Über das Hineinwachsen der Blätter in die Wurzelhöhlung bei *Raphanus macropodus* var. *Shogoin* NAKAI.¹⁾

Von

Tetsuo Fujita.

Mit 9 Figuren u. 1 Tafel.

Eingegangen am 5. August, 1935.

Es ist schon längst bekannt, dass bei einigen Pflanzen, deren Wurzeln ein beträchtliches Dickenwachstum aufweisen, wie z.B. *Raphanus sativus* L., *Brassica Rapa* L., und *Beta vulgaris* L. var. *Rapa* DUMORT., die Rosettenblätter in eine zufällig entstandene Aushöhlung des Wurzelkopfes hineinwachsen (M. T. MASTER 1868, O. PENZIG 1921, 22). Da entwicklungsgeschichtliche Angaben betreffs dieser Erscheinung, soweit mir bekannt, in der Literatur fehlen, habe ich eine derartige Untersuchung ausgeführt, über die im folgenden berichtet wird.

Die sogen. Wurzel von *Raphanus* besitzt, wie bekannt, oben einen Stengelkopf mit zahlreichen Blattansatzstellen; dieser geht mittels des Hypokotyls allmählich in die eigentliche Wurzel über (Fig. 3). Obwohl diese drei Organe äusserlich einen einheitlichen Körper bilden, sind sie in ihrer inneren Struktur deutlich von einander verschieden.

Zunächst seien die anatomischen Verhältnisse beim Dickenwachstum²⁾ der Wurzel kurz erwähnt, um die Entstehungsweise der Missbildung klar zu machen. Bei der Keimpflanze zeigt die Stele der Wurzel diarchen Bau (Fig. 1); sie besitzt nämlich, in gekreuzter Stellung, zwei exarche primäre Xyleme, die ungefähr je 6–7 Tracheen und Tracheiden enthalten und zwei primäre Phloëme. Der Zentralzylinder hat im Querschnitt die Form einer Ellipse, deren lange Achse in der Richtung der primären Xyleme liegt.

Das sekundäre Dickenwachstum fängt ziemlich früh an, indem die Kambiumstreifen zuerst innerhalb der primären Phloëme, etwas später ausserhalb der primären Xyleme wie auch zwischen den Gefäss- und Siebsträngen, zum Vorschein kommen, und durch tangential Teilungen nach aussen Siebteile, nach innen Holz und beiderseits auch Strahlengewebe erzeugen. Anfangs ist die Holzbildung einwärts der primären Phloëme so

1) *Raphanus sativus* var. *macropodus* (LÉV.) MAKINO forma *Shogoin* (NAKAI) MAKINO (Jour. Japan, 5 (1928), 35.

2) Näheres über den anatomischen Bau findet man bei NAMIKAWA und SAWAMURA (1929).

Fig. 1. Querschnitt des Zentralzylinders der Keimwurzel. $\times 200$
 X. primäres Xylem. PX. Protoxylem. P. primäres Phloëm
 PE. Perizykel. E. Endodermis. R. Rinde.

ausgiebig, dass der Zentralzylinder in der Richtung der Kurzachse des elliptischen Querschnitts anschwillt (Fig. 1. Taf. III). Infolge dieser Verdickung werden die inneren Parenchymschichten allmählich hinausgedrückt; sie scheinen veraltet zu sein und werden hie und da mit lysigenen Lücken ersetzt. Man kann solche Hohlräume schon bei 7 Tage alten Wurzeln finden. Die unmittelbar anliegenden Endodermis- oder Perizykelzellen zeigen mehr oder weniger deutliche Wandverdickungen, und die darunter liegenden Zellen fangen inzwischen durch tangential und radiale Teilungen mit der Peridermbildung an. Die kambiale Gefässbildung ist anfangs unregelmässig, dann schreitet sie aber in radialen Reihen fort. Im Querschnitt von etwa 20 Tage alten Wurzeln von ca. 2 mm Durchmesser finden wir im allgemeinen mehr als 100 Tracheen, bei 35 Tage alten (von etwa 8 mm im Durchmesser) besteht der Holzteil aus 23 oder 24 Reihen radial angeordneter Gefässgruppen, die durch sie einschliessende Holzparenchymzellen getrennt sind. Zwischen den Gefässgruppen findet man eingeschaltete Strahlen, und aussen einen Kambiumring, der allmählich kreisförmige Gestalt annimmt und nach aussen lebhaft Bastbildung aufweist. Auf der Peripherie der Wurzel befinden sich Korkschichten, die

aus der äussersten Peridermschicht entstehen. Im Laufe des Dickenwachstum der Wurzel werden die lysigenen Hohlräume in der primären Rinde immer grösser; schliesslich werden die primären Schichten von unten nach oben, bis zum Hypokotyl, allmählich abgestossen. Bei 35 Tage alten Pflanzen, deren Hypokotyl etwa 1 cm. dick ist, bleiben im oberen Teil des Hypokotyls nur zerstreute Bruchstücke der primäre Rinde übrig.

