Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 49 (1939)

Artikel: Beitrag zur Morphologie von Caryocar nuciferum L.

Autor: Blank, Fritz

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-33379

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 12.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Beitrag zur Morphologie von Caryocar nuciferum L.

Von *Fritz Blank*, von Horn (Lippe-Deutschland).

Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der Eidg. Technischen Hochschule in Zürich.
Laboratorium für tropische und subtropische Nutzpflanzen.

(Eingegangen am 2. Mai 1939.)

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Einleitung 438
a) Systematik 438
b) Anbaumöglichkeiten 438
II. Der ruhende Same 439
a) Äussere Morphologie 441
b) Innere Morphologie 443
1. Die Steinschale 443
2. Die Samenschale 443
3. Der Embryo 444
III. Die Wurzeln 450
a) Äussere Morphologie 450
b) Innere Morphologie 450
1. Die Adventiv- und Nebenwurzeln 450
aa) Primäre Struktur 450
bb) Sekundäre Struktur 453
2. Die Hauptwurzel 453
aa) Primäre Struktur 453
bb) Sekundäre Struktur 455
IV. Die keimende Hypokotyle 464
a) Äussere Morphologie 464
b) Innere Morphologie 466
1. Die hypokotyle Knolle 466
2. Der hypokotyle Stengelteil 468
3. Die Keimblätter 474
V. Die Sprossachse 474
a) Äussere Morphologie 474
b) Innere Morphologie 475
1. Primäre Struktur 475
2. Sekundäre Struktur 475
VI. Das Blatt 479
a) Äussere Morphologie 479
b) Innere Morphologie 480
1. Das Nebenblatt 480
2. Der Blattstiel 481
3. Das Gelenk 482
4. Das Blattstielchen 483
5. Die Blattspreite 483
VII. Zusammenfassung 489
Literaturverzeichnis 492

I. Einleitung.

a) Systematik.

Die *Caryocaraceae* bilden eine der elf Familien aus der Reihe der *Guttiferales* und bestehen nur aus den zwei Gattungen *Caryocar* und *Anthodiscus,* die sich sowohl durch ihre Blattstellung als auch durch die Ausbildung ihrer Samen unterscheiden. Die 16 Arten ersterer Gattung und die vier der zweiten sind alle im tropischen Amerika heimisch.

Von allen Vertretern der Gattung *Caryocar* zeichnet sich die Art *Caryocar nuciferum L.* durch ihre morphologischen Besonderheiten aus. Sie ist als 35—40 m hoher Baum einzeln und in Gruppen von vielen hundert Bäumen in Guayana auf den Sandbänken längs der Buchten häufig anzutreffen; auf der Insel St. Vincent ist sie schon seit längerer Zeit in Kultur genommen.

Ihren noch heute gebräuchlichen Namen *Caryocar* hat diese Pflanze bereits von Linné (1771) erhalten. Von Aublet (1775) wurde sie mit dem Namen *Pekea tuberculosa* bezeichnet, und Gärtner (1791) nannte sie unrichtigerweise *Rhizobolus Pekea Gaertn.* Weit weniger gebräuchlich sind die Namen *Amygdala guayanensis Clusius* und *Amygdalus granatensis Jonst. Dendr.*

Von den Eingeborenen wird sie in Französisch-Guayana *Tata-Youba, Souari* oder *Saouari* genannt; die Caraïben im Nickerie-Distrikt von Holländisch-Guayana und in Demerara kennen sie nach Stahel (44) unter dem Namen *Souari* oder *Soearie,* die Caraïben im Suriname-Distrikt selbst nur unter dem kreolischen Namen *Ingi-Notto.* Im englischen Sprachgebiet bezeichnet man sie wegen des im Samen enthaltenen Fettes als *Butter-Nut* oder auch als *Suwarrow,* während sie bei den Kolonisten in Niederländisch-Indien als *Orenoco-noeten* bekannt ist. (49 b.) [1]

b) Anbaumöglichkeiten.

Die Samen von *Caryocar nuciferum L.* sind den Eingeborenen schon längst als vorzügliche Fettlieferanten und nach ihrer Röstung als wohlschmeckende Kerne bekannt. In Paramaribo werden nach Stahel (44) die Nüsse (Samenkern + Endokarp) auf der Strasse verkauft, und neuerdings versucht man, den Absatz der Nüsse in Holland als eigenes Kolonialprodukt auszudehnen. Schon seit längerer Zeit werden sie in beschränkter Menge von Britisch-Guayana auf den Londoner Markt gesandt und finden dort wegen ihres Fettes und ihres vorzüglichen Geschmackes grossen Anklang. Aus diesen Gründen wird der Baum, obwohl sein dauerhaftes Holz für Schiff- und Möbelbau sehr geschätzt wird, von den Eingeborenen weitgehend geschont und von ihnen nur selten gefällt.

---

[1] Soll wohl Orinoco-noten heissen.

In neuerer Zeit sind nun Versuche unternommen worden, nicht nur Samen wildwachsender Bäume aus dem natürlichen Verbreitungsgebiet in Guayana in den Handel zu bringen, sondern auch nach entsprechenden Vorversuchen durch systematische Aussaat der Samen ganze Pflanzungen dieser hervorragenden Ölpflanze anzulegen. Neben Bayley (1) war es vor allem Stahel (44), der durch Feldversuche in Suriname die Ansprüche der Pflanze an Boden und Klima abzuklären bestrebt war.

Auf Grund seiner Versuche hat Stahel folgende fünf Grundsätze für die Kultur dieser Pflanze aufgestellt:

1. Der Boden soll locker und tief sein; leichte Lehm- und fruchtbare Sandböden sind besonders geeignet.
2. Ist der Boden nährstoffarm, dann soll regelmässig gedüngt werden. Vor allem sollen die Pflanzstellen Stallmist oder ein Gemisch aus Humus und künstlichen Düngmitteln erhalten, damit die jungen Pflanzen die kritische Entwicklungsperiode, die nach Stahel (44) durch den lange dauernden embryonalen Zustand des primären Stämmchens (Samen) bedingt ist, leichter überstehen.
3. Die Pflanzen müssen sorgfältig vor dem Wind geschützt werden.
4. Zwischen den Reihen müssen Schattenbäume gepflanzt werden, die besondere Pflege erfordern.
5. Der Abstand zwischen den Pflanzen soll zirka 12 m betragen.

Die Pflanzen können bei richtiger Pflege bereits im fünften Jahre mit der Blütenbildung und dem Ansatz der ersten Früchte beginnen, die jedoch bei vollständiger Ausbildung nur je einen Samen enthalten. Ausgewachsene Bäume können zirka 200 kg Nüsse pro Jahr liefern.

Ebenso hat Stahel versucht, die Reinigung, Sortierung und weitere Vorbereitung der Nüsse für den Export zu prüfen. Er kommt auf Grund seiner Beobachtungen zu dem Ergebnis, dass der *Caryocar*-Anbau sich besonders für die Kleinbauern in Suriname eignet. Für Ost-Indien empfiehlt Stahel den grossen Pflanzungsgesellschaften, ebenfalls Anbauversuche zu machen; denn nach seiner Meinung sind bei günstigen klimatischen und edaphischen Bedingungen und niedrigem Lohnstandard die Voraussetzungen für eine gewinnbringende Kultur gegeben.

II. Der ruhende Same.

Der Same von *Caryocar nuciferum L.* hat infolge seiner wirtschaftlichen Verwendbarkeit die Aufmerksamkeit sowohl der Chemiker als auch der Botaniker auf sich gelenkt.

Die Chemiker haben vor allem versucht, die chemischen und physikalischen Eigenschaften des in dem Samen enthaltenen Fettes, das als *Souari*-Öl oder *Souari*-Butter im Handel bekannt ist, zu bestimmen.

Lewkowitsch (28) fand in den Kernen 63 % eines festen, weissen Fettes, dessen spezifisches Gewicht bei 40° C 0,8981 beträgt, bezogen auf Wasser von 15° C. Der Schmelzpunkt liegt zwischen 29,5 und 35,5° C, der Erstarrungspunkt zwischen 23,3° und 29° C. Die Säuren des Fettes schmelzen bei 48,3—50° und erstarren bei 46—47° C. Der Jodwert der Säuren beträgt 51,5 %, derjenige des Fettes 49,5 %. Das mittlere Molekulargewicht der Fettsäuren ist 272,8. Der Verseifungswert (nach Köttsdorfer) ist 199,51, die unlöslichen Fettsäuren (nach Hehner) betragen 96,91 %. Glycerin, bestimmt durch das Acetinverfahren, ist zu 9,14 % im Fett enthalten; die freien Säuren machen 2,4 % aus. Das Fett besteht aus Glyceriden der Palmitinsäure, Ölsäure und geringen Mengen einer leicht in Lakton überführbaren Oxysäure.

Nach Greshoff und Ritsema (20) enthalten die Nüsse:

Wasser	6,28 %
Protein	17,37 %
Fett	66,05 %
Rohfaser	2,11 %
Asche	3,44 %,

während die Kohlenhydrate, wie übrigens auch in allen anderen mir bekannt gewordenen Analysen, auffallenderweise nicht bestimmt wurden und nur wenige Prozent (4,75) ausmachen.

Die Botaniker interessierte schon recht früh die eigenartige Morphologie des Samens. Gaertner (17), von dem wahrscheinlich die erste, genaue Beschreibung der Frucht und des Samens stammt, beschreibt den Samen u. a. wie folgt: «... Embryo seminis conformis, lacteo albus. Cotyledones parvulae, ovatolanceolatae, foliaceae, nervo longitudinali extus notatae. Plumula nulla. Scapus inter cotyledones atque radiculam medius, longiusculus, subulatus, anceps. *Radicula omnium maxima, totam nuclei substantiam amygdaloideam efficiens,* sursum adscendens et ad apicem brevi unicrone terminata.»

Hieraus geht hervor, dass dieser Autor den Samen für einen Wurzelklumpen hielt und deshalb der Pflanze den Namen ***Rhizobolus*** gab.

Wittmack (49 a) gibt ebenfalls den Samen als *Wurzelklumpen* an, während Wettstein (48) vorsichtig von dem «*mächtigen Achsenanteil des Embryos*» spricht, jedoch erfahren wir nicht, welchen Teil der Achse er darunter versteht. Hutchinson (23) bezeichnet den Samen als «*embryo with a large spirally twisted radicle,* cotyledons small, hooked inflexed».

Goebel (19) vermutet, dass der Samen von ***Caryocar*** keine verdickte Radicula sei, sondern «dass es sich dabei um den *unteren Teil des Hypokotyls* handelt und eine Wurzelanlage höchstens in einem ganz geringen Ausmass an dessen Basis vorhanden ist».

Nach Stahel (44) besteht die Nuss fast ganz aus dem « *primaire stammetje* », das die zwei Kotyledonen, die an Gewicht den dreihundertsten Teil des primären Stämmchens ausmachen, auf einem kleinen Stiele trägt.

Vestal (47) übernimmt scheinbar von Hutchinson die Beschreibung des Samens und definiert ihn als « *embryo with a large spirally twisted hypocotyl,* cotyledons small, hooked inflexed ».

Alle diese Angaben sind mit Ausnahme der Vermutung Goebels widerspruchsvoll und unrichtig. In keinem Fall liegt eine genaue anatomische Untersuchung des Samens vor. Dies veranlasste mich, auf Anregung von Herrn Professor Dr. Sprecher von Bernegg die Nuss (Endokarp mit Kern) einer genauen Untersuchung zu unterziehen.

a) Äussere Morphologie.

Der Same von ***Caryocar nuciferum L.*** wird innerhalb des Fruchtfleisches von einer aus zwei Schichten bestehenden, braunen, verholzten Schale eingeschlossen. Es handelt sich also um eine Steinfrucht. Nach aussen zeigt die zweischichtige Steinschale tuberkelartige Anschwellungen, die durch Auswüchse der inneren Schale bedingt sind. Diese Auswüchse sind den Stacheln von ***Caryocar glabrum Pers.*** und ***Caryocar butyrosum Wittm.*** homolog. Die Zwischenräume dieser tuberkelartigen Auswüchse werden, im Gegensatz zu denen der zwei anderen Arten, bei

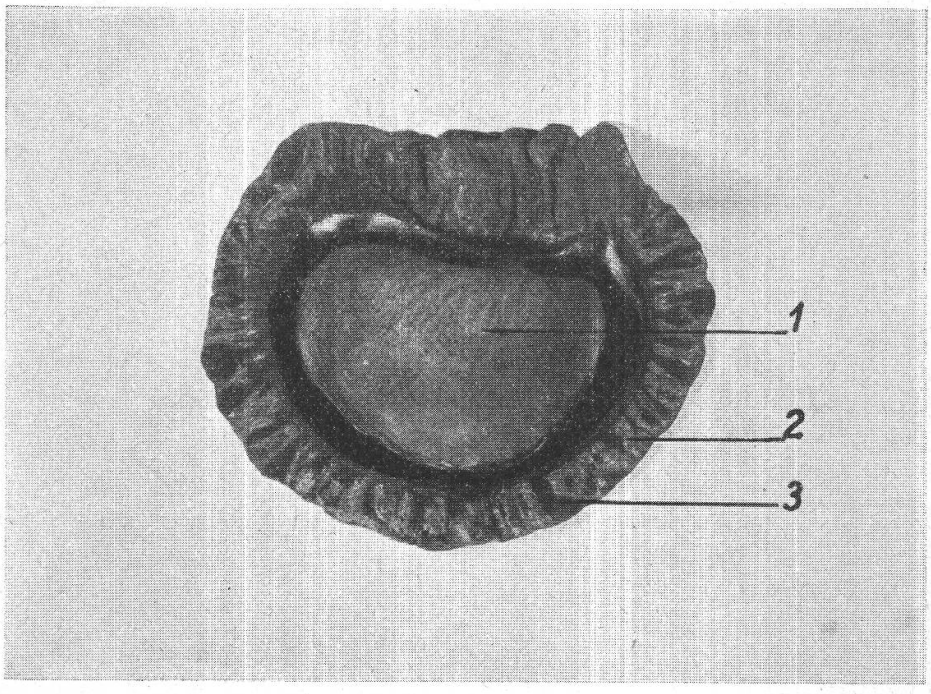

Fig. 1.
Same in Steinschale.
1. Same (unverletzt); 2. äussere Schicht der Steinschale; 3. innere Schicht der Steinschale mit tuberkelartigen Auswüchsen. Vergr. 2:3.

Caryocar nuciferum L. zuerst von einer dünnen, parenchymatischen Schicht bedeckt, die dann bald verholzt. Stahel (44) fand sogar Nüsse, die für den Export bestimmt waren, und bei denen noch keine Verholzung eingetreten war. Bei unseren Keimversuchen konnte festgestellt werden, dass die äusserste Schicht der Steinschale im Boden viel leichter der Auflösung unterlag als die harte, innere Schicht, die noch an einem Baumstumpf aus Paramaribo mit 7 cm Durchmesser gut erhalten war.

Die Steinschale hat in der Längsrichtung einen ovalen Querschnitt, doch läuft sie auf der Nabelseite spitz aus. Der Durchtritt des Nabelstranges, der schräg verläuft, wird hier durch eine länglich-ovale Öffnung der inneren Steinschale gebildet. Ein aus der äusseren Steinschale entstandener Pfropfen verschliesst die Öffnung.

Das Gewicht der Steinschale betrug bei unserem Untersuchungsmaterial 40—80 Gramm. Die Schalen sind 0,7—0,8 cm dick. Misst man die ganze Steinschale, so findet man 6,5—7 cm Längen- bzw. 5 cm Höhen- und 4,5 cm Breitenausdehnung.

Der Same zeigt eine nierenähnliche Form, die man bereits kurz nach der Befruchtung deutlich erkennen kann. Er ist durchschnittlich 4—4,5 cm lang, 2,5—3 cm hoch und 2—2,5 cm breit und hat ein durchschnittliches Gewicht von 11—14 Gramm. Das Gewicht der Nuss (Endokarp + Kern) schwankt zwischen 51 bis 94 Gramm.

Die den Samen umgebende, rotbraune Samenhaut zeigt auf der konkaven Nabelseite noch deutlich ein kleines Höckerchen, das die Abbruchstelle des Funicularstranges darstellt. Die Samenhaut selbst, die von der Chalaza aus von vielen Leitungsbahnen durchzogen wird, ist an der Nabelseite 2 mm dick, während an anderen Stellen des Samens die Dicke bis auf 0,25 mm abnehmen kann.

Am spitzen Ende liegt die äusserlich kaum deutlich in Erscheinung tretende Wurzelanlage, während am anderen, rundlichen Ende die zwei noch recht kleinen Kotyledonen zu sehen sind. Dazwischen liegt der Embryo, der in seinem unteren Teile als knollenartiger Reservestoffspeicher ausgebildet ist. Der obere Teil ist dagegen nur wenig verdickt; er ist umgebogen und trägt an seinem dünn auslaufenden Ende die zwei kleinen Kotyledonen. Letztere liegen frei auf dem verdickten Teil des Embryos und schliessen an ihrer Basis den Vegetationspunkt ein.

Der unverdickte Hals der Samenknolle ist zirka 1,2 cm lang und hat einen kreisförmigen Querschnitt von 0,5 cm Durchmesser. Die Kotyledonen sind nur 0,4 cm lang und 0,15 cm breit.

Es scheint, dass zwischen der massigen Ausbildung des Embryos als Reserveorgan und der geringen Entwicklung der Kotyledonen eine ähnliche Beziehung besteht, wie sie Goebel (19) für manche Kakteen angibt, deren Hypokotyl auch als Speicherorgan, in diesem Falle für Wasser anstatt für Eiweiss und Fett, ausgebildet ist.

Topographisch betrachtet ist der Same von ***Caryocar nuciferum L.*** *also eine Hypokotyle,* deren unterer Teil als Speicherorgan verdickt ist und deren oberer, unverdickter Teil an seinem Ende zwei kleine Keimblätter trägt. Die gleiche Ausbildung des Embryos liegt bei ***Caryocar butyrosum Wittm.*** vor und nach den Abbildungen in der These von Beauvisage (2 b) auch bei ***Caryocar glabrum Pers.***

Der Same von ***Caryocar nuciferum L.*** stellt aber nicht nur vom topographischen Standpunkt aus betrachtet eine Hypokotyle dar, sonder auch vom morphologischen.

b) Innere Morphologie.

1. Die Steinschale.

Die harte Samenschale, die, wie bereits angegeben wurde, aus zwei Schichten (s. Fig. 1) besteht, ist aus dem inneren Teil des Fruchtblattes, dem Endokarp, entstanden.

Die äussere Schicht der Steinschale ist aus länglich-runden Zellen aufgebaut, deren Durchmesser in der Längsrichtung durchschnittlich 50 μ, in der Breitenausdehnung 30 μ betragen. Die Zellwand dieser fast gleichgrossen Zellen ist sehr stark ausgebildet und kann bis zu 10 μ dick werden. Auf allen Seiten ist sie von zahlreichen, geradlinig verlaufenden, unverzweigten Tüpfelkanälen durchzogen, die den Stoffaustausch dieser Zellen ermöglichen.

Der Zellinhalt ist braun gefärbt und besteht aus Gerbstoffen, die mit 0,1 % Coffein ausfallen und der ganzen Zellschicht ihre charakteristische braune Farbe geben.

Die unter dieser Schicht liegenden tuberkelartigen Auswüchse der Steinschale zeichnen sich durch besondere Härte aus. Mit dem Schulzeschen Mazerationsgemisch (Salpetersäure + Kaliumchlorat) sind sie nur selten in ihre Bestandteile zu zerlegen. Dagegen gelang es, sie nach fast einjährigem Aufbewahren in 35 % Milchsäure mit dem Messer in jeder Richtung zu schneiden. Die Tuberkeln bestehen nur aus eng miteinander verbundenen und verflochtenen Fasern, die verholzt sind und sich durch eine Länge von 2 mm auszeichnen, während ihre Breite nur 15 μ beträgt. Sie sind am Ende meistens hakenförmig umgebogen. Ihre Tüpfel verlaufen von links unten nach rechts oben.

2. Die Samenschale

Wie die Steinschale besteht auch die Samenschale aus zwei Schichten; man muss daher von einer äusseren und einer inneren Samenschale sprechen, die aus dem äusseren bzw. inneren Integument des kampylotropen Ovulums entstanden sind. Die Angabe von Stahel (44), dass nur ein Integument vorhanden sei, konnte nicht bestätigt werden. Es

sind nach unsern Untersuchungen zwei Integumente vorhanden. Auch Netolitzky (33) gibt allgemein für die ***Caryocaraceae*** zwei Integumente an, ohne aber eine besondere Angabe für ***Caryocar nuciferum L.*** zu machen; dieselbe Feststellung machte bereits Gaertner (17).

Die äussere Samenschale übertrifft die innere Schale um ein Vielfaches an Dicke. Sie besteht aus einem schwammigen, zellulosischen Gewebe, das aus kleinen, dünnwandigen Zellen gebildet wird, mit Gerbstoffen reichlich versehen und dunkelbraun gefärbt ist. Die darunterliegende, innere Samenschale ist sehr dünn, membranartig ausgebildet und rötlich-braun gefärbt.

