der Wurzelprimordien auf den Abbildungen und den Gepflogenheiten der Literatur (z. B. v. GUTTENBERG 1968) bezeichnet „hinauf“ die Richtung zur Ansatzstelle der Wurzel hin.

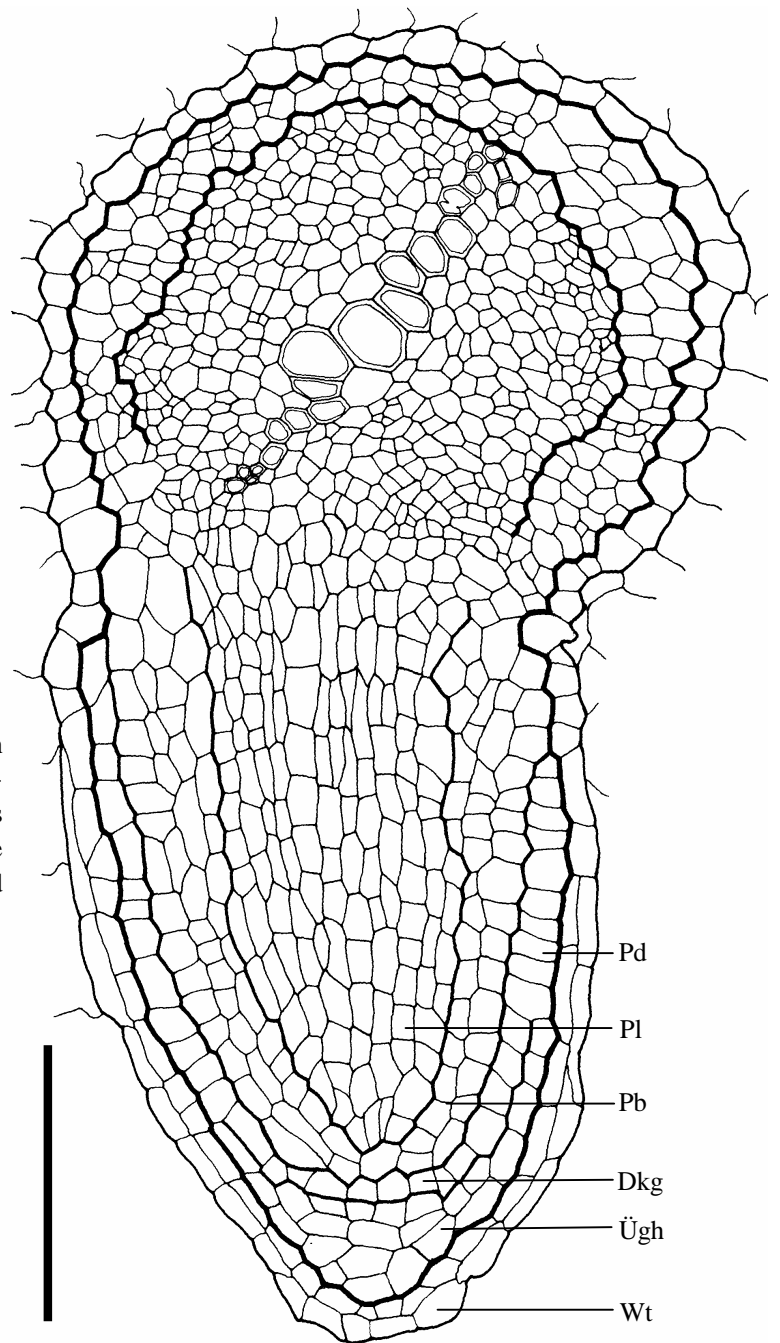
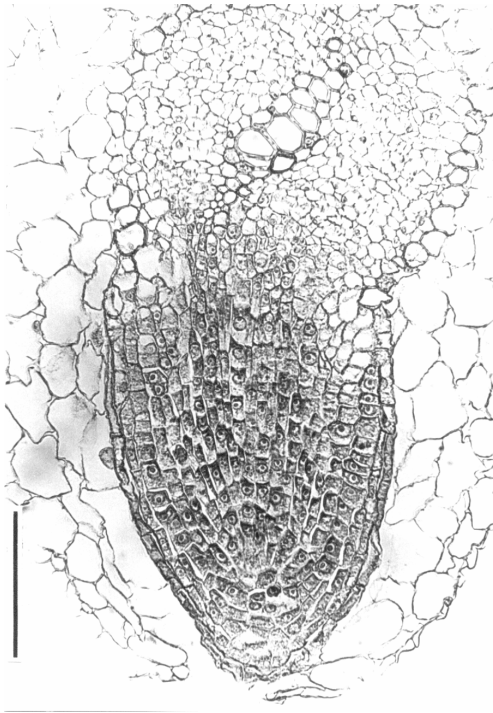


Abb. 24. Ausgestaltung des Zellmusters. • In der Übergangshaube wird das Dermokalyptrogen als innere Haubenschicht erkennbar. Das Protoderm erreicht die typische, geldrollenartige Konfiguration seiner Zellen. Im Plerom sind lange, durchlaufende Zellreihen sichtbar.

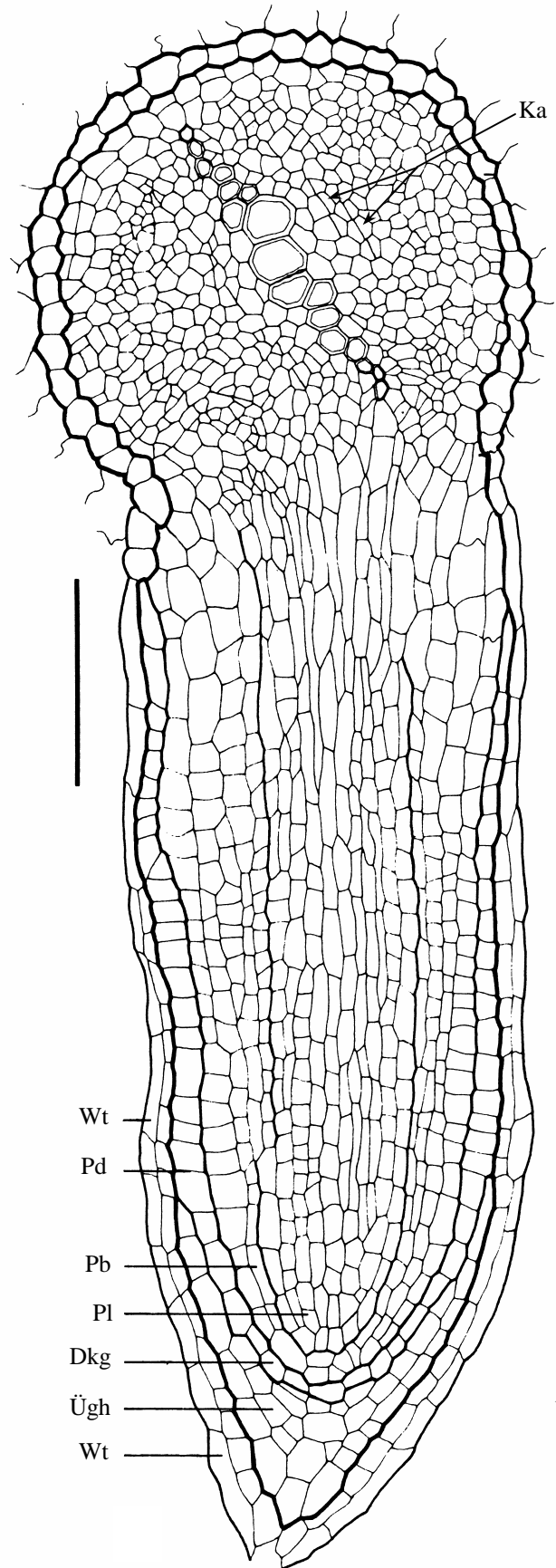
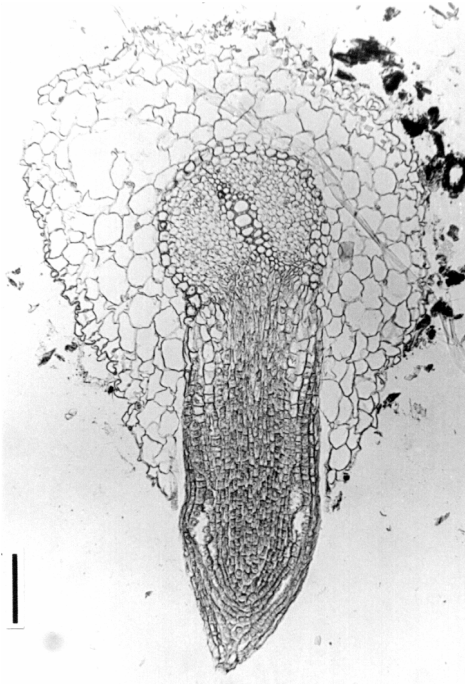


Abb. 25. Beginn des Spitzenwachstums und Streckung der Übergangshaube. • Mit dem Freibrechen der Wurzel erreicht die Übergangshaube die typische Spitztütenform der Wurzelhauben. Die Verlängerung der Haubenflanken zeigt das beginnende Spitzenwachstum an; die starke Streckung der Wurzelaschencellen weist aber noch immer die Basis als Ort des stärksten Wachstums aus.

Im Zentralzylinder lassen ersten Teilungen die Einrichtung des Kambiums und damit den Beginn des sekundären Dickenwachstums erkennen.

rung, so ist nun die Zellstreckung das bestimmende Moment. Immer noch ist die Wurzelbasis der Hauptort des Wachstums, was sich auch an der Streckung der basalen Wurzeltaschenzellen ablesen läßt. Die geringere Länge der äußeren Wurzeltaschenzellen im vorderen und mittleren Bereich der Seitenwurzel kann nicht auf antiklinen Teilungen beruhen, wie sie zu Beginn der Primordiogenese auftreten, da die Zellen seit langem degeneriert und teilungsunfähig sind. Sie ist allein Ausdruck der geringen Streckung des Wurzelprimordiums in diesem Bereich. Die Degeneration beginnt jetzt auch in der inneren Schicht der Wurzeltasche: Die Zellen sind stärker vakuolisiert, das Zytoplasma ist teilweise ähnlich einer Krampfplasmolyse von den Zellwänden abgelöst. Nach der gleichmäßigeren Anfärbung und den geringer gewordenen optischen Brechungsunterschieden in den Zellen zu schließen, hat auch die Differenzierung des Plasmas abgenommen. Nun beginnt auch die Entwicklung der Folgehaube: In der innersten Haubenschicht beginnen weitere perikline Teilungen. So bilden sich deutliche Zellfamilien (**Abbildung 26**). Die inneren Zellen besitzen das typisch vollmeristematische Aussehen; die jeweils äußeren Elemente dieser Reihen vermitteln zu den plasmaärmeren und schlechter färbbaren Zellen der Übergangshaube. Nicht immer ist die Abfolge der beiden Haubengenerationen so deutlich zu erkennen. Mitunter zeigt bereits die Übergangshaube ein Zellmuster hoher Regelmäßigkeit, wie es sonst nur einer Folgehaube zukommt (**Abbildung 27**). Dann lassen sich auch in der Übergangshaube radiale, vier- bis fünfzeilige Zellreihen erkennen, die von der inneren Haubenschicht bis zur Wurzeltasche reichen. Im Unterschied zu einer Folgehaube zeigt die Übergangshaube nur wenig Unterschiede im meristematischen Aspekt; sie ist insgesamt schlechter färbbar als die Spitze des Wurzelkörpers. Ansonsten kann die Übergangshaube so sehr der Folgehaube gleichen, daß mitunter beide Haubengenerationen • wie die Gewebe-Generationen des Wurzelkörpers • nicht zu trennen sind. Der Leitgewebean-schluß der Seitenwurzel an das tragende Organ unterscheidet sich sehr deutlich von dem der Radikula. Bei den *Geranium*-Arten reicht die wurzeltypische Leitgewebekonfiguration weit in das Hypokotyl hinein; bis hin zum Kotyledonarknoten wird keine sproßtypische Anordnung erreicht. Radikula und Hypokotyl entwickeln sich samt ihrer Leitgewebe als Einheit; ein besonders ausgestalteter Anschluß ist bei den *Geranium*-Arten nicht vorhanden. Auch Mutter- und Tochterwurzel unterscheiden sich nicht in der Leitgewebearrangung, sie sind beide diarch. Anders als im Embryo stehen beide Organe aber im rechten Winkel zueinander; darüber hinaus erfolgt die Entwicklung der Leitgewebe in den beiden Organen in großem zeitlichen Abstand. Im Bereich der Seitenwurzelninsertion kommt es sowohl in der Seitenwurzel als auch in der tragenden Wurzel zu markanten Veränderungen des Leitgewebes (**Abbildung 28**, vgl. FOURCROY 1942, BELL & MCCULLY 1970, SEAGO 1973 LUXOVA 1990.). Zu Beginn der Primordiogenese zeigt die tragende Wurzel noch die unbeeinflusste Leitgewebe-Konfiguration: Die Leitelemente des Xylems verbinden als meist einschichtige Platte die beiden Xylempole. Nur vereinzelt liegen Leitelemente auch nebeneinander als Verdoppelungen innerhalb dieser Xylemplatte. Sehr selten sind einzelne Leitelementreihen durch Parenchym von der Xylemplatte getrennt. Die Protophloempole stehen gekreuzt zu den Protoxylempolen. Das Phloem entwickelt sich auf beiden Seiten der Phloempole und erstreckt sich bald bandförmig unterhalb des Perikambiums, vom Xylem durch Parenchym

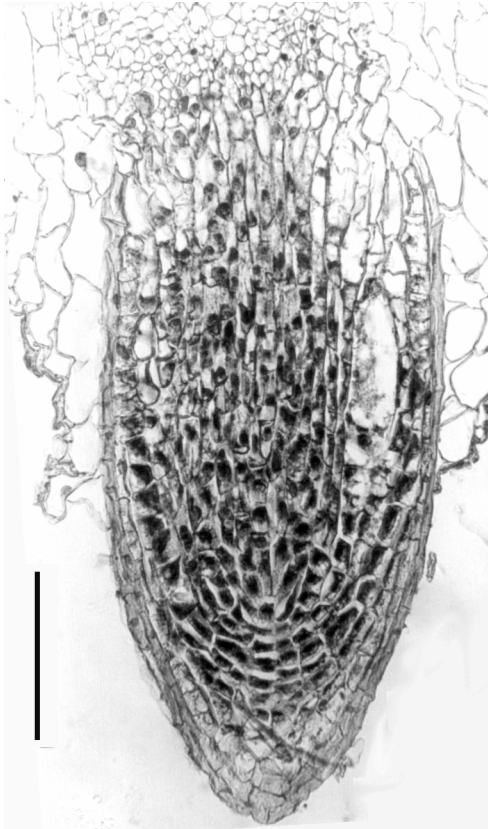
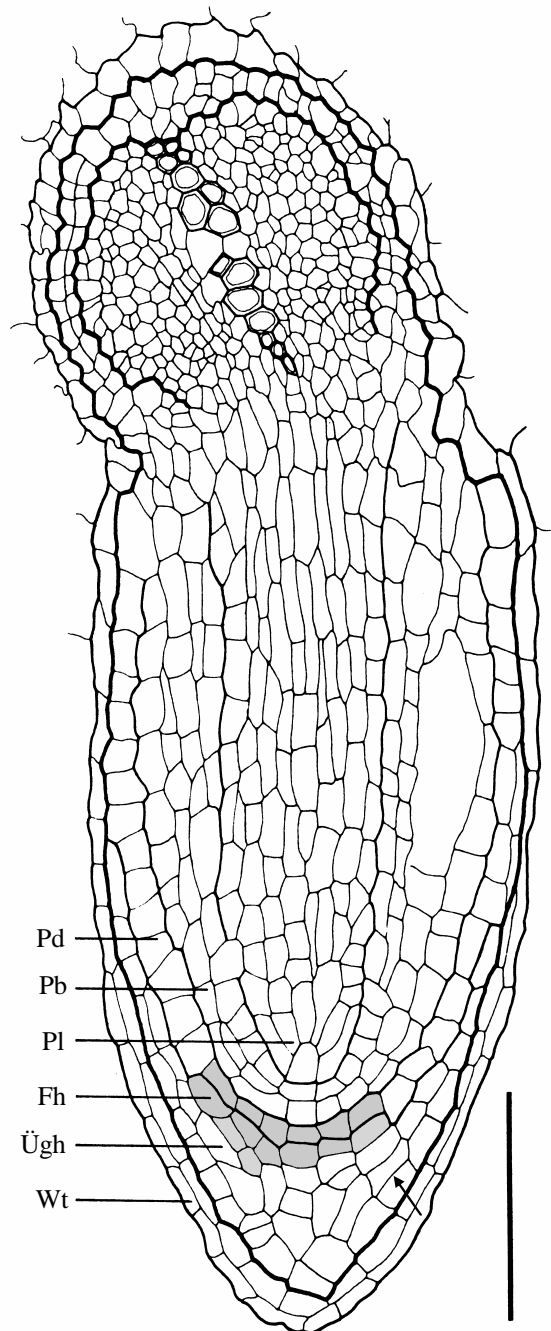


Abb. 26. Entstehung der Folgehaube. • Mit den ersten Teilungen im Dermokalyptron beginnt die Entwicklung der Folgehaube (grau unterlegt). Auch wenn einzelne Zellreihen bis zur Oberfläche des Haubenkomplexes reichen (↓), beruhen sie nicht auf der Tätigkeit des Dermokalyptrons, denn hier fehlt der entsprechende seitliche Anschluß. Sie sind allein Muster der Übergangshaube.



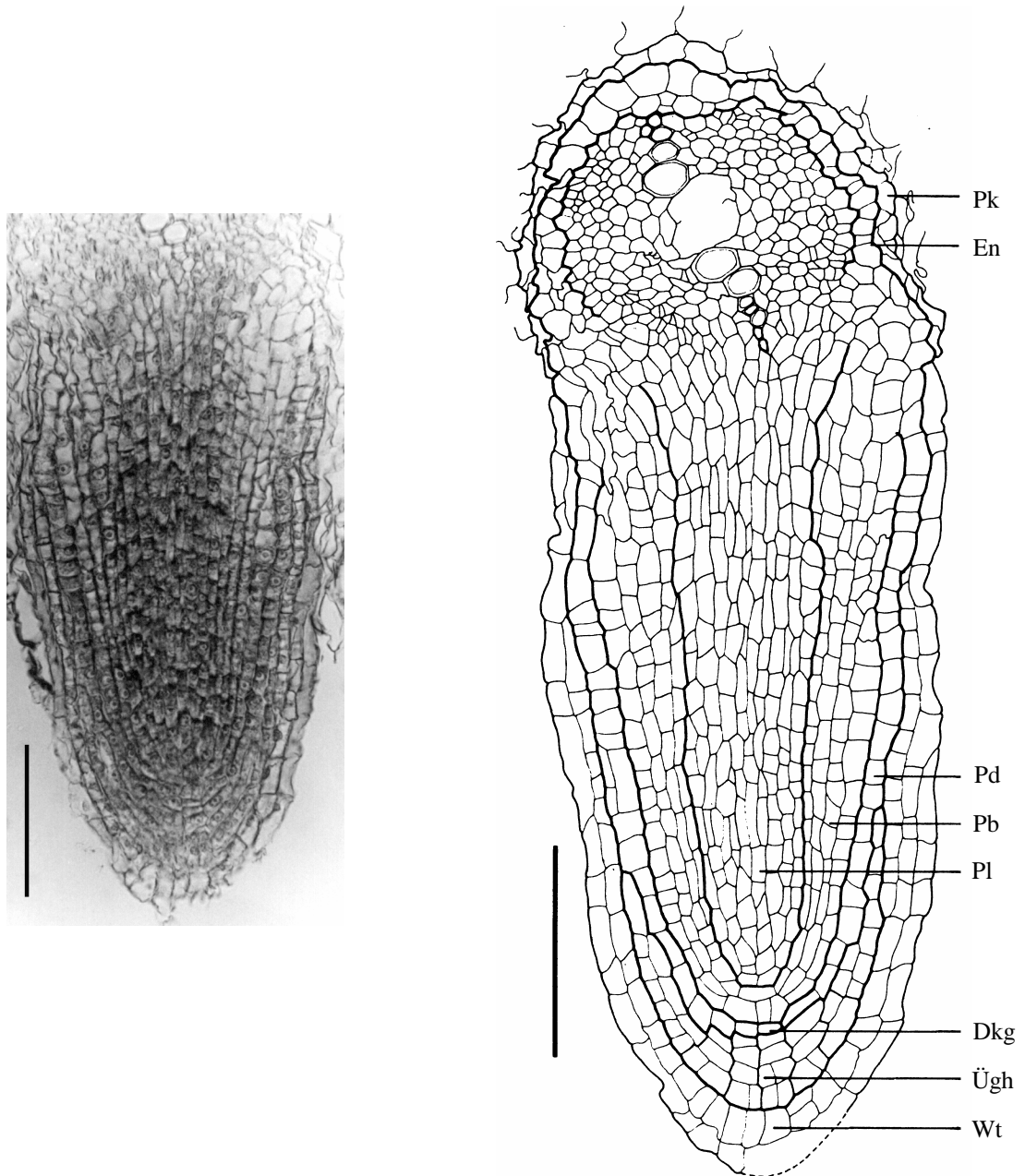


Abb. 27. Musterbildung der Übergangshaube. • Das Muster der Übergangshaube kann so regelmäßig aufgebaut sein, daß das Dermokalyptrogen das Zellmuster ohne Bruch weiterführt. Übergangshaube und Folgehaube sind in diesem Fall anhand des Zellmuster nicht zu unterscheiden. Die Existenz einer Übergangshaube erschließt sich hier nur aus der vergleichenden Betrachtung.

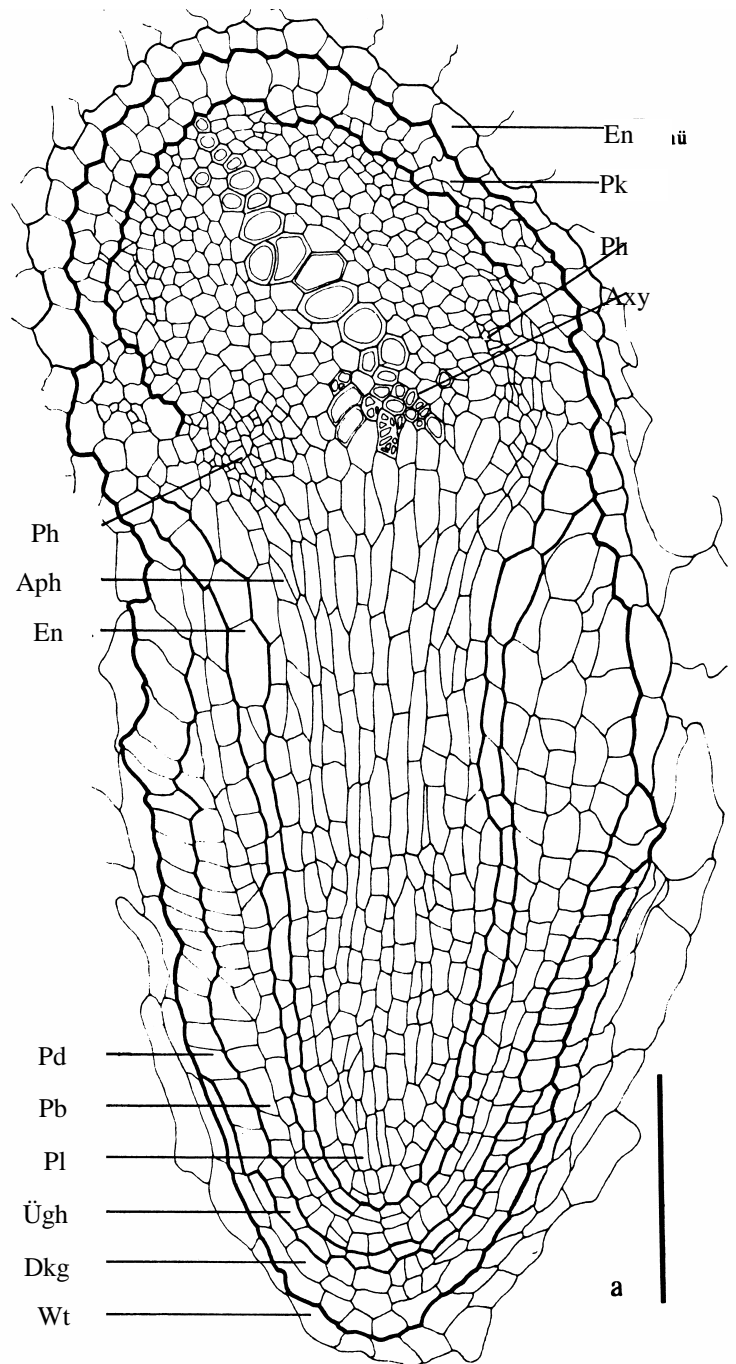
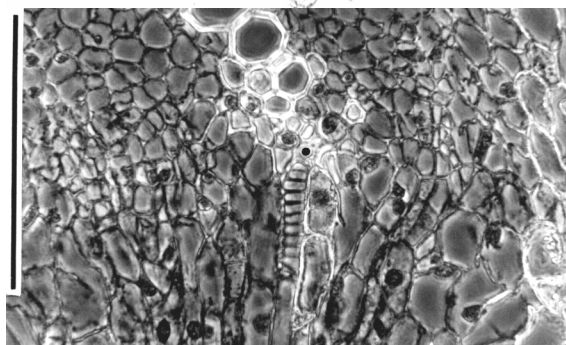
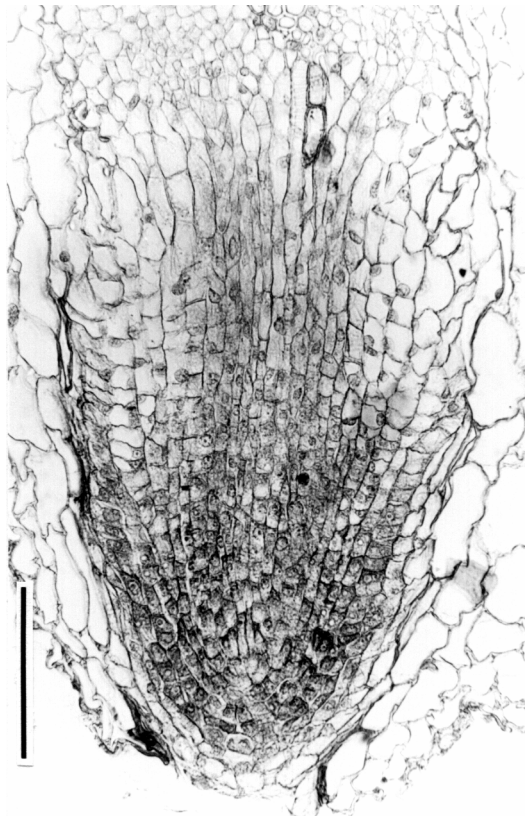
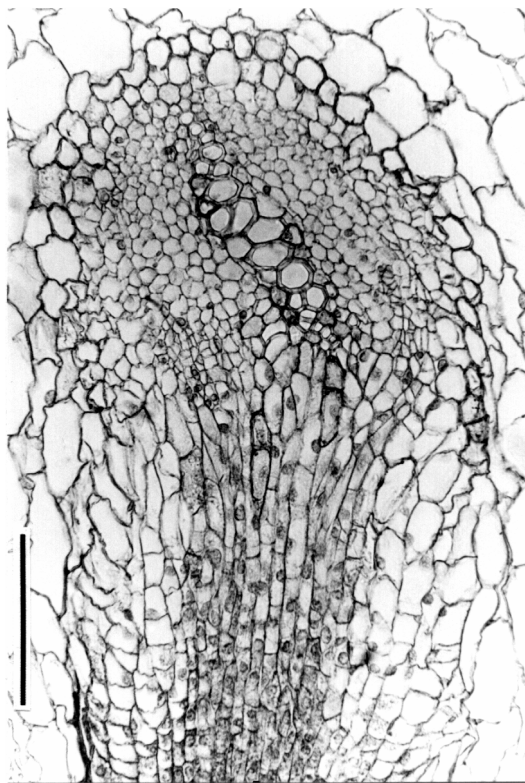


Abb. 28. Leitgewebeanschluß. • Fig. a: Der Anschluß zum mütterlichen Phloem (Ph) wird über schräg geteilte Zellen des Pleroms hergestellt (Aph). Um den Prototypempol der tragenden Wurzel herum differenzieren sich Tracheiden des Anschlußxylems (Axy). Fig. b: Transversalebene der Primordiumsbase mit gering entwickeltem Anschlußxylem. Fig. c: Transversalebene des apikalen Bereichs, gleichzeitig Niveau des oberen Xylempols des Primordiums. Fig. d: Phasenkontrastaufnahme des Anschlußxylems zu Fig. c.

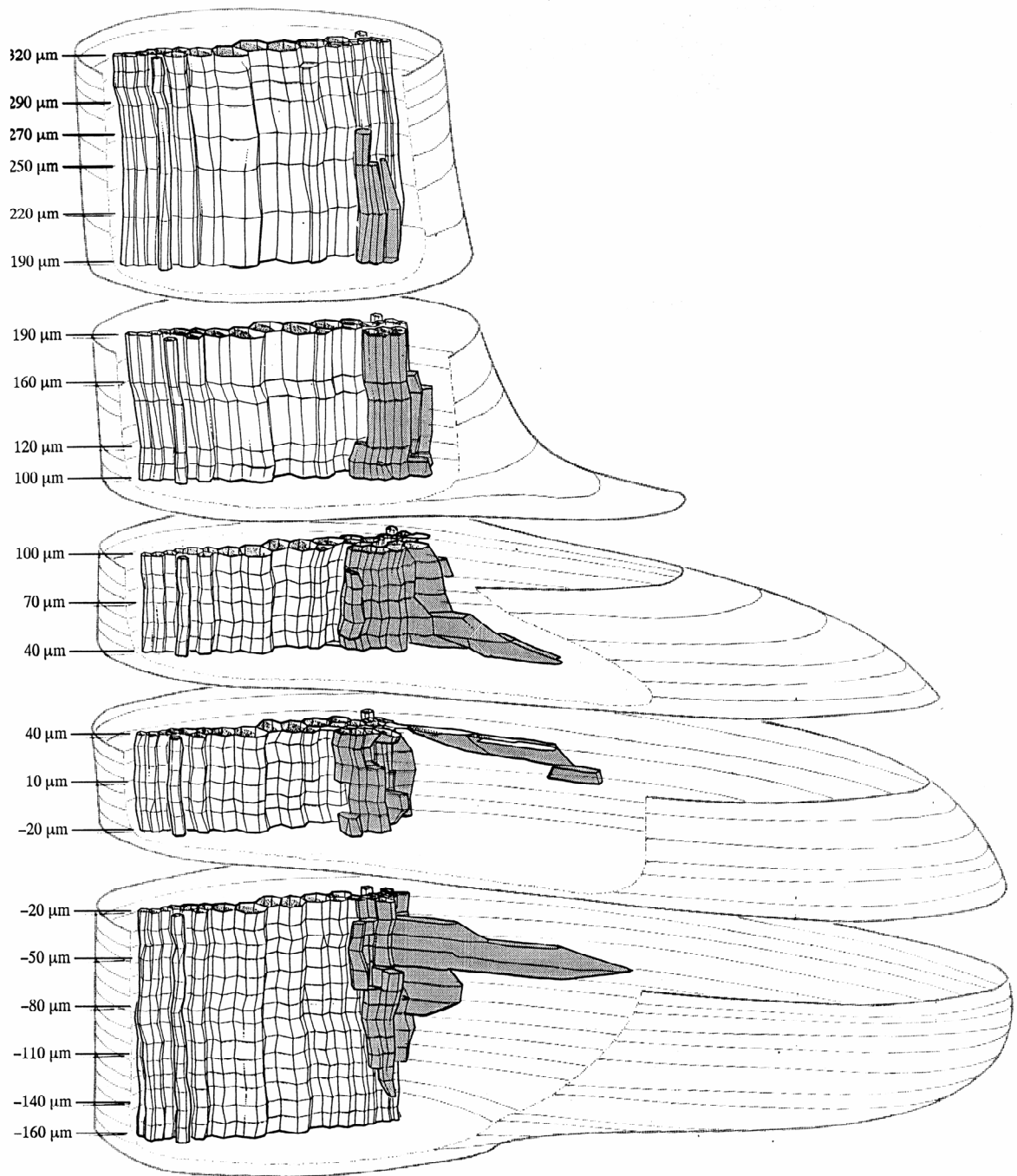


Abb. 28 e. Räumliche Darstellung des Xylemanschlusses. • Rekonstruktion anhand von 39 Einzelschnitten des in Abb. 28 dargestellten Seitenwurzelpimordiums. Die tragende Wurzel ist senkrecht orientiert, mit der Spitze nach unten. Dargestellt sind die Tracheiden und der Umriss von Perikambium und Seitenwurzelpimordium. Das Anschlußxylem und das Xylem des Seitenwurzelpimordiums sind grau angelegt. Zur Verdeutlichung einzelner Querschnitte wird die Rekonstruktion in fünf von einander abgehobenen Blöcken dargestellt. Die Bemaßung gibt die Entfernung der Schnittebenen von der Transversalebene an.

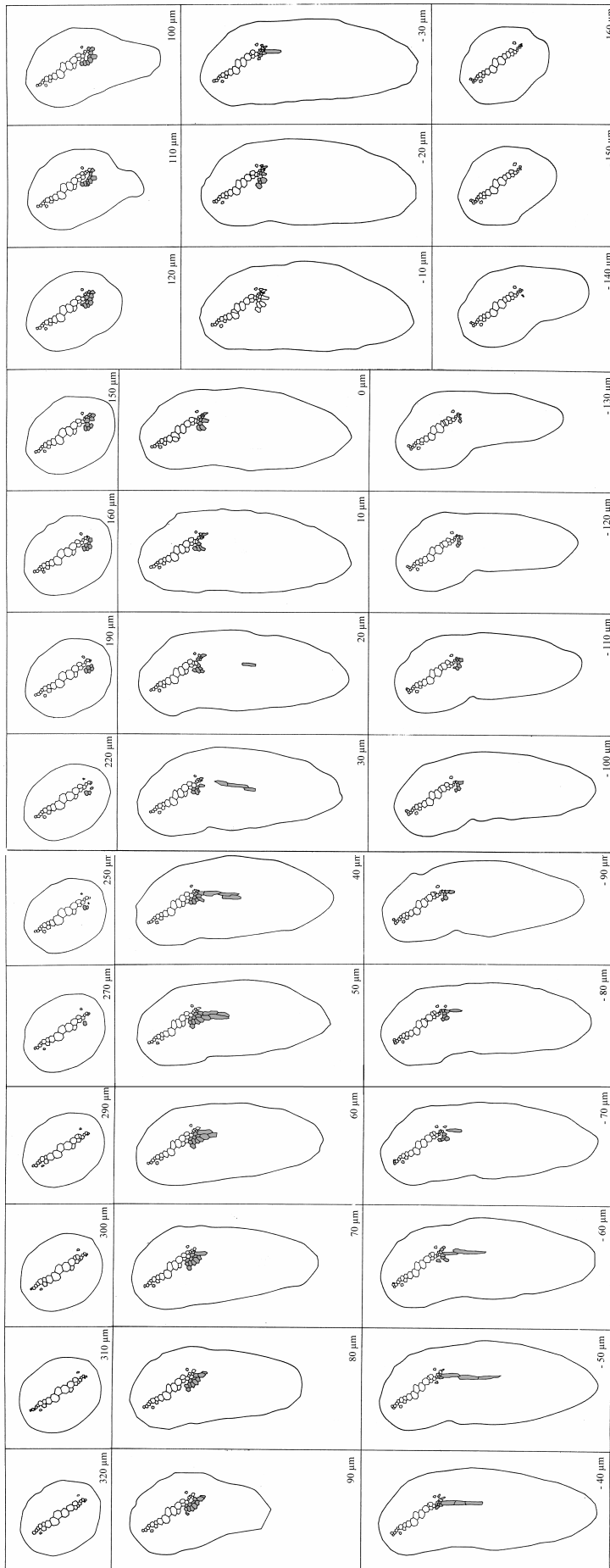


Abb. 28 f. Xylemanschluß. • Darstellung der zur Rekonstruktion des Xylemanschlusses verwendeten einzelnen Schnitte in unverzerrter Aufsicht. Wiedergegeben sind der Umriss von Zentralzylinder und Primordium und die Leitelemente des Xylems. Die Tracheiden des Anschlußxylems und des Seitenwurzelpimordiums sind grau ausgefüllt. Die Beamaßung gibt in gleicher Weise wie in Abb. 28 f die Entfernung der Einzelschnitte von der Transversalebene des Primordiums an.

getrennt. Im Rahmen der Primordiogenese verstärkt sich die Entwicklung jenes Phloempols, der dem Primordium am nächsten ist (Abb. 28), das Phloem der Seitenwurzel wird trotzdem an beide mütterlichen Phloempole angeschlossen (vgl. BYRNE, PESACRETA & FOX, 1977 UND BYRNE, BYRNE & EMMITT 1982; aber auch ESAU 1969, S. 376). Der Anschluß wird über Reihen schmaler Zellen hergestellt, die in der Transversalebene der Seitenwurzel direkt an das mütterliche Phloem anschließen.

In Nachbarschaft der peripheren Xylemelemente werden in der tragenden Wurzel weitere Tracheiden differenziert • und zwar bereits vor Beginn der Xylemdifferenzierung in der Seitenwurzel. Diese Tracheiden sind Teil des Anschlußxylems: sie sind sehr viel kürzer als die ursprünglich vorhandenen und zeigen sämtlich netzförmige Wandversteifungen. Die Leitelemente der tragenden Wurzel zeigen dagegen in Abhängigkeit von ihrem Anlegungszeitpunkt die übliche Zunahme des Sekundärwandanteils (ESAU 1969, S. 172): Auf die ringförmig versteiften Protoxylemtracheiden folgen zunächst schraubenförmig, dann netzförmig versteifte und schließlich getüpfelte Leitelemente (vgl. Abb. 29). Obwohl die Tracheiden des Anschlußxylems später angelegt werden als die getüpfelten Leitelemente, besitzen sie einen geringeren Sekundärwandanteil als diese und lassen sich damit klar vom regulären Xylem der tragenden Wurzel abgrenzen. Auf dem Niveau der Transversalebene der Seitenwurzel ist das Anschlußxylem nur gering ausgebildet. Es erreicht die stärkste Ausprägung jeweils auf dem Niveau der zur Seitenwurzel gehörigen Protoxylempole und nimmt dann allmählich ab. Zur Wurzelspitze der tragenden Wurzel hin • nach distal • ist das Anschlußgewebe stets schwächer ausgebildet als zur proximalen Seite hin. In den untersuchten Anschlüssen reicht es höchstens 0,2 mm nach distal und 0,36 mm nach proximal. Die Abmessungen des Anschlußxylems variieren innerhalb dieser Grenzen ganz erheblich und sind nicht vom Alter der Seitenwurzel abhängig: So kann das Anschlußxylem einer Seitenwurzel ohne eigenes Xylem größer sein, als das einer Seitenwurzel, in der bereits Metaxylem differenziert ist. Das Anschlußxylem hat eine große Kontaktfläche zum mütterlichen Xylem; die Enden aber können frei im Parenchym des mütterlichen Zentralzylinders liegen • auch dann, wenn für die Seitenwurzel aufgrund ihrer Größe und ihres Differenzierungsgrades bereits eine wasserleitende Funktion angenommen werden kann. Andererseits können sich auch die letzten Tracheiden des Anschlußxylems an die mütterlichen Leitelemente anschmiegen; eine Beziehung zum Entwicklungsstand läßt sich auch hier nicht aufzeigen.

Der eigentliche Anschluß der zur Seitenwurzel gehörenden Protoxylemtracheiden an das mütterliche Xylem wird unterschiedlich geleistet: So können die Protoxylemtracheiden beider Organe direkt aneinander anschließen (wie hier im distalen Xylempol bei • 60 µm)²⁵. Oft wird aber der Kontakt durch Tracheiden des Anschlußxylems vermittelt (hier ebenfalls im

²⁵ Hier weichen die Protoxylemstränge der Seitenwurzel etwas aus der Medianebene aus und können so an das mütterliche Protoxylem anschließen. Zudem schneidet die Längsachse der Seitenwurzel die Xylemplatte der tragenden Wurzel zentripetal des Protoxylems. Wenn sich bei einer Deviation gleichen Betrags die Medianebene der Seitenwurzel mit der Längsachse der mütterlichen Wurzel schneidet, wie es bei streng geometrischer Konstruktion zu fordern ist (vgl. Abb. 24), berühren sich die Protoxylempole der beiden Organe nicht. Eine Verbindung ist dann nur über vermittelndes Anschlußxylem möglich.

distalen Xylempol bei $\cdot 50 \mu\text{m}$ und bei $\cdot 40 \mu\text{m}$ sowie im proximalen Xylempol). Wie schon RYWOSCH bemerkte, sind dann die ersten Leitelemente in der Seitenwurzel keine Elemente des Protoxylems, „denn wir haben hier kein Ring- oder Spiralgefäß, sondern eine netzfaserige Tracheide“ (1909, S. 276).

Zwischen dem Anschlußxylem der tragenden Wurzel und dem der Seitenwurzel kann nur aufgrund der Lage unterschieden werden, denn die einzelnen Zellen unterscheiden sich nicht wesentlich: In beiden Organen sind sie netzförmig verstärkt, im Vergleich zu den regulären Tracheiden sind sie sehr kurz und weitlumig (**Abbildung 29**). In allen Fällen spiegeln sie die Form und Ausrichtung der zugrundeliegenden Parenchymzellen wieder; besondere Teilungen, welche die Orientierung der Zellen ändern könnten, kommen nicht vor. Die Längsachse der einzelnen Tracheiden muß daher nicht immer mit der Ausrichtung der Xylemreihe übereinstimmen (**Abbildung 30**). Die Entwicklung des proximalen Anschlußxylems beginnt häufig etwas früher als die des distalen Anschlußxylems, was mit der generell stärkeren Entwicklung des proximalen Anschlußgewebes übereinstimmt. Die Anschlußxylemtracheiden an der Basis der Seitenwurzel verlaufen parallel zum mütterlichen Xylem. Teilweise entwickeln sie sich in direktem Kontakt zu diesem, teilweise beginnt ihre Differenzierung aber auch frei im Parenchym der Seitenwurzelbasis. Mit zunehmenden Abstand von der Seitenwurzelbasis zeigen die Längsachsen der Tracheiden immer mehr in Richtung der Seitenwurzelspitze; die Tracheidenreihe nimmt einen bogenförmigen Verlauf an und läuft bald in Längsrichtung der Seitenwurzel. Die basisfern differenzierten Tracheiden vermitteln bereits zu den später gebildeten regulären Protoxylemtracheiden: So zeigen sie bereits die typischen ringförmigen Sekundärwandausstufungen und sind deutlich schlanker als die Tracheiden des Anschlußxylems; sie sind aber noch deutlich kürzer als die regulären Protoxylemtracheiden. Die oberste dieser Tracheiden steht bereits wie eine reguläre Protoxylemtracheide parallel zur Pleromgrenze, die unteren vermitteln wie anderen Anschlußxylemtracheiden zur Ausrichtung des mütterlichen Xylems.

1.2.2 Die Wurzelbildung während des sekundären Dickenwachstums.

Geranium pratense bildet als eine der perennierenden *Geranium*-Arten eine ansehnliche Rübe.²⁶ Erstes Anzeichen des sekundären Dickenwachstums sind Teilungen im Zentralzylinderparenchym zu beiden Seiten des Xylems (Abb. 25). Darauf teilen sich sämtliche Perikambiumzellen periklin; charakteristischerweise stoßen dabei die jeweils neugebildeten Zellwände fast ohne Versatz an die gemeinsamen Antiklinalwände (Abb. 18). Mit diesen Teilungen beginnt die Peridermbildung. Die teilungsaktiven Zellen beiderseits der Xylemplatte schließen sich unter Einbeziehung der perkambialen Bereiche vor den Protoxylempolen zu einem durchgehenden Kambium zusammen. Das Kambium bildet nach innen das sekundäre

²⁶ Sie wird später durch verdickte und gestauchte Sproßachsen ergänzt, die in den Achseln der Rosettenblätter und am Hypokotyl entstehen. Schließlich entsteht ein plagiotropes, sympodiales Rhizom.

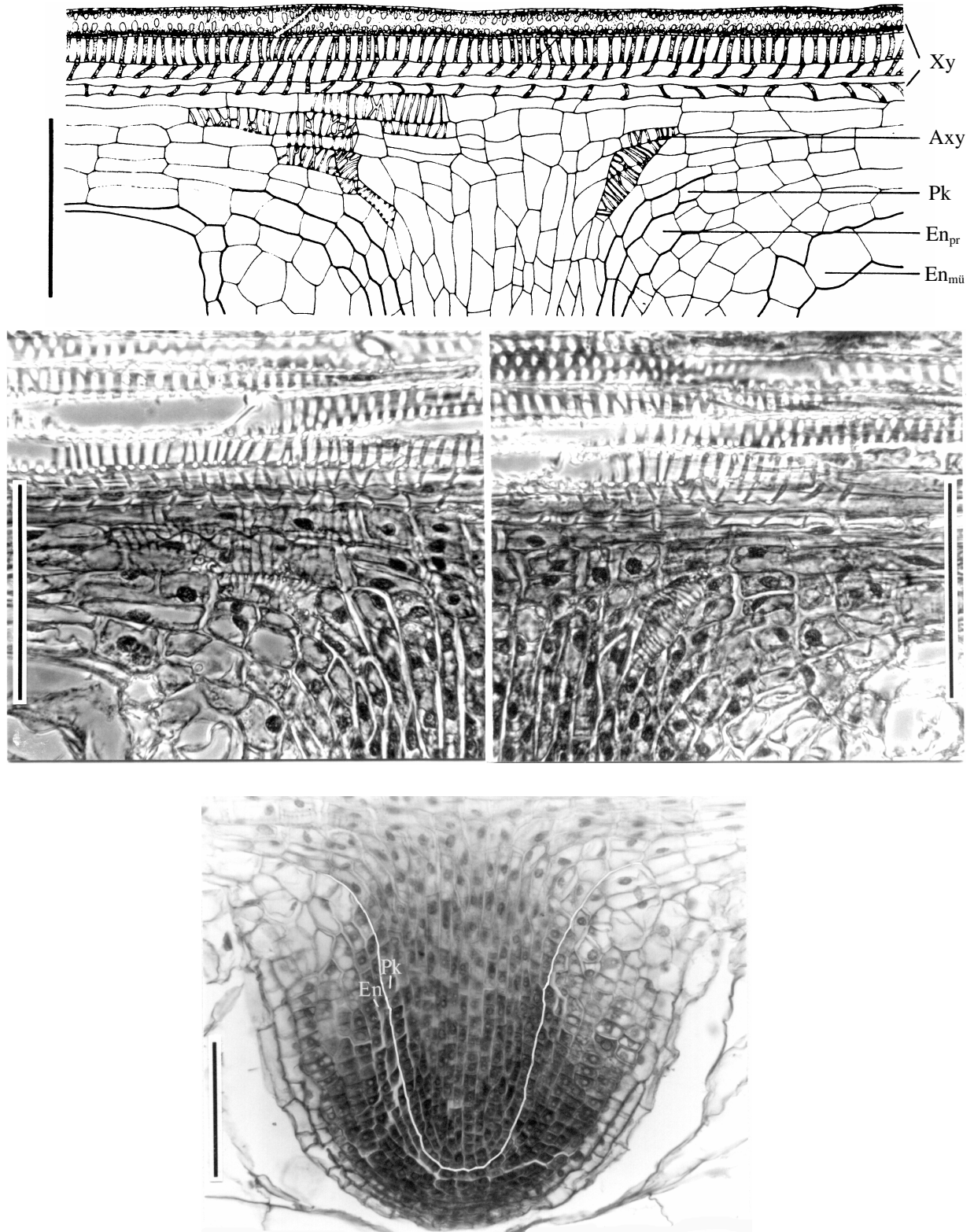


Abb. 29. Anschlußxylem innerhalb des Primordiums. Medianebene. • Die kurzen und netzförmig versteiften Tracheiden des Anschlußxylems (Axy) stehen den langen und sekundärwandreichen Tracheiden des regulären Xylems (Xy) unvermittelt gegenüber. Die Endodermis der tragenden Wurzel (En_{mii}) hat noch keinen Kontakt mit der Endodermis des Primordiums (En_{pr}).

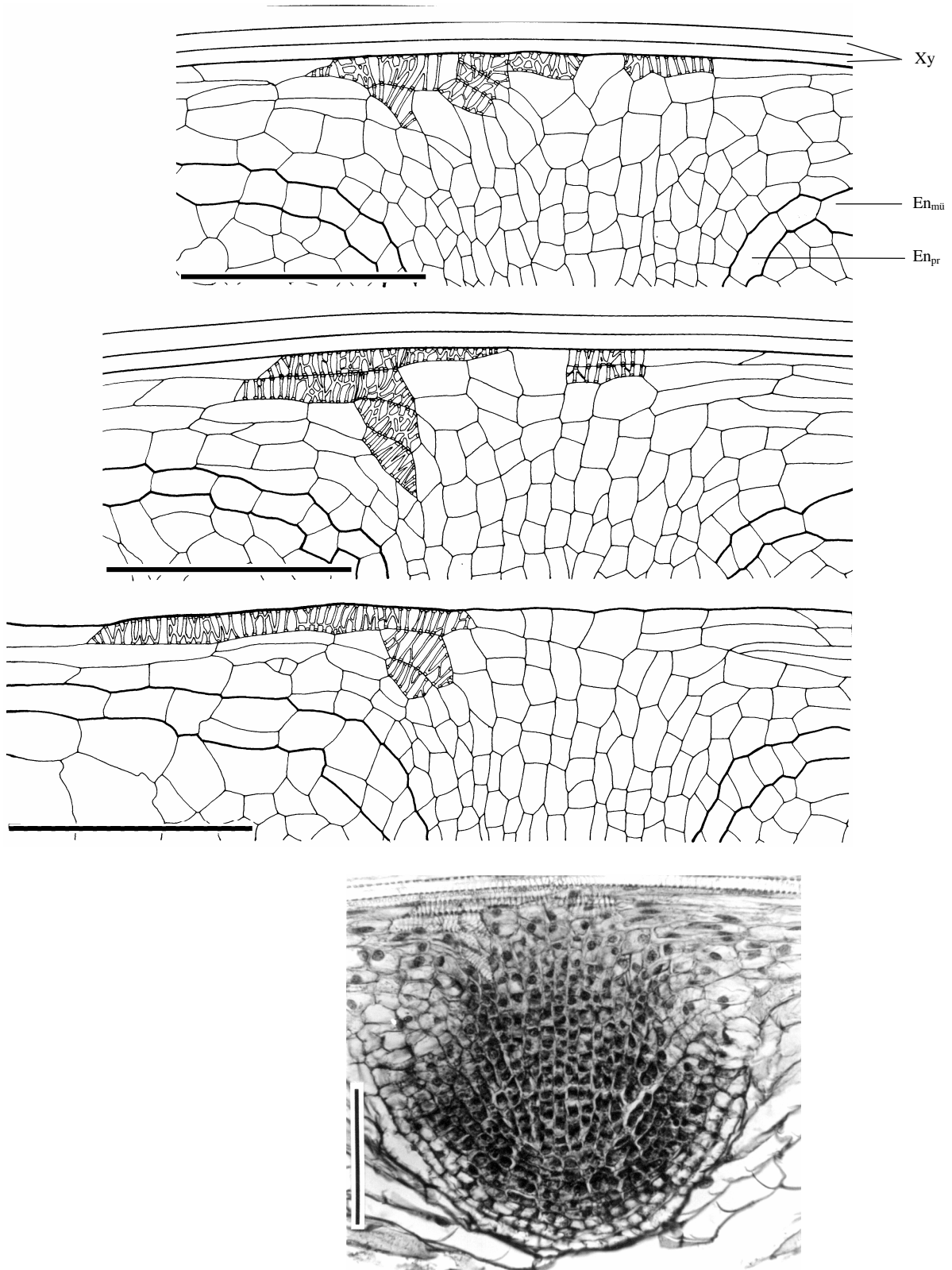


Abb. 30. Anschlußxylem innerhalb des Primordiums. Medianebene. • Zeichnerische Wiedergabe dreier aufeinander folgender Schnitte. Das Anschlußxylem der tragenden Wurzel ($Ax_{mü}$) ist ohne Wandverstärkungen gezeichnet. Die radiale Ausrichtung des Anschlußxylems folgt nicht der Ausrichtung der einzelnen Tracheiden, die schräg stehen. Die Endodermen von Primordium und tragender Wurzel sind hier bereits verbunden.

Xylem, nach außen das sekundäre Phloem. Über den Protoxylempolen wird nur parenchymatisches Gewebe gebildet: hier entstehen die beiden Markstrahlen. Später besitzen sie deutlich verdickte Zellwände. Das Dickenwachstum erfolgt in Hypokotyl und Radikula auf die gleiche Weise, so daß beide Organe sich in anatomischer Hinsicht einander annähern. Im oberen Bereich des Hypokotyls jedoch, wo die Aufzweigung in die Blattspuren beginnt, fehlt eine durchgehende Xylemplatte, so daß im Zentrum parenchymatisches Gewebe bleibt. Das Kambium ist kurz unterhalb des Kotyledonarknotens in den Markstrahlen weniger aktiv als zwischen den sekundären Leitgeweben, was mit der Abrundung des hier ursprünglich ovalen Zentralzylinderquerschnitts in Zusammenhang steht. Die produzierten Markstrahlzellen werden zudem wesentlich größer als die der sekundären Leitgewebe; eine deutliche Reihenaufbildung in den Markstrahlen unterbleibt daher in Nähe des Kotyledonarknotens.

Zusätzlich zu den bereits bestehenden Wurzeln, die ebenfalls in das sekundäre Dickenwachstum einbezogen werden, bilden sich an Hypokotyl und Radikula vereinzelt neue Wurzeln.²⁷ Zahlreicher erscheinen sie erst nach Verlust der feineren Wurzeln, beispielsweise nach Ausgraben der Pflanze. Die neuen Wurzeln entstehen in den Markstrahlen; sie befinden sich daher in der Medianebene des tragenden Organs. Ihre Bildung beginnt mit der Remeristematisierung eines vielzelligen Areals (**Abbildung 31**). Im Gegensatz zu den dicken Zellwänden der Markstrahlzellen sind die Primordiumszellen meist dünnwandig; nur vereinzelt finden sich kleine Abschnitte verdickter Zellwände. Es scheint, als ob die Wandsubstanz der ursprünglichen Markstrahlzellen abgebaut worden wäre (vgl. BUVAT 1944, S. 111).²⁸ Die Basis des remeristematisierten Areals wird vom Kambium umsäumt; das Kambium direkt unterhalb ist dann nicht mehr aktiv. Der apikale Bereich liegt im Periderm. Es finden zahlreiche Teilungen statt; die Zellfamilien lassen die Form der Ausgangszellen oft noch gut erkennen. Das remeristematisierte Areal wird insgesamt kleinzelliger, ohne daß sich jetzt bereits ein wurzeltypisches Zellmuster ausbildet. Seine Wurzelnatur läßt sich bis dahin nur aufgrund seiner Position und seiner Abmessungen erschließen; beides entspricht den älteren Wurzelprimordien.

Erst nach weiteren Zellteilungen wird das typische Wurzelmuster erkennbar (**Abbildung 32**): Im apikalen Bereich finden vermehrt schräge Teilungen statt, so daß bogenförmige Zellreihen sichtbar werden. Diese Zellreihen umgrenzen einen Primordiumsbereich, der an der Spitze vollmeristematisch ist. Basalwärts werden seine Zellen zunehmend plasmaärmer. Hier verlaufen die Zellreihen in Längsrichtung des Primordiums; die zentralen Zellreihen reichen bis zur Basis hinab.²⁹ Die peripheren Zellreihen divergieren zum Kambium des tragenden Organs. Dieser Bereich des Primordiums wird zum Plerom der sekundären Wurzel.

²⁷ Entsprechend der großen Ähnlichkeit zwischen Hypokotyl und Radikula gleichen sich die Wurzelentwicklungen in beiden Organen; daher braucht im Folgenden nicht zwischen den Anlegungen in Hypokotyl und Radikula unterschieden werden.

²⁸ Ein Abbau von Wandsubstanz im Zuge der Seitenwurzelanlegung wird beschrieben für zwei Orchidaceen (VONHÖNE 1880, BLOCH 1935), *Zea Mays* (BELL & McCULLY 1970) und *Convolvulus arvensis* (BONNETT 1969)

²⁹ Die Basis des Primordiums dürfte wie die des remeristematisierten Areals auf Höhe des inneren Kambiumbereichs liegen. Eine zellgenaue Abgrenzung zum tragenden Organ ist jedoch nicht durchführbar.

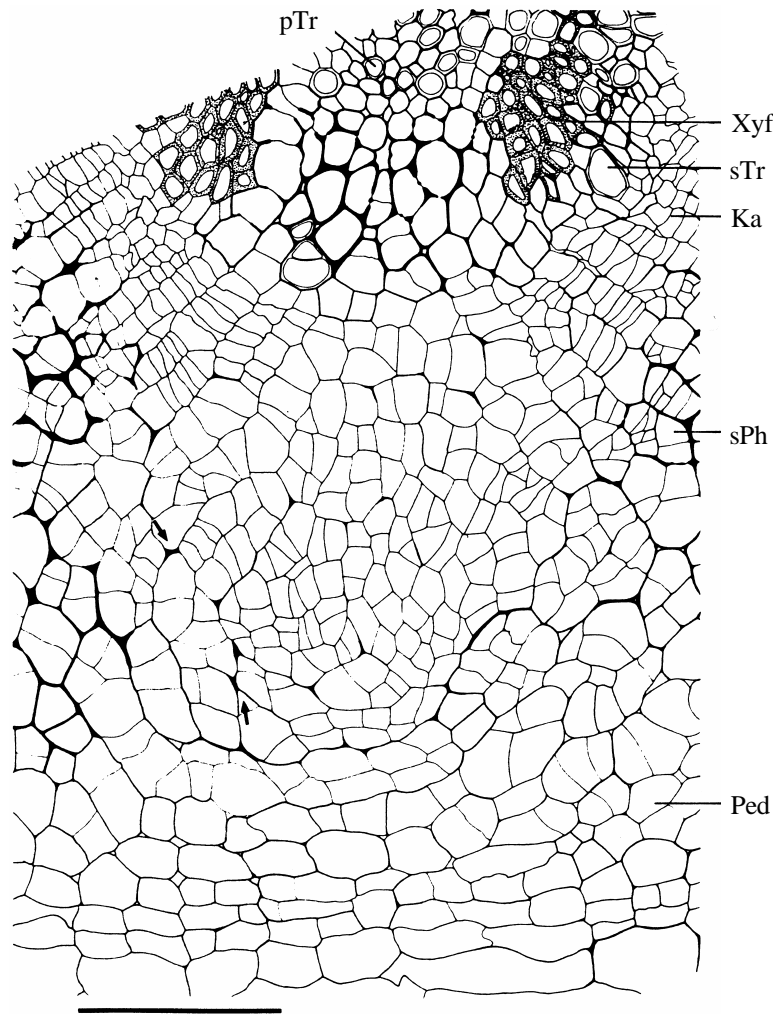
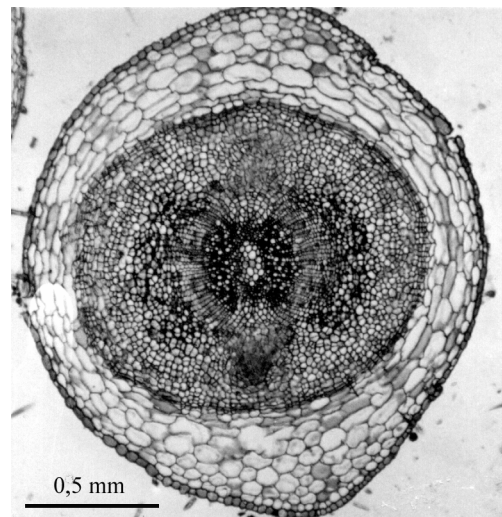
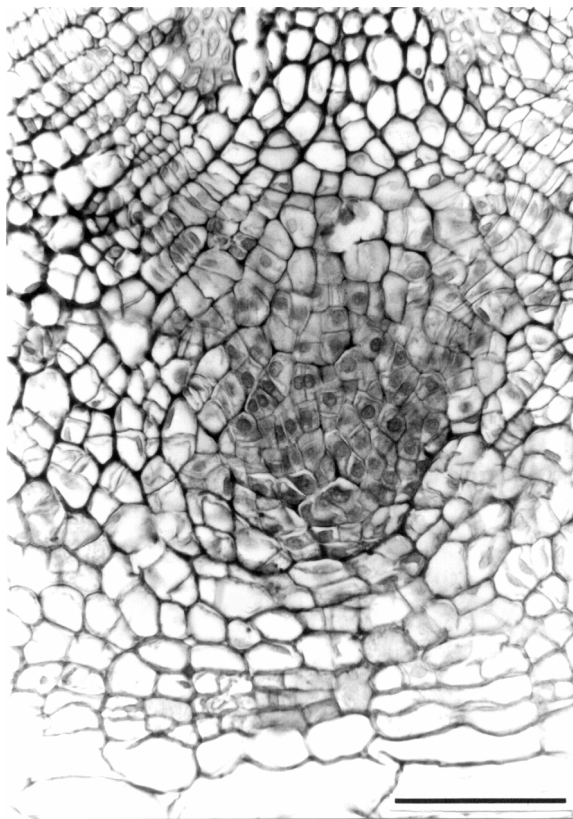


Abb. 31. Wurzelbildung während des sekundären Dickenwachstums. Remeristematisierung des Wurzelprimordiums. • Eine Abfolge von Sekundärwandresten suggeriert die Primordiumsgrenze (⇓), die tatsächlich weiter außen liegt, aber noch nicht zellgenau bestimmbar ist. (pTr: Tracheiden des primären Xylems, sTr: Tracheiden des sekundären Xylems, Xyf: Xylemfasern, sPh: sekundäres Phloem, Ped: Periderm.



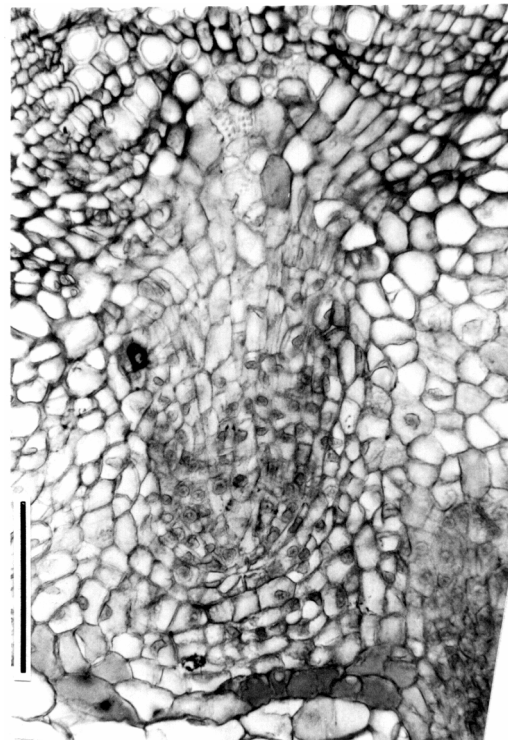
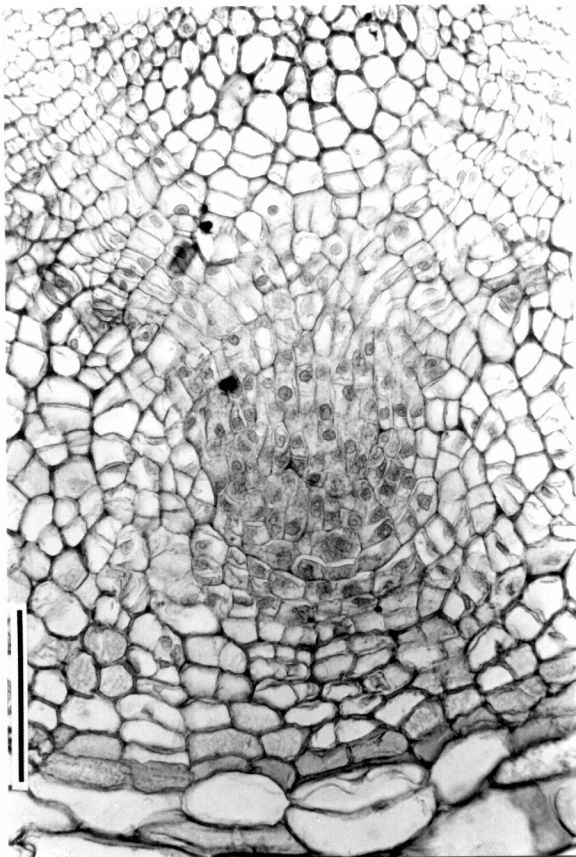
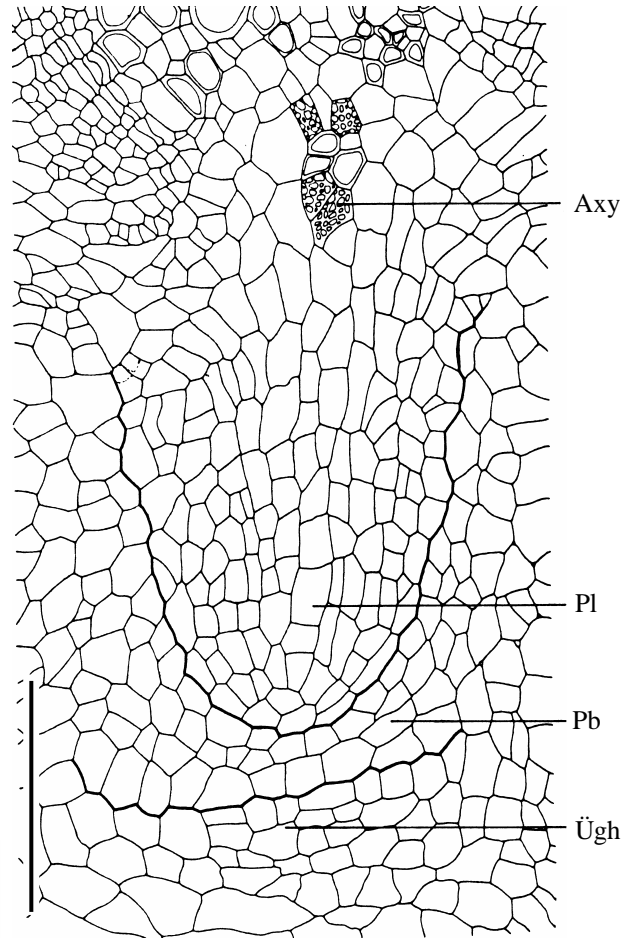
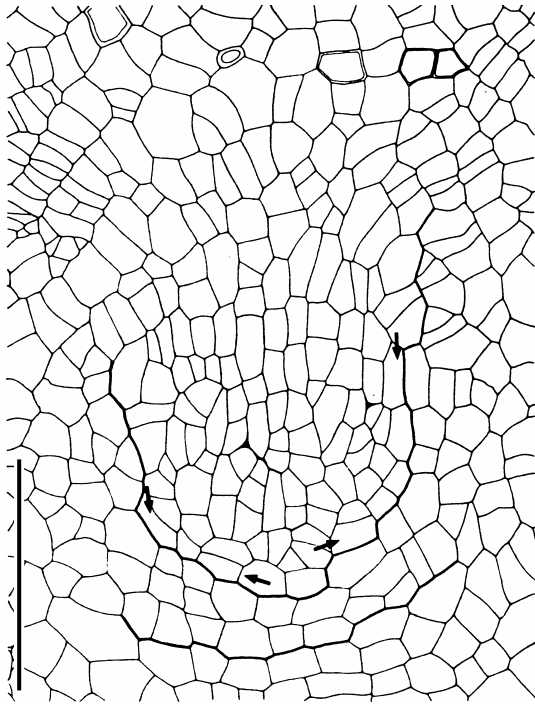


Abb. 32. Beginn der Musterbildung. • Durch schräge Teilungen entstehen bogenförmige Zellreihen (↓↓)

Abb. 33. Ausgestaltung des Zellmusters. • Die Vielzahl der sichtbaren Zellkerne im apikalen Bereich zeigt die Verkürzung der Zellen in Längsrichtung des tragenden Organs an.

Zwischen dem Plerom und dem noch unveränderten Peridermbereich liegt ein drei- bis vierschichtiger halbmeristematischer Bereich. Er umgreift nicht das ganze Plerom, sondern liegt ihm lediglich flach-schalenförmig auf; eine Untergliederung dieses Primordiumbereiches, aus dem später Periblem und Teile der Wurzelhaube entstehen, läßt sich in diesem frühen Stadium nicht erkennen. Das Gewebe, das sich seitlich an das Plerom anschließt, ist dünnwandiger und im Querschnitt kleinzelliger als das normale Markstrahlgewebe; Zellenlänge und Plasmagehalt haben sich aber nicht verändert. Das Gewebe setzt sich damit deutlich vom Primordium ab.

Damit haben auch diese Primordien die typische Höckerform angenommen und zeigen bereits, zumindest teilweise, das typische Zellmuster. Die Form- und Musterbildung findet ohne begleitendes Wachstum statt; sie ist allein die Folge der Überprägung eines entsprechend umgrenzten Gewebeareals. In diesem Punkt vermitteln die markstrahlbürtigen Primordien zwischen dem Anlegungsmodus der Radikula und dem jener Seitenwurzeln, die vor Beginn des sekundären Dickenwachstums angelegt werden. Auch die Radikula bildet sich durch die Überprägung eines bereits bestehenden Substrats; dort ist es die Basis des intermediären Embryos. Die bogenförmigen Zellreihen des künftigen Wurzelvegetationspunktes entstehen in beiden Fällen durch schräge, abgestimmte Zellteilungen in einem Gewebe, das vor der Wurzelbildung ein anderes Muster zeigt. Das Substrat der Seitenwurzelbildung vor Beginn des sekundären Dickenwachstums ist dagegen eine vollständige Neubildung aus wenigen Zellen des Perikambiums und auch der Endodermis. Die Form des Primordiums und dessen Zellmuster wird ganz wesentlich durch das primordiale Wachstum bestimmt.

Die weitere Gliederung im apikalen Primordiumbereich läßt sich nur in den Ansätzen erkennen, denn bald darauf tritt das Primordium in die Ruhephase ein. Zunächst wird aber das restliche Peridermgewebe vor dem bislang als Primordium angesprochenen Bereich dünnwandiger und kleinzelliger. Die bislang in Längsrichtung des tragenden Organs gestreckten Zellen werden hauptsächlich kürzer und schließlich auch hier ungefähr isodiametrisch.³⁰ In einem kleinen Bereich, der durch zwei Zellschichten von der Pleromspitze getrennt ist, beginnen vermehrt perikline Teilungen (**Abbildung 33**). Sie sind weniger geordnet als jene Teilungen, die in den bislang betrachteten sekundären Wurzeln die Bildung der Folgehaube einleiten (vgl. Abb. 26). In ihrer Unregelmäßigkeit gleichen sie vielmehr den Teilungen, die im Verlauf der Übergangshaubenentwicklung der Substratbildung dienen (Abb. 22, 23). Die eigene Substratbildung hat bislang jedoch nur geringen Anteil an der Bildung der Übergangshaube; sie entsteht hauptsächlich durch die immer weiter ausgreifende Überprägung weiteren Materials. Nach außen hin läßt sich die Übergangshaube noch nicht begrenzen. Nach basal greifen aber die perikline Teilungen nicht auf die darunterliegenden zwei Schichten über; diese bilden die Spitze des Periblems. Seitlich nimmt die Periblemdicke zunächst in typischer Weise durch Vermehrung der Schichten zu. Die Zellreihen verlieren sich aber bald im wenig veränderten Markstrahlgewebe. Aufgrund der geringen Veränderungen kann das Gewebe an

³⁰ Die Zellen sind schließlich auch in Längsrichtung des tragenden Organs kaum länger als 10 µm, da in jedem (Quer-) Schnitt dieser Dicke in fast allen Zellen die Zellkerne enthalten sind.

den Flanken des Pleroms nicht dem Periblem zugerechnet werden; das Periblem bedeckt nur die Spitze des Pleroms mit den flach-schalenförmigen Zellschichten. Das Plerom selber ist im Vergleich zu Periblem und Übergangshaube bereits weit entwickelt. Es besitzt eine recht glatte Außenkontur, deutliche Zellreihen nun auch in der Peripherie und zeigt die typische Differenzierung hinsichtlich der Zellgröße und des Plasmagehaltes: Das Zentrum des Pleroms besteht aus den bereits angesprochenen gerade verlaufenden Längsreihen. Hier sind die Zellen groß und plasmaarm. Die Peripherie des Pleroms ist kleinzellig und, zumindest im apikalen Bereich, verhältnismäßig plasmareich.

Im Markstrahl des Hypokotyls ist bereits Anschlußxylem differenziert. In der dargestellten Transversalebene ist es wie üblich gering entwickelt; auf dem Niveau der künftigen Protoxylempole sind schmale, aber immer noch netzförmige Tracheiden differenziert, die in die Basis des Primordiums hineinreichen. Aufgrund der Wandversteifungen sind auch diese Tracheiden als Anschlußxylem zu werten; die Protoxylemtracheiden besitzen bekanntlich ringförmige Wandaussteifungen. Die Xylemanbindung erfolgt beidseitig an das sekundäre Xylem, auf einem geringeren Teil der Länge auch an den Protoxylempol des tragenden Organs, gleich ob Radikula oder Hypokotyl. Das gesamte Anschlußxylem läßt sich hier 0,2 mm nach unten und 0,45 mm nach oben verfolgen. Unter Berücksichtigung der großen Variabilität entsprechen die Abmessungen damit noch den Leitgewebeanschlüssen, die sich vor Beginn des sekundären Dickenwachstums bilden.

Bislang erfolgt die Vergrößerung des Primordiums in gleichem Maß wie das Dickenwachstum des tragenden Organs. Nur selten läßt sich vor Eintritt der Ruhephase ein geringes Wachstum des Primordiums feststellen. Das ruhende Primordium wölbt sich dann etwas über die Oberfläche der Radikula hervor, die nach Abwurf der Rinde vom Periderm gebildet wird (**Abbildung 34**). Die innere Gliederung des Primordiums hat sich kaum weiter entwickelt; das Plerom ist in diesem Primordium lediglich dünner. Nun ist auch die äußerste Schicht des tragenden Organs von der Primordiogenese beeinflusst: Hier haben antikline Teilungen stattgefunden. Diese Zellschicht läßt sich auf das Phellogen zurückführen: Zu beiden Seiten schließt sie an das aktive Phellogen an und besitzt noch die gleiche bräunliche Färbung. Diese Färbung kann aber auch auf die darunterliegende Schicht des Primordiums übergreifen, obwohl beide Schichten nicht voneinander abstammen. Das Phellem, das sonst die Oberfläche des tragenden Organs bildet, fehlt hier. Das Gewebe über dem Primordium ist nicht mehr als Phellogen aktiv, eine tangential Teilungsaktivität ist weder nach innen, noch nach außen vorhanden. Das ehemalige Phellogen wird in das Primordium integriert und bildet einen Teil der Übergangshaube. Aufgrund der andersartigen Differenzierung ließe es sich als Wurzel-tasche von der Übergangshaube abtrennen, das Übergreifen der bräunlichen Färbung auf die darunterliegende Schicht der Übergangshaube spricht jedoch gegen eine scharfe Abgrenzung. Auf jeden Fall erfaßt die Überprägung die jetzige, sekundäre Oberfläche des tragenden Organs. Die markstrahlbürtige Wurzel wird nicht aus dem tragenden Organ hervorbrechen, sondern ihr Wachstum wie eine exogene Wurzel ohne begleitende Gewebszerreißung beginnen (vgl. HANSEN 1881, WEBER 1936).

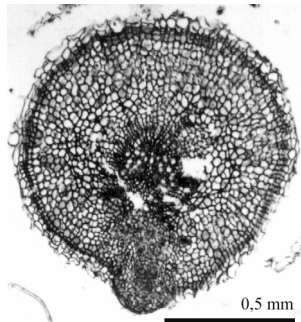
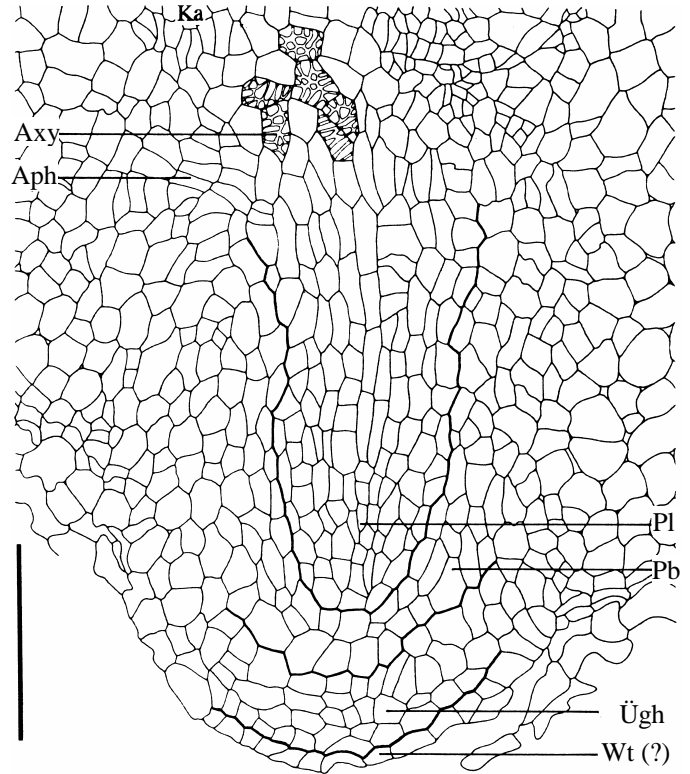
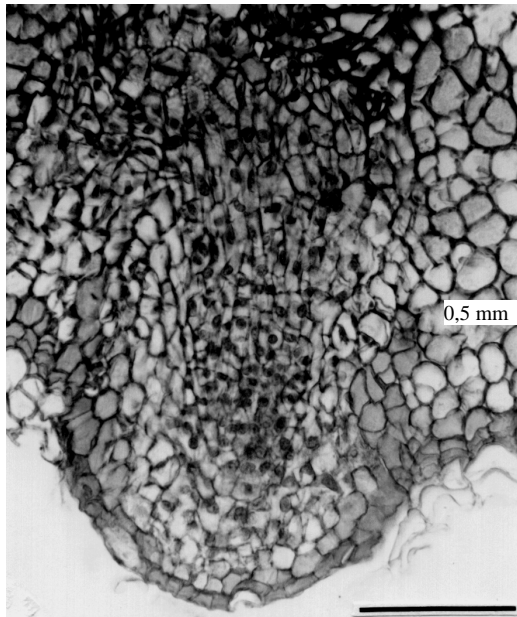


Abb. 34. Einbeziehung der Oberfläche in das Primordium und Streckung des Primordiums. • Die äußere Schicht [Wt(?)] wird teilungsfähig und in das Primordium integriert; aufgrund der ausschließlich antiklinen Teilungen und der abweichenden Färbung könnte sie als Wurzeltasche von der Übergangshaube abgegrenzt werden.