Neben diesem sekundären Dickenwachstum, das man als normal bezeichnen darf, kommt in der Wurzel wie auch im Hypokotyl anomales Dickenwachstum vor. Im Hypokotyl beginnen einige Parenchymzellen an der Markperipherie sich lebhaft zu teilen, wodurch hie und da Phloëmstränge entstehen, die nach aussen je einen kleinen Kambiumring bilden, der später sogar einige Holzelemente erzeugt, was zur Bildung von konzentrischen (amphivasalen) Gefässbündeln führt.

Im Holzteil der Wurzel und des Hypokotyls kommen solche adventiven Zellteilungen in allgemeinen nur in der Umgebung der Tracheen, selten auch im Strahlengewebe zustande, wobei jedoch kein Phloëm gebildet wird (Fig. 2. Taf. III). Durch Vermehrung und Vergrösserung solcher anomal entstandenen Gewebe wird die Verdickung der Wurzel etwas beschleunigt, so dass sie in verhältnismässig kurzer Zeit eine beträchtliche Dicke erreichen kann.

Im inneren Aufbau ist das Hypokotyl ein Übergangsgebilde zwischen Stengel und Wurzel; zwei primäre Xyleme der Wurzel sind hier in je zwei Hälften, die noch exarch sind, radial gespalten, deren jede nach aussen einen Siebteil zeigt. Der mittlere Teil der Achse ist hier schon mit Markgewebe versehen (Fig. 3. Taf. III). Die Verdickung des Hypokotyls hält gleichen Schritt mit derjenigen der Wurzel. Im jungen Stengel, der schon viele Blätter besitzt, finden wir im Querschnitt einen Ring von zunächst noch getrennten kollateralen Bündeln, durch den das Grundgewebe in Mark und Rinde getrennt wird. Die sekundäre Verdickung des Stengels, nie nach unten jene anomalen Stränge liefert, ist auch ziemlich lebhaft, während die Längenzunahme so langsam ist, dass der Stengel, solange der Blütenstand sich noch nicht erhebt, sozusagen mützenförmig auf der Wurzel sitzt (vgl. Tab. 2).

Das Mark vergrössert sich anfangs in gleichem Masse wie die peripheren Gewebe, bald steht aber sein Wachstum demjenigen des letzteren nach, so dass beim raschen Dickenwachstum der Wurzel das Mark passiv ausgedehnt wird, bis sich schliesslich in seiner Mitte ein lysigener Hohlraum bildet. Solche Hohlräume findet man im untersten Stengelteile schon bei 35 Tage alten Pflanzen (Fig. 4. Taf. III, Fig. 2). Sie werden im Laufe der Wurzelverdickung immer grösser, und bei 66 Tage alten Wurzeln erreichen sie die Masse, die in Tabelle 1 angegeben sind. Sämtliche untersuchten

Individuen weisen ohne Ausnahme solche Höhlungen auf.

TABELLE 1.

Grösse der Höhlungen (cm)

(Ausgesät am 17. August. Beobachtet am 21. Oktober. Kulturdauer 66 Tage)

Nr. d. Individ.	I	II	III	IV	V	VI	VII
Breite d. Höhlung	1.8 × 2.0	1.1 × 1.1	1.7 × 1.0	0.8 × 1.3	0.7 × 1.0	1.0 × 1.1	0.7 × 1.1
Höhe d. Höhlung	1.2	0.9	0.7	1.3	0.8	0.9	0.7
Abstand des Vegetationspunktes vom oberen Ende d. Höhlung	0	0.5	0.4	0.4	0.4	0.6	0.4
Durchmesser d. untersten Stengelteils	4.5	3.0	3.2	4.0	2.7	3.0	3.0
Der grösste Durchmesser d. Wurzel	7.5	6.0	7.2	6.0	5.0	6.0	5.0
Länge d. Wurzel	9.0	11.0	11.0	11.2	10.5	11.0	8.5

Fig. 2.

Längsschnitt der Wurzel einer 35 Tage alten Pflanze. $\times 2\frac{1}{2}$

- B. Blätter
- H. Hypokotyl
- M. Mark
- R. lysigener Raum
- W. Wurzel
- S. Stengelkopf

Fig. 3. Vertiefung des Vegetations-scheitels. $\times 1$

- V. Vegetationspunkt
- B. Blätter
- H. Höhlung

Während die Wurzelverdickung sehr lebhaft vor sich geht, ist das Wachstum des Marks sowie des darüber befindlichen Vegetations-scheitels weit langsamer, so dass der die neuen Blätter bildende Teil häufig leicht eingesenkt erscheint (Fig. 3). Schliesslich wird der Vegetationsscheitel, der sich zu dieser Zeit wie eine Deckel über der Höhlung darstellt, in seinem mittleren Teil sternartig zerspaltet, und die Risse werden im weiteren Verlaufe der Verdickung vergrössert (Fig. 4).