In früheren Arbeiten finden sich hinsichtlich der Anwesenheit eines Nährgewebes bei den ***Caryocaraceae*** die verschiedensten Angaben. Nach Gaertner (17) soll bei ***Rhizobolus Pekea Gaertn.*** kein Nährgewebe vorhanden sein, dagegen geben Bentham und Hooker (4) ganz allgemein für die Gattung ***Caryocar*** « albumen tenuissimum membraniforme, ad hilum paulo incrassatum » an. Pritzel (36) bestreitet dagegen das Vorhandensein eines Endospermes bei ***Caryocar brasiliense Camb.*** Nach meinen Untersuchungen liegt unter der inneren Samenschale von ***Caryocar nuciferum L.*** unzweifelhaft ein Nährgewebe, von dem meistens die zwei bis drei oberen Schichten mit Reservestoffen gefüllt sind, während die inneren Zellschichten schon obliteriert sind. Gegen das Hilum hin nimmt dieses Nährgewebe, wie es auch Bentham und Hooker (4) angeben, an Dicke zu. Die gleichen morphologischen Verhältnisse fand ich beim Samen von ***Caryocar butyrosum Wittm.***, der ebenfalls von einer äusseren und einer inneren Samenschale eingeschlossen wird und unter denen ebenfalls ein zwei- bis dreischichtiges Nährgewebe gelegen ist, dessen innere Schichten erschöpft sind.

Aus Mangel an geeignetem Untersuchungsmaterial war es nicht möglich festzustellen, ob es sich bei dem vorhandenen Nährgewebe um Endosperm oder Perisperm handelt. Jedenfalls ist es aber nicht erlaubt, dem Samen der ***Caryocaraceae*** ein Nährgewebe abzusprechen, wie es Netolitzky (33) tut, indem er vom Fehlen eines Endosperms spricht, anderseits aber von einem möglicherweise vorhandenen Perisperm nichts erwähnt.

3. Der Embryo.

Für die anatomische Untersuchung des Embryos selbst bereitete die Aufhellung des Gewebes einige Schwierigkeiten. Nachdem in dünnen Schnitten weder Äther noch ein Gemisch von Äther/Alkohol oder Äther/Benzol oder Alkohol/Benzol (je im Verhältnis 1 : 1) in genügender Weise Inhaltsstoffe herausgelöst hatten, wurden Teile des Samens während 14 Tagen im Soxhletschen Extraktionskolben mit Äther, Äther/Alkohol oder Äther/Benzol extrahiert. Das beste Ergebnis gab die Extraktion mit Alkohol/Benzol, doch genügte auch diese nicht für das

genaue Studium des Samengewebes. Das Kochen der Schnitte in Xylol oder in einem Gemisch von 30 Teilen 50 % Kalilauge und 70 Teilen Methylalkohol in einem Erlenmeyerkolben mit Rückflusskühler ergab ebenfalls keine genügend aufgehellten Schnitte.

Am besten gelang die Präparation der Handschnitte auf folgende Weise :

Auswaschen der Schnitte 25 Minuten lang in Eau de Javelle, Härten in 70% Alkohol, Aufweichen der Schnitte und Verseifen des Fettes in 25 % Ammoniaklösung und erneuter Zusatz von Eau de Javelle, bis das Gemisch stark schäumte, nach 3—5 Minuten Abspülen in Alkohol, Lösen des nicht verseiften Fettes in Äther und nochmaliges Abspülen in Alkohol. Nach dieser Behandlung sind die Schnitte frei von Inhaltsstoffen und lassen sich mit Genfer Reagenz (Chrysoidin und Kongorot), Gentianaviolett oder Haematoxylin gut färben.

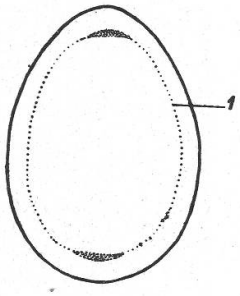

Fig. 2.
Querschnitt durch die hypokotyle Knolle.
1. Primäres Meristem. Vergr. 1 : 1.

Der Embryo wird von einer Epidermis, deren Zellen durchschnittlich eine Länge von 15 bis 18 μ erreichen, umgeben. Darunter folgt eine aus gewöhnlichen Parenchymzellen gebildete Rinde, die eine Ausdehnung von 1,5 bis 4 mm erreicht. Das unter dieser Rinde liegende primäre Meristem (s. Fig. 2) ist bei einem Schnitt durch den Samen bereits von blossem Auge als hyalines Gewebe sichtbar. Es verläuft parallel zur Epidermis durch den ganzen Samen und besteht aus mehreren Zellschichten, deren Zellen sich durch ihre geringere Grösse von dem sie umgebenden Rinden- und Markparenchym deutlich abheben.

Um den ganzen Verlauf der sich bereits aus diesem primären Meristem differenzierten Leitelemente untersuchen zu können, wurde ein 4 cm langer Same in acht gleiche Teile von 0,5 cm geteilt und aus jeder dieser Zonen Serienschnitte von Hand hergestellt. Neben diesen Querschnitten wurden auch Längsschnitte für das Studium der Leitelemente verfertigt.

Im untersuchten reifen Samen sind bereits Phloem und Xylem aus dem Grundgewebe differenziert. Am ausgesprochensten sind auf dem Querschnitt durch den ganzen Samen die Leitelemente auf der dem Hilum zugekehrten und ihm gegenüberliegenden Seite ausgebildet, wo sie vermehrt auftreten. Es handelt sich hierbei um die Keimblattspuren, die schon im Samen angelegt sind und bei der Keimung leicht erkannt

werden können. Im ruhenden Samen sind nur primäre Leitelemente angelegt, die auf dem Querschnitte einzeln im primären Meristem verteilt sind. Das Xylem besteht aus schraubenförmig verstärkten Leitzellen — — *Spiraltracheen*[1] — die nur selten länger als 150 μ werden, aber, wie auf dem Längsschnitt deutlich zu erkennen ist, ein zusammenhängendes Leitungssystem bilden. Vom morphologischen wie auch vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte sind diese Wasserleitungselemente als Protoxylem zu bezeichnen.

Betrachtet man die gegenseitige Lage von Phloem und Xylem, so kann man in der am spitzen Ende des Samens gelegenen Zone, aus der die Hauptwurzel hervorsprosst, feststellen, dass hier weitgehend wurzelähnliche Struktur vorhanden ist und die beiden Leitelemente noch fast alternierend liegen. Schnitte aus den sich anschliessenden Zonen der hypokotylen Knolle zeigen eine andere Topographie der Leitbündel. Phloem und Xylem liegen dort weder alternierend noch opponiert, sondern bilden in dem ganzen übrigen Teil des Embryos eine typische Übergangsstruktur zwischen der alternierenden Anordnung der Leitelemente in der Wurzel und der opponierten im Stengel. Am deutlichsten tritt sie durch die Ausbildung der sogenannten « *convergents* » hervor, die

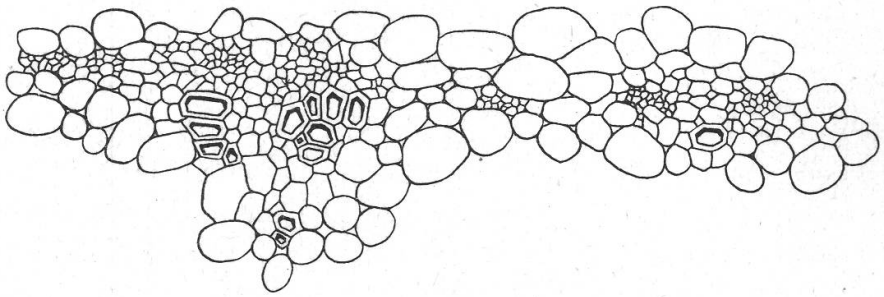

Fig. 3.
Querschnitt durch das primäre Meristem der hypokotylen Knolle am spitzen Ende des Samens. Vergr. 125 : 1.

Chauveaud (8 c) in allen seinen Untersuchungen über die Entwicklung des Gefässbündelsystems in der Hypokotyle gefunden hat. Diese « *convergents* » zeigen, dass das zum Xylem der Wurzel gehörige Phloem sich im Laufe der Entwicklung verzweigt hat, so dass nun zu einer Xylemgruppe zwei Phloembündel gehören, die rechts und links ausserhalb des primären Holzes liegen. Ausser diesen für den Anfang der Übergangsstruktur besonders charakteristischen Anordnung der Leitbündel finden sich (s. Fig. 4) alle möglichen Übergangsstrukturen in der hypokotylen Knolle, die namentlich durch die verschiedene Lage

[1] *Spiraltracheen* = aus dem primären Meristem entstandene Wasserleitungszellen des primären Holzes mit spiralig angeordneten Wandverdickungen, die nur locker mit der unbedeutend verdickten Zellwand verbunden sind.

des Protoxylems bedingt sind. Die Anlage der Leitelemente ist in der ganzen Knolle gleichartig, wie in mehr als hundert Querschnitten festgestellt werden konnte.

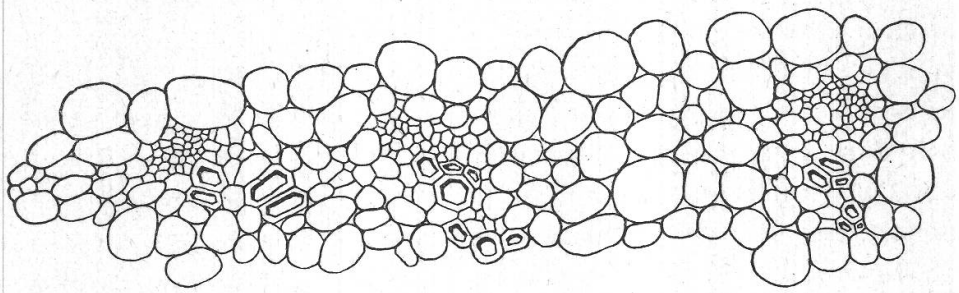

Fig. 4.
Querschnitt durch das primäre Meristem der hypokotylen Knolle in der Mitte des Samens. Vergr. 125 : 1.

Die Ausbildung der Leitbündel der hypokotylen Knolle beweist, dass in diesem Falle die Bezeichnung Hypokotyle, die genau genommen nur ein topographischer Begriff ist, gleichzeitig auch eine anatomische Bedeutung besitzt, indem sie ein Organ mit Übergangsstruktur zwischen Wurzel und Stengel bezeichnet.

Durch diese topographischen und anatomischen Befunde sind auch endgültig die verschiedenen Bezeichnungen des Embryos als Wurzel, Wurzelknolle, primäres Stämmchen usw. meines Erachtens hinfällig geworden. *Der Same von* ***Caryocar nuciferum L.*** *ist als Hypokotyle zu bezeichnen,* deren unterer Teil als Speicherorgan stark verdickt ist und deren kleiner, oberer, unverdickter Teil bei der Keimung zum hypokotylen Stengelteil wird und zwei kleine Kotyledonen trägt.

Der unverdickte Hals der Samenknolle, der bei der Keimung zum hypokotylen Stengelteil wird, zeigt ebenfalls Übergangsstrukturen seiner Leitbündel. In seinem oberen Teil sind nur wenig Xylemelemente ausgebildet, während die Phloemelemente bereits viel zahlreicher vorhanden sind.

Die Keimblätter liegen im Samen ihrer ganzen Länge nach dicht nebeneinander; die ventrale Seite ist gestreckt, während sich die dorsale Seite stark vorwölbt. Eine einschichtige Epidermis, in der man sowohl Spaltöffnungen als auch Anlagen dazu finden kann, bildet den Abschluss nach aussen. Eine Palisadenschicht oder entsprechend gestreckte Zellen, wie sie bei vielen Kotyledonen anderer Pflanzen zu finden sind, fehlen.

Die Kotyledonen werden in ihrer Mitte meistens von fünf Gefässbündelsträngen durchzogen, von denen der mittlere Hauptstrang durch seine Grösse und seinen fast bogenförmigen Querschnitt hervorsticht. Er ist die direkte Fortsetzung der bereits in der ruhenden hypokotylen Knolle angelegten Keimblattspuren, wie aus der Form deutlich zu erkennen ist. Die vier übrigen, schwächer ausgebildeten Nebenstränge,

wovon die beiden äusseren nahe dem Blattrand liegen, zeigen aber auch schon eine deutliche Differenzierung in opponiertes Phloem und Xylem, woraus sich dann kollaterale Gefässbündel entwickeln. Die Xylemelemente sind im Keimblatt wie auch in der hypokotylen Knolle ausschliesslich Spiraltracheen.

Die Reservestoffe des Samens sind sowohl im Mark als auch in der Rinde der ganzen Hypokotyle und der Kotyledonen gespeichert. Sie sind nach der oben angegebenen Methode sowohl aus dem hypokotylen Stengelteil als auch aus den Keimblättern bedeutend schwerer als aus der hypokotylen Knolle zu entfernen. Die Fette, die den grössten Teil des Zellumens ausfüllen, sind als Fettplasma vorhanden, während sich die Eiweißstoffe als zusammengesetzte Aleuronkörner, worin je ein Kristalloid und Globoid liegen, abgelagert finden.

Stärke konnte sowohl im Samen von ***Caryocar nuciferum L.*** als auch in dem von ***Caryocar butyrosum Wittm.*** nicht nachgewiesen werden. Diese Feststellung deckt sich mit der Angabe von Pritzel (36), der im Samen von ***Caryocar brasiliense Camb.*** ebenfalls keine Stärke fand. *Man kann daher wohl annehmen, wie es* Nägeli (32) *bereits früher getan hat, dass die Samen der* ***Caryocaraceae*** *keine Stärke führen.*

Bei der Betrachtung der Zellinhaltsstoffe mit dem Polarisationsmikroskop konnten in allen Zellen Sphärite festgestellt werden, deren Doppelbrechung optisch negativ ist. Die Kristalle weisen das gleiche mikrochemische Verhalten auf wie die Inulinkristalle : Sie sind in konzentrierter Essigsäure unlöslich, dagegen löslich in konzentrierter Salz- oder Schwefelsäure, wie auch in konzentrierter Kalilauge. Im Wasser sind sie bei Zimmertemperatur ebenfalls unlöslich. Wurden aber Schnitte durch die hypokotyle Knolle auf Wasser von 50° C, warmes Glyzerin, warme Ammoniaklösung oder heisse konzentrierte Essigsäure gelegt, so lösten sich die Kristalle auf. Mit Diphenylamin, Schwefelsäure und Äthylalkohol gelang der Fruktosenachweis, ebenso mit Resorcin und Säurezusatz.

Aus dem mikrochemischen Verhalten einerseits und den Löslichkeitsverhältnissen anderseits könnte man auf Inulinkristalle schliessen; doch spricht das optische Verhalten der Sphärite dagegen, denn die Inulinkristalle der Dahlienknolle zeigen im polarisierten Licht eine optisch positive Doppelbrechung. Trotzdem kann man mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass diese Kristalle, die einen Reservestoff des Samens bilden und bei der Keimung wie die andern Reservestoffe wieder in den Stoffwechsel zurückgeführt werden, einen dem Inulin nahe verwandten Stoff darstellen, der gleichfalls als ein Polysaccharid der Fruktose betrachtet werden kann.

Da scheinbar bei allen Samen der ***Caryocaraceae*** die Stärke fehlt und da ausserdem diese Sphärite auch bei ***Caryocar butyrosum Wittm.*** nachgewiesen sind und vermutlich auch bei andern Vertretern der Gat-

tung ***Caryocar*** vorkommen, kann man sie als Stärke vertretende Kohlehydrate ansehen. Nach Angabe von Solereder (42 b) kommen Sphärite, die nach ihm anderer Natur als Inulin sind, ebenfalls bei ***Ternstroemiaceae*** vor. Man kann deshalb diesen Sphäriten eine gewisse Bedeutung für die Systematik beimessen.

Vergleicht man den Samen von ***Caryocar nuciferum L.*** mit andern fett- und eiweisshaltigen Samen der Dikotyledonen, so kann man nach dem inneren Aufbau und der Speicherung der Reservestoffe des Samens zwei Gruppen feststellen :

1. *Die Reservestoffe sind im Nährgewebe ausserhalb des Embryos gespeichert*
   a) im Endosperm wie z. B. bei ***Olea europaea L.*** (43 b),
   b) im Perisperm wie z. B. bei ***Hevea brasiliensis Muell. Arg.*** (22).
2. *Die Reservestoffe sind im Embryo gespeichert*
   a) in den Kotyledonen wie z. B. bei ***Arachis hypogaea L.*** (43 b),
   b) in der Hypokotyle wie z. B. bei ***Caryocar nuciferum L.***

Während die Ausbildung der drei zuerst genannten Möglichkeiten bei den Dikotyledonen keineswegs selten ist, so sind bis heute in der Literatur nur wenige Angaben vorhanden, die sich auf die charakteristische Veränderung beziehen, wenn die Reservestoffe während der Samenruhe in seinem Achsenteil abgelagert sind. Zum Teil ist das Fehlen entsprechender Angaben auf die unterlassenen anatomischen Untersuchungen zurückzuführen; denn nur so kann man sich erklären, dass manche, bereits differenzierte Hypokotylen darstellende Embryonen als « ungegliedert » usw. angesprochen wurden. Zum andern Teil kann die Verwendung unpassender Bezeichnungen wie « tigelle tuberculisée », « radicula maxima » usw. diese Tatsache erklären.

In der Reihe der ***Guttiferales*** ist ausser bei den ***Caryocaraceae*** auch bei den ***Guttiferae (Garcinia Mangostana L.)*** das hypokotyle Glied als Speicherorgan ausgebildet. In gleicher Weise erfolgt die Anhäufung der Reservestoffe in der Reihe der ***Myrtales*** in den Familien ***Lecythidaceae (Barringtonia Vriesei, Bertholletia excelsa)*** und bei den ***Rhizophoraceae (Rhizophora spec., Bruguiera caryophylloides)*** und ebenso bei den ***Myrsinaceae (Aegiceras corniculatum, Ardisia crispa).*** Zum Schluss dieser kleinen Aufzählung, die keinen Anspruch auf Vollständigkeit macht, seien noch die ***Verbenaceae (Avicennia officinalis)*** aus der Reihe der ***Tubiflorae*** erwähnt.

Phylogenetisch betrachtet muss der Same von ***Caryocar nuciferum L.*** als sehr hochentwickelt angesehen werden. Der Embryo, dessen unterer Teil als Nährstoffspeicher dient, während sein kleiner oberer Teil bei der Keimung eine bedeutende Rolle spielt, zeigt eine weitgehende Differenzierung und Arbeitsteilung, die allgemein als Kennzeichen höherer Organisation betrachtet werden. Der verlustlose Einbau

der hypokotylen Knolle in die Stammbasis weist hier im Gegensatz zu andern Arten der *Guttiferales* ebenfalls auf eine Höherentwicklung des Samens hin.

III. Die Wurzeln.

a) Äussere Morphologie.

Bei der Keimung von *Caryocar nuciferum L.* bilden sich neben der aus dem spitzen Ende des Samens entstehenden Hauptwurzel eine Menge Adventivwurzeln, und zwar sowohl aus dem hypokotylen Stengelteil als auch aus der hypokotylen Knolle selber. Letztere erscheinen schon im ersten Stadium der Keimung so zahlreich, dass ihr gesamtes Wurzelwerk das der Hauptwurzel an Ausdehnung und Grösse übertrifft. Diese dünnen Adventivwurzeln durchwachsen wahrscheinlich dank ihrer Ausscheidungen und Turgeszenz sogar die harte Steinschale, die allerdings, worauf bereits hingewiesen wurde, aus harten und weichen Geweben besteht.

Die Hauptwurzel erscheint im ersten Stadium der Keimung als kleiner, runder Zapfen. Dann streckt sie sich langsam und beginnt nach der Sprengung der Schale mit ihrem geotropen Wachstum. Nahe der hypokotylen Knolle ist der Querschnitt oval, dann geht er aber bald in eine runde Form über. Der Durchmesser beträgt im primären Wachstumszustand 1,2—1,6 mm, während die primären Adventivwurzeln nur 0,2—0,5 mm Breitenausdehnung besitzen.

Aus der Hauptwurzel entstehen sofort Nebenwurzeln, deren Entwicklungsschnelligkeit aber von der der Adventivwurzeln übertroffen wird. In unsern Keimversuchen konnte öfters beobachtet werden, dass auch die Hauptwurzel selbst verkümmerte.

Vom anatomischen Standpunkt kann man Adventiv- und Nebenwurzeln zusammen betrachten, da beide normale Wurzelstruktur besitzen. *Die Hauptwurzel zeigt dagegen verschiedene anatomisch sehr interessante Besonderheiten.*

b) Innere Morphologie.

1. Die Adventiv- und Nebenwurzeln.

aa) Primäre Struktur.