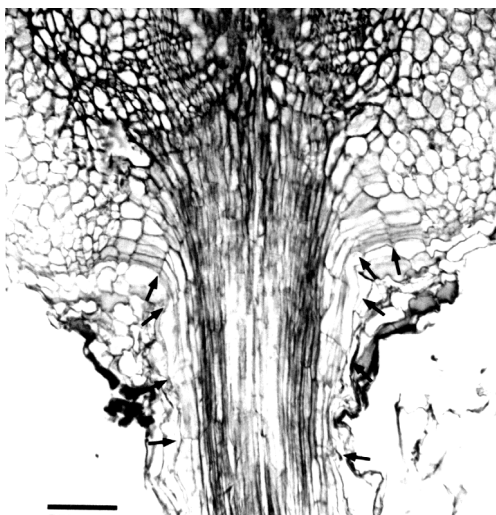


Abb. 35. Veränderung der Wurzelbasis während des sekundären Dickenwachstums. • Die Gewebebildung in der tragenden Wurzel während des sekundären Dickenwachstums schiebt das Periblem der Seitenwurzel hülsenartig nach außen; das kambiale Gewebe der Seitenwurzel vermittelt diese Verschiebung, so daß dessen ursprünglich antiklinen Wandkomplexe (↓↓) im Übergangsbereich beider Wurzeln schräg gestellt werden.

Bis auf die Beschränkung von Periblem und Übergangshaube auf den apikalen Bereich gleichen die markstrahlbürtigen Primordien jenen Primordien, die vor Beginn des sekundären Dickenwachstums angelegt werden (vgl. Abb. 23). Für die Bewertung dieser eigentümlichen Gewebeverteilung ist eine genauere Betrachtung der Wurzelbasis hilfreich, besonders ihre Entwicklung während des sekundären Dickenwachstums. Auch solche Seitenwurzeln, die vor Beginn des sekundären Dickenwachstums angelegt werden, besitzen eine Basis, die nicht von Periblem umhüllt wird – allerdings ist sie sehr kurz; sie hat in etwa die Länge der Perikambiumdicke: Das Perikambium des tragenden Organs geht nahtlos in das Plerom über, und auch die Endodermen des tragenden Organs und der Seitenwurzel schließen aneinander an (Abb. 28). Das Periblem der Seitenwurzel befindet sich demnach nur oberhalb der Endodermen. Mit Beginn des sekundären Dickenwachstums verdicken sich die Perikambium-Derivate; sie quellen nun nicht etwa an der Seitenwurzel empor, so daß sie die Wurzel einschließen, sondern heben das Periblem der Seitenwurzel mit empor, so daß es sich hülsenartig nach außen schiebt – die periblemfreie Wurzelbasis wird damit länger. Die dadurch verursachte Scherung zwischen Plerom und Periblem wird durch die Gewebeproduktion des Kambiums der Seitenwurzel ermöglicht; die Wände werden dabei schräggezogen (**Abbildung 35**).

Bei den markstrahlbürtigen Primordien mit dem großen seitlichen Kontakt zwischen dem Plerom und dem Zentralzylinder des tragenden Organs wird somit die Situation vorweggenommen, die sich bei den anderen Wurzeln erst aufgrund des sekundären Dickenwachstums ergibt. Da die Wurzelrinde während des sekundären Dickenwachstums abgeworfen wird, würde ein weiteres Hinabreichen des Periblems in den mütterlichen Zentralzylinder hinein zudem eine größere Narbe hinterlassen.

2 *Tropaeolum majus*

2.1 Die Seitenwurzeln¹

Bei *Tropaeolum majus* werden die Seitenwurzeln wie bei *Geranium pratense* in so großer Entfernung vom Wurzelvegetationspunkt angelegt, daß am Ort der Wurzelbildung kein embryonales Gewebe mehr vorhanden ist. Die Endodermis zeigt noch keine besonderen Differenzierungen;² sie läßt sich aber durch ihre geringe Zellgröße und das weitgehende Fehlen von Interzellularen zuverlässig vom Rindenparenchym abgrenzen. Da das Rindengewebe samt Endodermis aus radialen Zellreihen besteht, das Perikambium daran aber mit Versatz anschließt, ist die Grenze zum Perikambium aufgrund des Zellmusters dennoch gut zu erkennen. Das Perikambium selber ist über den Xylempolen zweischichtig, sonst einschichtig;³ eine Konfiguration, die *Tropaeolum majus* mit manchen Wurzeln von *Geranium pratense* teilt. Trotz dieser anatomischen Gemeinsamkeiten unterscheiden sich die frühen Primordiogenesen beider Arten wesentlich:

Ein Seitenwurzelpremordium von *Tropaeolum majus* entsteht nicht nur aus den beiden Perikambiumschichten, sondern auch aus der Endodermis. Bis das Primordium eine Länge von ungefähr 100 µm erreicht, entwickeln sich perikambialer und endodermaler Anteil gleichartig: Weder im meristematischen Aspekt, noch dem Zuwachs, noch dem Zellmuster lassen sich wesentliche Unterschiede erkennen. Beiden Anteilen fehlt eine deutliche Schichtung (**Abbildung 36**). Der durch Remeristematisierung entstandene Meristemblock ist in der Mitte anfangs einheitlich vollmeristematisch; sobald aber die Zellen der inneren Perikambiumschicht stärker wachsen, entwickeln sie große Vakuolen und verlieren damit ihren vollmeristematischen Aspekt (**Abbildung 37**). Dann lassen sich auch Plerom und Periblem anhand ihrer Zellmuster erkennen: Den Pleromkern bilden die Abkömmlinge der inneren Perikambiumschicht. Er zeichnet sich durch seine langen Zellfamilien und seine relative Plasmaarmut aus. Darüber liegen meist zwei Schichten plasmareicher Zellen; sie bilden die Pleromperipherie. Später heben sie sich auch durch ihre geringe Größe von den angrenzenden Geweben ab (**Abbildung 38**). Ihr Anteil am radialen Wachstum ist vorerst gering.⁴ Die zwei darüberliegenden Gewebeschichten zeigen das typische Teilungsmuster des Periblems: Im Scheitel des Primordiums sind sie ungeteilt und spalten sich erst an den Flanken auf. Diese beiden Periblemschichten sind unterschiedlicher Herkunft: Die innere entstammt dem Peri

¹ Die Anlegung und Entwicklung der Radikula wird für *Tropaeolum majus* nicht dargestellt. Wie sich erst im Laufe der Auswertung herausstellte, ließ das vorhandene Material eine differenzierte Wertung nicht zu, und auch die Auswertung der Literatur (FLAHAULT 1878, HEGELMAIER 1878, BRUNOTTE 1900, v. GUTTENBERG 1947, WALKER 1947) konnte diese Lücke nicht schließen.

² Ein CASPARYScher Streifen ist nicht erkennbar, auch der Nachweis von Suberin oder Kutin mit Sudan IV fällt negativ aus.

³ Im Gegensatz dazu beschreiben VAN TIEGHEM & DOULIOT das Perikambium als durchgehend einschichtig (1888, S. 155).

⁴ Letztlich ist es aber die Pleromperipherie, die die Initialen des (Folge-)Pleroms an dessen Spitze liefern wird und dann für das weitere Fortwachsen des Pleroms verantwortlich ist.

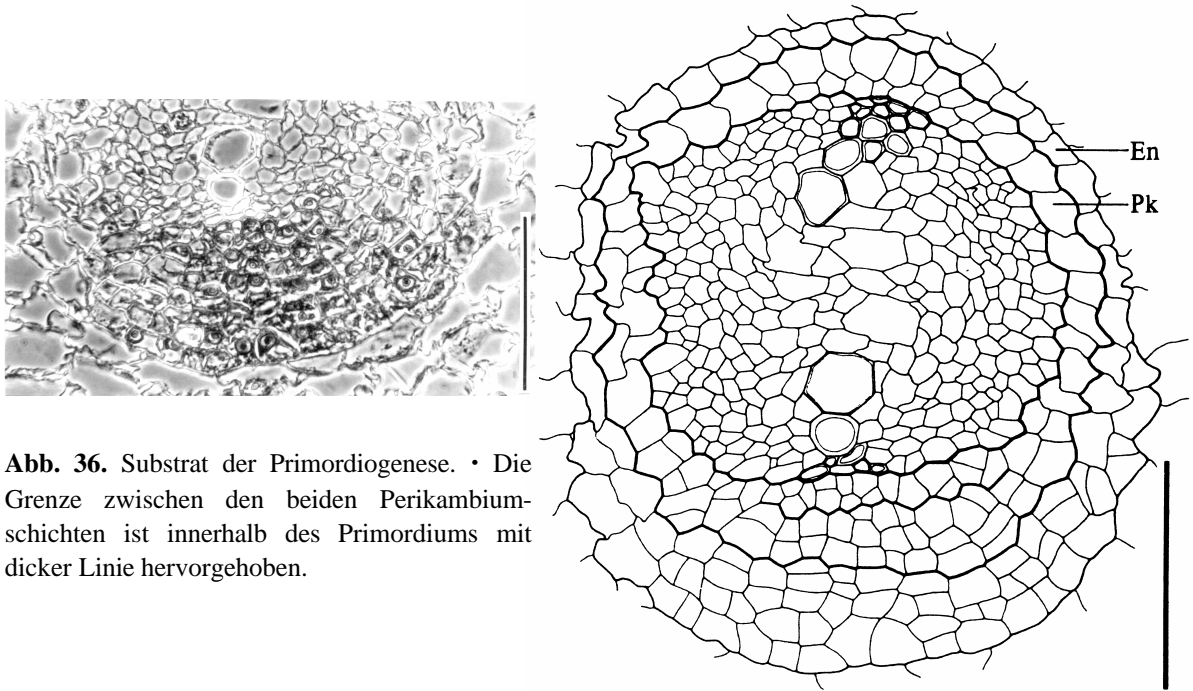


Abb. 36. Substrat der Primordiogenese. • Die Grenze zwischen den beiden Perikambiumschichten ist innerhalb des Primordiums mit dicker Linie hervorgehoben.

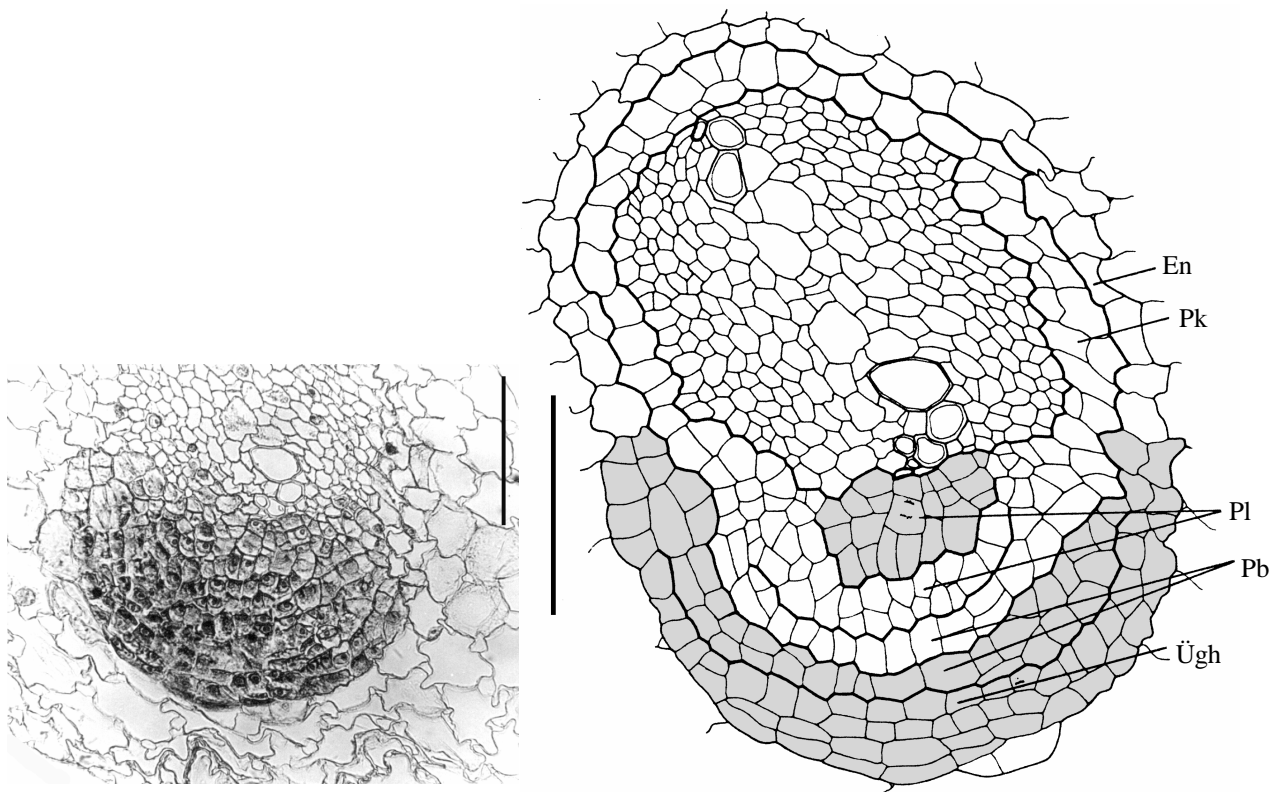


Abb. 37. Gliederung des Primordiums. • Abkömmlinge der Endodermis und der inneren Perikambiumschicht grau hinterlegt; prospektive Gewebegrenzen des Primordiums stark konturiert.

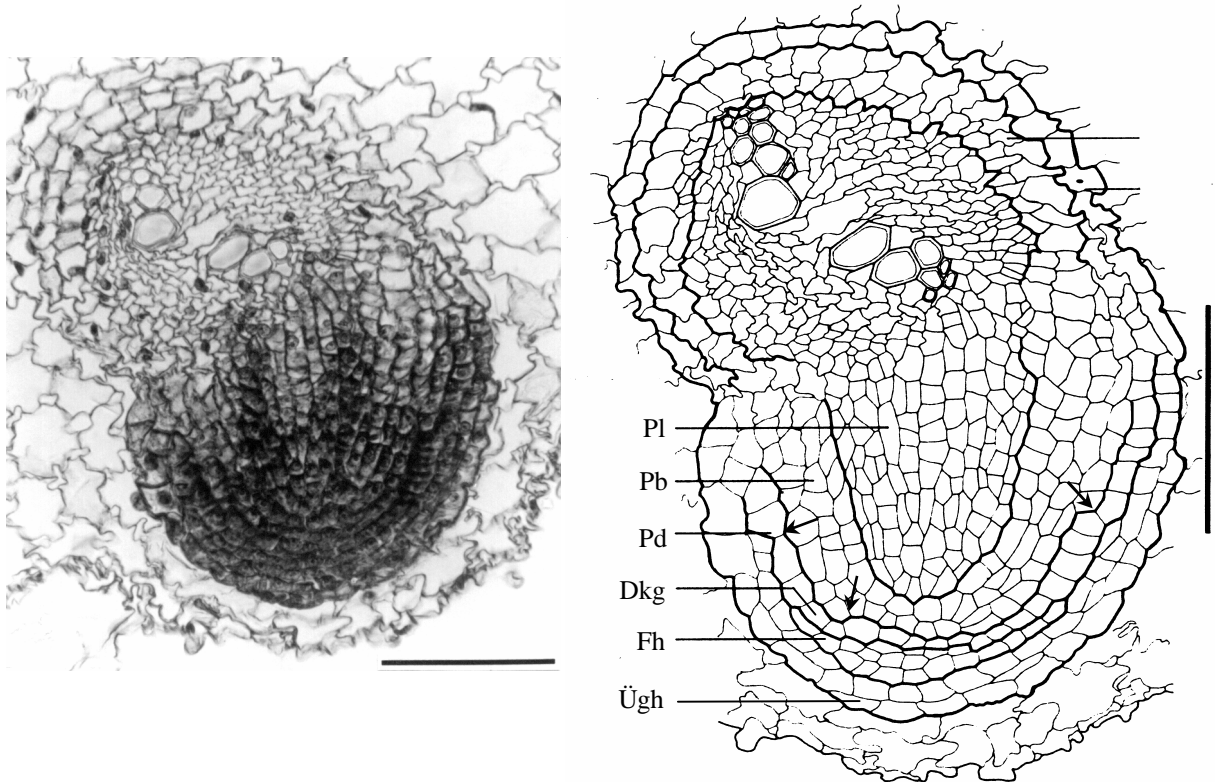


Abb. 38. Differenzierung der Histogene, Bildung der Foliehaube. • Das Protoderm entsteht auf ganzer Fläche im Inneren des Primordiums. Wenn es auch ein unruhigen, von zahlreichen Versätzen (⇓⇓) geprägten Verlauf nimmt, läßt es sich doch anhand seiner besonderen asymmetrischen Färbbarkeit und Stellung der Zellkerne erkennen (⇐⇐).

kambium, die äußere der Endodermis. Die endgültige Abgrenzung des Periblems nach außen gelingt erst, wenn das Protoderm nachweisbar ist. Dann zeigt sich, daß das Periblem im Scheitelbereich tatsächlich zweischichtig ist. Das bleibt es auch, solange der Vegetationspunkt einen geschlossenen Bau besitzt.

Erst kurz vor dem Freibrechen des Primordiums zeigt das Protoderm seine eigentümliche Farbreaktion und Stellung der Zellkerne (Abb. 38): die intensive Färbung konzentriert sich auf die zum Periblem gewandte Seite; hier stehen auch die Zellkerne. Diese Merkmale finden sich nicht im basalen Bereich des Primordiums; hier ist kein Protoderm erkennbar. Das Protoderm besteht aus verhältnismäßig kurzen Zellreihen, die mit deutlichem Versatz aneinander stoßen. Hierin spiegelt sich seine Herkunft aus dem ungeschichteten Ausgangszustand wider, denn auch im Substrat der Protodermbildung, dem endodermalen Anteil des Primordiums, sind keine durchlaufenden Zellreihen vorhanden.

Im Scheitelbereich des Protoderms beginnen jene tangentialen Teilungsserien, mit denen die Folgehaube aufgebaut wird.⁵ Hier entstehen kurze Zellfamilien aus abgeplatteten Zellen. Ihre antiklinen Wandkomplexe⁶ setzen sich nicht in das darüberliegende Gewebe fort, womit die unterschiedliche Entstehungsweise der Gewebe betont wird: Die Folgehaube ist eine Neubildung aus dem Protoderm, das hier als Dermokalyptrogen fungiert. Das über der Folgehaube liegende Gewebe ist direkt aus dem endodermalen Anteil des Meristems entstanden, noch vor der Gliederung des Primordiums und ohne Beteiligung des Protoderms. Die weitere Entwicklung dieses Abschnitts gleicht jedoch der einer Wurzelhaube: Bereits jetzt kündigt sich mit der Vakuolenbildung in der Peripherie der Beginn einer Degeneration an, die gleichmäßig von außen nach innen fortschreitet. Bis zum Freibrechen der Seitenwurzel sind aber fast alle Zellen noch vital. Im Spitzenbereich strecken sie sich axial, so daß die Wurzelhaube spitzer wird (**Abbildung 39**). Diese erste Wurzelhaube ist durch Überprägung bereits vorhandenen Gewebes entstanden und ist daher eine Übergangshaube.⁷ Später wird sie allmählich durch die Folgehaube ersetzt.

An den Flanken des Primordiums tritt das Protoderm zumindest abschnittsweise an die Oberfläche, so daß hier das gesamte endodermale Gewebe in das Primordium aufgenommen wird. Eine durchgehende, besondere Merkmale zeigende Umhüllung (vgl. MCCULLY 1975, S. 112) jenseits des Protoderms und der Übergangshaube fehlt den Primordien; eine Wurzel-tasche wird daher trotz der umfangreichen endodermalen Beteiligung nicht ausgebildet. Auch

⁵ Auch in der Übergangshaube finden sich mitunter Teilungsmuster, die an eine tangential Teilungsserie erinnern (und so die Folgehaube imitieren): Zum Scheitel hin wird das Protoderm plötzlich dünner und es beginnt eine Zellreihe, die seine Außenkontur weiterführt. Allein die Tatsache, daß die antiklinen Wände in beiden Schichten nicht fluchten, sondern auf Lücke stehen, zeigt, daß diese beiden Schichten nicht das Spaltungsprodukt des Protoderms sein können.

⁶ Als Wandkomplex wird eine Abfolge von Zellwänden bezeichnet, die gleichgerichtete Zellteilungen aus einer einzigen Zellwand entstanden sind. In diesem Fall gliedern fortgesetzte perikline Teilungen einer Protodermzelle ihre antikline Zellwand in eine Abfolge von antiklinen Wänden der Tochterzellen. Damit ergibt sich ein Wandkomplex, der nach seiner Ausrichtung als antikliner Wandkomplex beschrieben wird.

⁷ Eine histogenetisch begründete Untergliederung des Primordiums dergestalt, daß endodermale Produkte als Wurzel-tasche anzusprechen sind, kann hier keine Anwendung finden, da schon das Protoderm und auch Teile des Periblems endodermaler Herkunft sind.

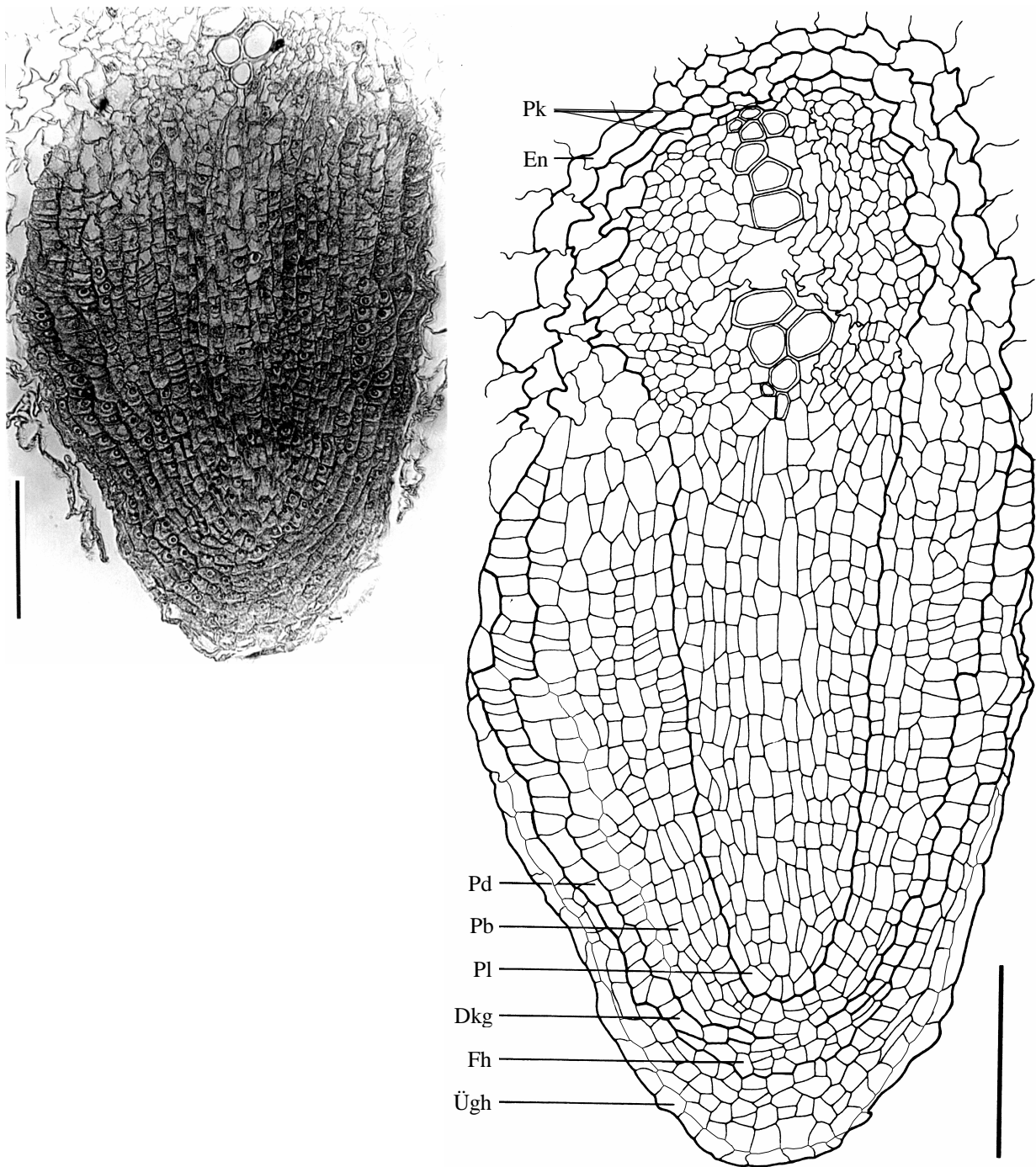


Abb. 39. Freibrechende Seitenwurzel. • Der unregelmäßige Verlauf des Protoderms spiegelt dessen Entstehung im Innern des Primordiums wieder, ohne Bezug zu vorhandenen Oberflächen oder Gewebegrenzen. Die Folgehaube ist klein und ebenfalls recht unregelmäßig strukturiert, die läßt sich daher nur schlecht gegen die Übergangshaube abgrenzen.

in der Übergangshaube selber läßt sich keine Zäsur erkennen, die Teile davon als Wurzel-tasche auswies.

Das Spitzenwachstum beginnt erst spät. Noch nach dem Freibrechen der jungen Seiten-wurzel verändert sich die Spitzenregion nur wenig, auch die Folgehaube ist kaum verändert. Die Seitenwurzel wächst, in dem sie sich als Ganzes streckt. Damit bilden sich in den einzel-nen Geweben auch ohne Beteiligung der Initialen die typischen langen Zellfamilien. Dieser Streckung folgen auch die Flanken der Übergangshaube. Da sich die Zellen noch antiklin teil-en können, bleiben die ursprünglichen Zellproportionen noch länger erhalten.

2.2 Die sproßbürtigen Wurzeln

Die Primordiogenese der sproßbürtigen Wurzeln beginnt seitlich eines Leitbündels⁸ in der Zellschicht zwischen der Endodermis⁹ und den potentiellen Kambiuminitialen (**Abbil-dung 40**). Diese Zellschicht wird als Perizykel bezeichnet (TROLL 1943, S. 2157; v. GUTTENBERG 1960, S. 287; ESAU 1969, S. 274). Die rhizogenen Zellen werden durch Quer-teilungen stark verkürzt und die Plasmakonzentration steigt an. Eine erste tangentielle Teilungsserie führt zu einem periklinen Wandkomplex und damit zu einer zweischichtigen Kon-figuration; mit dem weiteren Wachstum wird diese aber bald undeutlich. Die weiteren tan-gentialen Teilungen verlaufen nicht synchron, und die Wände setzen auf unterschiedlicher Höhe an den Radialwänden an (vgl. SINNOTT & BLOCH 1941): es bilden sich keine weiteren periklinen Wandkomplexe und damit auch keine Schichtung.

Das Primordium wächst in der Mitte am stärksten und nimmt linsenförmige Gestalt an, denn seine basale Begrenzung bleibt nicht eben, sondern wölbt sich zunächst nach innen, in den Markstrahl hinein; scheinbar setzen Endodermis und Rindenparenchym dem verdrängen-den Wachstum des Primordiums mehr Widerstand entgegen als das weiche Parenchym des Markstrahls. Bei den Wurzeln dagegen wird das Widerlager des Primordiums vom Xylem und dem kleinzelligen Zentralzylinder gebildet; dort wölbt sich das Primordium von Anfang an nach außen vor.

Anders als bei den Seitenwurzeln bleibt die Beteiligung der Endodermis an der Primordio-genese gering: Zwar werden die Zellen plasmadichter und können sich auch noch teilen;¹⁰ sie unterscheiden sich aber durch ihre Größe und Plasmaarmut so deutlich, daß sie, auch ohne

⁸ Da die Markstrahlen meist schmal sind, werden die Primordien auf beiden Seiten von Leitbündeln begrenzt. In breiten Markstrahlen stehen die Primordien jedoch nicht mittig, sondern seitlich an einem der beiden Leitbündel.

⁹ Ohne eine Interpretation der Verhältnisse bezüglich der Stelärtheorie liefern zu wollen, werden diese beiden Gewebeschichten aufgrund anatomischer Eigenschaften als Endodermis und als Perizykel bezeichnet. Die Endo-dermis läßt sich bei *Tropaeolum majus* in der Sproßachse besser erkennen als in der Wurzel: Schon in den jun-gen Achsen bilden die Endodermiszellen eine lipophile Lamelle (positive Reaktion mit Sudan IV). Sie erscheint zuerst in den Endodermiszellen über den Leitbündeln, später auch in denen über den Markstrahlen; hier bleiben aber in unregelmäßigen Abständen einzelne Endodermiszellen unverändert erhalten. Durch die Verwendung des Begriffes Perizykel kann knapp und deutlich unterschieden werden zwischen dem Gewebe in der Sproßachse und dem entsprechenden Gewebe in der Wurzel, das weiterhin als Perikambium bezeichnet wird.

¹⁰ SMITH (1942, S. 193) dagegen beobachtet keine Teilung der Endodermiszellen.

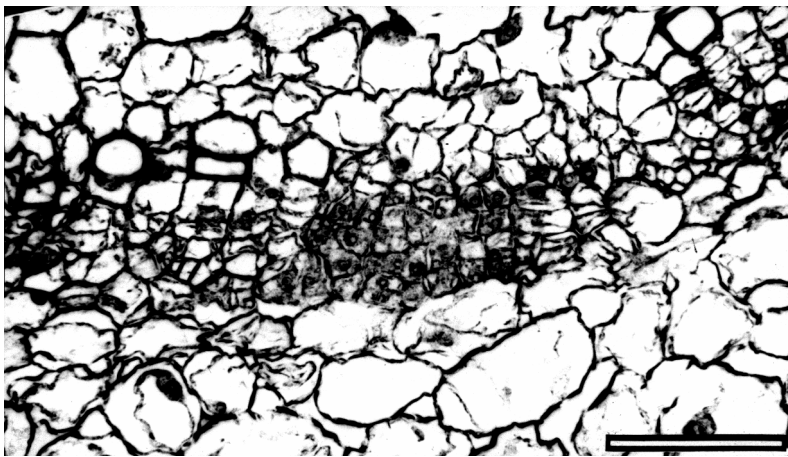
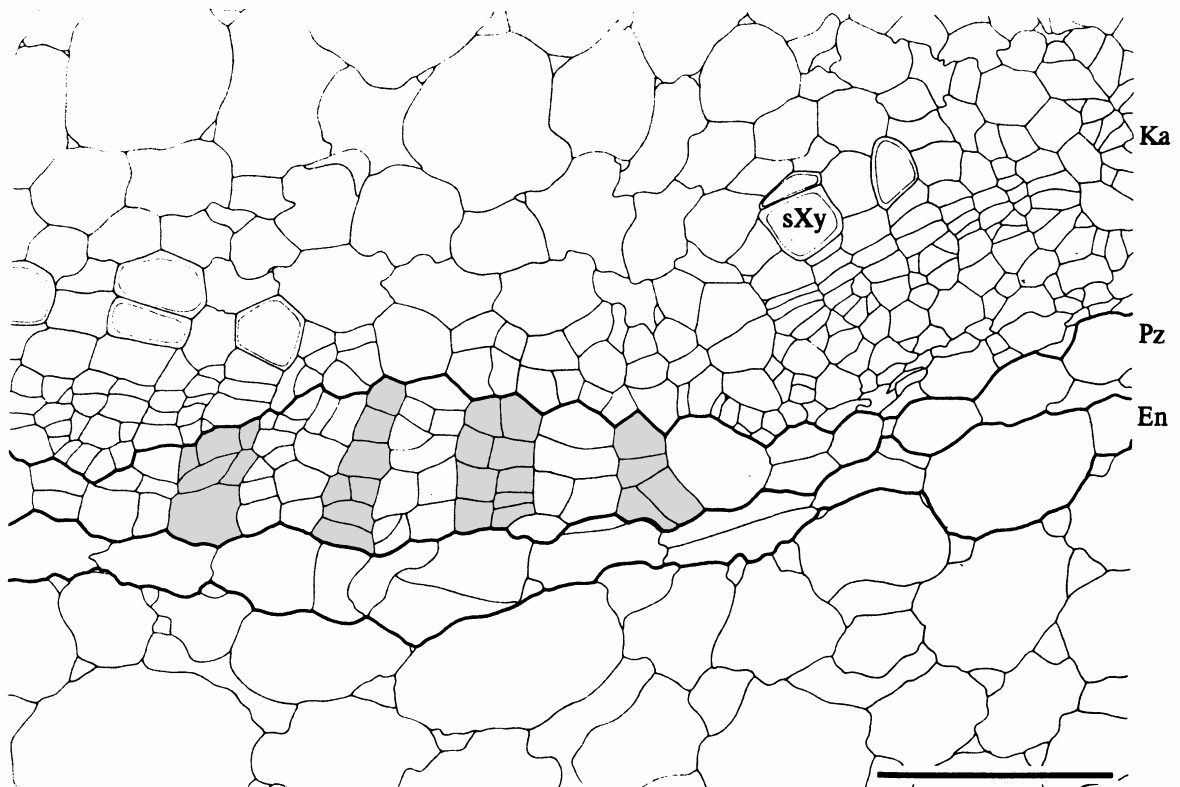


Abb.40. Substrat der Primordienbildung. • Musterbestimmend sind radiale Zellfamilien (abwechselnd grau hinterlegt), auch wenn der Wandkomplex der ersten tangentialen Teilungen ($\downarrow\downarrow$) noch zu erkennen ist. Die Basis des Primordiums wölbt sich nach innen, die äußere Kontur entspricht noch weitgehend der ursprünglichen Lage des Perizykels.

besondere Differenzierungen zu zeigen, als Wurzeltasche vom übrigen Primordium und namentlich von dessen Wurzelhaube abgegrenzt werden können.

An der Primordiogenese kann sich auch von Anfang an Markstrahlparenchym beteiligen. Beobachten läßt sich das in solchen Bereichen, in denen Perizykel und angrenzendes Markstrahlparenchym nicht klar voneinander abgegrenzt sind. Hier entsteht die Linsenform des Primordiums, die sonst die Folge des Wachstums ist, direkt durch die Remeristematisierung eines Gewebeareals entsprechenden Umrisses (**Abbildung 41**). Einem solchen Primordium fehlt nicht nur eine tangentiale Schichtung, es fehlen auch die radial verlaufenden Zellfamilien.

Aber auch bei klar abgegrenztem Perizykel werden nach innen angrenzende Zellen in die Primordiogenese mit einbezogen, allerdings zu einem späteren Zeitpunkt. Diese Zellen beginnen sich erst dann zu teilen, wenn das Primordium bereits linsenförmig ist. Außerhalb des Primordiums stellt diese Zellschicht die Initialen des Kambiums in den Markstrahlen. Durch die Aufnahme dieser Zellen liegt die Basis des Primordiums inmitten des Kambiums (**Abbildung 42**). Wenn das kambiale Wachstum einsetzt, folgt das Primordium diesem radialen Wachstum der Sproßachse durch eine entsprechende Verlängerung seiner Basis.¹¹ Die Abgrenzung zum perizykelbürtigen Bereich des Primordiums wird dabei schnell undeutlich, denn die Zellen der Primordiumsbasis sind bald genauso radial gestreckt wie die darüberliegenden Zellen, da sie sich viel seltener tangential teilen als die benachbarten extraprimordialen Kambiumderivate. Das Wachstum der Primordiumsbasis hält Schritt mit dem kambialen Wachstum, so daß sich das Primordium während des sekundären Dickenwachstums verlängert, ohne sich dadurch stärker in die Rinde vorzuwölben. Die vorhandene Vorwölbung beruht nur auf dem Wachstum des perizykelbürtigen Anteils. Aber auch dieser Formwandel fällt geringer aus, als es das Längenwachstum erwarten läßt:

Üblicherweise ist das Längenwachstum eines Wurzelprimordiums untrennbar mit seiner Auf- und Vorwölbung in die mütterliche Rinde verbunden, denn der Rand des Primordiums, dort wo es in das rhizogene Gewebe übergeht, bleibt auf dem Niveau des rhizogenen Gewebes. Bei den sproßbürtigen Wurzeln von *Tropaeolum majus* jedoch vermittelt ringsum anschließendes Perizykelgewebe, so daß auch der Rand des Primordiums in axialer Richtung wachsen kann. Die Front des Primordiums kann so ohne größere Formveränderung in die mütterliche Rinde hinein vorrücken. Die Seiten des Primordiumkörpers bestehen aus radialen¹² Zellreihen, ansonsten sind es ehemals tangential stehende Bereiche des Primordiums, die durch das Längenwachstum in die radiale Richtung aufgewölbt wurden. Das vermittelnde Perizykelgewebe wird erst nach Beginn der Primordiogenese teilungsaktiv und bildet durch

¹¹ Ein ähnliches Wachstumsmuster zeigen auch die Wurzelprimordien der *Cotoneaster*-Arten (CLARK 1933, WOLFE 1934). Einen geschlossenen Kambiumring, der das Primordium mit dem sekundären Dickenwachstum nach außen verschiebt, zeigen dagegen *Griselina littoralis* (WHITE & LOVELL 1983) oder Arten der Gattung *Salix* (CARLSON 1938 und 1950).

¹² Als radial sind diese Zellreihen zu bezeichnen, wenn man die tragende Sproßachse betrachtet; nimmt man das Primordium als Bezugssystem, sind die Zellreihen als axial zu bezeichnen.

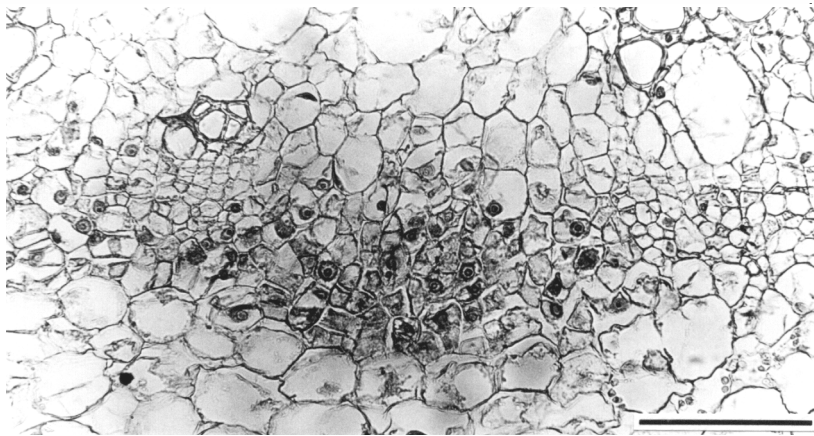
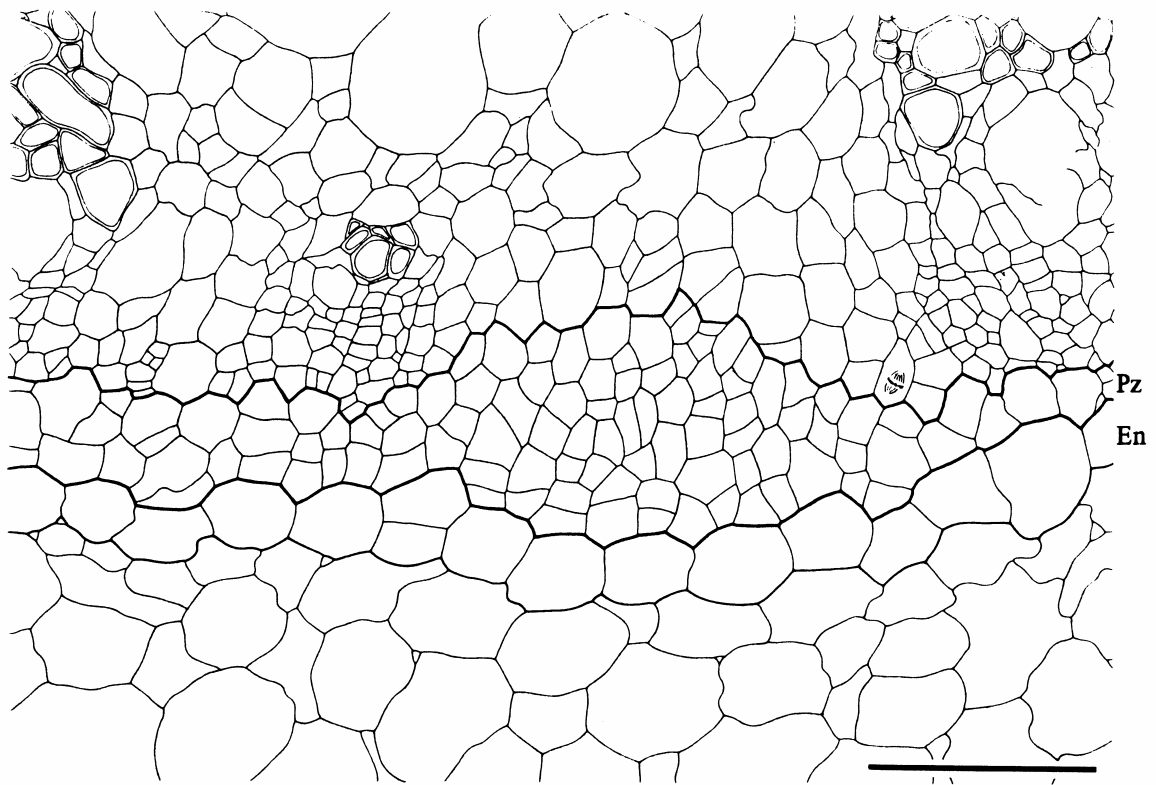


Abb. 41. Primordienbildung in mehrschichtigem Substrat. • Das Zellmuster läßt keine radialen Zellfamilien, die auf ein radiales Wachstum hindeuten würden; auch fehlen weitgehend die Anzeichen für ein verdrängendes Wachstum, wie die Komprimierung der angrenzenden Gewebe. Die Form des Primordiums wird direkt durch die Überprägung eines linsenförmigen Areals erreicht.

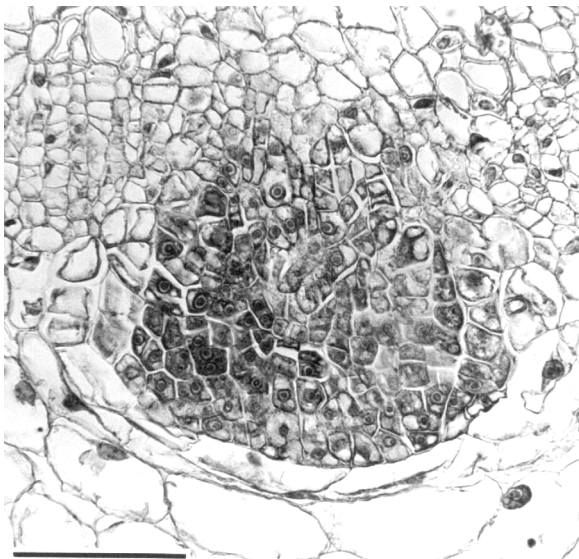
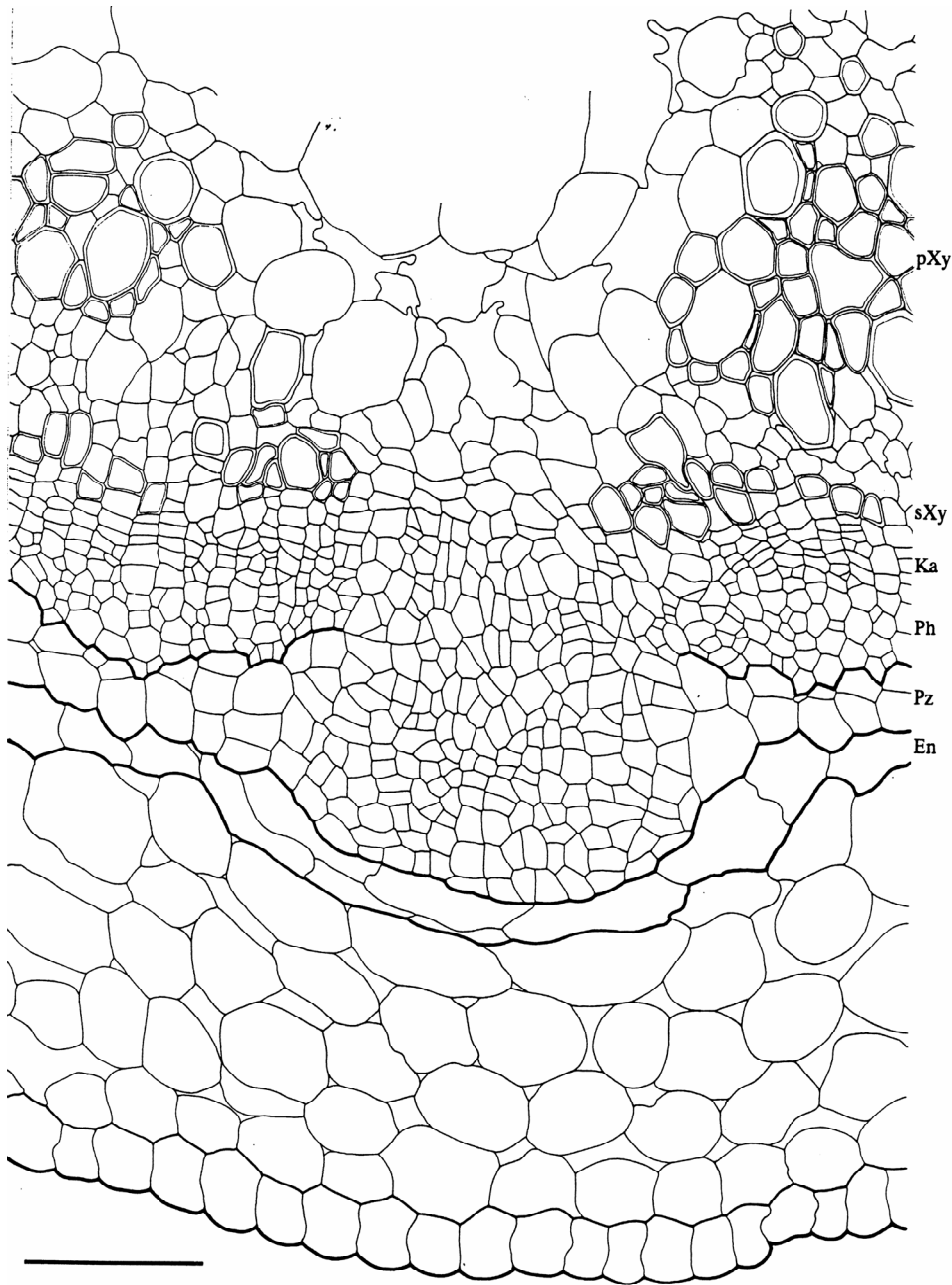


Abb. 42. Einbindung des Primordiums in das sekundäre Dickenwachstum der Sproßachse. Verlust der primären Gliederung. • Das kleinzellige Gewebe der Primordiumsbasis wird vom kambialen Gewebe der Sproßachse eingeschlossen und hält mit dessen radialen Wachstum Schritt. Der vordere Bereich läßt jede wurzeltypische Gliederung vermissen.

abgestuftes radiales Wachstum eine Art „Kraterwall“ um das Primordium herum. Vom Primordium unterscheidet sich dieses Gewebe deutlich durch seine großen, plasmaarmen Zellen.

Durch diese Form des Wachstums erreichen die Primordien bis zum Beginn der Gliederung eine angenähert zylindrische Form. Die aus den tangentialen Teilungen resultierenden Zellfamilien bleiben auf dem ganzen Querschnitt annähernd radial; ein Fächerstadium (v. GUTTENBERG 1968, S. 45), das mit einem Oberflächenwachstum im apikalen Bereich des Primordiums verbunden ist, fehlt.¹³

Das Primordium bleibt lange ungegliedert; ein Seitenwurzelprimordium zeigt bei gleicher Größe (Abb. 38) schon deutlich gesonderte Gewebe und den Beginn der Folgehaubenbildung. In den sproßbürtigen Primordien beginnt die Gliederung erst mit dem verstärkten Wachstum des perizykelbürtigen Anteils, wenn das Längenwachstum der Primordien den Zuwachs durch das sekundäre Dickenwachstum deutlich zu übertreffen beginnt (**Abbildung 43**). Dann äußert sie sich in gleicher Weise wie bei den Seitenwurzelprimordien: Mit Zunahme des Längenwachstums teilen sich die Zellen im Bereich der Längsachse seltener quer,¹⁴ so daß hier längere Zellen entstehen. Die Zellreihen bauen auf den radialen Zellfamilien des ungegliederten Ausgangszustandes auf und treten so deutlich hervor. In der für das Plerom typischen Weise ist der Kern dieser Zone stärker vakuolisiert und hebt sich damit von der plasmareichen Pleromperipherie ab. Das umgebende Gewebe folgt diesem Wachstum durch häufige Querteilungen, so daß sich die Form dieser Zellen kaum verändert. Das Periblem beginnt sich durch die Ausbildung größerer Vakuolen von der Pleromperipherie und dem Protoderm abzuheben; im Scheitel des Primordiums ist eine solche Differenzierung naturgemäß nicht vorhanden. Durchlaufende Zellreihen sind im Periblem noch nicht vorhanden, was angesichts des unregelmäßigen Zellmusters vor Beginn der Gliederung nicht verwundert.¹⁵ Das Periblem endet vor den äußeren Kambiumderivaten: Die Kambiumlücke wird komplett vom Plerom ausgefüllt.¹⁶ Die Pleromkontur läßt sich bis fast zu den Kambiuminitialen hinab verfolgen; sie verläuft auch hier annähernd in Längsrichtung des Primordiums. Die Sonderung von Plerom und Periblem kann bei den sproßbürtigen Wurzeln deshalb keinesfalls auf frühe tangential Teilungsserien (vgl. v. GUTTENBERG 1960, S. 45) zurückgeführt werden. Anders als in den Seitenwurzeln wird hier der untere Teil der Pleromkontur von Wandkomplexen gestellt, die

¹³ Aus diesem Fächerstadium entwickeln sich während einer Primordienogenese üblichen Zuschnitts die Zellreihen von Periblem, Protoderm und Übergangshaube: Auf gleicher Höhe liegende Tochterzellen benachbarter Zellfamilien schließen sich zu jenen Zellreihen zusammen, die im produktiven Vegetationspunkt von echten Zellfamilien gestellt werden

¹⁴ Diese Teilungen entsprechen in ihrer Ausrichtung den früheren tangentialen Teilungen. Da das Primordium eine immer stärkere Eigenständigkeit der Form gewinnt, werden im folgenden die Teilungsrichtungen auf die Symmetrie des Primordiums bezogen.

¹⁵ Selbst wenn vor der Gliederung bereits eine deutliche Schichtung vorhanden wäre, würden hier keine Periblemreihen erscheinen: Aufgrund der angenähert zylindrischen Form wären solche Schichten bestenfalls flachschalenförmig. Bei den Seitenwurzeln dagegen werden die ehemals tangential verlaufenden Strukturen der Peripherie durch das radiale Wachstum des Zentrums nach außen vorgewölbt und erreichen damit die Bogenform, die sie auch im Periblem besitzen.

¹⁶ Auch hier existiert eine periblemfreie Wurzelbasis, die im Laufe des sekundären Dickenwachstums immer länger wird.

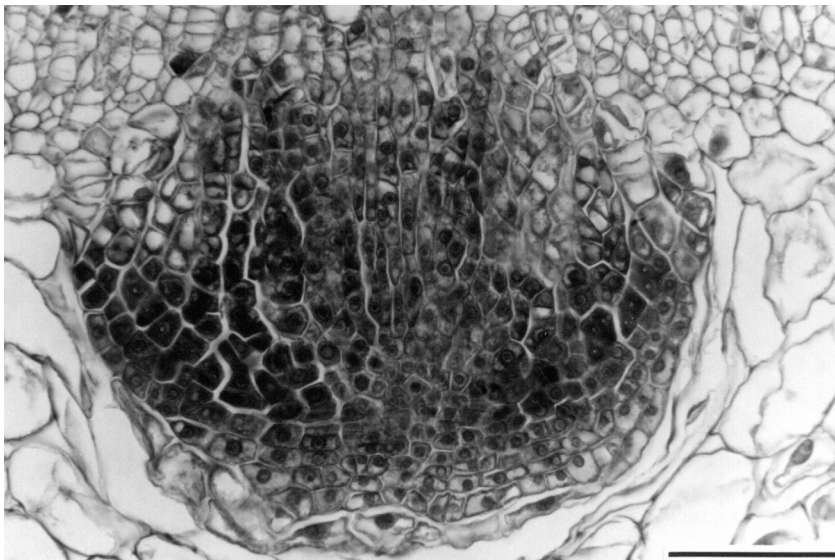
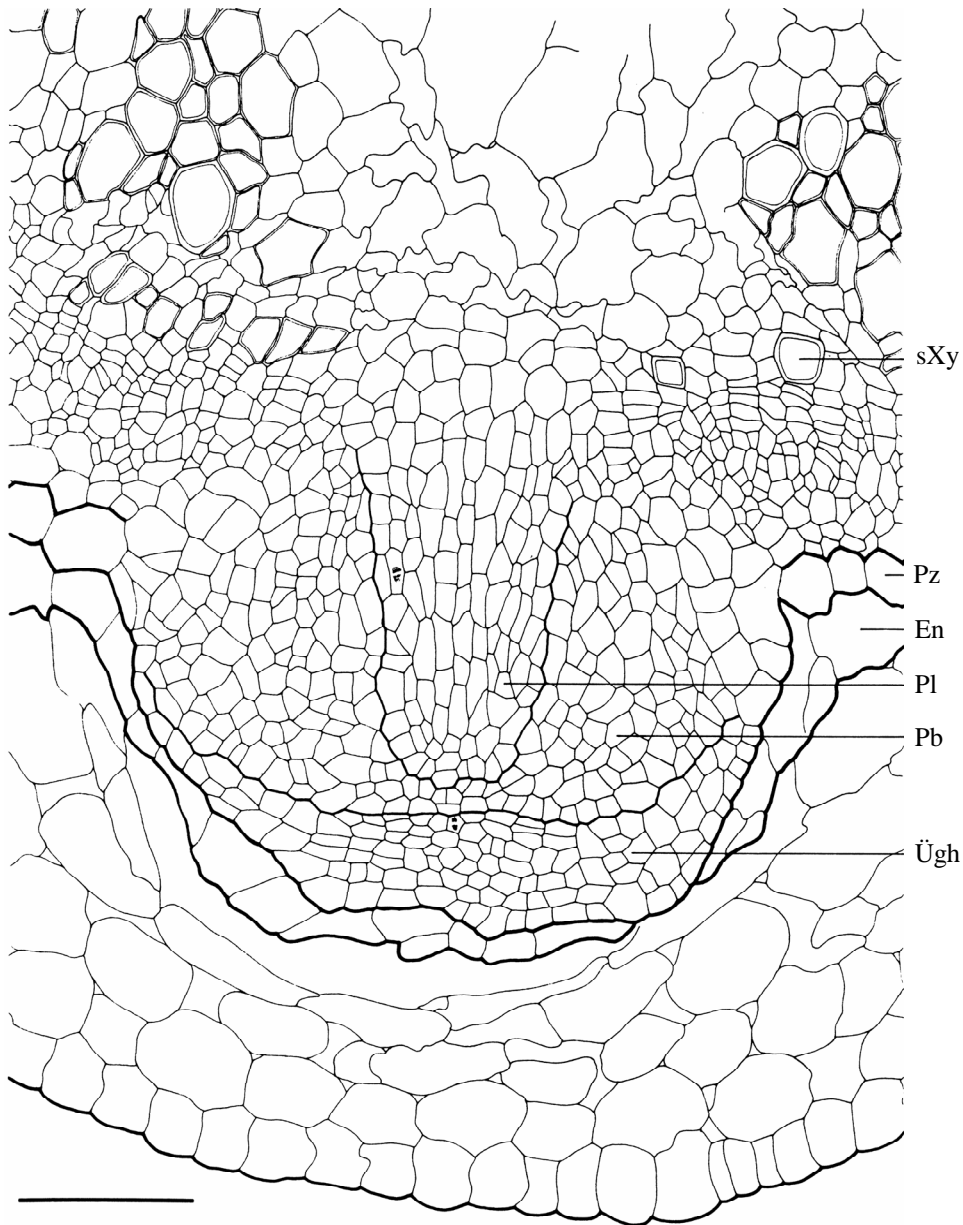


Abb. 43. Gliederung des Primordiums. • Die Differenzierung der Zellformen und des Plasmagehaltes lassen die verschiedenen Gewebe erkennen. Das Protoderm bildet noch keine glatt durchlaufende Zellschicht und läßt sich nicht klar abgrenzen. Das Primordium ist breiter als die Kambiumlücke, die vom Plerom ausgefüllt wird; das Periblem reicht hinab bis auf das Niveau der äußeren Kambiumderivate.

von Anfang an radial stehen. In den Seitenwurzeln dagegen läßt sich die Pleromkontur auf eine ehemals tangential ausgerichtete Struktur zurückführen, nämlich eine tangentielle Teilungsserie der äußeren Perikambiumschicht. Erst durch das Längenwachstum des Primordiums wird der Wandkomplex aufgewölbt und erreicht dann ungefähr radiale Stellung; seitlich aber mündet er noch in das Perikambium ein.

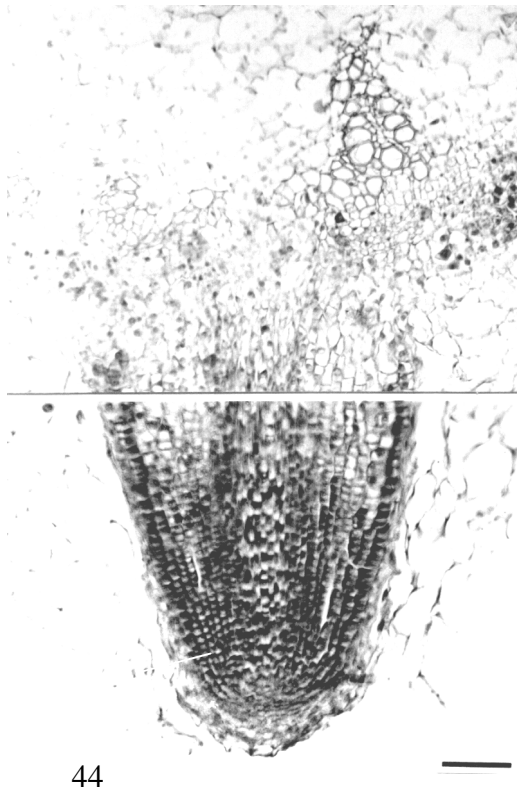
Die Übergangshaube setzt sich als halbmeristematisches Gewebe deutlich vom Rest des Primordiums ab; von der Wurzeltasche unterscheidet sie sich durch die geringere Zellgröße und die regelmäßigere Zellform. Im Scheitelbereich finden an der Grenze zum Wurzelkörper bereits perikline Teilungen statt, die den Entwicklungsbeginn der Folgehaube anzeigen. Gleichzeitig markieren sie die Position des Protoderms. Wie aufgrund des ungeschichteten Ausgangszustand zu erwarten ist, besteht das Protoderm nicht aus einer glatt durchlaufende Zellschicht, und ist auch deshalb noch nicht als eigenständiges Gewebe zu erkennen.

Solange das Primordium noch von der Rinde des Sprosses umgeben ist, stagniert die weitere Entwicklung der Wurzelhaube. Noch in einer eben freibrechenden Wurzel, wie sie in **Abbildung 44** dargestellt ist, besteht die Folgehaube aus höchstens dreigliedrigen Zellfamilien, und die Zellen der Übergangshaube sind noch schmal abgeplattet. Den größeren Teil des Haubenkomplexes stellt dann noch die Übergangshaube. Überhaupt verändert sich der gesamte Spitzenbereich bis dahin nur wenig; das Wachstum der Wurzel beruht im wesentlichen auf der Verlängerung des mittleren Bereichs. Als Folge der damit verbundenen Teilungen lassen jetzt auch Periblem und Protoderm in diesem Bereich lange, ungestörte Zellreihen erkennen.

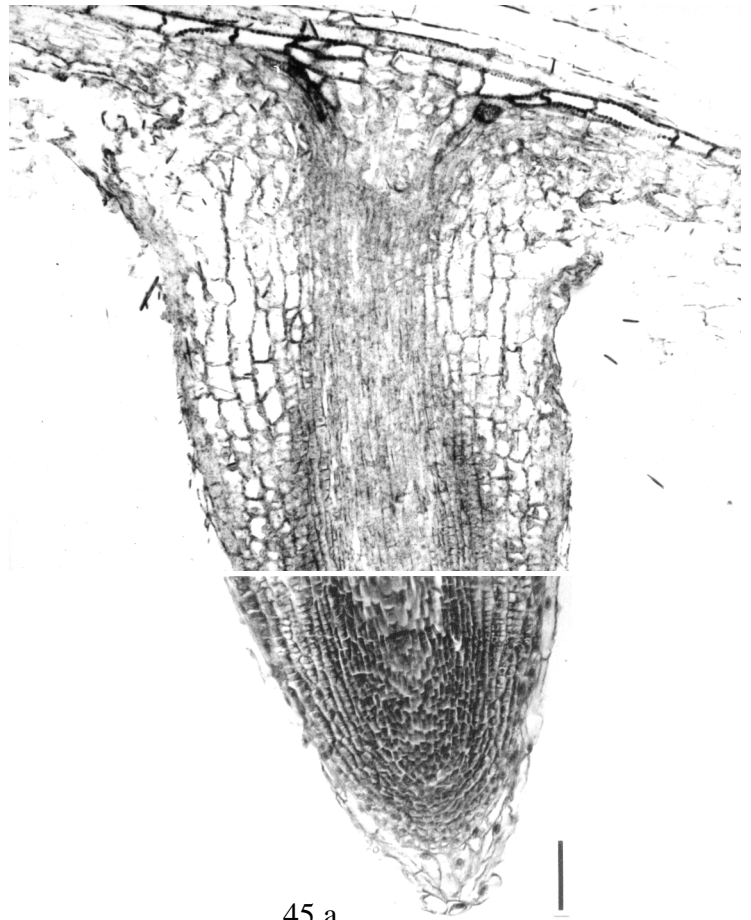
Mit Beginn des Spitzenwachstums (**Abbildung 45**) strecken sich die Zellen der Übergangshaube. An den Flanken folgen sie damit der sich verlängernden Wurzel; vor der Spitze, wo bislang kein Flächenwachstum stattfindet,¹⁷ vergrößern sich die Zellen in antikliner Richtung, so daß die Übergangshaube die haubentypische Spitztütenform erreicht. Der Wechsel der beiden Haubengenerationen ist äußerlich unauffällig, da die Übergangshaube zellenweise abschilfert; ein auffälliges kapuzenartiges Abstreifen, wie es bei der Keimwurzel von *Geranium pratense* zu beobachten ist, findet hier genauso wenig statt wie bei den Seitenwurzeln. Gleichzeitig mit den Veränderungen der Übergangshaube entwickelt sich auch eine deutliche Zäsur zu der immer noch kleinzelligen Folgehaube, die nun durch das klare Zellmuster der Folgehaube betont wird: als Folge der fortgesetzten Teilungen des Dermokalyptrogens besteht sie aus bis zu sechsgliedrigen Zellfamilien, die mit den Zellreihen der Übergangshaube auf Lücke stehen.

Zu Beginn des Spitzenwachstums erscheinen Plerom, Periblem und Wurzelhaube auch im Scheitel noch als getrennte Gewebe; damit ist der Vegetationspunkt dem geschlossenen Typ

¹⁷ Auch später ist das Flächenwachstum an der Spitze des Wurzelkörpers sehr gering (SCHUEPP 1966, S. 147), wie schon die Seltenheit der Längsteilungen in der Kolumella zeigt. Ein Flächenwachstum findet nur in dem Maße statt, wie die zentralen Zellen im Vegetationspunkt auseinanderweichen • und das geschieht auch ohne Ruhezentrum sehr langsam (vgl. CLOWES 1961, 1975, 1976, 1984; v. GUTTENBERG 1968, S. 101; 1976; PHILLIPS & TORREY 1972; DE LA TORRE & CLOWES 1974; STEEVES & SUSSEX 1989)

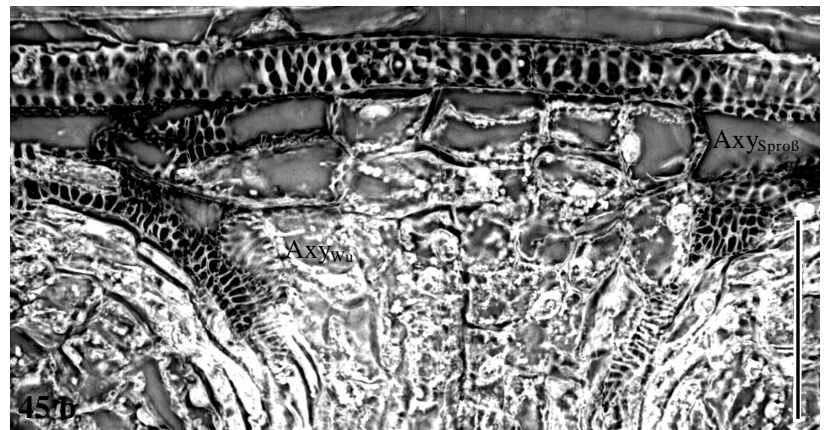


44



45 a

Abb. 44. Haubenentwicklung • Die plasmaarme Übergangshaube ist auch noch kurz nach dem Freibrechen der Wurzel flach, und auch die Folgehaube ist nur gering entwickelt.



45 b

Abb. 45. Wachstum der Übergangshaube, Differenzierung der beiden Haubengenerationen und Ausbildung des Anschlußxylems. • Nach dem Freibrechen strecken sich die Zellen der Übergangshaube unter Vakuolisierung, so daß der Haubenkomplex spitztütenartige Form annimmt (Fig a). Das Anschlußxylem der Wurzel ist netzförmig versteift wie das des Sprosses und vermittelt in der Ausrichtung zwischen beiden Organen.

zuzurechnen. Der Wechsel zur offenen Architektur findet erst später statt; ältere sproßbürtige Wurzeln besitzen ausnahmslos einen offenen Vegetationspunkt.

Die Differenzierung des Leitgewebes beginnt noch im Wurzelprimordium, vor dem Durchbrechen der Epidermis. Im Wurzelprimordium differenzieren sich ring- und schraubenförmig versteifte Tracheiden, die dem Protoxylem zuzurechnen sind. An seiner Basis werden kürzere und dickere Tracheiden gebildet; als Elemente des Anschlußxylems besitzen sie netzförmige Aussteifungen. Auch in der Sproßachse entwickelt sich in der Nähe der Primordiumsbasis Anschlußxylem: Zwischen den beiden benachbarten Leitbündeln entstehen netzförmig ausgesteifte Tracheiden. Durch ihren geringeren Sekundärwandanteil, den größeren Durchmesser und die geringere Länge unterscheiden sie sich von den Leitelementen des sekundären Xylems.¹⁸

Die Tracheiden zwischen beiden Leitbündeln stellen somit eine eigenständige Bildung im Rahmen der Wurzelanlage dar und können nicht nur als eine vorgezogene Sproßreifung angesehen werden. Sie zeigen den Einfluß der wachsenden Wurzel auf die Ausgestaltung des Sprosses an. Er erstreckt sich mit der Umgestaltung der Endodermis zu einer Wurzeltasche nicht nur auf die Rinde, sondern auch auf den Zentralzylinder.

2.3 Die Grenzwurzeln

Sehr bald nach der Keimung erscheinen am Wurzelhals vier Wurzeln (**Abbildung 46**). Aufgrund ihrer Stellung im Grenzbereich zwischen Hypokotyl und Radikula werden sie als Grenzwurzeln bezeichnet (WEBER 1936).¹⁹ Sie unterscheiden sich bei *Tropaeolum majus* von den übrigen sproßbürtigen Wurzeln und den Seitenwurzeln in mehreren Punkten:

- Stellung im tragenden Organ: Die Grenzwurzeln stehen nicht wie die anderen sproßbürtigen Wurzeln zwischen den Xylempolen, sondern nach Art der Seitenwurzeln vor ihnen.

Stellung zueinander: Die Grenzwurzeln stehen auf gleicher Höhe. Eine solche wirtelige Anordnung findet sich bei *Tropaeolum majus* weder bei den sproßbürtigen Wurzeln noch bei den Seitenwurzeln wieder.²⁰ Der Winkel zwischen Grenzwurzel und Radikula kann

¹⁸ Das sekundäre Xylem wird im Rahmen der normalen Sproßreifung auch in den Markstrahlen differenziert und steht dann in vergleichbarer Position. Es erscheint bei den hier verwendeten jungen Sproßachsen allerdings deutlich später als das Anschlußxylem.

¹⁹ Der Begriff der Grenzwurzel und die damit zum Ausdruck gebrachte Sonderstellung dieser Wurzel wird jedoch nicht von allen Autoren akzeptiert. ESAU (1969) und VON GUTTENBERG (1968) erwähnen ihnen; STEFFEN lehnt diesen Begriff sogar ausdrücklich ab, unter Hinweis auf die Hypokotylbürtigkeit der Grenzwurzeln von *Impatiens glandulifera*.

²⁰ Überhaupt scheint diese Wurzelanordnung bei den Dikotylen sehr selten vorzukommen: TROLL (1943, S. 2119) referiert sie für Seitenwurzeln von *Sedum caespitosum*, *Polygonum*-Arten, *Phaseolus* und *Impatiens*-Arten. Für *Phaseolus* wird eine solche Wurzelstellung durch neuere Untersuchungen (MACLEOD & THOMPSON 1979) nicht bestätigt; die Erwähnung der *Impatiens*-Arten könnte sich auf die Stellung der Grenzwurzeln beziehen. Eine generelle "tendency towards lateral clumping" der Seitenwurzeln, so daß "in dicotyledons they are often in pairs, less frequently in groups of 3 to 5 at approximately the same level on the parent root", von der MCCULLY (1975, S. 118) berichtet, läßt sich allenfalls im makroskopischen Bereich feststellen. Tatsächlich sind die Unterschiede im Niveau der Insertion so groß, daß von einer wirteligen Stellung nicht gesprochen werden kann; TROLL (*loc. cit.*) zieht deshalb den Vergleich mit der scheinwirteligen Stellung von Blattorganen.

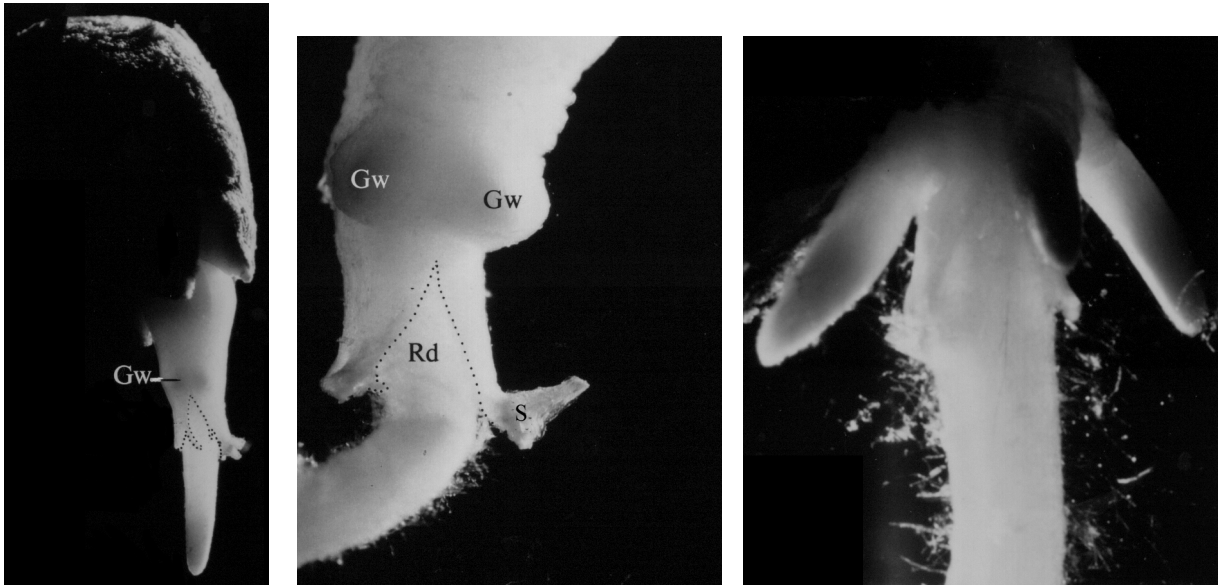


Abb. 46. Hervorbrechen der Grenzwurzeln zu Beginn der Keimung. • Die Radikula bricht aus dem Komplex aus Suspensor und Übergangshaube hervor und reißt dabei auch Teile des Hypokotyls auf. Alle vier Grenzwurzeln bilden den gleichen Winkel zum Hypokotyl, der aber von Keimling zu Keimling unterschiedlich sein kann.

von Keimling zu Keimling unterschiedlich sein;²¹ immer stehen jedoch alle vier Grenzwurzeln im gleichen Winkel zur Radikula • wie die Speichen eines Regenschirms.

- Art der Anlegung: Die Grenzwurzeln kommen in jedem Keimling von *Tropaeolum majus* zur Entwicklung; immer sind es vier Wurzeln; ihre Stellung zueinander und ihre Position innerhalb des Keimlings ist konstant. Weitere sproßbürtige Wurzeln entstehen bei *Tropaeolum majus* nur regenerativ und dann nur in dunkel und feucht gehaltenen Bereichen; ihre Position wird vom Ort des Reizes bestimmt. Die Seitenwurzeln erscheinen zwar in vier Rhizostichen,²² ihre longitudinale Anlegung folgt jedoch keiner erkennbaren Regel.²³
- Zeitpunkt der Anlegung: Die Grenzwurzeln werden sehr früh angelegt. Das rhizogene Gewebe ist dabei noch vollmeristematisch (s. u.).

Diese Unterschiede sind so weitreichend, daß die Grenzwurzeln weder den sproßbürtigen Wurzeln noch den Seitenwurzeln zugerechnet werden können. Damit stellen die Grenzwurzeln einen weiteren Typ sekundärer Wurzeln. Für diese Einstufung ist es zweitrangig, ob sie der Basis des Hypokotyls oder der Primärwurzel entspringen.

Die Grenzwurzeln entstehen kurz oberhalb eines Gewebekragens (Abb. 46). Er ist der Rest einer Umhüllung, die von der Radikula bald nach Beginn der Keimung durchstoßen wird (**Abbildung 47, 48**). Diese Umhüllung wird von den Autoren unterschiedlich gedeutet: als Koleorrhiza (FLAHAULT 1877, HEGELMAIER 1878, v. GUTTENBERG 1948), als Teil des Hypokotyls (BRUNOTTE 1900), als Rest einer abortierten Radikula (ebenfalls BRUNOTTE 1900), als Suspensorrest (v. GUTTENBERG 1960) oder als Wurzelkalotte (SIEGERT 1989). Ausgehend vom Konzept der verschiedenen Haubengenerationen könnten Teile der Umhüllung auch eine Übergangshaube sein: Aufgrund der späten Anlegung der Radikula (HEGELMAIER 1887, v. GUTTENBERG 1948) steht am Wurzelpol sehr viel Substrat zur Verfügung, das zu einer ersten Haube überprägt werden könnte. Während bei *Geranium pratense* die Übergangshaube der Wurzel müzenartig aufsitzt, wären hier auch die Flanken von der Übergangshaube umhüllt. Mit der Ausbildung einer Übergangshaube fügte sich die Keimwurzel in die Reihe der sekundären Wurzeln ein, die bei *Tropaeolum majus* alle eine Übergangshaube besitzen. Eine Entscheidung darüber muß aber einer noch zu leistenden Analyse der Entwicklungsgeschichte vorbehalten bleiben.

Unabhängig von der Natur der Umhüllung markiert der übrigbleibende Gewebekragen sehr deutlich den Wechsel der Abschlußgewebe. Das Abschlußgewebe des Gewebekragens, das aus dem Protoderm des Embryos hervorgeht und sich nahtlos in die Epidermis des Sprosses

²¹ Dieser Verzweigungs- (WEBER 1953, S. 35) oder Grenzwinkel (Troll 1943, S. 2128) liegt meist zwischen 90 und 45°. Die Primordien jedoch stehen konstant in einem Winkel von etwa 60° zur Radikula.

²² Das Auftreten von vier Rhizostichen in den diarchen Wurzeln ist, wie bei Geraniaceen, eine Folge der Deviation.

²³ Die Ausbildung besonderer Verzweigungsmuster scheint sich auf solche Pflanzen zu beschränken, deren Seitenwurzelbildung noch im meristematischen Bereich des Wurzelvegetationspunktes erfolgt (RIOPEL 1966; MALLORY et al. 1970; CUTTER 1971, S. 37; CHARLTON 1982). Diese Muster sind jedoch komplex und zudem von irregulär stehenden Primordien gestört.

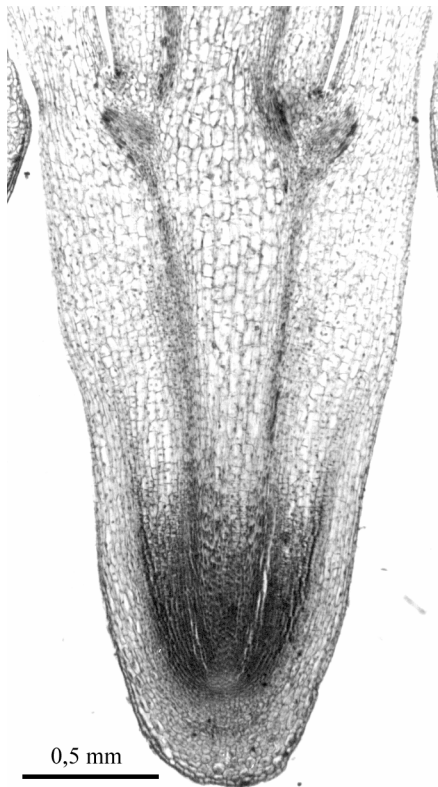


Abb. 47 . Keimwurzel zu Beginn der Keimung. • Suspensor Spitze entfernt. Die Wurzelspitze samt Folgehaube wird von einem mächtigen Gewebe umhüllt, das zumindest in Teilen eine Übergangshaube darstellt. Gut erkennbar ist deren derbe Abschlusschicht. Die Folgehaube setzt sich durch ihre Kleinzelligkeit von diesem Gewebe recht deutlich ab.

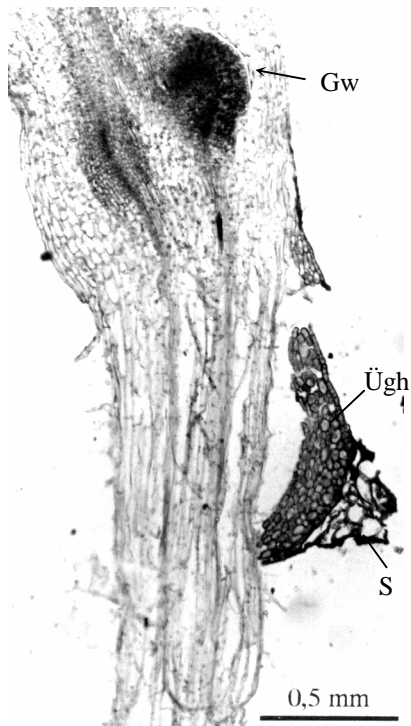
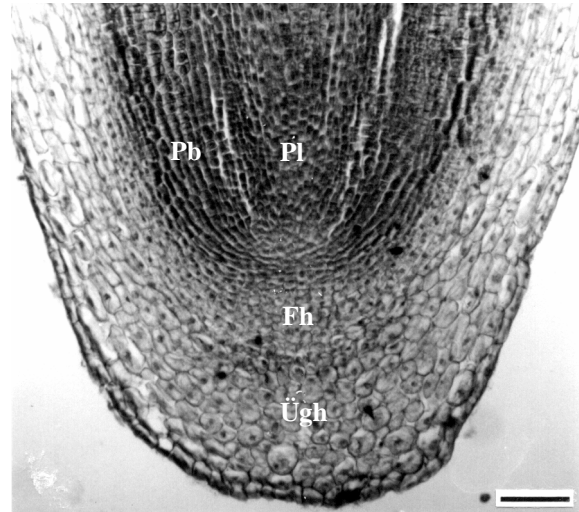


Abb. 48. Verlust des Suspensors und der Übergangshaube während der Keimung.