Da die neugebildeten Blätter an der Bildungszone immer an Länge und Dicke zunehmen, während der eingesenkte Teil sich nicht mehr aktiv vergrössert, krümmt sich die Bildungszone am Rand des Spaltes allmählich nach innen, und rückt nach dem Zusammenstossen der jüngeren Blätter

Fig. 4. Aushöhlung des Vegetationsscheitels.
 1) Längsschnitt 2) von oben gesehen
 (alle jungen Blätter sind weggelassen)
 $\times 1$
 B. Blätter H. Höhlung M. Mark
 V. Vegetationspunkt

Fig. 5. Hineinwachsen der Blätter in eine sekundäre grosse Höhlung. $\times 2/5$
 B. Blätter H. Höhlung
 V. Vegetationspunkt

über der sternförmigen Spalte noch tiefer hinab bis sie sich endlich der Hohlseite zuwendet. Die fernerhin gebildeten Blätter wachsen mithin samt ihren Achselknospen notwendigerweise in die Höhlung hinein (Fig. 5), oder werden passiv abwärts gekrümmt und füllen unter Umständen den ganzen Raum der Höhlung aus (Fig. 6). Häufig nimmt die Höhlung Regenwasser und Tau auf, wird auch durch Bakterien infiziert und fällt der Fäulnis anheim, wodurch sie sich weiter vergrössern kann. Wenn die Höhlung verhältnissmässig klein bleibt, so werden die hineinwachsenden Blätter nach Erreichen des Bodens wieder nach oben gekrümmt und verbleiben in geschlossenem Zustand (Fig. 7). Die Blätter in der Höhlung sind manchmal wegen des Lichtmangels gelb gefärbt, aber in grossen Höhlungen sind sie mehr oder minder grün.

Das Auftreten dieser Missbildung steht mit der Saatzeit in engerem Zusammenhang. Die Deformation des Sprossscheitels die sich im Gefolge der Aushöhlung des Markes einstellt, kommt desto häufiger vor, je kürzer der Stengel ist, denn die Bildungszone über der Höhle ist in solchen Fällen

Fig. 6. Hineinwachsen der Blätter in eine sekundäre grosse Höhlung. $\times 2/5$
B. Blätter H. Höhlung

Fig. 7. Hineinwachsen der Blätter in eine sekundäre verhältnissmässig kleine Höhlung. $\times 4/5$
B. Blätter H. Höhlung

dünnere und leichter zerreissbar. Bei frühzeitiger Aussaat strecken sich die Stengel, wie Tabelle 2 zeigt, länger, und Aushöhlungen sind nicht feststellbar (Tabelle 3).

TABELLE 2.

Die Länge der Stengel im Zusammenhang mit den Saatzeiten.

Datum d. Aussäens	18. Mai	18. Juni	18. Juli	17. August	18. Sept.	18. Okt.
Datum d. Beobachtung	10. Okt.	10. Okt.	24. Nov.	24. Nov.	24. Dez.	11. Februar d. nächsten Jahres.
Kulturdauer	146 T.	115 T.	130 T.	100 T.	98 T.	117 T.
Länge d. Stengel in cm.	9.5	5.0	2.5	1.2	1.2	1.8
	7.0	3.5	3.0	1.5	1.5	2.1
	4.5	2.5	2.0	1.0	1.3	1.8
	4.5	5.0	5.0	1.0	1.2	1.8
	5.5	4.0	3.0	1.0	1.5	2.1
	7.5	4.5	3.5	1.5	1.3	2.0
	6.5	5.0	2.5	1.0	1.5	1.7
	8.0	6.0	3.0	1.0	1.3	2.1
	6.5	4.5	2.0		1.3	1.8
		3.0	3.0		1.3	1.8
im Durchschnitt	6.61	4.3	2.95	1.15	1.34	1.9

TABELLE 3.

Die Häufigkeit der Aushöhlung im Zusammenhang mit den Saatzeiten

Datum d. Saat	18. April	18. Mai	18. Juni	18. Juli	17. August	18. Sept.	18. Okt.
Zahl d. normalen Pflanzen	Alle Pflanzen in Juni aufgeblüt.	30	51	67	47	70	131
Zahl d. ausgehöhlten Pflanzen		0	0	1	10*	0	0
% d. Pfl. mit d. Missbildung		0	0	1.47	17.54	0	0

* Unter diesen Individuen gab es nur vier, deren Wurzelhöhlung so gross war, dass sie keinen ökonomischen Wert hatten, sonst war die Aushöhlung nur klein, mit eben abwärts gekrümmten Blättern.