Die Wurzelhaarschicht (assise pilifère) ist einschichtig, und ihre Zellwände sind zellulosisch. Die radiale Tiefe dieser Zellen beträgt 15—20 μ. Die Haare, die durch Ausstülpung der Epidermiszellen entstehen, sind am Ende keulenförmig verdickt.

Unter dieser Schicht liegt eine im primären Zustand einschichtige, später aber mehrschichtige Hypodermis, deren äussere Elemente immer grösser sind als die näher dem Wurzelzentrum gelegenen Zellen. Von

den unmittelbar unter der Epidermis liegenden Zellen zeigen die meisten eine besondere Struktur : sie haben eine keilförmige Querschnittsform, da die inneren Periklinalwände nach dem Zentralzylinder hin ausgebuchtet und stark verdickt sind. Hier und da schliessen sie Oxalatkristalle ein. An einigen Stellen wird der verdickte Hypodermisring von unverdickten Durchlasszellen unterbrochen. Die verdickte Membran ist durchschnittlich 8—10 μ dick. Die Hypodermiszellen lassen sich nicht mit Phloroglucin und Salzsäure, mit Sudan III dagegen gut färben; sie sind somit verkorkt; doch ist in den Verdickungsleisten junger Wurzeln oft noch Zellulose nachweisbar. Eine Verholzung von Hypodermiszellen, wie sie in der älteren Literatur öfters angegeben ist, war nicht nachzuweisen. Die unter der Hypodermis liegenden Zellen sind auch eckenverdickt.

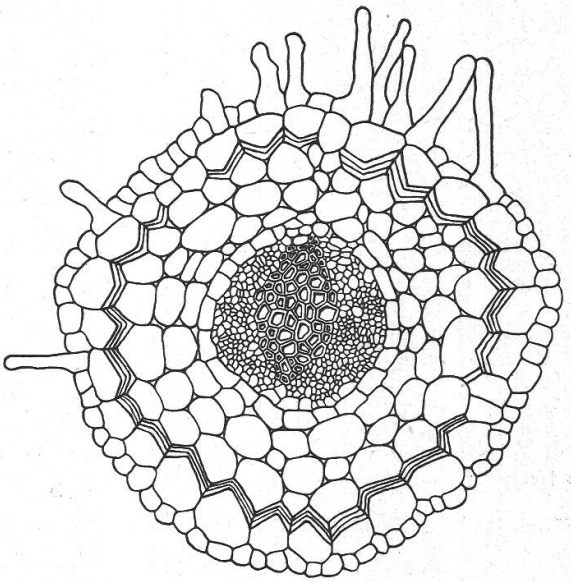

Fig. 5.
Querschnitt durch eine primäre Wurzel.
Vergr. 150 : 1.

Die primäre Rinde besteht aus wenigen parenchymatischen Zellschichten, da das junge Wurzelgewebe nicht nur Nährstoffe aus der Schale und dem Boden aufzunehmen hat, sondern auch für mechanische Funktionen zur Sprengung und Durchdringung der harten Schale eingerichtet ist.

Die Endodermis besteht aus vier- und sechseckigen Zellen und ist verkorkt. Gerbstoffe sind in den Zellen deutlich nachweisbar. Casparysche Streifung lässt sich nur im jungen Zustand beobachten. Die Durchlaßstellen liegen dem Protoxylem der Gefässbündel gegenüber. Da die Wurzel diarch ist, findet man demgemäss an zwei Stellen Durchlasszellen (s. Fig. 5).

Die Perizykluszellen sind klein. Das Phloem enthält bereits Phloemfasern und sehr viele Kristalle, was besonders im Längsschnitt auffällt.

Das Protoxylem besteht aus Spiraltracheen, das Metaxylem aus *Gefässen*[1] mit einfachen Tüpfeln.

Das Protoxylem zeigt immer bei Färbung mit Sudan III eine positive Reaktion, was auf eine Einlagerung lipoidartiger Stoffe schliessen lässt; das sekundäre Holz zeigt diese Reaktion nicht.

Die im Phloem häufig auftretenden Kristalle sind, wie es ihre hohe Doppelbrechung sofort verrät, stark anisotrop; es sind monokline Kalziumoxalat-Monohydratkristalle, die in fast allen Vegetationsorganen von ***Caryocar nuciferum L.*** massenhaft vorkommen und bereits genauer beschrieben worden sind (16). 5 μ dicke Stellen der Kristalle zeigen im Polarisationsmikroskop zwischen gekreuzten Nicols als Interferenzfarbe Rot I. bis Gelb II. Ordnung, während Kriställchen des tetragonalen Kalziumoxalat-Trihydrates bei dieser Dicke Grau bis Weiss I. Ordnung aufweisen müssten.

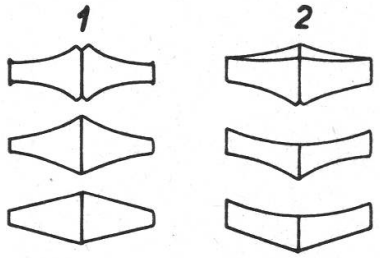

Fig. 6.
Knieförmige Oxalatkristalle.
1. Seitenansicht (schiefe Auslöschung von 7°).
2. Aufsicht (gerade Auslöschung).

In Fig. 6 sind einige der beobachteten Formen dargestellt. Es sind je nach der Seite, von der sie zur Beobachtung gelangen, in ihren Spitzen abgestumpfte, schmale Rhomben oder leicht knieförmige Stäbchen. Die Kanten sind, wie dies für Mikrokristalle kennzeichnend ist, meist sattelförmig ausgebildet und oft eigentümlich vorgezogen. Bei den geknickten Stäbchen ist der geschweifte Lauf der Kanten, die gegen die Kniekehle zulaufen, besonders ausgeprägt. Der einspringende Winkel deutet darauf hin, dass es sich um Zwillinge handelt, was auch durch Auslöschungserscheinungen im Polarisationsmikroskop bestätigt wird. Die beiden Schenkel des Knies werden beim Drehen des Mikroskoptisches nicht gleichzeitig dunkel, sondern ihre Auslöschungsrichtungen schliessen einen Winkel von 14° miteinander ein. In der Seitenansicht verläuft das grössere Brechungsvermögen senkrecht, in der Aufsicht dagegen parallel zur Längserstreckung der Stäbchen. Die im Palisadengewebe der Blätter parallel ausgerichteten Stäbchen zeigen daher bei Einschalten eines vergleichenden Gipsblättchens je nach ihrer Lage Additions- und Subtraktionsfarben. Aus dieser Beobachtung folgt, dass die Richtung des mittleren Brechungsvermögens parallel zur Stäbchenachse verlaufen muss.

---

[1] *Gefässe* = durch Zellfusionen entstandene Leitelemente, deren Querwände ganz oder teilweise aufgelöst sind.

Die Kristallographie ist bereits in der obenerwähnten Publikation genau beschrieben worden; hier soll noch erwähnt werden, dass die Schenkel der Zwillinge unter einem Winkel von 70½° zur Zwillingsebene gestreckt sind. Das Besondere der untersuchten knieförmigen Oxalatkristalle liegt darin, dass die untere Seite der Zwillinge sehr mangelhaft entwickelt ist, manchmal erscheint sie fast wie angefressen. Aus irgendwelchen Gründen ist das Kristallwachstum in dieser Richtung gehemmt, was um so bemerkenswerter ist, weil sonst bei Kalziumoxalat-Monohydrat gerade die hier gehemmte Entwicklungsrichtung die ausgesprochene Wachstumszone ist. Da die Ausbildung des Kristallhabitus von äusseren Wachstumsbedingungen abhängig ist, muss angenommen werden, dass während der Entwicklung der geknickten Oxalatstäbchen besondere physikalisch-chemische Verhältnisse geherrscht haben, um die Ausbildung dieses Kristallhabitus zu ermöglichen.

bb) Sekundäre Struktur.

Die Adventiv- und Nebenwurzeln zeigen normales Dickenwachstum, d. h. es bildet sich zwischen Phloem und Xylem ein Kambium, das nach innen Holz, nach aussen Phloem abscheidet. Das sekundäre Holz besteht vorwiegend aus Fasern, die selbst bei Wurzeln mit mehr als 8 cm Durchmesser noch halb zellulosisch sind, nur die primäre Membran ist verholzt. Sie erreichen eine Länge von 0,6—1,8 mm, sind etwa 15 bis 20 μ breit und schräg getüpfelt. Am Ende sind sie oft gegabelt oder sägenartig ausgebildet, was eine bessere Verankerung der Fasern ermöglicht.

Das Holz hat nur wenige Netz- und Tüpfelgefässe, die von Holzparenchymzellen umgeben werden; *Tracheiden*[1] fehlen. Die Markstrahlen verholzen, ebenso das stark reduzierte Mark.

Das Phloem ist ziemlich mächtig ausgebildet und enthält viele Fasern, die ebenfalls schräg getüpfelt sind. Längs diesen Libriformfasern lagern sich reihenweise die oben beschriebenen Oxalatkristalle.

Endodermis und Hypodermis bleiben ziemlich lange erhalten. Nach ihrer Abstossung übernimmt ein aus dem Perizyklusphellogen hervorgegangenes, Gerbstoff enthaltendes Periderm den Schutz der Wurzeln nach aussen.

2. Die Hauptwurzel.

aa) Primäre Struktur.

Während Adventiv- und Nebenwurzeln eine durchaus normale Wurzelstruktur zeigen, weist die aus der hypokotylen Knolle ent-

---

[1] *Tracheiden* = Wasserleitungs- und Festigungselemente des sekundären Holzes, ihre Wände sind ± verdickt und mit Hoftüpfeln versehen, weitere Verdikkungsleisten kommen nur bei wenigen Vertretern der Phanerogamen vor.

stehende dickere Hauptwurzel abnorme anatomische Verhältnisse auf. Es handelt sich keineswegs um eine pathologische Erscheinung, da alle Hauptwurzeln der aus Holländisch-Guayana stammenden Keimpflanzen und unserer Sämlinge eine abnorme Struktur zeigten. Gleichfalls konnte festgestellt werden, dass sich die Anomalie nicht etwa nur auf eine bestimmte Zone beschränkt, sondern dass sie, wenn auch in verschiedener Form, der ganzen Hauptwurzel eigen ist.

In der primären Struktur zeigen sich die ersten Unterschiede zwischen der Haupt- und Nebenwurzelanatomie. Neben den immer normal gebauten Nebenwurzeln gibt es auch normale Hauptwurzeln primärer Struktur, andere hingegen weichen, wie wir noch sehen werden, von Anfang an vom normalen Typus ab.

Die auch hier Gerbstoffe enthaltende, verkorkte Hypodermis ist sehr häufig mehrschichtig und besitzt an den inneren Periklinalwänden gleichfalls Verdickungsleisten. Das unter der Hypodermis liegende Rindenparenchym ist bedeutend stärker ausgebildet als in den Adventiv- und Nebenwurzeln. Unter einer aus weitlumigen Zellen bestehenden Aussenrinde folgt eine innere Rinde, deren Zellumina viel kleiner sind.

Die Endodermiszellen verkorken sehr langsam, so dass man die Casparyschen Punkte, die nicht immer in der Mitte der Zellwand liegen, gut beobachten kann. Aus den bedeutend kleineren Perizykluszellen entstehen sowohl die sekundäre Rinde als auch alle Wurzelverzweigungen. Die Gefässe sind innerhalb des Perizyklus ringförmig angeordnet.

Die Hauptwurzel ist im Gegensatz zu den Adventiv- und Nebenwurzeln triarch, tetrarch, pentarch, hexarch oder oktarch. Es besteht ein Zusammenhang zwischen der Dicke der Wurzel und der Zahl der ausgebildeten Holzstränge, wie an mehreren Querschnitten festgestellt werden konnte.

Das Phloem besitzt schon im jungen Zustand einzelne Phloemfasern, die von Reihen knieförmiger Oxalatkristalle begleitet sind. Die Xylemelemente sind zentripetal angeordnet, wobei die zuerst gebildeten Elemente Spiraltracheen sind, während das Metaxylem aus Tüpfelgefässen mit länglich-runden Tüpfeln besteht. Holzfasern fehlen im primären Holz.

In dem bei einer Wurzel ungewöhnlich grossen Wurzelmark entstehen öfters aus Markzellen durch Verholzung und nachfolgende teilweise Auflösung der Zellquerwände aus drei bis fünf Zellen Tüpfelgefässe, deren Entstehung man an den Resten der Querwände gut nachprüfen kann. Sie liegen nur durch zwei bis drei Zellschichten getrennt neben oder unter dem primären Holzbündel; sie sind keineswegs durch die Teilung des sie umgebenden Parenchyms in das Mark gelangt, wie es z. B. in der Hypokotyle von ***Impatiens Roylei Walpers*** nach Maillefer (29) der Fall ist, sondern sie sind an dem betreffenden Ort entstanden.

Eine Anomalie konnte an einigen Wurzeln mit runder Querschnittsform beobachtet werden, bei denen der Zentralzylinder ganz seitlich verschoben war. Auffallend war auch die starke Ausbildung der primären Rinde. Der Zentralzylinder selbst zeigte eine nierenähnliche Querschnittsform. Auf der mehr konkaven Seite des Zentralzylinders fehlten die Xylemelemente ganz, dagegen war das Phloem normal ausgebildet. Die Holzgefässse zeigten normales zentripetales Wachstum. Das Mark war ebenfalls sehr stark ausgebildet und enthielt in den Randpartien zerstreut Tüpfelgefässe, die zu zweit oder dritt nebeneinander lagen. Das Dickenwachstum setzte an der konkaven Seite des Zentralzylinders zuerst durch die Bildung eines Kambiums ein, während an den andern Stellen noch die primäre Struktur erhalten blieb.

bb) Sekundäre Struktur.

Die Hypodermis und die primäre Rinde bleiben auch hier recht lange erhalten. Unterdessen hat sich aus dem Perizyklus ein Phellogen gebildet, das nach aussen die sekundäre Rinde, nach innen einige Schichten Phelloderm abscheidet.

In der Wurzelzone, die direkt hinter der hypokotylen Knolle liegt, topographisch also zur Wurzel gehört, aber anatomisch noch Übergangsstrukturen in der Gruppierung der primären Gefässbündel zeigt, kann man in der äusseren Zone des normalen Protophloems schizogen entstandene Exkretbehälter antreffen (s. Fig. 7). Ihre Begleitzellen sind verkorkt; oft bildet sich sogar ein Korkkambium um diese Exkretbehälter, deren Ausscheidungsprodukte aus gerbstoffartigen Stoffen zu bestehen scheinen. Die gleichen Exkretbehälter finden sich auch im unteren Teil des hypokotylen Stengelteils nahe der hypokotylen Knolle und enthalten die gleichen Exkrete. Aus der Topographie der Exkretbehälter kann man vielleicht schliessen, dass es sich um Abbauprodukte des in der Knolle gespeicherten Eiweisses handelt, da nach Frey-Wyssling (15 b) die Gerbstoffe als Zeugen des Stickstoffwechsels zu betrachten sind. Die Bildung von Exkretionsorganen ist nach Solereder (42 b) sehr häufig in der Reihe der Guttiferales anzutreffen und bedeutet für ihn ein wichtiges Merkmal für die Systematik.

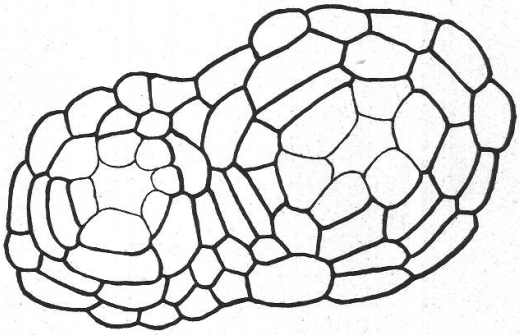

Fig. 7.
Schnitt durch einen Exkretbehälter.
Vergr. 250 : 1.

Das Phloem ist durch seinen Reichtum an Fasern ausgezeichnet, die durchschnittlich eine Länge von 0,45—0,8 mm aufweisen. Längs dieser Fasern liegen wieder wohlgeordnet in langen Reihen knieförmige Oxalatkristalle. Das Kambium zwischen Phloem und Xylem ist normal orientiert und scheidet nach aussen Phloem-, nach innen Xylemelemente ab.

Der Holzteil unterscheidet sich von dem der Adventiv- und Nebenwurzeln durch seine vermehrte Anzahl Gefässe, die von Holzparenchymzellen umgeben sind. Die Holzfasern sind auch hier noch halb zellulosisch; die primäre Wand ist verholzt und gibt dementsprechend mit Phloroglucin und Salzsäure kirschrote Färbung; die sekundäre Wand zeigt dagegen deutlich Zellulosereaktion. Primäre Markstrahlen, die je-

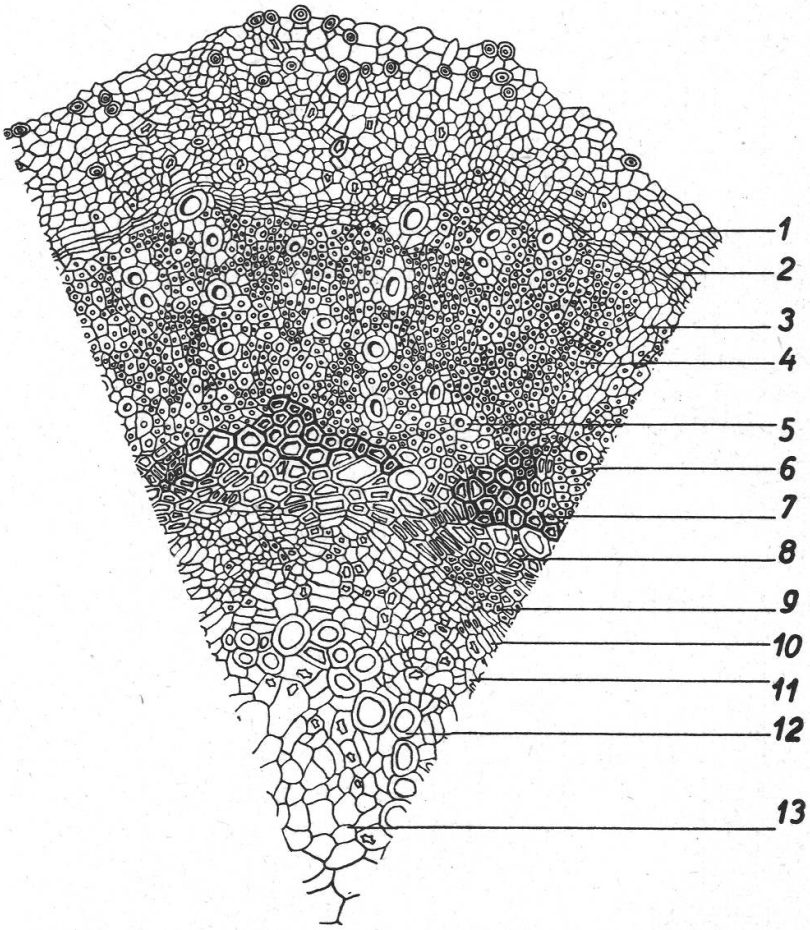

Fig. 8.
Querschnitt durch eine abnorme Hauptwurzel.
1. Normales Phloem; 2. Kambium; 3. Markstrahl; 4. Holzfasern; 5. Gefäss; 6. Holzparenchym; 7. primäres Xylem; 8. verholztes Mark; 9. aus dem markständigen Meristem entstandenes sekundäres Xylem; 10. markständiges Meristem; 11. vom markständigen Meristem gebildetes Phloem; 12. markständiger Korkring; 13. Mark.
Vergr. 275 : 1.

weils an der Spitze der Markkronen beginnen, durchziehen den Holzkörper und bestehen meistens aus zwei bis sechs nebeneinanderliegenden Zellschichten.

An der Innenseite dieses normal angelegten Xylems bildet sich noch ein weiterer abnormer Holzkörper, der im überaus grossen Mark auf zwei verschiedene Weisen entstehen kann:

1. kann ein Teil des Markes in seinen peripheren Schichten verholzen, und
2. kann sich ausserdem in den peripheren Markzonen ein zusammenhängendes, dem normalen Kambium ähnliches Meristem bilden, das durch seine inverse Bipolarität nach aussen Xylem-, nach innen Phloemelemente abscheidet. Daneben können sich noch kleinere, aber nicht zusammenhängende Meristeme bilden.

Die Verholzung der aus den markständigen Meristemen entstandenen sekundären Gewebe konnte aber nie allein beobachtet werden, sie ist stets in Begleitung des ersten Falles anzutreffen (s. Fig. 8).

Die Verholzung des abnorm grossen Wurzelmarkes beginnt bald nach dem Austritt der Wurzel aus der hypokotylen Knolle. Zuerst verholzen die bereits vollkommen ausgebildeten und differenzierten Parenchymzellen, nachdem sie sich oftmals noch geteilt haben. Der Umfang der Markzellenverholzung ist verschieden gross. Manchmal verholzen nur wenige Schichten, in selteneren Fällen, besonders in Zonen, die nahe der hypokotylen Knolle liegen, auch mehrere Zellschichten. Nachdem die äussersten Markzellen zwischen den einzelnen primären Gefässbündeln verholzt sind, findet nachträglich auch eine Verholzung der um die primären Leitbündel liegenden Markzellen statt, so dass wir schliesslich einen völlig verholzten äusseren Markring bekommen.