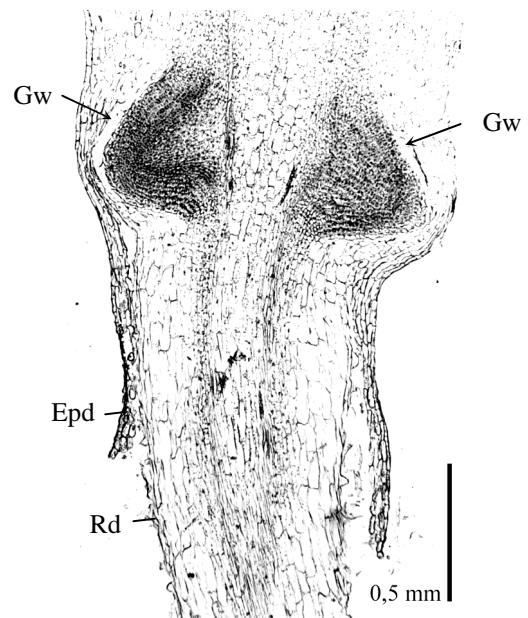


Abb. 49. Übergang von Epidermis zu Rhizodermis am jungen Keimling.

fortsetzt,²⁴ endet mit der Abrißkante. Die Rhizodermis schließt nicht an dieses Gewebe an, sondern geht unter dem Gewebekragen in das Rindenparenchym über.²⁵ Meist überlappen sich die Abschlußgewebe etwas (**Abbildung 49**). Da apikal der Abrißstelle auch die Umlagerung des Leitgewebes zur achsentypischen Anordnung beginnt, besteht kein Anlaß, diesen Gewebekragen nicht als Grenze zwischen Hypokotyl und Radikula zu betrachten. Da die Grenzwurzeln oberhalb des Gewebekragens erscheinen, entstehen sie an der Basis des Hypokotyls.

Mit Beginn der Keimung wird der größte Teil der Rinde halbmeristematisch, lediglich vier Gewebestreifen entlang der Xylempole in Hypokotyl und Radikula bleiben zunächst noch vollmeristematisch. In diesen Gewebestreifen werden die Grenzwurzeln angelegt. Damit entfällt eine Remeristematisierung, die üblicherweise den Entwicklungsbeginn sekundärer Wurzeln anzeigt. Die Anlegung der Grenzwurzeln läßt sich deshalb erst mit Beginn der Teilungen erkennen. Zu dieser Zeit beginnt die Differenzierung der Gewebestreifen, so daß sich die Grenzwurzelprimordien als vollmeristematisch bleibende Körper vom vorwiegend halbmeristematisch werdenden Gewebe abheben. Das Meristem der Grenzwurzelprimordien entsteht somit nicht durch eine Remeristematisierung, sondern bleibt inmitten des sich differenzierenden Gewebes als direkter Abkömmling des embryonalen Meristems erhalten.

Die geringe Differenzierung macht die Identifizierung einzelner Gewebe im tragenden Organ schwierig,²⁶ zumal im Bereich der Grenzwurzelbildung weder die achsen- noch die wurzeltypische Anatomie zu erwarten ist.²⁷ Nur die Grenze zwischen dem Perikambium und dem restlichen Zentralzylinder gibt sich durch einen sprunghaften Wechsel der Zellgröße zu erkennen. Die Teilungen in den Grenzwurzelprimordien beginnen in der Perikambiumschicht, die direkt an das kleinzellige Zentralzylinderparenchym angrenzt. Sie greifen nach und nach auf die folgenden drei Gewebeschichten über (**Abbildung 50**). Den größten Zuwachs zeigt die innere Schicht; ihr anfangs lagiger Aufbau verliert sich bald (**Abbildung 51**).

In der weiteren Entwicklung (**Abbildung 52**) gleichen die Grenzwurzeln weitgehend den sproßbürtigen Wurzeln, auch wenn sich ihre Anlegung durch das Fehlen der Remeristemati

²⁴ Aufgrund der Kontinuität wäre man geneigt, das gesamte Abschlußgewebe bis hinab zur Abrißkante als Epidermis zu bezeichnen, was aber angesichts der ungeklärten Natur des bedeckten Gewebes zumindest problematisch ist.

²⁵ Dieser Gewebeanschluß erinnert an den phloeogener Wurzeln, wie sie von *Victoria regia* bekannt sind (WEBER 1936, S. 261). Diese Wurzeln entwickeln sich in der Rinde des tragenden Organs, hier ist es der Blattgrund.

²⁶ Wie bereits MAGNUS (1898) bemerkt, sind im basalen Bereich der Radikula auch später weder Perikambium noch Endodermis identifizierbar. Erst weiter apikal läßt sich die Endodermis, genauso wie in den sekundären Wurzeln, anhand des Zellmusters erkennen: Sie ist kleinzelliger als das Rindenparenchym, und ihre Zellen stehen jeweils am inneren Ende einer radialen Reihe; die Perikambiumzellen folgen mit Versatz.

²⁷ Auf Grenzwurzelniveau läßt sich die von der Wurzelbildung unbeeinflusste Ausbildung von Perikambium und Endodermis nach Beginn der Primordiogenese nicht mehr erkennen, da die Grenzwurzelbasen bald ineinander übergehen. An der Oberkante der Grenzwurzeln liegt das Protoxylem in größerem Abstand vom Perikambium und gleicht darin dem endarchen Xylem der Sproßachse; zusätzliches Xylem wird hier aber in tangentialer Richtung differenziert. An der Unterkante der Grenzwurzeln ist die Entfernung zwischen Protoxylem und Perikambium geringer. Das Xylem wird, wie in der Wurzel, nach innen fortschreitend differenziert; es ist aber noch breiter als dort.

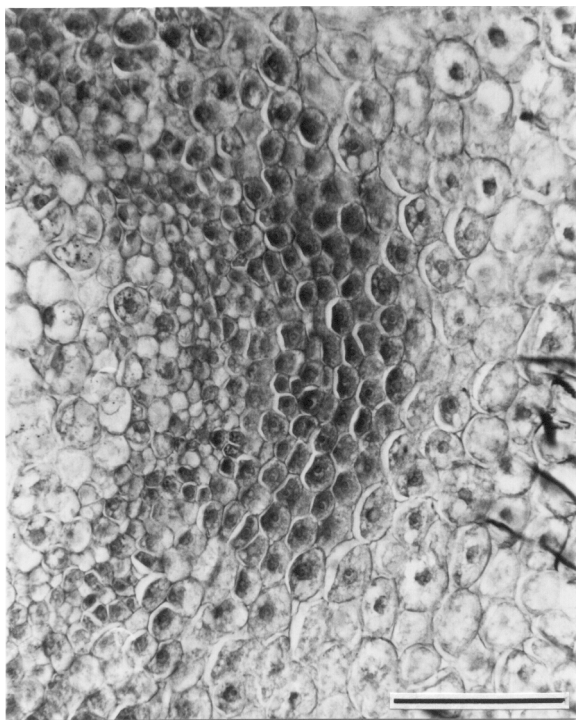
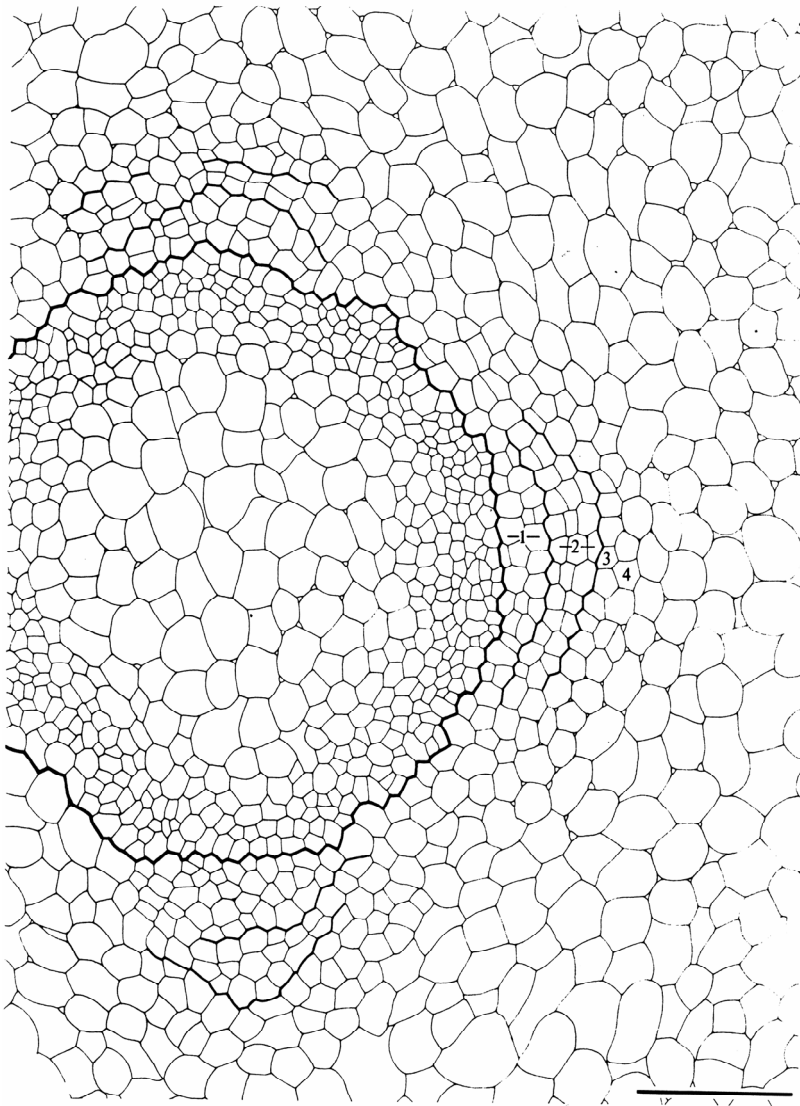


Abb. 50. Beginn der Grenzwurzelbildung. • Querschnitt des Keimlings. Mangels weiterer Differenzierungsmöglichkeiten wurden die beteiligten Schichten im medianen Grenzwurzelprimordium mit 1 bis 4 durchnummeriert. Die innere Perikambiumgrenze wurde mit starker Linie hervorgehoben.

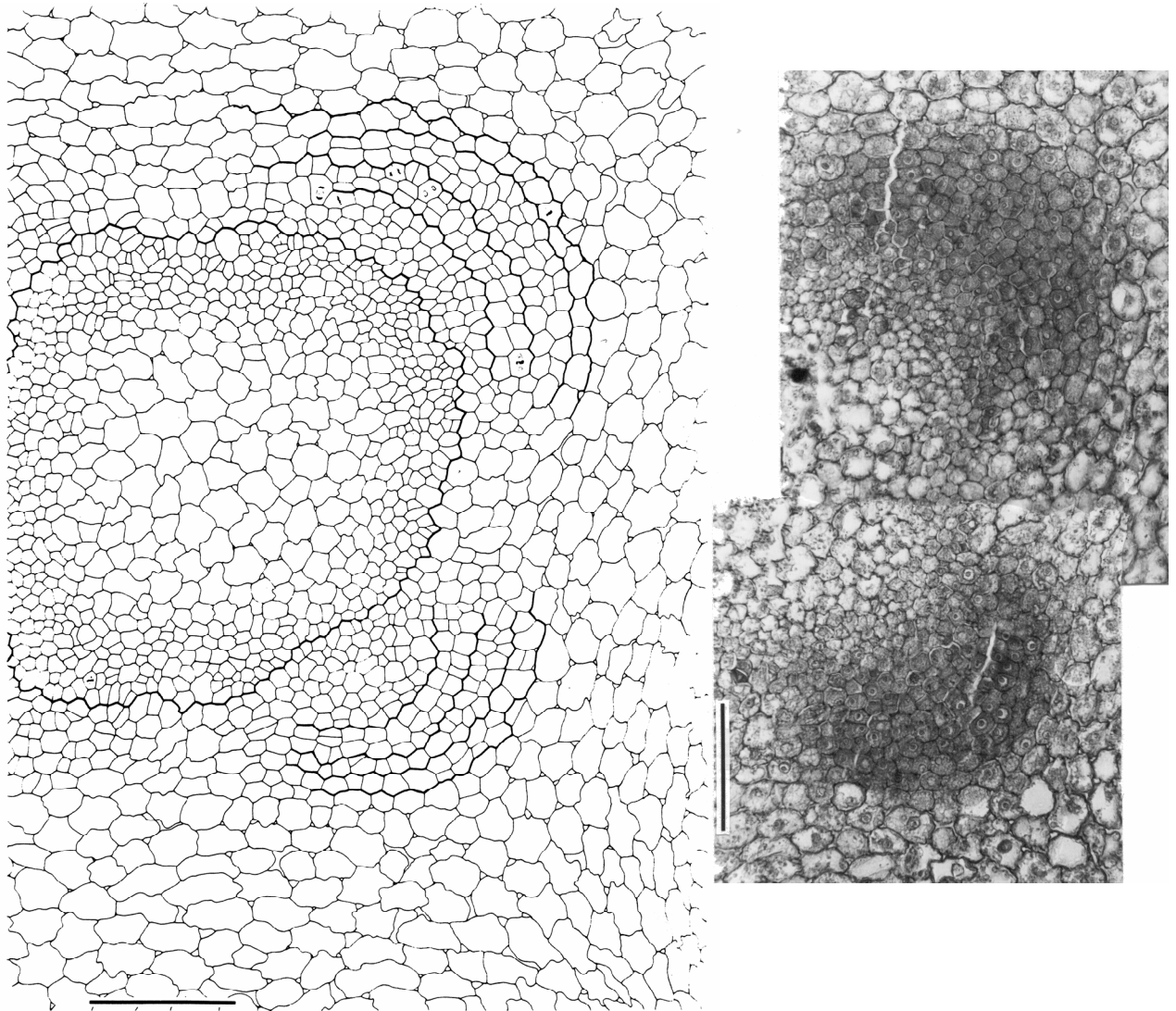


Abb. 51. Formbildung. • Querschnitt des Keimlings. Medianes (unten) und transversales Grenzwurzelpseudium. Der radiale Zuwachs wird im wesentlichen von der inneren Schicht getragen, die dabei den lagigen Aufbau verliert.

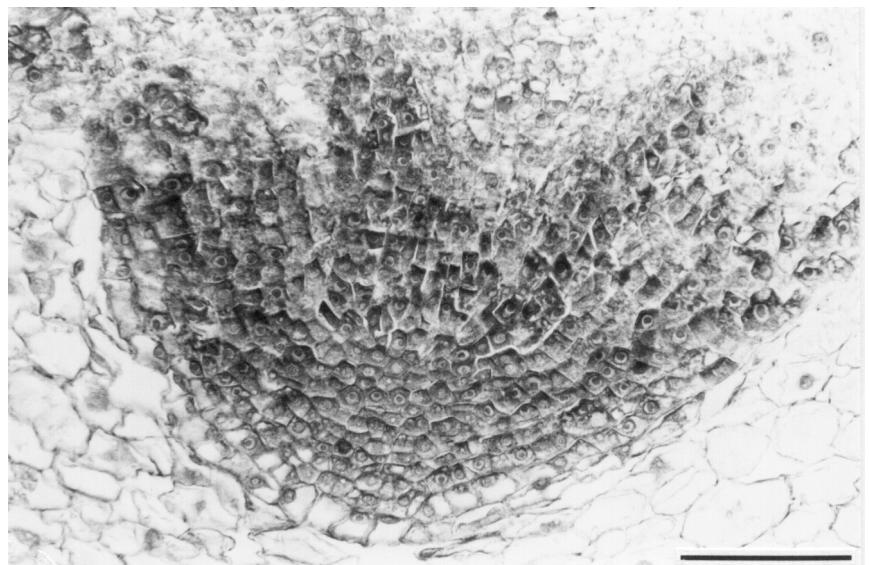
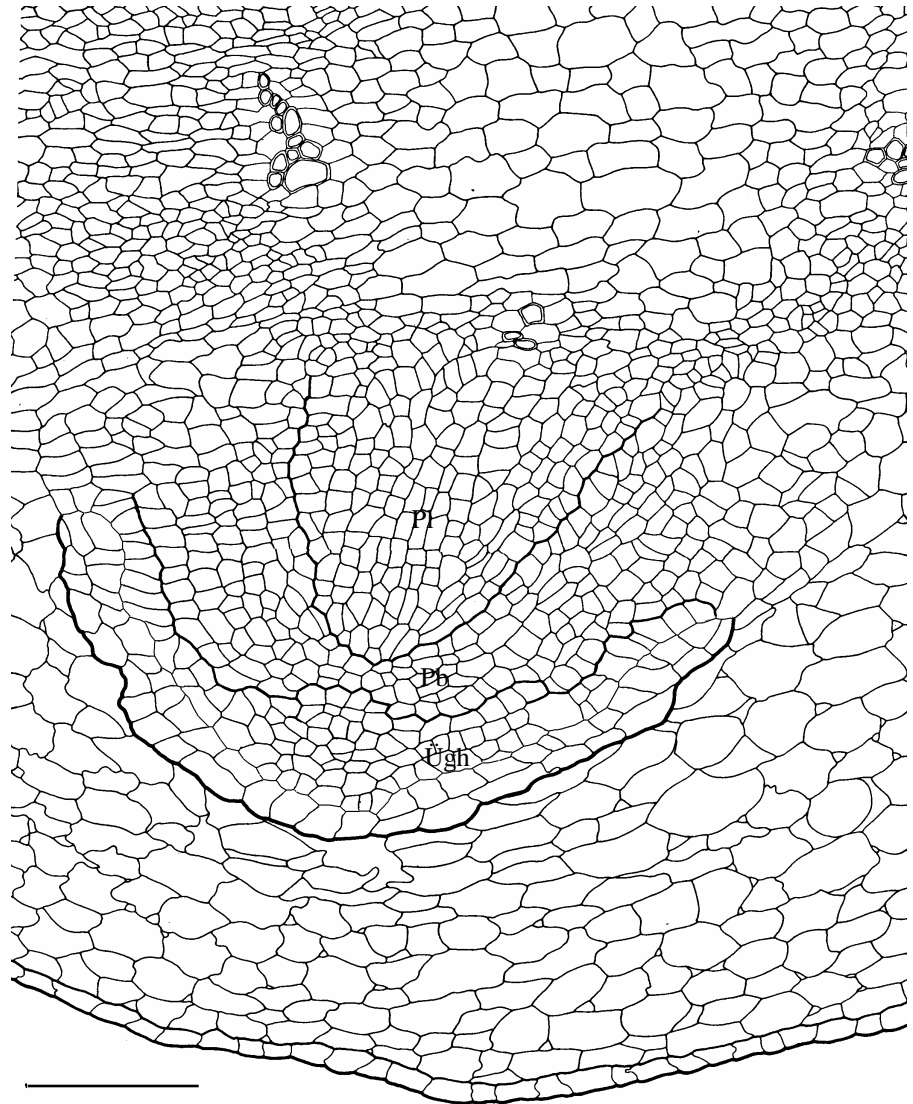


Abb. 52. Gliederung des Primordiums. • Querschnitt des Keimlings, Transversales Grenzwurzelprimordium. Wie die Plasmaverteilung innerhalb des Pleroms erkennen läßt, ist die Gliederung hinsichtlich der Plasmakonzentrationen wesentlich weiter fortgeschritten als es das größtenteils noch recht unregelmäßige Zellmuster widerspiegelt. So ist die Angabe der Gewebegrenzen eher als Wahrscheinlichkeit zu betrachten, weniger als zellgenaue Grenze.

sierung und die größere Zahl der beteiligten Schichten deutlich von dieser unterscheidet. In beiden Wurzeltypen erfolgt die Gliederung sehr viel später als in den Seitenwurzeln. Bis die einzelnen Gewebe sicher zu unterscheiden sind, ist die ursprüngliche Schichtung kaum mehr zu erkennen. Der Anteil der Schichten an den einzelnen Geweben läßt sich daher nicht sicher bestimmen; lediglich das Plerom läßt sich auf die innere rhizogene Schicht zurückführen. Die Zellen im Inneren dieser Schicht folgen dem Längenwachstum durch Streckung und Querteilungen; sie werden dabei halbmeristematisch und bilden lange Zellreihen. Die Zellen in der Peripherie dieser Schicht behalten ihren vollmeristematischen Aspekt und teilen sich häufiger quer; hier überwiegen isodiametrische Zellformen. Im Gegensatz zu den sproßbürtigen Wurzeln wird die Pleromgrenze von einem zuvor tangential verlaufenden Komplex gestellt, der erst mit Beginn des Längenwachstum immer weiter aufgewölbt wird. Dementsprechend besitzt das Plerom keine zylindrische Basis. Hierin gleichen die Grenzwurzeln den Seitenwurzeln.

Die prospektiven Peribleminalen sind, wie in den anderen Wurzeln, in zwei Schichten angeordnet. Darüber setzen die tangentialen Teilungen ein, mit denen die Bildung der Folgehaube beginnt. Erst mit diesen Teilungen gibt sich auch das Dermokalyptrogen zu erkennen. An den Flanken zeichnet sich das Protoderm durch die typische intensive Färbung aus.²⁸ Diese ist bislang aber nur abschnittsweise erreicht. Eine durchlaufende Zellschicht bilden das Protoderm und das Dermokalyptrogen noch nicht.

Das Gewebe jenseits der entstehenden Folgehaube stellt die Übergangshaube • jene Haube, die nicht aus dem Dermokalyptrogen herrührt, sondern durch Überprägung aus dem Gewebe entsteht, das schon vor der Gliederung des Primordium gebildet wurde. Wie bei den sproßbürtigen Wurzeln ist sie mächtig entwickelt und reicht weit am Primordium hinab; zur Peripherie hin nimmt der Plasmagehalt allmählich ab. Eine besonders differenzierte Wurzel-tasche fehlt den Grenzwurzeln jedoch.

Das Hypokotyl wächst auch noch nach Anlegung der Grenzwurzeln. Die Grenzwurzeln folgen diesem Wachstum, so daß sich die Basis der Wurzeln noch vergrößert. Die anderen sekundären Wurzeln werden sämtlich erst dann angelegt, wenn der tragende Organabschnitt seine endgültige Länge und seinen endgültigen Durchmesser erreicht hat²⁹. Sie sind damit nicht nur in ihrem medianen, sondern auch in ihrem transversalen Durchmesser festgelegt.

Im Freibrechen aus der Rinde, dem Beginn des Spitzenwachstums, dem Abschilfern der Übergangshaube und schließlich dem Wechsel zum offenen Vegetationspunkt gleichen sich die sekundären Wurzeln so sehr, daß diese Entwicklung für die Grenzwurzeln nicht nochmals erörtert werden muß.

²⁸ Die eigentümliche asymmetrische Plasmaverteilung des Protoderms entwickelt sich erst mit dem Freibrechen des Primordiums, erst noch später wandern die Zellkerne an die Innenseite des Protoderms.

²⁹ Auszunehmen ist hiervon das sekundäre Dickenwachstum. Mit der Zunahme des Sproßumfangs vergrößert sich auch der transversale Durchmesser des Primordiums.

3 *Impatiens walleriana*

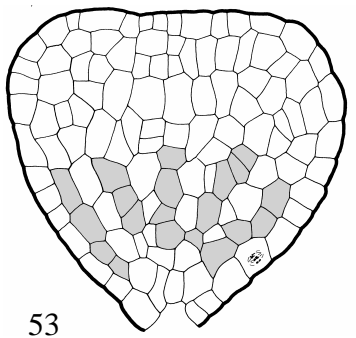
3.1 Die Radikula

Im Gegensatz zu den *Geranium*-Arten hat der Gesamtembryo von *Impatiens walleriana* die gewohnte Gestalt eines typischen Dikotylenembryos: Der Suspensor bleibt schwächlich, während sich der intermediäre Embryo durch Zellvermehrung rasch vergrößert. Der Gesamtembryo nimmt sehr bald umgekehrt birnen- oder kalebassenförmige Gestalt an (**Abbildung 53 und 54**). Der untere Bereich des intermediären Embryos ähnelt daher schon früh der Form eines Rotationsparaboloids und damit auch der Form einer jungen Radikula. Diese äußere Form spiegelt sich auch im Zellmuster wieder: Die ehemals längs orientierten Teilungsebenen der Zellen in Suspensornähe werden schon während der Vergrößerung des intermediären Embryos schräg gestellt. Die Formveränderung des Gesamtembryos beginnt lange vor seiner kormischen Gliederung; diese Veränderungen können nicht mit der Anlegung der Radikula in Zusammenhang gebracht werden. In diesem Zellmuster bildet sich lediglich das Wachstum des Embryos ab: Es handelt sich um eine organfreie Musterbildung. Bogenförmige Zellreihen treten somit nicht erst mit Beginn der Wurzelbildung auf; sie werden mit ihr aber wesentlich deutlicher. Da sich aber das organfreie Zellmuster aus der Frühphase der Embryogenese und das differenzierungsbedingte Zellmuster der Radikula nicht grundsätzlich unterscheiden, ist, anders als bei den Embryonen der *Geranium*-Arten, eine Zäsur in der Musterbildung nicht zu erwarten. Ein solcher Embryo eignet sich deshalb kaum, die Unterschiede zwischen organfreier und differenzierungsbedingter Musterbildung darzustellen. Da zudem die frühe Embryogenese gut dokumentiert ist,¹ kann im folgenden die bislang wenig beachtete späte Entwicklung über die Keimung hinaus im Mittelpunkt stehen.

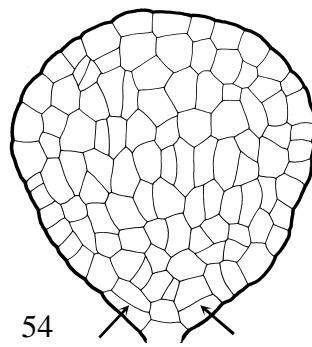
Wenn der Embryo die Hälfte seiner endgültigen Länge erreicht hat, ist der Komplex aus Radikula und Hypokotyl bereits weitgehend ausgestaltet (**Abbildung 55**). Die Radikula nimmt die gesamte Basis des intermediären Embryos ein und erweckt damit den Eindruck einer exogenen Bildung. Nur der wenigzellige Kontaktbereich zum Suspensor weist die Radikula als prinzipiell endogene Bildung aus. Der fädige Suspensor ist aufgrund seiner geringen Größe nur von wenigen Schnitten erfaßt; zudem degeneriert er früh und ist dann als formlose Masse im schmalen Spalt zwischen intermediärem Embryo und Integument kaum noch zu erkennen.

Die Gewebe im Hypokotyl und in der Radikula sind klar gesondert: Die Zellen der Pleroms, besonders die der Peripherie, sind bereits jetzt deutlich schmaler als die des Periblems. Das Protoderm und die Peripherie des Pleroms sind vollmeristematisch; das Periblem und der zentrale Bereich des Pleroms sind vakuolisiert. Zum Vegetationspunkt der Radikula hin wird auch das Pleromzentrum vollmeristematisch; das Periblem ist dies nur mit wenigen Zellen direkt vor der Spitze des Pleroms.

¹ SOUÈGES 1945 und POUPHAS 1951 für *I. balfourii*, STEFFENS 1952 für *I. glandulifera*, TAKAO 1976 für *I. textorii*. Die Arbeit STEFFENS schließt auch die Frühphase der Radikula-Entwicklung mit ein.



53



54

Abb. 53. Zellmuster und Formbildung des Embryos. Medianebene.

Abb. 54. Frühe perikline Teilungen des Protoderms (↓↓). Transversalebene.

In beiden Ansichten lassen sich oberflächenparallele Zellreihen erkennen (grau unterlegt in der Medianansicht), die zur Basis hin zusammenneigen.

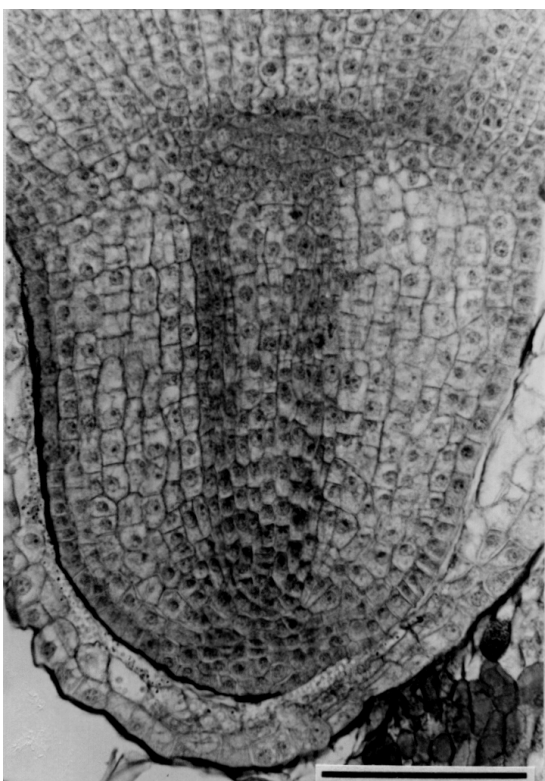
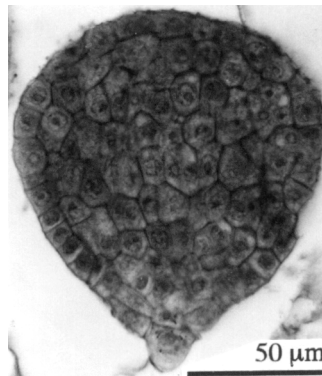
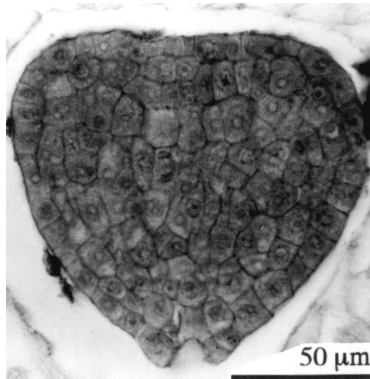


Abb. 55. Differenzierung der Gewebe, Bildung der Übergangshaube. • Transversalebene im Bereich des Radikulavegetationspunktes, Suspensor und Sproßvegetationspunkt außerhalb der Schnittebene. Die Übergangshaube ist sehr klein: die Grenzfläche zwischen ihr und dem Wurzelkörper ist fast eben.

Die Wurzelhaube hat sich aus dem Material entwickelt, das den periklinen Aufspaltungen des Protoderms entstammt. Diese Teilungen setzen teilweise sehr früh ein, lange bevor im Embryo eine kormische Gliederung erkennbar wird (Abb. 54). Dermaßen frühe perikline Teilungen können nicht als Beginn der Wurzelhaubenbildung angesehen werden (vgl. BECKER 1998, S. 41 f; SIEGERT 1989, S. 12); sie bilden lediglich ein zunächst wenig haubenähnliches Substrat.² Die Wurzelhaube wird dann durch die Überprägung des bereits bestehenden Substrats gebildet und ist damit als Übergangshaube anzusprechen. Diese Übergangshaube ist sehr klein und läßt sich kaum als Umhüllung der Radikula bezeichnen; ihre Begrenzung zum Wurzelkörper bildet eine fast ebene Fläche. Während der späten Embryonalentwicklung und der frühen Keimung wird die Übergangshaube kaum größer, was auf eine geringe Aktivität des Wurzelvegetationspunktes schließen läßt.³ Erst mit Entwicklung der Folgehaube im weiteren Verlauf der Keimung erreicht die Wurzelhaube übliche Proportionen (Abb. 59). Das geringfügig weitere Ausgreifen der Übergangshaube während der Embryonalentwicklung beruht eher auf weiteren Aufspaltungen bislang ungeteilter Protodermzellen als auf einem Wachstum des umschlossenen Wurzelkörpers. Keinesfalls kann hier die Umgrenzung der embryonalen Radikula aufgrund der rückwärtigen Haubenausdehnung vorgenommen werden (vgl. HACCIIUS & TROLL 1961). Da die künftigen Initialen von Periblem und Plerom oberhalb des Niveaus der letzten Protoderm aufspaltung liegen, muß die Radikula länger sein als der haubenbedeckte Bereich. Wie sich durch die Untersuchung des Keimlings und seiner weiteren Entwicklung zeigen läßt, besteht auch hier • wie bei *Geranium pratense* • die Radikula nur aus ihrem Vegetationspunkt. Der Übergang von den bogenförmig zu den gerade verlaufenden Zellreihen⁴ ist demnach mit dem Übergang von Radikula zu Hypokotyl gleichzusetzen. Die Radikula ist von Beginn an rotationssymmetrisch, das Hypokotyl aber bilateral (**Abbildung 56 und 57**): es erscheint in der Transversalebene abgeplattet, da die Periblemzellen hier schmaler sind als in der Medianebene. Dieser Unterschied gleicht sich mit Beginn der Keimung aus, und das Hypokotyl wird nach dem Abstreifen der Samenschale rotations-symmetrisch wie die Radikula.

Das Wachstum des subkotyledonaren Bereichs wird im Embryo allein vom Hypokotyl geleistet. Hier lassen die langgestreckten, vielgliedrigen Zellfamilien die damit verbundenen Teilungsaktivitäten erkennen. Im Plerom finden die Querteilungen seltener statt als im Periblem, so daß die Unterschiede der Zellformen noch größer werden. Die einzelnen Periblem

² Bei *Geranium pratense*, wo die Anlage des Wurzelkörpers zeitlich genau einzugrenzen ist, entwickeln sich Wurzelkörper und Wurzelhaube in etwa gleichzeitig.

³ Die Zellproduktion in einem aktiven Vegetationspunkt führt zum Auseinanderweichen der zentrumsnahen Periblemzellen und damit auch zur zentrifugalen Verschiebung der Haubenflanken (SCHÜEPP 1966): Die Wurzelhaubenflanken reichen immer weiter am wachsenden Wurzelkörper hinauf. In einer wachsenden Wurzel kann erst durch das kontinuierliche Abschilfern von Haubenmaterial eine Größenkonstanz der Wurzelhaube erreicht werden.

⁴ Der Übergang der Formen ist in der Transversalebene etwas undeutlich, da hier der Durchmesser des Hypokotyls durch die Verbreiterung der Periblemzellen nach apikal immer weiter zunimmt; die peripheren Zellreihen streben daher auseinander, so daß die Abgrenzung zu den bogenförmigen Zellreihen des Vegetationspunktes unklar wird. Auf solchen Ansichten sind die Zellreihen des zylindrisch bleibenden Pleroms als Bezug zu wählen.

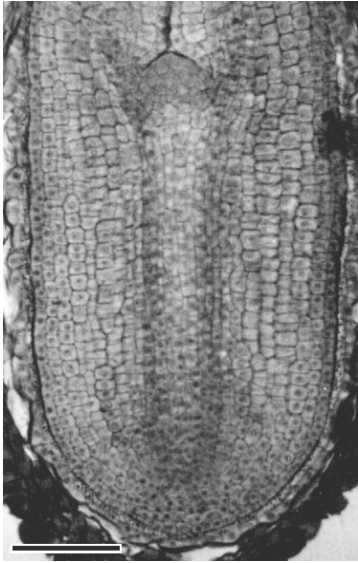


Abb.56. Symmetrie des Hypokotyls, Medianebene. Bildung der Folgehaube.
 • Das Hypokotyl ist in dieser Ebene annähernd zylindrisch. Eine perikline Teilungsserie im Spitzenbereich der Radikula zeigt den Beginn der Folgehaubenbildung an. Die Peribleminalien sind hier zweischichtig angeordnet.

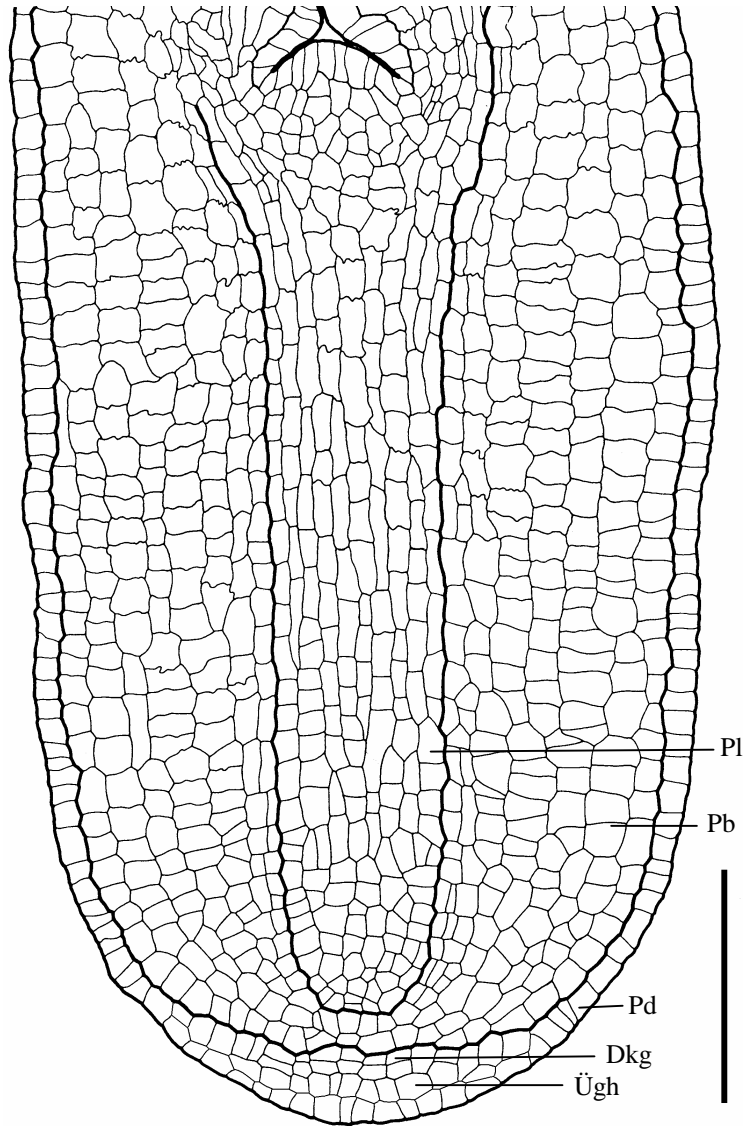


Abb. 57. Symmetrie des Hypokotyls, Transversalebene. • In dieser Ebene nimmt die Breite des Hypokotyls zum Sproßvegetationspunkt beständig zu.

zellen sind nun kürzer als vorher; sie strecken sich erst während der Keimung. Den einzelnen Geweben im Vegetationspunkt der Radikula fehlen solche vielgliedrigen Zellfamilien, die auf eine vegetationspunkttypische Konzentration der Teilungsaktivität hindeuten würden. Das Substrat des embryonalen Vegetationspunktes entsteht also nicht durch die Teilungen einiger weniger Initialen, sondern durch das gleichmäßige Heranwachsen der Basis des intermediären Embryos. Somit existieren auch im Wurzelkörper Übergangsformen der Gewebe. Mit Beginn des initialengebundenen Wachstums nach der Keimung werden diese durch die Folgeformen ergänzt und bilden dann die Basis der Wurzel. Die Übergangshaube wird anders als bei *Geranium pratense* nicht als Ganzes abgestreift, sondern gleicht sich in Struktur und weiterem Schicksal der Folgehaube völlig an.

In den dargestellten embryonalen Wurzelvegetationspunkten sind die künftigen Periblem-initialen in zwei übereinander liegenden Schichten angeordnet;⁵ es kann aber auch nur eine Schicht von Peribleminitialen ausgebildet sein, ohne daß sich nach den vorliegenden Präparaten eine auffällige Häufung des einen oder des anderen Typs abzeichnete. Diese Variabilität findet sich auch in samenreifen Embryonen, Primordien sekundärer Wurzeln und wachsenden Wurzeln (**Abbildungen 58, 59 und 60**, sowie Abb. 76). Die nach v. GUTTENBERG allgemein sehr seltene zweischichtige Anordnung geben MEYER & WALKER (1931) auch für *Impatiens pallida* an. *Impatiens glandulifera* dagegen zeigt nach STEFFEN ausnahmslos die übliche einschichtige Anordnung der Peribleminitialen,⁶ wie sie nach WEINHOLD (1967) auch *Impatiens balsamina* zukommt.

Die Keimung beginnt mit der Streckung des Hypokotyls. Sie führt zur Sprengung der Testa und schiebt den ruhenden Radikulavegetationspunkt nach außen (**Abbildung 61**). Das ergrürende Keimlingsende wird durch die Grenzwurzelprimordien (s. u.) aufgetrieben. Noch vor Beginn des Radikulawachstums erscheinen auf der Unterseite dieser keuligen Anschwellung lange Haare. Solche Haare treten bei allen untersuchten *Impatiens*-Arten auf und werden von BRUNOTTE (1900) als Wurzelhaare angesehen; auch WEINHOLD (1967) rechnet sie der Radikula zu, ohne ihnen allerdings ausdrücklich Wurzelhaarcharakter zuzuschreiben. Die Haarbildung beginnt kurz oberhalb der Wurzelhaube im basalen Bereich der Sproßepidermis (**Abbildung 62**) und zieht im weiteren Verlauf der Keimung bis über die Transversalebene der Grenzwurzeln hinauf. Die Haare sind wie die Wurzelhaare fingerförmige Ausstülpungen und werden ebenfalls nicht zellulär gegliedert. Im Gegensatz zu den Wurzelhaaren sind sie aber epidermaler Herkunft und damit Bildungen der primären Oberfläche. Solche einzelligen und in ausgewachsenem Zustand kutikulafreie Haare werden nach HACCIIUS & TROLL (1961) als Myzotrichen bezeichnet. Sie wirken stets etwas struppig, auch bei solchen Keimlingen, die

⁵ Die äußere Zellenlage gibt dann ausschließlich der Außenrinde (v. GUTTENBERG 1968) ihren Ursprung.

⁶ Nach STEFFEN (1952, S. 425) soll eine Zweischichtigkeit hier allein durch eine paramediane Schnittführung vorgetäuscht werden. Ein solcher Schnitt erfaßt im scheinbaren Gipfel des Pleroms nicht die Initialen selber, sondern die seitlich anschließenden, mitunter bereits periklin geteilten Deszendenten. Die Anordnung der Zellen läßt jedoch immer den unmittelbaren genetischen Zusammenhang erkennen, der bei einer tatsächlich zweischichtigen Anordnung der Peribleminitialen fehlt. In den bezüglich dieser Fragestellung ausgewerteten lückenlosen Schnittserien, in denen das Zentrum des Periblems zwangsläufig enthalten ist, läßt sich das Fehlen einer einschichtigen Peribleminitialenanordnung zweifelsfrei feststellen.

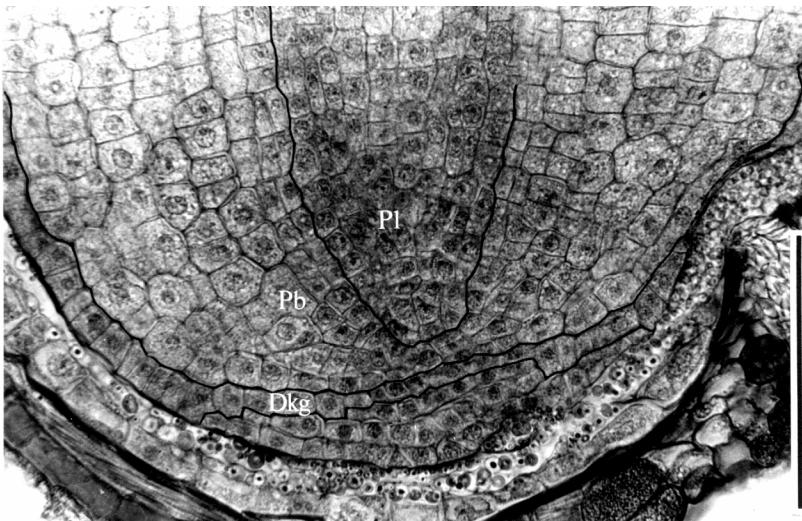


Abb. 58. Einschichtige Anordnung der prospektiven Periblem-initialen in der embryonalen Radikula.

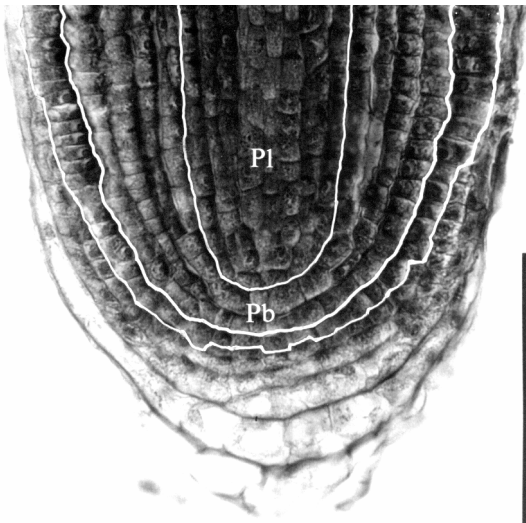


Abb. 59. Zweischichtige Anordnung der Periblem-initialen während des stationären Wachstums

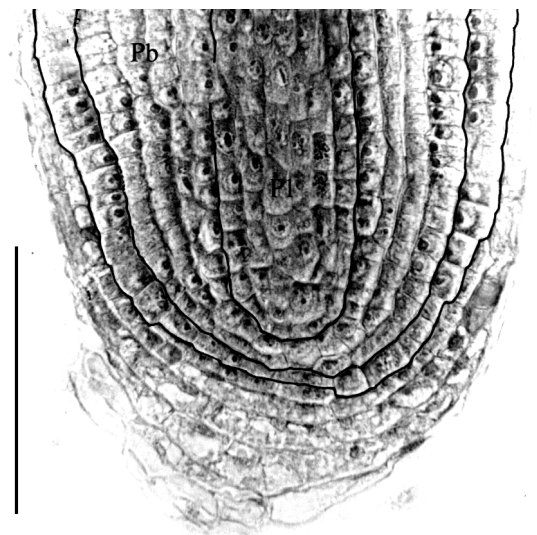


Abb. 60. Einschichtige Anordnung der Periblem-initialen während des stationären Wachstums

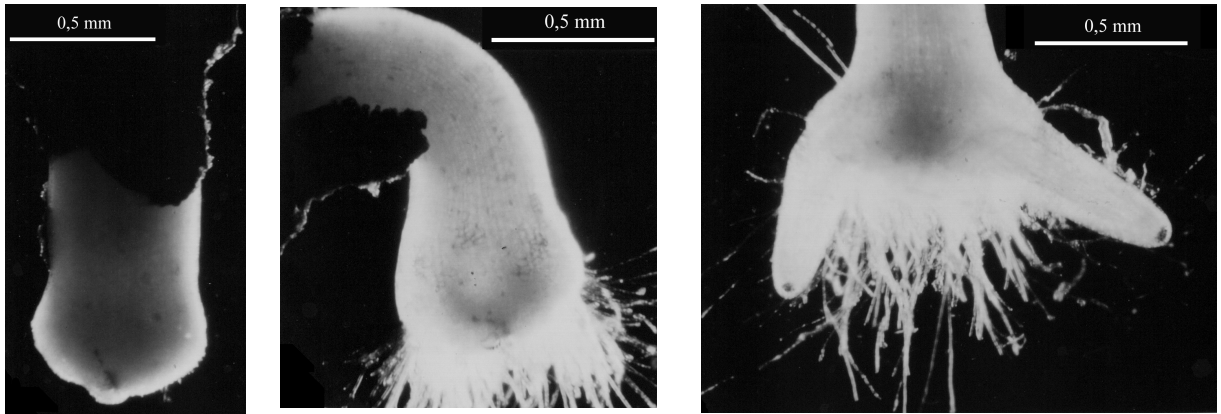


Abb. 61. Keimung, Myzotrichenbildung und Durchbruch der Grenzwurzeln

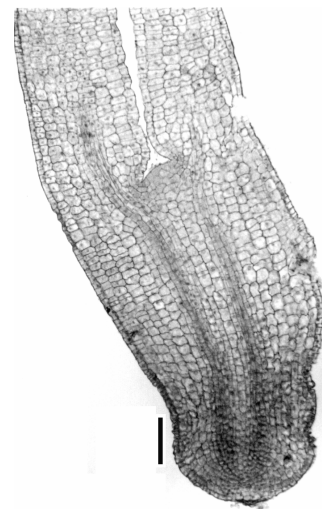
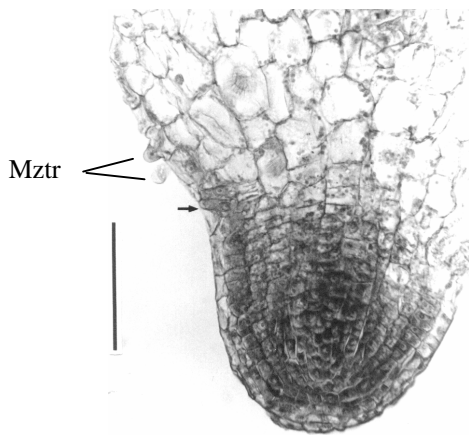


Abb. 62. Myzotrichenbildung. • Keimwurzelspitze längs. Oberhalb der Wurzelhaubengrenze (↓) beginnt mit der Auswülpung der Epidermiszellwände die Bildung der Myzotrichen (Mztr).

Abb. 63. Keimling ohne Grenzwurzeln

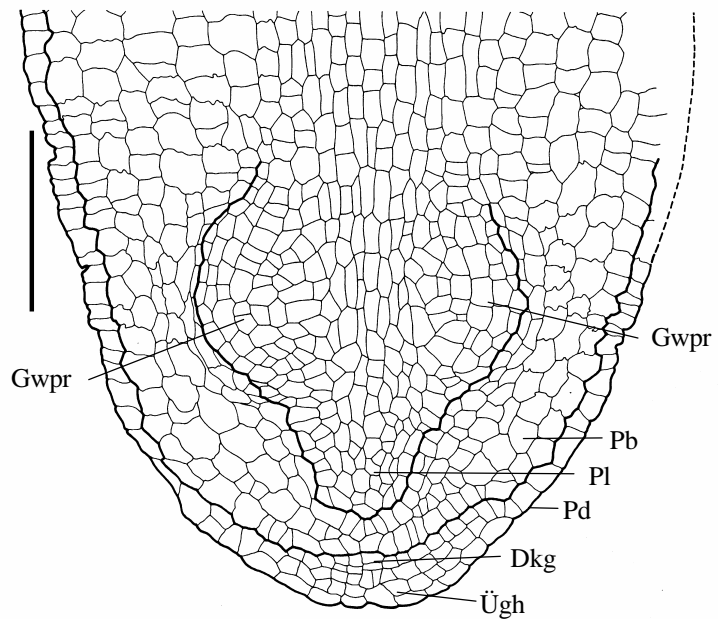
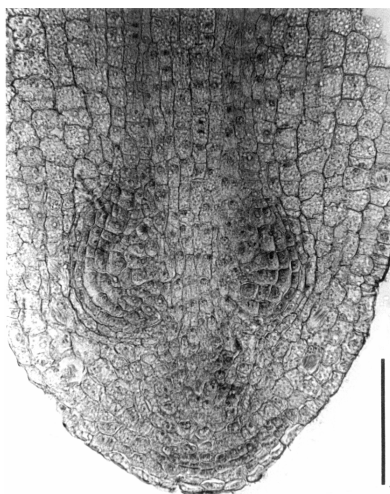


Abb. 64. Grenzwurzelbildung. Längsschnitt der Keimwurzelspitze kurz nach Austritt aus der Testa

frei in der Gasphase einer feuchten Kammer wachsen. Damit unterscheiden sie sich von den Wurzelhaaren, die bei gleichartiger Kultur radial abstehen. Entsprechend ihrer streng akropetalen Anlegung nimmt ihre Länge vom Beginn der Wurzelhaarzone an stetig zu, bis sie ausgewachsen sind.

Während Hypokotyl und Radikula im Embryo noch eine weitgehende Einheit bilden, unterscheiden sie sich nach der Keimung immer deutlicher, und zwar nicht nur durch die durch die Art der Behaarung und des Abschlußgewebes, sondern auch durch die Ergrünung und das Dickenwachstum des Hypokotyls. Der Wechsel vom chloroplastenführenden Rindenparenchym des Hypokotyls zur bleichen Rinde der Radikula erfolgt genauso abrupt wie der Wechsel des Durchmessers beider Organe. Die Radikula ist von Anfang an auch an ihrer Basis wesentlich dünner als das Hypokotyl. Ihr Wachstumsbeginn erinnert daher bei flüchtiger Betrachtung eher an das Austreiben einer sekundären Wurzel⁷ als an die Verlängerung eines ehemaligen Kontinuums (Abb. 62). Später verstärkt sich der Größenunterschied noch weiter: Die Radikula besitzt nur ein begrenztes sekundäres Dickenwachstum (vgl. ESAU 1969, S. 369) und bleibt dünner als ein Millimeter. Das Hypokotyl dagegen erreicht bis zu 6 mm Durchmesser; an seiner Basis wechselt das Dickenwachstum vom kambialen Typ der Radikula zum medullären Typ der Sproßachse (vgl. TROLL & RAUH 1959).

3.2 Die Grenzwurzeln

Die Gattung *Impatiens* ist schon seit langem dafür bekannt, daß sich noch im Embryo die ersten sekundären Wurzeln entwickeln (REINKE 1871, HERMANN 1886, LEMAIRE 1886, HEINRICHER 1888, WARBURG & REICHE 1896, BRUNOTTE 1900).⁸ Durch die frühe und regelmäßige Anlegung an einer bestimmten Stelle unterscheiden sich diese Wurzeln so deutlich von den folgenden Wurzeln des Hypokotyls,⁹ daß sie mit WEBER (1936) als Grenzwurzeln bezeichnet werden können. Ihre Entwicklung wurde bislang aber nur bei *Impatiens glandulifera* (STEFFEN 1952) eingehender verfolgt¹⁰. Bei *Impatiens walleriana* bilden sich die Grenz-

⁷ Selbstverständlich liegt die Radikula mit ihrer Wurzelhaube bereits an der Oberfläche des Hypokotyls, während die Grenzwurzeln erst dessen Rinde durchbrechen müssen.

⁸ Dieses für die Dikotylen sehr seltene Verhalten wird ansonsten nur noch von *Fagopyrum esculentum* (= *F. esculentum*) (O'DELL & FOARD 1969) und von *Cucurbita* (GOEBEL 1884) berichtet. Eigene Untersuchungen konnten dies für *Cucurbita pepo* jedoch nicht bestätigen.

⁹ Weitere Wurzeln treten am Hypokotyl bei *Impatiens walleriana* erst sehr viel später auf. Das Anlegungsmuster dieser folgenden Wurzeln ist von Keimling zu Keimling unterschiedlich; eine wirtelige oder auch nur scheinwirtelige Anordnung wird nicht mehr erreicht. Die Anlegungsfolge ist insgesamt unregelmäßig, wenn auch • entsprechend dem fortschreitenden Einsinken des Hypokotyls in das Substrat • eine akropetale Anlegungsfolge für viele dieser Wurzelprimordien zutrifft. Deutlich wird die Bindung der Wurzelanlegung an das Substrat bei Keimlingen mit bogenförmig aufsteigendem Hypokotyl. Die folgenden Wurzeln werden dann allein auf der dem Substrat aufliegenden Seite gebildet. WEBER (1936, S. 237, Abb. 3 III) bildet einen solchen Keimling für *I. parviflora* unter Erwähnung des Phänomens ab.

¹⁰ STEFFEN wertet diese frühen sekundären Wurzeln als gewöhnliche hypokotylbürtige Wurzeln; er lehnt den Begriff der Grenzwurzel ausdrücklich ab. WEINHOLD (1967) hingegen bezeichnet bei *I. balsamina* auch einige der folgenden hypokotylbürtigen Wurzeln als Grenzwurzeln; sie stützt sich dabei auf die Nachbarschaft beider Wurzeltypen.

wurzeln erst während der Keimung (**Abbildungen 63 und 64**), aber noch bevor der Radikulativegetationspunkt aktiv wird.¹¹ Die Grenzwurzeln entwickeln sich im wachsenden Hypokotyl; wie sich aus der Streckung der Rindenzellen ablesen läßt (vgl. Abb. 64 mit Abb. 62), hat das Hypokotyl im Grenzwurzelbereich zu Beginn der Primordiogenese höchstens ein Drittel seiner endgültigen Länge erreicht. Durch die Verlängerung des Hypokotyls vergrößert sich der mediane Durchmesser der Grenzwurzelprimordien während ihrer Entwicklung. Das zeigt sonst keine sekundäre Wurzel bei *Impatiens walleriana*. Die Grenzwurzeln stehen an der Basis des Hypokotyls, am apikalen Ende des Myzotrichen tragenden Bereichs. In der Regel sind es vier Wurzelanlagen, die fast gleichzeitig und auf gleicher Höhe angelegt werden¹². Sie durchbrechen die Rinde bald nach dem Beginn des Radikulawachstums (Abb. 61). Dieser typische Ablauf kann durch den Abort der Radikula oder den Ausfall einzelner Grenzwurzeln abgewandelt werden: Selten entwickeln sich drei oder gar nur eine Grenzwurzel;¹³ häufiger wird ein Paar gegenüberliegender Wurzeln gebildet. Dieses Paar kann in der Transversal- oder in der Medianebene des Keimlings (**Abbildung 65**) stehen (vgl. Abb. 75 u. 76). Der Anlegungszeitpunkt ist für Grenzwurzeln recht variabel. Sie können sehr früh angelegt werden, wenn die Gewebe des Keimlings noch einen weitgehend meristematischen Aspekt besitzen: Seine Zellen sind dann noch klein, großkernig und plasmareich; nur das Plerom zeigt erste Anzeichen einer Vakuolisierung (**Abbildung 66**). Die Differenzierung des Leitgewebes, die vom Cotyledonarknoten aus nach basal fortschreitet, hat dann erst das Grenzwurzelniveau erreicht. In den medianen Strängen besitzen die Tracheiden zarte Sekundärwandaussteifungen; Plasma und Zellkerne sind noch erhalten. Im Bereich des künftigen Phloems läßt sich nur vereinzelt eine sehr schwache Doppelbrechung ausmachen, die vermutlich durch die Nacr wände der prospektiven Siebelemente verursacht wird (ESAU 1969, S. 206). In den transversalen Strängen ist genauso wie im unteren Bereich der Grenzwurzelprimordien und in der Radikula noch kein Leitgewebe differenziert. Der Beginn der Primordiogenese  u ert sich in den rhizogenen Zellen durch die zunehmende F rbarkeit des Plasmas und die Vergrößerung der Kerne. Auch wenn hier nicht weitgehend ausdifferenzierte Zellen in den vollmeristematischen Zustand zur ckkehren, sondern Zellen, die erst halbmeristematisch¹⁴ geworden

¹¹ Alle anderen untersuchten Arten weisen bereits im Samen Grenzwurzelprimordien in unterschiedlicher Zahl und verschiedenem Entwicklungsgrad auf. Wahrend nach BRUNOTTE *Impatiens auricompa* vier nur schwach entwickelte Primordien besitzt, sind diese bei *Impatiens balsamina*, *I. parviflora*, *I. glandulifera*, *I. scabrida*, und *I. longicornu* sehr deutlich zu erkennen. TAKAO (1976) bildet einen samenreifen Embryo von *Impatiens textorii* ab, der ebenfalls deutlich erkennbare Grenzwurzelprimordien besitzt. Bei *Impatiens noli-tangere* entwickeln sich zwei Etagen mit je vier Primordien (BRUNOTTE 1900). Bei *Impatiens pallida* werden den Mitteilungen MEYERS & WALKERS (1931) zufolge sogar drei Wurzel-Etagen im reifenden Samen angelegt.

¹² Tatsachlich differiert die Insertionshohe der Grenzwurzeln um bis zu 50 µm. Dieser Unterschied • ein zwanzigstel Millimeter • entzieht sich jedoch der makroskopischen Wahrnehmung und kann den Eindruck einer wirteligen Stellung nicht storen, auch wenn hier vielleicht bereits von einer scheinwirteligen Stellung gesprochen werden m u te (TROLL 1943, S. 2119).

¹³ Es handelt sich hierbei um einen Ablast der Wurzel, nicht etwa um eine Wurzelverwachsung, wie sie bei *Cyclamen persicum* zur Verminderung der Grenzwurzelnanzahl f hrt (HAGEMANN 1959, S. 26)

¹⁴ Die hier angesprochenen Zellen haben noch keine deutlich sichtbaren Vakuolen ausgebildet. Sie gleichen hierin noch den vollmeristematischen Zellen, f r die unter anderem das Fehlen einer Zentralvakuole (SITTE 1991, S. 128) und der Besitz zahlreicher kleiner Vakuolen (KLEINIG & SITTE 1986, S. 435) charakteristisch ist.

Abb. 65. Schematische Darstellung der Ebenen des Keimlings und seiner Grenzwurzeln. • Die Medianebene der Grenzwurzeln steht senkrecht auf deren Transversalebene und deckt sich je nach Position der Grenzwurzel mit der Medianebene oder der Transversalebene des Keimlings.

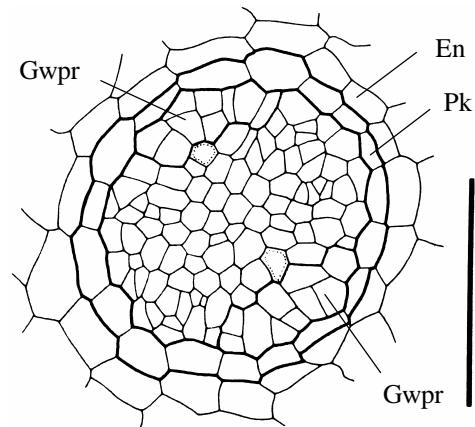
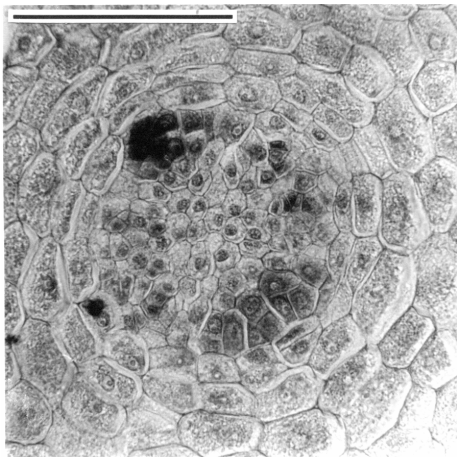
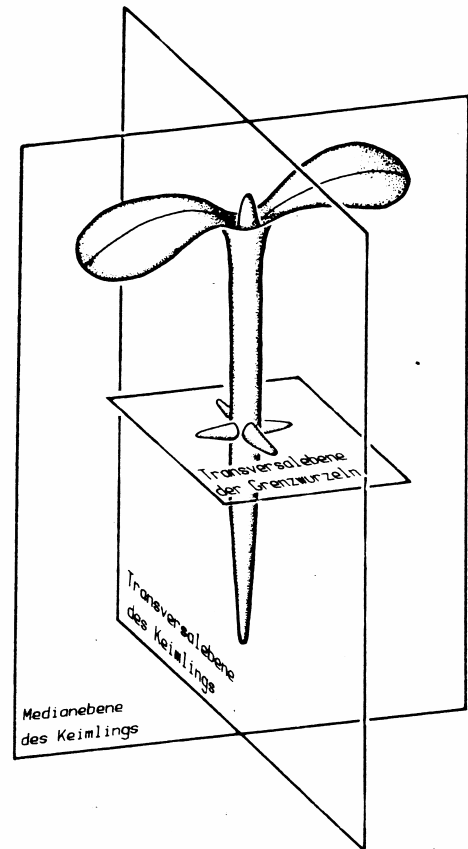


Abb. 66. Beginn der Primordiogenese • Frühe Anlegung der Grenzwurzelprimordien (konturiert). Die ersten Teilungen erfolgen unregelmäßig, so daß keine Schichtung entsteht.

sind, findet doch eine Remeristematisierung statt; ein Schritt, der bei der Anlegung der Radikula fehlt. Die anschließenden Teilungen ergeben ein unregelmäßiges Muster: Einige Zellen teilen sich schräg; perikline Wände stehen zudem mit deutlichem Versatz nebeneinander, da die Teilungen benachbarter Zellen in größerem zeitlichen Abstand erfolgen. Damit fehlt den Grenzwurzelprimordien jene klare primäre Gliederung, wie sie bei den Wurzeln, die sich aus einem einschichtigen Ausgangszustand entwickeln, sonst regelmäßig anzutreffen ist. Das Zellmuster gleicht eher den Abbildungen ESAUS (1940) von der Seitenwurzelbildung bei *Daucus carota*.

In anderen Keimlingen werden die Grenzwurzeln später angelegt (**Abbildung 67**). Bei gleichem Entwicklungsstand der Primordien ist dann das Gewebe des tragenden Organs stärker vakuolisiert und großzelliger. In den medianen Xylemsträngen ist jeweils eine Tracheidenreihe bereits ausdifferenziert; auch in einem der transversalen Stränge hat die Differenzierung der Tracheiden bereits begonnen, sie sind aber noch vital; dieser transversale Strang endet direkt oberhalb des Grenzwurzelniveaus. Im Bereich der Grenzwurzeln werden entlang der medianen Xylemstränge zusätzliche Tracheiden differenziert. Sie sind großlumig und kurz. Es sind die ersten Elemente des Anschlußxylems, das später auch die vier Xylemstränge miteinander verbinden wird (Fig. f).¹⁵ In drei der vier Phloempole hat die Differenzierung der Siebelemente begonnen. Einer der Phloempole grenzt in der für die Wurzel typischen Weise nicht mehr direkt an die Endodermis an und steht auf gleichem Umfang wie die Xylempole. Die Siebelemente der anderen beiden Phloempole entwickeln sich dagegen direkt unterhalb der Endodermis • in der für das Hypokotyl dieser Art typischen Position.

So wie die Differenzierung der transversalen Xylemstränge langsamer voranschreitet als die der medianen, werden auch die transversalen Grenzwurzelprimordien etwas später als die medianen angelegt (**Abbildung 68**). Wenn sich in den medianen Primordien bereits eine Gliederung abzeichnet, beginnen in den transversalen Primordien die ersten periklinen Teilungen der rhizogenen Zellen. Auch wenn schräge Teilungen fehlen, bildet sich trotzdem zunächst kein auffälliger perikliner Wandkomplex, der eine Gliederung des Primordiums anzeigen könnte. In den medianen Primordien jedoch ist ein solcher Wandkomplex sichtbar geworden, obwohl auch diese Primordien anfangs ähnlich ungegliedert erscheinen. In einem Wurzelprimordium üblichen Zuschnitts wird die Gliederung durch eine Abfolge von periklinen Wänden hervorgerufen, die ohne großen Versatz an den antiklinen Wänden nebeneinander stehen. Hier jedoch wird ein ähnlicher Eindruck erst durch die wachstumsbedingten Ver

Der allgemeinen Differenzierung folgend, unterscheiden diese Zellen sich aber hinsichtlich der Färbbarkeit bereits so deutlich von den typisch vollmeristematischen Zellen, daß eine begriffliche Fassung des Zustands nötig ist. Das Wesentliche der halbmeristematischen Zellen ist aber nicht der Besitz großer Vakuolen, sondern vielmehr das allmähliche Ausscheiden aus dem Meristem und das damit verbundene Nachlassen der Teilungsaktivität. Daher sollen im folgenden solche Zellen, auch ohne daß sie deutliche Vakuolen ausgebildet haben, als halbmeristematische Zellen bezeichnet werden. Damit soll, ohne einen weiteren Begriff einführen zu müssen, lediglich zum Ausdruck gebracht werden, daß sie sich bereits deutlich von den vollmeristematischen Zellen unterscheiden und eine Rückkehr in den vollmeristematischen Zustand mit deutlich sichtbaren Veränderungen verbunden ist.

¹⁵ Die typischen netzförmigen Sekundärwandaussteifungen werden erst später gebildet, wenn das Streckungswachstum des Hypokotyl abgeschlossen ist. Bis dahin werden nur ringförmig ausgesteifte Tracheiden gebildet.

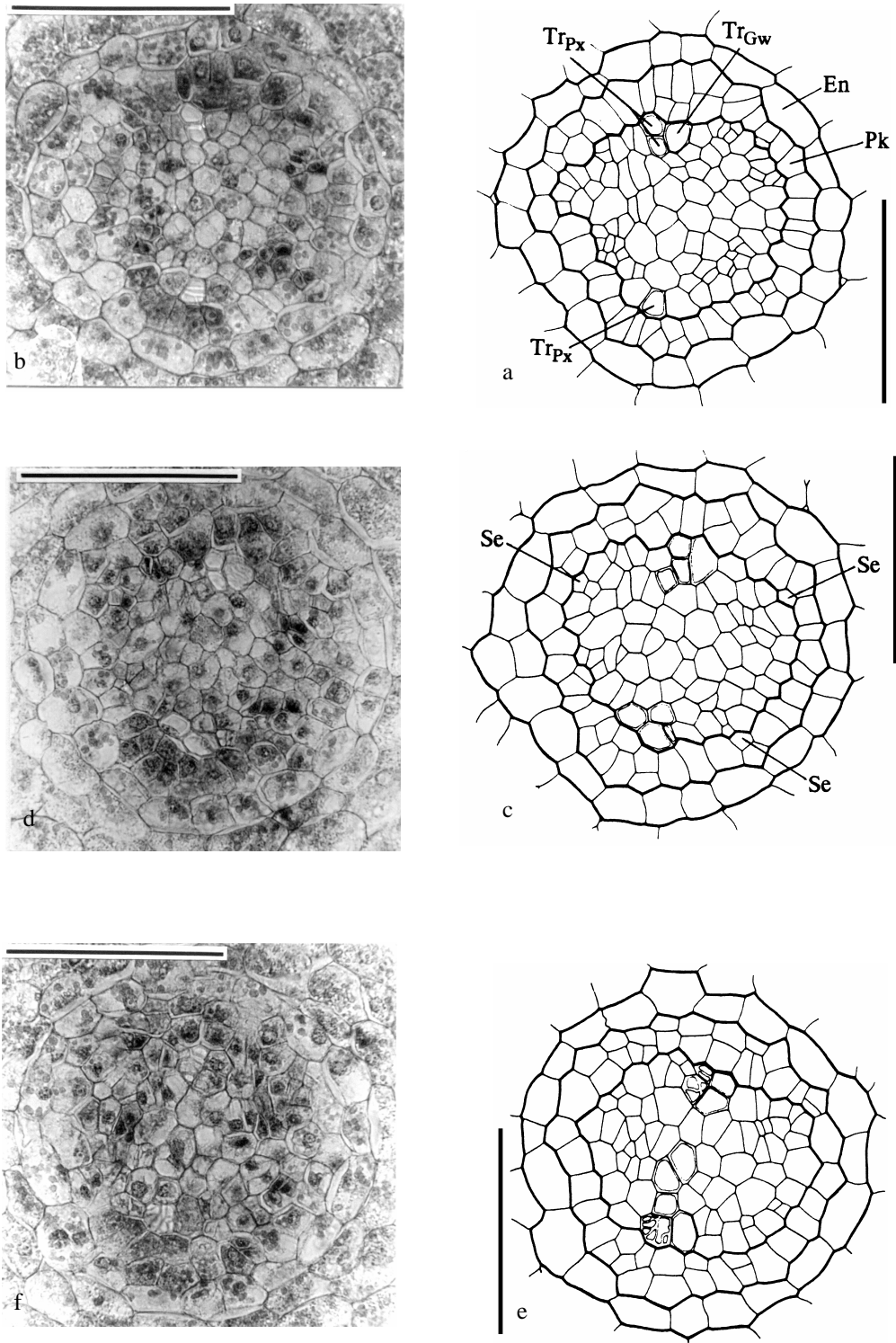


Abb. 67. Beginn der Primordiogenese • späte Anlegung, Differenzierung des Leitgewebes. Fig. a bis d: Darstellung der jeweiligen Transversalebene. Fig e und f: Schnittebene 40 µm bzw. 20 µm unterhalb der Medianebenen, zur Darstellung des Anschlußxylems, das die beiden Xylempole verbindet.

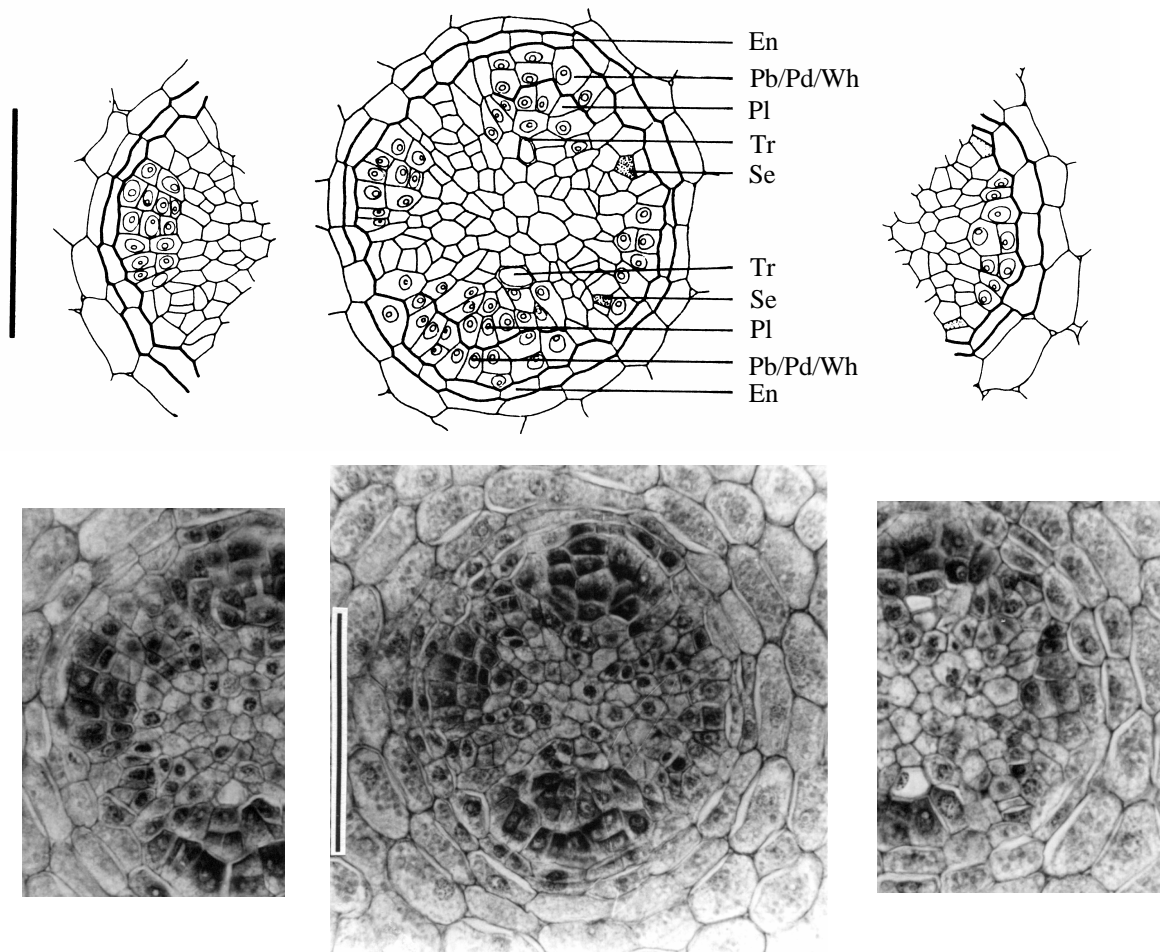


Abb. 68. Gliederung der Primordien. • Primordien durch eingezeichnete Zellkerne markiert. Für die weiter entwickelten medianen Primordien ist die Bestimmung der einzelnen Regionen angegeben. Noch ist die Schichtung undeutlich.

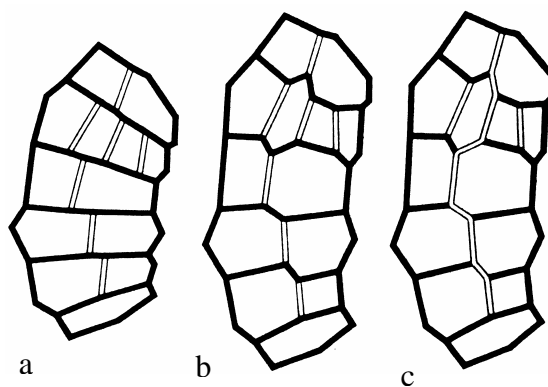


Abb. 69. Veränderung des Zellmusters durch das tangentielle Wachstum. Schematische Darstellung. • Fig. a: Ausgangszustand, am Zellmuster des in Abb. 68, Fig. a wiedergegebenen Primordiums orientiert. Fig. b: Durch den tangential gerichteten Zug, der bei der Vergrößerung des Zentralzylinders entsteht, werden die zwischen zwei tangentialen Wänden befindlichen radialen Wandstücke gekippt. Fig. c: Die nun schrägen Wandstücke vermitteln zwischen den auf unterschiedlicher Höhe inserierenden tangentialen Wänden, so daß perikline Wandkomplexe erscheinen, welche das Primordium gliedern.

schiebungen im Zellmuster erreicht (**Abbildung 69**): Das radiale Wachstum führt zu einer tangentialen Streckung der äußeren Primordiumsbereiche; der damit einhergehende wechselseitige Zug der Tangentialwände führt zu deutlichen Wandbrechungen der ursprünglich gerade laufenden Radialwände. Damit vermitteln die nun schräggestellten Radialwandabschnitte zwischen den auf unterschiedlichem Niveau ansetzenden Tangentialwänden, so daß nun tangentiale Wandkomplexe in Erscheinung treten, die eine Untergliederung des Primordiums betonen. Der innere Bereich ist etwas schwächer gefärbt als der äußere Bereich und zeigt ein recht unregelmäßiges Wachstumsmuster. Im äußeren Bereich dagegen finden nur radiale und tangentiale Teilungen statt. Die radialen Teilungen tragen dem durch die Vorwölbung bedingten Flächenwachstum dieser Schicht Rechnung. Die tangentialen Teilungen kündigen die Spaltung der äußeren Schicht an, so daß auch hier die typische Dreigliedrigkeit des Wurzelprimordiums erreicht wird. Aus der inneren Schicht wird sich das Plerom entwickeln, aus den Spaltprodukten der äußeren Schicht das Periblem und das Protoderm samt Wurzelhaube.

Nun wird auch die Endodermis, die bislang den gleichen Differenzierungsgrad aufweist wie das Rindenparenchym, remeristematisiert. Besonders vor den weiter entwickelten medianen Primordien sind die Zellkerne und auch das Zytoplasma stärker gefärbt. Sehr bald werden die Endodermiszellen vollmeristematisch. Durch antikline Teilungen verringert sich ihre Größe, so daß sie vollständig den Primordiumszellen perikambialer Herkunft gleichen (**Abbildung 70**). Nur der seitliche Anschluß an die unveränderte Endodermis und die Position als Endglied einer radialen Reihe von Rindenzellen läßt noch die Herkunft dieser Zellschicht aus der Endodermis erkennen. Die Remeristematisierung der Endodermis scheint direkt an den Entwicklungsstand des jeweiligen Primordiums gekoppelt zu sein, denn vor den weniger entwickelten Primordien hat die Remeristematisierung noch nicht begonnen. In den weiter entwickelten Primordien beginnt die Vakuolisierung des Pleromkerns, die zur Sonderung eines halbmeristematischen inneren Anteils und eines vollmeristematischen äußeren Anteils führt. Der Pleromkern unterscheidet sich schließlich hinsichtlich des meristematischen Aspektes nicht mehr vom Gewebe des Zentralzylinders. Seine Zellen sind vorwiegend radial gestreckt und unterscheiden sich auch dadurch von den vollmeristematischen Zellen des übrigen Primordiumsgebietes, der sich kaum noch verdickt. Im Periblem beginnen basisnah die ersten periklinen Teilungen (Abb. 71), die schließlich zur Bildung einer mehrschichtigen Wurzelrinde führen.