Fig. 8. Häufigkeit der Missbildung im Zusammenhang mit der Länge des Stengelkopfes.

----- Häufigkeit der Missbildung in %.
 ——— Länge des Stengels in cm.

Fig. 9. Emporhebung des Vegetations-
 scheitels. $\times 1$
 B. Blätter H. Höhlung
 V. Vegetationspunkt

Aus Fig. 8 geht hervor, dass die Aushöhlung bei den im August ausgesäten Pflanzen mit kürzeren Stengeln am häufigsten auftritt, während sie bei den früher oder später ausgesäten nur selten oder gar nicht vorkommt. Bei den ersteren ist es, wie bereits erwähnt, die beträchtliche Streckung der Stengel, die das Zustandekommen der Missbildung verhindert, während bei den letzteren die Verhinderung hauptsächlich darauf zurückzuführen ist, dass die Verdickung der Wurzel bei niedrigeren Temperaturen nicht lebhaft vor sich geht und der Vegetationsscheitel für die Bildung der Blütenstände, bevor noch die Höhlung gross wird, zu einem massiven Kegel anzuschwellen begonnen hat (Fig. 9).

Zusammenfassung.

Bei *Raphanus macropodus* var. *Shogoin* NAKAI erfolgt die Verdickung der Wurzel und des Hypokotyls sehr schnell, während der Stengel sehr kurz bleibt. Das Mark des Stengels, welches sich wie ein kopfförmiges, unter dem Vegetationsscheitel liegendes Gebilde darstellt, weist von Anfang an keine lebhaftete Streckung auf und steht in der Dickenzunahme im Vergleich mit dem umgebenden Gewebe weit zurück, so dass in seiner Mitte infolge des ungleichmässigen Wachstums ein lysigener Hohlraum entsteht. Der Hohlraum wächst im Laufe der Wurzelverdickung immer mehr und der Vegetationsscheitel stellt dann nur einen Deckel über der Höhlung dar. Dieser wird schliesslich mit der weiteren Verdickung des Wurzelkopfes zerspalten, und die Entstehung einer Aushöhlung ist die Folge. Die Bildungszone am Rand der Spalte wird ferner durch Oberflächenvergrösserung sowie durch das Zusammenstossen der jüngeren Blätter allmählich nach innen gekrümmt, so dass schliesslich die neugebildeten Blätter gezwungen werden, nach der Aushöhlung hin zu wachsen. Die Höhlung kann unter Umständen durch Fäulnis weiter vergrössert werden. Solche Missbildung entsteht desto häufiger, je kürzer der Stengelkopf ist. Ihre Häufigkeit ist also bei den im August gesäten Pflanzen, bei denen die Streckung des Stengels am geringsten ist, am grössten.

Herrn Prof. Dr. K. KORIBA möchte ich auch an dieser Stelle für seine freundlichen Ratschläge und das meiner Arbeit stets entgegengebrachte Interesse herzlichst danken.

Botanisches Institut der Kaiserl. Universität, Kyoto.

Literatur.

- MASTER, M. T., Vegetable tetralogy (1868) London.
並河功. 澤村東平 (I. NAMIKAWA & T. SAWAMURA). 聖護院大根の肥大生長に關する解剖學的觀察. (京都帝國大學農學部農學教室研究業績第五) 園藝の研究第 24 號. (1929)
OWENS, C. E., Principle of plant pathology (1928) New York.
PENZIG, O., Pflanzen Teratologie 2 (1921), 3 (1922) Berlin.

Fig. 1. Querschnitt der Wurzel einer 20 Tage alten Pflanze. $\times 30$

PX. primären Xylem

X. sekundäres Xylem

S. Siebteil

P. Periderm

R. primäre Rinde, die schon zu degenerieren begonnen hat.

Fig. 2. Anomale Phloemstränge in Hypokotyl. $\times 53$

Fig. 3. Querschnitt des Hypokotyls einer etwa 10 Tage alten Pflanze,

die schon sekundäres Dickenwachstum zeigt. $\times 100$

M. Mark

PX. primäres Xylem

X. sekundäres Xylem

P. Phloem

K. Kambium

Fig. 4. Querschnitt des untersten Teiles des Stengels einer 35 Tage alten Pflanze. In der Mitte des Markgewebes sind schon einige Zellen zerrissen. $\times 12$

T. FUJITA: Über das Hineinwachsen der Blätter in die Wurzelhöhlung.