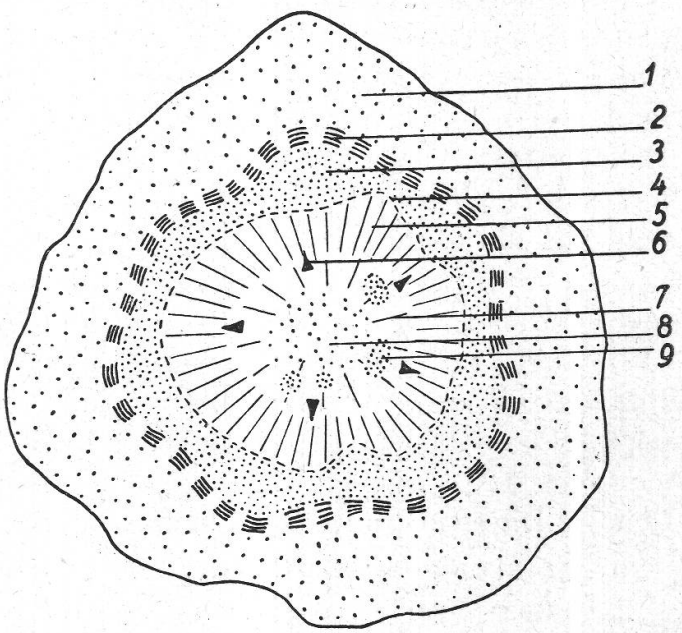

Fig. 9.
Wurzelquerschnitt
(schematisiert).
1. Primäre Rinde; 2. sekundäre Rinde; 3. normales Phloem; 4. Kambium; 5. normaler Holzring; 6. primäres Xylem; 7. abnormer innerer Holzring; 8. Mark; 9. interxyläres Phloem. Vergr. 20 : 1.

Innerhalb des Protoxylems setzt in den zentraler gelegenen Markschichten die Bildung markständiger Meristeme ein. Die unter dem bereits verholzten Mark liegenden Parenchymzellen dehnen sich in radialer Richtung und werden zu einem Teilungsgewebe.

In den der hypokotylen Knolle am nächsten gelegenen Wurzelzonen (s. Fig. 9) bilden sich so 2—6 kleinere, zusammenhanglose, markständige Meristeme. Sie sind regellos verteilt und liegen inselhaft im abnorm grossen Wurzelmark. Das Ergebnis ihrer Tätigkeit ist, verglichen mit der des normalen Kambiums, umgekehrt: nach aussen scheiden sie Xylem, nach innen Phloem ab. Das einzelne markständige Meristem wird zuerst in Form einer fast gerade verlaufenden Linie angelegt. Nachdem es kurze Zeit tätig gewesen ist, wird aus den rechts und links von den bereits abgeschiedenen Phloemgruppen liegenden Zellen auch ein umgekehrt arbeitendes Teilungsgewebe. Schliesslich wird das ganze schon abgeschiedene Phloem von einem ovalen oder runden Kranz von Meristemzellen umschlossen, die nach aussen sekundäres Xylem abscheiden.

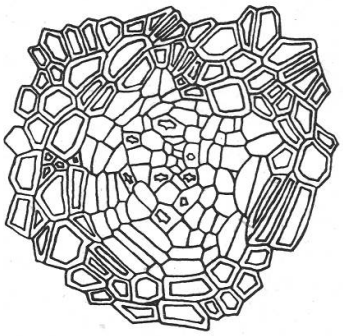

Fig. 10.
Interxyläres Phloem. Vergr. 150 : 1.

Die Grösse der auf diese Weise gebildeten *interxylären Phloemgruppen* ist schwankend; oft liegen nur einige Zellen, dann aber auch ganze Zellgruppen innerhalb eines Holzringes. Das an Kristallen reiche Phloem besteht aus Siebröhren, Geleitzellen und Phloemparenchym; letzteres liegt unmittelbar unter dem Meristem und umgibt die andern Elemente. Der Holzring besteht auf der dem Zentrum zugewandten Seite nur aus Holzparenchym, auf der ihm gegenüberliegenden Seite ausserdem aus halbzellulosischen Fasern.

Das interxyläre Phloem endet sowohl nach der hypokotylen Knolle als auch nach der Wurzelspitze hin blind, wie Scott und Brebner (40) auch für andere Pflanzen angeben. Die Bildung interxylären Phloems hat die Aufmerksamkeit mancher Autoren (Brebner, Chodat, Morot, Scott, van Tieghem usw.) auf sich gelenkt. Leisering (25) hat seine Entwicklungsgeschichte bei zahlreichen Familien der Dikotyledonen untersucht und unterscheidet zwei Bildungsarten:

1. Abscheidung des Phloems nach aussen und Überbrückung durch einen äusseren Kambiumring.

2. Nachträgliche Differenzierung des nach innen abgeschiedenen, unverholzten Parenchyms des Holzkörpers.

Diese Einteilung übernimmt auch Solereder im Ergänzungsband zu seiner systematischen Anatomie der Dikotyledonen.

Obwohl sich diese Untersuchungen auf die Bildung interxylären Phloems in einem Holzkörper, der aus einem normalen Kambium entstanden ist, beziehen, kann man sie vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus mit den interxylären Phloembildungen im verholzten Mark der Hauptwurzel von ***Caryocar nuciferum L.*** vergleichen, da das markständige Meristem auch hier eine allerdings umgekehrte Bipolarität aufweist. Nach der Einteilung Leiserings gehören daher die interxylären Phloembildungen aus der Hauptwurzel von ***Caryocar nuciferum L.*** zum ersten Typus, wenn auch infolge der anatomischen Lage des Bildungsgewebes an einigen Stellen Modifikationen vorkommen.

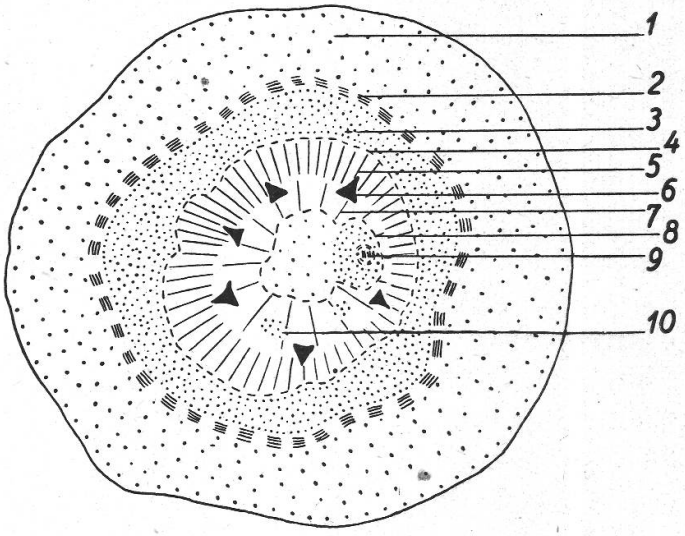

Fig. 11.
Wurzelquerschnitt
(schematisiert).
1. Primäre Rinde; 2. sekundäre Rinde; 3. normales Phloem; 4. Kambium; 5. normaler Holzring; 6. primäres Xylem; 7. abnormer innerer Holzring; 8. markständiges Meristem; 9. markständiges Korkgewebe; 10. interxyläres Phloem.
Vergr. 20 : 1.

Eine weitere interessante Anomalie stellt die in Fig. 11 etwas schematisch gezeichnete Veränderung des Wurzelmarkes aus einer mehr nach der Wurzelspitze hin gelegenen Zone dar. Die äusseren Markschichten sind ebenfalls verholzt. Darunter bilden sich zuerst zusammenhanglose, markständige Meristeme, die, wie wir bereits gesehen haben, zur Bildung interxylären Phloems führen. Auf diesem Querschnitt sind zwei von sekundärem Holz eingeschlossene Phloemgruppen vorhanden. Später entsteht ein mehr nach dem Zentrum des Marks verlagertes, zusammenhängendes Meristem, das aber nur auf einer Seite des Markraumes neben den Xylemelementen nach aussen auch Phloemelemente nach innen bildet. In der Mitte des Phloems liegen noch Korkelemente. Auf diese Weise wird das grosse, unverholzte Mark der hexarchen Wurzel gewissermassen in zwei Teile geteilt : auf der einen Seite liegen sekundäre Phloemelemente mit Korkzellen im Innern, auf der andern dagegen das bereits etwas zusammengepresste, primäre Markparenchym.

In der 3—4 cm hinter der hypokotylen Knolle beginnenden Zone kommt es nicht mehr zur Bildung interxylären Phloems. Auch hier (s. Fig. 12) verholzen zuerst die peripheren Schichten des abnorm grossen Wurzelmarks. Dann bilden sich — im Gegensatz zu der zuerst beschriebenen Zone — keine kleineren, zusammenhanglosen, markständigen Meristeme mehr, sondern es entsteht durch die erneute Embryonalisierung ge-

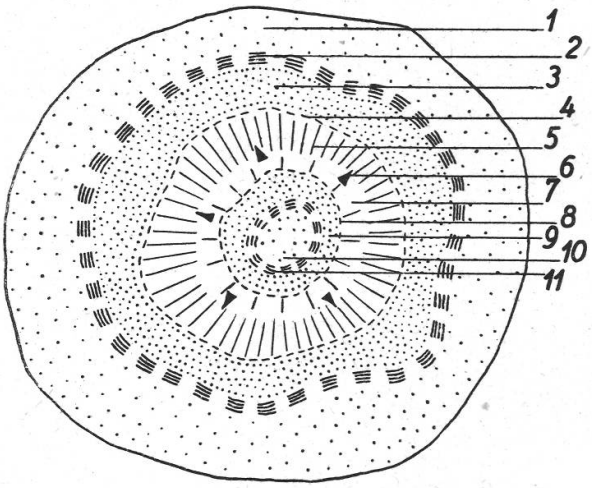

Fig. 12.
Wurzelquerschnitt (schematisiert).
1. Primäre Rinde; 2. sekundäre Rinde; 3. normales Phloem; 4. Kambium; 5. normaler Holzring; 6. primäres Xylem; 7. abnormer innerer Holzring; 8. markständiges Meristem; 9. vom markständigen Meristem gebildeter innerer Phloemring; 10. Mark; 11. markständiger Korkring. Vergr. 20 : 1.

wisser Markzellen ein ringförmiges, zusammenhängendes Folgemeristem innerhalb der bereits verholzten, äusseren Markschichten im noch unverholzten Wurzelmark. Das Bildungsgewebe bildet nach aussen Holzelemente, die aus Holzparenchym und nur wenigen Fasern bestehen, während nach innen Siebröhren mit Geleitzellen, Phloemparenchym und Phloemfasern abgeschieden werden, die wieder reichlich Oxalatkristalle führen. Nach Scott und Brebner (40) sind die geschlossenen inneren Phloemringe für gewisse Pflanzenfamilien sehr charakteristisch, obwohl sie sekundären Ursprungs sind. Die beiden Autoren fanden sie in einigen Sprossachsen aus der Familie der *Apocynaceae :* bei *Apocynum cannabium L.* und bei *Willughbeia firma Br.*, die im Mark ihrer Stämme gleichfalls einen zentripetalen Holzkörper durch ein inneres Meristem ausbilden.

Der innere Gefässbündelring stellt — topographisch betrachtet — eine Umkehrung des äusseren dar und ist gewissermassen sein Spiegelbild, wenn auch jeder von ihnen eine andere Zusammensetzung und Bedeutung hat.

Die Tätigkeit dieses markständigen Meristems ist durch seine Lage im Innern eines bereits ausgebildeten Holzkörpers natürlich beschränkt und kommt aus diesem Grunde bald zum Stillstand. Trotzdem kann der äussere normale Holzkörper durch die Tätigkeit dieses Folgemeristems gesprengt werden. Das normale Kambium füllt die entstandene Lücke mit unverholztem Gewebe aus, so dass eine direkte Verbindung zwischen dem normalen und markständigen Phloem stattfinden kann. Der auf

diese Weise durchbrochene Holzkörper ist nach Pfeiffer (35) als « *corpus lignosum foraminulatum* » zu bezeichnen. Manchmal zeigen sich allerdings nur Risse neben dem primären Xylem im verholzten oder noch unverholzten Parenchym, da der normale Holzkörper durch Teilung und Dehnung der Markstrahlenzellen dem Druck des im Wurzelmark entstehenden Holzes nachgeben kann.

An die aus dem markständigen Meristem entstandenen Phloemzellen schliessen sich nach innen grosslumige, verkorkte Zellen an, die meistens einen Ring bilden. Zwischen ihnen und dem Phloem kann sogar in manchen Fällen ein Korkkambium entstehen, das aber nur Periderm nach dem Zentrum und kein Phelloderm im Sinne unserer Markanomalie nach der Peripherie bildet. Fast alle verkorkten Zellen enthalten Gerbstoffe, und wie man auf Längsschnitten zuweilen beobachten kann, können sich zwei solcher verkorkter Zellen durch Auflösung der Querwand zu kleinen Gerbstoffschläuchen vereinigen.

Im Innern des Korkringes befinden sich noch Markzellen, die aber stark durch den auf sie ausgeübten Druck der markständigen Meristeme obliteriert sind und ihre frühere Form gänzlich verloren haben.

Das anormale Holz durchbricht öfters keilförmig den sonst meist geschlossenen inneren Phloemring und stellt so eine Verbindung mit dem inneren Korkring her. Durch stellenweise stärkere Ausdehnung der markständigen Meristeme kann das Querschnittsbild der Hauptwurzel noch mannigfachen Änderungen unterliegen.

Überblickt man (s. Fig. 12) den ganzen Wurzelquerschnitt, der von dieser Zone an in seiner typischen Ausbildung mehr oder weniger konstant bleibt, so kann man von aussen nach innen folgende Teile unterscheiden :

1. die sekundäre Rinde, die aus dem Perizyklusphellogen entstanden ist,
2. das normale Phloem, aus Siebröhren, Geleitzellen, Parenchym und Fasern bestehend,
3. den normalen zentrifugalen Holzkörper aus Fasern, Holzparenchym, Gefässen und Markstrahlen,
4. die verholzten Parenchymzellen des peripheren Markes mit dem von ihnen eingeschlossenen primären Xylem,
5. den aus dem markständigen Meristem gebildeten inneren, zentrifugalen Holzkörper aus Holzparenchym, wenigen Fasern und ohne Gefässe,
6. das ebenfalls aus dem markständigen Meristem gebildete zentripetale Phloem,
7. den inneren Korkring, der manchmal noch an seiner peripheren Seite ein Korkkambium hat,
8. die zusammengedrückten Markzellen.

In der Literatur sind solche abnormen Wurzelstrukturen bis heute nicht bekannt. Es sind zwar ähnliche Anomalien beschrieben, die hier kurz erwähnt werden sollen.

Bloch (5) hat im Rhizom von ***Geum reptans*** eine abnorme Struk- gefunden und beschrieben. Es handelt sich um ein altes Rhizom alpinen Standortes (Wallis, 2400 m). Sie fand in diesem Organ drei Meristeme :

1. ein normales Korkkambium,
2. ein normales Kambium, das Xylem und Phloem bildete,
3. ein anormales Meristem, das im Mark gelegen war.

Im Mark liegen unregelmässige, verholzte Zellen und Streifen regelmässiger Phloemzellen, die das markständige Meristem bildet, während das Zentrum des Markes sehr reich an Hohlräumen ist.

Pfeiffer (35) bezweifelt das beobachtete markständige Meristem trotz der beigefügten Zeichnungen. Ich glaube, dass diese Zweifel unbegründet sind; denn ich konnte in einem Präparat eines unterirdischen Triebes von ***Geum rivale L.***, das mir von Prof. Jaccard in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt wurde, ein markständiges Meristem zweifelsfrei feststellen.

Obwohl diese abnorme Struktur etwas Gemeinsames mit der beschriebenen Anomalie der ***Caryocar***-Hauptwurzel hat, ist kein direkter Vergleich angebracht. ***Caryocar nuciferum L.*** ist eine Holzpflanze, ***Geum reptans*** dagegen ein Kraut. Ausserdem handelt es sich bei der ersteren um eine echte Wurzel, bei letzterer jedoch um ein unterirdisch-kriechendes Stengelstück.

Schlepegrell (39) fand bei ***Phlox reptans*** im kriechenden Stengelteil zwei gleich stark entwickelte Jahrringe ovaler Form, die so ineinander gelegt waren, dass bei dem einen die Breitseiten, bei dem anderen die Schmalseiten nach oben gerichtet waren.

Von verschiedenen Autoren wurden die bei Lianenstämmen vorkommenden Anomalien auch in deren Wurzeln festgestellt. Interessant ist besonders, dass Schenck (38) bei lianenartigen ***Dilleniaceae***, die wie die ***Caryocaraceae*** zur Reihe der ***Guttiferales*** gehören, auch Strukturen abnormen Dickenwachstums fand.

Bei einigen ***Cycadeae***, bestimmten ***Gnetaceae***, bei fleischigen Wurzeln von ***Chenopodiaceae***, ***Cruciferae*** usw. ist ebenfalls die Neubildung eines Meristems ausserhalb der normalen Phloemzone bekannt. Dieser Vorgang kann sich mehrmals wiederholen und so zur Bildung konzentrischer Holz- und Bastzonen bei fleischigen Wurzeln führen, wie z. B. bei ***Beta vulgaris L.***

De Bary (11) hat versucht, das abnorme Dickenwachstum systematisch zu ordnen. Er unterscheidet :

1. Anomale Verteilung der Gewebe in Holz- und Bastzone bei normal angelegtem Kambium.

2. Anomale Anlegung und Stellung von Kambium, Holz und Bast:
   a) ausser dem normalen Kambiumring tritt ein zweiter, ihm konzentrischer an der Innengrenze des Holzringes auf,
   b) um die primären Gefässbündel treten mehrere getrennte Kambien auf,
   c) der Dickenzuwachs beginnt normal, bleibt dann stehen und wird durch eine neue Kambiumzone fortgesetzt,
   d) die Kambiumzone geht nicht gleich der normalen durch den primären Bündelring, sondern liegt ausserhalb desselben.
3. Anomale Dilatation des inneren alten, dem Holzkörper angehörenden Parenchyms, meist verbunden mit Auftreten neuer, aus Folgemeristem hervorgehender interkalarer Holz-, Bast- und Kambiumzonen.

Die hier vorliegende Anomalie würde nach dieser Einteilung unter die Gruppe 2 a fallen, da de Bary hierunter ähnliche, aber im Stamm vorkommende Veränderungen des Markes bei ***Tecoma radicans*** erwähnt; doch wäre eine Einreihung unserer Wurzelanomalie, besonders der der ersten Wurzelzonen, auch in die Gruppe 2 b möglich.

Es drängt sich nun die Frage auf, welche Bedeutung diese Anomalien haben.

Bei Lianen, wo ähnliche Strukturanomalien im Stamme häufig sind, erklärt Schenck (38) diese Anomalien als Anpassung an die mechanische Inanspruchnahme durch kletternde und rankende Sprossachsen. Bei der Wurzel von ***Caryocar nuciferum L.*** kommt dieser Erklärungsversuch jedoch nicht in Betracht.

Da ausserdem ausreichende Beobachtungen über solche Anomalien bei verwandten Arten nicht vorliegen — ich selbst fand sie auch nicht bei ***Caryocar butyrosum Wittm.*** — lässt sich nicht auf eine genotypisch bedingte Erscheinung als Familien- oder Gattungsmerkmal schliessen.

So liegt es nahe, vom Standpunkt der physiologischen Anatomie eine Erklärung zu versuchen.

Man muss sich vergegenwärtigen, dass der Wurzel beim Austritt aus der hypokotylen Knolle, die als Reservestoffspeicher ein sehr grosses Mark besitzt, ebenfalls ein für eine Wurzel abnorm grosses Mark eigen ist. Der Gefässbündelring liegt sehr weit aussen, so dass man geradezu auf eine Stengelstruktur schliessen könnte. Von einer Kabelstruktur, wie sie sonst alle normalen Wurzeln besitzen, kann hier nicht die Rede sein.

Aus der für eine Wurzel abnormen Lage der Festigungselemente macht sich in allen, wenn auch äusserlich noch so verschieden erscheinenden und verwickelten Strukturen die Tendenz bemerkbar, den übergrossen Markraum mit mechanischen Festigungselementen auszufüllen, um auf diese Weise der Wurzel den ihr von Natur zukommenden zugfesten, kabelartigen Bau zu schaffen.

Fassen Haberlandt (21) und auch Schenck (38) die Bildung interxylären Phloems nur als Strukturvariation auf, so weist in unserem Falle die Entwicklungsrichtung der markständigen Meristeme, die Phloemelemente mit härteren Holzelementen einzuschliessen, deutlich darauf hin, dass die Ausfüllung des grossen Markraumes mit mechanischen Gewebeelementen hier das Hauptziel ist.