Auch zwischen den Primordien findet im Zentralzylinder ein ausgeprägtes radiales Wachstum statt (**Abbildung 71**). Anfangs hält es mit dem der Primordien fast Schritt. Diese Bereiche des Zentralzylinders zeigen teilweise eine stärkere Anfärbung als der mittlerweile nur mehr halbmeristematische Pleromkern und treten dadurch deutlicher als zuvor in Erscheinung. Das Ausmaß dieser Streckung läßt sich an der großen Entfernung vom Zentralzylinderparenchym zur Endodermis ablesen. Ohne diese perikambialen Streckungszonen wäre die Kontur zwischen den Primordien stark eingezogen (**Abbildung 72**). Die einzelnen Primordien haben daher auch nicht die übliche Form eines Rotationsparaboloids; nur in der Medianebene besitzen sie den Umriß einer Glocken- oder GAUßschen Fehlerkurve. In der Transversalebene dagegen haben sie die Kontur eines konzentrischen Kreisringsektors: Die anfangs rotations

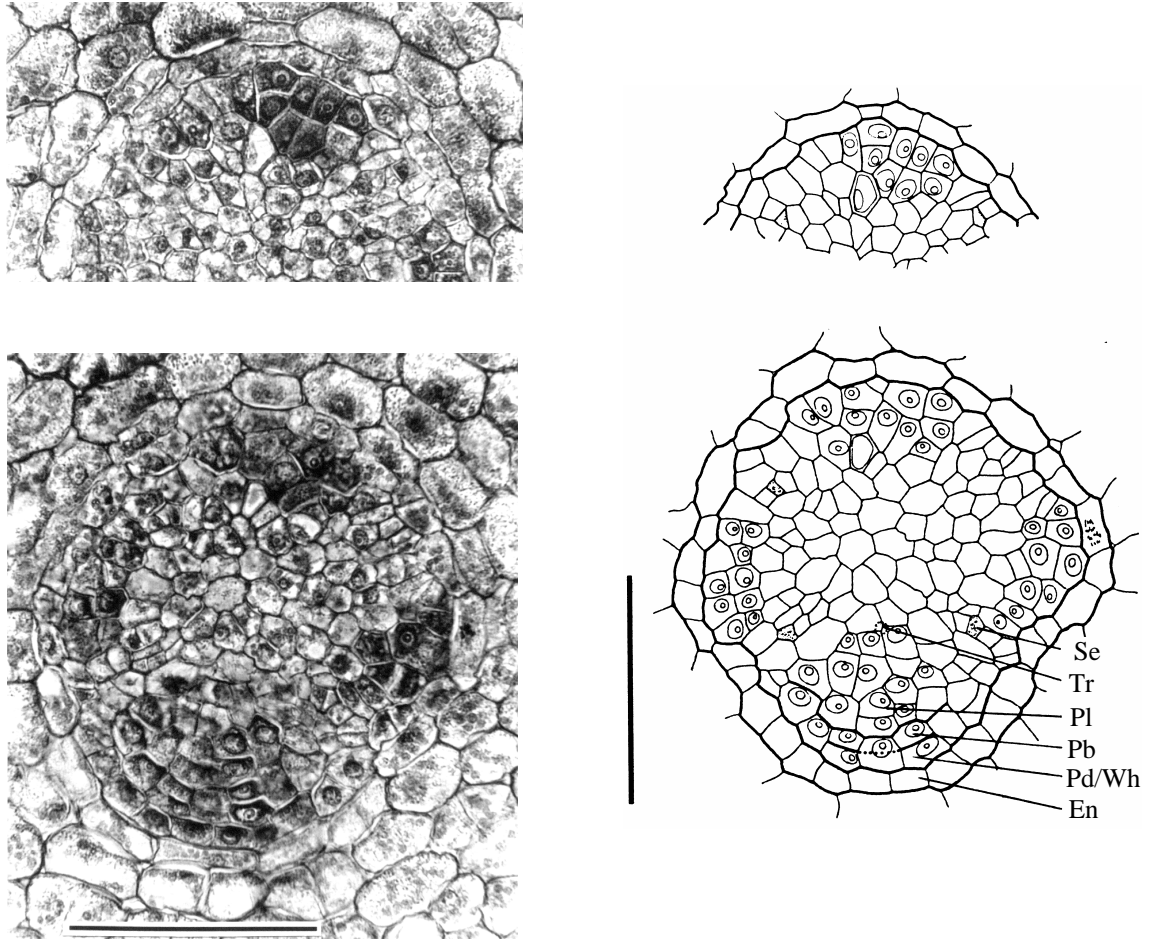


Abb. 70. Einbeziehung der Endodermis, Sonderung des prospektiven Periblems. • Eine mediane Tracheidenreihe endet direkt oberhalb der Schnittebene; ihre projizierte Position ist als punktierte Tracheide dargestellt. Die Endodermiszellen im Bereich des medianen Primordiums sind meristematisiert und unterscheiden sich im Aspekt nicht mehr von dem primordialen Gewebe perikambialer Herkunft. Die tangentialer Teilungsserie in der äußeren Perikambiumschicht hat nur in den benachbarten Schnitten die zentrale Zelle erfaßt, auf die Position dieser Wände wird mit gestrichelter Linie hingewiesen.

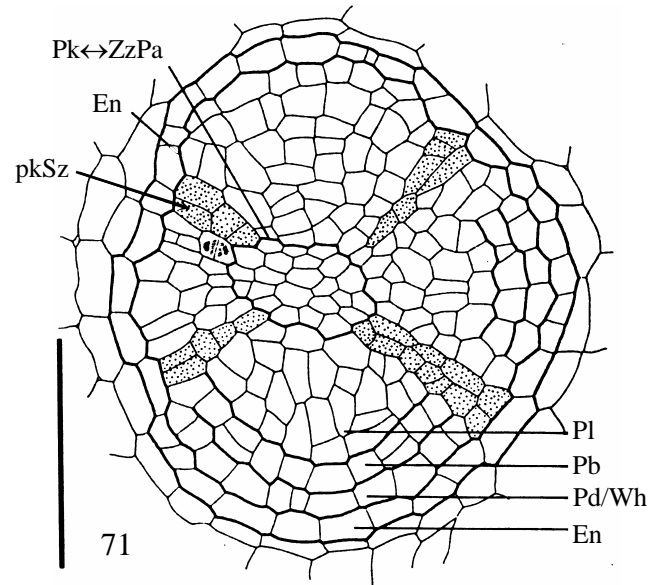
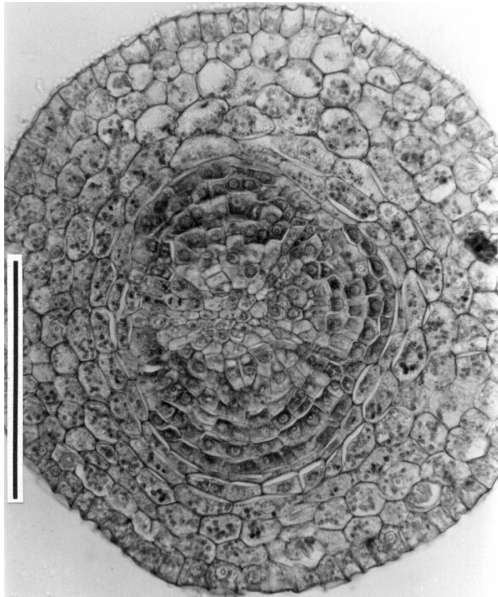
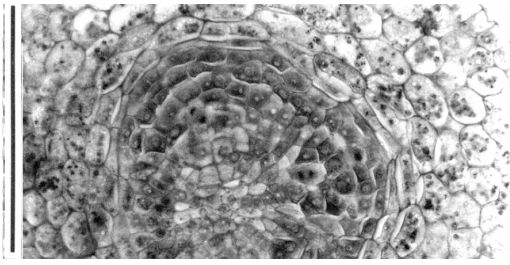
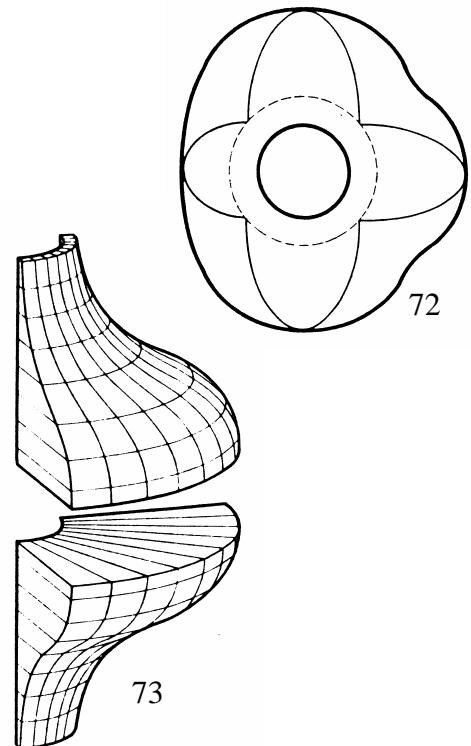


Abb.71. Perikambiale Streckungszonen, Beginn der Periblemspaltung. • Die perikambialen Streckungszonen (pkSz) sind mit einem Punktmuster unterlegt, die innere Perikambiumgrenze zum (Pk ↔ ZzPa) ist fett ausgezogen. Das gesamte Gewebe bis zur Endodermis ist aus dem ehemals einschichtigen Perikambium hervorgegangen.

Abb. 72. Schematisierte Kontur des Zentralzylinders während der Primordiogenese (fette Linie) und zu erwartende Kontur (magere Linie) bei einer typischen Wurzelentwicklung ohne radialem Wachstum der zwischen den Primordien befindlichen Perikambiumbereiche.

Abb. 73. Idealierte Form eines Grenzwurzelsprimordiums in schematischer Darstellung. Zur Verdeutlichung der Kontur in der Transversalebene ist das Primordium in zwei voneinander abgehobenen Hälften wiedergegeben. Im Keimlingslängsschnitt besitzt das Primordium die typischen Form der Glockenkurve. Im Keimlingsquerschnitt wird es von den radial gerichteten perikambialen Streckungszonen flankiert und besitzt die Kontur eines konzentrischen Kreisringsektors.



symmetrischen Primordien sind nun bilateral (vgl. **Abbildung 73**). Erst wenn die perikambialen Wachstumszonen nicht mehr aktiv sind, beginnen sich die Primordien auch in der Transversalebene über die Zentralzylinderkontur deutlich hervorzuwölben. Dann zeigen sie auch hier die wurzeltypische Gestalt und Gliederung (**Abbildung 74**). Die einzelnen Gewebe des Primordiums unterscheiden sich immer deutlicher: im halbmeristematischen Pleromkern spiegelt sich die radiale Streckung in den meist langgestreckten Zellen; die Pleromperipherie besteht aus einer einschichtigen Lage kleiner und vollmeristematischer Zellen. Das Periblem ist jetzt an der Basis bereits halbmeristematisch; es wird in typischer Weise vom Scheitel zur Basis hin allmählich dicker und mehrschichtig. Trotz der fortgeschrittenen Gliederung des primordialen Wurzelkörpers ist das Protoderm noch immer ungeteilt: Die Haubenbildung hat noch nicht begonnen, nicht einmal das Substrat einer Haubenbildung existiert.

Die Wurzelhaube wird erst kurz vor dem Durchbrechen der mütterlichen Rinde angelegt (**Abbildung 75**): In den apikalen Zellen des Protoderms beginnt eine zweite tangentialer Teilungsserie; sie führt zur Abgliederung der zweiten Haubenschicht. Anders als bei der Radikula ist bei der Haubengenese der Grenzwurzeln von Anfang an eine Initialentätigkeit zu beobachten: Die Wurzelhaube entsteht damit auf die gleiche Art, wie sie in der wachsenden Wurzel beständig ergänzt wird. Eine Übergangshaube wird hier also nicht gebildet. Bis zum Freibrechen der Grenzwurzel aus der mütterlichen Rinde ist das Spitzenwachstum der Grenzwurzeln gering; in diesem Stadium verlängert sich die Wurzelhaube hauptsächlich durch das rückwärtige Ausgreifen der tangentialen Teilungen (**Abbildung 76**). Sobald sich in der wachsenden Wurzel die Produktion des Dermokalyptrogens und das Abschilfern der peripheren Haubenschichten die Waage halten, ist die Wurzelhaube meist fünfschichtig (Abb. 58).

Im unteren Drittel des Primordiums existiert kein besonders differenziertes Protoderm; hier grenzen die großen und plasmaarmen Zellen des Periblems direkt an die Reste der Wurzel tasche oder die mütterliche Rinde. Das Protoderm läßt sich nur weiter spitzwärts als länger plasmareich bleibende Zellschicht erkennen, die bis zum Beginn der Wurzelhaube das typische geldrollenartige Aussehen zeigt. Die Basis der Grenzwurzel wird auch später keine Rhizodermis tragen, ohne daß dadurch irgendwelche Zweifel an ihrer Wurzelnatur entstünden.

Die Anordnung der künftigen Peribleminitialen ist in den Grenzwurzeln so variabel wie in der Radikula. Die einschichtige Initialenanordnung ist bei den Grenzwurzeln jedoch deutlich häufiger (Abb. 76). Sind die Peribleminitialen zweischichtig angeordnet (Abb. 75), reicht die äußere Schicht ohne weitere Aufspaltung bis zum Ende des Protoderms. Der größere Teil des Periblems wird durch wiederholte tangentialer Spaltungen der jeweils innersten Periblemlage gebildet.¹⁶

Der Spitzenbereich des Grenzwurzelprimordiums gleicht nun weitgehend dem produktiven Wurzelvegetationspunkt, obwohl die Wachstumodynamik noch eine andere ist. So entstammen die Zellreihen des Primordiums nicht einzelnen Initialen an dessen Spitze, denn sie haben ihren Ursprung in den tangentialen Teilungsserien zu Beginn der Primordiogenese. Ihre Verlängerung erfolgt zunächst durch Teilungen aller Zellen. Ein besonderes Spitzenwach

¹⁶ Das ist der Vorgang, der zu den radialen Zellreihen des Rindenparenchyms führt.

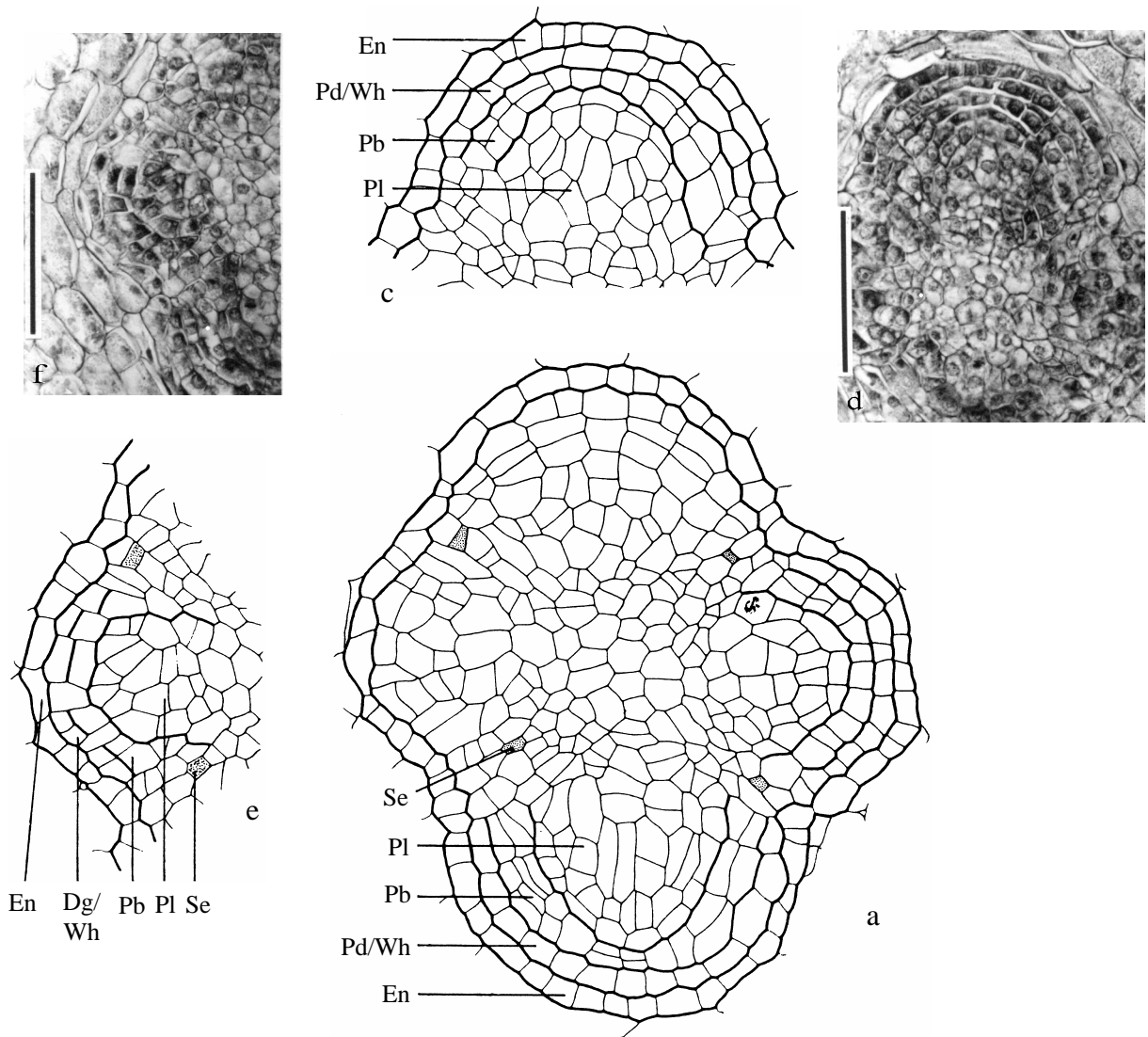
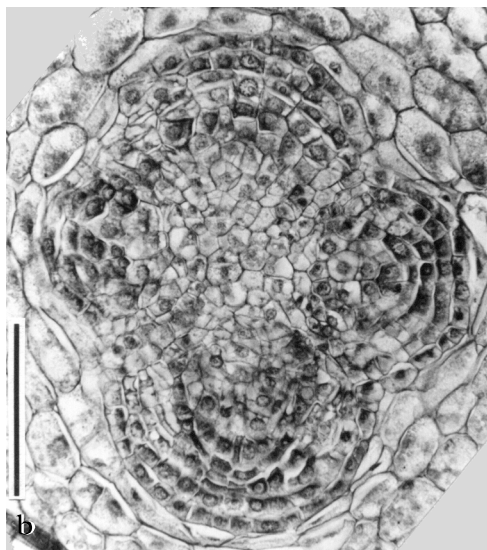


Abb. 74. Ausformung der Gewebe, Stagnation der Protodermentwicklung. • Fig. a, b: Transversalebene des jeweils oberen medianen (nach unten orientiert) und transversalen Primordiums (rechts). Fig. c, d: Transversalebene des unteren medianen Primordiums (Schnittebene 10 µm unter der der Fig. a), Fig. e, f: Transversalebene des unteren medianen Primordiums (Schnittebene 40 µm unter der der Fig. a).



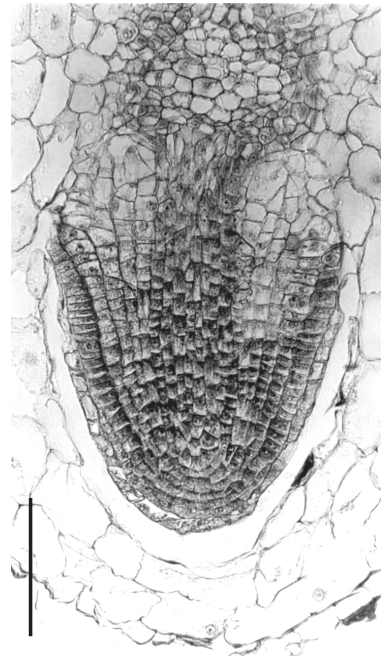
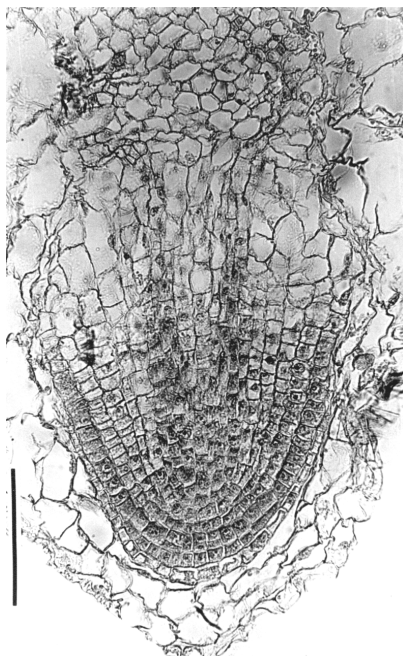
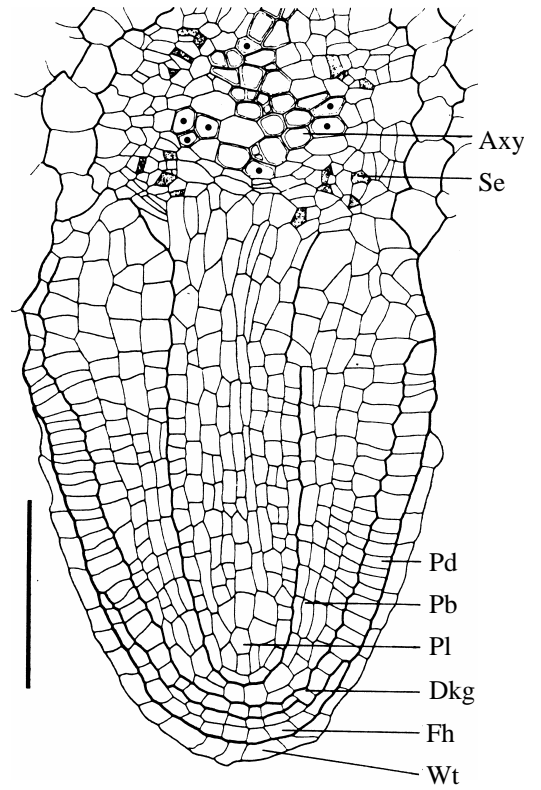
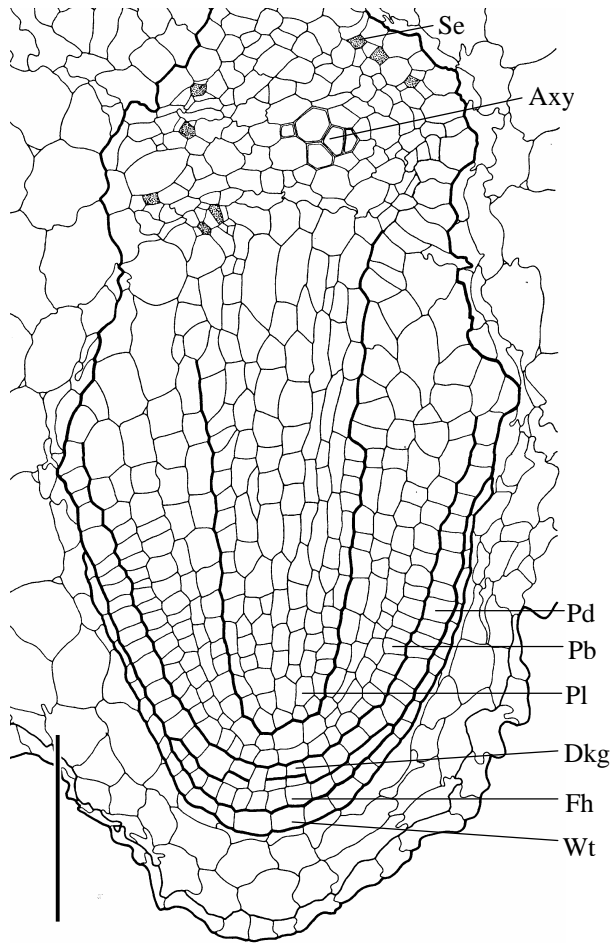


Abb. 75. Wurzelhaubenbildung, zweischichtige Peribleminitialen. • Als Xylem ist nur Anschlußxylem ausgebildet, das 150 µm in Richtung Sproßvegetationspunkt reicht und 70 µm in Richtung Keimlingwurzelspitze.

Abb. 76. Wurzelhaubenbildung, einschichtige Peribleminitialen. • Tracheiden der regulären Xylemstränge durch Punkte markiert.

stum, das sich in der Verlängerung der Wurzelhaube und der Dehnung und Zerreiung der Wurzeltasche uert, beginnt erst nach dem Freibrechen der Wurzel.

Das zeitliche Entwicklungsverhltnis von Grenzwurzelprimordium und Leitgewebe bleibt ber die Anlegung hinaus recht variabel. So kann auch bei weit entwickelten Primordien weder das Protoxylem, noch das Anschluxylem differenziert sein (Abb. 74); noch bis kurz vor dem Durchbruch kann auf dem Niveau der Grenzwurzeln allein das Anschluxylem ausgebildet sein (Abb. 75). Andererseits knnen beide Xylemarten schon whrend der ersten Teilungen des Primordiums angelegt sein (vgl. Abb. 67). Die mitunter geringe Entwicklung des Xylems im Grenzwurzelbereich und in der Radikula beruht nicht auf einem allgemeinen Entwicklungsrckstand der Keimlinge, denn im Hypokotyl ist die Leitgewebedifferenzierung stets hnlich weit fortgeschritten: So ist mit Beginn der Primordiogenese das Protoxylem der medianen Xylempole bereits differenziert, und die transversalen Xylempole beginnen sich zu entwickeln.

In der Grenzwurzelregion selber ist die Leitgewebeentwicklung recht unbersichtlich, da sich das Anschluxylem so frh entwickelt und hier auch der Wechsel der Leitgewebekonfiguration vom Hypokotyl zur Radikula stattfindet. Eine Rekonstruktion der rumlichen Struktur des Xylems kann den verwickelten Leitgewebeverlauf jedoch verdeutlichen (**Abbildung 77**). Aufgrund der bereits erwhnten groen Variabilitt der Leitgewebeentwicklung kann eine solche Darstellung im Detail allerdings nur Beispielcharakter haben.

Das Hypokotyl von *Impatiens walleriana* besitzt gattungstypisch vier Gefpole. Kurz unterhalb des Grenzwurzelanschlusses enden die medianen Xylempole; die Radikula ist diarch¹⁷. Die transversalen Xylemstrnge haben in dieser Frhphase der Keimung¹⁸ noch keine Verbindung zu den lateralen Leitbndeln der Cotyledonen und enden blind im Gewebe unterhalb des Kotyledonarknotens. Sie nehmen von oben nach unten schnell an Umfang zu und sind bald grer als die medianen Pole, die sich selber nur wenig vergrern. Kurz oberhalb der Grenzwurzelprimordien werden zwischen den vier Xylempolen zahlreiche weitere Tracheiden differenziert, so da das Zentrum des Zentralzylinders fast lckenlos vom Xylem erfllt ist. Auf diesem Niveau sind die meisten Tracheiden krzer als 50 µm; nur wenige sind lnger als 100 µm. Die Xylemkonfiguration ndert sich daher von Schnitt zu Schnitt. Eine Unterscheidung zwischen den Tracheiden des Anschluxylems und denen der Xylempole ist hier in den Querschnitten kaum noch mglich. In Grenzwurzelnhe wird das Anschluxylem auch direkt unterhalb der Endodermis gebildet, so da die ueren Tracheiden nicht mehr unbedingt die des mtterlichen Protoxylems sind. Auch in einem der Grenzwurzelprimordien¹⁹

¹⁷ Die sekundren Wurzeln sind tetrarch oder hexarch; eine direkte Abhngigkeit der Symmetrie vom Durchmesser der Wurzel oder des Zentralzylinders lt sich hierbei nicht erkennen. Nur sehr dnne Wurzeln sind meist diarch wie die Radikula.

¹⁸ Die Grenzwurzelprimordien sind noch nicht frei (eines ist in Abb. 76 dargestellt); die Keimwurzel ist mit nur 3 mm Lnge sogar verhltnismig lang, in anderen Keimlingen mit gleichem Entwicklungsstand von Hypokotyl und Grenzwurzelprimordien ist die Primrwurzel lediglich 0,5 mm lang (vgl. Abb. 61).

¹⁹ Es ist das Primordium, das dem in Abb. 76 dargestellten gegenberliegt. In der Rekonstruktion weist es nach rechts vorne.

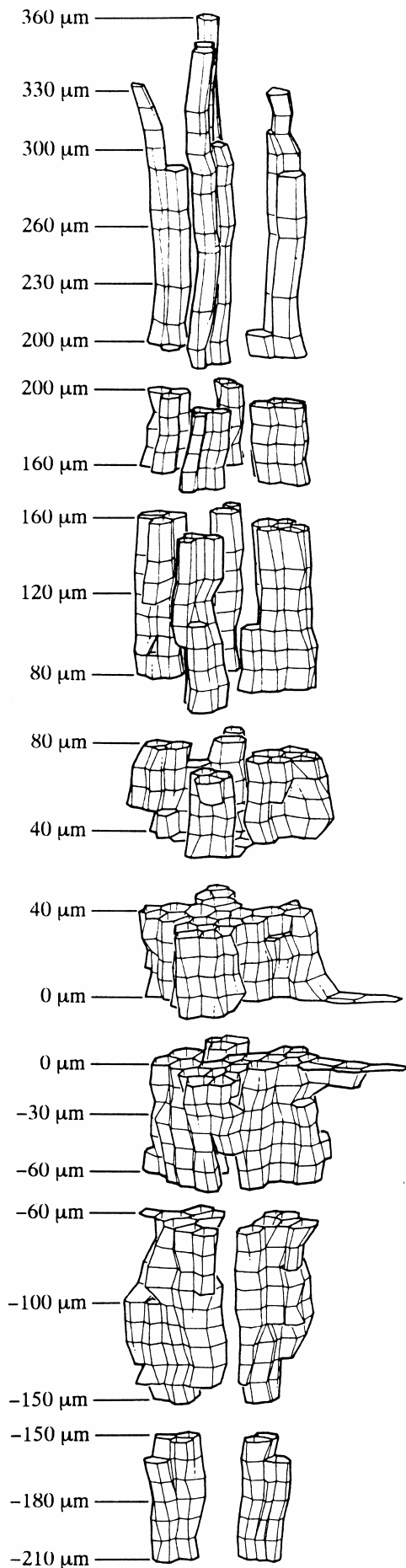


Abb. 77. Räumliche Darstellung des Xylemverlaufs in Hypokotyl und Wurzelhals. Rekonstruktion anhand von 50 Einzelschnitten eines Keimlings, dessen Grenzwurzelprimordium in Abb. 76 dargestellt ist. Wiedergegeben sind die Umrisse der Tracheiden. Zur Verdeutlichung einzelner Querschnitte wird die Rekonstruktion in acht von einander abgehobenen Blöcken dargestellt. Die Bemaßung gibt die Entfernung der Schnittebenen von der Transversalebene des in Abb. 76 dargestellten Grenzwurzelprimordiums an, das nach links hinten orientiert ist. Die Medianebene des Keimlings steht, leicht nach links gedreht, fast senkrecht auf der Papierebene; die Keimwurzelspitze ist nach unten orientiert

hat die Differenzierung des Anschlußxylems begonnen. Diese Tracheiden sind ebenfalls kurz und besitzen netzförmige Wandversteifungen; die langgestreckten und ringförmig versteiften Tracheiden des Protoxylems sind in diesem Primordium noch nicht differenziert. Unterhalb der Transversalebene der Grenzwurzelprimordien drängt sich das Xylem immer mehr in der Transversalebene zusammen; die medianen Xylempole werden schwächtiger, bleiben aber über das Anschlußxylem noch mit einem der transversalen Xylempole verbunden. Schließlich sind in der Medianebene keine Tracheiden mehr in der Peripherie des Zentralzylinders differenziert: Die medianen Xylempole sind weggefallen. Das Anschlußxylem umgibt noch beide transversalen Pole, wird aber nach basal immer weniger und endet etwa 150 µm unter der Transversalebene der Grenzwurzelprimordien. Ab hier ist die Xylementwicklung allein vom Entwicklungsstand der Radikula bestimmt. Das Phloem beginnt bereits auf dem Niveau der Grenzwurzeln von seiner perikambialen Position im Hypokotyl zu seiner wurzeltypisch subperikambialen Position zu wechseln; vollständig in wurzeltypischer Position befindet es sich aber erst unterhalb der Grenzwurzeln.

Auch die Betrachtung des Leitgewebes kann somit keinen Anhalt dafür geben, die Grenze zwischen Radikula und Hypokotyl auf einem anderen Niveau zu suchen als knapp unterhalb der Grenzwurzeln. Auf diesem Niveau wechselt nicht nur die Leitgewebekonfiguration, sondern auch die Art des Abschlußgewebes, die Art der Behaarung und der Chloroplastenbesatz der Rinde. Zudem findet hier ein abrupter Wechsel des Organdurchmessers statt, im primären Zustand genauso wie nach Beginn des sekundären Dickenwachstums. Die Grenzwurzeln sind deshalb als hypokotylbürtig einzustufen. Trotzdem unterscheiden sie sich so deutlich von den anderen hypokotylbürtigen Wurzeln, daß sie als eigener Typus der sekundären Wurzeln angesehen werden können.

WEINHOLD hält die Grenzwurzeln der vergleichbaren Art *Impatiens balsamina* jedoch für Bildungen der Radikula, da auf ihrer Insertionshöhe „isolierte Xylem- und Phloemgruppen, zentrales Metaxylem und eine papillöse Rhizodermis“ vorhanden seien (1967, S. 430). Abgesehen von der fragwürdigen Beweiskraft der Leitgewebekonfiguration für die Klärung der Organnatur²⁰ (vgl. TROLL 1973, S. 383) weicht die Leitgewebekonfiguration des Hypokotyls auch bei *Impatiens balsamina* schon aufgrund der Position des Phloems deutlich von der der Wurzel ab. Auch hier befindet sich das Phloem nämlich nicht wie in einer Wurzel unterhalb des Perikambiums, sondern hypokotytypisch direkt anschließend an die Endodermis. Das läßt sich auch in der entsprechenden Zeichnung WEINHOLDS erkennen.²¹ Da bei *Impatiens balsamina* Hypokotyl und Radikula tetrarch sind,²² ist der tatsächliche Ort des Konfigura-

²⁰ Unter Anwendung eines solchen Kriteriums müßte beispielsweise fast das gesamte Hypokotyl von *Geranium pratense* zur Wurzel gerechnet werden (vgl. S. 18).

²¹ Schon BEYSE beschreibt eine solche Position des Phloems im Hypokotyl anhand von *I. parviflora* (1881; S. 211 und Taf. 3, Fig. 17).

²² Nur *Impatiens walleriana* besitzt eine diarche Radikula; für alle anderen untersuchten *Impatiens*-Arten werden tetrarche Leitgewebekonfigurationen in Hypokotyl und Radikula angegeben. Die Untersuchungen betreffen im einzelnen: *Impatiens balsamina* (BEYSE 1881, WEINHOLD 1967); *I. glandulifera* (MCCLATCHIE 1917, HOLDEN 1920, BEXON & WOOD 1930); *I. pallida* (MEYER & WALKER 1931); *I. parviflora* (BEYSE 1881); *I. scabrida* (VAN TIEGHEM & DOULIOT 1888, S. 157 und S. 445 [unter dem Synonym *I. cristata*], BERTHELOT

tionswechsels allerdings sehr viel schwerer zu erkennen als bei *Impatiens walleriana*. Was WEINHOLD ohne nähere Analyse als zentrales Metaxylem und damit als Charakteristikum der Wurzel anspricht, dürfte auch bei dieser Art in Wahrheit das Anschlußxylem der Grenzwurzeln sein.²³ Daß sich im Bereich der Grenzwurzeln keine papillöse Rhizodermis, sondern eine Myzotrichen-tragende Epidermis befindet, wurde bereits dargestellt. Auch die Grenzwurzeln von *Impatiens balsamina* erscheinen damit als Bildungen des Hypokotyls.

3.3 Die Seitenwurzeln

Die ersten Seitenwurzeln bildet der Keimling meist in den Grenzwurzeln, da die Radikula häufig verkümmert. Bereits VAN TIEGHEM & DOULIOT (1888) wiesen für *Impatiens cristata* darauf hin, daß die Bildung der Seitenwurzeln in der Radikula und in den Grenzwurzeln auf die gleiche Weise erfolgt. Auch die Primordiogenese in den Seitenwurzeln selber unterscheidet sich davon nicht. Daher kann im folgenden die Entwicklung der Primordien ohne Rücksicht auf die morphologische Natur der tragenden Wurzel oder deren Stellung im Verzweigungsgefüge dargestellt werden. Aus Gründen der besseren Vergleichbarkeit werden lediglich etwa gleichstarke Mutterwurzeln zur Darstellung der einzelnen Entwicklungsstadien ausgewählt. Anders als bei *Geranium pratense* ist das Perikambium immer einschichtig, so daß die Primordiogenese bei *Impatiens walleriana* einheitlicher abläuft.

Die Primordiogenese beginnt mit der Remeristematisierung und den tangentialen Teilungen des rhizogenen Perikambiumbereichs vor einem der Xylempole (**Abbildung 78**).²⁴ Die Endodermiszellen in diesem Bereich werden ebenfalls remeristematisiert; sie bilden eine einschichtig bleibende Wurzeltasche, die bald nach Beginn der Haubenbildung degeneriert (Abb. 80). Anders als bei den Grenzwurzelprimordien erfolgen die tangentialen Teilungen schnell aufeinander. Die einzelnen Tangentialwände stehen sich daher mit nur geringem Versatz an den Radialwänden gegenüber, womit sehr früh eine klare Gliederung erreicht wird. Die Dreiteilung, die sich durch die zweite tangentielle Teilungsserie ergibt, wird später von den Gewebegrenzen übernommen: aus der äußeren Schicht entsteht nach nochmaliger tangentialer Spaltung die Wurzelhaube und das Protoderm; die mittlere Schicht wird zum Periblem, die innere zum Plerom. Das künftige Plerom wächst am stärksten in radialer Richtung und verschiebt die beiden äußeren Schichten, womit das Primordium glockenförmig wird

1961, DALLEMAGNE-BERTHELOT 1964). HERMANN (1886) gibt eine tetrarche Radikula einheitlich für alle von ihm untersuchten *Impatiens*-Arten an (*I. balsamina*, *I. glandulifera*, *I. leptoceras*, *I. noli-tangere*, *I. parviflora* und *I. walleriana* [!]).

²³ Bei *Impatiens walleriana* beginnt die Differenzierung des Metaxylems mit der Differenzierung einiger weniger zentral liegender Leitelemente ohne Verbindung zu den Xylempolen und unterscheidet sich wesentlich von der Differenzierung des Anschlußxylems (vgl. Abb. 67). Darüber besitzen die Tracheiden des Metaxylems einen viel höheren Sekundärwandanteil als die Tracheiden des Anschlußxylems. Getüpfelte Leitelemente fehlen dem Anschlußxylem ganz.

²⁴ Dieses Primordium entsteht außerhalb der akropetalen Anlegungsfolge. Da auch die regulären Primordien in so großer Entfernung vom Vegetationspunkt der tragenden Wurzel entstehen, daß im Differenzierungsgrad der tragenden Gewebe kein Unterschied zwischen beiden Primordiumstypen erkennbar ist, können beide gleichermaßen zur Illustration der Seitenwurzelsbildung herangezogen werden.

Abb. 78. Beginn der Primordiogenese, Einsetzen der zweiten tangentialen Teilungsserie. • Nachträglich, außerhalb der akropetalen Anlegungsfolge, entstandenes Primordium.

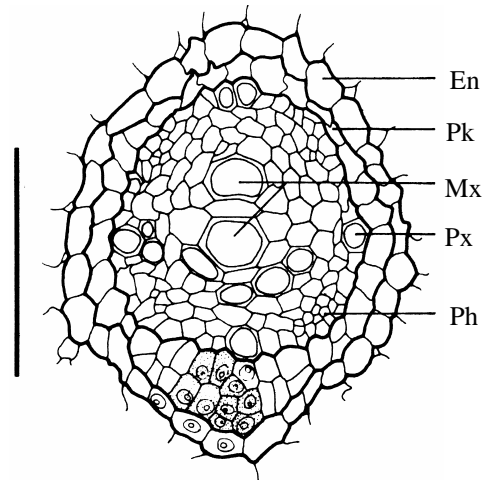
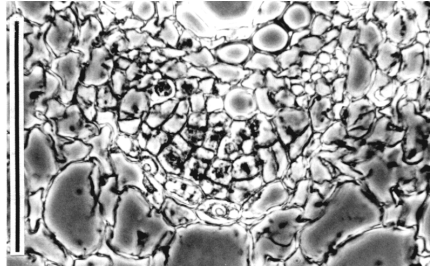


Abb. 79. Formbildung durch radiales Wachstum des künftigen Pleroms.

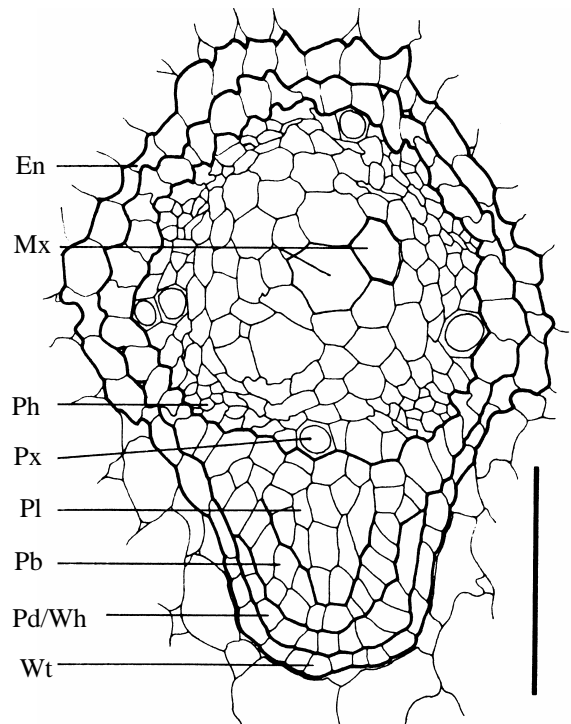
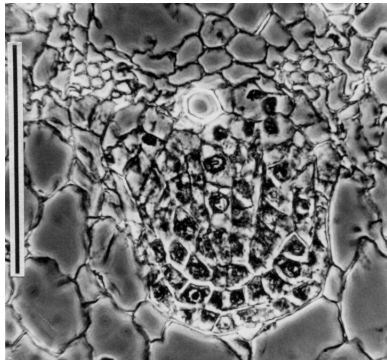
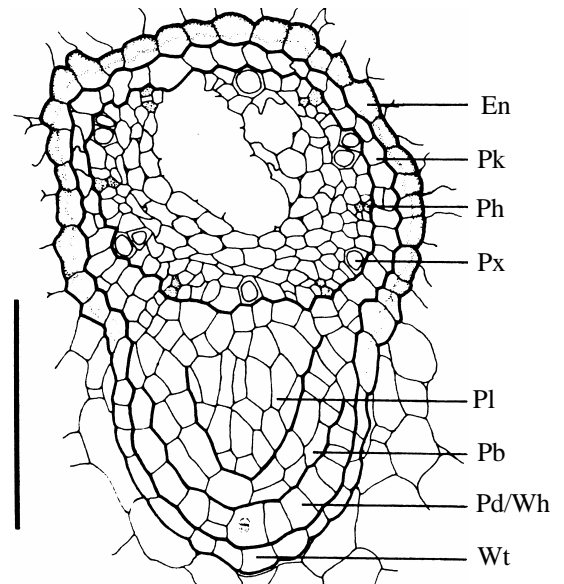
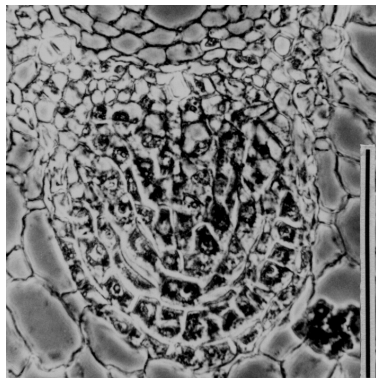


Abb. 80. Periblemspaltung, Beginn der Haubenbildung.



(**Abbildung 79**). Die beiden äußeren Schichten und auch die endodermale Bedeckung folgen diesem Wachstum durch antikline Teilungen. Weitere tangentielle Teilungen setzen in diesen beiden Schichten erst spät ein; im Periblem konzentrieren sie sich auf die Flanken des Primordiums,²⁵ so daß sie nicht zum Längenwachstum, sondern zu dessen Dickenwachstum beitragen (**Abbildung 80**). Während das Plerom glockenförmig bleibt, erreicht das Primordium insgesamt die Form eines Zylinders mit halbkugelförmigem Abschluß. Die Haubenbildung beginnt mit tangentialen Teilungen an der Spitze der äußeren Schicht. Diese greifen nach basal aus (**Abbildung 81**) und reichen bald weiter am Wurzelkörper hinab als im jungen Keimling (Abb. 64). Die Haubenbildung ändert nur wenig an der Form des Primordiums, da sie mit einem nur geringen radialen Wachstum verbunden ist; auch die peripheren Zellen der entstehenden Wurzelhaube bleiben lange schmal-plattenförmig (Abb. 83).

Die immer mehr degenerierende Wurzeltasche kann dem Wachstum des Primordiums schließlich nicht mehr folgen und reißt an ihrer Basis auf (**Abbildung 82**). Sie zeigt damit zugleich die Zone des stärksten Wachstums an: Die Zellen im Zentrum des Pleroms sind langgestreckt; in der Pleromperipherie, im Periblem und im Protoderm ist diese Streckung durch Querteilungen weitgehend kaschiert, hier weisen mehrgliedrige Zellfamilien auf die Streckung hin. Das Längenwachstum des Primordiums erfolgt durch die Streckung des zylindrischen Bereichs. Im vormals glockenförmigen Umriß des Plerom interkaliert nun ein zylindrisches Stück zwischen der auseinanderstrebenden Basis und der sich verjüngenden Pleromspitze. Gleichzeitig mit der Streckung beginnt an der Basis des Primordiums die Vakuolisierung des Periblems und des Pleromzentrums. Das Protoderm und die Pleromperipherie bleiben zunächst vollmeristematisch, so daß sich die Gewebe deutlich voneinander abheben.

Die Schichten der Wurzelhaube werden durch wiederholte tangentielle Teilungen der innersten Schicht gebildet, die damit von Anfang an als Kalypptrogen fungiert. In den äußeren Schichten finden nur noch antikline Teilungen statt. Genauso wie bei den Grenzwurzeln unterscheidet sich auch bei den Seitenwurzeln die Entstehung der Haube nicht von deren Fortwachsen im aktiven Vegetationspunkt: Auch den Seitenwurzeln fehlt eine Übergangshaube. Auch wenn die Wurzel die mütterliche Rinde bereits durchstoßen hat, zeigt sie zunächst noch kein Spitzenwachstum (**Abbildung 83**): Die Haubenflanken sind nicht bedeutsam verlängert, auch der Kontakt zur völlig degenerierten und nicht mehr mitwachsenden Wurzeltasche ist noch erhalten. Das Wachstum der jungen Wurzel beruht noch immer auf der Streckung der ehemaligen Primordiums-basis, die nun den weitaus größten Anteil der Wurzel ausmacht. Dieses Wachstum ist von zahlreichen Querteilungen begleitet, so daß sich langgestreckte, vielgliedrige Zellfamilien gebildet haben, die in ihrer Abfolge kaum noch voneinander abzugrenzen sind. An der Wurzelbasis beginnt die Differenzierung der Endodermis aus der innersten Schicht des Periblems. Ihre Zellen zeigen im hämatoxylingefärbten Schnitt jene gelbliche Färbung, die sich als typisch für sich differenzierende Endodermiszellen herausgestellt hat. Die Endodermis reicht bis an die Oberfläche der Seitenwurzelbasis heran, so daß

²⁵ Bei den Seitenwurzeln wird das Periblem nur selten auch im Spitzenbereich zweischichtig.

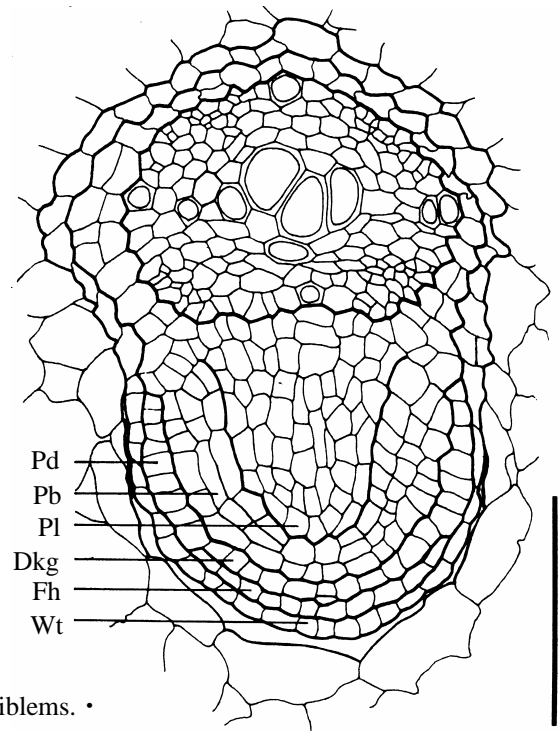
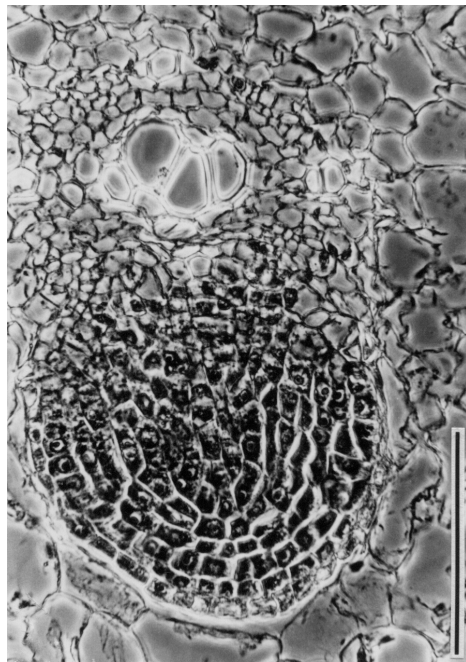


Abb. 81. Wurzelhaubenentwicklung, Ausgestaltung des Periblems. • Das Periblem ist durch die Spaltung der inneren Schicht dreischichtig geworden; seine Initialen sind hier zweischichtig angeordnet. Der apikale Bereich der Wurzeltasche läßt in der Phasenkontrastaufnahme deutliche Degenerationserscheinungen erkennen

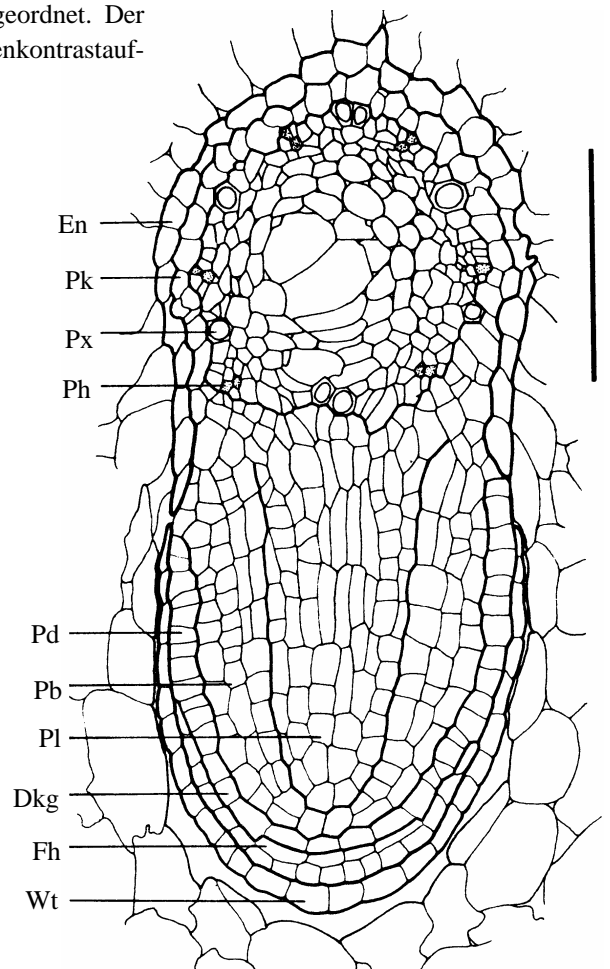
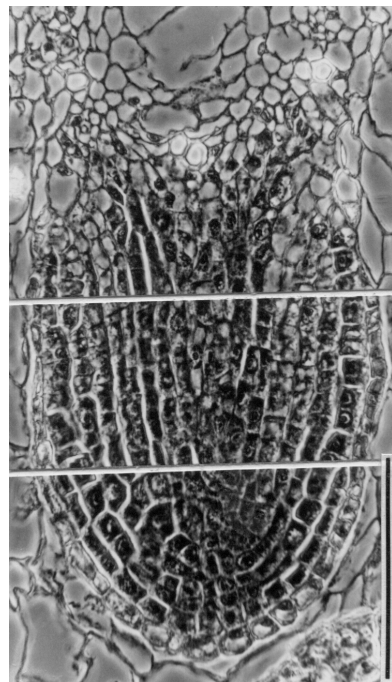


Abb. 82. Degeneration und Aufreißen der Wurzeltasche, Ausdehnung der Haubenflanken. • Die Wurzelhaube ist durch die zweite Teilungsserie des Dermokalyptrogen zweischichtig geworden im apikalen Bereich und umgibt den Wurzelkörper fast halbkugelförmig.

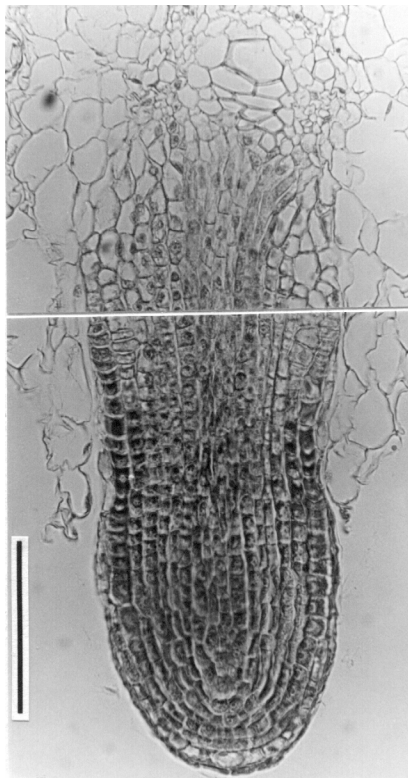


Abb. 83. Stagnation der Haubenentwicklung und Freibrechen der Seitenwurzel durch basales Wachstum. • An der Basis der Seitenwurzel ist der Anschluß zur Endodermis der tragenden Wurzel hergestellt (↓↓).

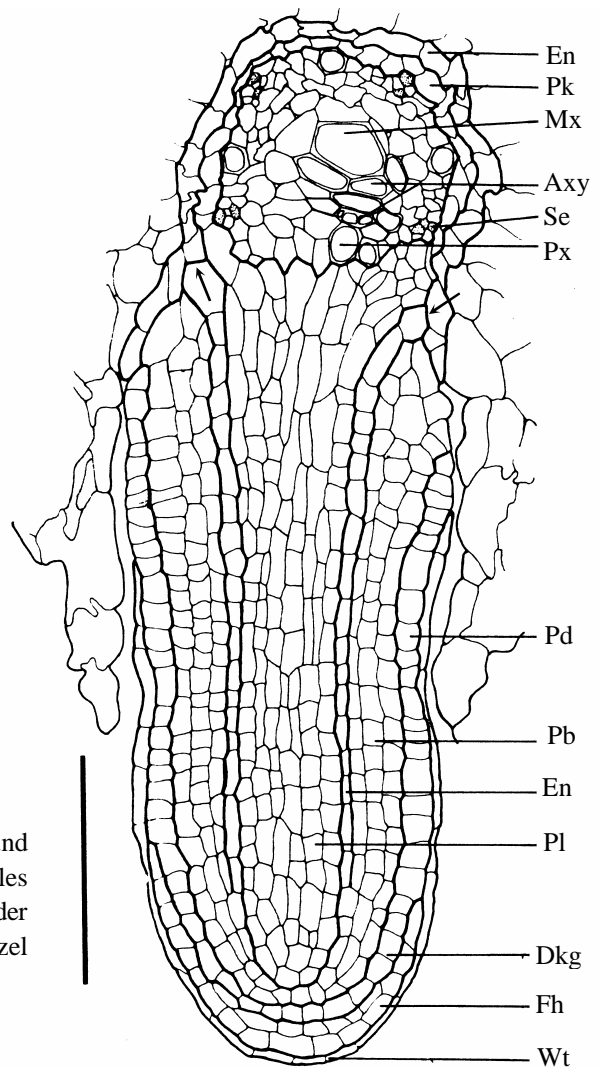
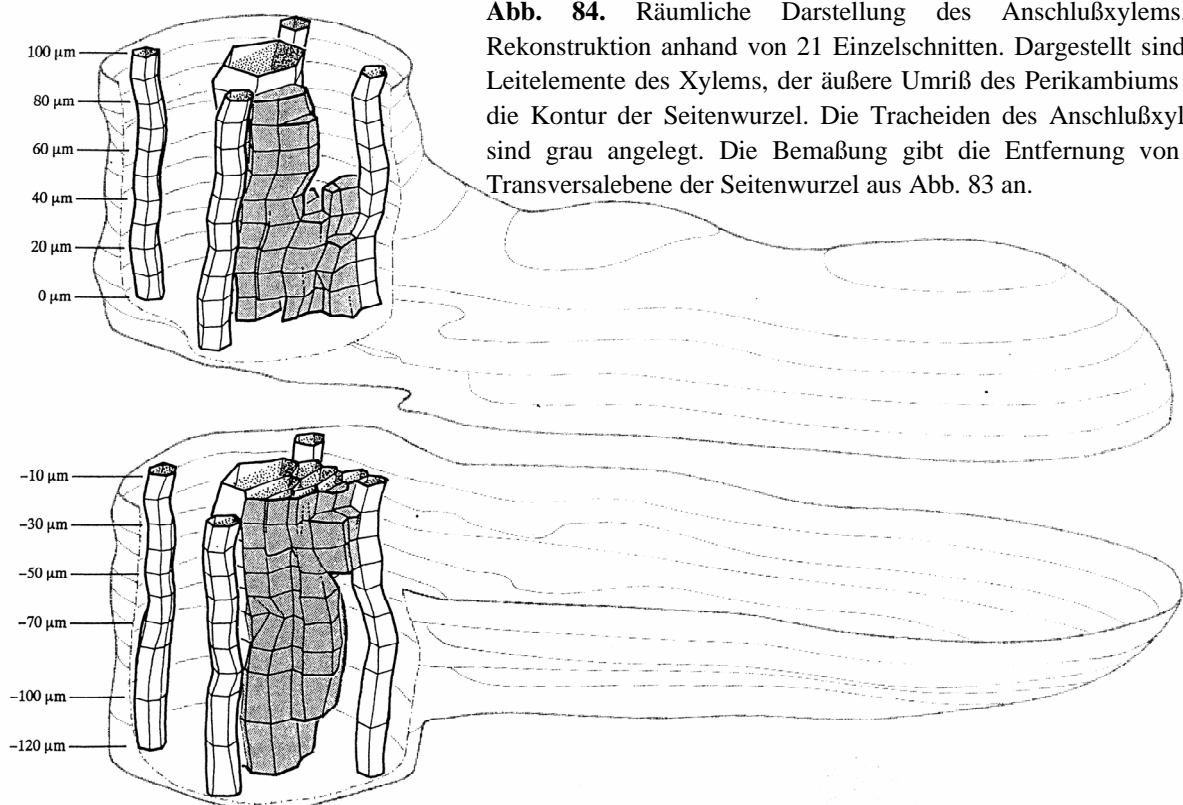


Abb. 84. Räumliche Darstellung des Anschlußxylems. • Rekonstruktion anhand von 21 Einzelschnitten. Dargestellt sind die Leitelemente des Xylems, der äußere Umriß des Perikambiums und die Kontur der Seitenwurzel. Die Tracheiden des Anschlußxylems sind grau angelegt. Die Bemaßung gibt die Entfernung von der Transversalebene der Seitenwurzel aus Abb. 83 an.



hier bereits die Verbindung zur Endodermis der tragenden Wurzel hergestellt ist. Da sich die Periblemschichten durch die sukzessive Aufspaltung der jeweils inneren Schicht bilden, ist mit der Differenzierung der Endodermis auch die Anzahl der Rindenschichten festgelegt. Das Protoderm reicht nicht ganz bis zur Wurzelbasis: Zwischen der Stelle, an der die Endodermis die Oberfläche erreicht und dem Ende des als eigenständige Zellschicht erkennbaren Protoderms klafft eine Lücke, in der das Periblem direkt an das Rindenparenchym der tragenden Wurzel angrenzt.

Die Entwicklung des Anschlußxylems beginnt in der tragenden Wurzel noch bevor sich in der Tochterwurzel²⁶ das Leitgewebe differenziert (**Abbildungen 84 und 85**). Das zentral liegende Metaxylem gewinnt über kleinere, ebenfalls längs orientierte Leitelemente Anschluß an jenen Protoxylempol, vor dem die Tochterwurzel inseriert.²⁷ Die Form und die Anlegungsfolge des Anschlußxylems ist recht variabel. So kann die Bildung des Kontaktes zwischen dem zentralen Metaxylem und den Xylemsträngen der tragenden Wurzel im Bereich der Tochterwurzel beginnen, sie kann aber auch distal (**Abbildung 86**) oder proximal (Abb. 88 u. 89) des Xylemanschlusses beginnen. Der Kontakt beider Xylemanteile kann auch weit oberhalb der Tochterwurzel hergestellt werden.

Die kurzen Tracheiden des Anschlußxylems entwickeln sich nicht nur innerhalb des mütterlichen Zentralzylinders, sondern später auch an der Basis der Tochterwurzel und können dann den mütterlichen Protoxylempol kranzförmig ummanteln (**Abbildung 87**). Auch die Anschlußxylemtracheiden in der Tochterwurzel stehen längs zum mütterlichen Protoxylem. An diese schließen sich wiederum kurze Tracheiden an, die den Kontakt zum eigentlichen Protoxylem vermitteln. Die Tracheiden des Protoxylems sind wesentlich länger als die Tracheiden des Anschlußxylems und besitzen meist ringförmige Sekundärwandaussteifungen in größeren Abständen; der Sekundärwandanteil der Anschlußxylemtracheiden ist deutlich höher, teilweise sind die Zellen netzförmig ausgesteift. Wie bei *Geranium pratense* besteht das Anschlußxylem aus einem mütterlichen Anteil und einem zur Tochterwurzel gehörenden Anteil, die beide einzig aufgrund ihrer Lage unterschieden werden können.

Bei tetrarchen und hexarchen Tochterwurzeln werden auch die Xylempole außerhalb der Medianebene über Tracheiden des Anschlußxylems an den mütterlichen Protoxylempol angeschlossen. Fast immer beginnt die Differenzierung des Anschlußxylems, bevor sich das Protoxylem bildet. Es finden sich aber auch Xylemstränge, die trotz fortgeschrittener Differenzierung noch keinen Anschluß zum mütterlichen Xylem besitzen (**Abbildungen 88 und 89**).

Die dargestellten Xylemanschlüsse entstammen zwar verschiedenen weit entwickelten Tochterwurzeln, können aber nicht als Weiterentwicklung des jeweils jüngeren Stadiums (Abb. 84 und 85) angesehen werden. Die Ausgestaltung und die Differenzierungsgeschwindigkeit des Anschlußxylems ist, wie auch bei *Geranium pratense*, derart variabel, daß eine

²⁶ Da es sich bei der tragenden Wurzel auch um eine Seitenwurzel handeln kann, wird im folgenden zur Unterscheidung der Begriff Tochterwurzel benutzt.

²⁷ Eine solche Verbindung zwischen den zentralen und peripheren Anteilen des Xylems wird in älteren Wurzelabschnitten im Rahmen der Metaxylembildung auch ohne Einfluß der Seitenwurzeln gebildet; sie erfaßt dann aber alle Protoxylempole in etwa gleichzeitig.

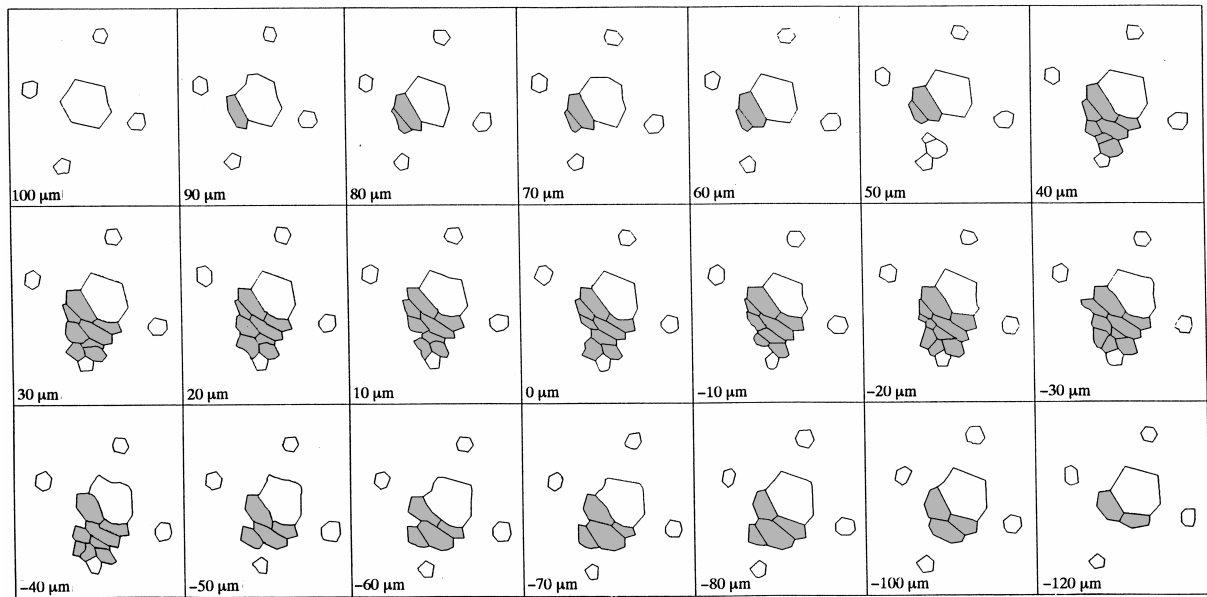


Abb. 85. Ausbildung des Anschlußxylems. • Darstellung der Xylemkonfigurationen (in unverzerrter Aufsicht), die für die in Abb. 84 wiedergegebene Rekonstruktion verwendet wurden. Die Tracheiden des Anschlußxylems sind grau angelegt.

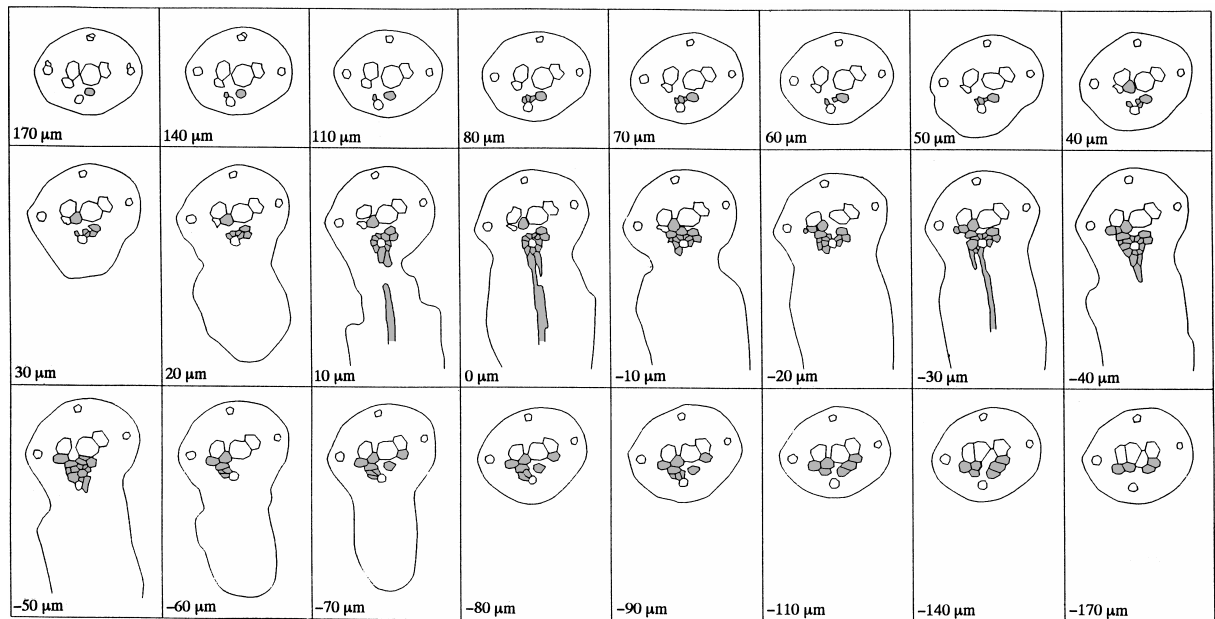


Abb. 86. Xylemanschluß der in Abb. 87 dargestellten Seitenwurzel. Wiedergegeben sind die grau angelegten Tracheiden des Anschlußxylems, die Leitelemente des Proto- und des Metaxylems sowie der Umriß des Zentralzylinders und der Seitenwurzel. Die Bemaßung gibt in positiven Zahlen die proximale (in Richtung Hypokotyl) und in negativen Zahlen die distale Entfernung (in Richtung Wurzelspitze) des jeweiligen Schnittes von der Transversalebene der Seitenwurzel an. Das gesamte Anschlußxylem reicht mit einer Erstreckung von 260 µm in proximaler und 230 µm in distaler Richtung unter stetiger Abnahme der Tracheidenanzahl über den dargestellten Bereich hinaus.

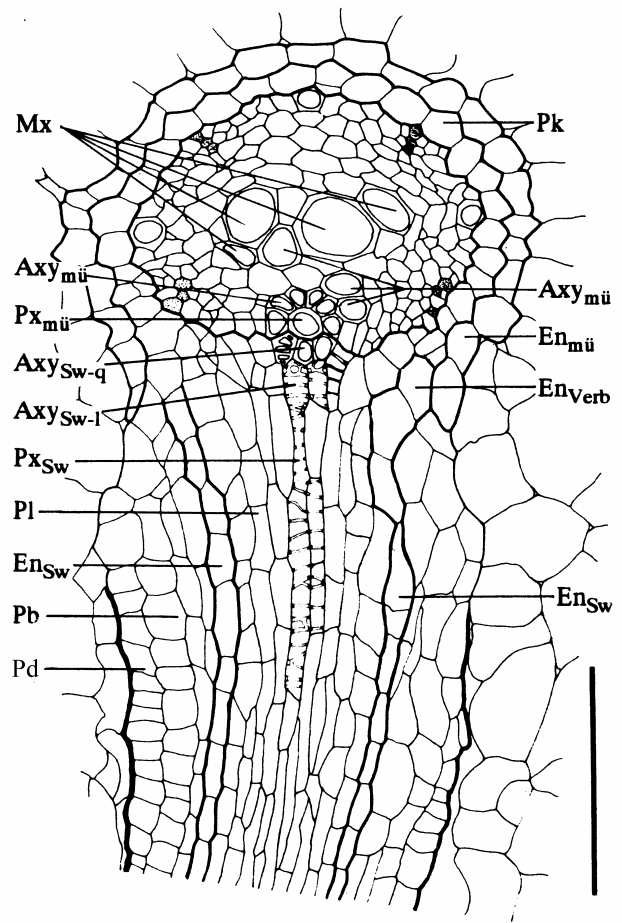


Abb. 87. Xylemanschluß der Wurzel. • Um den Protoxylempol der Seitenwurzelinsertion ($Px_{mü}$) herum hat sich ein Kranz von parallel laufenden Tracheiden entwickelt. Je nach ihrer Lage werden sie als mütterliches Anschlußxylem ($Axy_{mü}$) oder Anschlußxylem der Seitenwurzel (Axy_{Sw-q}) bezeichnet. Bezogen auf die Symmetrie der Seitenwurzel laufen solche Tracheiden quer. Das weiter vom mütterlichen Xylem entfernte Anschlußxylem verläuft längs zur Seitenwurzel (Axy_{Sw-l}), in gleicher Orientierung wie das Protoxylem (Px_{Sw}) der Xylempole.

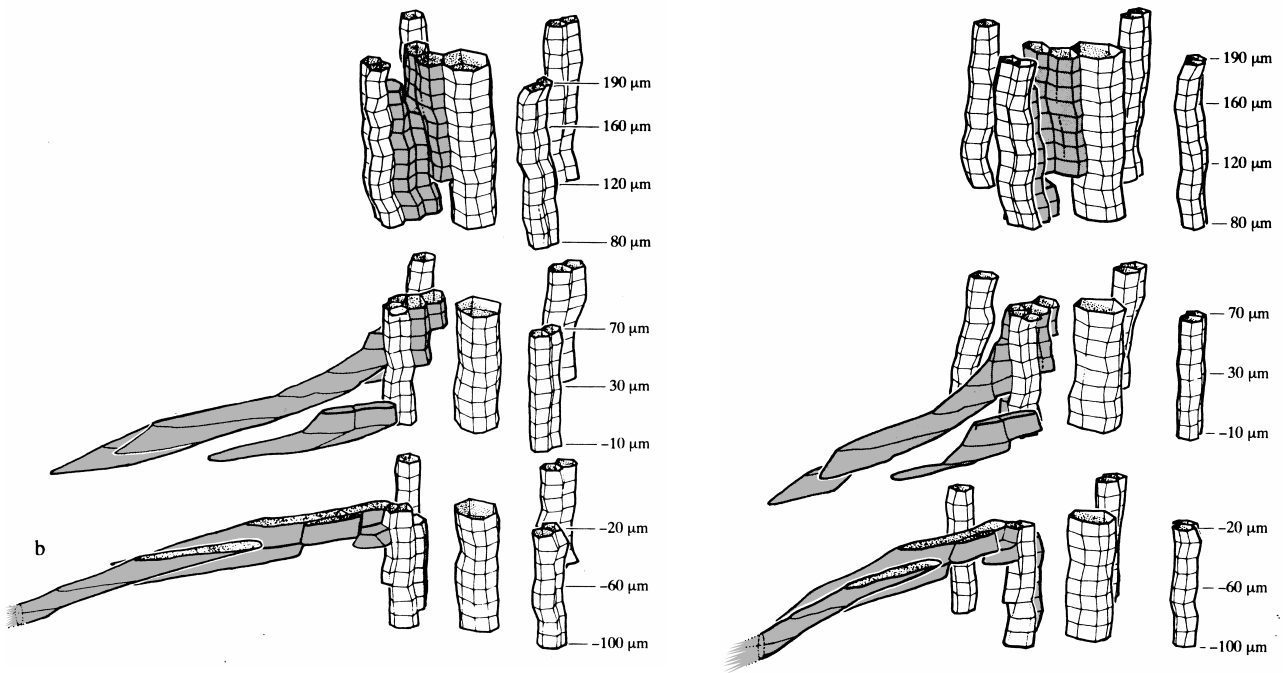


Abb.88. Räumliche Darstellung eines Anschlußxylems. • Rekonstruktion anhand von 30 Einzelschnitten. Darstellung aus zwei unterschiedlichen Blickrichtungen, da der Protoxylempol an der Seitenwurzelbasis entweder die Verbindung von Meta- und Protoxylem oder das Anschlußxylems der Seitenwurzel verdeckt. Wiedergegeben sind nur die Leitelemente des Xylems. Die Tracheiden des Anschlußxylems und des Xylems der Seitenwurzel sind grau angelegt. Die Bemaßung gibt die Entfernung der Schnittebenen von der Transversalebene der Seitenwurzel an.

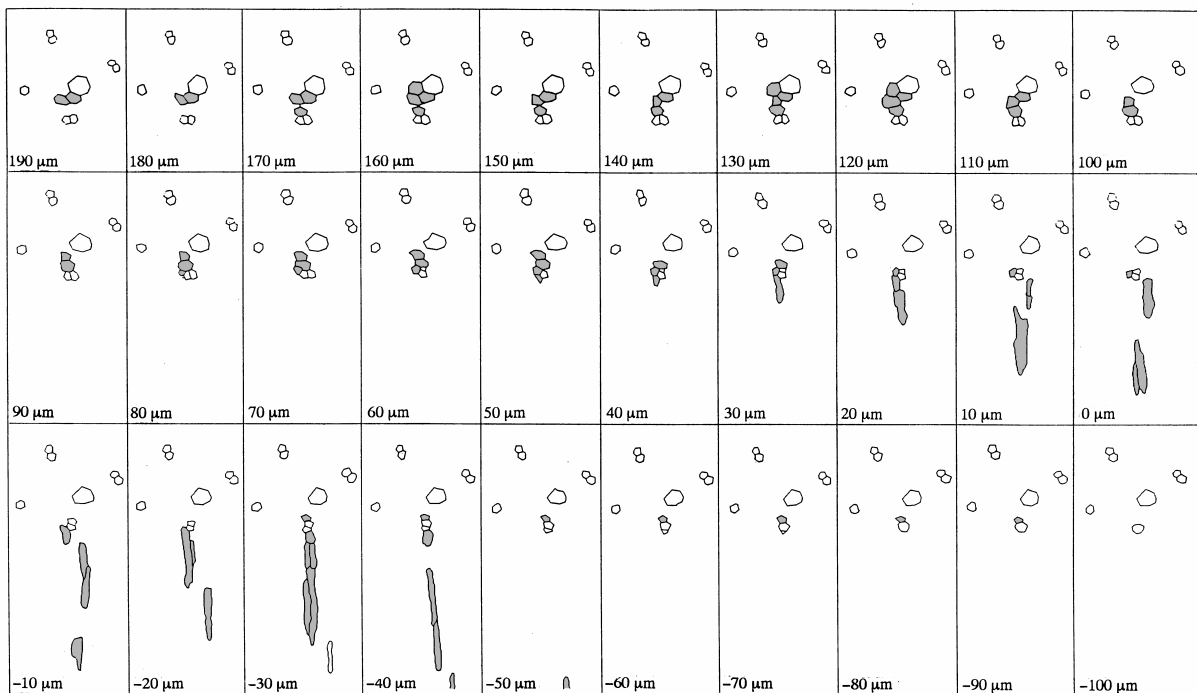


Abb. 89. Anschlußxylem. • Darstellung der Xylemkonfigurationen (in unverzerrter Aufsicht), die für die obige Rekonstruktion verwendet wurden. Die Tracheiden des Anschlußxylems und des Xylems der Seitenwurzel sind grau angelegt.

Entwicklungsreihe nicht dargestellt werden kann. Deutlich wird aber, welche starke Veränderungen die Seitenwurzelbildung im Xylem der tragenden Wurzel induzieren kann. Gemeinsam ist allen Leitgewebeanschlüssen, daß eine Verbindung zwischen Proto- und Metaxylem der tragenden Wurzel hergestellt wird und daß die Xylemdifferenzierung in der Tochterwurzel erst beginnt, wenn sich in der tragenden Wurzel bereits Anschlußxylem gebildet hat.