Für diesen Deutungsversuch der Anomalie sprechen auch das gänzliche Fehlen von Gefässen im abnormen, inneren Holzkörper und die alleinige Ausbildung von Holzparenchym und Fasern, was zugunsten der Auffassung spricht, dass der abnorme Holzkörper nur zur Festigung und nicht, wie gewöhnlich, zur Festigung und Leitung bestimmt ist.

Der markständige, die anomale Phloemzone von dem nach und nach obliterierenden inneren Mark trennende Korkring hat offenbar die Aufgabe, dem Zentralzylinder nach Absterben des Marks einen gewissen Abschluss und Schutz gegen den inneren Hohlraum zu geben, wie es die sekundäre Rinde nach aussen tut.

IV. Die keimende Hypokotyle.

a) Äussere Morphologie.

Bei der Keimung entsteht aus dem spitzen Ende der hypokotylen Knolle die Hauptwurzel; aus dem gegenüberliegenden, mehr abgerundeten Pol des Embryos wächst der hypokotyle Stengelteil hervor.

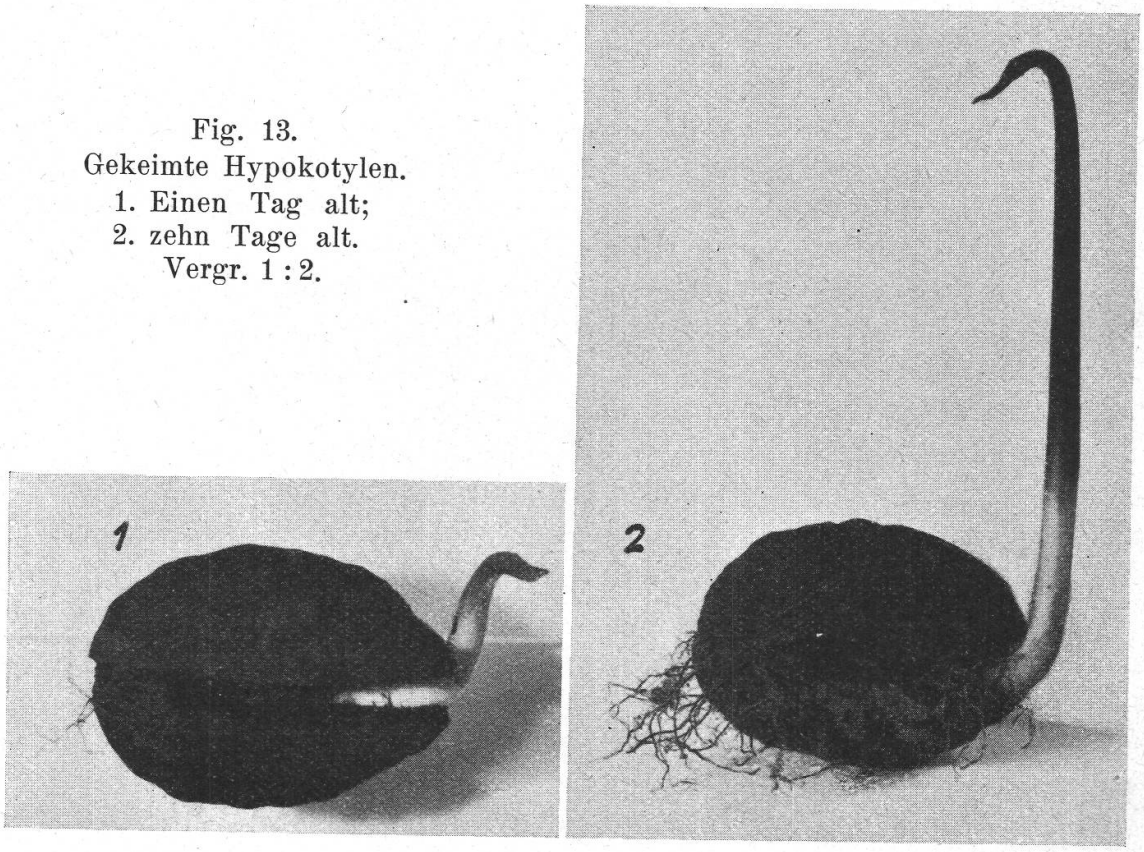

Fig. 13.
Gekeimte Hypokotylen.
1. Einen Tag alt;
2. zehn Tage alt.
Vergr. 1 : 2.

Die Sprengung der harten Steinschale erfolgt in erster Linie durch die Quellung der hypokotylen Knolle infolge Wasseraufnahme, dann aber auch durch Zell- und Gefässbündelvermehrung der hypokotylen Knolle und des hypokotylen Stengelteils.

Im Gegensatz zur Keimung der verwandten ***Garcinia Mangostana L.*** (43 a) bleibt hier die Knolle erhalten und entwickelt sich zur Basis des Stammes. Ein Durchschnitt durch letztere (s. Fig. 15) zeigt, *dass merkwürdigerweise der Same in die Stammbasis der Pflanze aufgenommen wird,* was sofort einleuchtet, wenn man sich überlegt, dass der Same von ***Caryocar nuciferum L.*** eine Hypokotyle, also das Übergangsglied zwischen Wurzel und Stengel darstellt und die aus ihm hervorgegangene Hauptwurzel erhalten bleibt. Bei ***Garcinia Mangostana L.*** fällt die hypokotyle Knolle samt der aus dem Wurzelpol des Samens entstandenen Hauptwurzel nach der Erschöpfung der Reservestoffe ab, und eine aus der Basis des hypokotylen Stengelteils entstehende Adventivwurzel übernimmt die Funktion der Hauptwurzel. Bei ***Caryocar nuciferum L.*** ist im Vergleich mit ***Garcinia Mangostana L.*** eine Ersparnis an Material und Arbeitsaufwand festzustellen, so dass man vom phylogenetischen Standpunkt aus eine Höherentwicklung annehmen darf.

Bei unsern Keimversuchen, bei denen innerhalb 1½ Jahren rund die Hälfte aller aus Suriname erhaltenen Samen keimte, fiel besonders das starke Längenwachstum des hypokotylen Stengelteils auf. Durchschnittlich wurde er 29, ja zuweilen bis 45 cm lang. Messungen an dem aus Holländisch-Guayana erhaltenen Alkoholmaterial ergaben das gleiche Ergebnis.

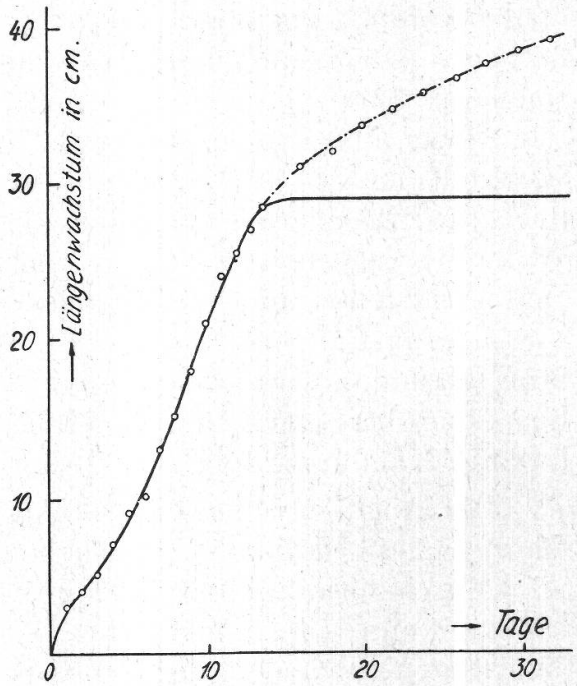

Fig. 14.
—— Mittlere Wachstumskurve des hypokotylen Stengelteils.
—·— Mittlere Wachstumskurve des Stengels.

Der mittlere Verlauf der Wachstumskurve (s. Fig. 14) von 20 verschiedenen Messungen lässt deutlich erkennen, dass das Längenwachstum der gesamten oberirdischen Teile der Keimpflanze pro Tag während der Streckung des hypokotylen Stengelteils am grössten ist und dann deutlich an Intensität abnimmt.

Es wurde versucht, die Wachstumszonen des hypokotylen Stengelteils während seiner Entwicklung zu verfolgen. Mit Hilfe von 1 mm voneinander entfernten Tuschestrichen, die an einem 3 cm langen hypokotylen Stengelglied kurz nach der Keimung angebracht wurden, konnte festgestellt werden, dass das Längenwachstum in der ersten Hälfte der Streckungsperiode gleichmässig in allen Zonen dieses Organs verläuft. Im weiteren Verlauf seiner Entwicklung wächst der untere Teil des hypokotylen Stengels nicht mehr in die Länge, und das Längenwachstum bleibt nur auf den oberen Teil beschränkt. Die Kotyledonen, die durch das Wachstum des hypokotylen Stengelteils aus dem Samen herausgehoben werden, wachsen ebenfalls sehr schnell, doch werden sie nicht länger als 1,2 cm. Nach ein bis zwei Wochen fallen sie gewöhnlich schon ab.

b) Innere Morphologie.

1. Die hypokotyle Knolle.

Nehmen wir die Hypokotyle als Ganzes, so tritt schon im ruhenden Samen der Gegensatz zwischen dem verhältnismässig voluminösen, unteren Teil der Knolle und dem dünnen, viel kleineren, oberen Stück stark hervor. Während der Keimung verschärft sich der Gegensatz zwischen den beiden Teilen noch mehr, jedoch in anderer Hinsicht: *das hypokotyle Stengelglied wächst bedeutend in die Länge, die Knolle hingegen kaum,* und dieses verschiedene Wachstum bedingt auch anatomische Unterschiede. Bald nach der Keimung treten in dem Leitbündelring der Knolle die ersten Veränderungen auf. Zu den bereits vorhandenen und sich nicht auflösenden Protoxylemelementen kommen durch Differenzierung aus dem primären Meristemring einige weitere Wasserleitungselemente mit schraubigen Wandverdickungen, die, da sie später entstehen und auch bedeutend länger sind, als Metaxylem zu bezeichnen sind. 8 bis 10 Tage nach der Keimung hat sich ein faszikuläres Kambium zwischen dem primären Phloem und Xylem gebildet, dem aber erst nach 20 bis 25 Tagen die Ausbildung des interfaszikulären Kambiums folgt.

Die Angabe von Stahel (44), dass die Keimpflanze ein langes embryonales Stadium durchmache und dann besonders gefährdet sei, wird durch diese anatomischen Feststellungen bestätigt. Die oberirdische Pflanze kann bereits mehr als 50 cm lang sein, und die im Gegensatz zum echten Stengel in der hypokotylen Knolle nicht gerade zahlreichen

primären Leitelemente müssen die Wasserleitung allein besorgen, weil das Kambium erst relativ spät mit der Ausbildung von zusammenhängenden, sekundären Leitelementen beginnt.

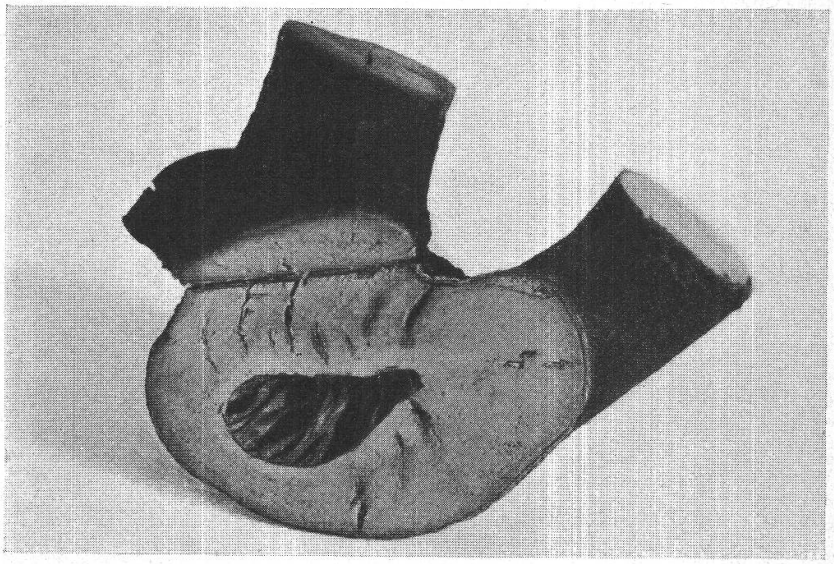

Fig. 15.
Stammbasis (angesägt). Vergr. 1 : 2.

Wie aus der Photographie Fig. 15 hervorgeht, ist bei älteren Bäumchen die ursprüngliche hypokotyle Knolle ganz in die Stammbasis eingegliedert. Der Hohlraum in der Stammbasis ist durch Obliteration des ursprünglichen Markraumes der Knolle entstanden und besitzt auch dessen frühere Ausdehnung von 3,5 cm in der Länge und 1,8 cm in der Breitenrichtung. Die in ihm vorhandenen Septen sind, wie man aus ihrer Form unzweifelhaft erkennt, obliterierte Markzellen. Sie sind nicht verholzt, sondern noch zellulosisch. Die ursprünglich im Mark der hypokotylen Knolle aufgespeicherten Reservestoffe sind fast restlos verbraucht: Eiweiss und sphäritische Kristalle sind nicht mehr nachzuweisen, hingegen sind manchmal noch einzelne Fettröpfchen im Zelllumen zu finden. Untersucht man den Rand des durch die Schrumpfung des Markes entstandenen Hohlraumes, so kann man noch deutlich die primären Holzelemente in ihrer ursprünglichen Form und Lage unverändert vorfinden. Dadurch ist der letzte Zweifel über die Entstehung des Hohlraumes in der Stammbasis auch vom anatomischen Standpunkt aus behoben. Es liegt hier somit der ungewöhnliche Fall vor, dass die hypokotyle Samenknolle zur Stammbasis wird; häufiger ist der andere Fall, wo sich die Hypokotyle während der Keimung verdickt und dann zur Stammbasis wird, wie z. B. bei ***Umbelliferae, Crassulaceae*** usw. (45) und nach einer mündlichen Mitteilung von Prof. Sprecher von Bernegg auch bei der tropischen ***Bombacacea Durio zibethinus Murr.***

2. Der hypokotyle Stengelteil.

Bei der äusseren Morphologie der Keimung wurde bereits festgestellt, dass das Längenwachstum auf den Stengelteil der Hypokotyle beschränkt bleibt. Da ausserdem die primären Xylemelemente in der hypokotylen Knolle unverändert bleiben, konnte schon aus diesen Ergebnissen der äusseren und inneren Morphologie der gekeimten Knolle gefolgert werden, dass in dem hypokotylen Stengelteil der Anschluss der primären Übergangsstrukturen an die opponierten Wasserleitungsbahnen des epikotylen echten Stengels erfolgen muss.

Zur genauen anatomischen Untersuchung wurden zonenweise Serienschnitte von Hand verwendet. Dieselbe Methode hat auch Chauveaud (8 a) benützt, um seine zahlreichen, grundlegenden Untersuchungen durchzuführen. Lenoir (26) erhob gegen diese Methode Einspruch; doch weist Chauveaud (8 b) mit Recht darauf hin, dass Maillefer (29), Brandza (6) und Danila (10) bei der Untersuchung des gleichen Problems mit Mikrotomschnitten gearbeitet haben und zu den gleichen Ergebnissen gekommen sind wie er mit seiner Methode, dass somit die Bedenken Lenoirs gegenstandslos werden. Neben Querschnitten wurden auch Längsschnitte in allen Zonen des hypokotylen Stengels gemacht. Da die Längsschnitte aber vorwiegend zum Studium von Einzelheiten geeignet sind und infolge ihrer Begrenzung nicht immer ganze Zusammenhänge erkennen lassen, wurden die hypokotylen Stengelteile halbiert und in einer Lösung von Chloralhydrat 2 bis 3 Tage aufgehellt. Auf Grund dieses kombinierten Untersuchungsverfahrens, dessen einzelne Methoden sich vorteilhaft ergänzten, gelang es, einen guten Überblick über Topographie, Morphologie und Ontogenie der primären Leitelemente zu gewinnen.

Das mit diesen Untersuchungen verfolgte Ziel ist keineswegs neu. Es ist so alt wie die ontogenetische und phylogenetische Pflanzenanatomie überhaupt. Das Problem des Überganges der primären Wurzelstruktur in die primäre Stengelstruktur hat schon im vorigen Jahrhundert viele Botaniker beschäftigt. Demjenigen, der in Chauveauds grosser und gründlicher Arbeit (8 a) den historischen Abschnitt mit seinen Literaturangaben — es finden sich darunter Namen wie Nägeli, Dodel, van Tieghem und Bonnier usw. — liest, stellt sich unwillkürlich die Frage, warum dieses Problem nicht schon lange vor Erscheinen der Arbeit von Chauveaud als gelöst betrachtet werden konnte; denn die Einzelfeststellungen und Ergebnisse dieser Forscher sind keineswegs immer denen Chauveauds und seiner Schüler entgegengesetzt. Der Hauptgrund, dass kein widerspruchsloses Gesamtergebnis zustande kam, mag vielleicht in der Methode der älteren Forscher begründet sein. Sie untersuchten Keimpflanzen in beliebigen Entwicklungsstadien, schnitten auf verschiedenem

Niveau und zogen Vergleiche. Die Forscher der « *statischen* » Schule fassten also den Übergang der Wurzel- in die Stengelstruktur als ein rein örtliches Problem auf. Nur so kann man sich die aus diesen Untersuchungen resultierenden Theorien erklären; nur so ist es auch verständlich, dass z. B. an eine örtlich aufgefasste Rotation der Leitelemente gedacht werden konnte.

Es ist das bleibende Verdienst von Gustave Chauveaud, durch eine neue, der Entwicklung der Pflanze besser gerecht werdende Methodik den ganzen Fragenkomplex von neuen Gesichtspunkten übersichtlicher und verständlicher gemacht zu haben. Diese neue « *dynamische* » Methodik beruht darauf, dass alle Alters- und Entwicklungsstufen systematisch untersucht werden und so die gesamte Ontogenie des Leitbündelsystems durch Vergleiche der auf demselben Niveau gemachten Schnitte aller Entwicklungsstadien festgestellt werden kann.

Chauveaud hat mit seinen zahlreichen neuen Untersuchungen in vielen Familien der Gefässpflanzen bewiesen, dass die neue Betrachtungsweise der « *statischen* » Methode vorzuziehen ist und dass die Fülle der durch sie geförderten Untersuchungsergebnisse ihre volle Berechtigung gefunden hat.

Welches sind nun die wichtigsten Ergebnisse der Arbeiten Chauveauds? Nach der Topographie der primären Leitungsbahnen unterscheidet er drei Phasen in ihrer Entwicklung :

1. *die alternierende Phase,* wo Xylem und Phloem im primären Meristem nicht auf dem gleichen Radius liegen,
2. *die intermediäre Phase,* in der alle Übergangsstrukturen von alternierender bis opponierter Anordnung vorkommen und wo das primäre Xylem weder zentripetal noch zentrifugal entwickelt ist,
3. *die superponierte Phase,* wo Xylem und Phloem radial einander gegenüberliegen.

Während die erste dieser Phasen für die primäre Wurzelstruktur charakteristisch ist und die dritte Phase im primären Stengel vorkommt, ist die zweite als Übergangszone zwischen Wurzel- und Stengelstruktur der Hypokotyle eigen.

Wie geht nun die alternierende Phase in die opponierte über? Nach Chauveauds Untersuchungen teilt sich jedes zum Xylem alternierend liegende Phloembündel der Wurzel in zwei unabhängige Teilbündel und bildet dann mit dem Xylem den für die Übergangszone zwischen Wurzel und Hypokotyle typischen « *convergent* » (8 c). Die ursprünglich in der Wurzel zentripetal angeordneten primären Xylemelemente finden sich auch an der Basis der Hypokotyle wieder, doch entstehen bald seitlich von ihnen neue Wasserleitungselemente, die von Chauveaud als intermediär bezeichnet werden. Sie zeichnen sich durch ihre Mannigfaltigkeit bezüglich Anordnung und Zahl aus und sind

oft durch einige Parenchymzellen des Markes von den alternierend liegenden Wasserleitungselementen getrennt. Die Bildung intermediärer Xylemelemente überdeckt bei der Weiterentwicklung der Hypokotyle die alternierende Struktur. Die alternierenden Leitelemente werden schliesslich aufgelöst und verschwinden, und zwar in der Reihenfolge, in der sie gebildet wurden. Im gleichen Masse, wie die alternierenden Leitzellen resorbiert werden, bilden sich anschliessend an den ursprünglich alternierenden Xylemstrang zwei nach aussen gerichtete Bogen neu gebildeter Holzzellen, deren jüngste bereits dem Phloem opponiert liegen. In den nun folgenden Entwicklungsstadien werden die intermediären Xylemelemente ebenfalls resorbiert. Ihre frühere Lage ist im Gewebe nur noch durch ± grosse Lücken gekennzeichnet. Als einzige primäre Wasserleitungsbahn bleibt nur das mit dem Phloem auf dem gleichen Radius liegende Xylem zurück, das sich dann leicht an das primäre opponierte Gefässbündel des echten Stengels anschliessen kann.

Chauveaud fand, dass sich in ganzen Familien der Übergang von Wurzel- in Stengelstruktur in gleicher Weise vollzieht. Deshalb sollen jetzt die im hypokotylen Stengelteil von ***Caryocar nuciferum L.*** gefundenen anatomischen Verhältnisse untersucht und besprochen werden.

Bei der Beschreibung der inneren Morphologie des ruhenden Samens wurde bereits erwähnt, dass die Xylemelemente weder alternierend noch opponiert, also intermediär angeordnet sind und dass die-

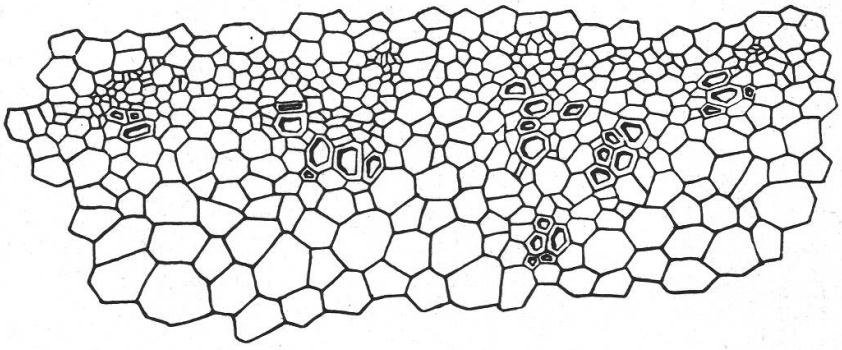

Fig. 16.
Querschnitt durch das primäre Meristem des hypokotylen Stengelteiles eines ruhenden Samens. Vergr. 275 : 1.

selbe Anordnung auch an der Basis des hypokotylen Stengelteils anzutreffen ist (s. Fig. 16). Von diesem Teil der Hypokotyle kann man den Übergang von der intermediären zur opponierten Struktur bei eintretendem Längenwachstum gut verfolgen.

In einem 13,5 cm langen Stengelteil einer zehn Tage alten Keimpflanze fand ich fast alle Übergangsstrukturen. Die intermediären Xylemelemente vermehren sich zuerst weiter, und zwar werden sie oft so an-

geordnet, dass ein Aneinandergrenzen wie in der alternierenden Phase der Wurzel durch dazwischenliegende Parenchymzellen öfters unterbleibt. Die zuerst gebildeten intermediären Gefässe fallen auch hier als erste der Resorption anheim (s. Fig. 17). Es handelt sich meistens um durchschnittlich 0,15 mm lange Spiraltracheen. Betrachtet man den Auflösungsprozess bei mehreren Längsschnitten, so sieht man, dass diese Leitzellen durch das Längenwachstum zuerst auseinandergerissen werden. Sie fallen dann auseinander, da offenbar auch eine chemische Veränderung der Wasserleitungsbahnen vor sich gegangen ist, wie aus

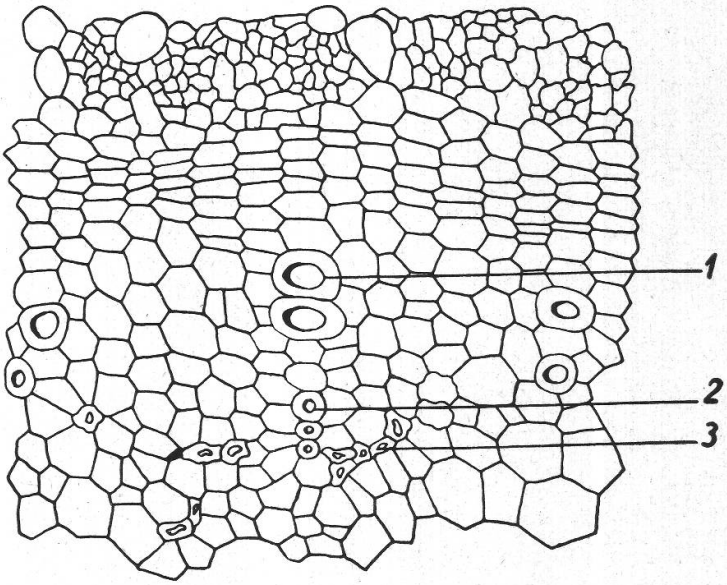

Fig. 17.
Querschnitt durch den Gefässbündelring des hypokotylen Stengelteiles eines gekeimten Samens.
Vergr. 275 : 1.
1. Sekundäres Xylem; 2. Metaxylem; 3. in Auflösung befindliche intermediäre Xylemelemente.

der veränderten Farbstoffeinlagerung geschlossen werden kann. Die zuerst dem Auflösungsprozess anheimfallenden Xylemelemente bleiben auch weiterhin noch eine gewisse Zeit in dem Organ sichtbar, bis nach völliger Resorption nur noch Lücken im Gewebe ihr früheres Vorhandensein andeuten.

Mit fortschreitender Entwicklung werden auch gleichzeitig die übrigen, aber später angelegten intermediären Xylemelemente, die oft auf einem Bogen oder auch regellos angeordnet sind, von dem Auflösungsprozess ergriffen. Die Resorption der direkt nebeneinanderliegenden und nicht durch Parenchymzellen getrennten Wasserleitungselemente beginnt fast immer gleichzeitig.

Wenn die letzten intermediären Xylemelemente in diesen Auflösungsprozess eingetreten sind, differenzieren sich immer innerhalb des Phloems weitere Zellen zu schraubig verdickten Leitzellen. Je weiter die Entwicklung und das Längenwachstum fortschreiten, um so weniger bleibt von den intermediären Wasserleitungsbahnen etwas übrig (siehe Fig. 18). Nach der Ausbildung von ein bis drei primären opponierten

Spiraltracheen, deren Länge zwischen 0,5 und 3 mm schwankt und die nicht mehr zerrissen werden, sind nur noch ganz wenige, aber auch bereits in Auflösung begriffene intermediäre Leitelemente vorhanden.

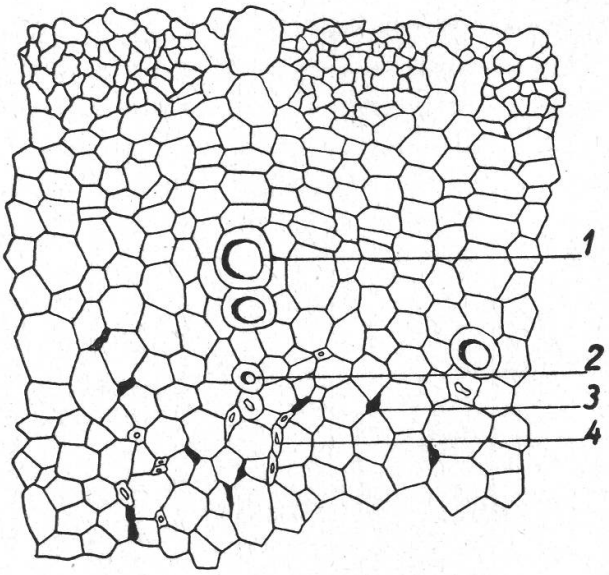

Fig. 18.
Querschnitt durch den Gefässbündelring des hypokotylen Stengelteils eines gekeimten Samens. Vergr. 275 : 1.
1. Sekundäres Xylem; 2. Metaxylem; 3. durch Resorption der Gefässe entstandene Gewebelücken; 4. in Auflösung befindliche intermediäre Xylemelemente.

An die mit dem Phloem auf dem gleichen Radius liegenden primären Holzelemente schliessen sich durch die Tätigkeit des Kambiums in späteren Entwicklungsstadien die sekundären Wasserleitungsbahnen an, die Tüpfelgefässe darstellen.

Bei der Betrachtung verschieden alter Keimpflanzen kann man die zeitlich bedingte Aufeinanderfolge der intermediären Entwicklungsstadien deutlich erkennen. Im oberen und mittleren Drittel eines zehn Tage alten hypokotylen Stengelteiles gehen die Neubildung und die Resorption der intermediären Elemente vor sich, im unteren Teil liegt das primäre Xylem dem Phloem bereits opponiert. Die untere Hälfte eines 20 cm langen hypokotylen Stengels zeigt schon opponierte Struktur, die intermediäre Phase ist nur noch auf die obere Hälfte beschränkt. Die intermediäre Phase ist in einem 30 cm langen Stengelteil allein in seinem obersten Teil sichtbar, da alle anderen Zonen durch die Auflösung der intermediären Leitelemente einander gegenüberliegendes Phloem und Xylem haben.

Man kann aus den anatomischen Untersuchungen folgende Vergleiche mit den Ergebnissen von Chauveaud *ziehen:*

1. Bei der Keimung von ***Caryocar nuciferum L.*** können alle drei Phasen der primären Leitbündel festgestellt werden, die Chauveaud in vielen Familien der Phanerogamen gefunden hat. Die alternierende Phase ist nur auf die Wurzel beschränkt. Die Übergangsstrukturen von der alternierenden zur intermediären Phase mit ihren typischen « *convergents* » kommen in der Übergangszone zwischen Wurzel und hypokotyler Knolle und in den am spitzen Ende der Samenknolle gelegenen

Zonen vor. Das Charakteristische bei der Keimung von ***Caryocar nuciferum L.*** ist die besonders grosse intermediäre Phase. Sie erstreckt sich von der hypokotylen Knolle bis zur Spitze des hypokotylen Stengels und zeigt, dass der Übergang zur opponierten Phase in der von Chauveaud angegebenen Weise verläuft.

2. Der Übergang von der alternierenden zur superponierten Phase ist ein an das Längenwachstum gebundener Entwicklungsprozess, er ist also zeitlich bedingt. Die intermediären Elemente sind ephemer, im ausgewachsenen Stengelteil sind sie nicht mehr zu finden.

Betrachtet man diesen Entwicklungsprozess nur vom örtlichen Standpunkt aus, so ist die intermediäre Phase oft nur auf einen Teil des hypokotylen Stengels beschränkt. Bei unserm Beispiel konnte nachgewiesen werden, dass die intermediäre Zone je nach der Entwicklungsstufe der Keimpflanze vom Übergang der Wurzel in die hypokotyle Knolle bis zu den Keimblättern, somit durch die ganze Hypokotyle (Knolle und Stengelteil) anzutreffen ist.

3. Die Hypokotyle von ***Caryocar nuciferum L.*** besteht aus zwei Teilen : einer kein Längenwachstum zeigenden Knolle und einem sich stark streckendem hypokotylen Stengelteil. Die intermediären Xylemelemente des letzteren werden bei der Keimung im Gegensatz zu denen der Knolle aufgelöst, was die Feststellung erlaubt, dass die durch das Längenwachstum verursachte Streckung der primären intermediären Leitelemente die erste und wichtigste Ursache der Auflösung ist. Ausserdem zeigt die Wachstumskurve des hypokotylen Stengels, dass sein überaus starkes Längenwachstum je Tag das Zerreissen der Protoxylemelemente hervorrufen muss.

4. Chauveaud fand bei seinen Untersuchungen, dass der Übergang von der alternierenden zur superponierten Phase mit einer von der Basis zunehmenden Entwicklungsschnelligkeit verläuft. Er nannte diese Erscheinung «*accélération basifuge*». Mit Hilfe von Tuschestrichen wurde versucht, die Wachstumszonen des hypokotylen Stengelteils festzustellen. Von einem bestimmten Zeitpunkt an streckt sich der hypokotyle Stengel nur noch in seinem oberen Teil. Diese Beobachtung stimmt mit den anatomischen Befunden überein, denn in den oberen Zonen des hypokotylen Stengelteils geht der Auflösungsprozess infolge der starken Streckung am schnellsten vor sich. Es müsste allerdings noch versucht werden, dem Begriff der « *accélération basifuge* » durch genaues Messen der Wachstumszonen in allen Entwicklungsstadien einen genau umschriebenen Inhalt zu geben.

5. In Übereinstimmung mit den Angaben von Bugnon (7) kann man die ephemeren, intermediären Spiraltracheen sowohl vom morphologischen als auch vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus als Protoxylem betrachten. Ihre Längenausdehnung beträgt nur bis höch-

stens 0,15 mm. Die später gebildeten und nicht mehr der Zerreissung ausgesetzten primären Wasserleitungsbahnen sind 0,5 bis 3 mm lang und rechtfertigen die Bezeichnung Metaxylem.

6. Das Problem, das hier zu lösen versucht wurde, wird allgemein als Übergang von Wurzel- in Stengelstruktur umschrieben. In unserem Falle lautete die Problemstellung : Wie entwickelt sich aus einem hochdifferenzierten Embryo, der topographisch und morphologisch eine Hypokotyle darstellt, aus dem einen Pol die Wurzel, aus dem andern der Stengel ? Von diesem Gesichtspunkte aus sollte bei allen derartigen Studien bereits mit der anatomischen Untersuchung des Sämlings oder schon des Keimes im ruhenden Samen begonnen werden; wie auch Becquerel (3) ganz allgemein sich ausdrückt : « Pour trouver les premières phases de l'évolution vasculaire, il faut les chercher là où elles débutent, et non où elles se terminent. »

3. Die Keimblätter.

Die innere Morphologie der Kotyledonen ist infolge ihrer geringen Ausdehnung bei der Keimung wenig verändert. Im Gegensatz zu den von Chauveaud (8 a) untersuchten Keimblättern von ***Datura Stramonium, Oenothera stricta, Vinca minor*** usw. ist die opponierte Struktur der Leitbündel bei ***Caryocar nuciferum L.*** bereits in den Kotyledonen des ruhenden Samens vorhanden. Man kann also von einer Entwicklung der primären Leitelemente bei der Keimung nicht mehr sprechen.

Die Blattränder der Kotyledonen zeigen kurz nach der Keimung eine auffallende Erscheinung : sie sind mit zahlreichen Sekretionsorganen (Nektarien) versehen (s. S. 485).

V. Die Sprossachse.

a) Äussere Morphologie.

Nach dem Abschluss des Längenwachstums des hypokotylen Stengels beginnt sich der eigentliche Stengel aus dem Vegetationspunkt, der im ruhenden Samen noch wenig differenziert ist, zu entwickeln. Der Vegetationspunkt wird durch die Nebenblätter (s. Fig. 19), die sich in ihrem oberen Teil pyramidenförmig über ihm zusammenschliessen, geschützt. Kurz vor dem Aufspringen der Knospe ist diese ungefähr 1 cm lang. Der primäre Stengel misst im jüngsten Stadium 2,5 mm im Durchmesser; der Abstand zwischen den ersten Knoten schwankt zwischen 3 bis 5 cm. Die ersten Laubblätter sind durchschnittlich in einer Höhe von 32 bis 34 cm inseriert.

Das Längenwachstum des Stengels erfolgt im Gegensatz zu dem des hypokotylen Stengelteils langsamer, wie auch aus dem weniger steilen Verlauf der Wachstumskurve des Stengels hervorgeht (s. Fig. 14).

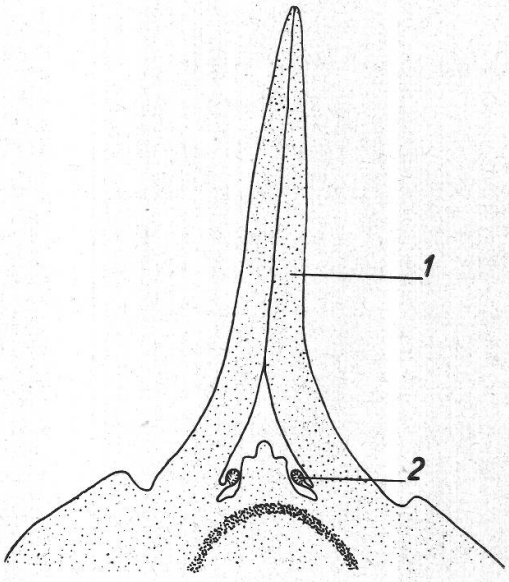

Fig. 19.
Längsschnitt durch die Vegetationsspitze des Stengels.
1. Nebenblatt; 2. Nektarium. Vergr. 17 : 1.

b) Innere Morphologie.

1. Primäre Struktur.

Die Epidermis des Stengels besitzt keine Haare, während nach Beauvisage (2 b) sowohl ***Caryocar glabrum Pers.***, ***C. barbinerve Mart.*** und ***C. villosum Pers.*** und nach eigenen Untersuchungen auch ***C. butyrosum Wittm.*** durch Epidermishaare ausgezeichnet sind. Die Spaltöffnungen in der 15 μ dicken Epidermis haben den gleichen Bautypus (Amaryllideentypus) wie in der Blattspreite. Unter der Epidermis liegen noch zwei bis drei Schichten parenchymatischer Zellen; dann folgt ein kollenchymatisch verdicktes Rindengewebe, das bis zur gut sichtbaren Endodermis, die aber keine Casparyschen Punkte zeigt, reicht.

Aus dem Perizyklus beginnen sich bereits im primären Zustand Fasern zu differenzieren. Die primären Leitbündel liegen einander opponiert; das Xylem ist zentrifugal angeordnet, intermediäre Leitelemente sind in diesem echten Stengelteil nicht mehr zu finden. Das Xylem besteht aus Spiraltracheen, seine jüngsten Elemente werden beim Längenwachstum zerrissen. Das Phloem besitzt auch hier viele reihenweise angeordnete, knieförmige Oxalatkristalle, die ebenfalls in Mark und Rinde vorkommen.

2. Sekundäre Struktur.

Die Rinde, die im jungen Stadium bereits viele Lentizellen besitzt, ist durch das Auftreten von Korkplatten ausgezeichnet, die drei bis fünf Schichten unter der Epidermis entstehen. Nach Solereder (42 b) ist diese subepidermale Korkentwicklung auch bei den nahe verwandten ***Dilleniaceae*** und ***Ternstroemiaceae*** beobachtet worden und gilt in vielen Fällen als artcharakteristisch.

Die sonst in der Rinde der *Guttiferales* häufig anzutreffenden Exkretbehälter sind im Stengel nur spärlich vorhanden. Sie gleichen im Bau denen in der Wurzel und im hypokotylen Stengelteil.

Der ganze Gefässbündelring wird, wie Beauvisage auch für andere *Caryocaraceae* angibt, von zellulosischen Perizyklusfasern nach aussen abgegrenzt. Auch im sekundären Phloem sind Fasern, die sich aber anders färben als die im Perizyklus, anzutreffen. Längs der Fasern liegen reihenweise überall knieförmige Oxalatkristalle; in seltenen Fällen kann man auch Kristalldrusen beobachten.

Der Aufbau des sekundären Holzkörpers wurde an einem Stammstück von 6 cm Durchmesser aus Suriname untersucht. Die einzelnen Wasserleitungsbahnen sind typische Tüpfelgefässe, während Tracheiden völlig fehlen. Zwillingsgefässe sind häufig ausgebildet. Bei den Hoftüpfeln der Gefässe, deren Durchmesser zwischen 0,08 bis 0,12 mm schwankt, fällt der längliche Torus auf. Die Länge der einzelnen Gefässe übertrifft die der Fasern bedeutend.

Auf dem Querschnitt treten die Fasern, bei denen auch hier nur die primäre Zellwand verholzt ist, während die sekundäre zellulosisch bleibt, deutlich hervor. Durchschnittlich sind die Fasern 1,1 mm lang und in ihrer Mitte 0,03 mm breit. An ihrem Ende zeigen sie oft Gabelungen und sind von links unten nach rechts oben schräg getüpfelt, wie es Solereder (42 a) auch für *Caryocar brasiliense Camb.* angibt.

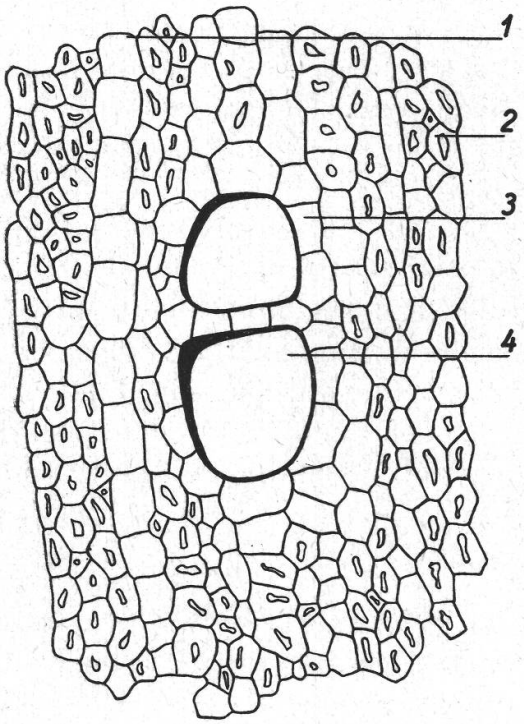

Fig. 20.
Querschnitt durch das sekundäre Holz.
1. Markstrahl; 2. Fasern; 3. Parenchym;
4. Gefäss. Vergr. 180 : 1.