3.4 Die sproßbürtigen Wurzeln

Bei ungestörter Entwicklung des Keimlings werden nur wenige sproßbürtige Wurzeln gebildet. Sie erscheinen meist spät und bleiben auf den unteren Bereich des Hypokotyls beschränkt. Sehr selten werden sie bereits vor Beginn des früh einsetzenden sekundären Dickenwachstums angelegt. Auch diese Primordien entstehen wie die Grenz- und Seitenwurzeln aus einer einschichtigen Zellenlage zwischen den Xylempolen und der Endodermis, dem Perizykel (s. u.). Entsprechend der späten Anlegung ist dieses Gewebe am Ort der Wurzelbildung nicht mehr meristematisch (**Abbildung 90**).²⁸ Die Endodermiszellen vor dem Primordium werden remeristematisiert, teilen sich und bilden eine einschichtige Wurzeltasche, die aber bald wieder degeneriert. Wie bei den Grenzwurzeln erfolgen die ersten tangentialen Teilungen in den benachbarten Zellen mit größerem zeitlichen Abstand, so daß sich die tangentialen Wände mit deutlichem Versatz an den antiklinen Wänden gegenüberstehen (vgl. SINNOTT & BLOCH 1941). Die daraus resultierenden gezackten periklinen Wandkomplexe (vgl. Abb. 69) bleiben lange erhalten und geben dem Primordium ein unreifes Aussehen, auch wenn sich die Gewebe bereits aufgrund ihres Plasmagehaltes in typischer Weise unterscheiden (Abb. 90). Der Teilungsablauf dieser Primordiogenesen ist insgesamt wenig regelmäßig. So kann die vollständige Trennung zwischen Periblem und Protoderm stellenweise erst spät erfolgen: In diesem Primordium ist eine Zelle an der Spitze noch ungeteilt. Auch wenn diese hypokotylbürtigen Wurzeln eng beieinander stehen können, und die Gruppierung dann an die Stellung der Grenzwurzeln erinnert, fehlen Streckungszonen des Zentralzylinders, wie sie für die Grenzwurzeln von *Impatiens walleriana* typisch sind. Seitlich des Primordiums lassen sich keine Teilungsaktivitäten erkennen, die über die Bildung des Phloems hinausgingen.

Zahlreich und schnell bilden sich die sproßbürtigen Wurzeln jedoch bei der Stecklingskultur älterer Sproßabschnitte. Sie verteilen sich auf die gesamte Länge des Hypokotyls; in der epikotylen Sproßachse erscheinen sie bevorzugt im Bereich der Knoten. Im folgenden wird exemplarisch die Entwicklung dieser durch Stecklingskultur gewonnenen Wurzeln dargestellt.

Der größte Teil des Hypokotyls zeigt wie die epikotyle Sproßachse ein medulläres Dickenwachstum, so daß sich die Anatomie beider Organe schließlich bis auf die Anzahl der

²⁸ Zwischen den Xylempolen und der Endodermis befindet sich auch hier eine prinzipiell nur einzellige Schicht; eine Mehrschichtigkeit der rhizogenen Bereiche wird im dargestellten Schnitt nur vorgetäuscht, da die Randbereiche benachbarter Primordien noch erfaßt sind. Das junge Primordium ist vermutlich abortiert: Seine Zellen sind trotz des geringen Alters schon halbmeristematisch und fast plasmafrei.

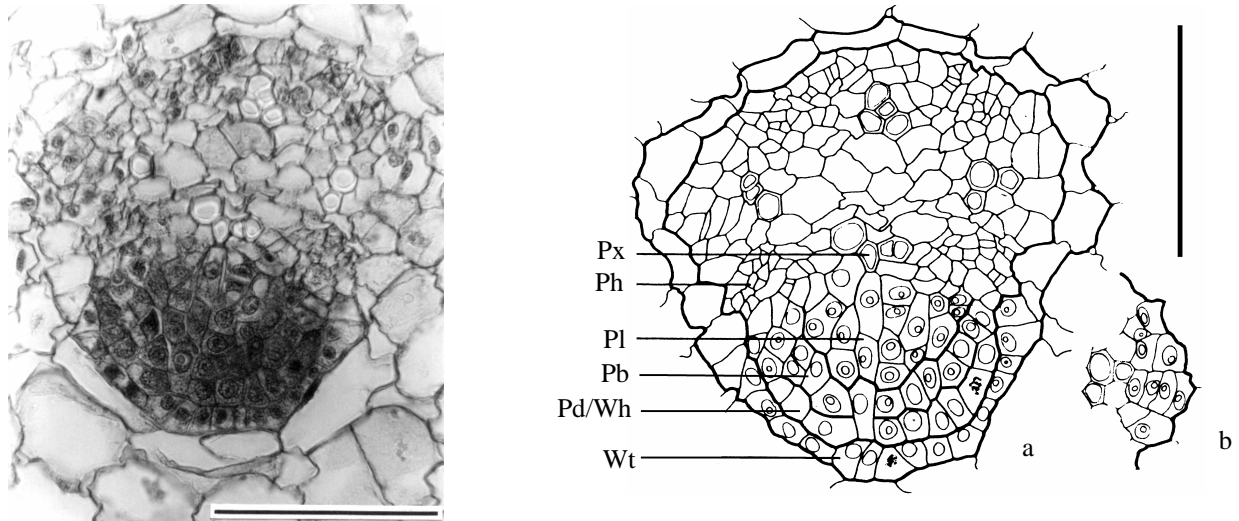


Abb. 90. Primordienese vor Beginn des sekundären Dickenwachstums. • Fig. b: Transversalebene eines vermutlich abortierten Wurzelprimordiums, das 40 µm weiter apikal inseriert ist.

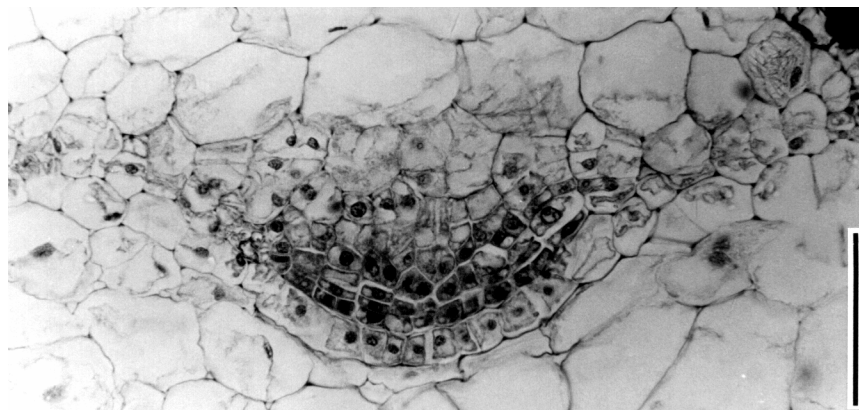
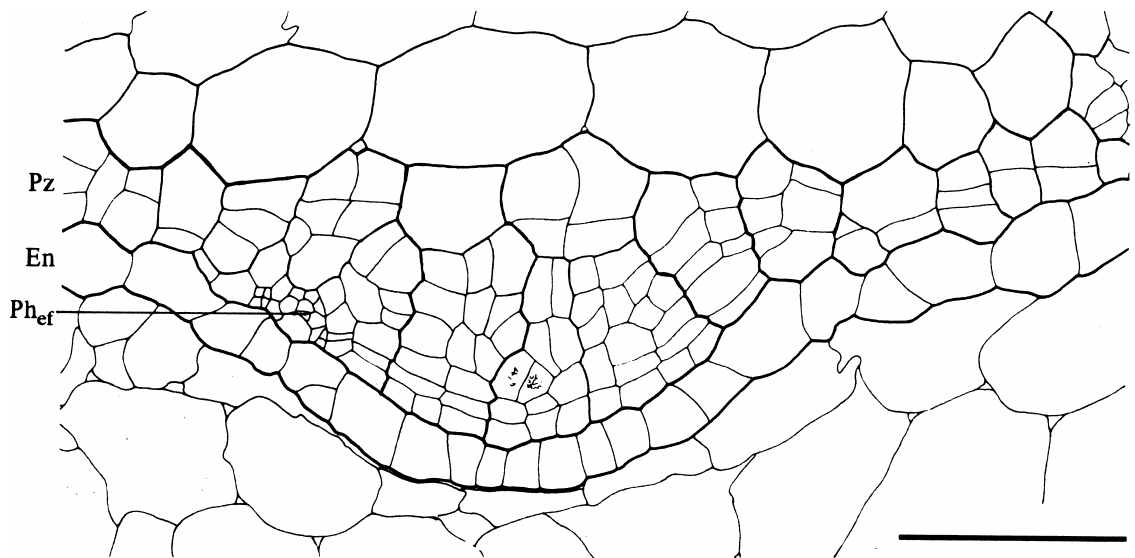


Abb.91. Beginn der Primordienese im sekundär veränderten Sproß. • Radial stehende Zellfamilien konturiert. In den Randbereichen der Abbildung ist die Größe der unveränderten Perizykelzellen zu erkennen.

Leitbündel gleicht: Im Hypokotyl sind primär vier kollaterale Leitbündel²⁹ vorhanden, in der epikotylen Sproßachse sind es sechs bis acht. Aufgrund der anatomischen Ähnlichkeiten zwischen Wurzel und Hypokotyl im primären Zustand lassen sich die einzelnen Gewebe in Beziehung setzen, ohne daß hier eine exakte Homologisierung im Sinne der Stelärtheorie angestrebt werden soll (vgl. ESAU 1969; FOSTER & GIFFORD 1974). Das Gewebe, das im primären Zustand des Hypokotyl als Endodermis angesprochen wird (vgl. auch WEINHOLD 1967), entwickelt sich im reifen Hypokotyl zur Stärkescheide. Eine solche einschichtige Stärkescheide bildet sich auch im epikotylen Sproß. In der Wurzel folgt auf die Endodermis das Perikambium; im Hypokotyl ist die Zellenlage unterhalb der Endodermis zunächst nur undeutlich gegen das Zentralzylinderparenchym abgegrenzt und wird vom Phloem unterbrochen, das hier direkt an die Endodermis anschließt. Mit Beginn des sekundären Dickenwachstums vergrößern sich die Zellen des Zentralzylinderparenchyms sehr viel stärker als diese Zellen, so daß diese Zellschicht unterhalb der Endodermis schließlich deutlich als gesonderte Zellenlage zu erkennen ist. Sie wird allgemein als Perizykel bezeichnet und ist in gleicher Ausprägung auch in der epikotylen Sproßachse vorhanden. Auch dort wird der parenchymatische Perizykel durch das Phloem der kollateralen Leitbündel unterbrochen.³⁰ Aus dem Perizykel entsteht das interfazikuläre Kambium. In diesem Gewebe können sich interfazikuläre Phloemgruppen entwickeln (BEYSE 1881), die schließlich durch die Entwicklung des Xylems zu kollateralen Bündeln ergänzt werden. Der Perizykel ist auch das rhizogene Gewebe; die Zellen der Stärkescheide vor dem Primordium werden remeristematisiert und bilden unter antiklinen Teilungen eine einschichtige Wurzel tasche. Perizykel und Perikambium sowie Stärkescheide und Endodermis haben hinsichtlich der Wurzelbildung die gleiche Funktion.

Im primären Zustand der Wurzel oder des Hypokotyls inserieren die Wurzelprimordien direkt vor einem Xylempol. In der sekundär veränderten Sproßachse wird diese Position jedoch vom Phloem der kollateralen Leitbündel eingenommen. Die Primordien entstehen hier seitlich eines Leitbündels (**Abbildung 91**). Die Perizykelzellen des Sprosses sind erheblich größer als die Perikambiumzellen in der Wurzel oder im Hypokotyl primären Zustandes; die Zellen der Wurzelprimordien in diesen Organen sind aber alle gleich groß. Daher steht im sekundär veränderten Sproß zu Beginn der Primordiogenese nicht das Wachstum der rhizogenen Zellen im Vordergrund, sondern deren Untergliederung. Damit entstehen deutliche Zellfamilien, anhand derer die Ausgangskonfiguration noch längere Zeit zu erkennen ist.

Auch rings um das Primordium teilen sich die Perizykelzellen in einem Gebiet, das seitlich bis zu den benachbarten Leitbündeln reicht und sich in Längsrichtung des Sprosses ähnlich

²⁹ Oberhalb der Hypokotylbasis teilen sich die Phloemstränge und divergieren zum jeweils benachbarten Xylempol. Durch das medulläre Dickenwachstum entfernen sich diese vier Dreier-Kombinationen (jeweils ein beidseits Phloem-flankierter Xylemstrang) voneinander, so daß die ehemals alternierende Leitgewebearrangung des primären Zustandes (vgl. Abb. 90) in den großen kollateralen Leitbündeln des sekundär verdickten Hypokotyls verborgen ist.

³⁰ Der Perizykel der Sproßachse wird als Teil des Phloems angesehen (ESAU 1969, FOSTER & GIFFORD 1974).

weit erstreckt.³¹ Die Zellen teilen sich ohne wesentliche Volumenvergrößerung wiederholt quer. Da sie sich auch tangential teilen, bleiben sie langgestreckt. Häufig teilen sich auch die Zellen des angrenzenden Zentralzylinderparenchyms. Da hier nur Querteilungen stattfinden, werden die Zellen ungefähr isodiametrisch.

Wie aufgrund der Abmessungen der tragenden Organe zu erwarten ist, sind die Wurzeln in der sekundär verdickten Sproßachse stärker als im Hypokotyl oder der Wurzel primären Zustandes (vgl. NOLL 1907). So sind auch die Primordien im sekundär verdickten Sproß meist wesentlich dicker als die Primordien, die im primären Zustand eines tragenden Organs angelegt werden³² und auch dicker als die Radikula zu Beginn der Keimung. Wenn die Seitenwurzelprimordien bereits die Form eines Rotationsparaboloids erreicht haben (**Abbildung 92**), sind die Primordien im sekundär verdickten Sproß bei gleicher Länge noch immer flachhöckerförmig und erscheinen daher deutlich unreifer. Die Form des Primordiums gleicht der eines Seitenwurzelprimordiums nach den ersten Teilungen, das in sich noch keinerlei Differenzierung zeigt (vgl. Abb. 78). Trotz der wenig ausgearbeiteten Form ist in solchen sproßbürtigen Primordien bereits eine Zonierung entwickelt, die eine Zuordnung der künftigen Gewebe ermöglicht. Im äußeren Bereich sind die Zellen plasmareich und teilen sich hauptsächlich tangential. Aus diesen Zellen entwickeln sich das Periblem und das Protoderm. Daran schließt sich ein ebenfalls kleinzelliger Bereich an, der die typischen Eigenschaften des sich entwickelnden Pleroms besitzt: Die Peripherie ist plasmareich, das Zentrum halbmeristematisch; die Zellen teilen sich bevorzugt radial und erscheinen auch in dieser Richtung gestreckt. Die Basis des Primordiums ist großzellig und plasmaarm.

Noch bevor die Primordien eine zylindrische Basis entwickeln, ist die Bildung der einzelnen Gewebe weit fortgeschritten (**Abbildung 93**): Die tangentialen Spaltungen im Protoderm, die zur Abgliederung der Haubenschichten führen, haben bereits auf großer Fläche stattgefunden; aufgrund des großen Primordiumdurchmessers reicht die Haube dennoch nicht weiter als bis Pleromspitze hinab. Im Zentrum der Wurzelhaube beginnt die dritte Teilungsserie, so daß die Wurzelhaube bereits jetzt weiter entwickelt ist als in den Seiten- oder Grenzwurzeln bis zum Beginn des Spitzenwachstums oder auch in der Radikula zu Beginn der Keimung. Viele Zellen der äußeren Haubenschicht zeigen bereits jene orange-gelbliche Einlagerungen, die den Beginn der Degeneration markieren. Wie die Beschaffenheit ihrer Zellkerne vermuten läßt, sind auch diese Haubenzellen noch vital. Die Wurzeltasche ist bereits vollständig degeneriert; alle Zellen zeigen diese Einlagerungen, die Zellkerne sind kaum noch aufzufinden. Das Periblem kann im Bereich der künftigen Initialen ein- oder zweischichtig sein; die einschichtige Anordnung wird mitunter allerdings nur durch eine einzige ungeteilte Zelle repräsentiert. Nach basal nimmt die Periblemdicke stark zu. Zwar ist auch die Anzahl der Peri

³¹ Diese Teilungsaktivität ist nicht mit der Bildung des interfaszikulären Kambiums zu verwechseln; diese beginnt gleichzeitig auf dem gesamten Umfang des Perizykels.

³² Das Volumen eines halbkugeligen Primordiums einer sproßbürtigen Wurzel (Abb. 94) ist fast 15mal größer als das eines Seitenwurzelprimordiums gleicher Form (Abb. 81).

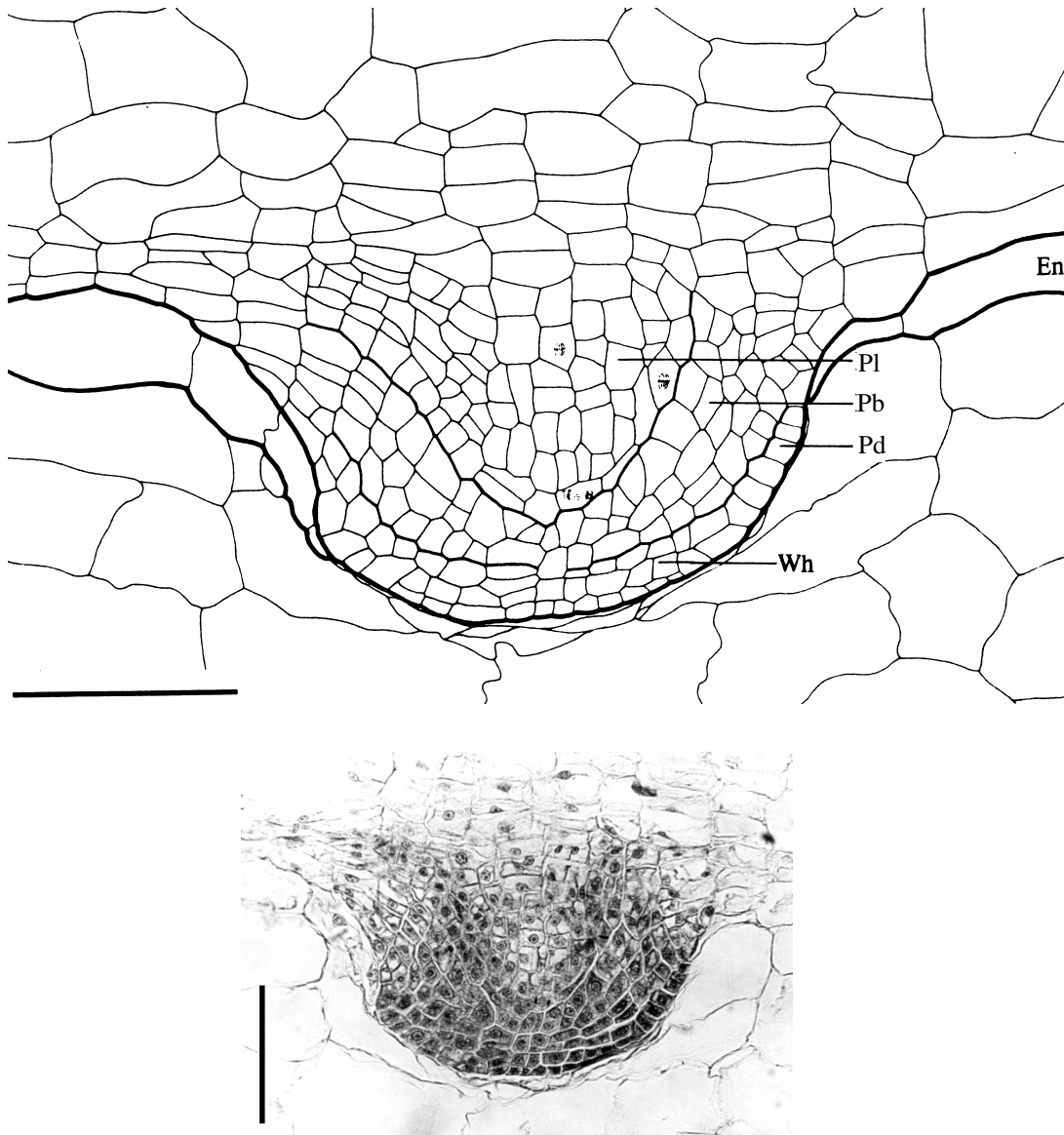


Abb. 92. Gliederung und Ausformung der Gewebe. • Längsschnitt des Hypokotyls, Medianebene des Primordiums. Die Wurzeltasche ist degeneriert und vor dem Primordium zusammengepreßt.

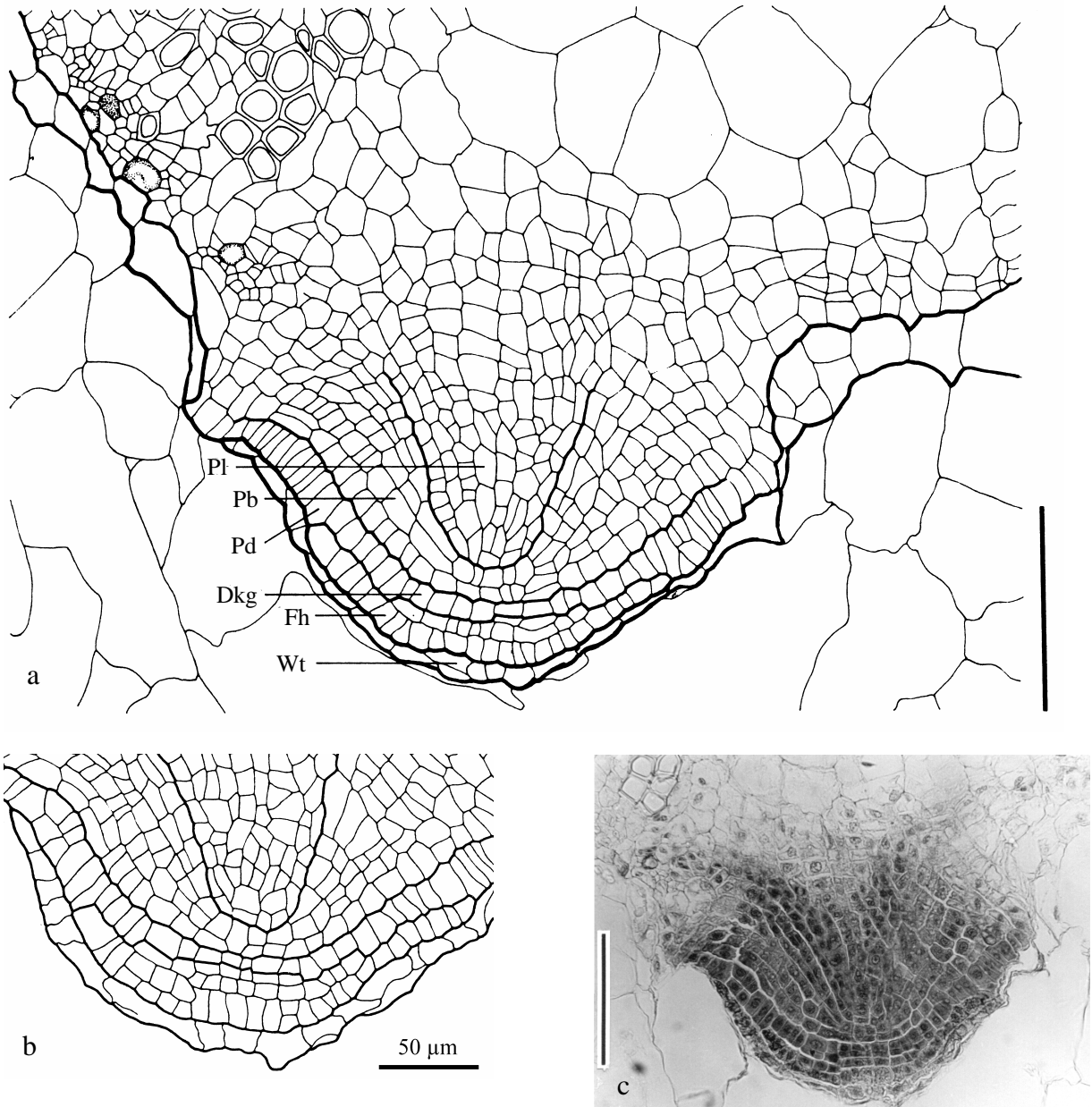


Abb. 93. Bildung der Wurzelhaube. • Fig a: Paratransversalebene, zwei Periblemschichten am Scheitel. Fig. b: Transversalebene, eine ungeteilte Initiale belegt die prinzipiell einschichtige Periblemkonfiguration diese Wurzelprimordiums. Fig c: An der Spitze der Wurzelhaube ist als Anzeichen der einsetzenden Degeneration die granuläre Beschaffenheit des Plasmas zu erkennen; die Wurzeltaschenzellen sind bereits weitgehend strukturlos.

blemschichten größer als bei den Grenz- und Seitenwurzeln, die größere Periblemdicke beruht aber in erster Linie auf der stärkeren antiklinen Streckung der einzelnen Zellschichten.

Wie die Seitenwurzelprimordien sind die Primordien der sproßbürtigen Wurzeln von Anfang an radiärsymmetrisch. Das trifft bei den sproßbürtigen Wurzeln sogar auf die unmittelbare Wurzelbasis zu. Ihre Kontur weicht nicht nur in der Medianebene, sondern ringsum nach außen aus. Das Seitenwurzelprimordium dagegen hat nur in der Medianebene diesen glockenförmigen Umriß • in der Transversalebene bildet es ein Rotationsparaboloid. Aufgrund des geringen Durchmessers des tragenden Zentralzylinders ist für ein Auseinanderweichen der Basis in der Transversalebene kein Platz. Der Zentralzylinder der Sproßachse ist im Vergleich zu den Wurzelprimordien dagegen so groß, daß seine Zylinderform nicht zum Tragen kommt.

Die Primordien sind zunächst höckerförmig. Dann wird durch ein Längenwachstum im mittleren Bereich ein zylindrisches Stück eingeschaltet, das die auseinanderweichende Primordiumsbasis und die sich parabelförmig verjüngende Primordiumsspitze voneinander entfernt. Das Primordium nähert sich damit der typischen Wurzelform an (**Abbildung 94**). Auch die Gewebegrenzen erreichen damit jene Form, die ihnen im produktiven Vegetationspunkt zukommt. Der Spitzenbereich des Primordiums verändert sich zunächst nur wenig; die Unterschiede zwischen Primordien gleichen Entwicklungsstandes überwiegen eine etwaige Tendenz der Weiterentwicklung. So ist die Wurzelhaube in diesem älteren Primordium eher etwas geringer entwickelt als im vorangestellten: die tangentialen Teilungen, die zur Abgliederung der dritten Haubenschicht führen, beginnen hier erst: bereits geteilte Zellen sind noch von ungeteilten Zellen getrennt. Auch im meristematischen Aspekt gleichen sich die Primordiumsspitzen, wenngleich die Plasmaverarmung im Pleromzentrum und im Periblem hier weiter spitzwärts vordringt. Im neu hinzugekommenen Mittelstück sind die Gewebe halbmeristematisch, mit Ausnahme der vollmeristematischen Pleromperipherie. Dieser Abschnitt gleicht darin dem Teil des jüngeren Primordiums, der sich auf Höhe der Stärkescheide befindet. Die Entwicklung des Plasmagehaltes ist jedoch sehr variabel. So können auch deutlich ältere Primordien noch fast zur Gänze vollmeristematisch sein (**Abbildung 95**). Im Inneren des Pleroms, in dem sonst die Zellen schon kurz hinter der Pleromspitze halbmeristematisch werden, können die Zellen sogar bis hin zum mütterlichen Leitgewebe vollmeristematisch bleiben. Das Periblem zeigt erst mit dem basalen Ende des Protoderms eine deutliche Vakuolisierung. Trotz dieser geringen meristematischen Differenzierung hat bereits die Differenzierung der Endodermis begonnen: An der Basis des vollmeristematischen Bereichs lassen sich jene gelblichen, im Dunkelfeld hell aufleuchtenden Ablagerungen erkennen, die im Verein mit den vitalen Zellkernen die junge Endodermis kennzeichnen.

Wenn die Wurzeltasche stark degeneriert ist, läßt sich das Ausmaß des Spitzenwachstums schlecht abschätzen. Andere Präparate zeigen die zelluläre Struktur der Wurzeltasche deutlicher: Die Wurzeltaschenzellen werden in diesem Abschnitt der Primordiogenese kaum noch gedehnt. Da sie nicht mehr teilungsfähig sind, kann das Längenwachstum des darunterliegenden Primordiumanteils höchstens gering sein, auch wenn antiklin ausgerichtete Mitosefiguren im Spitzenbereich bereits auf das künftige Spitzenwachstum hindeuten. Bislang aber beruht die Verlängerung der Haubenflanken noch auf dem weiteren Ausgreifen der tangentialen

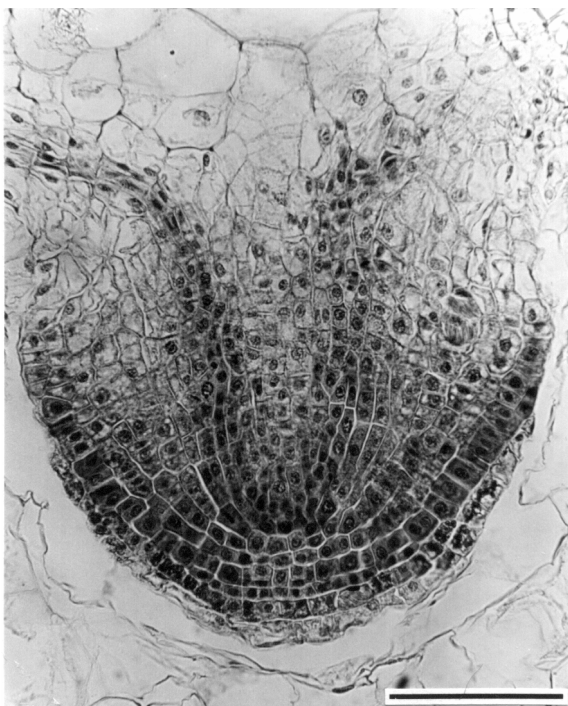
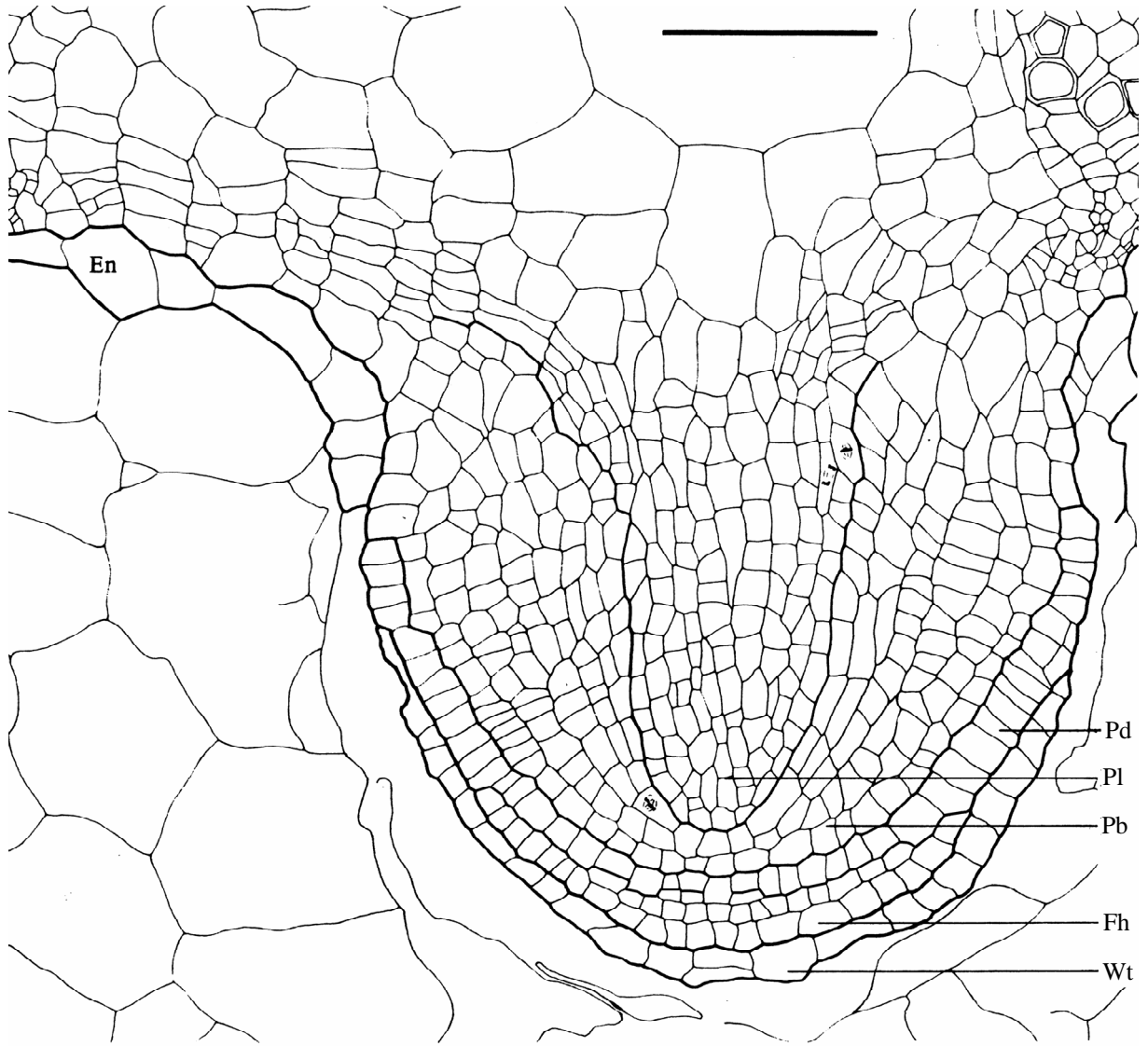


Abb. 94. Formbildung des Primordiums. •
Sproßquerschnitt.

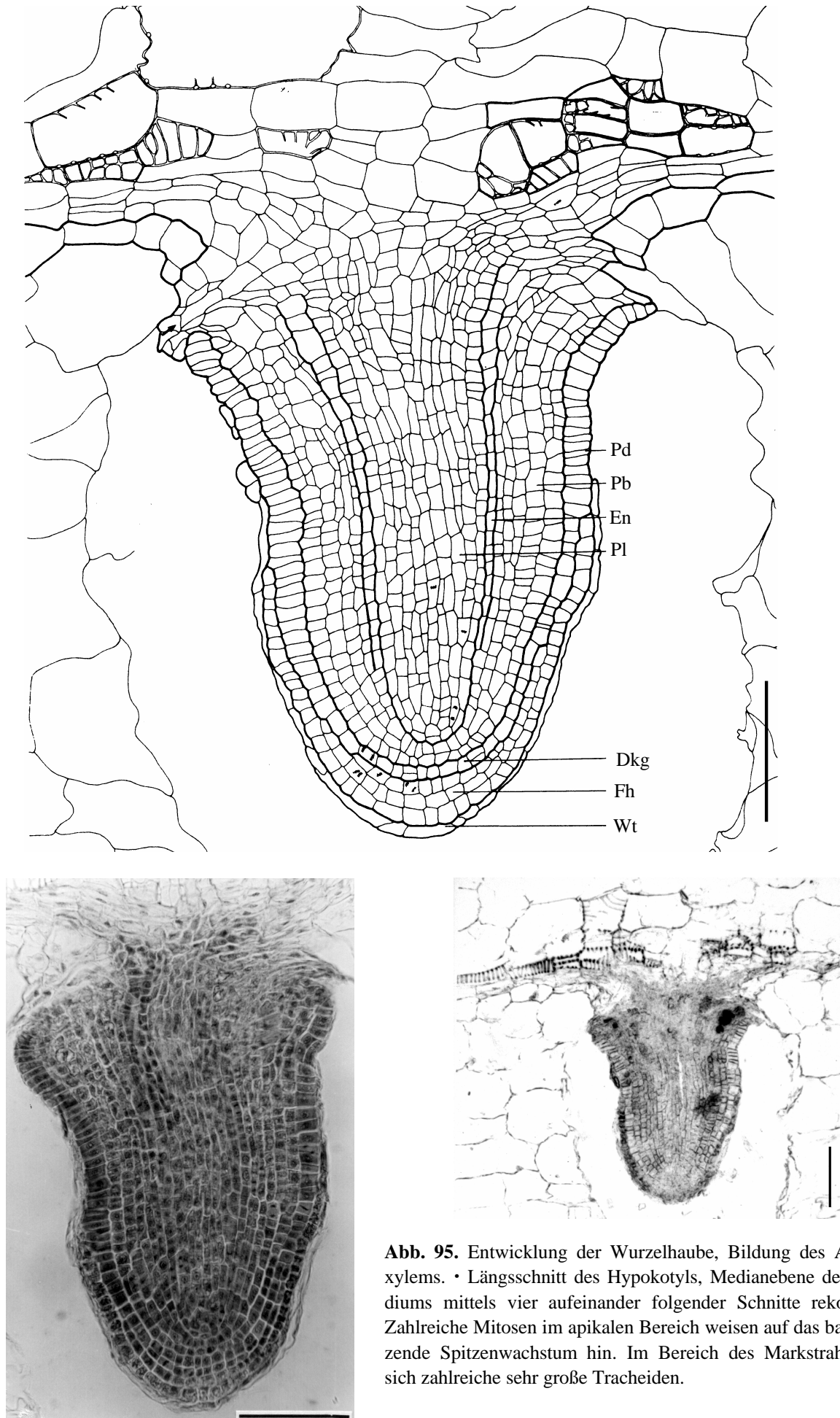


Abb. 95. Entwicklung der Wurzelhaube, Bildung des Anschlußxylems. • Längsschnitt des Hypokotyls, Medianebene des Primordiums mittels vier aufeinander folgender Schnitte rekonstruiert. Zahlreiche Mitosen im apikalen Bereich weisen auf das bald einsetzende Spitzenwachstum hin. Im Bereich des Markstrahls bilden sich zahlreiche sehr große Tracheiden.

Teilungen. Die Länge der Haubenflanken ist sehr variabel und kann auch in noch älteren Primordien kürzer sein als in jenem jüngeren Primordium, das mit Abb. 94 dargestellt ist. Noch vor dem Freibrechen beginnt im Scheitelbereich der Wurzelhaube die Abgliederung der vierten Haubenschicht, womit die Entwicklung der Haube bis zum Beginn des initialengebundenen Wachstums abgeschlossen ist. Die äußere Haubenschicht beginnt auf ganzer Länge zu degenerieren und zeigt die charakteristische rötlich-braune Färbung des Plasmas; die Zellkerne scheinen noch vital. Auch in der darunterliegenden Wurzelhaubenschicht zeigen die Zellen im Scheitelbereich bereits ein schaumiges Cytoplasma. In der Bildung und der Entwicklung der einzelnen Haubenschichten gleicht die Wurzelhaube des Primordiums der des produktiven Vegetationspunktes. Es besteht kein Anlaß, die Haubenentwicklung in eine Übergangs- und eine Folgephase zu trennen.

Im Unterschied zu den anderen sekundären Wurzeln entsteht zwischen der sproßbürtigen Wurzel und dem umgebenden Rindenparenchym ein umfangreicher Hohlraum. Er umgibt nur den Protoderm-gedeckten Anteil des Primordiums; an der Wurzelbasis liegt das Rindengewebe eng und haftend am Primordium an. Wenn die Wurzelbasis entweder durch die Präparation oder aufgrund des basalen Streckungswachstums vom umgebenden Rindengewebe getrennt wird, geschieht dies nicht durch ein einfaches Auseinanderweichen, sondern durch einen Riß, der auch das Wurzelgewebe selber beinträchtigen kann (vgl. Abb. 97). Die Wurzelbasis wird daher vom zurückweichenden Rindenparenchym aufgespannt und teilweise auch auseinander gezogen.

Bevor sich das Protoxylem des Primordiums differenziert, beginnt an der Basis des Primordiums die Entwicklung des Anschlußxylems (**Abbildung 96**). Es hat zunächst noch keinen Kontakt zum Leitgewebe des Sproßachse. Schließlich entsteht eine mehrschichtige Xylemplatte, die zwischen den zwei benachbarten Leitbündeln aufgespannt erscheint und in ihrer Mitte die sproßbürtige Wurzel trägt. Die Tracheiden des Anschlußxylems sind kurz und weit, der Wandanteil der netzförmigen Verstärkungen ist gering. Die Unterschiede zum Protoxylem sind meist so deutlich, daß sich auch im Primordium das Anschlußxylem als gesonderter Xylemanteil abgrenzen läßt. Außerhalb des Primordiums entwickelt sich das Anschlußxylem aus den Perizykelabkömmlingen, die sich bald nach Anlage der Wurzel quer und tangential geteilt haben. Auch aus den bereits zu Beginn der Primordiogenese quer geteilten Markzellen können sich Tracheiden entwickeln.

Mit dem Durchstoßen der Epidermis beginnt das Spitzenwachstum der Wurzel (**Abbildung 97**). Es ist im Vergleich zur basalen Streckung aber noch gering. So ist der von der Wurzeltasche freie Anteil der Wurzel, der ehemals nur ein kleiner Abschnitt unter einem schmalen Riß der Wurzeltasche war, so stark herangewachsen, daß er den von der Wurzeltasche bedeckten Spitzenbereich fast bis auf das Niveau der Epidermis vorgeschoben hat. Das Spitzenwachstum läßt sich an der Dehnung der Wurzeltasche erkennen. Sie ist hier vielfach länger als zu Beginn der Degeneration und dem damit verbundenen Verlust eigener Wachstumsfähigkeit. Mit dem darunter liegenden Gewebe ist sie aber immer noch fest verbunden.

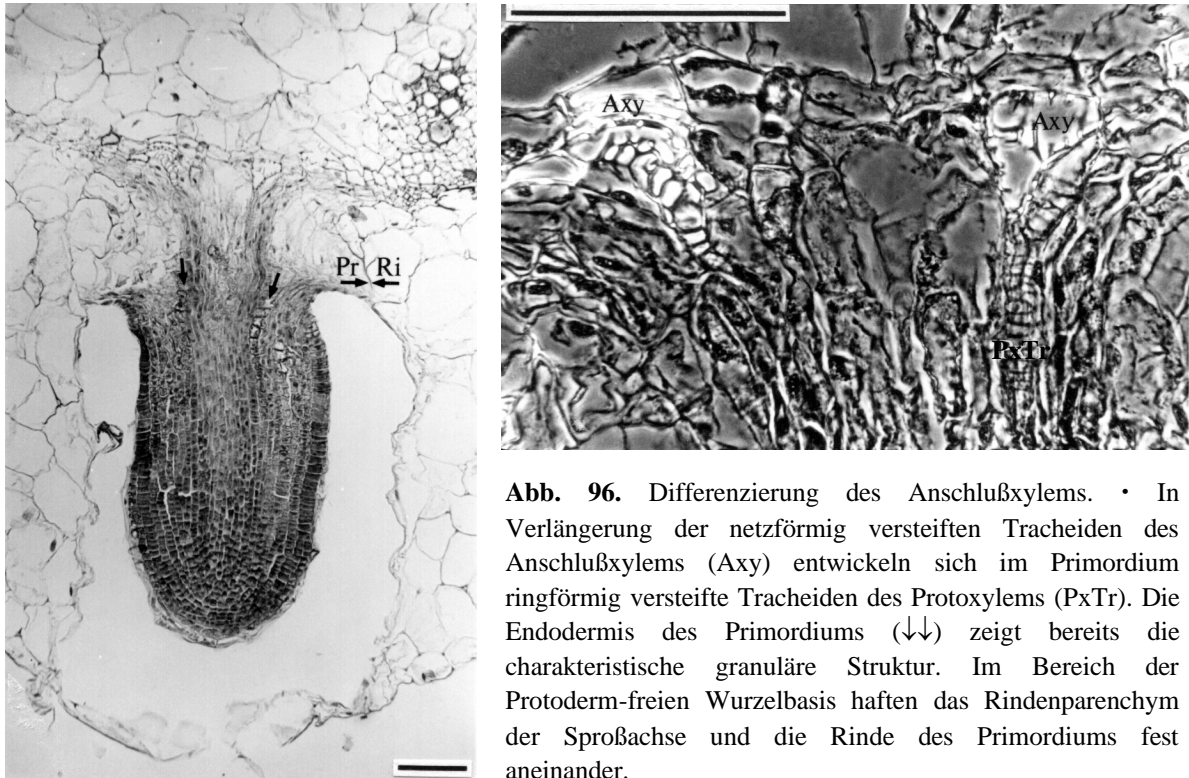


Abb. 96. Differenzierung des Anschlußxylems. • In Verlängerung der netzförmig versteiften Tracheiden des Anschlußxylems (Axy) entwickeln sich im Primordium ringförmig versteifte Tracheiden des Protoxylems (PxTr). Die Endodermis des Primordiums (↓↓) zeigt bereits die charakteristische granuläre Struktur. Im Bereich der Protoderm-freien Wurzelbasis haften das Rindenparenchym der Sproßachse und die Rinde des Primordiums fest aneinander.

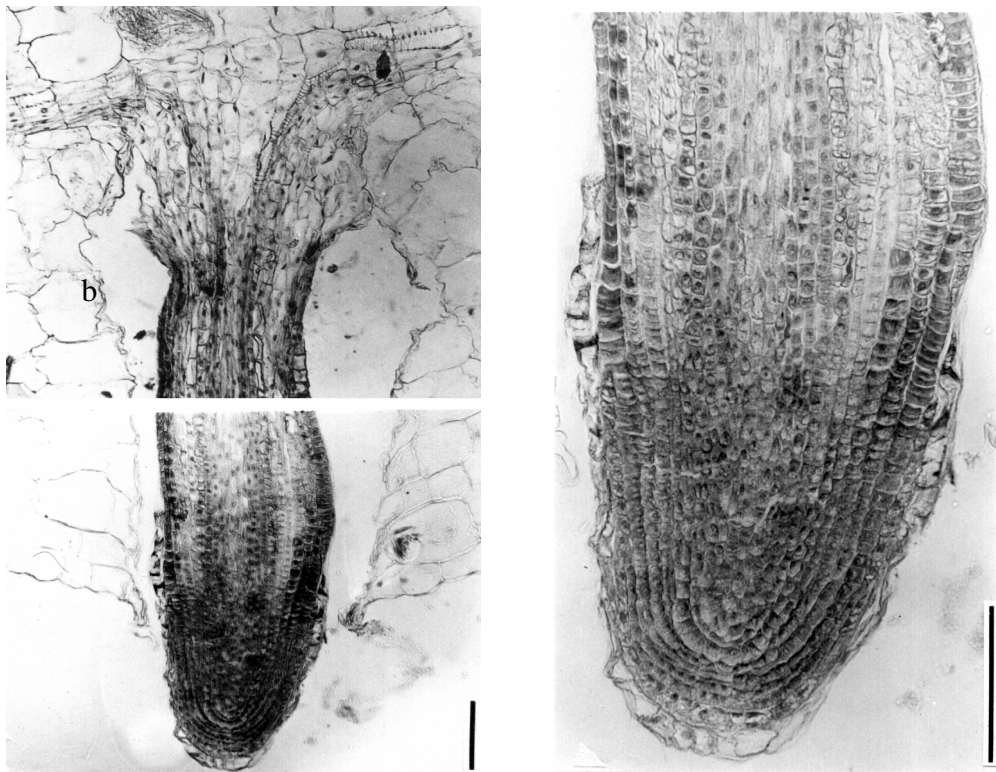


Abb. 97. Durchbrechende Wurzel, Beginn des Spitzenwachstums. • Längsschnitt durch das Hypokotyl. (Fotographien zu Abb. 97 c auf Folgeseite). Eine präparationsbedingte Einschnürung im Mittelteil spiegelt die größere Empfindlichkeit der großen plasmaarmen Zellen gegenüber Entwässerung und Parafininfiltration wider. Die protodermfreie Wurzelbasis haftet am Rindenparenchym der Sproßachse und wird aufgespannt oder reißt innerhalb des Rindengewebes der Wurzel ein.

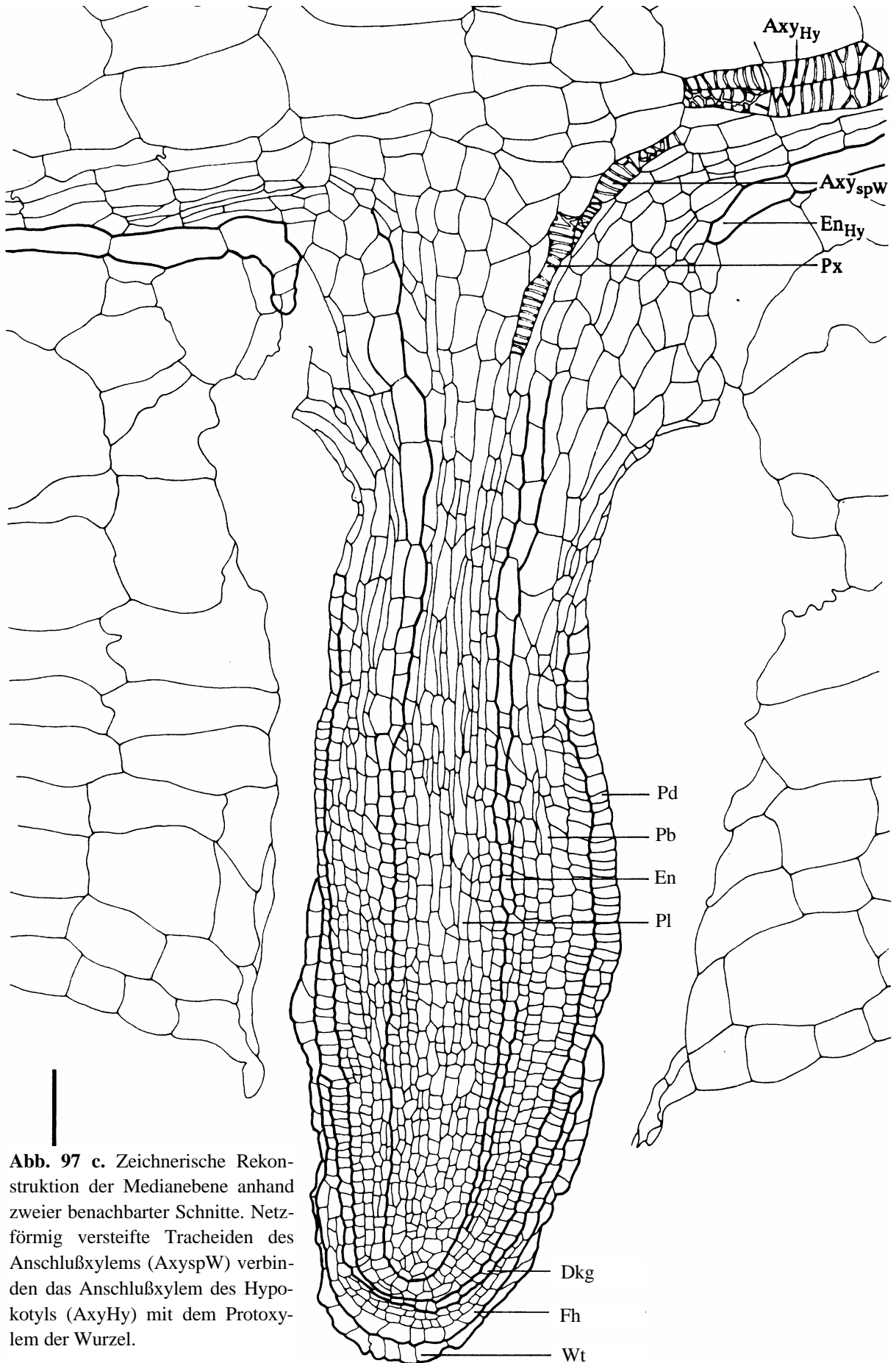


Abb. 97 c. Zeichnerische Rekonstruktion der Medianebene anhand zweier benachbarter Schnitte. Netzförmig versteifte Tracheiden des Anschlußxylems (AxyspW) verbinden das Anschlußxylem des Hypokotyls (AxyHy) mit dem Protoxylem der Wurzel.

Im Scheitelbereich der Wurzelspitze sind die Zellen der Wurzeltasche ungedehnt erhalten; hier findet kein Flächenwachstum statt.³³

Im Wurzelkörper unterscheidet sich die Endodermis vom übrigen Gewebe durch die gelblichen Plasmasäume, die in den reiferen Zellen meist von der Zellwänden abgelöst sind. Diese Differenzierung reicht bis auf das Niveau des Wurzeltaschenendes hinauf. Nach innen schließen die Perikambiumzellen an, die kürzer und plasmadichter als die meisten anderen Pleromzellen sind.

Der Teil der Wurzel, der über die Oberfläche der Sproßachse hinausragt, beginnt sich geotropisch zu krümmen.³⁴ Solange die Wurzeln von der Rinde eingeschlossen sind, ist keine geotrope Reaktion zu bemerken. Manche Primordien inserieren zwar etwas schräg zur Sproßachse, das Wurzelprimordium ist aber in sich immer gerade.

Die mit dem Spitzenwachstum einhergehende Verlängerung der Haubenflanken wird in der dargestellten Entwicklungsreihe kaschiert durch die große Variabilität der Haubenflankenlängen. Die Haubenflanken dieser freibrechenden Wurzel sind kaum länger als die des vorangestellten Primordiums. Im Vergleich zu den bereits erwähnten kleineren Wurzelhauben hat sich ihre Länge aber verdoppelt, was mit dem Ausmaß des Spitzenwachstums übereinstimmt. Im Scheitelbereich hat sich die Wurzelhaube kaum weiter entwickelt; die vierte Teilungsserie erfaßt hier lediglich mehrere zusammenhängende Zellen. Die Zellen der äußeren Haubenschicht aber haben sich bereits radial gestreckt, wie es auch in Hauben älterer Wurzeln zu sehen ist. Im Gegensatz zu diesen ist das Differenzierungsgefälle der einzelnen Haubenschichten jedoch noch wenig ausgeprägt.

³³ Auch wenn die Initialen des Wurzelvegetationspunktes aktiv sind, muß hier kein Flächenwachstum stattfinden, wie die Wachstumsdynamik einer Kolumella zeigt (vgl. SCHÜEPP 1966, S. 142).

³⁴ Wenn auch diese Krümmung fast immer nur gering ist, ist daher dennoch kein Schnitt möglich, der die ganze Transversalebene der freigewordenen Wurzel erfaßt.

4 *Cucurbita maxima*

4.1 Die Seitenwurzeln

Die Seitenwurzelbildung von *Cucurbita maxima* und *C. pepo* wird seit langem diskutiert; strittig ist die Rolle der Endodermis und der inneren Rindenparenchymschichten. Sie sollen nach JANCZEWSKI (1874, S. 225) das Periblem und das Protoderm der Seitenwurzel bilden, das Perikambium bilde nur das Plerom. WHITING (1938, S. 504 f) teilt diese Auffassung, hält aber eine Beteiligung des Perikambiums an der Bildung des Periblems für möglich. Auch BERTHON (1943) gibt die Entstehung des Seitenwurzelprimordiums aus Perikambium, Endodermis und einigen Rindenschichten an, ohne auf die Herkunft der einzelnen primordialen Gewebe einzugehen.¹ MALLORY et al. (1970) erwähnen die Einbeziehung von Endodermis und Rindenschichten in das Seitenwurzelprimordium. Sie unterscheiden jedoch nicht ausdrücklich zwischen einer Wurzeltasche und dem eigentlichem Primordium. VAN TIEGHEM & DOULIOT (1886, S. 500 und 1888, S. 260) führen das gesamte Seitenwurzelprimordium dagegen einzig auf das Perikambium zurück. Der früheren Veröffentlichung zufolge soll die äußere Schicht des als zweischichtig angesehenen Perikambiums das Periblem und das Protoderm bilden. Später verbessern sich die Autoren dahingehend, daß allein die äußere Perikambiumschicht die Initialen der drei Gewebe liefere; die folgenden Schichten des Perikambiums, das nun als drei- bis vierschichtig beschrieben wird, sollen die Basis des Pleroms liefern.²

Weitere Stellungnahmen (HAYWARD 1938 und besonders v. GUTTENBERG 1968) beruhen auf den genannten Untersuchungen. Nach v. GUTTENBERG (1968, S. 52) soll die Kontroverse allein darauf beruhen, daß eine Wurzeltasche als Wurzelhaube fehlgedeutet werde. Allerdings halten die angeführten Autoren, mit Ausnahme von VAN TIEGHEM & DOULIOT, nicht nur die Wurzelhaube, sondern auch das Protoderm und das Periblem für ein Produkt der Endodermis und der anliegenden Rindenschichten.

Die Anlegung und Entwicklung der Seitenwurzelprimordien soll der besseren Übersichtlichkeit halber zunächst an schwächtigen Wurzeln dargestellt werden, die selber Seitenwurzeln sind. Das Perikambium ist in diesen Wurzeln vor den Xylempolen zweischichtig; nur die äußere Perikambiumschicht setzt sich über den Phloempolen fort. Eine Seitenwurzel wird weniger als 0,3 mm vom Zentrum des Vegetationspunktes entfernt angelegt und entsteht

¹ HUFFORD (1938, S. 112) gibt für die Cucurbitacee *Citrullus vulgaris* ebenfalls die Einbeziehung von Endodermis und Rindenparenchymschichten in die Primordiogenese an, ohne jedoch die einzelnen Primordiumsgebiete zellgenau von den mütterlichen Geweben herzuleiten.

² Wie auch in den anderen Fällen eines mehrschichtigen Perikambiums beschreiben VAN TIEGHEM & DOULIOT das Produkt der inneren Perikambiumschichten als „région inférieure du cylindre central“. Sie bemerken ausdrücklich, daß sich der rhizogene Bogen auf alle Lagen des Perikambiums ausdehne und sehen daher die Abkömmlinge der inneren Perikambiumschichten als Teil Wurzel an. V. GUTTENBERG dagegen faßt die Ausführungen der Autoren dahingehend zusammen, daß „die Seitenwurzeln aus der äußersten perkambialen Zellenlage entstehen, und aus den folgenden Schichten nur ein Anschlußgewebe zum Gefäßbündel der Hauptwurzel hervorgeht“ (1968, S. 50).

damit noch in der Differenzierungszone der Wurzel, zu Beginn der Streckungszone.³ Die tragende Wurzel ist auf diesem Niveau noch von den Haubenflanken bedeckt.⁴ Mit Ausnahme der äußeren Rindenparenchymsschichten sind auf diesem Niveau die Gewebe des Wurzelkörpers noch vollmeristematisch. Die Primordiogenese beginnt daher nicht mit der Remeristematisierung des tragenden Gewebes; sie läßt sich deshalb erst anhand der tangentialen Teilungen erkennen. Diese beginnen in der äußeren Perikambiumschicht (**Abbildung 98**). Das Perikambium ist noch längere Zeit auf ganzem Umfang vollmeristematisch; daher besteht solange kein Unterschied des meristematischen Aspekts zwischen den Zellen des jungen Primordiums und dem extraprimordialen Perikambium. Vom Rindengewebe hingegen beginnt sich das Primordium schon bald zu unterscheiden, da die Differenzierung im extraprimordialen Rindengewebe schneller voranschreitet als im Zentralzylinder. Die Unterschiede zwischen Primordium und tragendem Gewebe beruhen also nicht auf einer Remeristematisierung der primordialen Zellen, sondern auf der fortlaufenden Differenzierung der extraprimordialen Bereiche. Das zunächst vollmeristematisch bleibende Primordium hebt sich somit immer deutlicher vom sich differenzierenden Wurzelgewebe ab.

Im endodermalen Anteil des Primordiums finden zuerst radiale Teilungen statt (**Abbildung 99**); anschließend wird dieser Bereich durch tangentiale Teilungen durchgehend zweischichtig (**Abbildung 100**). Die innere Schicht teilt sich an den Flanken nochmals tangential, so daß der endodermale Anteil des Primordiums hier dreischichtig wird (Abb. 102). Noch bevor das Protoxylem in der tragenden Wurzel differenziert wird, beginnen sich auch die Zellen der inneren Perikambiumschicht zu teilen (**Abbildung 101**). Hier entstehen längsgerichtete Zellfamilien. In der äußeren Perikambiumschicht macht sich bereits das Flächenwachstum in Folge der Volumenvergrößerung bemerkbar (**Abbildung 102**): Hier werden die Zellfamilien zur Oberfläche hin breiter, wodurch ein fächerförmiges Zellbild (HEYDEL & V. GUTTENBERG 1957) entsteht.

Die anfangs klare Schichtung in Bereiche unterschiedlicher Herkunft verwischt mit zunehmender Größe des Primordiums. Wenn schließlich die Gliederung in Plerom, Periblem und Protoderm sichtbar wird (**Abbildung 103**), ist die Herkunft der einzelnen Primordiums-bereiche kaum mehr zu erkennen. Während dieser Entwicklung kann vorübergehend eine eigentümliche Asymmetrie des Zellmusters entstehen (vgl. HEYDEL & V. GUTTENBERG 1957): Während in einer Hälfte der Schnittebene die meisten Zellen noch groß und in antikliner Richtung gestreckt sind, ist die Gliederung auf der gegenüberliegenden Seite bereits vollzogen (Abb. 103). Ein solches Muster wechselt kleinräumig: schon im benachbarten Schnitt können Plerom und Periblem bereits gesondert sein. Wie der Vergleich beider Schnittebenen

³ Wie Längsschnitte der tragenden Wurzel verdeutlichen, wird der mediane Durchmesser der Wurzelprimordien mit zunehmendem Alter größer (Abb. 108 bis 112): Die Primordien entstehen am Anfang der Streckungszone der tragenden Wurzel und sind damit in deren Längenwachstum eingebunden. Die Primordien sind im Querschnitt zunächst quer-oval und erreichen erst mit Abschluß des Streckungswachstums der tragenden Wurzel die gewohnte leicht längs-ovale Form.

⁴ Nach JANCZEWSKI (1874, S. 219) werden auch bei *Fagopyrum esculentum* die Seitenwurzeln noch unterhalb der Wurzelhaube angelegt.

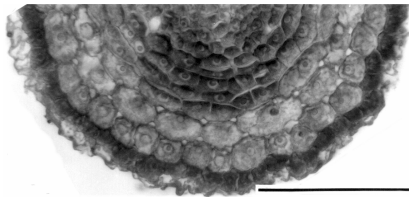


Abb. 98. Beginn der Teilungen in der äußeren Perikambiumschicht (Pk_ä).

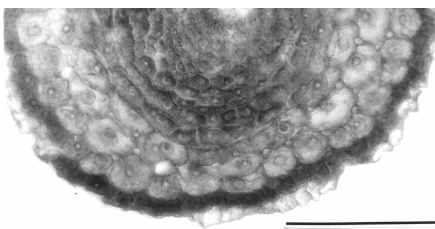
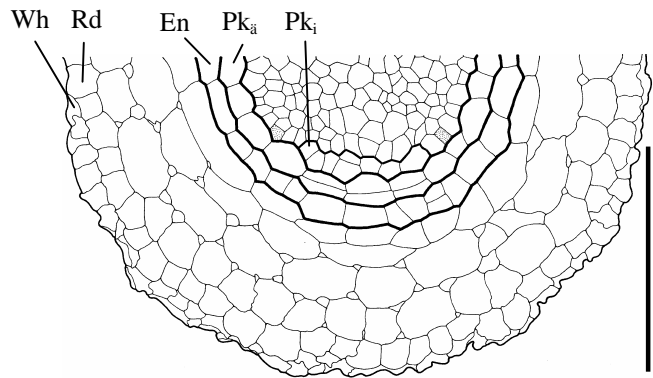


Abb. 99. Beteiligung der Endodermis mit antiklinen Teilungen.

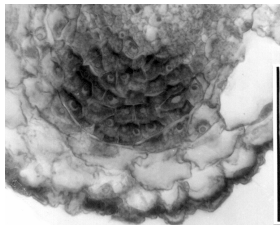
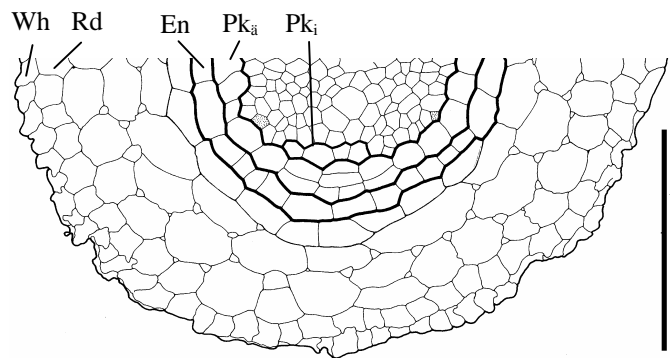


Abb. 100. Tangentiale Teilungen der Endodermis.

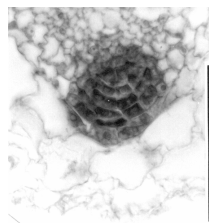
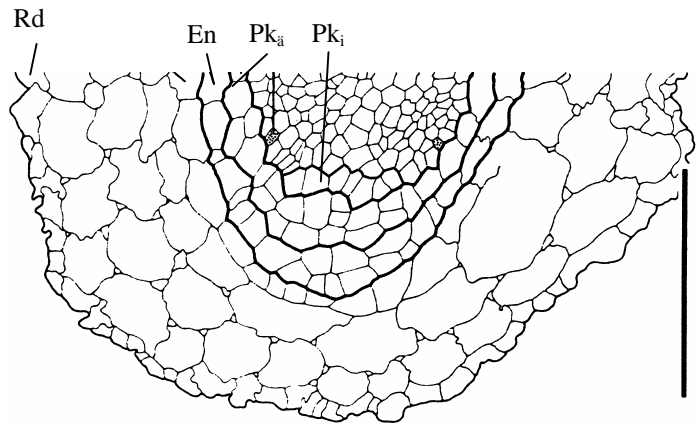
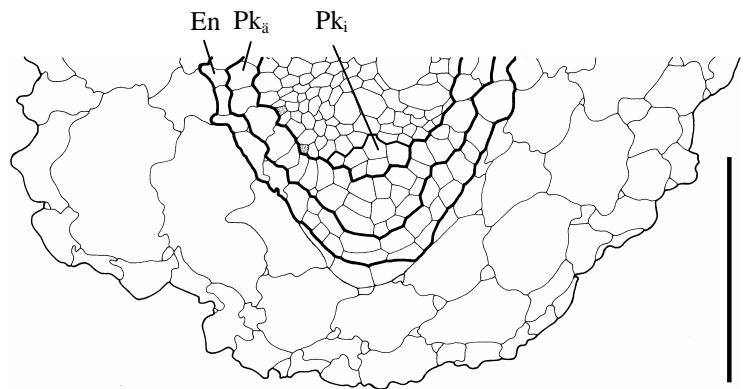


Abb. 101 Teilungen der inneren Perikambiumschicht.



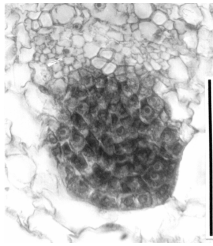


Abb. 102. Wachstum der inneren Perikambiumschicht, Fächerstadium. • Zellfamilien der äußeren Perikambiumschicht abwechselnd grau hinterlegt

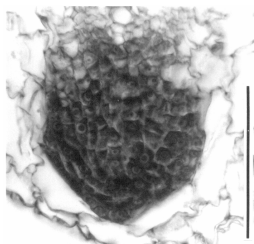
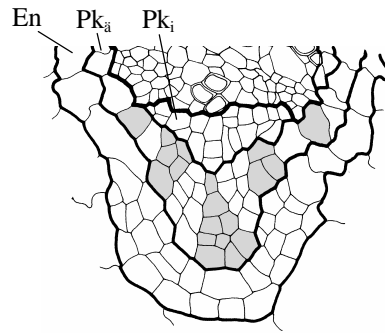


Abb. 103. Asymmetrie der Gliederung. • Fig. b: Gesonderte Darstellung der Primordiumshälfte nach dem Nachbarschnitt mit hervorgehobener Gliederung in die prospektiven Gewebe.

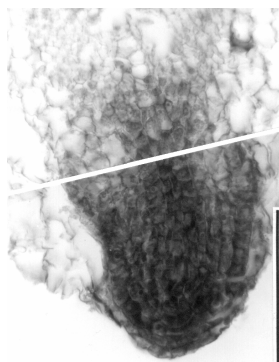
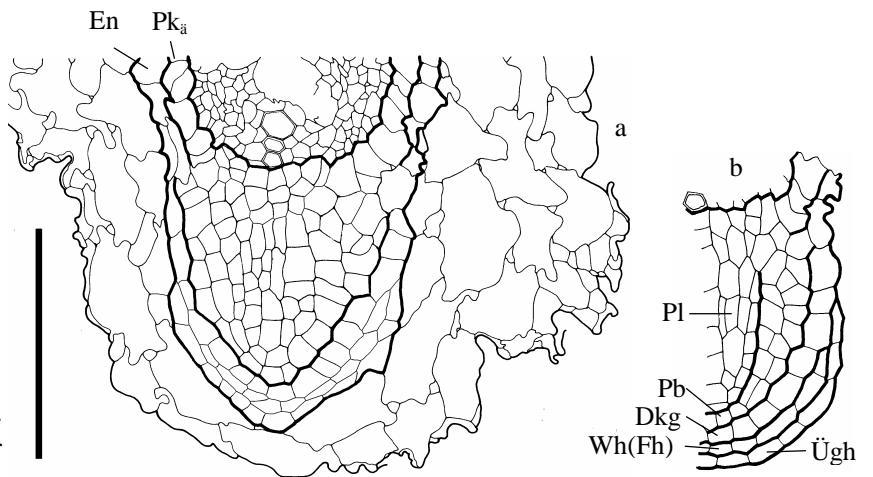
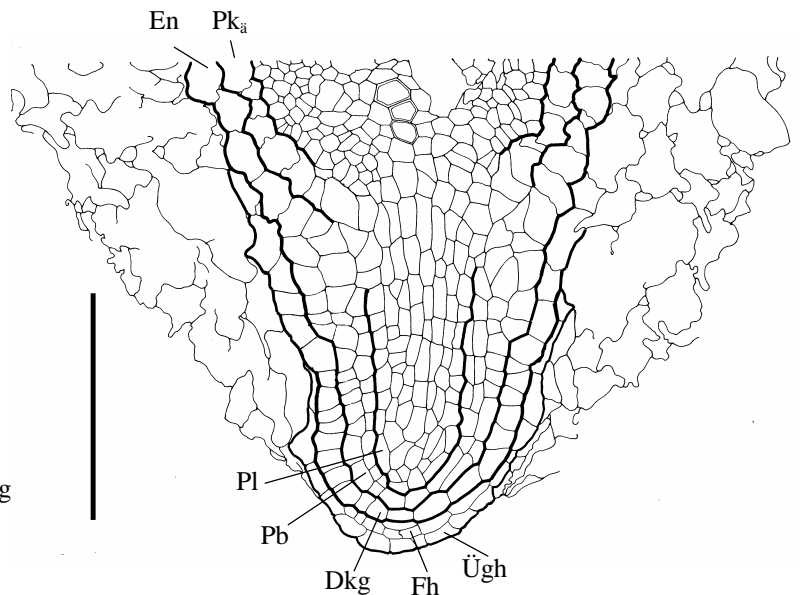


Abb. 104. Freibrechen der Wurzel, Entwicklung der Folgehaube



zeigt, liegt im Bereich der künftigen Gewebegrenze kein Zellwandkomplex, der als Substrat dieser Grenze dienen könnte. Dieser Zellwandkomplex entsteht erst durch die Teilungen vormals antiklin gestreckter Zellen; die Gliederung in Plerom und Periblem nimmt damit zumindest abschnittsweise keinen Bezug auf die herkunftsbedingte Gliederung des Primordiums. Auch die Grenze zwischen Protoderm und Periblem deckt sich nicht mit einer mütterlichen Gewebegrenze: Die Endodermis liefert nicht nur das Protoderm, sondern auch Teile des Periblems (**Diagramm 1**). In den basalen Bereichen sind die endodermalen Anteile bereits vor der Gliederung in die Gewebe dreischichtig; da das Protoderm nur von einer einschichtigen Lage bedeckt wird, muß die dritte, innere Schicht in das Periblem übernommen worden sein.

In der basalen Hälfte des Primordiums hat sich nun auch hinsichtlich der Plasmakonzentration die gewebetypische Gliederung entwickelt. Das großzellige Protoderm besitzt im basalen Bereich bereits große Vakuolen; da jedoch die Zellkerne einen Großteil des Zellvolumens einnehmen, erscheint das Protoderm dennoch als intensiv gefärbte Schicht und hebt sich so deutlich vom gering gefärbten Periblem ab. Das Plerom ist bis zum mütterlichen Zentralzylinder noch vollmeristematisch; größere Vakuolen existieren bislang nur im zentralen Bereich, der an das Xylem der tragenden Wurzel anschließt.

Das Protoderm bildet größtenteils nicht den Abschluß des Primordiums; erst an dessen Basis tritt es an die Oberfläche. Damit stellt sich die Frage nach der Wertung der äußeren Schicht des Primordiums • ist sie Wurzeltasche oder Wurzelhaube? Im Gegensatz zu einer Wurzeltasche, wie sie für *Geranium pratense*, *Tropaeolum majus* und *Impatiens walleriana* beschrieben wurde, bleibt sie lange vital. Meist bleibt sie sogar bis zum Freibrechen der Wurzel vollmeristematisch. Weiterhin umschließt sie nur den vorderen Teil des Primordiums und bleibt gut in die Kontur des Primordiums eingefügt. Sie gleicht damit eher einer Haubenschicht als einer Wurzeltasche. Auch ihre Entstehung aus dem primordiogenen Gewebe selber spricht für eine Wertung als Wurzelhaube. Sie wird jedoch ganz anders als die folgenden Haubenschichten gebildet: Diese erste Schicht wird durch die erste Spaltung der Endodermis abgegliedert (Abb. 100 u. 101), lange bevor der Wurzelvegetationspunkt strukturiert ist. Sie entsteht sogar noch vor Anlegung des Protoderms, denn dieses wird, mit Ausnahme des Spitzenbereichs, als eigenständiges Gewebe erst durch weitere perikline Teilungen der Endodermis gebildet, wenn sich von der inneren endodermalen Schicht Anteile des künftigen Periblems abspalten (Abb. 102). Diese erste Haubenschicht wird trotz der frühen und andersartigen Anlegung der Folgehaube durch Überprägung angeglichen und gleicht ihr in der weiteren Entwicklung. Sie ist daher als Übergangshaube anzusprechen, auch wenn sie mit nur einer Schicht die geringstmögliche Mächtigkeit einer Haube besitzt. Aber auch die Folgehaube zeigt bis zum Freibrechen der Wurzel nur eine geringe Entwicklung. Ihre Bildung beginnt erst, wenn der Vegetationspunkt deutlich gegliedert ist: Wie üblich beginnen die periklinen Teilungen an der Spitze des Protoderms und greifen nach basal aus; meist erreichen sie zunächst nur das Niveau der Plerominitialen. Nach der Abgliederung dieser ersten Schicht stagniert die weitere Entwicklung der Wurzelhaube, bis das Primordium die Oberfläche der tragenden Wurzel durchstößt. Erst dann beginnt die Abgliederung weiterer Haubenschichten (**Abbildung 104**). Weitere Veränderungen in der Wachstumsdynamik ergeben sich erst mit

dem Wechsel vom geschlossenen zum offenen Bau des Vegetationspunktes, wenn Kolumella und Periblem aus gemeinsamen Initialen erneuert werden (s. u.). Bis dahin wird die gesamte Folgehaube durch die tangentialen Teilungen des Protoderms aufgebaut, das damit als Dermokalyptrogen fungiert.

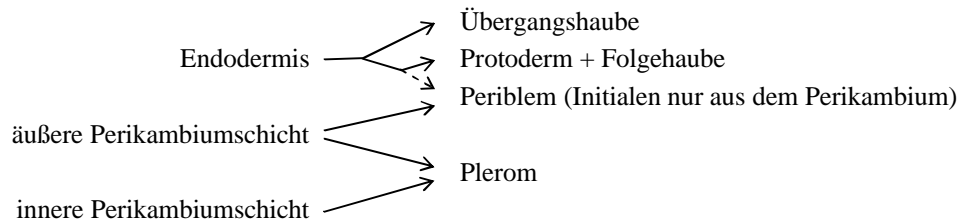


Diagramm 1: Herkunft der Gewebe in dünnsten Wurzeln (Abb. 98 bis 104).

In diesen dünnen Wurzeln, die nur drei Rindenparenchymschichten besitzen, werden regelmäßig das Perikambium und die Endodermis in die Primordiogenese einbezogen. Zwar bleiben mitunter Zellen der inneren Rindenparenchymschicht meristematisch und zeigen vereinzelt auch perikline Teilungen; eine durchgehende Gewebeschicht entsteht aber nicht, so daß die Übergangshaube nur partiell verstärkt wird. Meist werden sämtliche Rindenparenchymschichten ausdifferenziert. Dies ändert sich mit zunehmender Dicke der tragenden Wurzel: In Wurzeln mit vier Rindenparenchymschichten bleibt regelmäßig die innere Rindenparenchymschicht⁵ vollmeristematisch und wird durch radiale Teilungen kleinzellig. Aus ihr geht eine einlagige Gewebeschicht hervor, deren Zellen im Aussehen den primordialen Zellen endodermalen oder perikambialer Herkunft gleichen (Abb. 106). Diese Gewebeschicht wird zur Übergangshaube, die auch hier lediglich einschichtig ist. Auch hier können vereinzelt Zellen der folgenden Schicht vollmeristematisch bleiben und so die Übergangshaube partiell verstärken. Im Gegensatz zu den dünnsten Wurzeln entsteht die Übergangshaube aus einer gesonderten Gewebeschicht, die keine anderen Teile des Primordiums liefert. Sie gleicht darin einer Wurzel tasche. In der weiteren Entwicklung unterscheidet sich diese Übergangshaube jedoch nicht von einer endodermalen Ursprungs. Es erscheint daher nicht gerechtfertigt, nur aufgrund der Herkunft beide Strukturen unterschiedlich zu werten, zudem dann diesen Primordien eine Übergangshaube ganz fehlen würde.

Die frühen Teilungen im perikambialen und endodermalen Anteil (**Abbildung 105**) erfolgen auf ähnliche Weise wie die in jenen Primordien, die sich ohne Beteiligung des Rindenparenchyms entwickeln, auch wenn die künftige Entwicklung der jeweiligen Schichten eine andere ist (**Diagramm 2**). Die ersten tangentialen Teilungen in der äußeren Perikambiumschicht führen hier zu einem auffallenden Wandkomplex (**Abbildung 106**), der sich die gesamte Primordiogenese hindurch verfolgen läßt und schließlich zur Grenze zwischen Peri

⁵ Es handelt sich hierbei nicht wirklich um eine Rindenparenchymschicht, sondern um eine Schicht des mütterlichen Periblems, die später zum Rindenparenchym geworden wäre, wenn sie nicht in die Primordiogenese einbezogen worden wäre. Um sprachlich prägnant zwischen den Geweben des Primordiums und denen des tragenden Organs unterscheiden zu können, werden im folgenden die mütterlichen Gewebe dennoch mit den Begriffen benannt, die ihrem reifen Zustand entsprechen.