Die Parenchymzellen sind durchschnittlich 0,05 mm lang und bis 0,03 mm breit und nur einfach getüpfelt. Auffallende Unterschiede zwi-

schen den Zellen des *Holzparenchyms*[1] und denen der Markstrahlen bestehen nicht. Letztere sind meistens linsenförmig, d. w. s. im tangentialen Längsschnitt sind sie an beiden Enden einreihig, in der Mitte aber zweireihig. Auf dem Querschnitte sind die Fasern, Parenchymzellen und Gefässe wie 35 : 38 : 1 verteilt (s. Fig. 20).

Um die Gefässe herum ist das Parenchym als Holzparenchym gelegen und bildet Brücken zwischen den einzelnen Markstrahlen. Vom Standpunkt der Verteilung der einzelnen Elemente im Querschnitt ist das *Caryocar*-Holz, das auch im Schiffbau Verwendung findet, als zerstreutporig zu bezeichnen.

Bei eintretendem Dickenwachstum beginnt innerhalb des Gefässbündelringes eine Verholzung der Markparenchymzellen aufzutreten. In den meisten Fällen verholzen die Zellen so, dass sie einen verholzten

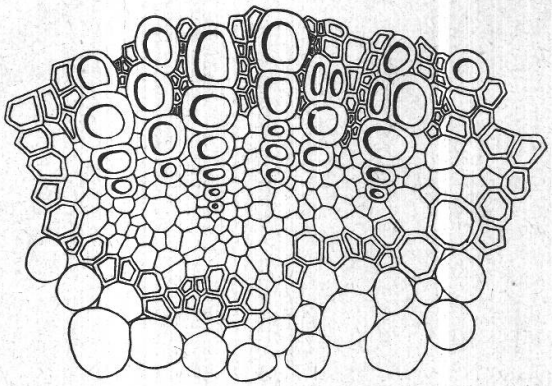

Fig. 21.
In Form eines Halbkreises verholzte Markparenchymzellen innerhalb des primären Xylems. Vergr. 140 : 1.

Halbkreis um das primäre Xylem bilden (s. Fig. 21). In späteren Entwicklungsstadien verholzen zuerst einzelne Zellreihen des eingeschlossenen Gewebes in radialer Richtung und dann erst die übrigen Zellen. In andern Fällen verläuft diese Verholzung von innen nach aussen und ergreift gleichzeitig das ganze eingeschlossene Gewebe, wodurch eine charakteristische Form des ganzen Gefässbündelringes mit kleinen Vorsprüngen des Xylems ins Mark entsteht.

In der Nähe der primären Wasserleitungsbahnen finden sich manchmal sklerifizierte Zellen, um die sich dann ein sekundäres Meristem, das sich schnell teilt und dann verholzt, bildet. Oftmals entsteht ein solches inneres Meristem auch innerhalb eines Halbkreises verholzter Markzellen, wie er oben beschrieben wurde. Dadurch werden die Zellen des eingeschlossenen Markes zerdrückt und der Zwischenraum bis zum bereits verholzten Markring mit sekundärem Gewebe ausgefüllt.

Diese beiden Strukturen gleichen denen, die in der Hauptwurzel zur Verholzung des abnorm grossen Markes führen. Es ist der Vergleich

---

[1] *Holzparenchym* = isodiametrische Zellen mit einfachen Tüpfeln, die Fasern und Gefässe begleiten und Brücken zwischen den ebenfalls aus Parenchymzellen bestehenden Markstrahlen bilden.

mit der Wurzel ausserordentlich interessant, da sowohl sie als auch der Stengel, die beide aus der Hypokotyle hervorsprossen, erst im sekundären Wachstumsstadium eine Verholzung bereits ausdifferenzierter Parenchymzellen zeigen oder ein sekundäres Meristem bilden. Auffallend ist die Tatsache, dass das grosse Mark der hypokotylen Knolle keine dieser beiden Eigenschaften besitzt und obliteriert wird.

Das Mark ist bei ***C. nuciferum L.*** und ***C. glabrum Pers.*** zerrissen. Es enthält zahlreiche Sklerenchymzellen, die wegen ihrer langgestreckten Form als Stereiden bezeichnet werden sollen (s. Fig. 22). Sie entstehen aus Parenchymzellen, liegen fast immer einzeln, sind zugespitzt, stülpen sich nach den verschiedensten Richtungen aus und wachsen durch die Interzellularräume hindurch. Ihre Länge schwankt zwischen

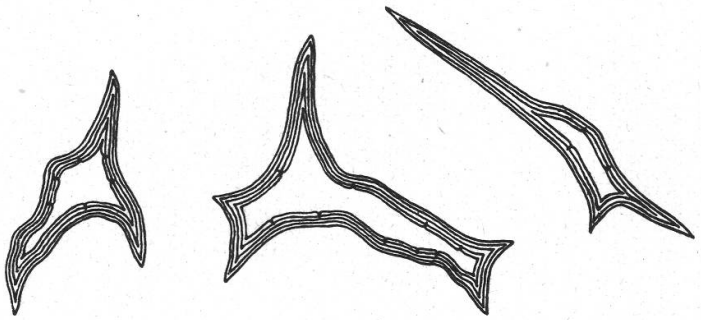

Fig. 22.
Stereiden. Vergr. 90 : 1.

0,19 bis 1,55 mm, ihre Breite zwischen 0,015 bis 0,13 mm und ihre Zellwanddicke zwischen 0,001 bis 0,01 mm. Die Zellwand besteht aus mehreren Appositionsschichten, von denen jede Lamelle mit Phloroglucin und Salzsäure die typische Holzreaktion (kirschrote Färbung der Hydrolyseprodukte des Lignins) gibt. Die Zellmembran lässt sich nur mit basischen Farbstoffen (d. h. Farbstoffe mit gefärbtem Kation wie Methylenblau, Chrysoidin, Safranin usw.) färben, von denen Safranin nach Hermann die beste Färbung gibt. Mit sauren Farbstoffen (d. h. Farbstoffe mit gefärbtem Anion wie Säurefuchsin, Erythrosin usw.) gelingt keine Färbung. Mit Rutheniumrot sind keine Pektinstoffe nachweisbar.

Nachdem Gewebestücke aus dem Fruchtfleisch, das besonders reich an Stereiden ist, eine halbe Stunde lang in 1 % Natronlauge gekocht, dann während drei Stunden strömendem Chlorgas ausgesetzt und noch in 2 % Natriumbisulfitlösung gekocht waren, war der grösste Teil der inkrustierten Ligninsubstanz zerstört und das Zellulosegerüst der Stereiden freigelegt.

Bei ***Caryocar nuciferum L.*** treten die Steinzellen in Stengel, Blattstiel und Stielchen, Blattspreite, Kelch- und Blütenblatt, Fruchtstiel und Fruchtfleisch auf. Interessant ist, dass die ersten Stereiden in der Höhe der Kotyledonen gebildet werden und im hypokotylen Stengelteil auch nach eingetretenem Dickenwachstum nicht zu finden sind.

Beauvisage (2 b) gibt Stereiden bei *Caryocar glabrum Pers.*, *C. barbinerve Mart.* und *C. villosum Pers.* an; doch konnte ich sie im Stengel von *C. butyrosum Wittm.* nicht feststellen. Nach den Untersuchungen von Beauvisage und den Angaben von Solereder (42 b) kommen sie auch bei fast allen Familien in der Reihe der *Guttiferales* vor. Müller (31) hat in einer Arbeit über die vergleichende Anatomie der naheverwandten *Clusiaceae*, *Dipterocarpaceae*, *Hypericaceae* und *Ternstroemiaceae* die Steinzellen ebenfalls in seine Untersuchungen einbezogen und gefunden, dass ihre Grösse nicht konstant ist, sich im allgemeinen nach der Anzahl der Sklerenchymzellen richtet und im umgekehrten Verhältnis dazu steht. Nach de Bary (11) stellen solche Stereiden nur durch Form und Vorkommen ausgezeichnete Spezialfälle der Sklerenchymzellen dar. In seiner ersten These hat Beauvisage (2 a) alle Stereiden der *Ternstroemiaceae*, zu denen er auch die *Caryocaraceae* rechnet, auf vier Typen zurückführen können. Diejenigen von *Caryocar nuciferum L.* gehören zum ersten Typus, der durch spitze Enden, reduzierte Hohlräume und vereinzeltes Auftreten gekennzeichnet ist.

Im Knoten des Stengels erfolgt die Verzweigung des sonst geschlossenen Gefässbündelringes durch Herausrücken eines Teiles der Leitelemente in das Rindenparenchym, so dass eine mit Parenchymzellen ausgefüllte Lücke im Xylem und Phloem entsteht, die aber später wieder durch die Tätigkeit des Kambiums geschlossen wird. Nur in selteneren Fällen verzweigen sich die aus dem Gefässbündelring herausgetretenen Leitelemente im Rindenparenchym.

VI. Das Blatt.

a) Äussere Morphologie.

Das Blatt von *C. nuciferum L.* ist dreiteilig. Der Blattstiel ist gegenüber dem Blattstielchen stark ausgebildet. Sein Durchmesser beträgt 0,2 bis 0,9 cm, seine Länge schwankt bis zu 11 cm. Ein etwa 1 cm langes Gelenk mit fast ovalem Querschnitt bildet die Verbindung mit den drei Blattstielchen. Letztere sind 0,15 bis 0,5 cm dick und bis 2 cm lang. Die Blattstiele und Blattstielchen sind an der Oberseite (ventral) schwach konkav, an der Unterseite (dorsal) konvex ausgebildet.

Etwas über der Blattstielbasis sind zwei Nebenblätter inseriert, sie sind nach Glück (18) als interpetiolär zu bezeichnen. Ihre Entstehung wird durch Verschmelzung von je zwei Stipeln zweier gegenständiger Blätter erklärt. Sie sind lanzettförmig, werden bis 2 cm lang und 0,8 cm breit. Diese Nebenblätter vertrocknen bald und fallen ab; sie müssen daher zu den « *stipulae caducae* » gerechnet werden. Bei *C. butyrosum Wittm.* sind ebenfalls interpetioläre Stipeln vorhanden.

Die Grösse der meisten Blattspreiten schwankt zwischen 17 bis 31 cm in der Länge und 6 bis 18 cm in der Breite.

Im Gegensatz zu der Gattung ***Anthodiscus*** aus der gleichen Familie der ***Caryocaraceae*** besitzt die Gattung ***Caryocar*** gegenständige Blätter, während die erstere wechselständige Blätter hat.

Die Form der einzelnen Blättchen ist elliptisch-lanzettförmig, und der Blattrand ist schwach gezähnt; bei jüngeren Blättern tritt die Zähnung stärker hervor. An den Blattzähnen treten Nektarien auf, die bei älteren Blättern nur noch als verkorkte Narben am Rande der Blätter sichtbar sind. Die Oberfläche des Blattes ist glatt und lederartig. Sie erscheint im jüngsten Stadium durch das in der unteren Epidermis und den obersten zwei Schichten des Schwammparenchyms vorkommende Anthocyan rötlich gefärbt. In späteren Entwicklungsstadien des Blattes ist es nicht mehr vorhanden.

Bei unseren Keimversuchen erschienen die ersten Laubblätter 13 bis 15 Tage nach der Keimung. Sie sind noch nicht dreiteilig, sondern einfach und im übrigen normal ausgebildet. Seltener kamen aus zwei Einzelblättern bestehende Laubblätter vor. Die nachfolgenden Laubblätter sind immer dreiteilig.

b) Innere Morphologie.

1. Das Nebenblatt.

Die Nebenblätter sind, obwohl sie ergrünen und assimilieren, weit weniger differenziert als die Blattspreiten der Laubblätter. In der Mitte des Blattes ist in den unter der Epidermis liegenden Schichten oft eine kollenchymatische Verstärkung der Zellwände festzustellen. Die Gefässbündel, die Abzweigungen der Blattbündel darstellen, sind kollateral gebaut und durchziehen das Organ als zahlreiche, fast parallel gerichtete Nerven. Die Wasserleitungsbahnen sind Spiraltracheen, deren Länge von 0,075 bis 0,5 mm schwankt. In dem Blattgewebe sind die schon mehrmals erwähnten knieförmigen Oxalatkristalle sehr gross ausgebildet und häufig anzutreffen. Die Spitze des Nebenblattes zeigt keine besonderen Festigungselemente.

Die Stipeln sind wie bei den ***Rubiaceae*** auch hier mit vielen Sekretionsorganen versehen. Auf der dorsalen Seite liegen nahe der Blattspitze zwei paarig angeordnete Hydathoden, die in ihrem Bau ganz denjenigen der Blattspreite entsprechen. Am Rand der Nebenblätter sind die Blattzähne zu drüsigen Organen umgewandelt, die den gleichen Bau aufweisen wie die der Blattspreite. Im Sekret konnte Zucker nachgewiesen werden, so dass man dieses Organ wie die umgewandelten Blattzähne der ergrünten Kotyledonen und der Blätter als Nektarien anzusprechen hat. Die drüsigen Zähne fallen sehr bald ab, an ihrer Stelle bildet ein Korkgewebe den Abschluss nach aussen.

An der ventralen Basis der Nebenblätter bilden sich schon in der Knospe dicht nebeneinander sehr viele Drüsen, die aber je nach ihrer Lage mehr oder weniger gestielt sind und Nektarien vom oben behandelten Typus darstellen.

2. Der Blattstiel.

Die äussere Membran ist sehr stark kutinisiert, bisweilen reicht die Kutinschicht sehr tief zwischen die Zellen hinab. Die Epidermiszellen haben eine rechteckige Form, und ihre nach innen gerichtete Zellwand ist unverdickt.

Spaltöffnungen sind nicht sehr häufig. Die Stomaten liegen in der Epidermis eingesenkt; doch kommen auch solche vor, die sich in der Höhe der Epidermis befinden. Lentizellen treten dagegen häufiger auf. Die Füllzellen sind unverkorkt. Das tangential verlaufende Phellogen bildet sich aus der unter der Epidermis liegenden Schicht. Nach innen werden meistens ein bis zwei Schichten Phelloderm gebildet.

Unter der Epidermis finden sich noch zwei Schichten Parenchymzellen, die vielfach knieförmige Oxalatkristalle enthalten. Die sich daran anschliessenden Kollenchymzellen sind besonders in den nach aussen liegenden Schichten stark verdickt. In den Kollenchymzellen sind öfters die gleichen Kalziummonohydratkristalle eingelagert. Auch Stereiden in allen möglichen Formen und Grössenordnungen sind in dem an Interzellularen reichen Gewebe vorhanden.

Am distalen Ende des Blattstieles vereinigen sich die bis anhin getrennt verlaufenden Gefässbündel zu einem Gefässbündelring. Sie geben durch ihre von nun an gleichbleibende Anordnung dem Querschnittsbild eine für jede Gattung charakteristische Form. Petit (34) gab deshalb dem Querschnitt durch diese Zone den Namen «*la caractéristique*». Auch hier wurden zum Studium des Gefässbündelsapparates Schnitte durch das distale Ende des Blattstieles verwendet.

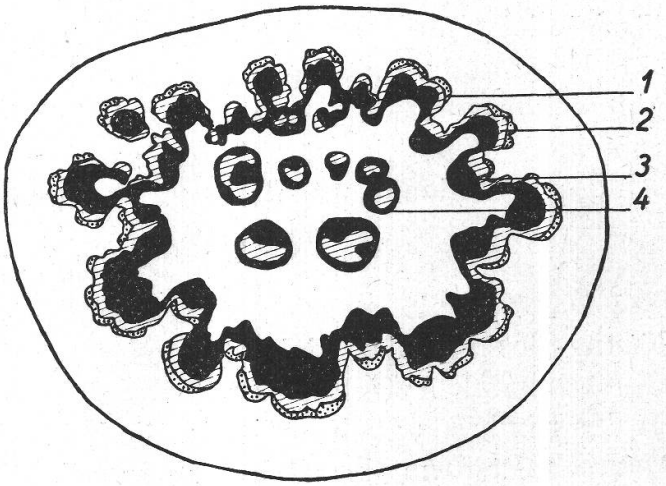

Fig. 23.
Querschnitt durch den Blattstiel (schematisiert).
1. Halbzellulosische Faser; 2. Phloem; 3. Xylem; 4. markständige Gefässbündel.
Vergr. 10 : 1.

C. de Candolle (12) erkannte zuerst den Wert der Anordnung des Gefässbündelringes für die Systematik, worauf auch neuerdings Dehay (13) wieder hinwies. Der erstere Autor unterschied namentlich geschlossene und offene Gefässbündelringe. Bei ***Caryocar nuciferum L.*** zeigt die « *caractéristique* » wie bei den verwandten ***Dipterocarpaceae*** einen geschlossenen Gefässbündelring, der aus bogenförmig angeordneten Gefässbündeln gebildet wird (s. Fig. 23).

Die Gefässbündel werden nach der Peripherie hin von halbmondförmig angeordneten, noch halb zellulosischen Sklerenchymfasern eingeschlossen. Sie entsprechen topographisch den Perizyklusfasern; ihre primäre Wand ist verholzt, die sekundäre Wand ist aber zellulosisch. Beauvisage (2 b) fand bei ***Caryocar glabrum Pers.*** ebenfalls noch zellulosische Perizyklusfasern.

Die Leitbündel des Gefässbündelringes sind kollateral angeordnet, das Phloem liegt unten und entwickelt sich in den einzelnen Bogen halbmondförmig um das Xylem. Es enthält viele Oxalatkristall-Zwillinge, die im Phloemparenchym reihenweise untereinander liegen, so dass im Längsschnitt die Kristalle kettenartig angeordnet sind. Das Xylem besteht vorwiegend aus Spiraltracheen und Holzparenchymzellen; dazwischen liegen auch Holzfasern als mechanische Gewebe.

Der Gefässbündelring schliesst ein an Interzellularen reiches Mark ein. Nahe dem Gefässbündelring findet man sowohl im Mark als auch in der Rinde gehäuftes Auftreten von Stereiden als mechanisches Gewebe.

Während meistens nur ein bis zwei rindenständige Gefässbündel zu finden sind, ist die Zahl markständiger Gefässbündel grösser. Ihre Zahl beträgt durchschnittlich etwa 7 bis 8. Beauvisage (2 b) fand bei ***C. brasiliense St. Hil.*** im Blattstiel 10 markständige xylemkonzentrische Gefässbündel. Die rindenständigen Gefässbündel sind den einzelnen Teilen des Gefässbündelringes ähnlich gebaut. Nach aussen werden sie auch noch durch zellulosische Sklerenchymfasern begrenzt. Der einzige Unterschied besteht darin, dass hier ein grosses und zwei kleine Gefässbündel nebeneinander liegen.

Ganz anders sind die markständigen Gefässbündel gebaut; sie sind phloemkonzentrisch — nach Tschirch (46) perixylematisch — mit zentralen Wasserleitungselementen; denn das ganz von Xylem umschlossene Phloem enthält noch Protoxylemelemente.

3. Das Gelenk.

Das Gelenk zwischen Blattstiel und Blattstielchen zeigt die Auflösung des im Blattstiel geschlossenen Gefässbündelringes in einzelne Gefässbündel. Auffallend ist die starke Anhäufung der Stereiden sowohl in der Rinde als auch im Mark. Sie haben hier offenbar die Aufgabe, die Querschnittsform des Gelenkes zu erhalten, was Haberlandt (21)

als ihre lokalmechanische Funktion bezeichnet. Den einzelnen Gefässbündeln fehlt jede Abgrenzung durch eine Scheide. Oxalatkristalle treten hier auch vermehrt auf.

4. Das Blattstielchen.

Das Blattstielchen stimmt im anatomischen Aufbau mit dem Blattstiel überein. Epidermis, Rindenparenchym, Spaltöffnungen und Kollenchymgewebe unterscheiden sich kaum von denjenigen des Blattstieles. Anders jedoch ist die Anordnung des Gefässbündelringes (s. Fig. 24), der fast parallel zur Peripherie des Stielchens verläuft, dann aber ventral einbiegt und wie ein « *divergent* » endet. Beauvisage (2 b) beschreibt für ***C. brasiliense St. Hil.*** und ***C. villosum Pers.*** denselben Verlauf des Gefässbündelringes.

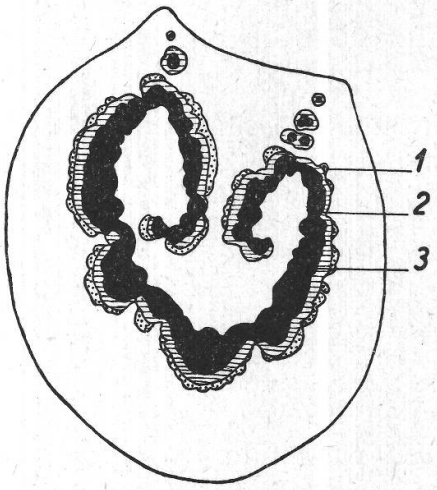

Fig. 24.
Querschnitt durch das Blattstielchen (schematisiert).
1. Halbzellulosische Fasern; 2. Phloem; 3. Xylem.
Vergr. 10 : 1.