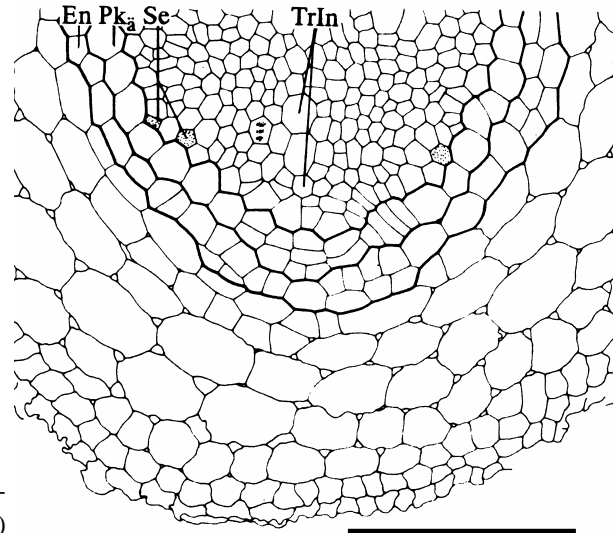
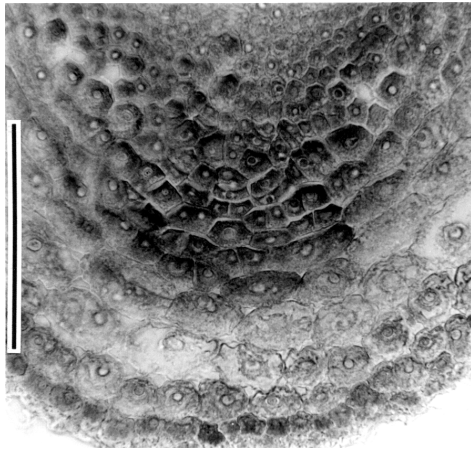


Abb. 105. Teilungen der Endodermis und des Perikambiums. Wie die Position der Tracheideninitialen (TrIn) zeigt, ist auch hier eine innere Perikambiumschicht vorhanden; da sie sich jedoch nicht klar abgrenzen lässt, ist sie hier nicht konturiert.

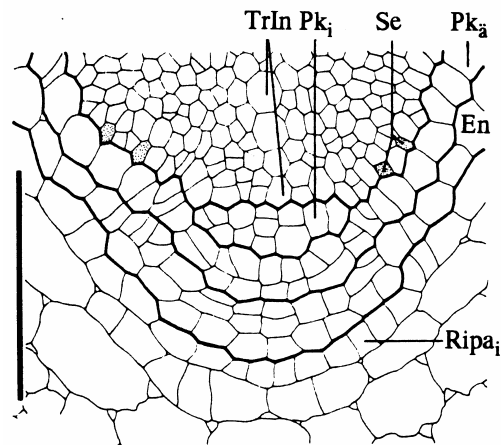
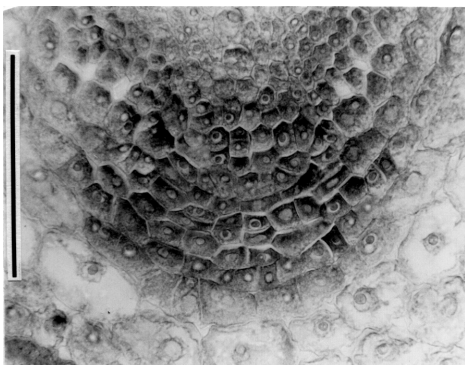


Abb. 106. Einbeziehung der inneren Rindenparenchymschicht (Ripa_i).

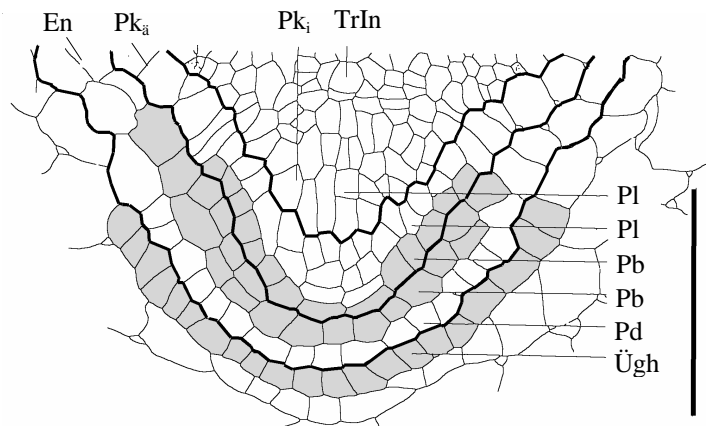
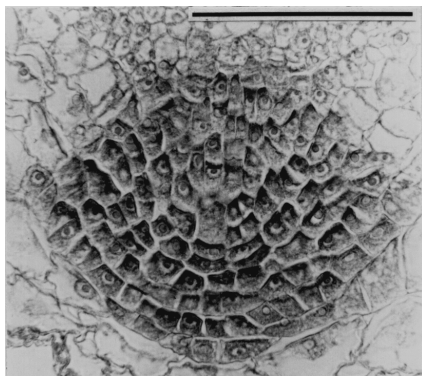


Abb. 107. Herkunft der Wurzelgewebe. • Das künftige Periblem und die künftige Übergangshaube sind grau unterlegt, um die heterogene Herkunft von Periblem und Plerom zu verdeutlichen. Beide entstehen aus zwei verschiedenen mütterlichen Geweben.

blem und Plerom wird. Das weitere radiale Wachstum dieser beiden Schichten bleibt gering; an den Flanken unterbleiben weitere perikline Teilungen ganz. Bald nach den ersten Teilungen des äußeren Perikambiums beginnen auch in der Endodermis tangentielle Teilungen, die zu einer Schichtverdoppelung führen (Abb. 105). In der inneren Tochterschicht endodermaler Herkunft finden weitere perikline Teilungen bevorzugt an den Flanken statt, so daß in diesem Bereich weitere Schichten entstehen; der Scheitel dieser Schicht bleibt fast immer einschichtig (**Abbildung 107**). Damit wird früh ein periblemtypisches Teilungsmuster erreicht. Die äußere endodermale Tochterschicht bleibt zunächst einschichtig.

Die Primordien sind breiter als die der dünnsten Wurzeln, da auch der Zentralzylinder der tragenden Wurzel hier dicker ist. Deshalb ist die Vorwölbung der Gewebeschichten bei gleicher Länge des Primordiums weniger abrupt und die ursprünglichen Gewebegrenzen lassen sich noch erkennen, wenn sich die vegetationspunkttypische Gliederung einzustellen beginnt: Aus der inneren Perikambiumschicht entwickeln sich langgestreckte, längsverlaufende Zellfamilien; sie bilden den inneren Plerombereich. Das äußere Perikambium zerfällt in zwei Anteile unterschiedlicher Bestimmung: Der innere Anteil wird zur Peripherie des Pleroms; hier sind die Zellen bereits in typischer Weise plasmadichter und kürzer als im Zentrum des Pleroms. Der äußere Anteil bildet die innere Lage des Periblems. Den größeren Anteil des Periblems liefert die innere Tochterschicht der Endodermis. Auch sie ist am Scheitel in der Regel einschichtig. Die Peribleminitialen zeigen damit eine zweischichtige Anordnung, worin sich ihre Herkunft aus zwei verschiedenen Geweben der tragenden Wurzel widerspiegelt. Noch bevor das Primordium die mütterliche Rinde durchbricht, finden in der äußeren endodermalen Tochterschicht perikline Teilungen statt. Anders als in den darunter folgenden Schichten des Periblems beginnen diese Teilungen am Scheitel der Zellenlage und leiten damit die Bildung der Folgehaube ein. Damit gibt sich die äußere Tochterschicht der Endodermis als Protoderm zu erkennen.

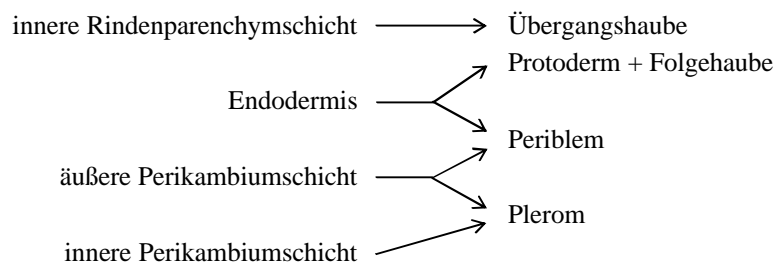


Diagramm 2: Herkunft der Gewebe in dünnen Wurzeln (Abb. 105 bis 107).

Im Vergleich zu den Primordien dünnster Wurzeln bildet die Endodermis in diesen Primordien nicht mehr die Übergangshaube, dafür aber einen größeren Anteil des Periblems; der endodermale Anteil wandert damit gewissermaßen in das Primordium hinein. Der Anteil der beiden Perikambiumschichten am Primordium ist ungefähr gleich; die Grenze zwischen Plerom und Periblem liegt in der äußeren Perikambiumschicht.

Mit steigendem Durchmesser der tragenden Wurzel nimmt auch die Anzahl der Rindenparenchymschichten zu, von denen immer mehr in die Primordiogenese einbezogen werden. Die

Querschnittsbilder werden durch die Vielzahl der beteiligten Schichten schnell unübersichtlich, so daß für die weitere Darstellung Längsschnitte der tragenden Wurzeln herangezogen werden.

In Wurzeln dieser Stärke ist das Perikambium vor den Xylempolen dreischichtig; vor den Phloempolen ist es auch hier nur einschichtig. Der Beginn der Primordiogenese äußert sich in einer geringen radialen Streckung aller drei Perikambiumschichten.⁶ Tangentiale Teilungen beginnen in der äußeren Schicht und folgen bald darauf auch in der mittleren Schicht (**Abbildung 108**). In der inneren Perikambiumschicht sind zunächst nur vereinzelte Zellen geteilt.⁷ Auch in der Endodermis finden bald tangentielle Teilungen statt; hier unterbleibt eine radiale Streckung. Einige Endodermiszellen im Scheitel des Primordiums bleiben von diesen Teilungen ausgenommen, so daß eine Schichtverdoppelung nur an den Flanken stattfindet.

Wie das Perikambium und die Endodermis sind auch die vier inneren Schichten des Rindenparenchyms zu Beginn der Primordiogenese noch vollmeristematisch. Der rindenbürtige Anteil des Primordiums läßt sich deshalb erst dann erkennen, wenn das umgebende Rindenparenchym halbmeristematisch geworden ist (**Abbildung 109**). Tangentiale Teilungen, die eine Einbeziehung in die Primordiogenese anzeigen, treten im rindenbürtigen Bereich des Primordiums erst sehr viel später auf; das Auftreten von Querteilungen kann aufgrund des andauernden Längenwachstums im tragenden Organ kein Kriterium sein für die Beurteilung der Beteiligung an der Primordiogenese. Querteilungen kommen auf dem Niveau der Primordienbildung auch außerhalb der Primordien vor. Zudem sind sie in den Primordien aufgrund der geringen Zellenlänge des tragenden Gewebes nicht in der Häufigkeit zu erwarten, in der sie zu Beginn jener Primordiogenesen stattfinden, die in weitgehend differenzierten Wurzeln einsetzen. Dort leiten Querteilungen die Remeristematisierung ein (HAGEMANN 1984, S. 271f) und stellen die isodiametrische Zellform erst wieder her (CASERO, CASIMIRO & LLORET 1996).

In den inneren vier Rindenparenchymschichten bleiben die an der Primordiogenese beteiligten Zellen vollmeristematisch; sie werden dünner und gleichen damit die Streckung des Perikambiums aus. Die vollmeristematischen Areale werden nach außen immer kleiner, so daß die gewohnte halbkugelige Form des Primordiums entsteht. Die fünfte und sechste Rindenparenchymschicht werden erst spät in die Primordiogenese einbezogen. Bis dahin folgen sie dem Differenzierungsgefälle der tragenden Wurzel und werden halbmeristematisch. Diese Zellen werden also remeristematisiert, wenn sie in das Primordium aufgenommen werden. Im Zuge ihrer Remeristematisierung werden auch diese Zellen dünner, so daß trotz des primordialen Längenwachstums die Oberfläche der tragenden Wurzel zunächst glatt bleibt. Erst weit hinter der Streckungszone wird die unbeteiligte siebte Rindenparenchymschicht und die Rhi-

⁶ Auch unterhalb des Perikambiums findet mit Beginn der Primordiogenese ein geringes radiales Wachstum statt. Dadurch werden auch die Xyleminitialen verlagert, und das ausdifferenzierte Xylem verläuft unterhalb des Primordiums nicht geradlinig, sondern bildet eine Auswölbung (**Abbildung 111**). Diese Verlagerung wird durch die frühe Anlegung der Primordien begünstigt; werden sie in älteren Wurzelabschnitten mit bereits differenziertem Protoxylem angelegt, bleibt die Lage des Xylems unverändert.

⁷ Sie liegen sämtlich außerhalb der dargestellten Schnittebene.

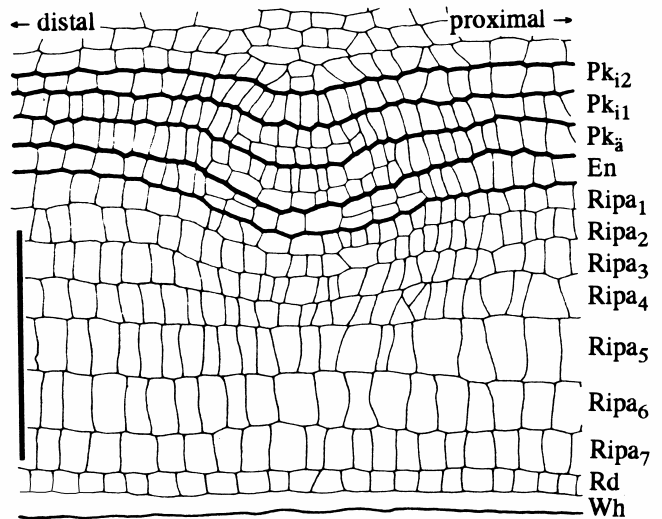
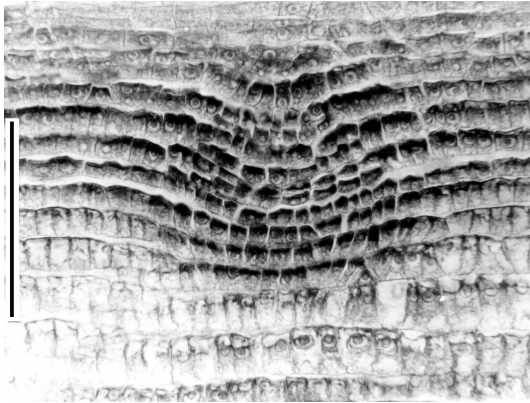


Abb. 108. Primordiogenese in dicken Wurzeln, Einbeziehung vollmeristematischer Rindenschichten (Ripa₁₋₄). Medianebene. Die geringe Länge der Rindenzellen illustriert die Lage des Primordiums innerhalb der Streckungszone.

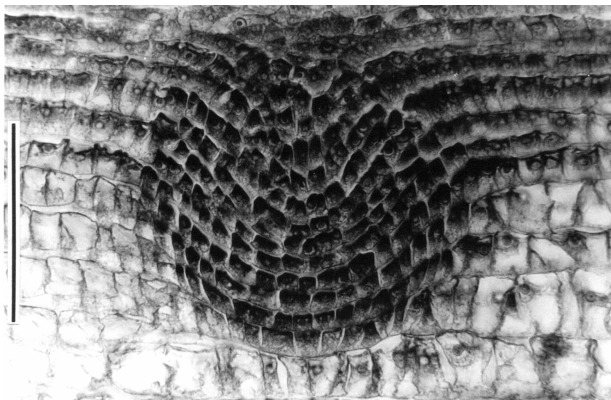
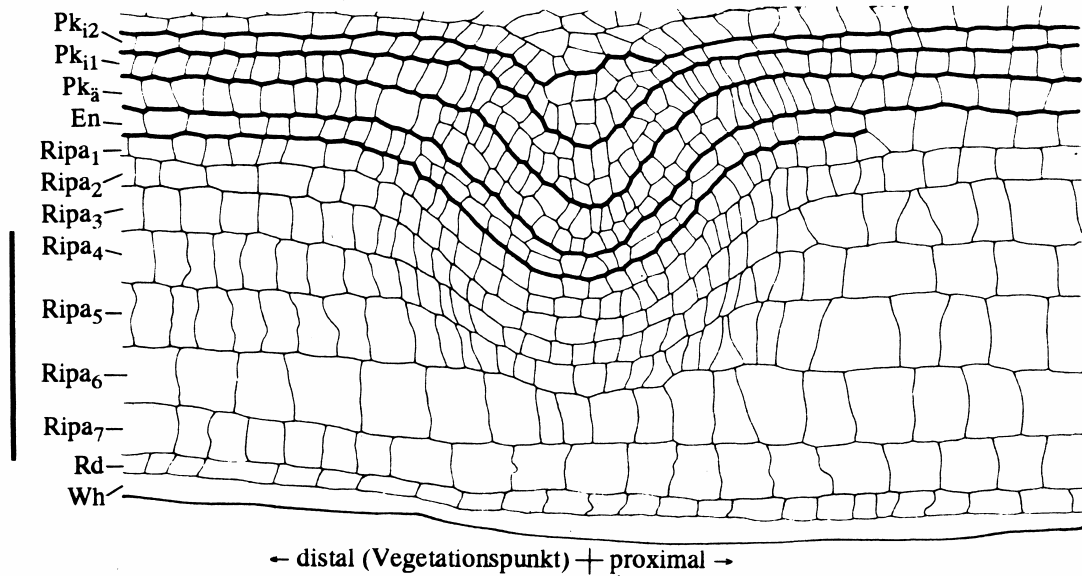


Abb. 109. Einbeziehung von weiteren Rindenschichten (Ripa₅) durch Remeristematisierung. Medianebene. Die Oberfläche der tragenden Wurzel ist trotz der fortgeschrittenen Primordiogenese noch nicht aufgewölbt. Das Streckungswachstum der tragenden Wurzel führt zur Verbreiterung des Primordiums.

zodermis aufgewölbt (Abb. 112). So wird trotz der frühen Anlegung der Seitenwurzeln das Vorrücken der tragenden Wurzel im Substrat nicht behindert.

Den größten Anteil am Längenwachstum hat die Basis des Primordiums, die der inneren und die mittleren Perikambiumschicht entstammt. Die Grenze zwischen beiden Schichten wird aufgrund des starken Wachstums bald unkenntlich; es entstehen langgestreckte Zellfamilien, wie sie für das Plerom typisch sind (**Abbildung 110**). Genauso wie in den dünneren Wurzeln zerfällt das äußere Perikambium in zwei Schichten unterschiedlicher Bestimmung (**Diagramm 3**): Die innere Tochterschicht wird zum Perikambium der Seitenwurzel; hier finden nur noch antikline Teilungen statt. Die äußere Tochterschicht baut zusammen mit der Endodermis und der ersten Rindenparenchymis schicht das Periblem auf. Die hierfür nötigen periklinen Teilungen beginnen in der Endodermis und greifen später auf die Tochterschicht des Perikambiums über; die Rindenparenchymis schicht bleibt im wesentlichen ungeteilt. Im Scheitelbereich finden in allen drei Schichten ausschließlich antikline Teilungen statt, so daß hier das Periblem dreischichtig bleibt. Erst wenn sich in der jungen Seitenwurzel der Vegetationspunkt zum offenen Typ wandelt, erfolgen perikline Teilungen auch im Scheitelbereich des Periblems.

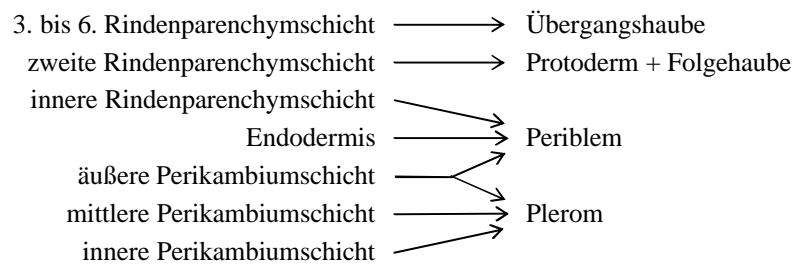


Diagramm 3: Herkunft der Gewebe in dicken Wurzeln (Abb. 108 bis 112).

Das Protoderm entwickelt sich hier aus der zweiten Rindenparenchymis schicht; in den Primordien dünnerer Wurzeln entstammt es der Endodermis. Die Folgehaube wird aber auf die gleiche Weise gebildet: Eine erste perikline Teilungsserie setzt im Scheitel ein und erreicht das Niveau der Plerominitiale (**Abbildung 112**). Dann wird die Folgehaubenbildung bis zum Freibrechen des Primordiums unterbrochen: Die Zellen der Folgehaube zeigen kein radiales Wachstum, und im Protoderm finden keine weiteren periklinen Teilungen statt. Mit dem Sichtbarwerden des Protoderms und dem Beginn der Folgehaubenbildung läßt sich das gesamte nach außen anschließende Gewebe des Primordiums als Übergangshaube ansprechen. Sie ist bei diesen Primordien sehr umfangreich und geht an ihrer Spitze auf vier Rindenparenchymis schichten zurück.⁸ Die beiden äußeren Schichten entstammen der fünften und der sechsten Rindenparenchymis schicht; sie werden unter Remeristematisierung in das Primordium aufgenommen. Die beiden inneren Schichten haben sich, wie der Rest des Primordiums, direkt aus vollmeristematisch gebliebenem Gewebe entwickelt. Trotz dieses histogenetischen

⁸ Tangentiale Teilungen im Spitzenbereich der Übergangshaube bleiben lokal beschränkt; sie führen nicht zu großflächigen Schichtvermehrungen, so daß der vierschichtige Aufbau im wesentlichen erhalten bleibt.

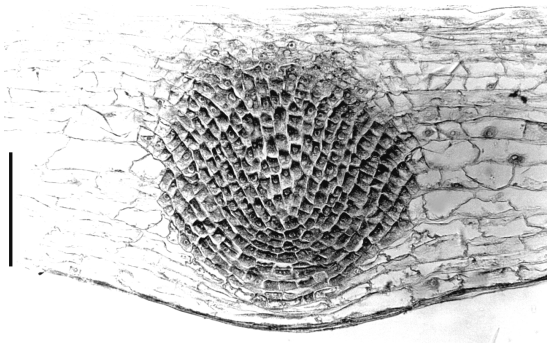
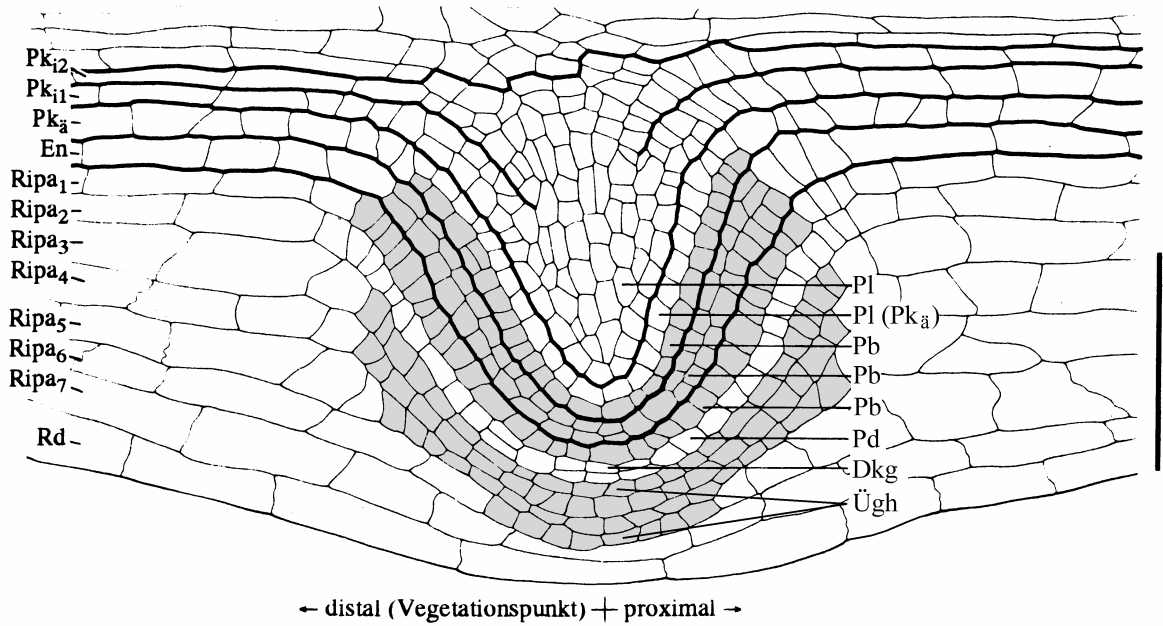


Abb. 110. Herkunft der Wurzelgewebe, Bildung der Folgehaube. • Medianebene. Übergangshaube und Periblem grau unterlegt. An der Spitze des Protoderms beginnt mit drei periklinen Teilungen die Bildung der Folgehaube. Die Vorwölbung der Wurzeloberfläche ist präparationsbedingt: Wie die gekräuselten Querwände des Rindenparenchyms erkennen lassen, ist dieses Gewebe bei der Entwässerung stärker als das Primordium geschrumpft.

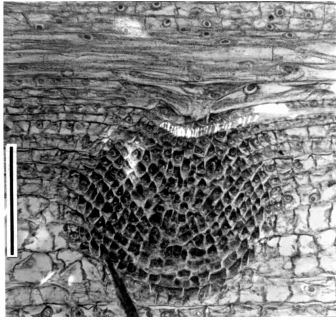


Abb. 111. Xylemverlagerung während der Primordiogenese. • Medianebene, Aufnahme im polarisierten Licht.

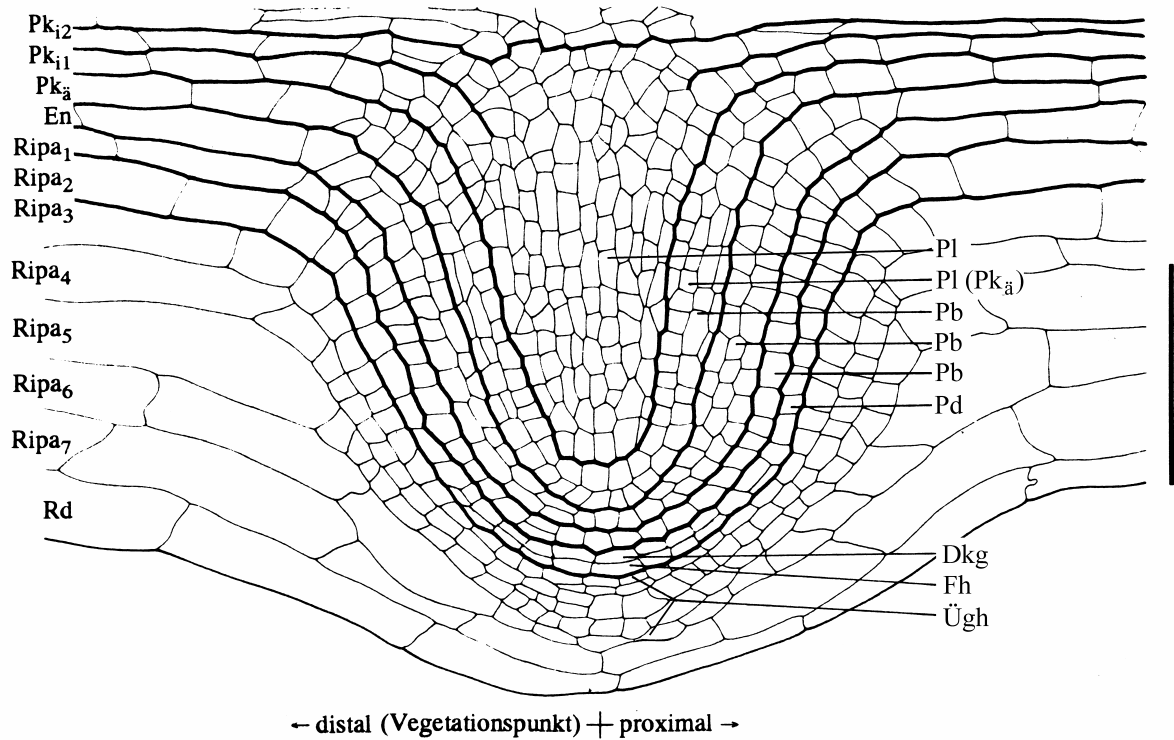
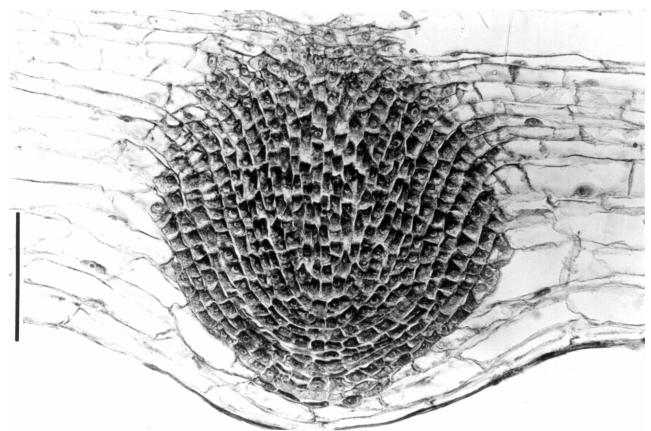


Abb. 112. Ausgestaltung des Zellmusters, Aufwölbung der Wurzeloberfläche. • Medianebene. Das Plerom zeigt die typische Differenzierung der Zellformen zwischen den langgestreckten Zellen des Pleromkerns und den zunächst kurz bleibenden Zellen der äußeren Perikambiumschicht (Pk_a). Im Periblem beginnt eine perikline Aufspaltung, die das Periblem fünfschichtig werden läßt und vermutlich die Abtrennung der künftigen Endodermis darstellt.



Unterschiedes ist die fertige Übergangshaube einheitlich. Da das Areal der einzelnen Rindenparenchymsschichten, das zur Haubenbildung herangezogen wird, von innen nach außen immer kleiner wird, nimmt die Übergangshaube zu den Flanken hin auf zunächst drei, dann auf zwei Schichten ab. Damit ähnelt das Zellmuster der Übergangshaube dem einer Folgehaube: auch dort nimmt die Anzahl der Haubenschichten spitzwärts zu. Bei der Folgehaube ist dies das Resultat aufeinanderfolgender perikliner Teilungsserien im Dermokalyptrogen, wobei die inneren, jüngeren Teilungsserien weniger weit ausgreifen als die äußeren. Bei der Übergangshaube ergibt sich die Gestalt direkt aus der Überprägung unterschiedlich großer Bezirke mütterlichen Gewebes; perikline Teilungen spielen hierbei keine Rolle.

Die Übergangshaube bildet zusammen mit der Folgehaube einen einheitlich wirkenden Komplex und stellt die äußere Begrenzung des Primordiums. Eine besonders differenzierte oder frühzeitig degenerierende Umhüllung, die als Wurzeltasche angesprochen werden könnte (vgl. MCCULLY 1975), ist nicht vorhanden. Erst kurz vor dem Freibrechen aus der mütterlichen Rinde beginnt in der äußeren Schicht der Übergangshaube die Vakuolisierung; die darunterliegenden Schichten unterscheiden sich auch dann in ihrem uneingeschränkt vollmeristematischen Aspekt nicht vom Rest des Primordiums. Auch aus der dann folgenden Entwicklung läßt sich kein Hinweis auf die Existenz einer Wurzeltasche ableiten: Anders als eine Wurzeltasche wird die Übergangshaube nach dem Freibrechen der Seitenwurzel nicht als Ganzes abgestoßen, sondern schilfert nach Art der Folgehaube in einzelnen Zellen oder kleinen Zellpaketen ab.⁹ In der Herkunft des Haubenkomplexes läßt sich ebenfalls keine Zäsur erkennen, die die Abtrennung einer Wurzeltasche rechtfertigte: Die übliche histogenetische Ableitung, nach der jene haubenartigen Hüllen, die aus dem Rindengewebe hervorgehen, als Wurzeltasche anzusehen sind (v. GUTTENBERG 1960 und 1968, ESAU 1969, TROLL 1973, JURZITZA 1987; vgl. aber PETERSON & PETERSON 1986), läßt sich bei *Cucurbita maxima* genausowenig wie bei *Tropaeolum majus* anwenden. So liefert die Rinde, einschließlich der Endodermis, in beiden Arten nicht nur die Übergangs- und die Folgehaube, sondern auch das Protoderm und einen Teil des Periblems, also weit mehr als nur transitorische Anteile (vgl. Diagramm 1 bis 3).

Daß die früheren Bearbeiter bei *Cucurbita* dennoch eine Wurzeltasche erkennen, liegt in der herkömmlichen Fassung einer Wurzelhaube begründet: In Analogie zur wachsenden Wurzel werden nur die Produkte des Dermokalyptrogens als Wurzelhaube angesehen. Für peripher liegendes Gewebe, das nicht vom Dermokalyptrogen abstammt, bleibt dann nur noch eine Deutung als Wurzeltasche übrig. Hierbei scheint es ohne Belang, wie haubenähnlich dieses Gewebe ist. Erst das von SIEGERT (1989; vgl. BECKER & SIEGERT, in Vorber.) eingeführte Konzept der Übergangshaube gestattet hier eine differenzierte Wertung der Strukturen.

⁹ Das bedeutet aber nicht, daß – im Umkehrschluß – das Abstoßen ganzer Gewebeverbände die Existenz einer Wurzeltasche bewiese. Auch Übergangshauben können sich als Ganzes von der Folgehaube lösen, wie beispielsweise die Übergangshaube der Keimwurzel von *Geranium pratense* oder von *Calycanthus floridus* (BECKER 1998). Auch in der Entwicklung der Folgehaube kann es zur periodischen Bildung festerer Gewebekappen kommen (TROLL 1943, S. 2078f).

Im Gegensatz zur Auffassung von VAN TIEGHEM & DOULIOT (1888) wird das Seitenwurzelprimordium bei *Cucurbita* in keinem Fall allein vom Perikambium gebildet.¹⁰ Die Endodermis ist immer an der Primordiogenese beteiligt, ihr Anteil nimmt mit zunehmender Stärke der Wurzel jedoch ab. In den dünnsten Wurzeln liefert sie den gesamten Rest des Primordiums, der nicht vom Perikambium gebildet wird; in den etwas dickeren Wurzeln wird die Übergangshaube nicht mehr von der Endodermis, sondern von der ersten Rindenparenchym-schicht gebildet, und in den stärksten Wurzeln entsteht aus der Endodermis nur mehr der innere Teil des Periblems. Die Periblemperipherie, das Protoderm samt Folgehaube und die Übergangshaube werden in diesen Wurzeln vom Rindenparenchym geliefert. In jedem Fall liefert die Endodermis aber mehr als transitorische Teile des Primordiums. Auch der treffenderen Darstellung JANCZEWSKIS (1874), daß die Rinde Periblem und Protoderm bilde, kann nicht ohne Einschränkung beige-pflichtet werden, da auch das Perikambium Teile des Periblems liefert.

Nach dem Freibrechen der Seitenwurzel wandelt sich der Vegetationspunkt vom geschlossenen zum offenen Typ (v. GUTTENBERG 1968). Bis dahin liegen die Peribleminitialen je nach Stärke der tragenden Wurzel in ein, zwei, oder drei Schichten übereinander (**Abbildung 113**). Dann beginnen auch im Scheitel des Periblems perikline Teilungen. Sie bilden lange, achsenparallele Zellfamilien, die den Mittelteil der Folgehaube abdrängen und schließlich ersetzen (**Abbildung 114**). Von diesem Zeitpunkt an haben die Kolumella der Folgehaube und das Periblem einen gemeinsamen Ursprung. Diesen Vorgang beschreibt v. GUTTENBERG (1968, S. 28) als Ersatz der primären Kolumella durch die sekundäre Kolumella.

4.2 Die sproßbürtigen Wurzeln

Die Anlegung und die Entwicklung der sproßbürtigen Wurzeln wird exemplarisch anhand der hypokotylbürtigen Wurzeln dargestellt (**Abbildung 115**). Anders als Grenzwurzeln, deren Erscheinungsort und -folge vorbestimmt ist, werden diese hypokotylbürtigen Wurzeln meist nur dort gebildet, wo das Hypokotyl in Kontakt mit dem Substrat steht. Die Anlegungsfolge ist unregelmäßig; zwischen älteren Wurzeln werden jüngere angelegt. Der reicheren Ausbeute halber wurden für die Untersuchung Stecklinge der Keimlinge verwandt (**Abbildung 116**). Das Wurzelsystem wurde im Bereich der Hypokotylbasis, aber noch oberhalb der charakteristischen Anschwellung¹¹ abgeschnitten und der Rest des Keimlings in

¹⁰ Die Autoren beschreiben die Seitenwurzelbildung in der Primärwurzel. Deren Primordiogenese wird in vorliegender Arbeit nicht gesondert dargestellt, da sie sich nur unwesentlich von der Wurzelbildung in dicken Wurzeln unterscheidet. Die Grenze zwischen Plerom und Periblem geht ebenfalls auf die perikline Spaltung der äußeren Perikambiumschicht zurück. Die Übergangshaube ist noch mächtiger, da bis zu neun Rindenparenchym-schichten in die Primordiogenese einbezogen werden.

¹¹ Diese Anschwellung wurde bereits von GOETHE bemerkt und als Rudiment eines unteren, zweiten, Kotedononpaars beschrieben (nach KUHN 1964, S. 46; vgl. auch KAHLER & MAUL 1991). Tatsächlich entwickelt sie sich erst im Verlauf der Keimung als eine Wucherung des Rindenparenchym-s (KLEBS 1885, S. 545). Sie ist allen epigäisch keimenden Cucurbitaceen zu eigen (ZIMMERMANN 1922, S. 13) und erleichtert das Abstreifen der Testa (CROCKER, KNIGHT & ROBERTS 1910, NOLL 1901).

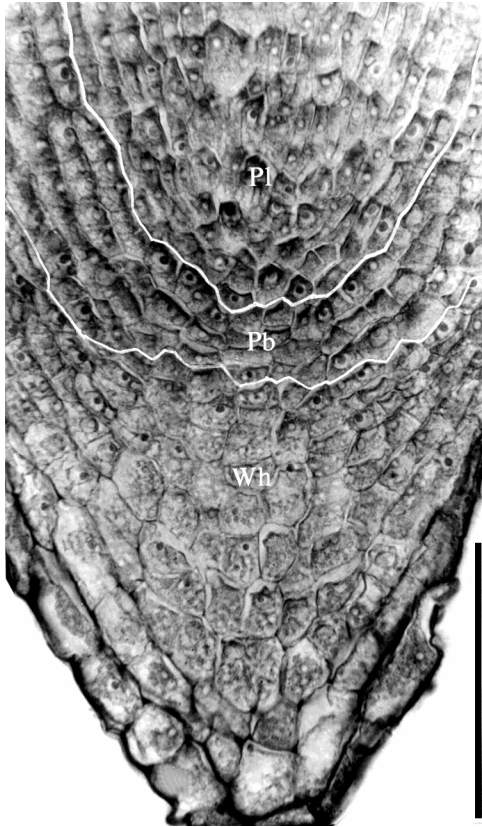


Abb. 113. Geschlossener Vegetationspunkt. • Spitze einer etwa 2,5 mm langen Seitenwurzel. Die Initialen des Periblems sind als abgegrenzte dreischichtige Lage zu erkennen. Die Zellfamilien setzen sich nicht in Wurzelhaube hinein fort.

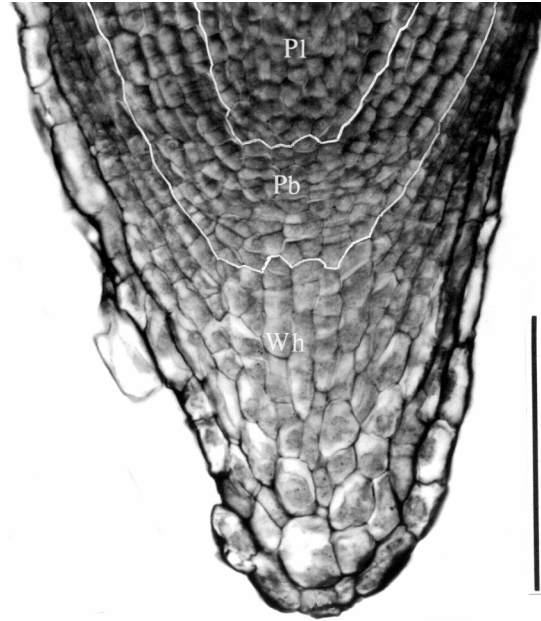


Abb. 114. Übergang zum offenen Vegetationspunkt. • Spitze einer etwa 1,1 mm langen Seitenwurzel. Trotz der geringeren Länge haben sich hier die Peribleminitialen mehrfach quer geteilt und werden die Kolumella der Folgehaube aufbauen.

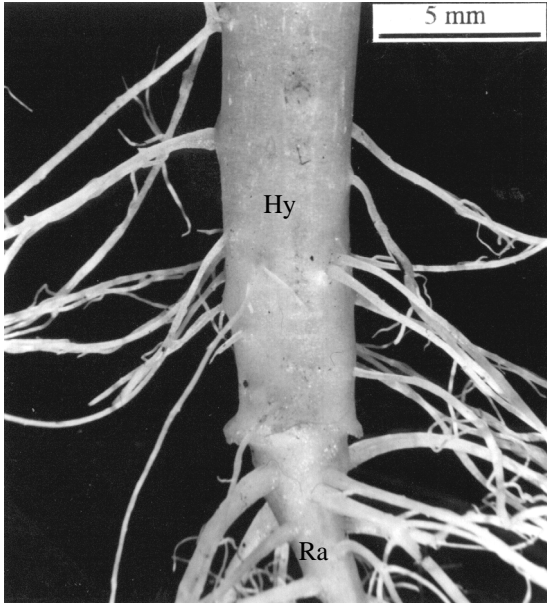


Abb. 115 Wurzelbildung an der Basis des Hypokotyls eines intakten Keimlings.

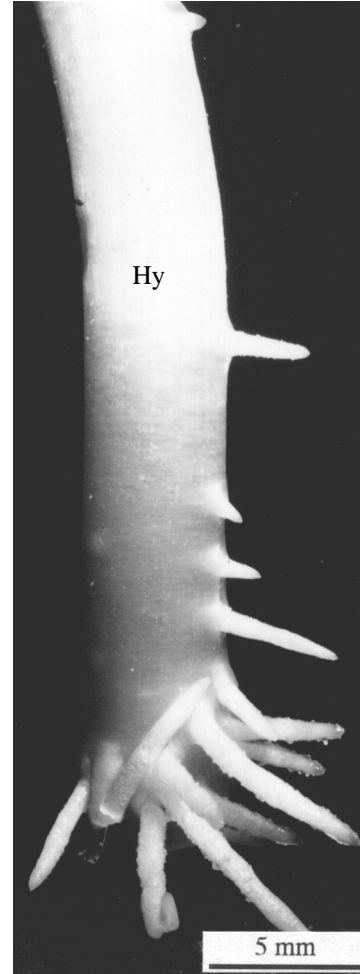


Abb. 116. Bildung hypokotylbürtiger Wurzeln am Steckling in unregelmäßiger Erscheinungsfolge



Abb. 117. Keimling nach Stecklingskultur

Leitungswasser kultiviert. Knapp oberhalb der Schnittstelle bilden sich sehr bald zahlreiche Wurzeln in unregelmäßiger Folge (**Abbildung 117**).

Die Primordiogenese beginnt im interzellularenfreien Bereich der Rinde seitlich der bikolateralen Leitbündel am Rande des äußeren Phloems (**Abbildung 118**). Das Areal reicht bis auf das Niveau des faszikulären Kambiums hinab; in der Transversalebene werden ungefähr zehn Zellen in die Primordiogenese einbezogen. Die Zellen des Primordiums beginnen sich zunächst ohne bevorzugte Richtung zu teilen und werden lediglich kleiner. Im vorderen Bereich des Primordiums entstehen bald typisch vollmeristematische Zellen, ohne das eine Schichtung oder sonstige Gliederung erkennbar wäre. (**Abbildung 119**). Zur Basis hin bleiben die Zellen immer größer und stärker vakuolisiert und schließen ohne Zäsur an die Zellen kambialer Herkunft an. Im mittleren Bereich des Primordiums überwiegen Querteilungen, so daß längs gerichtete Zellfamilien entstehen. An der Basis finden nur wenige Teilungen statt; sie erfolgen meist in Längsrichtung, so daß die Zellen hier längs gestreckt erscheinen.

Die Kontur des Primordiums ist zunächst noch unregelmäßig, da sie von den Umrissen der zugrundeliegenden großen Zellen geprägt wird. Ein verdrängendes Wachstum des Primordiums fehlt anfangs. Daher bleibt das Zellmuster des umgebenden Rindenparenchyms noch ungestört; sogar die Interzellularen zwischen dem Primordium und den angrenzenden Zellen des Rindenparenchyms sind noch intakt. Das Zellmuster aus den gestreckten Zellen und den längs gerichteten Zellreihen, das sonst Ausdruck des primordialen Wachstums ist, entsteht hier an Ort und Stelle allein durch entsprechend ausgerichtete Teilungen.

Wenn das extrafaszikuläre Kambium bereits vorhanden und aktiv ist, wird auch dieses Substrat in die Primordiogenese einbezogen: Hier dominieren nicht die üblichen radial stehenden Zellfamilien kambialen Ursprungs, sondern bogenförmig in das Primordium einstrahlende Zellreihen. Sie sind durch abgestimmte schräge Teilungen entstanden und entwickeln sich zu Leitgewebe. Wenn die Differenzierung des interfaszikulären Xylems bereits während der frühen Primordiogenese begonnen hat, können sich im Primordium sehr früh Tracheiden differenzieren, auch wenn ein so junges Primordium ansonsten kaum gegliedert ist (**Abbildung 120**). Diese Tracheiden bilden einen Xylemblock, der nur wenig über die Transversalebene des Primordiums hinausreicht. Daran schließen sich größere Tracheiden an, die zum interfaszikulären Xylem vermitteln. Sie reichen in Längsrichtung des Sprosses noch wenig über das Primordium hinaus. Sie sind kürzer als die Tracheiden des interfaszikulären Xylems, haben einen geringeren Sekundärwandanteil als diese und sind nicht in Längsrichtung des Sprosses orientiert. Sie sind damit als Teil des Anschlußxylems zu werten.

Mit Beginn des primordialen Wachstums zeigen die Präparate einen schmalen Hohlraum zwischen der Spitze des Primordiums und dem Rindenparenchym. Manchmal sind Rindenparenchymzellen ganz oder teilweise aus dem Gewebeverband gelöst, was für eine enzymatische Auflösung der Rinde spricht. Häufiger jedoch ist dieser Hohlraum ausgebildet, ohne daß die Mittellamellen des Rindenparenchyms Anzeichen einer Auflösung zeigen. Der Hohlraum kann daher auch als eine Folge der präparationsbedingten Gewebeschrumpfung angesehen werden: Die großen und plasmaarmen Rindenparenchymzellen verlieren dabei mehr Volumen

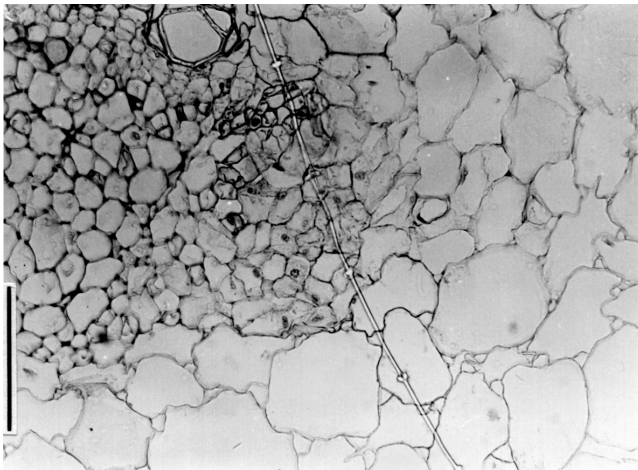
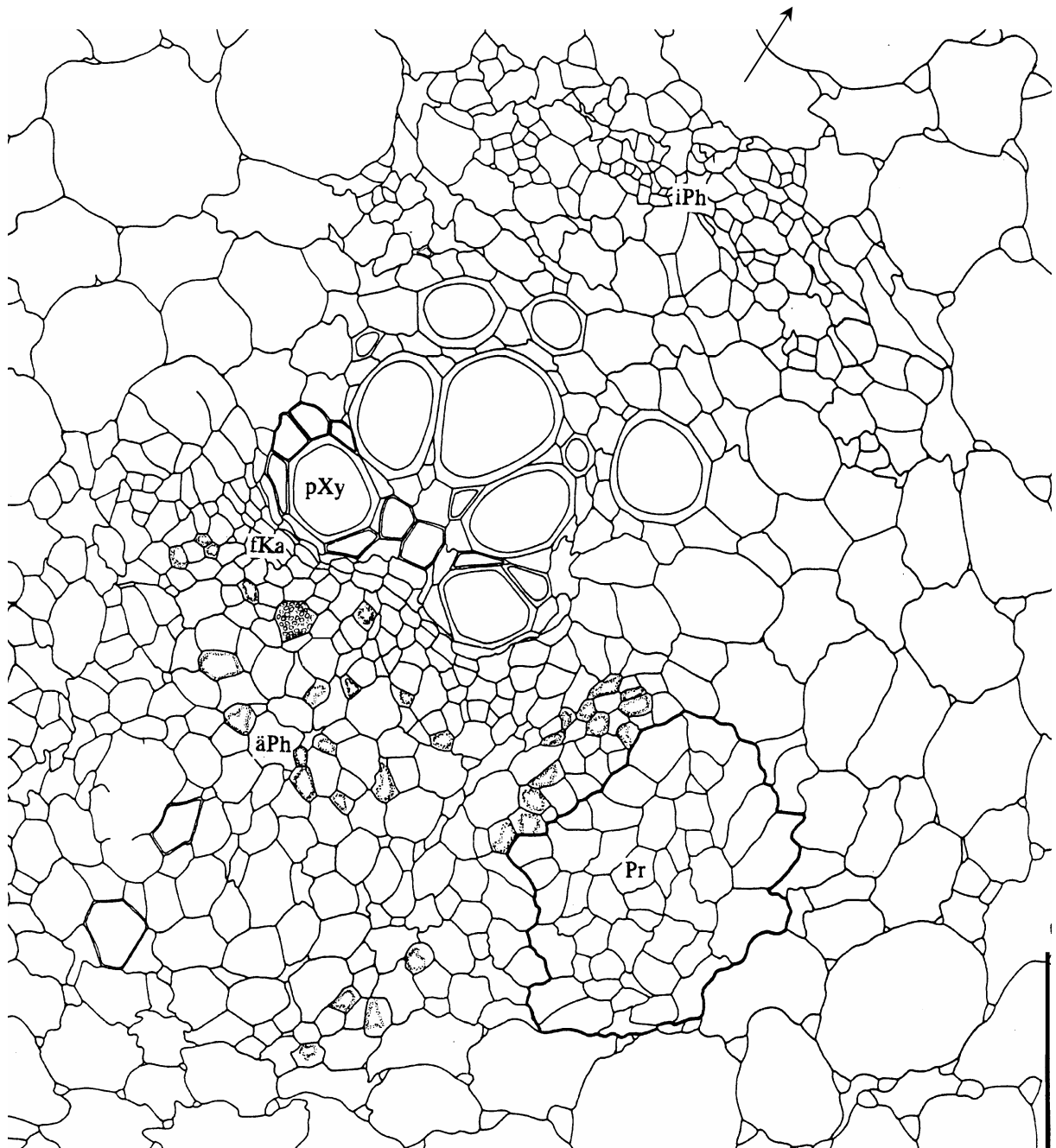


Abb. 118. Substratbildung. • Hypokotylquerschnitt. Umriss des Primordiums konturiert. pXy: primäres Xylem, fKa: faszikuläres Kambium, äPh: äußeres Phloem. Der Pfeil weist zur Mitte des Hypokotyls. Das Xylem ist nicht nur außen, sondern auch innen vom Phloem begleitet (kollaterales Leitbündel der Cucurbitaceen).

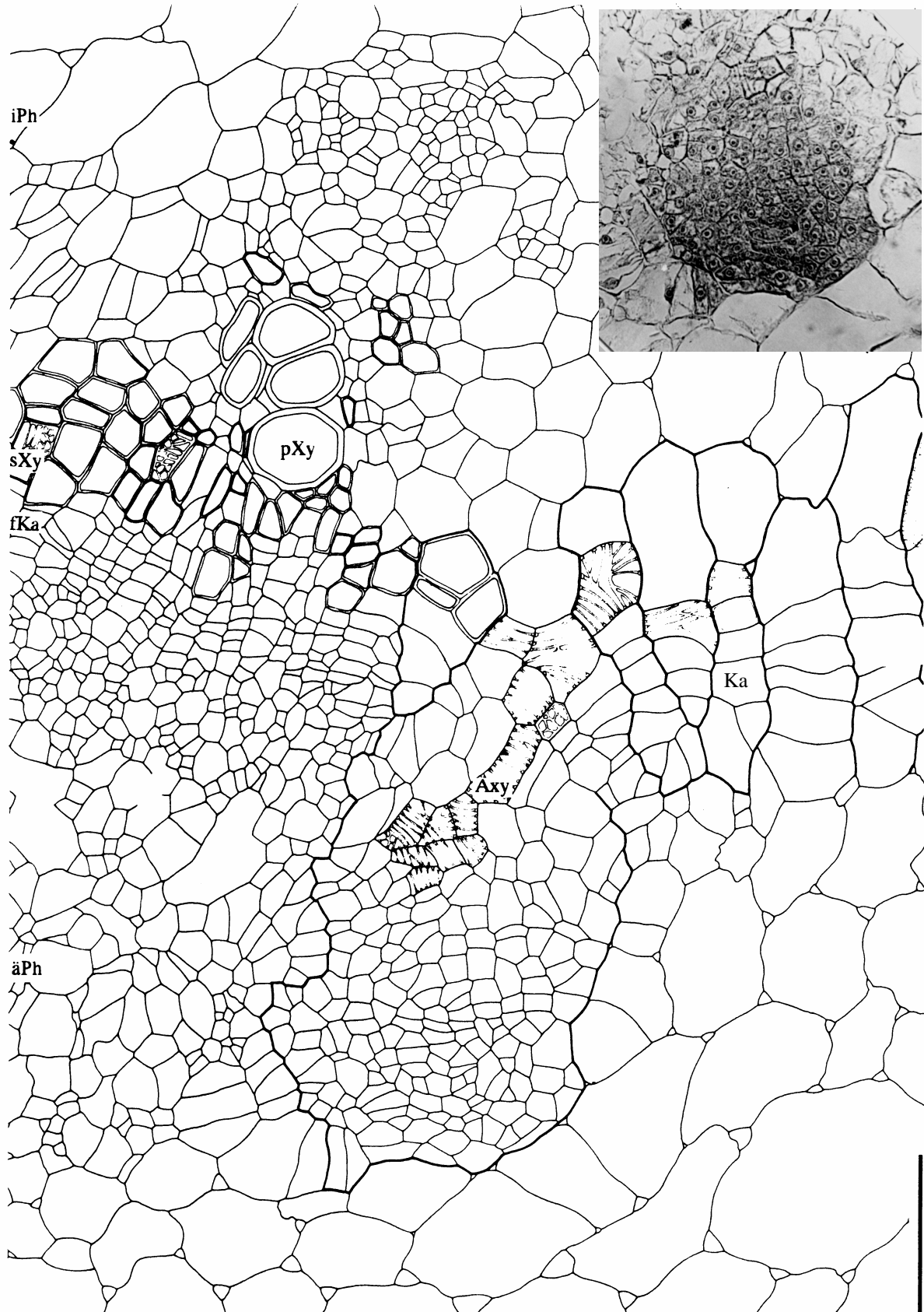


Abb. 119. Ausbildung verschiedener Teilungsmuster innerhalb des Primordiums, frühe Bildung des Anschlußxylems. • Das Anschlußxylem entwickelt sich seitlich des sekundären Phloems, in dem Bereich des Primordiums, der auf Gewebe kambialer Herkunft zurückgeht. Nach apikal schließt sich Gewebe an, in dem Querteilungen vorherrschen; den halbkugeligen Abschluß des Primordiums bildet vollmeristematisches, kleinzelliges Gewebe ohne vorherrschende Teilungsrichtung. Noch hat kein verdrängendes Wachstum stattgefunden

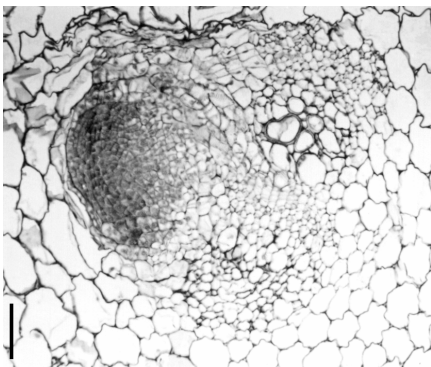
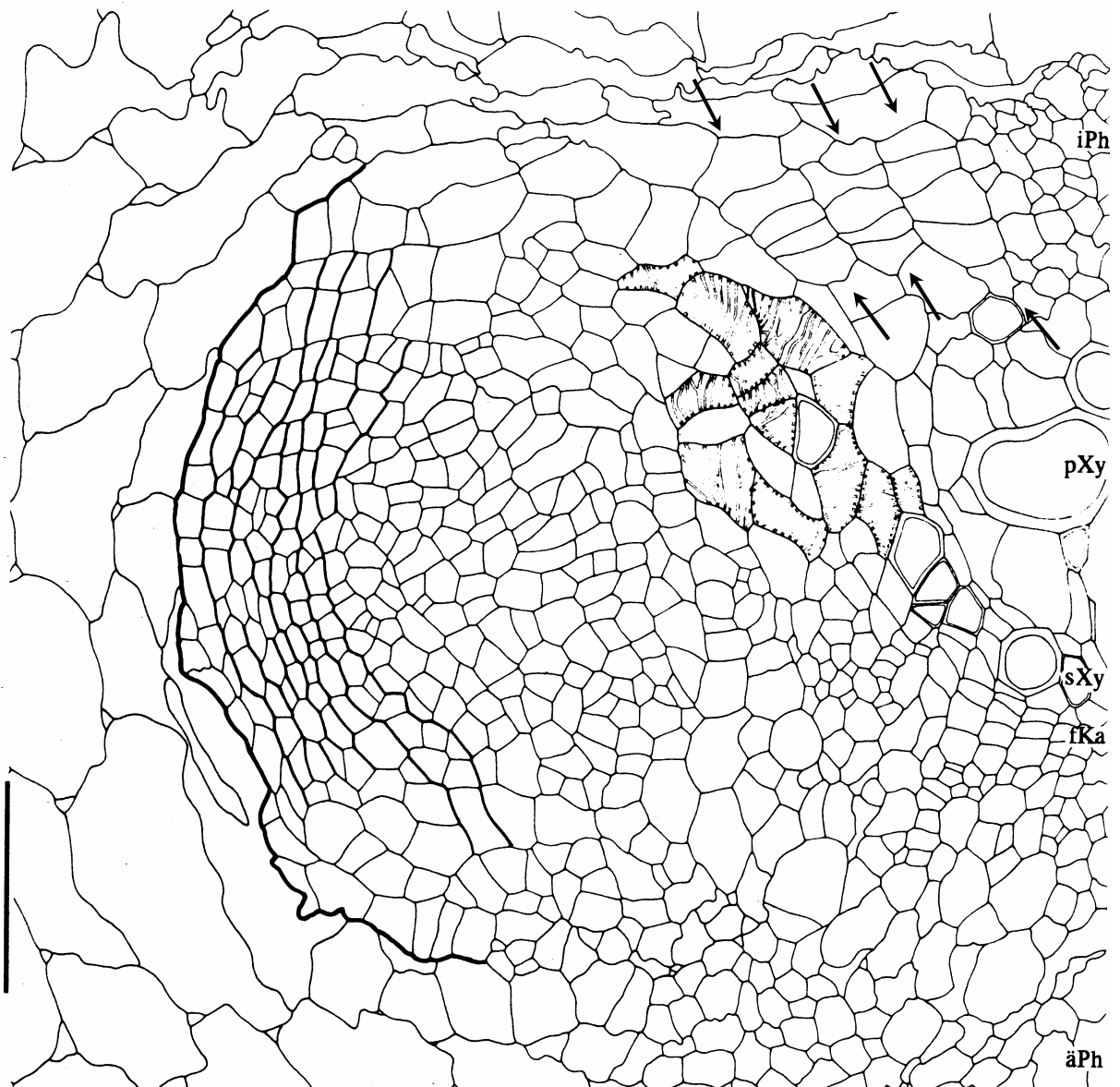


Abb. 120. Beginn der Gliederung, verdrängendes Wachstum. • Komprimiert wird nicht nur das Gewebe vor dem Primordium, sondern auch seitlich davon (am oberen Bildrand). Wie die langen Zellfamilien zeigen (↓↓), nimmt an diesem Wachstum auch Gewebe unterhalb des Primordiums teil. Das Anschlußxylem ist nur im Bereich kambialer Herkunft differenziert.

als die meristematischen Zellen des Primordiums. Wenn sich also mit beginnendem Wachstum des Primordiums die Verbindung zwischen Rindenparenchym und Primordium löst, wird sich das Rindenparenchym von der Primordiumsoberfläche zurückziehen und einen solchen Spalt freigeben.

Das Primordium wächst nicht nur in die Länge, sondern auch in die Breite und komprimiert dabei die Rindenparenchymzellen auf der leitbündelabgewandten Seite. An der Basis des Primordiums folgt sogar das mütterliche Gewebe ein Stück weit diesem Wachstum durch antikline Teilungen, so daß seitlich des Xylems lange Zellfamilien entstehen.¹² Seitlich des faszikulären Kambiums sind diese Zellfamilien undeutlicher, da sie durch die Differenzierung des Anschlußxylems überlagert werden.

Im Primordium weicht die bislang kontinuierliche Abnahme des meristematischen Charakters von der Spitze zur Basis einer differenzierteren Gliederung. Die äußere Schicht wird halbmeristematisch; der darauf folgende Bereich, etwa vier bis fünf Zellschichten stark, bleibt weiterhin gut färbbar. In seiner Mitte werden die Zellen durch perikline Teilungen abgeplattet. Wenn auch die periklinen Wände nicht immer fluchten, entsteht doch der Eindruck oberflächenparalleler Zellreihen. Unterhalb dieser Zone herrschen isodiametrische Zellformen vor. Hier sind die Zellen schwächer färbbar, aber noch plasmadicht. Zwei Streifen geringfügig besser färbbaren Gewebes reichen nach basal und lassen die künftige Pleromperipherie erahnen, ohne daß sich die entsprechenden Gewebegrenzen im Zellmuster wiederfinden ließen. Die Primordiumsbasis läßt nur kurze Längsreihen erkennen. Die Zellen sind stark vakuolisiert und vermitteln so zu den unveränderten Parenchymzellen des mütterlichen Gewebes.

Schließlich zeigen längere Zellreihen an der Basis des Pleroms, noch im halbmeristematischen Bereich, dessen Längenwachstum an (**Abbildung 121**). Die zuvor halbkugelige Kontur des Primordium wird dadurch aufgewölbt und nähert sich der endgültigen Form des Rotationsparaboloids an. Auch die Gliederung des meristematischen Aspekts wird deutlicher, so daß sich die verschiedenen Gewebe erkennen lassen: Das Plerom besitzt schon die Gliederung in den halbmeristematischen Kern und das umgebende vollmeristematische Prokambium. Das Periblem wird bereits in geringer Entfernung von der Primordiumsspitze halbmeristematisch, so daß es als heller Keil die vollmeristematische Pleromperipherie vom gleichfalls vollmeristematischen Protoderm samt Wurzelhaube trennt. Die Bildung der Folgehaube beginnt mit einer periklinen Teilungsserie, die am Scheitel des Protoderms beginnt und zur Abgliederung der ersten Haubenschicht führt. Das Gewebe, das Protoderm und Folgehaube bedeckt, entstammt nicht dem Protoderm; es ist bereits im Zuge der allgemeinen Substratbildung entstanden, noch bevor das Protoderm als eigenständige Zellschicht in Erscheinung tritt. Im Aussehen und der weiteren Entwicklung gleicht es jedoch der Folgehaube: Dieses drei bis vier Zellschichten starke Gewebe ist daher eine Übergangshaube • der Teil der Wurzelhaube, der

¹² Bei den Wurzeln als tragenden Organen läßt sich ein solches Wachstum nicht beobachten. Ermöglicht oder begünstigt wird es durch die Einbettung der Leitbündel in das weiche Mark- und Markstrahlparenchym, die eine gewisse seitliche Verschiebung zuläßt.

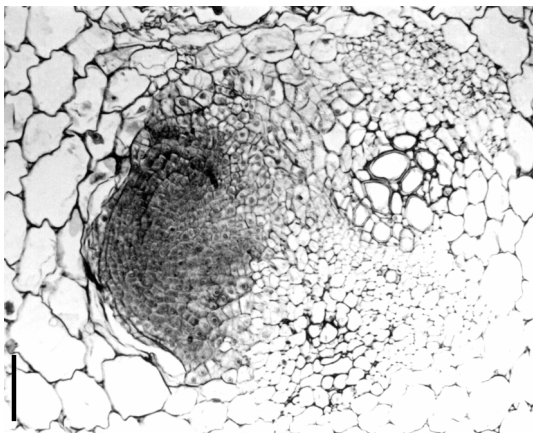
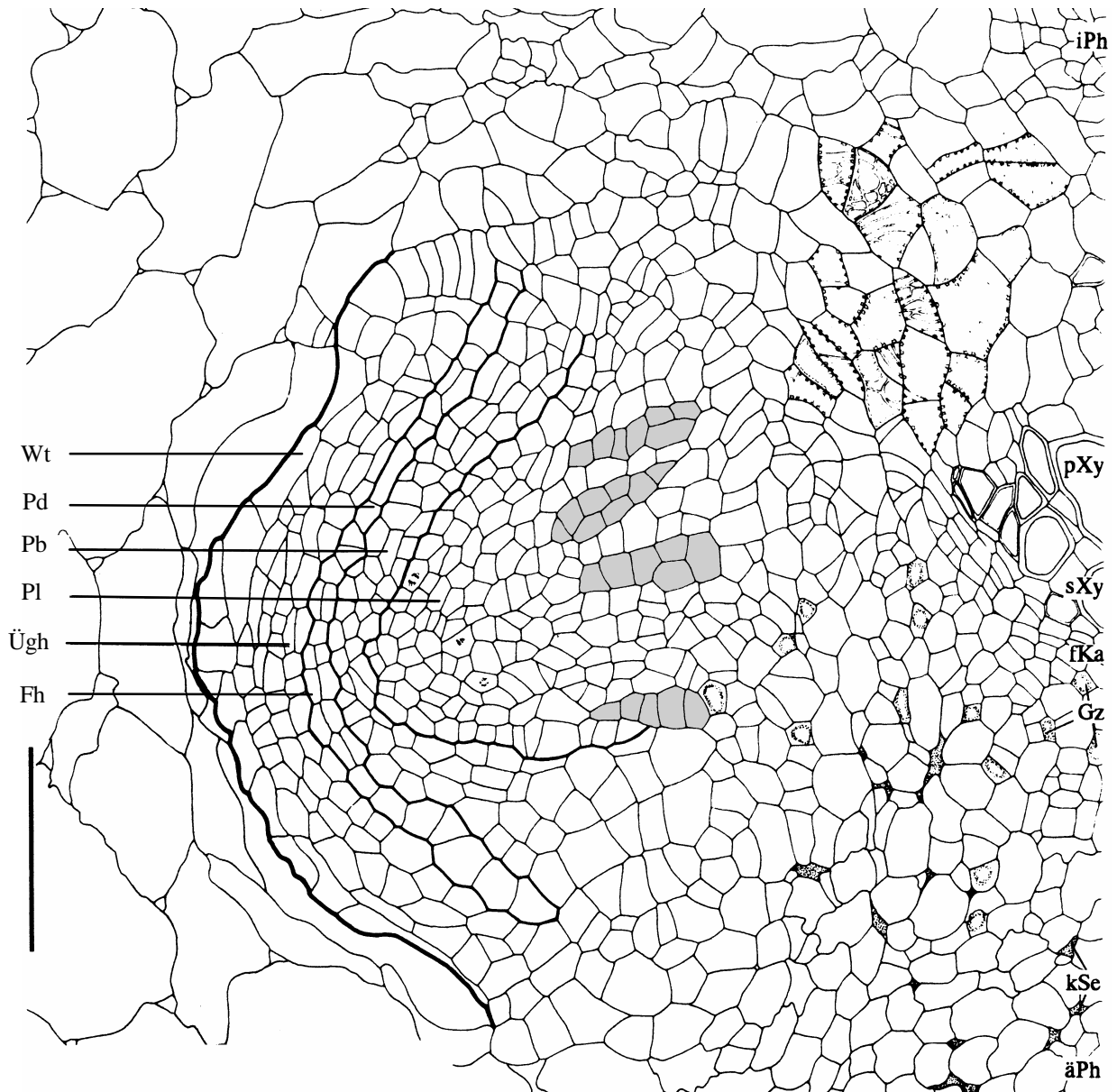


Abb. 121. Formbildung und Längenwachstum. • Einige der längsgerichteten Zellfamilien der Primordiumsbasis grau unterlegt zur Verdeutlichung des Längenwachstums. Einschichtige Folgehaube. Zahlreiche kollabierte Siebelemente (kSe, dicht punktiert) im äußeren Phloem (äPh), Geleitzellen (Gz) mit angedeuteten Plasmasäumen.

nicht durch die periklinen Teilungen des Dermokalyptrogens entsteht, sondern durch Überprägung direkt aus dem Substrat des Primordiums.

Lange bevor sich in der Wurzelhaube Differenzierungen zeigen, verliert die äußere Zellschicht des Primordiums den vollmeristematischen Aspekt. Die Zellteilungen stocken bald, so daß die Zellen mit dem weiteren Wachstum des Primordiums gedehnt werden und dabei große Vakuolen entwickeln. Durch ihre Größe und Plasmaarmut unterscheiden sie sich dann deutlich vom direkt darunterliegenden teilungsaktiven Gewebe der beiden Wurzelhauben und des Protoderms. Nur an der Spitze des Primordiums bleiben die Zellen lange klein und plasmareich; hier ist auch das Flächenwachstum gering. Insgesamt zeigt sich aber eine so deutliche Zäsur zwischen der äußeren Schicht und dem restlichem Primordium, daß diese äußere Schicht als Wurzeltasche zu werten ist, auch wenn sie aus dem gleichen Gewebe wie das Primordium hervorgeht.

Die Differenzierung des Anschlußxylems beginnt seitlich des faszikulären Kambiums und damit auch seitlich des sekundären Xylems; später greift sie auf jene Zellfamilien über, die seitlich des primären Xylems im Zuge des primordialen Breitenwachstums entstanden sind (Abb. 121). Die hier entstehenden Tracheiden finden aber keinen Anschluß an das primäre Xylem des Sprosses; die Anbindung des Wurzelxylems erfolgt • vermittelt vom Anschlußxylem • ausschließlich an das sekundäre Xylem. Die Xylempole des Primordiums werden durch den massiven Block aus Anschlußxylem verbunden, der sich schon frühzeitig (vgl. Abb. 119) in der Primordiumsbasis entwickeln kann (Abb. 122). Die Tracheiden des Protoxylems unterscheiden sich aufgrund ihrer größeren Länge von denen des Anschlußxylems; meist sind sie auch dünner. Die Unterschiede der eng stehenden Wandaussteifungen sind weniger deutlich: Zwar sind sie im Protoxylem wie üblich schraubenförmig; das Anschlußxylem aber zeigt Übergangsformen von der netzförmigen zur schraubenförmigen Aussteifung. Rein netzförmig ausgesteifte Anschlußxylemtracheiden finden sich jedoch erst in der Sproßachse auf dem Niveau des sekundären Xylems. Dort sind sie vermehrt tangential ausgerichtet, während sie im Primordium längs zur Wurzel stehen.¹³

Noch vor dem Freibrechen erreicht die Spitze des Primordiums mit dem Verblässen des Wurzelhaubenbereichs die typische Färbbarkeit eines wachsenden Wurzelvegetationspunktes (**Abbildung 122**). Die Wurzelhaubenzellen sind dann noch immer nicht radial gestreckt; die Wurzelhaube ist insgesamt noch flach. Längere radiale Zellreihen zeigen die spitzwärts konzentrierte Aktivität des Dermokalyptrogens an: unter der weiterhin zwei- bis dreischichtigen Übergangshaube entwickelt sich eine mehrschichtige Folgehaube. Abgesehen von der unterschiedlichen Herkunft bilden Folgehaube und Übergangshaube einen einheitlichen Haubenkomplex. Das Periblem ist im Spitzenbereich noch zweischichtig und deutlich gegen das Dermokalyptrogen und das Plerom abgegrenzt: Der Wurzelvegetationspunkt ist noch

¹³ Teilweise läßt sich aufgrund der annähernd isodiametrischen Zellform die Ausrichtung der Tracheiden nur anhand des Verlaufs der Sekundärwandaussteifungen feststellen; diese verlaufen immer quer zur Längsachse der Zellen.

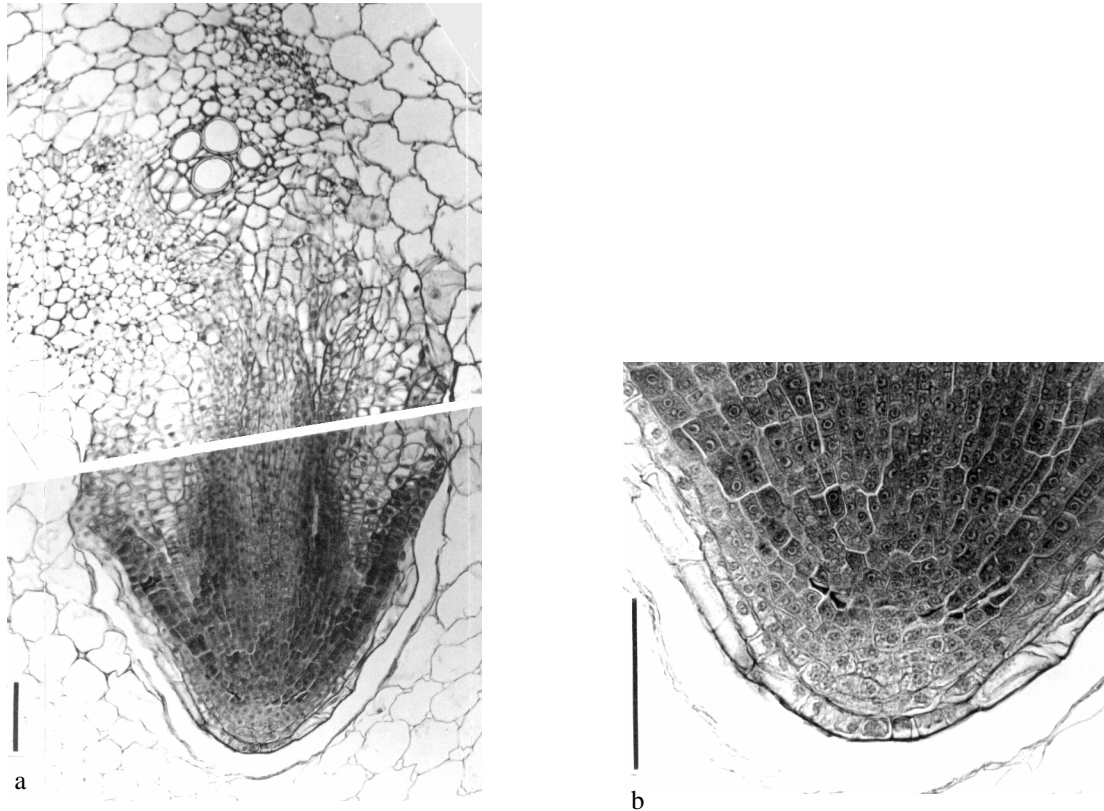


Abb. 122. Entwicklung der Wurzelhaube, Differenzierung des Xylems. • Darstellung der Transversalebene für den apikalen und für den basalen Bereich mittels zweier 30 μm auseinander liegender Schnitte. Der Haubenkomplex aus Übergangshaube und Folgehaube setzt sich durch die nachlassende Färbbarkeit deutlich vom Wurzelkörper ab. Fig. c auf Folgeseite, Protoderm und Folgehaube grau unterlegt. Das Kambium setzt sich vom Leitbündel in die Wurzel hinein fort. Die entsprechenden Teilungen sind mit Pfeilen markiert. iPh: inneres Phloem, äPh: äußeres Phloem, pXy: primäres Xylem, sXy: sekundäres Xylem, fKa: faszikuläres Kambium, Axy_{sp}: Anschlußxylem der Sproßachse, Axy_{sbw}: Anschlußxylem der sproßbürtigen Wurzel, Px Protoxylem

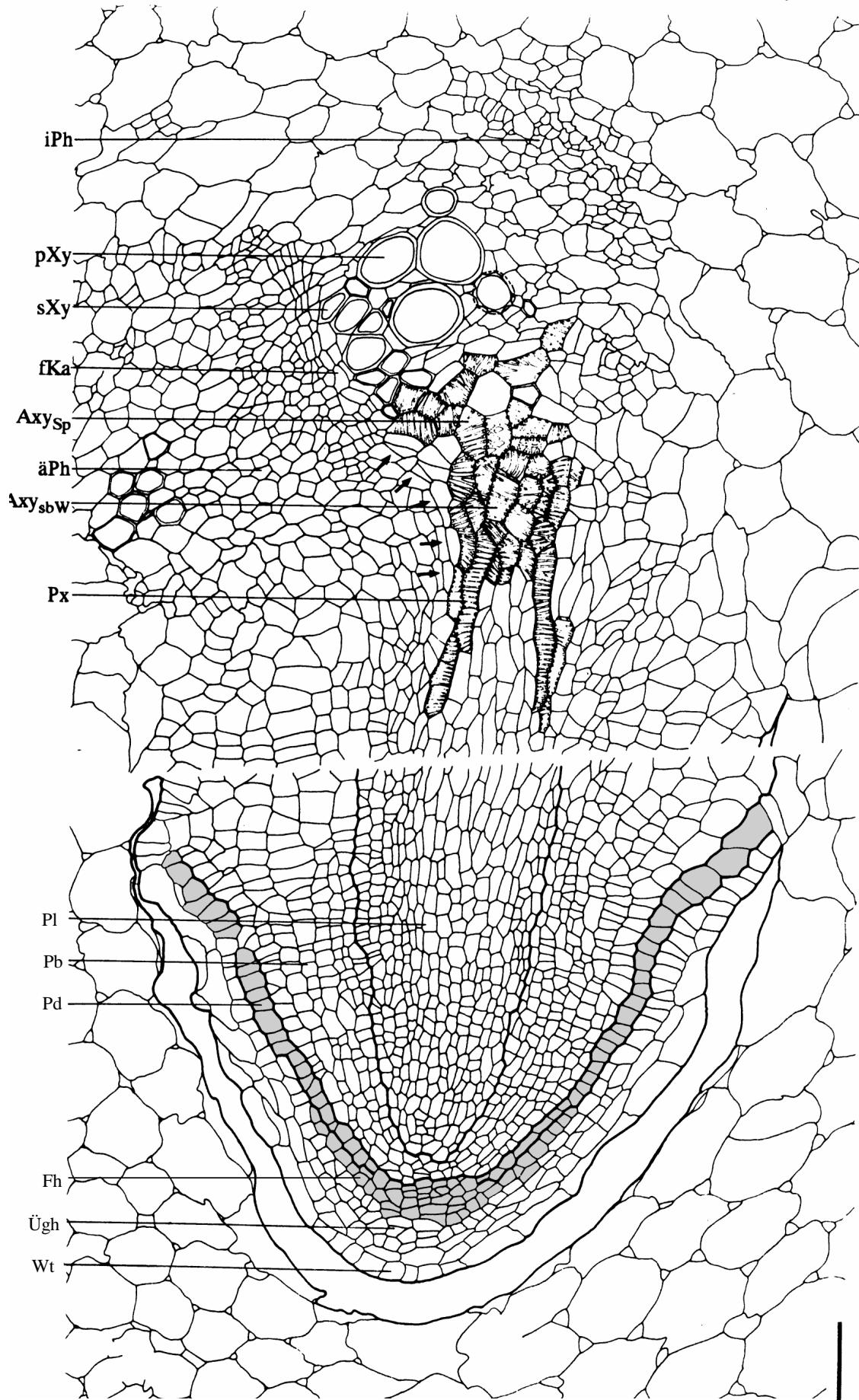


Abb. 122 c. Wurzelhaubenbildung, Bildung des Anschlußxylems

geschlossen. Die Wandlung zum offenen Typ wird auch bei den sproßbürtigen Wurzeln erst nach dem Freibrechen vollzogen.

Diskussion

1 Die Anlegung der Wurzel

Die Radikula ist eine Wurzel, die einen ganz bestimmten Platz im Bauplan der Pflanze einnimmt: Von wenigen Ausnahmen abgesehen,¹ erscheint sie immer und an einem ganz bestimmten Ort. Die Ausbildung der sekundären Wurzel ist dagegen sehr viel variabler, sieht man einmal von jenen sproßbürtigen Wurzeln ab, die im Rahmen einer primär homorrhizen Bewurzelung im Sinne GOEBELS (1930, S. 1145) und WEBERS (1936, S. 287)² entstehen. Von den sekundären Wurzeln der hier untersuchten Pflanzen sind allein die Grenzwurzeln derart fest in den Bauplan der Pflanze eingebunden.³ Sie erscheinen immer, am gleichen Ort und zur gleichen Zeit.⁴ Es wird immer nur ein Wirtel gebildet,⁵ folgende Wurzeln werden erst sehr viel später und auf andere Weise gebildet. Ungewöhnlich für sekundäre Wurzeln ist die Anlegung im meristematischen Substrat und die Unabhängigkeit der Anlegung von äußeren Faktoren. In diesem Punkt sind die Grenzwurzeln der Radikula direkt vergleichbar. Wie die Radikula werden sie in einem wachsenden Organ angelegt und können sich daher noch nach ihrer Anlegung symplastisch, zusammen mit ihrem Trägerorgan, in allen Richtungen des Raumes vergrößern. Durch diesen Merkmalskomplex heben sich die Grenzwurzeln so deutlich von den angrenzenden Seitenwurzeln und hypokotylbürtigen Wurzeln ab, daß sie als eigener Wurzeltyp geführt werden sollten. Das bedeutet umgekehrt jedoch auch, daß Wurzeln im Grenzbereich zwischen Hypokotyl und Radikula nicht automatisch auch Grenzwurzeln sind. Gerade die Einbeziehung der folgenden hypokotylbürtigen Wurzeln (vgl. WEBER 1936, S. 237) dürfte verantwortlich sein für die verbreitete Ablehnung oder Nichtbeachtung dieses Begriffes (s. STEFFEN 1952). Für die Einstufung einer Wurzel als Grenzwurzel ist maßgeblich, daß sie diese besondere Anlegung zeigt. Die genaue Position der Wurzeln, ob sie im Hypokotyl oder in der Primärwurzel stehen, ist demgegenüber nachrangig, auch wenn die

¹Die Keimwurzel fehlt bei *Stratiodes aloides* (BAUDE 1956), *Cuscuta epilinum* (KOCH, nach VON GUTTENBERG 1968), *Cuscuta europaea* und *Drosera spathulata* (HACCIUS & TROLL 1961). Gänzlich wurzellos sind Vertreter der Lemnaceen, der Orchidaceen und die Gattung *Ceratophyllum* und *Aldrovanda vesiculosa* (TROLL 1943, S. 2154)

²Das Wesen der primären Homorrhizie besteht nicht nur im Fehlen einer Radikula, sondern vor allem in der engen Bindung der Wurzelbildung an den Sproßvegetationspunkt.

³Damit soll nicht behauptet werden, daß sekundäre Wurzeln nicht auch an definierten Stellen einer Pflanze entstehen könnten, wie etwa die exogenen Wurzeln der Seitensprosse bei *Cardamine*, *Nasturtium* und anderen Cruciferen (HANSEN 1881), die Wurzeln an der Blattbasis von *Victoria regia* oder die große Gruppe der Knotenwurzler (WEBER 1936). Gerade bei der letzten Gruppe wird die Bewurzelung jedoch stark von äußeren Reizen beeinflusst und hebt sich schon dadurch deutlich von der Grenzwurzelbildung ab. Eingehendere entwicklungsgeschichtliche Studien zu dieser Thematik scheinen jedoch noch weitgehend zu fehlen.

⁴Das Ablastieren einzelner Grenzwurzeln von *Impatiens walleriana* kann als Ausnahmen dieser Regel angesehen werden und widerspricht nicht dieser Einschätzung.

⁵Bei manchen Arten können auch mehrere Wirtel angelegt werden: Bei *Impatiens noli-tangere* erscheinen immer zwei Wirtel (BRUNOTTE 1900), bei *I. pallida* deren drei (MEYERS & WALKERS 1931).

untersuchten Grenzwurzeln von *Tropaeolum majus* und *Impatiens walleriana* noch im Hypokotyl stehen.

2 Der Anlegungszeitpunkt

Eine Anlegung in einem vollmeristematischen Gewebe wird gewöhnlich nur der Radikula zugeschrieben und jenen sproßbürtigen Wurzeln, die im Rahmen der primären Homorrhizie entstehen. Eine solcherart frühe Anlegung findet sich, wie hier dargelegt, aber nicht nur bei den Grenzwurzeln, sondern auch bei den Seitenwurzeln von *Cucurbita maxima*. Für Seitenwurzeln ist eine solche frühe Anlegung ungewöhnlich,⁶ wird doch die Anlegung in weitgehend differenziertem Gewebe, noch hinter der Streckungs- und Wurzelhaarzone, als Charakteristikum dieses Wurzeltyps angesehen (TROLL 1973, S. 396; MCCULLY 1975, S. 106; HAGEMANN 1984, S. 263; KAUSMANN & SCHIEWER 1989, S. 358; SITTE 1991, S. 226). Die an der Seitenwurzelgenese von *Cucurbita maxima* beteiligten Zellen sind noch plasmadicht und so klein, so daß eine Remeristematisierung genauso entfällt wie die damit verbundenen Querteilungen (HAGEMANN 1959, S. 48, CASERO, CASIMIRO & LLORET 1996). Dennoch läßt sich die Anlegung der Wurzel noch vor Beginn der Formbildung erkennen, da das umliegende Gewebe in das Differenzierungsgefälle des Wurzelvegetationspunktes eingebunden bleibt und sich rasch zu differenzieren beginnt. Das vollmeristematische Substrat des Wurzelmeristems wird also ohne zwischengeschaltete Differenzierung in das Primordium überführt, und damit schließlich in das Meristem der neuen Wurzel. Eine solche Wurzelbildung kann daher nicht als regenerativer Prozeß aufgefaßt werden.⁷ Für die Grenzwurzeln verwundert eine derart frühe Anlegung weniger, werden doch bei verschiedenen *Impatiens*-Arten die Grenzwurzeln bereits im Embryo angelegt.⁸ Schließlich kann die Anlegung im vollmeristematischen Substrat auch zur Charakterisierung der Grenzwurzeln herangezogen werden. Gerade bei *Impatiens walleriana* aber ist das Substrat der Grenzwurzelbildung nicht mehr uneingeschränkt vollmeristematisch, was sich in der nachlassenden Färbbarkeit äußert. Wie aber *Geranium pratense* zeigt, kann selbst die Radikula erst dann sichtbar werden, wenn manche Gewebe des

⁶ *Cucurbita maxima* bildet hierin dennoch keinen Einzelfall; eine Seitenwurzelbildung im vollmeristematischen Bereich des Wurzelvegetationspunktes wird auch berichtet von *Typha glauca* (SEAGO & MARSH 1990), *Eichhornia crassipes* (ARNOLD 1940), *Pontederia cordata* (CHARLTON 1975), *Victoria trickeri* (CUTTER 1971) und *Fagopyrum sagittatum* (= *F. esculentum*) (JANCZEWSKI 1874, S. 219; O'DELL & FOARD 1969). Bei der letztgenannten Art werden die Seitenwurzeln bereits im Embryo angelegt.

⁷ Um eine Meristemfraktionierung wie im Sproßvegetationspunkt (JURZITZA 1987, S. 101 f, HAGEMANN 1984, S. 167) handelt es sich jedoch auch nicht, da das Wurzelmeristem durch diese Art der Seitenwurzelgenese keine Veränderung erfährt, insbesondere nicht kleiner wird.

⁸ Vor dem Hintergrund der Entwicklung von Grenzwurzeln noch innerhalb des Embryos bei verschiedenen *Impatiens*-Arten (vgl. S. 52) drängt sich eine alternative Bewertung der Embryogenese von *Coix lacrima-jobi* (YAMASHITA & UENO 1992) auf, wo ebenfalls noch im Embryo weitere Wurzeln angelegt werden. Aufgrund der vermeintlich geringen Unterschiede in der Anlegung der Wurzeln (die Prolepsis der ersten Wurzel wird nicht berücksichtigt) schließen die Autoren, es seien vier sproßbürtige Wurzeln, eine Radikula fehle deshalb. Hier scheinen vielmehr drei Grenzwurzeln vorzuliegen, die an der Radikula inserieren.

Embryos bereits deutlich vakuolisiert und damit halbmeristematisch sind: Im Hypokotyl, das mit Anlegung der Wurzel als solches ansprechbar wird, hat die primäre Histogenese⁹ bereits stattgefunden, wenn die Entwicklung der Radikula gerade sichtbar wird. Die Radikula wird also etwas später als das Hypokotyl angelegt. Bei den heteroblastischen Embryonen lassen sich aufgrund der wurzelähnlichen organfreien Muster die Anlegungszeitpunkte nicht so fein differenzieren. Es läßt sich jedoch festhalten, daß die Radikula zumindest nicht immer gleichzeitig mit dem tragenden Organ angelegt wird. Damit nähert sich die Radikula den Grenzwurzeln an, so daß keine unüberbrückbare Kluft zwischen den Anlegungen der Radikula und der sekundären Wurzeln existiert.

3 Die Herkunft der Wurzeln

Auch hinsichtlich ihrer Herkunft zeigen die sekundären Wurzeln eine erstaunliche Vielfalt, die weit über das hinausgeht, was den Ausführungen VAN TIEGHEM & DOULIOTS (1888) und den darauf aufbauenden Zusammenfassungen zu entnehmen ist. Der herrschenden Vorstellung von der Entstehung der sekundären Wurzeln genügt allein *Impatiens walleriana*. Nur bei dieser Art entstehen alle sekundären Wurzeln aus einer einzigen Gewebeschicht: Die Seitenwurzeln und die Grenzwurzeln entstehen aus dem Perikambium, die sproßbürtigen Wurzeln aus dem Perizykel. Die Endodermis wird im Zuge der Wurzelbildung verändert, aber nicht in die Wurzel aufgenommen und bildet somit eine Wurzeltasche. Die Beschränkung der Seitenwurzelbildung auf das Perikambium wird gewöhnlich mit dessen langhaltender meristematischer Potenz in Verbindung gebracht (CASERO, CASIMIRO & LLORET 1996), die sich ja auch in seiner Beteiligung am sekundären Dickenwachstum und seiner Fähigkeit zur Peridermbildung äußert (HAGEMANN 1984, S. 300). Allerdings greifen auch die Grenzwurzeln von *Impatiens walleriana* nicht über das Perikambium hinaus, obwohl die umliegenden Gewebe zum Zeitpunkt der Grenzwurzelbildung noch meristematisch sind und die Abgliederung der Endodermis gerade erst vollzogen ist. Sie erscheinen sogar deutlich meristematischer als das Perikambium zum Zeitpunkt der Seitenwurzelbildung. Die Beschränkung der Grenzwurzeln auf das Perikambium bei *Impatiens walleriana* kann deshalb keinesfalls mit einer Art „Sachzwang“ erklärt werden. Sie ist vielmehr als Eigenart der Wurzel zu werten.

Diese Herkunft der Wurzeln ist in der Tabelle als „Typ A“ bezeichnet: Alle Gewebe der Wurzel, nämlich Plerom, Periblem, und Protoderm gehen auf diese eine Schicht mütterlichen Gewebes zurück, sei es Perikambium oder Perizykel. Die Umhüllung der Wurzel, die Wurzeltasche, entsteht aus der Endodermis.

⁹ Unter primärer Histogenese ist die Aufgliederung des Meristems in die drei Gewebesysteme Plerom, Periblem und Protoderm zu verstehen. Die darauf folgende Differenzierung bis hin zu den spezialisierten Gewebeelementen wird dann als sekundäre Histogenese bezeichnet (HAGEMANN 1970, S. 300; 1984, S. 168). Die Histogenese beschreibt also die Differenzierung eines Körpers und nicht dessen Bildung, denn diese wird als primäre Morphogenese bezeichnet.

Tabelle: Herkunft der Primordien sekundärer Wurzeln, ihrer Histogene und Wurzelaschen.

Typ	Plerom	Periblem	Protoderm	Übergangshaube	Wurzelasche			
A	Pk/Pz			fehlt	En			
B	Pk/Pz				En			
C	Pk _i	Pk _ä			En			
D	Pk _i	Pk _ä	En		fehlt			
E	Pk _i	Pk _ä	En	Ripa ₁	fehlt			
F	Pk _i	Pk _m	Pk _ä	En	Ripa ₁	Ripa ₂	Ripa ₃₋₆	fehlt
G	Pk _i	drei folgende Gewebeschichten			fehlt			
H	ungeschichtetes Parenchymareal							
I	ungeschichtetes Markstrahlgewebe				fehlt (?)			

Typ A: Alle sekundären Wurzeln von *Impatiens walleriana*; Typ B: sproßbürtige Stecklingswurzeln von *Tropaeolum majus* und Seitenwurzeln von *Geranium pratense* in einschichtigem Perikambium; Typ C: Seitenwurzeln und hypokotylbürtige Wurzeln von *G. pratense*; Typ D: Seitenwurzeln von *T. majus* und Seitenwurzeln von *Cucurbita maxima* in dünnsten Wurzeln (mit drei Rindenparenchymschichten); Typ E: Seitenwurzeln von *C. maxima* in dünnen Wurzeln (mit vier Rindenparenchymschichten); Typ F: Seitenwurzeln von *C. maxima* in dicken Wurzeln (mit sieben Rindenparenchymschichten); Typ G: Grenzwurzeln von *T. majus*; Typ H: Sproßbürtige Stecklingswurzeln von *C. maxima*; Typ I: Markstrahlbürtige Wurzeln von *G. pratense*.

En: Endodermis; Pk: einschichtiges Perikambium; Pk_i, Pk_m, Pk_ä: innere, mittlere, äußere Perikambiumschicht; Pz: Perizykel; Ripa₁₋₆: erste bis sechste Rindenparenchymschicht von innen.

Ebenfalls auf eine einzige Schicht mütterlichen Gewebes gehen ansonsten nur die sproßbürtigen Stecklingswurzeln von *Tropaeolum majus* zurück und jene Seitenwurzeln von *Geranium pratense*, die in Wurzeln mit einschichtigem Perikambium entstehen, also Seitenwurzeln höherer Verzweigungsordnungen. Im Unterschied zu den sekundären Wurzeln von *Impatiens walleriana* bilden diese Wurzeln zusätzlich noch eine Übergangshaube, die sich ebenfalls aus dem Perikambium oder dem Perizykel entwickelt und werden deshalb als „Typ B“ geführt. Die anderen sekundären Wurzeln dieser beiden Arten beanspruchen größere Anteile des tragenden Gewebes.

Alle anderen Wurzeln müßten, der Literatur zufolge, zu den wenigen Ausnahmen der Wurzelbildung gezählt werden, sollen doch bei einem mehrschichtigen Perikambium alle Gewebe der Wurzel allein auf dessen äußere Schicht zurückgehen und die anschließenden Perikambiumschichten nur ein Anschlußstück für die Wurzel bilden (v. GUTTENBERG 1960, S. 36, 1968, S. 50). Ein solcher Modus war bei den untersuchten Wurzeln aber nicht zu entdecken. Alle Perikambiumschichten tragen gleichermaßen zum Aufbau des Primordiums bei, und die inneren Schichten können nicht nur Teile, sondern auch das komplette Plerom liefern. Zu sehen ist das bei *Geranium pratense* an den hypokotylbürtigen Wurzeln und an jenen Wurzeln, die in stärkeren Wurzeln mit zweischichtigem Perikambium entstehen (Typ C), sowie bei den Grenzwurzeln von *Tropaeolum majus* (Typ G). In diesen Fällen entstammen zwangsläufig auch die Initialen des Pleroms der inneren Perikambiumschicht. Auch bei einer Sichtweise, die sich allein auf die Herkunft der Plerominitialen konzentriert und nur von die-

sen produziert Material als Plerom akzeptiert,¹⁰ könnte man die Produkte der inneren Perikambiumschicht nicht als Anschlußstück von einer eigentlichen Wurzel abtrennen, da einer solchen Wurzel dann das Plerom fehlte. Da die Überprägung jedoch als wesentliches Moment der Wurzelbildung erkannt wurde, spricht nichts dagegen, auch solche Teile zum Plerom zu rechnen, die nicht von den Initialen abstammen, zumal diese erst spät überhaupt aktiv werden.¹¹ Wie sich aus der geringen Längenentwicklung der Wurzelhaube ablesen läßt, beginnen sie frühestens nach dem Freibrechen der Wurzel aus dem tragenden Organ als aktive Initialen zu fungieren.¹² Bis dahin ist die Teilungsaktivität annähernd gleichmäßig über die junge Wurzel verteilt, wobei die stärkste Streckung an der Basis stattfindet.

Wie bereits bei den Seitenwurzeln von *Geranium pratense* zu sehen ist, kann der gleiche Wurzeltyp auf verschieden viele Schichten des mütterlichen Gewebes zurückgehen. Hier erscheinen die Unterschiede der Wurzelentstehung noch nicht so gravierend, geht doch in beiden Fällen die Seitenwurzel ausschließlich auf das Perikambium zurück, das mal einschichtig, mal zweischichtig ist. Solche Unterschiede der Anlegung erhalten jedoch bei den Seitenwurzeln von *Cucurbita maxima* mehr Gewicht. Hier nämlich entsteht die Seitenwurzel nicht nur aus verschieden vielen Schichten eines Gewebetyps, sondern aus verschieden vielen Geweben. Schon in den dünnsten Wurzeln nimmt auch die Endodermis an der Wurzelbildung teil und bildet Übergangshaube, Protoderm und sogar Teile des Periblems. Mit steigendem Durchmesser der tragenden Wurzeln wird auch das Rindenparenchym in die Wurzelbildung einbezogen und nimmt mit immer mehr Schichten an der Wurzelbildung teil. Es bildet einen immer größeren Anteil der Wurzel, bis hin zu Teilen des Periblems (Typen D, E, und F). Hier scheint die Natur des Gewebes für die Wurzelbildung weitgehend ohne Belang. Da die Seitenwurzeln von *Cucurbita maxima* ohnehin in der Differenzierungszone entstehen, dürften die Unterschiede zwischen den beteiligten Geweben noch gering sein, sind sie doch mit Ausnahme der äußeren Rindenparenchymsschichten noch vollmeristematisch. Stärkeren Einfluß auf die Herkunft der Primordien hat vielmehr der zur Verfügung stehende Raum, so daß dort,

¹⁰ VAN TIEGHEM & DOULIOT gehen soweit, vom Plerom nur den Bereich der Initialen der Wurzel zuzurechnen: „la radicle, cest-à-dire l'épiderme, l'écorce et le sommet du cylindre central“ (1888, S. 19). Dieser Auffassung folgt scheinbar v. GUTTENBERG, wenn er ausführt, daß „die Seitenwurzelanlage als Ganzes nur einen Sockel für die austretende Wurzel“ bildet (1968, S. 52). Auch WETTSTEIN sieht nur die äußere Lage eines augenscheinlich als Plerom fungierenden Gewebes als Plerom an, denn der Rest des Gewebes sei „ohne Bedeutung für die weitere Vermehrung der Wurzelgewebe, da diese von den Scheitelzellen ausgeht“ (1905 S. 39). WETTSTEIN versagt zwar diesem Bereich die Wertung als Plerom, geht allerdings nicht soweit, ihn von der Wurzel abzugrenzen, da er ihn auch als Basis des Zentralzylinders bezeichnet.

¹¹ Als ein Anschlußstück könnte man den basalen Zuwachs ansehen, den das Kambium zu den Wurzelprimordien bei *Salix cordata* (CARLSON 1938) oder *Griselinia littoralis* (WHITE & LOVELL 1984) beisteuert. Bis zum Austreiben der Primordien, das erst mehrere Jahre nach der Anlegung erfolgen kann, nimmt der kambiale Zuwachs keine Wurzelstruktur an und bildet nur die Verbindung der Leitgewebe.

¹² Die teilungsaktiven Initialen sind tatsächlich zunächst im Scheitel der Gewebe zu suchen, denn ein Ruhezentrum (CLOWES 1958, 1959) bildet sich erst lange nach dem Durchbrechen der mütterlichen Rinde (BYRNE 1973; SEAGO 1973; MACLEOD & MCLACHLAN 1974; CLOWES 1976, MACLEOD 1977). Lediglich bei *Pistia* und *Eichhornia* (CLOWES 1958), sowie *Hydrocharis* (CLOWES 1985) soll sich ein Ruhezentrum noch innerhalb der tragenden Wurzel entwickeln; Seitenwurzeln von *Zea mays* können selten das Ruhezentrum schon innerhalb der mütterlichen Rinde bilden (CLOWES 1978).

wo mehr Substrat zur Verfügung steht, auch mehr Substrat in die Primordien aufgenommen wird. In dicken Wurzeln beteiligen sich mehr Schichten des mütterlichen Gewebes an der Wurzelbildung als in dünnen Wurzeln, so daß schließlich nur noch die äußere Rindenparenchym-schicht und die Rhizodermis nicht in das Primordium aufgenommen werden (Typ F).

Das Modell einer typischen Teilungsfolge, die zu einer frühen Differenzierung führt, versagt bei solchen Primordien mehrschichtiger Herkunft (s. u.) von vornherein, denn die einzelnen Gewebe des Primordiums können auf ganz unterschiedliche Weise entstehen. Für ein Gewebe oder dessen Initialen lassen sich weder eine bestimmte Herkunft noch eine bestimmte Teilungsfolge angeben; auch innerhalb einer Art differiert die Entwicklung stark, wie die Seitenwurzelgenese von *Cucurbita maxima* (Typ D bis F) erkennen läßt. Auch die Einbeziehung der mütterlichen Gewebegrenzen in die differenzierungsbedingte Gliederung des Primordiums ist unterschiedlich. So kann die Grenze zwischen den Perikambiumschichten als Grenze zwischen Plerom und Periblem übernommen werden (Typ A, B), oder auch keine Rolle bei Gliederung des Primordiums spielen. So laufen die primordialen Gewebegrenzen bei den Seitenwurzeln von *Cucurbita maxima* mitten durch die mütterlichen Gewebeschichten. Wollte man hier einer frühen Differenzierung das Wort reden, müßte jeweils ein eigener Gang der Differenzierung postuliert werden. Damit aber wäre der Modellcharakter einer solchen Annahme karikiert.

Das Plerom der Seitenwurzeln wird jedoch nie von der mütterlichen Rinde gebildet, womit sie sich deutlich von den exogenen oder phloeogenen sekundären Wurzeln¹³ abheben sollten, denn die Spitze solcher Wurzeln entsteht samt ihrer Initialen oberflächennah in der Rinde des tragenden Organs. Bei den hier untersuchten Wurzeln bleibt die Basis der Seitenwurzel in jedem Fall an der Peripherie des mütterlichen Zentralzylinders, nur greift das Primordium immer weiter aus. Aber auch von hier ist es bis zu einer exogenen Wurzel nicht mehr weit: Wenn auch die letzte Rindenparenchym-schicht und die Rhizodermis von der Wurzelbildung erfaßt würden, hätte die Wurzel die Oberfläche erreicht, ohne daß sich deren Basis nach außen bewegt hätte. Allein durch eine zunehmende Erstarkung wäre aus einer endogenen Wurzel ein exogene geworden (vgl. die Seitenwurzelbildung bei *Orobanche*, S. 181).

4 Substrat- und Musterbildung

4.1 Musterbildung bei einschichtiger Entstehung

Die so typische Teilungsfolge aufeinanderfolgender tangentialer Schichtspaltungen, die verschiedentlich bereits als Differenzierung der verschiedenen Gewebe gewertet wird (VAN TIEGHEM & DOULIOT 1888; SCHÜEPP 1926, S. 97; v. GUTTENBERG 1960, 1968), ist nur bei jenen Primordien zu sehen, die aus einer einzigen Schicht entstehen. Diese tangentialen Teilungen finden gewöhnlich fast gleichzeitig statt. Bei solchen fast synchron erfolgenden Teilungen werden die neuen Zellwände so angelegt, daß sie an den Radialwänden eng benachbart

¹³ Die Analyse dieser Wurzeln leidet jedoch unter der unklaren Abgrenzung von Zentralzylinder und Rinde.

stehen oder sich sogar direkt gegenüber stehen können (SINNOTT & BLOCH 1941).¹⁴ Die Grenzen zwischen den Schichten sind somit von Anfang an glatt und damit sehr auffallend, so daß das Primordium sofort gut gegliedert erscheint. In radialer Richtung bestehen diese Primordien, entsprechend ihrem einschichtigen Ausgangszustand, aus durchgehenden geraden Zellfamilien.

Nicht jedes Primordium einschichtiger Herkunft zeigt jedoch von Anfang an eine so auffällige Schichtung. Beispiele hierfür sind die Bildung der Grenzwurzeln und der sproßbürtigen Wurzeln von *Impatiens walleriana* und die Seitenwurzelbildung von *Daucus carota* (ESAU 1940). In diesen Primordien erfolgen die tangentialen Teilungen in größeren zeitlichen Abständen. Die periklinen Zellwände kommen auf verschiedenen Niveaus zu liegen, so daß sich nicht der Eindruck einer Gliederung ergibt. Solche Primordien sperren sich trotz einschichtiger Herkunft gegen die Vorstellung einer frühen Differenzierung. Folgerichtig beschreiben ESAU (1969, S. 374) und KAUSMANN & SCHIEWER (1989, S. 387) die Entwicklung der Seitenwurzel anhand der vielzitierten Primordiogenese von *Daucus carota* als Bildung eines meristematischen Gewebehöckers, der sich erst vor dem Durchbrechen der mütterlichen Rinde differenziert.

Eine erkennbare Schichtung wird bei den Grenzwurzeln von *Impatiens walleriana* erst im Verlauf des Wachstums erreicht, wenn die Primordien tangential gedehnt werden und die periklinen Wandkomplexe damit glatter werden. Bei den sproßbürtigen Wurzeln kann genauso wie bei den Seitenwurzeln von *Daucus carota* ein solches Wachstum nicht auftreten, da das tragende Organ zum Zeitpunkt der Primordiogenese sein primäres Dickenwachstum bereits abgeschlossen hat. Dennoch werden auch bei diesen Primordien die Gewebegrenzen im Laufe ihrer Entwicklung deutlich glatter. Verantwortlich hierfür mag der geringere Einfluß der einzelnen Zelle auf das Zellmuster des immer vielzelliger werdenden Primordiums sein, zur Glättung dürfte aber auch ein differentielles Wachstum der beteiligten Zellen beitragen.

4.2 Musterbildung bei mehrschichtiger Entstehung

Weniger glatte Wandkomplexe besitzen auch solche Primordien, die aus mehreren Schichten entstehen. Dort nämlich werden tangentiale Wandkomplexe auch von den Gewebegrenzen des tragenden Organs gebildet, die niemals so glatt sind wie die tangentialen Wandkomplexe einer synchron erfolgenden Schichtspaltung. Radial durchlaufende Zellfamilien kann es solchen Primordien nicht geben, nur eine Abfolge kleiner Zellfamilien oder Einzelzellen, entsprechend den in die Primordiogenese einbezogenen Gewebeschichten. Wie die Zellen der Gewebe selber fluchten sie nicht, sondern stoßen mit seitlichem Versatz aneinander. Diese Unterschiede verwischen aber bald, denn mit einsetzendem Wachstum werden auch die gezackten Wandkomplexe glatter, und die glatten Wandkomplexe werden durch die Wand-

¹⁴ Dieser Effekt tritt ausgeprägt auch bei der Bildung des Periderms auf, wie sie sich durch die synchronen periklinen Teilungen in der äußeren Schicht des Perikambiums der Abbildungen 37 bis 39 ankündigt. Hier haben sich fast ausschließlich sogenannte „Vierer-Kreuzungen“ gebildet, in denen sich – im Querschnitt – vier statt drei Wände in einem Punkt treffen.

brechung folgender Zellteilungen gezackter. Deshalb unterscheiden sich die Primordien trotz verschiedener Entstehungsweisen kaum noch, sobald sie zur Höckerform herangewachsen sind. Der Unterschied zwischen einschichtiger oder mehrschichtiger Entstehung drückt sich bald nur noch in der Art des seitlichen Anschlusses aus.

4.3 Der Einfluß des Wachstums auf die Musterbildung

Während des weiteren Wachstums können sich besondere Zellmuster entwickeln, die zwar wurzelähnlich sein können, sich aber allein durch das Wachstum und die besondere Formbildung erklären lassen.¹⁵ Mit wenigen Ausnahmen ist ein Wurzelprimordium mit seiner Grundfläche in ein nicht mitwachsendes Organ eingespannt; deshalb kann es anfangs nur in radialer Richtung wachsen.¹⁶ Die Teilungsebenen stehen in der für Meristeme typischen Weise senkrecht zur stärksten Wachstumsrichtung (HOFMEISTER 1867, S. 129), so daß schon aus diesem Grund die ersten Zellteilungen in tangentialer Richtung erfolgen. Mit der Vorwölbung des Primordiums vergrößert sich auch dessen Oberfläche, und die äußeren Zellschichten müssen ein stärkeres Flächenwachstum leisten. Die ehemals radialen Wandkomplexe divergieren deshalb zunehmend. Ein solches Zellmuster wird von HEYDEL & V. GUTTENBERG (1957, S. 63) als springbrunnenförmig oder fächerartig ausstrahlend bezeichnet, kurz auch als Fächerstadium (V. GUTTENBERG, 1968, S. 45).

Das künftige Plerom streckt sich in radialer Richtung sehr viel stärker als das Gewebe, das auf die äußere Zellschicht der ersten tangentialen Teilungsserie zurückgeht und normalerweise Periblem, Protoderm und Wurzelhaube liefert. Belegt dieser geringe radiale Zuwachs der Peripherie nicht doch eine vorhandene Differenzierung, wie es V. GUTTENBERG (1960, S. 37) zum Ausdruck bringt, wenn er der Pleromanlage das stärkste Wachstum zuschreibt?

Maßgeblich für die Beurteilung des Wachstums ist allerdings die Veränderung der Volumina, nicht der Länge oder der Fläche. Da die Peripherie während der Vorwölbung des Primordiums ein zunehmendes Oberflächenwachstum leisten muß, geht das radiale Wachstum entsprechend zurück. Über die wahren Volumenverhältnisse täuscht man sich leicht, wie **Abb. 123** zeigt.

Und so illustriert V. GUTTENBERG seine oben genannte Aussage mit schematischen Darstellungen, die gerade das Gegenteil dessen darstellen. In seinen Abbildungen ist der Komplex aus Periblem, Protoderm und Wurzelhaube deutlich größer als das Plerom, zunächst ist er dreimal, dann sechsmal so groß. Schon wenn beide Anteile nur das gleiche Volumen hät-

¹⁵ Seitenwurzeln von *Cucurbita pepo*, die in dicken Wurzeln entstehen und markstrahlbürtige Wurzeln von *Geranium pratense* erreichen ihre Form bereits durch die entsprechende Einbeziehung größerer Bereiche mütterlichen Gewebes. Hier gibt das Zellmuster nur die Konfiguration des mütterlichen Gewebes wieder.

¹⁶ Die Grenzwurzeln und die Seitenwurzeln von *Cucurbita pepo* entstehen in einem wachsenden Organ und können sich deshalb durch symplastisches Wachstum auch in der Medianebene vergrößern; bei den sproßbürtigen Wurzeln von *Cucurbita pepo* ist das seitlich anschließende Parenchym so weich, daß das Primordium auch in die Breite wachsen kann.

ten, dürfte in einem halbkugeligen¹⁷ Primordium die Peripherie das Plerom nur als äußerst dünne Schicht umgeben; ihre Schichtdicke betrüge lediglich ein Achtel des Pleromdurchmessers.¹⁸ Bei einem Primordiumdurchmesser von 100 μm dürfte die Schichtdicke des peripheren Gewebekomplexes lediglich 10 μm betragen.

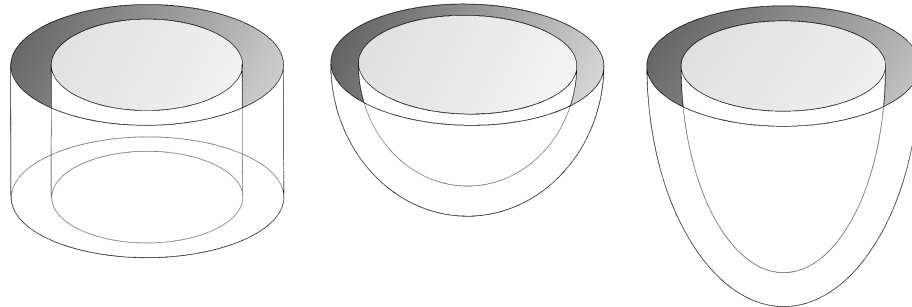


Abb. 123. Volumenverhältnisse verschiedener Formen. Zylinder, Halbkugel und Rotationsparaboloid. Der innere Anteil der Figuren, dessen Grundfläche jeweils grau unterlegt ist, besitzt in allen drei Formen die Hälfte des Gesamtvolumens.

Diese Schichtdicke wird jedoch bereits mit den ersten tangentialen Teilungen überschritten, und bis sich das Primordium zu differenzieren beginnt, haben die peripheren Anteile das sechs- bis zehnfache Volumen des künftigen Pleroms.¹⁹ Der periphere Teil des Primordiums zeigt also ein viel stärkeres Wachstum als der innere Bereich. Hierfür muß jedoch keine besondere Differenzierung angenommen werden, wenn man sich das besondere Wachstums des Wurzelprimordiums vor Augen hält: Anfangs ist das Primordium flach, und so führt eine gleichmäßige Volumenzunahme auch zu einem annähernd gleichem radialen Wachstum; mitunter wächst sogar die äußere Schicht schneller als die innere. Damit wird eine Schichtdicke erreicht, die im Laufe des weiteren Wachstums nicht mehr vermindert wird. Die Anzahl der Schichten kann selbstverständlich nicht mehr verringert werden, und auch die Schichtdicke bleibt einigermaßen konstant, sind doch die isodiametrischen Zellen charakteristisch für das Meristem. Mit der weiteren Vorwölbung des Primordiums nimmt das Oberflächenwachstum in der Peripherie immer mehr zu, so daß das radiale oder nun antikline Wachstum der Peripherie immer weiter zurückgeht, bis sich schließlich die Wachstumskapazität in der reinen Oberflächenvergrößerung erschöpft. Da die Schichtdicke nicht vermindert werden kann, das Gewebe dem radialen Wachstum der inneren Bereiche aber folgen muß, übersteigt schließlich das Volumenwachstum der Peripherie das des Kerns bei weitem. Diese unterschiedliche Volumenzunahme ist bereits aus Gründen der Wachstumsharmonie erforderlich.

¹⁷ Eine solche Form wird hier nur der Einfachheit halber angenommen. Auch wenn die Primordien tatsächlich eher parabolisch sind und zudem nicht rotationssymmetrisch, ändert dies nichts am Prinzip der Überlegung.

¹⁸ Sollen beide Anteile des Primordiums gleich groß sein, müssen sich der Durchmesser des Primordiums zu dem des späteren Pleroms wie die Kubikwurzeln aus 1 und aus 2 verhalten (das Volumen nimmt mit der dritten Potenz des Radius zu) und das entspricht 1 zu 1,26.

¹⁹ Diese Angaben gelten für die grob vereinfachte Annahme, daß die Primordien und die Gewebe die Form von Rotationsparaboloiden oder Halbkugeln haben. Zumindest in der Tendenz können die Größenverhältnisse auch für die tatsächlichen Formen gelten.

Damit braucht auch das Muster des jungen Primordiums nicht als Folge einer inneren Differenzierung angesehen werden, zumal es für eine solche Differenzierung keine weiteren Anzeichen gibt. Die Annahme einer frühen Differenzierung beruht nämlich nicht auf unmittelbarer Beobachtung, sondern spiegelt nur eine Modellvorstellung der Primordiogenese wider.

Gegen eine frühe Differenzierung spricht zudem das Verschwinden der anfänglichen periklinen Schichtung bei den sproßbürtigen Wurzeln von *Tropaeolum majus*. Auf deren Anlegung folgt eine längere Phase des Volumenwachstums, in der das Zellmuster des Primordiums jegliche Ähnlichkeit mit dem einer Wurzel verliert. Aus unserer Sicht ist das verständlich, denn mit zunehmender Größe wird der Einfluß der äußeren Form auf das Zellmuster immer geringer (vgl. COOKE & LU 1992, HACCUS 1953). Zudem werden diese Primordien zunächst nicht höckerförmig, sondern annähernd zylindrisch. Einen solchen Verlust der primären Gliederung und der davon abgesetzten Neubildung eines Scheitelmusters beschreibt auch v. GUTTENBERG (1968, S. 44 f.) bei der Seitenwurzelbildung von *Allium giganteum*, ohne jedoch die Vorstellung einer frühen Differenzierung in Frage zu stellen. Schon WETTSTEIN (1905, S. 61) hat jedoch zwischen einer „Gliederung in die drei Scheitelzelllagen“ und einer „Differenzierung der einzelnen Regionen des Scheitels“ unterschieden. Auch BUVAT (1944) und FOSTER (1949) erkennen ein Wachstum des Primordiums vor dessen Differenzierung.

4.4 Zur Aussagekraft der frühen Musterbildung

Überhaupt scheint das Teilungsmuster für die Entstehung und erste Vergrößerung der Primordien von untergeordneter Bedeutung zu sein, eine Meinung, die bereits HOFMEISTER (1867, S. 129) und SACHS (1879, S. 196) vertraten.

Die frühe Formbildung kann sogar gänzlich ohne Zellteilungen stattfinden. Wenn in einer Wurzel mittels Kolchizin die Zellteilungen unterdrückt werden, können sich allein durch die Streckung der beteiligten Zellen höckerförmige Seitenwurzelprimordien bilden, die sich in ihrer Form nicht von denen normaler Entwicklung unterscheiden (FOARD, HABER & FISHMAN 1965). Nach Entfernung des Kolchizins entwickeln sich solche Primordien, zunächst unter unregelmäßigen Teilungen, zu normalen Seitenwurzeln. Auch bei Blättern kann Wachstum und Formbildung ohne Zellteilungen beginnen, wie entsprechende Untersuchungen an γ -bestrahlten Blattprimordien zeigen (HABER 1962, HABER & FOARD 1963).²⁰

Daß das Zellmuster des jungen Primordiums, auch wenn es wurzelähnlich ist, nicht durch den Einfluß besonderer Wurzel-Histogene zustande kommt, läßt sich auch daran erkennen, daß solche Muster nicht auf die Wurzeln beschränkt sind. So zeigen auch die Knöllchen von *Pisum sativum*, während sie die Form eines Wurzelprimordiums annehmen, ein Zellmuster,

²⁰ Formbildung ohne Zellteilungen findet auch ohne experimentelle Eingriffe statt, wie die Caulerpales als Vertreter der Grünalgen zeigen (HAGEMANN 1984, S. 5 ff, 1992a; KAPLAN & HAGEMANN 1991, 1992). Obwohl sie im Inneren keine gliedernden Zellwände besitzen, erreichen sie einen hohen Grad der morphologischen Ausgestaltung; durch den Auftrieb unter Wasser müssen sie allerdings auch kein Eigengewicht tragen.

das dem eines Seitenwurzelprimordiums ähnelt (BOND 1948, dortige Abb. 10). Wenn auch der spätere anatomische Bau manche Anklänge an den der Wurzeln zeigt (vgl. v. GUTTENBERG 1968, S. 401 ff), sind Knöllchen und Seitenwurzeln ganz unterschiedliche Gebilde (vgl. TORREY 1986, S. 51). In gleicher Weise ähneln sich die Zellmuster der Primordien von Seitenwurzeln und Wurzelsprossen bei *Convolvulus arvensis* (BONNETT & TORREY 1966). Beide Organe werden in einem einschichtigen Perikambium angelegt und haben zunächst die gleiche Form und Größe – und in den Zellmustern lassen sich keine Unterschiede erkennen.

4.5 Die histogenfreie Musterbildung

Sehr viel besser als durch eine frühe Differenzierung läßt sich die Primordiogenese beschreiben, wenn man nach der Anlegung der Primordien zunächst eine Phase des Wachstums annimmt, in der das Primordium in sich noch undifferenziert ist, seine Zellen in der für Meristeme typischen Weise gleichartig sind und auch die gleiche Entwicklungspotenz besitzen (TROLL 1973, S. 656). Dieses Wachstum dient zur Bereitstellung eines Substrates, auf dessen Grundlage dann zu einem späteren Zeitpunkt die Differenzierung in die verschiedenen Gewebe stattfindet. Es ist um so ausgeprägter, je kleiner der zur Wurzelbildung herangezogene Bereich des tragenden Gewebes ist. Hierbei können in Abhängigkeit von der Formbildung besondere Zellmuster entstehen, die durchaus wurzelähnlich sein können. Diese Art der frühen Musterbildung ohne den Einfluß von Histogenen läßt sich am besten als histogenfreie Musterbildung bezeichnen. Wie auch bei der organfreien Musterbildung im Embryo sind diese Muster Folge des Wachstums und der Formbildung. Organfrei wie im Embryo ist diese Musterbildung wohl nicht, denn genauso wie ein Blattprimordium auch ohne Vorliegen einer inneren Gliederung als solches angesprochen werden kann, dürfte der Meristemhöcker von Anfang an Wurzel sein.²¹ Die Bildung des Meristemhöckers ist damit der Beginn der Morphogenese der Wurzel, aber noch nicht deren Histogenese. Wie auch bei der Entstehung der anderen Grundorgane läuft die Morphogenese stets der Histogenese voraus.

4.6 Der Beginn der Radikulagenese

Bei der Radikula jedoch ist das erste Anzeichen ihrer Bildung das Auftreten differenzierungsbedingter Zellmuster. Sie zeigen sicher den Beginn der Histogenese an, denn die Bildung jener bogenförmigen Zellreihen, die den Vegetationspunkt der Wurzel aufbauen, ist in dem umfangreichen Substrat des homoblastischen Embryos von *Geranium pratense* ein auffälliger und gut beobachtbarer Vorgang. Er ist auch nicht mit einem nennenswerten Wachstum oder einer Veränderung der äußeren Form verbunden, so daß eine organfreie Musterbildung ausgeschlossen werden kann. Wertet man diesen sichtbaren Vorgang auch als Beginn der Radikulabildung, dann fehlte der Radikula eine primäre Morphogenese. Eine solche Bereitstellung meristematischen Substrates ist bei der Bildung der Radikula jedoch schon aus prinzipiellen

²¹ Allerdings glauben DORE & WILLIAMS (1956) durch statistische Auswertung für *Armoracia rusticana* undeterminierte Primordien nachgewiesen zu haben, die sich zu Wurzel oder Sproß entwickeln können.

Überlegung heraus nicht sichtbar: So ist das Gewebe des Embryos von vornherein meristematisch, womit sich eine Remeristematisierung erübrigt. Da der Embryo insgesamt heranwächst, kann die Wurzelbildung auch nicht am Auftreten lokaler Teilungen erkannt werden; genausowenig sind bei dem vorliegenden allseitigen Wachstum bestimmte Teilungsmuster zu erwarten, wie sie bei den Primordien sekundärer Wurzeln vorkommen. Damit stellt sich die Frage, ob die Bildung der Radikula wirklich ohne primäre Morphogenese auskommt, oder ob sie stattfindet, aber schlicht nicht zu entdecken ist. Tatsächlich könnte die Bildung der Radikula ohne eine primäre Morphogenese auskommen, da ja der wesentliche Vorgang bei der Bildung einer Wurzel die Überprägung ist. Vorangehende Wachstumsprozesse, wie sie bei den sekundären Wurzeln zu beobachten sind, zielen allein auf die Bildung eines genügend großen meristematischen Substrates ab, Differenzierungsprozesse sind damit nicht verbunden. Eine Radikula aber fände am Ort ihrer Anlegung auch ohne vorangehende primäre Morphogenese genügend Substrat zu einer direkten Überprägung vor. Organfreies Wachstum wäre für eine solche Wurzelbildung nicht nötig. Ginge der Histogenese aber dennoch eine primäre Morphogenese voraus, wäre sie durch das allgemeine Wachstum des Embryos vollständig kaschiert. Letztlich läßt sich deshalb nicht entscheiden, ab wann der Embryo eine Keimwurzel besitzt. Legt man die Maßstäbe der Bildung sekundärer Wurzeln an, könnte die Wurzel deutlich früher existieren als es die Histogenese anzeigt, dann aber nur als undifferenzierte Wurzelanlage, einem Wurzelprimordium vergleichbar. Da eine solche Annahme aber derzeit nicht nachprüfbar ist, gehen wir im folgenden davon aus, daß die Anlegung der Radikula erst mit der primären Histogenese beginnt. Gestützt wird diese Annahme durch die Beobachtung, daß auch bei manchen sekundären Wurzeln das histogenfreie Wachstum fehlt oder nur gering ausgeprägt ist.

4.7 Substratbildung ohne Wachstum

Schließlich kann der Meristemhöcker des Wurzelprimordiums nicht nur durch histogenfreies Wachstum aufgebaut werden, sondern kann auch bereits aus der Anlegung resultieren; beide Prozesse können hierzu unterschiedlich stark beitragen. Der Anteil des histogenfreien Wachstums an der Entwicklung des Primordiums ist um so geringer, je größer das zur Wurzelbildung herangezogene Gewebeareal ist. So fehlt das histogenfreie Wachstum bei den markstrahlbürtigen Wurzeln von *Geranium pratense*, denn hier wird direkt ein ausreichend großes Areal einbezogen. Dennoch entsteht das wurzeltypische Muster nicht unmittelbar, denn der primären Histogenese geht mit der Remeristematisierung auch die Verkleinerung der beteiligten Zellen voraus. Wachstum²² oder Bildung einer äußeren Form spielen bei dieser Musterbildung keine Rolle: die Teilungen erfolgen ohne besondere Orientierung, so daß zunächst ein unregelmäßiges Muster entsteht. Das Zellmuster des Primordiums zu Beginn der primären Histogenese ist allein von der Remeristematisierung bestimmt und hat keine Ähnlichkeit mit

²² Als Wachstum ist hier nur eine Volumenzunahme des Primordiums zu verstehen. Die Vermehrung von Protoplasma und Zellwandsubstanz, die gleichfalls als Wachstum angesehen werden kann (Esau 1969, S. 49), bleibt hier unberücksichtigt.

dem einer Wurzel. In solchen Mustern wird die differenzierungsbedingte Umgestaltung des Zellmusters deutlich. Auch bei den sproßbürtigen Wurzeln von *Cucurbita maxima* wird ein großes Areal zur Wurzelbildung herangezogen. Da die beteiligten Zellen besonders groß sind, ist die Remeristematisierung und die Verkleinerung hier sehr viel ausgeprägter. Auch hier führt die histogenfreie Musterbildung aufgrund des fehlenden Wachstums nur zu einem unregelmäßigen Zellmuster, das keine Ähnlichkeit mit dem einer Wurzel hat.

Eine histogenfreie Musterbildung, die trotz geringen Wachstums zu einem wurzelähnlichen Muster führt, findet sich bei jenen Seitenwurzeln von *Cucurbita maxima*, die in starken Wurzeln entstehen (Typ F) und auf bis zu zehn Schichten mütterlichen Gewebes zurückgehen. Hier wird das Zellmuster des Primordiums allerdings wesentlich vom Zellmuster des tragenden Gewebes beeinflusst: Das mütterliche Gewebe besitzt eine so ausgeprägte Schichtung, daß allein durch eine geringe Vorwölbung ein wurzelähnliches Muster entsteht. Bereits bei der Anlegung ähnelt das Zellmuster dem eines Primordiums, dessen Substrat aus tangentialen Schichtverdoppelungen herrührt. Die vielschichtige Entstehung äußert sich jedoch im seitlichen Anschluß und in der undeutlichen bis fehlenden Reihung des Pleroms, das bei Primordien ein- oder zweischichtiger Herkunft aus durchgehenden radialen Zellfamilien besteht.

4.8 Größe der Primordien

Gleich ob durch histogenfreies Wachstums oder Anlegung erreichen die Primordien der verschiedenen Wurzeltypen bis zum Beginn der primären Differenzierung ganz unterschiedliche und charakteristische Größen. Sollte mit dem histogenfreien Wachstum nur eine zur Differenzierung notwendige Größe erreicht werden, wären damit nicht die Größenunterschiede der einzelnen Primordiumstypen erklärbar. Hier verdient die spezielle Wachstumsdynamik des Wurzelprimordiums Beachtung: Im Gegensatz zu den Bildungen des Sproßvegetationspunktes steht bei der Wurzelbildung die Substratmenge mit der Größe des ausgewachsenen Organs in unmittelbarem Zusammenhang, denn starke Wurzeln erfordern große Primordien. Schon mit der Anlegung wird der Durchmesser der entstehenden Wurzeln festgelegt, da das Primordium mit seiner Grundfläche fest in das tragende Organ eingespannt ist. Verdrängendes Wachstum ist hier nur in Ausnahmefällen wie den sproßbürtigen Wurzeln von *Cucurbita maxima* möglich. Symplastisches Wachstum, durch das sich die Wurzel auch noch nach ihrer Anlegung vergrößern könnte, ist auf solche Wurzeln beschränkt, die in wachsenden Organen angelegt werden. Neben den Grenzwurzeln und den Seitenwurzeln von *Cucurbita maxima* sind das natürlich die Keimwurzeln • und diese Wurzelanlagen sind auch ungewöhnlich klein. Bei allen anderen Wurzeln müssen die Primordien die notwendige Größe noch vor Beginn der Differenzierung erreichen, denn nach Festlegung der Gewebegrenzen wird auch eine Einbeziehung weiteren seitlichen Materials den maßgeblichen Pleromdurchmesser nicht mehr vergrößern.²³ Große Primordien werden durch ein lang anhaltendes histogenfreies Wachstum

²³ Denkbar wäre ein weiteres Ausgreifen der tangentialen Teilungen in bislang unbeteiligtes Perikambiumgewebe, so daß die inneren Tochterzellen durch antiklines Wachstum, dem sich die angrenzenden Pleromzellen

erreicht oder durch eine umfassende Einbeziehung tragenden Gewebes. Ein wurzelähnliches Muster ist hier kaum zu erwarten. Entweder verschwindet ein primäres wurzelähnliches Muster während des langandauernden histogenfreien Wachstums, oder das Primordium spiegelt noch das Muster des tragenden Gewebes wider. Nur wenn das tragende Gewebe wie bei den Seitenwurzeln von *Cucurbita maxima* gewissermaßen zufällig in seiner Struktur einem Primordium ähnelt und das histogenfreie Wachstum gering bleibt, liegt zu Beginn der Histogenese auch in solch großen Primordien ein wurzelähnliches Muster vor.

4.9 Zur histogenfreien Musterbildung im Embryo

Auch im Embryo bilden sich Zellmuster, ohne daß hierfür tätige Histogene verantwortlich wären. Da diese Muster noch vor der kormischen Durchgliederung des Embryos auftreten, können sie sogar weitergehend als organfreie Muster (SIEGERT 1989, BECKER & SIEGERT, in Vorber.) bezeichnet werden. Da die Anlegung der Radikula erst anhand der Ausbildung ihres typischen Zellmusters erkannt werden kann, ist auch hier die Unterscheidung von organfreier und differenzierungsbedingter Musterbildung wichtig. In einem homoblastischen Embryo wie ihn *Geranium pratense* besitzt, lassen sich aufgrund seiner umfangreichen Substratbildung die beiden Musterbildungen verhältnismäßig gut voneinander abgrenzen. So bilden sich bereits im keulenförmigen Embryo längsgestreckte Zellen • ein Vorgang, der an die Bildung des Pleroms erinnert. Im weiteren Verlauf des Wachstums verschwindet dieses Muster jedoch wieder. Die tatsächliche Bildung des Pleroms geschieht viel später, erst nach Anlegung der Cotyledonen, und ist von jener auffälligen Differenzierung des Plasmagehaltes begleitet, wie sie auch bei der Histogenese sekundärer Wurzeln zu beobachten ist. Weiterhin erscheinen bald nach Erreichen des Keulenstadiums unterhalb des Embryoköpfchens Längsreihen, die an das Muster einer Kolumella erinnern.²⁴ Ihre Entstehung spiegelt aber nur das beginnende Längswachstum in diesem Bereich wieder und leitet die Bildung des Suspensormeristems ein. Bei dem Embryo von *Geranium pratense* lassen sich diese Strukturen ohne weiteres als organfreie Musterbildung ansprechen, da sie nicht in die Bildung der entsprechenden Gewebe münden und aufgrund des langanhaltenden organfreien Wachstums wieder verwischen.

Mit dieser Art der Musterbildung weicht der Embryo von *Geranium pratense* deutlich von einem als typisch erachteten Embryo ab, wie er durch *Capsella* oder *Nicotiana* repräsentiert wird. In solchen Embryonen bleibt das Muster der ersten Teilungen durch die gesamte Entwicklung hindurch erhalten. Damit wird die Zelldeszendenz durchschaubar (HAGEMANN 1978, S. 40), und die Gewebe können auf die ersten Teilungen zurückgeführt werden, worauf auch die bekannten embryologischen Systeme beruhen (SCHNARF 1929, SOUÈGES 1948, JOHANSEN 1950, YAMAZAKI 1982, vgl. auch NATESH & RAU 1984). Wie auch bei den Primor-

des Primordiums anschließen müßten, die Plerombasis aufwölbt und so das Plerom verbreiterten. Ein solcher Vorgang wurde jedoch nicht beobachtet. Daß er prinzipiell möglich ist, zeigt das sekundäre Dickenwachstum, das mit einer entsprechenden Wachstumsverteilung arbeitet.

²⁴ Das Auftreten solcher Zellreihen wird häufig als Beginn der Haubenbildung angesehen (z. B. YAMASHITA 1991, vgl. aber BECKER & SIEGERT, in Vorber.)

dien der sekundären Wurzeln werden die ersten Teilungen gewöhnlich mit der Differenzierung der Gewebe, der primären Histogenese, gleichgesetzt; eine Ansicht mit langer Tradition (vgl. HANSTEIN 1870, S. 8, CRÉTÉ 1963, S. 174).

Dem gegenüber stehen Befunde, daß in globulären Embryonen noch keine Differenzierung auf zellulärer Basis festzustellen ist (SCHULZ & JENSEN 1968, JENSEN 1976, SIMONCOLI 1974, RONDET 1958, 1961, 1962).²⁵ Lediglich bei Embryonen mit sehr lange dauerndem globulären Stadium (MILLER & WETMORE 1945, HAGEMANN 1959) oder verzögerter Bildung der Cotyledonen (KAPLAN 1969) läßt sich eine Histogenese noch vor Ausgliederung der Cotyledonen feststellen. Die besonderen Zellmuster der globulären Embryonen spiegeln also keine frühe Differenzierung wider, sondern sind als organfreie Musterbildung zu werten. Damit sind auch in den heteroblastischen Embryonen die gleichen Prinzipien der Musterbildung zu verzeichnen, die in dem homoblastischen Embryo von *Geranium pratense* erkennbar sind und auch in den Primordien sekundärer Wurzeln: Zunächst wird ein meristematisches Substrat gebildet, das für die Differenzierung eine bestimmte Größe erreichen muß (JENSEN 1974, HAGEMANN 1959, S. 56, 1986). Dabei bilden sich Muster, die allein die Formbildung widerspiegeln. Wenn die Form des Primordiums oder der Embryobasis der einer Wurzelspitze gleicht, werden diese Muster auch dem Zellmuster einer Wurzel ähnlich sein, ohne daß sich darin bereits die Anlegung der Wurzel oder einzelner Gewebe ausdrückte. Die konische bis parabolische Form der Basis des definitiven Embryos erklärt sich bereits aus der fast plötzlichen Erstarkung des definitiven Embryos im Kontaktbereich zum nicht mitwachsenden Suspensor. Durch die Erstarkung des definitiven Embryos entfernen sich die Längswände der Zellen voneinander • und zwar im oberen Bereich stärker als im unteren, dem Suspensor zugewandten Bereich. Hierdurch entstehen Zellreihen, die die äußere Form nachzeichnen und divergierend bis bogenförmig verlaufen, ohne daß hierfür die Differenzierung einer Wurzel den Anstoß geben müßte. Diese Veränderungen des Zellmusters sind als organfreie Musterbildung erklärbar. So können auch Gebilde ganz anderer Natur eine Form annehmen, die an einen heteroblastischen Gesamtembryo erinnert, wie etwa manche Haare, Antheridien oder Brutknospen. Und auch diese zeigen ein wurzel- oder embryoähnliches Zellmuster (vgl. SACHS 1878, S. 71f).

Wenn die Histogenese schon bei geringen Substratmengen erfolgt, geht ein solches organfrei gebildetes Muster ohne Bruch in ein differenzierungsbedingtes Muster über. Daher kann im heteroblastischen Embryo, genauso wie in den schwächtigen Primordien, der Wechsel der Musterbildungen kaum erkannt werden und erschließt sich nur aus dem Vergleich. Da aber

²⁵ Verschiedentlich wird von Veränderungen der späteren Initialen am künftigen Sproßvegetationspunkt (RONDET 1958, 1961, 1962; MESTRE & GUIGNARD 1967; KAPLAN 1969, PRITCHARD 1964, RAMJI 1975, 1976) oder Wurzelvegetationspunkt (MESTRE & GUIGNARD 1967; RONDET 1958, 1961, 1962) berichtet. Solche Veränderungen werden mit der Bildung eines Ruhezentrums oder auch • beim künftigen Sproßmeristem • mit dem ersten Plastochron (KAPLAN 1969, 1995*) in Verbindung gebracht. Auf die frühe Histogenese können sie sich nicht auswirken, da diese durch Überprägung vorhandenen Materials vonstatten geht. Von etwaigen Initialen geht in diesen Stadien weder ein erkennbarer Differenzierungsgradient aus, noch liefern sie während der frühen Embryogenese in nennenswertem Umfang Substrat für eine Differenzierung.

* Plenarvortrag während des 12. Symposiums Morphologie, Anatomie, Systematik in Mainz: Basic concepts in plant embryogenesis: contributions to a synthesis with plant molecular genetics.

gerade die Entstehung des differenzierungsbedingten Musters die Anlegung der Radikula offenbar werden läßt, läßt sich der tatsächliche Entwicklungsbeginn der Radikula in solchen heteroblastischen Embryonen kaum verfolgen. Ein heteroblastischer Embryo ist daher ein denkbar ungeeignetes Objekt für die Beobachtung der Radikulagenese.

Erwartungsgemäß entwickeln Substrate, die nicht die Form einer Wurzelspitze haben, während des organfreien Wachstums auch kein wurzelähnliches Muster. Das gilt für Primordien sekundärer Wurzeln genauso wie für Anlagen der Keimwurzel. So wird das Zellmuster im Bereich der Wurzelanlage bei keulenförmigen Embryonen²⁶ im Laufe des Wachstums zunehmend unregelmäßiger: Der homoblastische Embryo von *Geranium pratense* besitzt eine breiten Übergang zwischen dem Suspensor und dem definitivem Embryo, dem Ort der Wurzelbildung. Das Dickenwachstum des Suspendors hält lange Zeit mit dem des definitiven Embryos Schritt, so daß die Wurzelanlage lange zylindrisch bleibt; dementsprechend bestimmen Längsreihen das Zellmuster. Bogenförmige Zellreihen entstehen erst spät und dann auch unabhängig von der Formbildung. Ganz ähnliche Vorgänge bei der Anlegung der Radikula lassen sich bei *Phaseolus coccineus* (YEUNG & CLUTTER 1978) erkennen. Der Suspensor ist wie der von *Geranium pratense* zum Zeitpunkt der kormischen Durchgliederung um ein Vielfaches größer als der definitive Embryo; die Wurzelanlage besitzt ebenfalls lange zylindrische Gestalt.²⁷ Hier geschieht die Disproportionierung des Wachstums früher als beim Embryo von *Geranium pratense*; dennoch läßt sich erkennen, daß die Bildung der wurzeltypischen bogenförmigen Zellreihen noch weitgehend unabhängig von der Formbildung erfolgt.

Bei solchen Embryonen ist der Wechsel von der organfreien Musterbildung zur differenzierungsbedingten Musterbildung deutlich zu erkennen, genauso wie bei den großen Primordien der sekundären Wurzeln: Entweder, weil das primäre, organ- oder histogenfrei entstandene Muster keine Ähnlichkeit mit dem differenzierungsbedingten Muster hat, oder weil die primäre Gliederung im Laufe des organfreien Wachstums verloren geht, wenn mit zunehmender Größe der Einfluß der äußeren Form auf das Zellmuster immer geringer wird (vgl. COOKE & LU 1992, HACCUS 1953).

5 Primäre Histogenese und Überprägung

5.1 Anzeichen der primären Histogenese

Das erste Anzeichen der beginnenden Histogenese ist die Bildung des wurzeltypischen Zellmusters, die auch unabhängig von der Formbildung erfolgen kann, und die damit verbundene Veränderung der Zellformen. Auch die Plasmadichte kann sich schon früh ändern. Die nun einsetzende Vakuolisierung ist nicht mehr einfach die Folge der Zellstreckung, sondern findet

²⁶ Beispiele hierfür sind: *Urtica pilulifera* (SOUÈGES 1920), *Coronilla minima* (SOUÈGES 1948), *Gentiana asclepiadea* (CRÉTÉ 1949), sowie verschiedene Ranunculaceen (DARSTEIN 1986) und Cruciferen (DITTMANN 1988). Vgl. auch die Zusammenschau von Embryonen mit verbreitertem Suspensor bei SIEGERT 1989, Abb. 8 bis 11).

²⁷ Auch für *Vigna catjang* (RAU 1951) wird ein annähernd zylindrischer Wurzelpol beschrieben. Die Anlegung der Radikula ist in dieser Arbeit leider nicht erfaßt.

gewebetypisch statt: Noch bevor sich die Zellen in der Größe unterscheiden, können sie bereits unterschiedlich vakuolisiert sein. Besonders deutlich tritt dies in der Peripherie des sich bildenden Pleroms hervor: Obwohl sich Pleromkern und Pleromperipherie hinsichtlich des Zellmusters noch weitgehend gleichen, lassen sie sich anhand der Plasmadichte schon früh von einander unterscheiden, wie ein Vergleich der Zeichnungen mit den entsprechenden Photographien deutlich macht. Das Protoderm bleibt sogar trotz der Größenzunahme seiner Zellen lange vollmeristematisch und hebt sich damit von den angrenzenden Periblemzellen ab, die schon früh deutliche Vakuolen entwickeln. Im Idealfall entwickelt sich in den Primordien ein Wechsel vakuolisierter und plasmadichter, d. h. halb- und vollmeristematischer Gewebe, der sich auch in den Vegetationspunkten wachsender Wurzeln wiederfinden läßt: Das Protoderm und die Pleromperipherie sind vollmeristematisch und werden vom halbmeristematischen Periblem getrennt. Ebenfalls halbmeristematisch sind der Pleromkern und die Peripherie der Wurzelhaube. So typisch ein solches Muster auch ist und die erfolgende Differenzierung deutlich werden läßt, so unbeständig ist sein Auftreten. Viele Primordien sind auch dann noch gänzlich vollmeristematisch, wenn sie schon lange die gewebetypischen Muster zeigen und dieses auch die Folge der primären Histogenese ist.

Ein verlässliches, aber dennoch nicht einfach zu interpretierendes Merkmal der Differenzierung ist die Ausbildung des typischen Wurzelmusters. Die Anfänge dieser Musterbildung können von der histogenfreien Musterbildung imitiert werden. In solchen Primordien ist es dann schwierig bis unmöglich die verschiedenen Musterbildungen voneinander zu trennen. Das histogenfreie Muster kann von der primären Histogenese direkt übernommen werden, so daß das erste primordiale Muster konserviert wird. Von den untersuchten Wurzeln zeigen dies die Seitenwurzelprimordien von *Impatiens walleriana* am deutlichsten: Bei solchen Primordien verschiedene Musterbildungsprozesse unterscheiden zu wollen, mutet tatsächlich künstlich an. Wenn das histogenfreie Wachstum jedoch länger andauert, wird mit zunehmender Größe des Primordiums das anfänglich so klare Muster immer undeutlicher. Wenn die differenzierungsbedingte Musterbildung bald einsetzt, kann der Bruch gering sein. So beschreibt V. GUTTENBERG (1968, S. 44) den beginnenden Verlust des primären Musters als Fächerstadium und Vorstufe zur endgültigen Gliederung. Von den hier untersuchten Wurzeln läßt sich dies gut bei den schwächtigen Seitenwurzeln von *Cucurbita pepo* erkennen (Abb. 103). Da die Änderungen des primären Musters noch gering sind, genügen geringe Änderungen des Zellmusters, um die wurzeltypische Gliederung wiederherzustellen. Vorrangig handelt es sich hierbei um eine Neuausrichtung der kurzen Wandstücke zwischen den Wandbrechungen. Bereits SACHS (1878, S 81) hat auf den Einfluß der Wandbrechungen für den Aspekt eines Zellmusters hingewiesen und dies an schematischen Konstruktionen dargestellt. Wenn Zellwandkomplexe gestreckt verlaufen, werden die eingeschlossenen Zellreihen betont und bestimmen optisch das Muster. Im Verlauf des radialen Wachstum rücken die kurzen Wandstücke immer mehr in die Antiklinen ein, so daß Zellreihen auffallen, die zur Oberfläche des Primordiums hin divergieren (vgl. auch Abb. 69). Schon eine vermehrte Neigung dieser Wandstücke in die Periklinen ändert das Erscheinungsbild des Zellmuster derart, daß nun oberflächenparallel laufende Zellreihen das Bild bestimmen. (**Abbildung 124**). Diese Um-

stimmung des Zellmusters kann auf einer Änderung der Wachstumsrichtung beruhen, da bereits ein vermehrtes Flächenwachstum die periklinen Wandkomplexe strecken würde. Hier kündigt sich eine Änderung der Wachstumsdynamik an, die als Indiz der Histogenese gewertet werden kann.

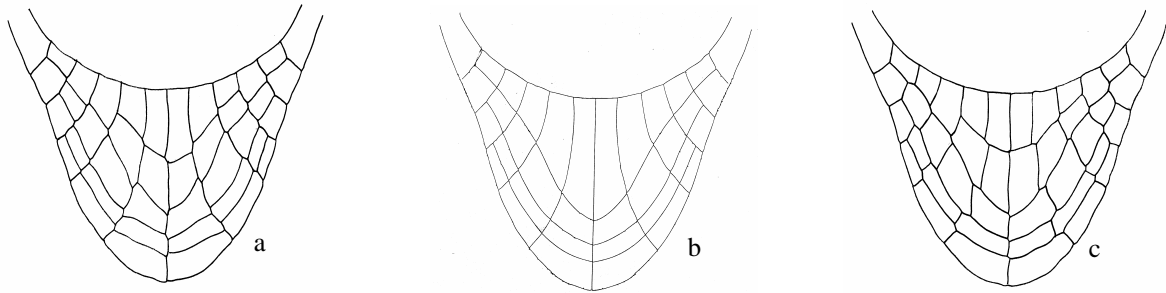


Abb. 124. Einfluß der Wandbrechungen auf das Zellmuster. Fiktives Wurzelprimordium. Bei gleicher Grundkonstruktion (Fig. b) kann das Zellmuster fächerförmig (Fig. a) oder geschichtet (Fig. c) erscheinen, je nach Ausrichtung der kurzen Zellwandabschnitte, die zwischen Zellwänden gleicher Ausrichtung stehen.

5.2 Umgestaltung des Zellmusters durch Überprägung

Sehr deutlich äußert sich die Histogenese in einem Primordium, dessen Zellmuster keine Ähnlichkeit mit dem einer Wurzel hat. Dies sind die großen Primordien der sproßbürtigen Wurzeln von *Tropaeolum majus*, von *Cucurbita pepo* und von *Geranium pratense*. Aber auch diese Muster können auf unterschiedliche Art und Weise entstehen:

Bei *Cucurbita pepo* ist die Musterbildung mit dem Wachstum des Primordiums gekoppelt. Da hier aber ein großes und gleichzeitig großzelliges Areal in die Wurzelbildung einbezogen wird, entwickelt sich zunächst unter zahlreichen Teilungen ein großes Primordium mit unregelmäßigem Zellmuster, denn hier steht nicht ein Volumenwachstum im Vordergrund, sondern die Verkleinerung der Parenchymzellen zu meristematischen Zellen. So beginnen sich die wurzelspezifischen Plasmakonzentrationen bereits zu entwickeln, wenn das Zellmuster gerade erste Anklänge an das einer Wurzel zeigt. Hier scheint die Durchgliederung des umfangreichen Zellblocks Mühe zu machen, zumal die Wurzel hier nicht auf ähnliche Vormuster zurückgreifen kann.

Ein ehemals gegliedertes Primordium stellt das der sproßbürtigen Wurzel von *Tropaeolum majus* dar. Hier entsteht das gleichmäßige Zellmuster aufgrund der besonderen Formbildung und des langen Wachstums bis zur Differenzierung. Auch hier scheint das Primordium zu Beginn seiner Differenzierung durch seinen meristematische Aspekt besser gegliedert als durch sein Zellmuster. Wenn die Gewebe bereits die typischen Unterschiede der Färbbarkeit zeigen, sind nur wenige durchlaufende Zellreihen zu sehen. Die Wirkung eines Vormusters auf die Durchgliederung läßt sich in diesen Primordien gut anhand des Pleroms erkennen: Das Plerom besteht aus radialen Zellreihen und kann daher die ebenfalls radialen Reihen der histogenfreien Musterbildung übernehmen. Damit ist es in der Musterbildung den anderen Gewebe des Primordiums weit voraus: Im Periblem lassen sich nur ansatzweise bogenförmige

Zellreihen ausmachen, und das Protoderm bildet noch keine durchgehende Zellenlage, obwohl seine Zellen bereits die typischen Eigenschaften hinsichtlich der Plasmadichte zeigen und sogar schon mit der Bildung der Folgehaube begonnen haben. Der Vorsprung des Pleroms verwundert nicht, muß doch in den peripheren Bereichen des Primordiums das Zellmuster erst umgestaltet werden, da es während der histogenfreien Musterbildung aus radialen oder, im Randbereich, aus leicht divergierenden Zellreihen besteht. Diese Umgestaltung ist wesentlich mit dem primordialen Wachstum verbunden, denn durch das Vordringen des Pleroms wölbt sich nun endlich das Primordium stärker in die Rinde vor, so daß aus den ehemals fast planen Zellschichten die bekannten schalenförmigen Schichten werden.

Eine Musterbildung ganz ohne Wachstum zeigen hingegen die sproßbürtigen Wurzeln von *Geranium pratense*, die nach Beginn des sekundären Dickenwachstums angelegt werden. Hier entstehen die bogenförmigen Zellreihen allein durch abgestimmte Teilungen des Primordiums. Hierin erinnert die Wurzelbildung an die Regeneration des Wurzelvegetationspunktes bei dekapierten Wurzeln (PRANTL 1874, NĚMEC 1905). Bei solcherart malträtierten Wurzeln entstehen aus den parallelen Reihen des jungen Wurzelkörpers die bogenförmigen Zellreihen des neuen Wurzelvegetationspunktes direkt durch aufeinander abgestimmte schräge Teilungen. Auch hier entsteht das neue Muster, ohne daß Wachstumsprozesse Einfluß auf die Musterbildung hätten.

Auch im Embryo von *Geranium pratense* kann die Musterbildung im Zuge der Radikula-genese nur eingeschränkt auf organfrei gebildete Vormuster zurückgreifen, denn die zylindrische Basis des definitiven Embryos wird von längs verlaufenden Zellreihen bestimmt. Daher läßt sich die differenzierungsbedingte Musterbildung hier sehr viel besser verfolgen als in einem heteroblastischen Embryo, in dem beide Musterbildungen kaum getrennt werden können. Das Muster des Wurzelvegetationspunktes und der Übergangshaube entsteht durch abgestimmte Teilungen; das Wachstum der Wurzelanlage und des gesamten Embryos hat darauf anfangs nur geringen Einfluß. Es scheint, als ginge die Musterbildung sehr schnell voran, schneller als daß das Wachstum wesentliche Änderungen des Zellmuster verursachen könnte. Solche Rückschlüsse können jedoch anhand der Schnittpräparate, denen ja immer verschiedene Individuen zugrunde liegen, nur eingeschränkt gezogen werden und kommen kaum über das Stadium einer Vermutung hinaus. Die Musterbildung gleicht aber ganz auffällig der der markstrahlbürtigen Wurzel dieser Art oder eben der Regeneration dekapiertter Wurzeln.

5.3 Lageabhängige Differenzierung

Trotz dieser ganz unterschiedlichen Entstehungsweisen gleichen sich schließlich alle Primordien, auch wenn sie unterschiedlich groß sind. Man muß annehmen, daß die Differenzierung nicht an die Herkunft oder die spezielle Entwicklung eines Primordiumbereiches gekoppelt ist, sondern allein aufgrund der Lage stattfindet. Für die Radikula wurde diese Auffassung schon öfters formuliert (SCHNARF 1929, HAGEMANN 1959, S. 53, v. GUTTENBERG 1960, S. 24, SWAMY & PADMANABHAN 1962, HACCIIUS 1971, NATESH & RAU 1984), aber erst durch SIEGERT (1989, SIEGERT & BECKER, in Vorber.) in ihrer Konsequenz erkannt. Das vorgefun-

dene Substrat wird durch Überprägung ohne Rücksicht auf dessen Herkunft zu den Geweben der Wurzel umgeformt. So wie in den sekundären Wurzeln gleiche Gewebe aus verschiedenen Schichten des tragenden Gewebes entstehen können, kann auch im Embryo ein und dasselbe Gewebe aus verschiedenen Stockwerken des Embryos entstehen. Die Schichten des tragenden Gewebes repräsentieren genausowenig präformierte Gewebegrenzen, wie sich auch die Stockwerksgrenzen des Embryos nicht immer in den Gewebegrenzen des Embryos wiederfinden lassen (HAGEMANN 1959, S. 54). Damit stellen sich auch die Stockwerke des Embryos als eine frühe Musterbildung dar, die nichts mit einer Differenzierung zu tun hat, sondern als Folge einer organfreien Musterbildung das Wachstum des Embryos abbildet. Wohl mag es eine Tendenz geben, solche organfreien Muster später in die differenzierungsbedingten Muster zu integrieren, „wo es paßt“. Es scheint, als ob die differenzierungsbedingte Musterbildung sich nach Möglichkeit an den bestehenden Mustern orientiert.

An einer Musterbildung durch Überprägung ist das Wachstum des Primordiums oder der Wurzelanlage zwar meist beteiligt, aber nicht notwendig, wie die sproßbürtigen Wurzeln bei *Geranium pratense* zeigen. Die einzelnen Gewebe entstehen gewissermaßen an Ort und Stelle; anders als in der wachsenden Wurzel spielt die Tätigkeit besonderer Initialen für die Histogenese des Primordiums keine Rolle, so daß die Gewebe auch keine Zellfamilien darstellen.

Vor dem Hintergrund dieser Überlegungen wird klar, daß gerade die als typisch geltende Primordiogenese, wie die der Seitenwurzeln von *Impatiens walleriana*, der Interpretation bedarf: Auch hier findet keine frühe Differenzierung statt. Es bildet sich lediglich eine deutliche Gliederung des Primordiums, die eine Folge der besonderen Wachstumsgeometrie ist und daher als histogenfreie Musterbildung zu werten ist. Dieses Muster bleibt so lange erhalten, daß es bei der primären Histogenese direkt übernommen wird und dann ohne erkennbaren Bruch als differenzierungsbedingtes Muster weitergeführt wird. Diesem nahtlosen Übergang der beiden Mustergenerationen ist es zu verdanken, daß sich die Herkunft der einzelnen Zellen und Gewebe bis auf die ersten Teilungen zurückzuverfolgen läßt. Diese klar durchschaubare Zelldeszendenz scheint dazu zu verführen, in diesen ersten Teilungen bereits die Differenzierung zu sehen, ein Umstand, der auch bei der Bewertung der Embryogenesen eine große Rolle spielt (HAGEMANN 1978, S. 40).

Bei alleiniger Betrachtung einer solchen Primordiogenese muten diese Überlegungen recht spitzfindig an. Die tatsächlich vorzufindende Vielfalt der Primordiogenesen zeigt jedoch die Leistungsfähigkeit dieses Modells: Alle Primordiogenesen werden vergleichbar und lassen sich allein durch verschiedene Gewichtung der Entwicklungsphasen voneinander ableiten. Der Verzicht auf die Annahme einer frühen Differenzierung ermöglicht auch eine differenzierte Bewertung der Haubenbildungen.

5.4 Die Wurzelhaube

In den meisten der untersuchten jungen Wurzeln besteht die Wurzelhaube aus zwei auffällig verschiedenen Mustergenerationen: Der innere Bereich der Wurzelhaube besteht aus radialen

Reihen abgeplatteter Zellen und erscheint hoch geordnet, während die Peripherie ein verhältnismäßig ungeordnetes Zellmuster zeigt, dem anfangs jede zentrifugale Differenzierung fehlt. Schon diese Unterschiede wären Grund genug, die Wurzelhaube als einen Komplex zweier verschiedener Haubengenerationen anzusehen: der Übergangshaube und der innen anschließenden Folgehaube. Die Folgehaube wird durch die fortgesetzten periklinen Spaltungen des Dermokalyptrogens gebildet; sie stellt nur dann die Oberfläche der Wurzel, wenn auch das Dermokalyptrogen in der äußeren Zellschicht des Primordiums differenziert wird. Das ist aber in den untersuchten Wurzeln nur selten der Fall.

Bei den *Geranium*-Arten wird das Dermokalyptrogen der Radikula meist ohne Beteiligung des embryonalen Protoderms gebildet. Es geht aus dem Inneren des definitiven Embryos hervor und mündet hypokotylwärts in die subepidermale Zellschicht ein. Auch bei mehrschichtigen Primordien, wie denen der dickeren Wurzeln von *Cucurbita maxima*, geht das Dermokalyptrogen auf eine andere Schicht des mütterlichen Gewebes zurück als die Peripherie des Primordiums.

In allen anderen Primordien und in der Radikula von *Impatiens walleriana* entsteht das Dermokalyptrogen aus dem Protoderm • entweder direkt, oder aus Gewebe, das auf das Protoderm zurückgeht. Bei den sekundären Wurzeln von *Impatiens walleriana* entwickelt sich das Protoderm direkt zum Dermokalyptrogen, das umgehend mit dem Aufbau der Folgehaube beginnt, die dann auch den Abschluß des Primordiums bildet. Hier wird keine Übergangshaube gebildet. Bei den anderen Wurzeln lassen sich jedoch ebenfalls zwei Haubengenerationen beobachten. Auch hier teilt sich die äußere Schicht des Primordiums; diese Teilungen laufen jedoch nicht mit der Präzision eines Dermokalyptrogens ab und die perikline Teilungsaktivität bleibt nicht auf die jeweils innere Schicht beschränkt. Hier entsteht lediglich das Substrat einer späteren Haubenbildung. Wie im Rest des Primordiums geschieht auch dies ohne ausgewiesene Histogene, so daß es sich auch hierbei um ein histogenfreies Wachstum handelt. Wenn überhaupt erkennbare Schichten gebildet werden, ist das als histogen- oder organfreie Musterbildung anzusehen. In diese Art der Haubenentstehung fügt sich die Radikula von *Impatiens walleriana* nahtlos ein. Auch hier finden die ersten Teilungen des Protoderms sehr früh statt, noch bevor im Embryo ein Wurzelmuster erkennbar ist (vgl. Abb. 54). Wenn auch solche periklinen Teilungen des embryonalen Protoderms nach Abschluß der Schälteilungen gewöhnlich als Beginn einer Haubenbildung gewertet werden, erscheint eine solche Entwicklung noch vor Beginn der kormischen Durchgliederung kaum wahrscheinlich. Bei keiner der untersuchten Wurzeln konnte eine derart proleptische Entwicklung der Wurzelhaube beobachtet werden. Diese Teilungen im Protoderm gleichen vielmehr denen in den Primordien sekundärer Wurzeln: Sie sind zunächst wenig regelmäßig und die Teilungsaktivität bleibt nicht auf die jeweils innere Schicht konzentriert. So sieht auch das resultierende Zellmuster ganz anders aus als das einer Folgehaube. Auch diese Teilungen sind nicht die

Folge einer Histogenese, sondern dienen der Substratbereitstellung.²⁸ Sicherlich wird die Bedeutung der periklinen Teilungen im Protoderm für die Haubenbildung überschätzt, kann doch bei ein und selben *Geranium*-Art die Haubenbildung mal mit und mal ohne Beteiligung des Protoderms stattfinden.

Innerhalb des Substrates wird, unabhängig von dessen Herkunft, das Dermokalyptrogen differenziert und die Bildung der Folgehaube beginnt. Unter den ansonsten wenig regelmäßigen Teilungen eines Wurzelprimordiums sind die wiederholten periklinen Teilungsserien des Dermokalyptrogen sehr auffallend, denn sie erzeugen ein sehr regelmäßiges Zellmuster. Damit wird die Bildung der Folgehaube als engumschriebener Prozeß deutlich. Als einziges Gewebe des Primordiums stellt die Folgehaube eine echte Neubildung dar, die nicht auf irgendwelche Vormuster zurückgreift. Die Bildung dieses Haubenteils gleicht bereits seiner beständigen Fortführung im wachsenden Vegetationspunkt; die Folgehaube wird jedoch endogen angelegt.

Das umgebende Gewebe gleicht trotz seiner anderen Entstehungsweise im Aussehen seiner Zellen und seiner weiteren Entwicklung vollständig der Folgehaube und wird von uns als Übergangshaube bezeichnet (SIEGERT 1989, KLEMENZ 1991, BECKER & SIEGERT, in Vorber.). Ihr fehlt allein die strenge Ordnung radialer Zellreihen; hier ist noch das Zellmuster des histogenfreien Wachstums erhalten. Die haubenähnliche Struktur ist nicht unbedingt die Folge des Wachstums oder der histogenfreien Musterbildung, sondern kann auch durch Überprägung erreicht werden. So werden die schalenförmigen Zellschichten bei der Radikula der *Geranium*-Arten allein durch abgestimmte schräge Teilungen erreicht, ein Vorgang, der auch für Musterbildung des Wurzelkörpers verantwortlich sein kann. Bei den Primordien der sekundären Wurzeln wird die Schalenform der Übergangshaube bereits durch die wachstumsbedingte Vorwölbung der Primordiumsoberfläche in die Rinde des tragenden Organs erreicht. Hier unterstützt das Wachstum die Musterbildung durch Überprägung.

Bisher wurde eine solche Übergangshaube als Wurzeltasche angesprochen, als eine Umhüllung, die nicht zur Wurzel gehört.²⁹ Dies ist verständlich, da eine vom Dermokalyptrogen gebildete Wurzelhaube vorhanden ist, und die Wurzelhaube doch den Abschluß der Wurzel zu bilden hat. Für Wurzelgewebe, das nicht einer Initialentätigkeit entstammt, ist im herkömmlichen Konzept der Primordiogenese kein Platz. Damit ergibt sich jedoch die mißliche Lage, daß ein Teil, der voll und ganz in das Primordium integriert wird, als nicht als zum Primordium gehörig gewertet wird.

²⁸ KLEMENZ (1991, S. 56) hat darauf aufmerksam gemacht, daß mit diesen Teilungen auch das künftige Dermokalyptrogen nach innen verlagert wird, und er hat diesen Vorgang mit der Bildung von Nuzelluskappen und Pollensackwänden in Beziehung gesetzt.

²⁹ So zeigt auch die endodermale Bedeckung des Wurzelprimordiums bei *Malva sylvestris* deutliche Anklänge an eine Übergangshaube. Nach BYRNE (1973) vergrößern sich deren Zellen nach dem Freibrechen der Seitenwurzel genauso wie die Zellen der Wurzelhaube und bilden ebenfalls Stärkekörner. Noch bei einer Seitenwurzellänge von 5 mm sind die Zellen vital. Dennoch versagt BYRNE dieser Struktur den Status einer Haube, da sie nicht bleibend in die Histogenese der Wurzel einbezogen wird und beschreibt sie als Wurzeltasche (endodermal cover). Vorbehaltlich einer weiteren Untersuchung dürfte eine Wertung als Übergangshaube den Verhältnissen eher Rechnung tragen

5.5 Die Wurzeltasche

Unter einer Wurzeltasche ist jedoch etwas anderes zu verstehen: Sie ist eine Umhüllung der gesamten Wurzel, die früh zu degenerieren beginnt und sich daher deutlich vom Primordium unterscheidet. Sie kann zwar bis über das Freibrechen der Wurzel hinaus mitwachsen, reißt aber bald an der Basis auf, dort, wo das stärkste Längenwachstum stattfindet. Meist wird eine Wurzeltasche von anderen mütterlichen Geweben als das Primordium gebildet, ein Umstand, der in den Rang einer Definition erhoben wird (TROLL 1943, S. 2082; v. GUTTENBERG 1960, S. 54). In einer Art Umkehrschluß wird dann alles Gewebe, daß der Endodermis entstammt, als Wurzeltasche angesehen (VAN TIEGHEM & DOULIOT 1888).^{30,31}

Verschiedentlich wird als Charakteristikum einer Wurzeltasche angeführt, daß sie eine vorübergehende Bildung sei und später verloren gehe. Darin unterscheidet sie sich aber nicht von den Schichten einer Wurzelhaube, denn auch diese schilfern sukzessive ab und werden immer wieder von innen heraus ersetzt. Wie von den Wurzeln des Efeus und von *Pandanus* bekannt ist (TROLL 1943, S. 2078), kann dieser Vorgang einer gewissen Rhythmik unterliegen und auch in der Entwicklung der Folgehaube zu einer auffallenden Kappenbildung führen. Auch größere Wechsel in der Dynamik der Haubenbildung sind nichts Ungewöhnliches: So wechseln sogar die Initialen der Folgehaube, wenn sich die Architektur des Vegetationspunktes vom geschlossenen zum offenen Typ wandelt. Dann erneuert sich der mittlere Bereich der Wurzelhaube, die Kolumella, nicht mehr durch die Teilungen des Dermokalyptrogens, sondern wird von gemeinsamen Initialen mit dem Periblem oder sogar mit dem Plerom nachgeliefert. Obwohl dieser Wechsel zu deutlichen Veränderungen des Zellmusters führt, besteht dennoch kein Zweifel an der (Folge-)Haubennatur beider Generationen. Wenn also das verloren geht, was wir als Übergangshaube kennzeichnen, spricht das nicht gegen dessen Haubennatur, denn die Übergangshaube ist ja nur die Peripherie des Haubenkomplexes und die ist in jeder Wurzelhaube ja prinzipiell eine vergängliche Bildung.

Der Verlust der Übergangshaube gestaltet sich unauffällig bei den sekundären Wurzeln und bei der Keimwurzel von *Impatiens walleriana* durch das Abschilfern einzelner Schichten, was auch mit dem vergleichsweise geringen Umfang dieser Übergangshauben zusammenhängen mag. Bei der Keimung von *Geranium pratense* ist dieser Vorgang jedoch sehr auffällig: Häufig wird die Übergangshaube von der wachsenden Keimwurzelspitze aufgerissen und

³⁰ Bezeichnend ist die Interpretation der Befunde von NÄGELI & LEITGEB zu *Oryza sativa* (1867, S. 142f) durch TROLL (1943, S. 2083f): NÄGELI & LEITGEB bemerken, „daß die die entwickelte Wurzel umgebende Wurzelhaube aus zwei ihrer Entstehung nach wesentlich verschiedenen Theilen besteht ...“, was unserer Gliederung in Übergangshaube und Folgehaube entspräche. Troll jedoch billigt dem äußeren Anteil lediglich den Status einer Wurzeltasche zu, da sich darunter eine eigentliche Haube entwickle und der äußere Anteil später verloren gehe. Da die (Folge-)Haube einer wachsenden Wurzel beständig Zellen verliert, und neue Zellen vom Dermokalyptrogen nachgeliefert werden, werden alle Strukturen, die jenseits des Dermokalyptrogens liegen, früher oder später abgestoßen. Daß eine Übergangshaube genauso wie eine Wurzeltasche verloren geht, wenn der Wurzelvegetationspunkt aktiv wird, liegt also in der Wachstumsdynamik der Haube begründet und kann kein Argument gegen eine Haubennatur der fraglichen Strukturen sein.

³¹ Bei *Pisum sativum* bildet die mütterliche Rinde – im Gegensatz zur Darstellung von VAN TIEGHEM & DUOLIOT (1888) – keine Wurzeltasche (POPHAM 1955): Die Endodermis liefert persistierende Gewebe, das Rindenparenchym das, was wir als Übergangshaube ansehen.

mützenartig beiseite geschoben • ein Vorgang, der auch unter Lupenvergrößerung zu beobachten ist und den Anschein erweckt, die Radikula stoße aus ihrem Trägerorgan hervor. So auffällig dieser Vorgang auch sein mag, ein Beleg für die endogene Anlegung ist er nur insofern, als damit auch der nun kleinwirkende und degenerierte Suspensor abgestoßen wird, der der Übergangshaube zipfelartig aufsitzt. Die Übergangshaube jedoch ist ein Teil der Wurzel. Ihre Umhüllung des Wurzelvegetationspunktes kann daher nicht als Hinweis auf ihre endogene Entstehung angesehen werden.

Die Beobachtung, daß die Überprägung ein wesentlicher Prozeß der Wurzelbildung ist, macht die Definition einer Wurzeltasche schwierig. Vor dem Hintergrund dieser Überlegung sagt die Herkunft eines Gewebes wenig über seine spätere Natur in der Wurzel aus, und so können auch Anteile des Rindenparenchyms Teile einer ganz normalen Übergangshaube liefern. Es scheint, als wären Übergangshaube und Wurzeltasche keine prinzipiell unterschiedliche Strukturen, sondern bloße Variationen: Bei eingeschränkter Entwicklungspotenz resultiert eine Wurzeltasche, ansonsten kann angrenzendes Gewebe vollständig in die Primordiogenese integriert werden und liefert dann eine Übergangshaube.

Die ehemals vermeintlich klare Abgrenzung zwischen Wurzeltasche und Wurzelhaube ist durch die Einbeziehung der Überprägung als gestaltender Faktor der Wurzelbildung undeutlich geworden, und damit geht auch die Zäsur zwischen Wurzel und tragendem Organ verloren, eine Zäsur, die allerdings an der Basis der Wurzel sowieso nicht gegeben ist.³² Bislang wurde das Dermokalyptrogen und die daraus entstandene Wurzelhaube als Grenze der Wurzel angesehen und damit konnte eine zellgenaue Grenze zwischen Wurzel und tragendem Organ gezogen werden. Die Überprägung bringt es jedoch mit sich, daß unveränderte und zur Wurzelbildung herangezogene Zellen nicht unvermittelt gegenüberstehen, sondern oft durch geringfügig veränderte Zellen verbunden werden. Bei solchen Zellen kann nicht entschieden werden, ob sie schon der Wurzel oder noch dem tragenden Organ zuzurechnen sind.

Einen solchen Schärfeverlust der Abgrenzung erfährt aus gleichem Grund auch der Embryo. In der Anlegung der Radikula konnte bislang eine Zäsur gesehen werden, die den Gesamtembryo in den Suspensor als vergänglichen Embryoanteil und den reellen Embryo als bleibenden Teil gliedert. Diese Grenze verschwimmt bei näherem Hinsehen, und zwar nicht nur zwischen Organen wie bei den sekundären Wurzeln, sondern zwischen Thallus und Kormus: Der reelle Embryo endet nicht mit dem Dermokalyptrogen oder der Folgehaube, sondern mit der Übergangshaube. Und auch hier läßt sich nicht zellgenau festlegen, wo die Übergangshaube aufhört und wo der Suspensor anfängt, ja es läßt sich nicht einmal ausschließen, daß zwischen Übergangshaube und Suspensor Reste des definitiven Embryos vorhanden sind. Damit ist auch diese vermeintlich scharfe Grenze einer Übergangzone gewichen. Allerdings ist diese sehr viel kleiner als vor der Wurzelanlegung, wo bei den verkürzt homoblastischen Embryonen auch in grobem Maßstab keine Grenze zwischen Suspensor und intermediärem

³² Die untere Grenze des Primordiums ist zunächst in der Perikambiumgrenze zu sehen. Die organübergreifende Entwicklung des Anschlußxylems läßt diese Grenze jedoch ebenso verschwimmen wie die nachträgliche Einbeziehung basal angrenzenden Gewebes bei den sproßbürtigen Wurzeln von *Impatiens walleriana* oder die Beteiligung des Markstrahlparenchyms bei *Tropaeolum majus*.

Embryo festgelegt werden kann, denn der Gesamtembryo stellt in Form und innerer Struktur ein Kontinuum dar.

5.6 Übergang zur exogenen Anlegung

Der Vorgang der Überprägung kann sich auch auf den vermeintlichen Anlegungsort der Wurzel auswirken. Sekundäre Wurzeln werden übereinstimmend als endogene Organe charakterisiert und setzen sich auch damit von den anderen Grundorganen ab.³³ Bei einer einschichtigen Anlegung ist die Wurzel nur dann exogen, wenn sie aus der Epidermis entsteht. Bei einer mehrschichtigen Anlegung ist die Wurzel exogen, wenn die Epidermis zur Wurzelhaubenbildung herangezogen wird. Die Seitenwurzeln von *Cucurbita maxima* lassen erkennen, auf welche Weise eine Wurzel eine exogene Anlegung erreichen könnte, auch wenn sie mit ihrer Basis tief im tragenden Gewebe verankert ist: Nachdem immer mehr Schichten der mütterlichen Rinde durch Überprägung in die Wurzelbildung aufgenommen werden, bräuchte schließlich nur noch das Abschlußgewebe in die Wurzel integriert werden und die Wurzel würde als exogene Bildung angesprochen. Zu finden ist ein solches Verhalten bei den Seitenwurzeln der Orobanchen (KOCH 1887, S. 131 f). Die Seitenwurzeln entstehen aus einem großen Areal, das auch die Rinde umfaßt, ähnlich wie bei *Cucurbita maxima*. Solche Seitenwurzeln, die weiter vom Wurzelvegetationspunkt entfernt entstehen, durchbrechen die Rhizodermis und sind damit als endogen anzusprechen. Andere Seitenwurzeln entwickeln sich im vollmeristematischen Bereich des Vegetationspunktes. Bei diesen wird auch die Rhizodermis in das Seitenwurzelprimordium aufgenommen und wird zum Protoderm, womit die Seitenwurzel exogen geworden ist. Hier zeigt sich, daß zwischen einer endogen und einer exogenen Wurzel keine prinzipieller Unterschied bestehen muß. Allein das unterschiedlich weite Ausgreifen der Überprägung kann über Exogenität oder Endogenität einer Wurzel bestimmen. Eine sekundäre Wurzel inseriert annähernd rechtwinklig zum tragenden Organ und wird in einem solchen Fall das Abschlußgewebe zum Dermokalyptrogen oder zu Teilen der Übergangshaube überprägen. Eine Wurzel, die wie die Radikula axial steht, kann auf die gleiche Weise nicht nur mit einer Wurzelhaube die Oberfläche des tragenden Organs erreichen, sondern auch mit dem Wurzelkörper. Hier kann auch die Rhizodermis durch Überprägung aus dem Abschlußgewebe des Embryos entstehen. Für eine Umhüllung der Radikula bleibt dann kein Gewebe mehr übrig. Bei der Radikula wird dieser Prozeß durch die geringe Größe der Wurzelanlage begünstigt; schließlich sind die Primordien der sekundären Wurzeln zu Beginn der Histogenese wesentlich größer. Auch wenn sich die Radikula auf diese Weise einer exo-

³³ HAGEMANN versucht die endogene Entstehung nicht nur von der mangelhaften Entwicklungspotenz der oberflächennahen Gewebe herzuleiten, sondern durch die Anforderungen der Wasseraufnahme zu erklären (1984, S. 263). Allerdings ist die Rhizodermis in jedem Fall eine „innere und damit cutikulafreie Zelllage“, unabhängig vom Ort der Entstehung, da sie vom Dermokalyptrogen ergänzt wird, das seinerseits im Inneren des Wurzelvegetationspunktes, unter der Wurzelhaube liegt. Bei einer exogenen Entstehung besteht zwar eine Kontinuität zwischen der Epidermis und der Rhizodermis, sie behindert die Funktion der Wurzel jedoch nicht, wie die entsprechenden Wurzel verschiedener Cruciferen (HANSEN 1881, WEBER 1936), Orobanchen (KOCH 1887), Orchideen und Burmanniaceen (TROLL 1943, S. 2166 f) beweisen.

genen Anlegung annähert, kann sie doch nie wirklich exogen werden: An ihrer Anlegung innerhalb des heteropolaren Embryos ändert dies nichts.

6 Beziehung zum tragenden Organ

Die Leitgewebeverbindung zwischen Radikula und Sproß ist schon seit langem Gegenstand des Interesses (vgl. WEINHOLD 1967, S. 375 ff), müssen hier doch ganz unterschiedliche Leit-systeme verknüpft werden. Zudem erhofft man sich, hierin auch Hinweise auf die phylogenetische Verknüpfung von Radikula und Sproßachse zu finden (ESAU 1969, S. 390).

Der Übergang kann auf ganz verschiedene Weise (vgl. KAUSSMANN & SCHIEWER 1989, S. 389) und auf unterschiedlicher Höhe (TROLL 1973, S. 383) geleistet werden. So bleibt bei den *Geranium*-Arten die wurzeltypische Leitgewebekonfiguration im Hypokotyl weitgehend erhalten und geht erst im Kotyledonarknoten verloren. Bei *Cucurbita maxima* (WHITING 1938) und *Tropaeolum majus* dagegen wird die Anordnung des Sprosses bereits im Übergang zwischen Radikula und Hypokotyl erreicht. *Impatiens walleriana* nimmt hier eine Mittelstellung ein: Zwar wird die Anzahl der Leitgewebestränge erhöht, und die Phloempole werden in das Perikambium hinein verlagert, sproßtypisch kollaterale Leitbündel werden jedoch erst in den Cotyledonen erreicht. Das Hypokotyl stellt sich auch hinsichtlich seines Leitgewebes als Mittler zwischen Radikula und Sproßachse dar. Diese vielfältige und verwickelte Verbindung der Leitgewebe von Radikula und Sproß wird als Charakteristikum der Radikula angesehen, das sie von den Seitenwurzeln unterscheidet (BECKER & SIEGERT, in Vorber., S. 33 Mskr.).

Der Leitgewebeanschluß der sekundären Wurzeln wurde vergleichsweise selten untersucht,³⁴ denn die Untersuchungen zur Bildung sekundärer Wurzeln konzentrieren sich auf die Entwicklung des neuen Meristems. Er gestaltet sich jedoch wesentlich komplexer, als es die zumeist dargestellten Schnittbilder der Medianebene vermuten lassen (vgl. v. GUTTENBERG 1968, S. 81). Wie sich erst bei einer räumlichen Betrachtung des weiteren Umfelds zeigt, ist das Leitgewebe des tragenden Organs auch außerhalb der eigentlichen Ansatzstelle beträchtlich verändert (RYWOSCH 1909; FOURCROY 1942; BYRNE, PESACRETA & FOX 1977; BYRNE, BYRNE & EMMITT 1982; LUXOVA 1990). Auch wenn das primäre Leitgewebe bereits ausdifferenziert ist, wird noch umfangreiches Anschlußxylem gebildet und zwar keineswegs nur im Perikambium (ESAU 1969, S. 375), sondern auch innerhalb des Zentralzylinders. Die Wurzel wird nicht nur mit jenen Xylemanteilen verbunden, die an das Perikambium angrenzen, sondern auch mit zentral liegenden Metaxylemelementen. Bei *Impatiens walleriana* wird erst dadurch eine Verbindung zwischen den Xylempolen und dem zentralen Xylem geschaffen. Da an allen Xylempolen Seitenwurzeln ansetzen, wird damit auch eine indirekte Verbindung zwischen den Xylempolen untereinander hergestellt, so daß die Bedeutung des Anschluß-

³⁴ Die Untersuchung des Anschlusses sekundärer Wurzeln gestaltet sich auch wesentlich schwieriger als die Darstellung des Wurzelhalses. Da tragendes Organ und Wurzel keine gerade Linie bilden, sondern ungefähr rechtwinklig ansetzen, finden sich in jeder Schnittebene annähernd tangential verlaufende Strukturen, die sich nur schwierig von Schnitt zu Schnitt verfolgen lassen. Ohne eine Rekonstruktion der räumlichen Struktur lassen sich die Veränderungen im mütterlichen Leitgewebe kaum in vollem Ausmaß erkennen.

gewebes über den Anschluß der einzelnen Wurzel hinausgeht. In den Sproßachsen wird zum Anschluß der Wurzel auch transversal stehendes Leitgewebe gebildet, was sonst nicht einmal im Bereich der Knoten vorkommt.³⁵ Diese Veränderungen können eingeleitet werden, noch bevor im Wurzelprimordium die Differenzierung des Leitgewebes beginnt.

Bedenkt man, welche Veränderungen des Leitgewebes die Anlegung eines Wurzelprimordium in einem weitgehend ausdifferenzierten Trägerorgan verursachen kann, dann läßt sich bei der Wurzelbildung in einem embryonalen Organ wie dem Hypokotyl eine viel weiter reichende Änderung des Leitgewebes erwarten. Damit ließe sich das sproßuntypische Leitgewebe nicht nur als eine dem Hypokotyl innewohnende Eigenschaft verstehen, sondern ließe sich auch auf den Einfluß der Radikula zurückführen. In der Zwischenstellung der Leitgewebekonfiguration muß sich also nicht eine Mittlerstellung des Hypokotyl ausdrücken; sie kann auch die Plastizität des jungen, noch weitgehend undifferenzierten Organs widerspiegeln.

7 Das Modell der Wurzelentwicklung

Die bisherige Vorstellung von der Wurzelentwicklung hat sich für die Bewertung der hier dargestellten Primordiogenesen als wenig brauchbar erwiesen. Geht man von einer wenigzelligen Entstehung, einer festgefügtten Teilungsfolge und einer frühen Differenzierung aus, so stehen diese Primordiogenesen als zahlreiche Ausnahmen unverbunden nebeneinander. Akzeptiert man aber späte Differenzierung, organfreie Musterbildung und Überprägung als wesentliche Prozesse der Primordiogenese, lassen sich die verschiedenen Entwicklungsgänge allein durch eine unterschiedliche Gewichtung der einzelnen Prozesse von einander ableiten und fügen sich zu einem einheitlichen Bild.

Im einzelnen sind folgende Abläufe bei der Wurzelbildung zu fordern, auch wenn sie im einzelnen nicht immer als solches sichtbar werden, oder voneinander klar zu trennen sind:

1. Umstimmung:

Gewöhnlich zeigt sich der Beginn der Wurzelentwicklung in der Remeristematisierung und der Verkleinerung der beteiligten Zellen. Entsteht eine Wurzel in einem vollmeristematischen Substrat, kann sich die Umstimmung auch am Erhalt der meristematischen Eigenschaften zu erkennen geben, wenn sich das umliegende Gewebe differenziert.

Eine Remeristematisierung als Bestandteil der Umstimmung fehlt der Radikula, aber auch manchen sekundären Wurzeln: Die Grenzwurzeln, manche sproßbürtige Wurzeln (HEYDEL & V. GUTTENBERG 1957) und wenige Seitenwurzeln (*Cucurbita maxima* u. a., vgl. Fußn. 6) entstehen in meristematischem Substrat. Genauso wie die sproßbürtigen Wurzeln der primären Homorrhizie können auch diese sekundären Wurzeln nicht als ontogenetische Neubildungen angesehen werden, denn sie entwickeln sich unmittelbar aus dem Urmeristem.

³⁵ Selbst die Gabelungen der Blattspuren hin zu den stammeigenen Bündeln verlaufen • außer bei den Cycadales (vgl. FOSTER & GIFFORD 1974, S. 421; BECK, SCHMID & ROTHWELL 1982, S. 754 f) • in spitzerem Winkel zur Sproßachse.

2. Substratbildung oder primäre Morphogenese:

Das Primordium wächst als einheitlich meristematische Masse heran, entstehende Muster bilden allein die Formbildung ab und sind als organ- oder histogenfreie Muster zu werten.

Die primäre Morphogenese läßt sich bei der Radikulagenese nicht als gesonderter Entwicklungsabschnitt erkennen, da er in der Embryogenese verborgen sein könnte. Bei allen sekundären Wurzeln hingegen ist die primäre Morphogenese sichtbar, wenn auch in unterschiedlichem Umfang: Großen Anteil an der Wurzelentwicklung hat sie, wenn die Umstimmung wenig ausgeprägt ist und nur ein kleines Areal in die Wurzelbildung einbezogen ist, wie bei allen Wurzeln einschichtiger Herkunft. Bei starker Förderung der Umstimmung wird schließlich ein Areal in der Größe des differenzierungsbereiten Primordiums zur Wurzelbildung herangezogen, so daß sich die primäre Morphogenese auf die Teilungen zur Verkleinerung der Zellen beschränkt (markstrahlbürtige Wurzeln von *Geranium pratense*, sproßbürtige Wurzeln von *Cucurbita maxima*).

3. Überprägung oder primäre Histogenese:

Wenn das Primordium eine art- und wurzelspezifische Größe erreicht hat, beginnt es sich mittels Überprägung in die drei Grundgewebe und gegebenenfalls in eine Übergangshaube zu gliedern.

Sichtbar wird das an der Veränderung des Plasmagehaltes und des Zellmusters. Die primäre Histogenese findet in der Radikula wie auch den sekundären Wurzeln durch Überprägung statt. Das läßt sich allerdings nur dann unmittelbar erkennen, wenn die Vormuster nicht wurzelähnlich sind. Führt die Substratbildung oder bereits die Umstimmung aufgrund organfreier Musterbildung zu wurzelähnlichen Zellmustern, können diese übernommen werden und die Überprägung bleibt unauffällig. Dies kann bei der Radikulagenese in heteroblastischen Embryonen genauso der Fall sein, wie bei der Primordiogenese sekundärer Wurzeln, wenn diese eine klare frühe Gliederung und eine baldige primäre Histogenese zeigen. Dieses Zurückdrängen der primären Morphogenese läßt sich immer dann beobachten, wenn die zu bildende Wurzel schwächig ist (Seitenwurzeln von *Impatiens walleriana*) oder ein umfangreiches Substrat mit vorhandener klarer Schichtung umgestimmt wurde (Seitenwurzel von *Cucurbita maxima*).

4. Initialenfreies histogengebundenes Wachstum:

Die Initialen der Histogene sind vorgebildet, aber noch nicht als solche aktiv; die Teilungsaktivität nimmt langsam von der Basis her ab, wo auch die Streckung der Zellen beginnt. Hier zeigt das Primordium das stärkste Wachstum. Nur die Folgehaube entsteht durch initialengebundenes Wachstum.

5. Aktivierung der vorgebildeten Initialen:

Nach dem Freibrechen aus dem tragenden Organ hat sich die Teilungsaktivität soweit auf den Spitzenbereich konzentriert, daß die Initialen als aktives Zentrum angesprochen werden können. Die Wurzel geht in das stationäre Wachstum über, in dem sich im Sinne eines Fließgleichgewichtes zwischen Zellteilung und Differenzierung die Gestalt

und die Struktur des Vegetationspunktes nicht mehr wesentlich ändert (SCHÜEPP 1966, S. 111). Bei den *Geranium*-Arten, *Tropaeolum majus* und *Cucurbita maxima* findet zuvor noch der Wechsel zur offenen Architektur des Vegetationspunktes statt. Die Einrichtung eines Ruhezentrams findet erst längere Zeit nach dem Freibrechen statt (vgl. Fußn. 12) und wird das Zellmuster nicht verändern.

8 Die Radikula im System der Wurzeln

Die Einstufung der Radikula als „früheste sproßbürtige Wurzel“ durch SIEGERT (1989, S. 65) forderte zum Vergleich der Radikula mit den sekundären Wurzeln heraus. Hierbei zeigte sich, daß die Radikula keineswegs als unvergleichliche Sonderbildung den sekundären Wurzeln gegenübersteht oder gar als eine Übergangsform zwischen Achse und Wurzel anzusehen ist. Fast alle Eigenheiten der Anlegung, mit denen eine Sonderstellung der Radikula gewöhnlich begründet wird, lassen sich auch in den sekundären Wurzeln wiederfinden. Zwar trifft das nicht auf alle Merkmale gleichzeitig zu und es wurde auch keine „zweite Radikula“ gefunden, doch zeigt es, daß sich die Radikula in die Reihe der sekundären Wurzeln eingliedern läßt. Kein Einzelmerkmal trennt Radikula unüberbrückbar von den sekundären Wurzeln, die Merkmalskombination jedoch macht die Radikula unverwechselbar.

⑨ Die Radikula erscheint immer und an einem ganz bestimmten Platz, und gleicht darin den Grenzwurzeln.

Alle anderen untersuchten Wurzeln variieren in Anlegungszeitpunkt und Anlegungsort. Ihre Anlegung wird stark von äußeren Faktoren beeinflusst.

⑨ Die Radikula wird wie alle anderen Wurzeln endogen angelegt.

Durch die Entstehung im Polaritätsgefüge des Embryos ist eine Radikula schon prinzipiell endogenen Ursprungs, ist sie doch von einem Suspensor bespitzt. Die verkürzt homoblastischen Embryonen der *Geranium*-Arten lassen zudem eine Entstehung der Radikula erkennen, die ohne Beteiligung des Protoderms stattfinden kann. In der Regel erreicht die Radikula jedoch zumindest mit ihren Flanken die Oberfläche des Embryos. Eine solche Ausweitung der Wurzelanlage ist auch bei sekundären Wurzeln zu beobachten, wenn sie in meristematischen Substrat angelegt werden (vgl. die Seitenwurzeln von *Cucurbita maxima*), und auch bei sekundären Wurzeln kann schließlich die Oberfläche des tragenden Organs in die Wurzelbildung mit einbezogen werden (vgl. die Seitenwurzeln der *Orobanch*e-Arten, KOCH 1887). Eine solcherart exogene Anlegung beschreibt eher die Eigenschaften des Substrates als ein Merkmal der Wurzel.

⑨ Auch sekundäre Wurzeln können wie die Radikula axial stehen; eine Radikula kann auch seitlich angelegt werden.

Eine axiale Stellung können Wurzeln nur dann einnehmen, wenn sie am Ende des tragenden Organs entstehen. Bei der Radikula wird diese Situation durch das Abstoßen des Suspendors, einer Koleorrhiza oder einer Wurzelkalotte erreicht. Von den sekundären Wurzeln ist ein solcher Vorgang, bei dem das tragende Organ in einen persistierenden und einen vergänglichen Anteil geschieden würde, nicht bekannt. An Wurzeln begrenzten Längenwachstums jedoch

(Kurzurzeln, TROLL 1943, S. 2139) können Seitenwurzeln auch eine terminale Stellung einnehmen und stehen dann tatsächlich axial. Bekannt sind sie von *Aesculus hippocastanum*, *Podocarpus cupressinus*, *Taxus baccata* und *Juniperus communis* (TROLL 1943, S. 2111). Eine homorrhize Bewurzelung hingegen ist nur mit seitlich inserierten sproßbürtigen Wurzeln denkbar.³⁶

Eine seitliche Stellung der Radikula findet sich bei Monokotylen und ist bei SIEGERT (1989, S. 43 ff) eingehend dargestellt und bewertet. HAGEMANN (1984, S. 253 f; 1992c, S. 5) und JURZITZA (1987, S. 118) gehen von einer Zuordnung der homorrhizen Wurzel an das Blatt aus und führen die axiale Stellung der Radikula bei den Dikotylen auf den symmetrischen Einfluß des Cotyledonenpaares zurück.³⁷

⊙ Die Radikula ist die erste Wurzel, aber nicht immer die einzige Wurzel des Embryos.

Die Radikula ist die erste Wurzel und ihre Bildung ist extrem vorgezogen, auch wenn sie später angelegt wird als gemeinhin angenommen wird, denn das, was häufig als Beginn der Wurzelbildung interpretiert wird, ist lediglich die Bildung organfreier Muster. Bei *Geranium pratense*, wo sich die einzelnen Abschnitte der Musterbildung gut trennen lassen, entsteht die Radikula später als das tragende Organ, denn im Hypokotyl hat bereits die primäre Histogenese stattgefunden. Die Radikula ist zwar meist, aber nicht immer die einzige Wurzel des Embryos. Auch sekundäre Wurzeln können sehr früh gebildet werden, so daß sich noch im Embryo Grenzwurzeln oder sogar Seitenwurzeln (O'DELL & FOARD 1969) entwickeln können.

⊙ Die Entwicklung der Radikula unterscheidet sich nicht grundlegend von der der sekundären Wurzeln.

Die Entwicklungsgänge von Radikula und sekundären Wurzeln zeigen viele Gemeinsamkeiten, Besonderheiten lassen sich oft als substratbestimmte Variationen verstehen und anhand des vorgestellten Modells voneinander ableiten.

⊙ Eine Übergangshaube wird nicht nur von der Radikula gebildet, sondern auch von den meisten sekundären Wurzeln.

Nur bei den sekundären Wurzeln von *Impatiens walleriana* wird das Dermokalyptrogen an der Oberfläche des Primordium gebildet. Bei allen anderen Wurzeln, gleich ob Radikula oder sekundärer Wurzel, entsteht das Dermokalyptrogen im Inneren. Nach außen anschließendes Gewebe wird zur Übergangshaube überprägt.

⊙ Alle Wurzeln beeinflussen die Anatomie des tragenden Organs

Ein besonders ausgestalteter Leitgewebeanschluß ist nicht auf die Radikula beschränkt. Auch sekundäre Wurzeln induzieren weitreichende Veränderungen im tragenden Organ. Wenn sich

³⁶ Die Voraussetzung für eine axiale Stellung der sproßbürtigen Wurzel wäre das Abstoßen der basal der Wurzel gelegenen Sproßabschnitte. Das ist aber unmöglich, da bei homorrhizer Bewurzelung die Wurzeln bereits im Bereich des Sproßvegetationspunktes entstehen. Auch die sproßbürtigen Wurzeln, die durch Stecklingskultur oder in basal absterbenden Rhizomen gebildet werden, entstehen aufgrund der umfangreichen Degenerationserscheinungen am basalen Ende des Sprosses nicht terminal.

³⁷ Früh angelegte und stark geförderte Organe scheinen jedoch auch von sich aus eine Tendenz zum Einrücken in die Figurenlinie zu haben (vgl. S. 3)

zwei Organe wie Radikula und Hypokotyl zusammen entwickeln, werden die Veränderungen umfangreicher sein, als wenn das tragende Organ bereits weitgehend ausdifferenziert ist.

⑨ Die Förderung der Radikula kann zurückgenommen werden, bis sie funktionell von den Grenzwurzeln ersetzt wird.

Die Förderung der Radikula ist bezeichnend für die Dikotylen, weswegen sie auch als Allo-rhizophyten bezeichnet werden. Wie die weite Verbreitung der sekundären Homorrhizie auch bei den Dikotylen zeigt, wird jedoch auch diese Förderung nicht immer durchgehalten und kann so die Radikula nicht wesentlich von den sekundären Wurzeln trennen.³⁸

Hinsichtlich der Anlegung und Entwicklung spricht nichts dagegen, die Radikula mit SIEGERT (1989) als erste sproß- oder hypokotylbürtige Wurzel anzusehen. Zwar hebt sie sich aufgrund ihrer frühen Anlegung, ihrer besonderen Förderung und ihrer meist axialen Stellung aus den anderen Wurzeltypen heraus, bleibt aber durch zahlreiche Zwischenstufen mit den typischen sekundären Wurzeln verbunden. Eine Sonderstellung kommt ihr in dem Maße zu, wie sich auch Cotyledonen von den folgenden Blättern unterscheiden. Auch wenn sich diese erste sproßbürtige Wurzel in Anlegung und Entwicklung den folgenden Wurzeln annähert, können solche anatomisch faßbaren Gemeinsamkeiten ihr Wesen als Radikula nicht in Frage stellen. Die Radikula präsentiert sich als vollwertiges Mitglied der Wurzelfamilie; insbesondere kann sie nicht als Mittler zwischen Sproß und Wurzel angesehen werden. Für phylogenetische Spekulationen hinsichtlich der Wurzelentstehung ist die Radikula denkbar ungeeignet.

³⁸ So können auch die ansonsten fast immer vergänglichen Cotyledonen eine extreme Förderung erfahren (Einblattpflanzen vom *Streptocarpus*-Typ, WEBER 1989, TROLL 1937, S. 35) ohne daß ihnen ihre Stellung innerhalb der Blattfolge streitig gemacht würde.

Zusammenfassung

Die Untersuchung der verschiedenen Wurzelgenesen erbrachte eine Vielfalt von Entwicklungsgängen. Mit der herrschenden Sichtweise der Primordiogenese, die von einer frühen Differenzierung und einer festen Teilungsfolge ausgeht, wären diese Entwicklungsgänge nur als eine Ansammlung von Sonderfällen zu betrachten. Für einen Vergleich der Entwicklungsgänge bewährt sich eine Untergliederung der Entwicklung in mehrere Teilprozesse, die in den Entwicklungsgängen der einzelnen Wurzeltypen mehr oder weniger betont werden.

In der Regel beginnt die Entwicklung der sekundären Wurzeln mit der Remeristematisierung des primordiogenen Areals (Umstimmung). Daran schließt sich die Bildung eines Substrates an (primäre Morphogenese). Hierbei können besondere Teilungsmuster auftreten, die verschiedentlich als Anzeichen einer Differenzierung gewertet wurden, letztlich aber doch nur die Formänderung widerspiegeln. Erst wenn der Meristemblock eine bestimmte Größe erreicht hat, beginnt seine Differenzierung (primäre Histogenese). Die hierbei gebildeten Initialen sind zunächst nicht besonders aktiv; die junge Wurzel wächst anfangs auf ganzer Länge, ohne ausgewiesenes Teilungszentrum. Erst später, meist mit dem Freibrechen aus dem tragenden Organ verbunden, konzentriert sich die Teilungsaktivität auf den Bereich der Initialen.

Die Radikula als Primärwurzel entwickelt sich ohne Remeristematisierung und ohne erkennbare primäre Morphogenese. Die ersten Anzeichen ihrer Anlegung bestehen in der Ausbildung besonderer Zellmuster, speziell der bogenförmigen Zellreihen des Wurzelkörpers. Sie entsteht also durch die Überprägung des vorhandenen Substrates.

Auch die wirtelig angeordneten Grenzwurzeln entstehen in einem meristematischen Substrat, so daß die Remeristematisierung entweder ganz fehlt oder nur eingeschränkt stattfindet. Genauso wie die Radikula besitzen die Grenzwurzeln einen ganz bestimmten Platz im Bauplan des Keimlings. Wegen ihrer frühen Anlegung wachsen sie anfangs gemeinsam mit ihrem Trägerorgan. Diese besondere Anlegung ist wesensbestimmend für Grenzwurzeln. Ihre Position im Grenzbereich von Hypokotyl und Radikula ist demgegenüber nachrangig, teilen sie sich diese doch mit vielen anderen Wurzeln, die hier später dazukommen können.

Bei fast allen Wurzeln richtet sich die Größe des remeristematisierten Areals nach dem zur Verfügung stehenden Substrat. Je mehr Gewebe in die Bildung des Wurzelprimordiums einbezogen wird, desto geringer ist der Anteil der primären Morphogenese. Mitunter wird ein so großes Gewebeareal remeristematisiert, daß die Histogenese ohne dazwischengeschaltetes Volumenwachstum erfolgt. Die Zellteilungen haben dann einzig die Funktion, ein kleinzelliges Meristem zu schaffen.

Die Entwicklung der Radikula zeigt viele Gemeinsamkeiten mit der sekundärer Wurzeln: Die Radikula ist also keine Sonderbildung, aber eine Wurzel mit Sonderstatus: Sie hebt sich durch ihre extrem frühe Anlegung, ihre axiale Orientierung und die starke Förderung ganz deutlich von den sekundären Wurzeln ab.

Literatur

- ADAMS, F. S. (1967): Histochemical and Morphological Analysis of in Vitro Cultured Embryos of *Pelargonium x hortorum* Bailey, in Comparison to Normal in Vivo Embryology and Seedling Differentiation. Ph. D. Thesis. The University of New Hampshire.
- ARNOLD, CH. A. (1940): An Note on the Origin of the Lateral Rootlets of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. *American Journal of Botany* **27**: 728–730.
- BARLOW, P. W. (1976): Towards an Understanding of the Behaviour of Root Meristems. *Journal of theoretical Biology* **57**: 433–451.
- BARLOW, P. W. (1986): Adventitious roots in whole plants: their forms, functions and evolution. In: M. B. JACKSON: *New Root Formation in Plants and Cuttings*. Dordrecht/Boston/Lancaster: Martinus Nijhoff Publishers. S. 67–110.
- BAUDE, E. (1956): Die Embryonalentwicklung von *Stratiotes aloides* L. *Planta* **46**: 649–671.
- BECK, CH. B., R. SCHMID & G. W. ROTHWELL (1982): Stelar Morphology and the Primary Vascular System of Seed Plants. *Botanical Review* **48**: 691–815.
- BECKER, M. (1993): Zur Embryogenese von *Pennisetum macrourum* Trin. unter besonderer Berücksichtigung der Primärwurzel- und Koleorrhizaentwicklung. Zum Keimungsverhalten einiger Gras-Arten. Diplomarbeit, Institut für Spezielle Botanik, Universität Mainz.
- BECKER, M.: (1998): Zur Embryogenese und Keimung einiger Angiospermen-Arten, insbesondere aus dem Bereich der Commelinales und Zingiberales, unter besonderer Berücksichtigung der Embryobasis und der Wurzelregion [Mikrofiche-Ausg.] Dissertation. Mainz.
- BECKER, M. & A. SIEGERT (in Vorber.): Embryogenese und Wurzelanlegung bei Gramineen am Beispiel von *Pennisetum macrourum* Trin. In Vorbereitung.
- BELL, J. K. & M. E. MCCULLY (1970): A Histological Study of Lateral Root Initiation and Development in *Zea mays*. *Protoplasma* **70**: 179–205.
- BERTHELOT, J. (1961): Anatomie et ontogénie de quelques plantules d'*Impatiens scabrida* D.C. *Bulletin de la Société Botanique de France* **108**: 217–237.
- BERTHON, R. (1943): Sur l'origine des radicules chez les Angiospermes. *Comptes Rendus Hebdomaire des Séances de l'Academie des Sciences* **216**: 308–309.
- BEXON, D. & A. E. WOOD. (1930): Observations on the Anatomy of Teratological Seedlings. VII. The Anatomy of some Polycotylous Seedlings of *Impatiens roylei* Walp. *Annals of Botany* **44**: 297–309.
- BEYSE, G. (1881): Untersuchungen über den anatomischen Bau und das mechanische Princip im Aufbau einiger Arten der Gattung *Impatiens*. *Nova Acta Abhandlungen der Kaiserlichen Leopoldinisch-Carolinischen Deutschen Akademie der Naturforscher* **43**: 183–243.
- BLOCH, R. (1935): Observations on the Relation of Adventitious Root Formation to Structure of Air Roots of Orchids. *Proceedings of the Leeds Philosophical and Literary Society* **3**: 92–101.

- BONNETT, H. T., JR., & J. G. TORREY (1966): Comparative Anatomy of Endogenous Buds and Lateral Root Formation in *Convolvulus arvensis* Roots Cultured in Vitro. *American Journal of Botany* **53**: 496–507.
- BONNETT, H. T. JR. (1969): Cortical Cell Death during Lateral Root Formation. *Journal of Cell biology* **40**: 144–159.
- BRUMFIELD, R. T. (1942): Cell Growth and Division in Living Root Meristems. *American Journal of Botany* **29**: 533–543.
- BRUNOTTE, C. (1900): Recherches embryogeniques et anatomiques sur quelques especes du genre *Impatiens* L. et *Tropaeolum* L. Paris. 161 S.
- BUVAT, R. (1944): Recherches sur la dédifférenciation des cellules végétales. I. Plantes entières et boutures. *Annales des Sciences naturelles botanique et biologie végétale* **5**: 1–138.
- BYRNE, J. M. (1973): The Root Apex of *Malva sylvestris*. III. Lateral Root Development and the Quiescent Center. *American Journal of Botany* **60**: 657–662.
- BYRNE, J. M., K. A. COLLINS, P. F. CASHAU & L. H. AUNG (1975): Adventitious root development from the seedling hypocotyl of *Lycopersicon esculentum*. *American Journal of Botany* **62**: 731–737.
- BYRNE, J. M., TH. C. PESACRETA & J. A. FOX (1977): Development and Structure of the Vascular Connection between the Primary and Secondary Root of *Glycine max* (L.) Merr. *American Journal of Botany* **64**: 946–959.
- BYRNE, J. M., J. M. BYRNE & D. P. EMMITT (1982): Development and Structure of the Vascular Connection between the Primary and Lateral root of *Lycopersicon esculentum*. *American Journal of Botany* **69**: 287–297.
- CARLSON, M. C. (1938): The Formation of Nodal Adventitious Roots in *Salix cordata*. *American Journal of Botany* **25**: 721–725.
- CARLSON, M. C. (1950): Nodal Adventitious Roots in Willow Stems of Different Ages. *American Journal of Botany* **37**: 555–561.
- CASERO, P. J., I. CASIMIRO & P. G. LLORET (1996): Pericycle Proliferation Pattern During the Lateral Root Initiation in Adventitious Roots of *Allium cepa*. *Protoplasma* **191**: 136–147.
- CHARLTON, W. A. (1975): Distribution of Lateral Roots and Patterns of Lateral Initiation in *Pontederia cordata* L. *Botanical Gazette* **136**: 225–235.
- CHARLTON, W. A. (1982): Distribution of Lateral Root Primordia in Root Tips of *Musa acuminata* Colla. *Annals of Botany* **49**: 509–520.
- CLARK, W. A. (1933): Vegetative Propagation of *Cotoneaster*. *Transactions and Proceedings of the Botanical Society of Edinburgh* **31**: 255–261.
- CLOWES, F. A. L. (1958): Development of Quiescent Centres in Root Meristems. *New Phytologist* **57**: 85–88.
- CLOWES, F. A. L. (1959): Apical Meristems of Roots. *Biological Review* **34**: 501–529.
- CLOWES, F. A. L. (1961): Apical meristems. In: W. O., JAMES: *Botanical Monographs*, Bd. 2. Toronto.

- CLOWES, F. A. L. (1975): The Quiescent Centre. In: J. G. TORREY & D. T. CLARKSON: The Development and Function of Roots. New York: Academic Press. S. 3–20.
- CLOWES, F. A. L. (1976): The Root Apex. In: M. M. YEOMAN: Cell Division in Higher Plants. London, New York, San Francisco: Academic Press. S. 253–284.
- CLOWES, F. A. L. (1978): Origin of Quiescent Centre in *Zea mays*. New Phytologist **80**: 409–419.
- CLOWES, F. A. L. (1984): Size and Activity of Quiescent Centres of Roots. New Phytologist **96**: 13–21.
- COOKE, T. J. & B. LU (1992): The independence of cell shape and overall form in multicellular algae and land plants: Cells do not act as building blocks for constructing plant organs. International Journal of Plant Sciences **153** (3): S7–S27.
- CRETE, P. (1949): Développement de l'embryon chez le *Gentiana asclepiadea* L. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences **228**: 768–770.
- CRETE, P. (1963): Embryo. In: P. MAHESHWARI: Recent Advances in the Embryology of Angiosperms. Delhi: International Society of Plant Morphologists, University of Delhi. 467 S.
- CROCKER, W., L. I. KNIGHT & E. ROBERTS (1910): The Peg of the Cucurbitaceae. Botanical Gazette **50**: 321–339.
- CRONQUIST, A. (1968): The Evolution and Classification of Flowering Plants. London, Edinburgh.
- CUTTER, E. G. (1971): Plant Anatomy: Experiment and Interpretation. Part 2: Organs. London: Edward Arnold. 343 S.
- DAHLGREN, R. M. T. (1980): A revised system of classification of the angiosperms. Botanical Journal of the Linnean Society **80**: 91–124.
- DALLEMAGNE-BERTHELOT, J. (1964): Observation d'une «structure tige» inhabituelle, vers la base d'un hypocotyle d'*Impatiens scabrida* D.C. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences **259**: 199–211.
- DARSTEIN, C. (1986): Zur Embryologie der Ranunculaceen unter besonderer Berücksichtigung der Keimwurzelgenese. Examensarbeit. Institut für Spezielle Botanik, Universität Mainz.
- DAVIDSON, D. (1961): Mechanisms of Reorganisation and Cell Repopulation in Meristems in Roots of *Vicia faba* Following Irradiation and Colchicine. Chromosoma **12**: 484–504.
- DE LA TORRE, C. & F. A. L. CLOWES (1974): Thymidine and the Measurement of Rates of Mitosis in Meristems. New Phytologist **73**: 919–925.
- DELOZIER, G., K. ECKARD, M. GREENE & E. M. LORD (1987): A Computer Graphics Programm for the Three-Dimensional Reconstruction of Plant Organs from Serial Sections. American Journal of Botany **74**: 136–140.
- DITTMANN, B. (1988): Zur Embryogenese einiger Umbelliferen unter besonderer Berücksichtigung der Keimwurzelbildung. Diplomarbeit, Institut für Spezielle Botanik, Universität Mainz. 61 S.
- DORE, J. & W. T. WILLIAMS (1956): Studies in the Regeneration of Horseradish. II. Correlation Phenomena. Annals of Botany **20**: 231–294.

- EHRENDORFER, F. (1991): Evolution und Systematik, Abteilung Samenpflanzen. In: E. STRASBURGER, F. NOLL, H. SCHENCK & A. F. SCHIMPER: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 33. Aufl. Stuttgart, Jena, New York: Gustav Fischer Verlag. 1030 S.
- ESAU, K. (1940): Developmental Anatomy of the Fleshy Storage Organ of *Daucus carota*. *Hilgardia* **13**: 175–226.
- ESAU, K. (1969): Pflanzenanatomie. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. 594 S.
- FLAHAUT, C. (1878): Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique (Sér. 6)* **6**: 1–168.
- FOARD, D. E., A. H. HABER & T. N. FISHMAN (1965): Initiation of Lateral Root Primordia without Completion of Mitosis and without Cytokinesis in Uniseriate Pericycle. *American Journal of Botany* **52**: 580–590.
- FOSTER, A. S. (1949): Practical Plant Anatomy. 2. ed. Toronto, New York, London: D. van Nostrand Company. 228 S.
- FOSTER, A. S. & E. M. GIFFORD (1974): Comparative Morphology of vascular plants. 2. Ed. San Francisco: W.H. Freeman and Company. 751 S.
- FOURCROY, M. (1942): Perturbations anatomiques interessent le faisceau vasculaire de la racine au voisinage des radicelles. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique (Sér. 11)* **3**: 177–198.
- FROEBE, H. A. & N. PÜTZ (1988): Orientierende Versuche zur Verlagerung pflanzlicher Organe im Erdboden durch definierte Kräfte. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* **63**: 81–100.
- FROHNE, D. & U. JENSEN (1985): Systematik des Pflanzenreichs. 3. Aufl. Stuttgart, New York: Gustav Fischer Verlag.
- GERLACH, D. (1984): Botanische Mikrotechnik. 3. Aufl. Stuttgart, New York: Georg Thieme Verlag. 311 S.
- GOEBEL, K. v. (1884): Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. In: A. SCHENK: Handbuch der Botanik, Bd. 3. Breslau: Verlag von Eduard Trewendt.
- GOEBEL, K. v. (1930): Organographie der Pflanzen. 3. Aufl. Jena: Gustav Fischer Verlag.
- GREHN, J. (1977): 125 Jahre Leitz-Mikroskope. Wetzlar: Ernst Leitz GmbH.
- GUÉDÈS, M. (1979): Morphology of Seed-Plants. Vaduz: J.Cramer.
- GUTTENBERG, H. v. (1947): Studien über die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes der Dikotyledonen. *Planta* **35**: 360–396.
- GUTTENBERG, H. v. (1957): Embryologische und histogenetische Untersuchungen an Monokotyledonen. *Botanische Studien* **7**: 1–94.
- GUTTENBERG, H. v. (1960): Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. II. Die Gymnospermen. In: W. ZIMMERMANN & P. G. OZENDA: Handbuch der Pflanzenanatomie, VIII, Teil 4. Berlin-Nikolassee: Gebrüder Borntraeger. 172 S.
- GUTTENBERG, H. v. (1968): Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. In: W. ZIMMERMANN, P. OZENDA & H. D. WULFF: Handbuch der Pflanzenanatomie. Spezieller Teil, VIII, Teil 5, 2. Aufl. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 472 S.

- GUTTENBERG, H. V. (1955): Studien über die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes der Dikotyledonen. II. *Planta* **46**: 179–222.
- HABER, A. H. (1962): Nonessentiality of Concurrent Cell Divisions for Degree of Polarization of Leaf Growth. I. Studies with Radiation-Induced Mitotic Inhibition. *American Journal of Botany* **49**: 583–589.
- HABER, A. H. & D. E. FOARD (1963): Nonessentiality of Concurrent Cell Divisions for Degree of Polarization of Leaf Growth. II. Evidence from Untreated Plants and from Chemically Induced Changes of the Degree of Polarization. *American Journal of Botany* **50**: 937–944.
- HACCIUS, B. (1953): Histogenetische Untersuchungen an Wurzelhaube und Kotyledonarscheide geophiler Keimpflanzen (*Podophyllum und Eranthis*). *Planta* **41**: 439–458.
- HACCIUS, B. (1971): Zur derzeitigen Situation der Angiospermen-Embryologie. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* **91**: 309–329.
- HACCIUS, B. & K. K. LAKSHMANAN (1969): Adventiv- Embryonen • Embryoide • Adventiv-Knospen. Ein Beitrag zur Klärung der Begriffe. *Österreichische Botanische Zeitschrift* **116**: 145–158.
- HACCIUS, B. & W. TROLL (1961): Über die sogenannten Wurzelhaare an den Keimpflanzen von *Drosera*- und *Cuscuta*-Arten. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* **36**: 139–157.
- HAGEMANN, W. (1959): Vergleichende morphologische, anatomische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Cyclamen persicum* Mill. sowie einigen weiteren *Cyclamen*-Arten. *Botanische Studien* **9**: 1–88.
- HAGEMANN, W. (1970): Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* **90**: 297–431.
- HAGEMANN, W. (1978): Morphologie und Anatomie der höheren Pflanzen. *Progress in Botany* **40**: 35–55.
- HAGEMANN, W. (1984): Die Baupläne der Pflanzen. Eine vergleichende Darstellung ihrer Konstruktion. [Vorlesungsskript]. 3. Aufl. Heidelberg: . 464 S.
- HAGEMANN, W. (1992): The relationship of anatomy to morphology in plants: A new theoretical perspective. *International Journal of Plant Sciences* **153** (3): S38–S48.
- HANSEN, E. (1881): Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei Pflanzen. *Abhandlungen der Senkenbergischen naturforschenden Gesellschaft* **12**: 147–198.
- HANSTEIN, J. (1870): Die Entwicklung des Keimes der Monocotylen und Dikotylen. *Botanische Abhandlungen* **1**: 1–112.
- HARTL, D. (1990): Das System der Pflanzen im Überblick. [Script] Zur Benutzung in der Vorlesung "Systematische Botanik". [Ausgabe im Wintersemester 1990/91, Institut für Spezielle Botanik, Universität Mainz]. 167 S.
- HAYWARD, H. E. (1938): *The Structure of Economic Plants*. New York: The Macmillan Company. 674 S.
- HECHT, H. (1982): *BLV Handbuch der Kakteen*. Wien, Zürich: BLV Verlagsgesellschaft. 391 S.

- HEGELMAIER, F. (1878): Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklung dikotyledoner Keime mit berücksichtigung der pseudo-monokotyledonen. Stuttgart: E.Schweitzerbart'sche Verlagsh.
- HEINRICHER, E. (1888): Zur Biologie der Gattung *Impatiens*. Flora **71**: 163–175, 179–184.
- HERMANN, W. (1886): Morphologische und Anatomische Untersuchung einiger Arten der Gattung *Impatiens* mit besonderer Berücksichtigung von *Impatiens sultani*. Inaugural-Dissertation. Freiburg: J. Dilger. 44 S.
- HERTEL, V. (1987): Zur Embryologie einiger Geranium-Arten unter besonderer Berücksichtigung der Keimwurzelgenese. Diplomarbeit, Institut für Spezielle Botanik, Universität Mainz. 66 S.
- HEYDEL, H.-R. & H. V. GUTTENBERG (1957): Vergleichende Studien über die Entwicklung von Primär-, Seiten- und sproßbürtigen Wurzeln bei einigen Liliaceen. Botanische Studien **7**: 40–90.
- HOFMEISTER, W. (1867): Die Lehre von der Pflanzenzelle. In: Handbuch der Physiologischen Botanik, 1. Leipzig: W. Engelmann. S.
- HOLDEN, H. S. (1920): Observations on the Anatomy of Teratological Seedlings. III. On the Anatomy of some Atypical Seedlings of *Impatiens Roylei*, Walp. Annals of Botany **34**: 321–344.
- HUFFORD, G. N. (1938): Development and Structure of the Watermelon Seedling. Botanical Gazette **100**: 100–122.
- JANCZEWSKI, E. DE (1874): Recherches sur le développement des radicules dans les Phanérogames. Annales des Sciences Naturelles, Botanique (Sér.5) **20**: 208–233.
- JENSEN, W. A. (1974): Reproduction in flowering plants. In: A. W. ROBARDS: Dynamic Aspects of Plant Ultrastructure. London: McGraw-Hill. S. 481–503.
- JENSEN, W. A. (1976): The Pole of Cell Division in Angiosperm Embryology. In: M. M. YEOMAN: Cell Division in Higher Plants. London, New York, San Francisco: Academic Press. S. 481–503.
- JOHANSEN, D. A. (1950): Plant Embryology - Embryology of the spermatophyta. Waltham: Chronica Botanica.
- JURZITZA, G. (1987): Anatomie der Samenpflanzen. Stuttgart, New York: G. Thieme. 293 S.
- KAHLER, M.-L. & G. MAUL (1991): Alle Gestalten sind ähnlich. Goethes Metamorphose der Pflanzen. Weimar: Klassikerstätten zu Weimar. 103 S.
- KAPLAN, D. R. & W. HAGEMANN (1991): The relationship of Cell and Organism in Vascular Plants: Are cells the building blocks of plant form? BioScience **41**: 693–703.
- KAPLAN, D. R. & W. HAGEMANN (1992): The Organism and Plant Cells in Light of Goethe's Comparative Morphological Method. In: G. MANN, D. MOLLENHAUER & ST. PETERS: In der Mitte zwischen Natur und Subjekt. Frankfurt am Main: Waldemar Kramer. S. 93–110.
- KAPLAN, D. R. (1969): Seed development in *Downingia*. Phytomorphology **19**: 253–278.
- KARAS, I. & MCCULLY, M. E. (1973): Further studies of the histology of lateral root development in *Zea mays*. Protoplasma **77**: 243–269.

- KAUSSMANN B. & U. SCHIEWER (1989): Funktionelle Morphologie und Anatomie der Pflanzen. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. 465 S.
- KLEBS, G. (1885): Beiträge zur Morphologie der Keimung. Untersuchungen aus dem Botanischen Institut zu Tübingen. Leipzig **1**, Heft **4**: 536–635.
- KLEINIG, H. & P. SITTE (1986): Zellbiologie: ein Lehrbuch. 2. Aufl. Stuttgart, New York: Gustav Fischer Verlag. 528 S.
- KLEMENZ, H.-J. (1991): Zur Embryologie einiger Liliaceen unter besonderer Berücksichtigung der Keimwurzelgenese. Dissertation. Mainz. 73 S.
- KOCH, L. (1887): Entwicklungsgeschichte der Orobanchen. Heidelberg.
- KRÖMER, K. (1903): Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. Bibliotheca Botanica **59**. Original nicht eingesehen.
- KUHN, D. (Bearb.) (1964): Aufsätze, Fragmente, Studien zur Morphologie. In: GOETHE: Die Schriften zur Naturwissenschaft. Vollständige mit Erläuterungen versehene Ausgabe, I, 10. Weimar: Hermann Böhlau Nachfolger. 408 S.
- KUMAR, A. (1976): Studies in the Geraniales. VII. The embryology of *Erodium stephanianum* Willd. Acta Botanica Indica **4**: 105–110.
- KUSCHINSKI, G. & H. LÜLLMANN (1984): Kurzes Lehrbuch der Pharmakologie und Toxikologie. 10. Aufl. Stuttgart, New York: Georg Thieme Verlag. 557 S.
- LEMAIRE, A. (1886): Recherches sur l'origine et le développement des racines latérales chez les Dicotylédones. Annales des Sciences Naturelles, Botanique (Sér. 7) **3**: 163–274.
- LOVELL, P. H. & J. WHITE (1986): Anatomical changes during adventitious root formation. In: M. B. JACKSON: New Root Formation in Plants and Cuttings. Dordrecht/Boston/Lancaster: Martinus Nijhoff Publishers. S. 111–190.
- LUXOVA, M. (1990): Effect of Lateral Root Formation on the Vascular Pattern of Barley Roots. Botanica Acta **103**: 305–310.
- MACLEOD, R. D. (1977): Proliferating and Quiescent Cells in the Apical Meristem of Elongating Lateral Roots of *Vicia faba* L. Annals of Botany **41**: 321–329.
- MACLEOD, R. D. & S. M. MCLACHLAN (1974): The development of a quiescent centre in lateral roots of *Vicia faba* L. Annals of Botany **38**: 535–544.
- MACLEOD, R. D. & A. THOMPSON (1979): Development of Lateral Root Primordia in *Vicia faba*, *Pisum sativa*, *Zea mays* and *Phaseolus vulgaris*: Rates of Primordia Formation and Cell Doubling Times. Annals of Botany **44**: 435–449.
- MAGNUS, G. (1898): Beiträge zur Anatomie der Tropaeolaceen. Inaugural-Dissertation. Rupprecht-Karls-Universität zu Heidelberg. Heidelberg: J. Horning. 50 S.
- MALLORY, TH. E., S.-H. CHIANG, E. G. CUTTER & E. M. GIFFORD, JR. (1970): Sequence and Pattern of Lateral Root Formation in Five Selected Species. American Journal of Botany **57**: 800–809.
- MASTALERZ, J. W. (1971): Geraniums. A Penn State Manual. 2. ed. Pennsylvania, U.S.A.: Pennsylvania Flower Growers.
- MCCLATCHIE, I. (1917): Observations on the root-system of *Impatiens Roylei* Walp. Journal of the Linnean Society of Botany, London **43**: 493–516.

- MCCULLY, M. E. (1975): The Development of Lateral Roots. In: J. G. TORREY & D. T. CLARKSON: The Development and Function of Roots. New York: Academic Press. 105–124.
- MELCHIOR, H. (Hrsg.) (1964): A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. II. Band, 12. Aufl. Berlin-Nikolassee: Gebrüder Borntraeger. 666 S.
- MESTRE, J.-C. & J.-L. GUIGNARD (1967): La mise en place des méristèmes caulinaire et radriculaire au cours de l'embryogénie du *Cerastium pumilum* Curt. Bulletin de la Société Botanique de France **114**: 387–396.
- MEYER, R. R. & E. R. WALKER (1931): The Vegetative Anatomy of *Impatiens pallida*. Transactions of the American Microscopical Society **50**: 1–19.
- MILLER, H. A. & R. H. WETMORE (1945): Studies in the Developmental Anatomy of *Phlox drummondii* Hook. I. The Embryo. American Journal of Botany **32**: 588–599.
- NÄGELI C. & H. LEITGEB (1867): Entstehung und Wachstum der Wurzeln. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik **4**: 73–160.
- NATESH, S. & M. A. RAU (1984): The Embryo. In: B. M. JOHRI: Embryology of Angiosperms. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: Springer-Verlag. S. 377–443.
- NĚMEC, B. (1905): Studien über die Regeneration. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 387 S.
- NIKLAS, K. J. & ST. P. BOYD (1987): Computer Program for Three-Dimensional Reconstructions and Numerical Analyses of Plant Organs from serial Sections. American Journal of Botany **74**: 1595–1599.
- NOLL, F. (1901): Zur Keimungs-Physiologie der Cucurbitaceen. Landwirtschaftliche Jahrbücher **30**: 145–165.
- NOLL, F. (1907): Über Adventivwurzelsysteme bei dikotylen Pflanzen. Sitzungsberichte des Naturhistorischen Vereins der Preussischen Rheinlande und Westfalens : 54–57.
- NOLL, W. (1935): Embryonalentwicklung von *Biophytum dendroides* DC. Planta **24**: 609–648.
- O'DELL, D. M. & D. E. FOARD (1969): The presence of lateral root primordia in the radicle of buckweat embryos. Bulletin of the Torrey Botanical Club **96**: 1–3.
- PANKOW, H. & H. V. GUTTENBERG (1957): Vergleichende Studien über die Entwicklung monokotyler Embryonen und Keimpflanzen. Botanische Studien **7**: 1–39.
- PETERSON, R. L. & P. A. PETERSON (1986): Ontogeny and anatomy of lateral roots. In: M. B. JACKSON: New Root Formation in Plants and Cuttings. Dordrecht/Boston/Lancaster: Martinus Nijhoff Publishers. S. 1–30.
- PHILIP, V. J. & B. HACCIIUS (1976): Embryogenesis in *Bambusa arundinacea* Willd. and Structure of the Mature Embryo. Beiträge zur Biologie der Pflanzen **52**: 83–100.
- PHILLIPS, H. L., JR. & J. G. TORREY (1972): Duration of Cell Cycles in Cultured Roots of *Convolvulus*. American Journal of Botany **59**: 183–188.
- PHOUPHAS, C. (1945): Nouvelles observations embryogéniques sur les *Impatiens*. Bulletin de la Société Botanique de France **98**: 238–241.
- PHOUPHAS, C. (1950): Développement de l'embryon chez le *Geranium Robertianum* L. Bulletin de la Société Botanique de France **97**: 191–194.

- POPHAM, R. A. (1955): Levels of tissue differentiation in primary roots of *Pisum sativum*. *American Journal of Botany* **42**: 592–540.
- PRANTL, K. (1874): Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln. *Arbeiten des Botanischen Institutes in Würzburg* **4**: 546–562.
- PRITCHARD, H. N. (1964): A Cytochemical Study of Embryo Development in *Stellaria media*. *American Journal of Botany* **51**: 472–479.
- PÜTZ, N. (1991): Die Zugbewegungen bei den Monokotylen. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* **112**: 347–364.
- PÜTZ, N., H. A. FROEBE & U. HAESE (1990): Quantitative Untersuchungen zum Mechanismus der Wurzelkontraktionen bei *Acidanthera bicolor* Hochst. (Iridaceae). *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* **65**: 147–161.
- RAMJI, M. V. (1975): Histology of Growth with Regard of Embryos and Apical Meristems in some Angiosperms I. Embryogeny of *Stellaria media*. *Phytomorphology* **26**: 131–145.
- RAMJI, M. V. (1976): Histology of Growth with Regard of Embryos and Apical Meristems in some Angiosperms II. Differentiation of Apical Meristems in *Stellaria media*. *Phytomorphology* **26**: 124–135.
- RAU, M. A. (1951): Development of the Embryo in some Members of the Papilionaceae. *Phytomorphology* **1**: 80–86.
- RAUH, W. (1937): Die Bildung von Hypokotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. *Nova Acta Leopoldina* **4**: 395–553.
- REEVE, R. M. (1948): Late Embryogeny and Histogenesis in *Pisum*. *American Journal of Botany* **35**: 591–602.
- REINKE, J. (1871): Untersuchungen über Wachstumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamen-Wurzel. In: J. HANSTEIN: *Botanische Abhandlungen aus dem Gebiet der Morphologie und Physiologie*, Bd.I, Heft 3. Bonn: Adolph Marcus. 50 S.
- RIOPEL, J. L. (1966): The Distribution of Lateral Roots in *Musa acuminata* 'Gros Michel'. *American Journal of Botany* **53**: 403–407.
- ROHWEDER, O. & P. K. ENDRESS (1983): *Samenpflanzen*. Stuttgart, New York: Thieme. 391 S.
- RONDET, P. (1958): Répartition et signification des acides ribonucléiques au cours de l'embryogenèse chez *Lens culinaris* L. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences* **246**: 2396–2399.
- RONDET, P. (1961): Répartition et signification des acides ribonucléiques au cours de l'embryogenèse chez *Myosurus minimus* L. *Comptes rendus de l'Academie des Sciences* **253**: 1725–1727.
- RONDET, P. (1962): L'organogenèse au cours de l'embryogenèse chez *Allyssum maritimum* Lamk. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences* **255**: 2278–2280.
- RYWOSCH, S. (1909): Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Seitenwurzeln der Monokotylen. *Zeitschrift für Botanik* **1**: 253–283.
- SACHS, J. (1873): Ueber das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. *Arbeiten des Botanischen Institutes in Würzburg* **1**: 385–474.

- SACHS, J. (1878): Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. Arbeiten des Botanischen Institutes in Würzburg **2**: 46–104.
- SACHS, J. (1879): Ueber Zellenanordnung und Wachsthum. Arbeiten des Botanischen Institutes in Würzburg **2**: 185–208.
- SCHNARF, K. (1929): Embryologie der Angiospermen. In: K. LINSBAUER: Handbuch der Pflanzenanatomie. 2. Abteilung, 2. Teil: Archegoniaten., X/2. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- SCHNECKENBURGER, ST. (1989): Studien zur Embryogenese und Keimung verschiedener Gymnospermen unter besonderer Berücksichtigung der Suspensorbildung und Keimwurzelgenese. Palmarum Hortus Francofortensis **1**: 1–123.
- SCHÜEPP, O. (1926): Meristeme. In: K. LINSBAUER: Handbuch der Pflanzenanatomie., Bd. IV. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 115 S.
- SCHÜEPP, O. (1966): Meristeme. Wachstum und Formbildung in den Teilungsgeweben höherer Pflanzen. Basel und Stuttgart: Birkhäuser. 253 S.
- SCHULZ, P. & W. A. JENSEN (1968): *Capsella embryogenesis*: The early embryo. Journal of Ultrastructure Research **22**: 376–392.
- SEAGO, J. L. (1971): Developmental Anatomy in Roots of *Ipomoea purpurea*. I. Radicle and Primary Root. American Journal of Botany **58**: 604–615.
- SEAGO, J. L. (1973): Developmental Anatomy in Roots of *Ipomoea purpurea*. II. Initiation and development of Secondary Roots. American Journal of Botany **60**: 607–618.
- SEAGO, J. L., JR. & L. C. MARSH (1990): Origin and Development of Lateral Roots in *Typha glauca*. American Journal of Botany **77**: 713–721.
- SHIELDS, L. M. & H. L. DEAN (1949): Microtome Compression in Plant Tissues. American Journal of Botany **36**: 408–416.
- SIEGERT, A. (1989): Zur Phylogenie der Wurzel. Teil 1: Die Radikula. Königstein: Koeltz Scientific Books. 105 S.
- SIMONCIOLI, C. (1974): Ultrastructural characteristics of *Diplotaxis erucoides* (L.)DC suspensor. Giornale Botanico Italiano **108**: 175–189.
- SINNOTT, E. W. & R. BLOCH (1941): The Relative Position of Cell Walls in Developing Plant Tissues. American Journal of Botany **28**: 607–617.
- SITTE, P. (1991): Morphologie. In: E. STRASBURGER, F. NOLL, H. SCHENCK & A. F. SCHIMPER: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 33. Aufl. Stuttgart, Jena, New York: Gustav Fischer Verlag. 1030 S.
- SMITH, A. I. (1942): Adventitious Roots in Stem Cuttings of *Tropaeolum majus* L. American Journal of Botany **29**: 193–.
- SOUEGES, R. (1920): Embryogénie des Urticacées. Développement de l'embryon chez l'*Urtica pilulifera* L. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences **171**: 1009–1012.
- SOUEGES, R. (1923a): Embryogénie des Geraniacées. Développement de l'embryon chez le *Geranium molle* L. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences **177**: 556–558.

- SOUEGES, R. (1923b): Embryogénie des Geraniacées. Développement de l'embryon chez l'*Erodium cicutarium* L'Hérit. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences **176**: 1565–1567.
- SOUEGES, R. (1945): Embryogénie des Balsaminacées. Développement de l'embryon chez l'*Impatiens Balfourii* Hook. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences **220**: 837–840.
- SOUEGES, R. (1948): Embryogénie et Classification. Troisième Fascicule: Essai d'un système embryogénique (Partie spéciale: Première période du système). In: Actualités scientifiques et industrielles, Exposés d'embryologie et de morphologie végétales XI, 1060. Paris: Hermann & Cie, Éditeurs. 106 S.
- SPOOR, B. (1991): Knotenanatomie bei *Zebrina pendulina* Schnizl. (Commelinaceae). In: 10. Symposium Morphologie, Anatomie, Systematik; Göttingen. S. 68.
- STEEVES, T. A. & J. M. SUSSEX (1989): Patterns in Plant Development. 2. ed. Cambridge, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney: Cambridge University Press. 388 S.
- STEFFEN, K. (1952): Die Embryoentwicklung von *Impatiens glanduligera* Lindl. Flora **139**: 394–461.
- SWAMY, B. G. L. & D. PADMANABHAN (1962): A Reconnaissance of Angiosperm Embryogenesis. Journal of the Indian Botanical Society **41**: 422–437.
- TAKAO, S. (1976): Embryogenical study on *Impatiens textorii*. Phytomorphology **26**: 200–210.
- TIEGHEM, PH. (1891): Sur la limite de la tige et de la racine dans l'hypocotyle des Phanerogames. Journal de Botanique **24**: 425–428.
- TIEGHEM, PH. (1885): Seconde mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes. Annales des Sciences Naturelles, Botanique (Sér. 7) **1**: 1–660. TIEGHEM, PH. V. & H. DOULIOT (1886): Origine des radicelles et des racines latérales chez les Legumineuses et les Cucurbitacées. Bulletin de la Société Botanique de France **33**: 494–501.
- TIEGHEM, PH. V. & H. DOULIOT (1888): Recherches comparative sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Annales des Sciences Naturelles, Botanique (Sér. 7) **8**: 1–660.
- TORREY, J. G. (1986): Endogenous and exogenous influences on the regulation of lateral root formation. In: M. B. JACKSON: New Root Formation in Plants and Cuttings. Dordrecht/Boston/Lancaster: Martinus Nijhoff Publishers. S. 31–66.
- TROLL, W. & W. RAUH (1950): Das Erstarkungswachstum krautiger Dikotylen, mit besonderer Berücksichtigung der primären Verdickungsvorgänge. Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, Math.-naturwissenschaftliche Klasse **1**: 1–86.
- TROLL, W. (1937): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1. Band: Vegetationsorgane. Erster Teil. Berlin: Gebrüder Borntraeger. S. 1–955.
- TROLL, W. (1943): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1. Band: Vegetationsorgane. Dritter Teil. Berlin: Gebrüder Borntraeger. S. 2007–2736.
- TROLL, W. (1949): Über die Grundbegriffe der Wurzelmorphologie. Österreichische Botanische Zeitschrift **96**: 444–452.

- TROLL, W. (1954): Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Erster Teil: Der vegetative Aufbau. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. 258 S.
- TROLL, W. (1964): Die Infloreszenzen. Bd. 1. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. 615 S.
- TROLL, W. (1973): Allgemeine Botanik. 4. Aufl. Stuttgart: Ferdinand Enke Verlag. 994 S.
- VONHÖHNE, H. (1880): Über das Hervorbrechen endogener Organe aus dem Mutterorgan. *Flora* **63**: 227–234, 243–257, 268–274.
- WALKER, R. I. (1947): Megasporogenesis and embryo development in *Tropaeolum majus* L. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **74**: 240–249.
- WARBURG, O. & K. REICHE (1897): Balsaminaceae. In: ENGLER, A. & K. PRANTL: Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. III/5, 1. Aufl. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann.
- WEBER, A. (1989): Erhebung und Systematische Bearbeitung der Gesneriaceen der Malaiischen Halbinsel. In: A. WEBER, E. VITEK & M. KIEHN: 9. Symposium Morphologie, Anatomie und Systematik, Wien. 86 S.
- WEBER, H. (1936): Vergleichend morphologische Studien über die sproßbürtige Bewurzelung. *Nova Acta Leopoldina. Halle, N. F.* **4** **21**: 229–298.
- WEBER, H. (1953): Die Bewurzelungsverhältnisse der Pflanzen. Freiburg: Verlag Herder. 131 S.
- WEINHOLD, L. (1967): Histogenetische Studien zum Grenzwurzelproblem. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* **43**: 367–454.
- WETTSTEIN, F. (1905): Entwicklung der Beiwurzeln einiger dikotylen Sumpf- und Wasserpflanzen. Beihefte zum botanischen Centralblatt, Abteilung II, Heft 1, **20**: 1–66.
- WHITE, J. & P. H. LOVELL (1984): The Anatomy of Root Initiation in Cuttings of *Griselinia littoralis* and *Griselinia lucida*. *Annals of Botany* **54**: 7–20.
- WHITING, A. G. (1938): Development and Anatomy of Primary Structures in the Seedlings of *Cucurbita maxima*. *Botanical Gazette* **99**: 497–528.
- WOLFE, F. (1934): Origin of Adventitious Roots in *Cotoneaster Dammeri*. *Botanical Gazette* **95**: 686–694.
- YAMASHITA, T. (1973): Über die Embryo- und Wurzelentwicklung bei *Zostera japonica* Aschers. et Graebn. *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo, Sec. III* **XI**, **5–7**: 175–193.
- YAMASHITA T. & C. UENO (1992): Embryo- und Wurzelentwicklung bei *Coix lacryma-jobi* L. (*Gramineae*). *Flora* **187**: 79–101.
- YAMASHITA, T. (1991): Ist die Primärwurzel bei Samenpflanzen exogen oder endogen? *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* **66**: 371–391.
- YEO, P. F. (1984): Fruit-discharge-type in *Geranium* (Geraniaceae): its use in classification and its evolutionary implications. *Botanical Journal of the Linnean Society* **89**: 1–36.
- YEUNG, E. C. & M. E. CLUTTER (1978): Embryogeny of *Phaseolus coccineus*: Growth and Microanatomy. *Protoplasma* **94**: 19–40.

- ZIEGLER, H. (1991): Physiologie. In: E. STRASBURGER, F. NOLL, H. SCHENCK & A. F. SCHIMPER: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 33. Aufl. Stuttgart, Jena, New York: Gustav Fischer Verlag. 1030 S.
- ZIMMERMANN, A. (1922): Die Cucurbitaceen. Beiträge zur Anatomie und Physiologie. Heft 1. Jena: Gustav Fischer Verlag. 204 S.
- ZIMMERMANN, W. (1959): Phylogenie der Pflanzen. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. 354 S.
- ZIMMERMANN, W. (1965): Die Telomtheorie. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.