Der Aufbau des Gefässbündelringes ist gleich wie beim Blattstiel. Die rindenständigen Gefässbündel und auch der Gefässbündelring haben die gleichen noch zellulosischen Sklerenchymfasern wie die entsprechenden Bündel im Blattstiel, und die markständigen Gefässbündel besitzen wie beim Blattstiel eine verholzte Scheide. Die rindenständigen Gefässbündel liegen ventral und kommen in verschiedener Anzahl (vier bis sechs Stück) vor. Es liegen oft mehrere Bündel beisammen. Nach der Lage von Xylem und Phloem handelt es sich um phloemkonzentrische Gefässbündel mit zentralen Xylemelementen.

Die markständigen Gefässbündel sind bedeutend seltener. Es sind phloemkonzentrische Gefässbündel; aber im Phloem fehlen im Gegensatz zum Blattstiel die Protoxylemelemente.

5. Die Blattspreite.

Das Blatt von ***Caryocar nuciferum L.*** ist bifazial gebaut, während nach Solereder (42 b) das Mesophyll von ***Caryocar glabrum Pers.*** eine Neigung zum zentrischen Blattbau zeigt. Die Epidermis besitzt im Gegensatz zu ***C. glabrum Pers.*** keine Haare. Die Spaltöffnungen findet

man auf der oberen Blattseite nur längs des Hauptnervs in Vertiefungen eingelagert. In der unteren Epidermis liegen sie nicht in Vertiefungen. Bei einem Blatt (Alkoholmaterial aus Guayana) von 17,5 cm Längen- bzw. 6,5 cm Breitenausdehnung sind zirka 300 Spaltöffnungen je mm² vorhanden, während bei einem Blatt von 29 cm Länge und 18 cm Breite 435 Stomata auf der gleichen Flächeneinheit gezählt werden konnten. Der Bau der Stomaten entspricht dem Amaryllideentypus. Die Schliesszellen haben oben und unten auf der Bauchseite leistenartige, kutinisierte Verdickungen. Sie wölben sich konvex in die sie halbmondförmig einschliessenden Nebenzellen, die sie dorsal fast ganz einschliessen. Die Atemhöhlen sind auffallend klein.

Unter der Epidermis liegen zwei Schichten kurzer Palisadenzellen. Beide Schichten sind reich an Oxalatkristallen, die geordnet untereinander liegen.

Das Mesophyll zeigt ebenfalls wie bei ***C. glabrum Pers.*** wenig Hohlräume; Stereiden umgeben die das Mesophyll durchziehenden Gefässbündel. Auch am Blattrand findet man vermehrt Stereiden, was deutlich auf ihre Funktion als Festigungselemente hinweist. Im Hauptnerv liegen sie im Mark und in der Rinde und erhöhen durch ihr vermehrtes Vorkommen bei der Abzweigung der Blattspreite deren mechanische Festigkeit.

Im Hauptnerv liegen unter der Epidermis einige Schichten Kollenchymzellen mit ziemlich starken Eckenverdickungen, während das darunterliegende Parenchym reich an Interzellularen ist. Der Gefässbündelring ist wieder ganz geschlossen wie im Blattstiel (s. Fig. 25).

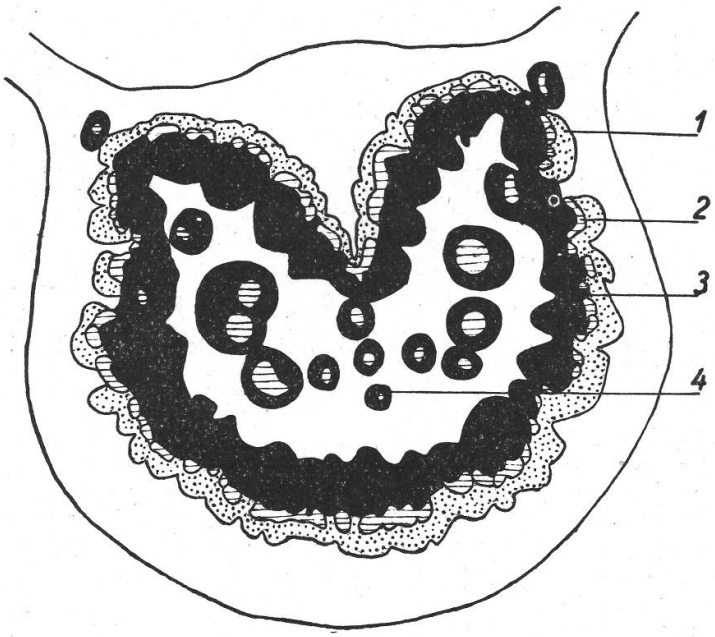

Fig. 25.
Querschnitt durch den Hauptnerv des Blattes (schematisiert).
1. Halbzellulosische Faser; 2. Phloem; 3. Xylem; 4. marksständiges Gefässbündel.
Vergr. 18 : 1.

In der Blattspreite sind die kollateralen Gefässbündel ebenfalls mit zwei nicht ganz geschlossenen, aber breiten Kappen zellulosischer Sklerenchymfasern umgeben. Zwischen dem Gefässbündel und den offenbar Scheiden entsprechenden Faserbündeln liegt noch eine Parenchymschicht.

Die markständigen Gefässbündel im Hauptnerv, zwischen denen stark getüpfelte Markzellen liegen, sind phloemkonzentrisch und haben

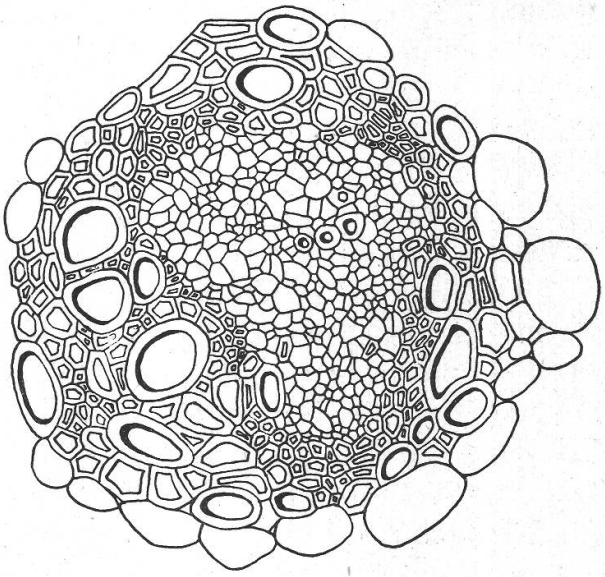

Fig. 26.
Markständiges Gefässbündel aus dem Hauptnerv (phloemkonzentrisch mit zentralen Xylemelementen).
Vergr. 225 : 1.

dazu noch zentrale Xylemelemente (s. Fig. 26). Wie beim Blattstiel und auch beim Blattstielchen fehlen ihnen die zellulosischen Fasern. Die Zahl dieser Gefässbündel schwankt zwischen 2 bis 14 je nach der Entwicklung des Blattes.

Die Zahl der rindenständigen Gefässbündel im Hauptnerv ist viel geringer. Man findet nahe dem Gefässbündelring bikollaterale, in der Richtung der Blattspreite kollaterale Gefässbündel, die von noch zellulosischen Sklerenchymfasern eingeschlossen werden.

Beauvisage (2 b) teilt dieselben Strukturen für ***Caryocar glabrum Pers.*** mit. Man kann deshalb zweifelsohne die Ansicht Solereders (42 b) auch auf diese Pflanzenfamilie übertragen und die starke Entwicklung mechanischen Gewebes in Begleitung der Blattnerven als anatomisches Artcharakteristikum betrachten.

Am Blattrand von ***C. nuciferum L.*** bilden sich im jungen Stadium Nektarien (s. Fig. 27). Man sieht an älteren Blättern nur noch verkorkte Narben von den Abfallstellen dieser Organe. Nach Lepeschkin (27) vertrocknet bei diesen drüsigen Organen zuerst die Epidermis mangels einer durchgehenden Kutikula; dann schrumpfen die Parenchymzellen und bräunen sich, worauf das den ganzen Ausscheidungsapparat ausmachende Gewebe abfällt.

Bei diesen extrafloralen Nektarien handelt es sich um umgewandelte Blattzähne, die über den ganzen Blattrand gleichmässig verteilt sind. Die gleiche Umwandlung der Blattzähne findet man auch bei jungen Keimpflanzen von *C. butyrosum Wittm.* Bei der nahe verwandten Teepflanze *(Thea sinensis L.)* konnte Cohen Stuart (9) im jungen Stadium ebenfalls seziernende Drüsen am Blattrand feststellen. Auch Solereder gibt für *Ternstroemiaceae* « *drüsige Blattzähne* » an. Es liegt somit die Annahme nahe, dass auch andere *Caryocar*-Arten, bei deren Beschreibung Nektarien jedoch nicht erwähnt worden sind, in Nektarien umgewandelte Blattzähne besitzen; denn bei den bisher untersuchten Arten handelt es sich um Herbarmaterial, das wahrscheinlich keine Blätter im jungen Zustand enthielt.

Reinke (37) hat bei einer Anzahl Arten von *Rosaceae, Salicaceae* usw. seziernende Blattzähne beschrieben. Ihre Morphologie stimmt bis zu einem gewissen Grade mit derjenigen von *C. nuciferum L.* überein.

Die Nektarien sind etwas gestielt und haben eine länglich-ovale Form. Der Querschnitt durch die Drüse ist fast rund. Meistens liegen die Spitzen der Nektarien nicht in der Ebene der Blattspreite, sondern sind zu der Oberseite hin gebogen, manchmal aber auch einwärts gekrümmt, wie zum Beispiel bei *Prunus avium* (37).

Das Nektarium besteht im Inneren aus stoffleitenden, mit den Gefässbündeln nicht unmittelbar verbundenen Parenchymzellen, die kein Chlorophyll, jedoch Kalkoxalatkristalle und Gerbstoffe enthalten. Die das Grundgewebe einschliessende Palisadenepidermis unterscheidet sich von der übrigen Blattepidermis durch ihre längliche und oft sehr schmale Form, die meist keilförmig ausgebildet ist. Der Übergang dieser fast radial angeordneten Palisadenepidermis in die gewöhnliche Blattepidermis vollzieht sich über wenige Zwischenstufen an der Basis des Nektariums. Der Zellinhalt ist sehr plasmareich, was sich besonders in einer sehr starken Farbstoffspeicherung kundtut. Die Epidermis wird von einer feinen, nicht immer zusammenhängenden Kutinschicht überzogen. Diese Kutinschicht wölbt sich an einigen Stellen hervor, so dass das zuckerhaltige Sekret ausgeschieden werden kann. Daneben ist die sehr dünne Kutinschicht manchmal noch gesprengt, da keine Öffnung zur Durchtritt des Saftes vorhanden ist. Beobachtet man die Sekretion von funktionstätigen Nektarien nach der von Senft (41) angegebenen Methode für Zuckernachweis in einem Gemisch von salzsaurem Phenylhydrazin und essigsaurem Natrium, je 1:10 in Glyzerin gelöst, so kann man durch die Bildung gelber Osazonkristalle feststellen, dass die Sekretion an den Stellen geschieht, wo die Kutinschicht abgehoben oder gesprengt ist. Die Kutinschicht ist über der Epithelschicht optisch isotrop, da ihr — es handelt sich nur um junge Blätter — die nach Meyer (30) die Doppelbrechung verursachenden Wachseinlagerungen fehlen. Nach Zimmermann (50) gehören umgewandelte Blatt-

zähne zu den gestalteten Nektarien, bei denen die Sekretion nie durch Spaltöffnungen erfolgt.

Obwohl nur wenig Nektar ausgeschieden wurde — die Wachstumsverhältnisse waren sicher bei unseren Versuchen für diese tropische Pflanze nicht optimal — konnte man ihn schon mit dem Geschmackssinn wahrnehmen. Die Sekretion selbst dauert nur kurze Zeit — 8 bis 12 Tage — dann lässt sich kein Sekret mehr nachweisen. Diese Erscheinung bestätigt die von Frey-Wyssling (15 a) angenommene physiologische Bedeutung der Nektarausscheidung als fakultative, an das Austreiben sich anschliessende ephemere Jugenderscheinung und des Nektars als eine Ausscheidung überflüssigen Bildungssaftes an einer Stelle, wo der aufsteigende Saftstrom gestaut wird. (Blattrand der ergrünten Kotyledonen, Nebenblätter und Blattspreiten.)

In diesem Zusammenhang ist es vielleicht erlaubt, nochmals auf den Bau und die Bedeutung der Nektarien an der ventralen Basis der Nebenblätter einzugehen. Sie sind bereits in der Stengelknospe vollständig ausgebildet und bisher bei Stengelknospen anderer Pflanzen nur von der rein teleologischen Betrachtungsweise mit Schutzfunktionen für die Vegetationsspitze in Verbindung gebracht oder auch als schleimliefernde Drüsen angesehen worden, die die Entfaltungsbewegung der Knospe erleichtern sollten. Diese Erklärungsversuche können nicht restlos befriedigen.

Morphologische und physiologische Feststellungen weisen vielmehr auf eine den Blattzahndrüsen ähnliche Bedeutung hin. Nach Goebel (19) sind die Nektarien der Nebenblattbasis den umgewandelten Blattzähnen homolog, da nach seiner Meinung beide Organe veränderte Randteile des Nebenblattes sind. Der Bau beider Organe ist mit Ausnahme der zuweilen längeren Stielung der Nektarien an der Blattbasis absolut gleich. Daher unterscheiden sich beide Drüsenorgane morphologisch nur noch dadurch, dass sie an zwei verschiedenen Stellen des Hautgewebes eines gleichen Organs (Nebenblatt) inseriert sind. An beiden Stellen des Nebenblattes kann es vor der völligen Entfaltung der Knospe zur Stauung des Bildungssaftes kommen. Da sowohl bei den Nektarien am Rande des Nebenblattes als auch bei denen der Blattbasis mit der Methode von Senft im Sekret deutlich Zucker nachgewiesen werden konnte, ist es berechtigt, von einer vorübergehenden Sekretion überschüssigen Bildungssaftes zu sprechen. Mit diesem rein physiologisch bedingten Erklärungsversuch soll natürlich nicht geleugnet werden, dass die Nektarien sekundär auch eine gewisse Schutzfunktion ausüben können, indem sie z. B. bei tropischen Pflanzen die Knospe vor dem Austrocknen schützen können.

Diese Betrachtungsweise aller extrafloralen Nektarien von *Caryocar nuciferum L.* erlaubt, einen physiologischen Zusammenhang zwi-

schen den umgewandelten Blattzähnen der ergrünten Kotyledonen, Nebenblätter und Blattspreiten einerseits und den Nektarien der Nebenblattbasis anderseits, die alle gleichen Bau, gleiche Entstehung und Funktion haben, anzunehmen, der auch zwischen den Hydathoden der Nebenblätter und Blattspreiten bestehen muss.

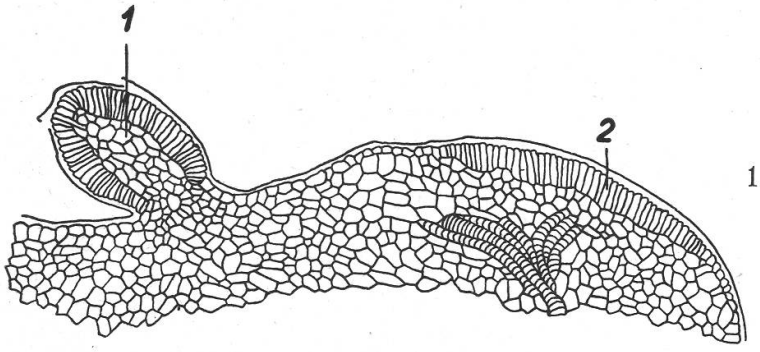

Fig. 27.
Längsschnitt durch den Blattrand.
1. Nektarium; 2. Hydathode.
Vergr. 90 : 1.

Ganz nahe den Nektarien liegt am vorgewölbten Teil des Blattrandes ein weiteres drüsiges Organ (s. Fig. 27). Seine innere und äussere Morphologie weichen aber deutlich von denen des Nektariums ab. Dieses Organ besteht aus einer einfachen Reihe von Palisadenepidermiszellen, die sich lückenlos aneinanderreihen und sehr plasmareich sind. Die Kutikula, welche die Drüsenzellen überzieht, ist wesentlich dicker als die des Blattrandes, in die sie an den beiden Enden des Organs übergeht. An die Palisadenepidermis schliessen sich Mesophyllzellen, die nahe dieser sezernierenden Zellschicht eine bedeutend grössere und längere Form aufweisen als in andern Teilen des Blattes. In das Parenchymgewebe münden zwei bis acht Zellschichten unter dem Blattrand die Nervenendigungen der Blattspreite. Zwischen den strahlenförmig in das Gewebe einmündenden Spiraltracheen liegen die feinwandigen Parenchymzellen oft ganz gleichgerichtet.

Ohne Zweifel handelt es sich um ein den Nektarien homologes Organ; aber anatomische und physiologische Überlegungen sprechen nicht für ein Nektarium. Makroskopisch konnten Flüssigkeitstropfen am vorgewölbten Blattrand nachgewiesen werden, die keinen Zuckernachweis ermöglichten. Die Flüssigkeit war auch viel weniger viskos als die durch die Nektarien abgesonderte. Mikroskopisch gelang der Zuckernachweis mit der von Senft angegebenen Methode ebenfalls nicht. Auffallend war auch das gänzliche Fehlen von Pilzmyzelien, die sonst an fast jedem umgewandelten Blattzahn zu finden waren. Die besonders enge Verbindung mit den Wasserleitungsbahnen und die andersartige physiologische Funktion deuten darauf hin, dass es sich um Hydathoden handelt. Der Lage und dem Bau nach sind es Epidermhydathoden. Sie gleichen auffallend denjenigen von ***Hevea brasiliensis Muell. Arg.***, wie sie Keuchenius (24) an der Blattunterseite dieser ***Euphorbiacea*** gefunden hat. Nach Frey-Wyssling (15 a) gehören diese Epiderm-

hydathoden sowohl nach anatomischen als auch physiologischen Gesichtspunkten zu den aktiven Hydathoden, welche die Guttation durch eigene Drüsentätigkeit bewerkstelligen und hauptsächlich bei Bäumen vorkommen.

Obwohl eine sehr enge Verwandtschaft zwischen Nektarien und Hydathoden besteht und beide Organe homolog sind, kann man bei *Caryocar nuciferum L.* doch den Unterschied in der physiologischen Funktion deutlich feststellen. Die Lage beider Drüsen auf dem gleichen Organ und noch auf engstem Raum nebeneinander macht dieses Beispiel wertvoll: die Nektarien als Sekretionsorgane überschüssigen Bildungssaftes dicht neben den Hydathoden in enger Verbindung mit dem Gefässbündelsystem als Rekretionsorgane (Definition nach Frey-Wyssling) im Wasser gelöster Stoffe.

Hält man das Blatt gegen das Licht, so stellt man dunkle Flecken fest, die sich als mit Gerbstoffen gefüllte Zellen erweisen. Man findet diese Gerbstoffzellen bei jungen Blättern unserer Keimpflanzen und auch bei den älteren Blättern aus Guayana. Die Gerbstoffe liegen in den Epidermiszellen und auch im Mesophyll der Blattspreite, wo sie besonders in der Nähe der Gefässbündel mit Lösungen von Ferrochlorid oder Coffein nachgewiesen werden können. Im Hauptnerv des Blattes sind sie sowohl in der Rinde als auch im Mark anzutreffen. In Benzol, Äther und Äthylalkohol sind sie unlöslich, löslich dagegen in Pyridin und Aceton.

Nach Freudenberg (14) besteht eine konstitutionelle Verwandtschaft zwischen Anthocyanen und Gerbstoffen. Es ist daher anzunehmen, dass das im jungen Blatt befindliche Anthocyan in Gerbstoffe umgewandelt wurde, da die Lokalisation des Anthocyans bei jungen und der Gerbstoffe bei alten Blättern die gleiche ist.

VII. Zusammenfassung.

1. Der Same von *Caryocar nuciferum L.* wird von einer inneren und äusseren Samenschale, die aus den beiden Integumenten entstanden sind, umgeben. Ein zwei- bis dreischichtiges Nährgewebe, dessen Herkunft noch unbekannt ist, umschliesst den Keim, der den grössten Teil des Samens ausmacht. Der Embryo stellt sowohl vom topographischen als auch vom anatomischen Standpunkt eine Hypokotyle dar, deren unterer Teil zu einem verdickten Speicherorgan geworden ist. Der obere, unverdickte Teil der Hypokotyle trägt an seiner Spitze zwei kleine Kotyledonen und entwickelt sich bei der Keimung zum hypokotylen Stengelteil.

Die Reservestoffe des Samens sind zusammengesetzte Aleuronkörner, Fettplasma und ein Kohlehydrat, das in Sphäriten auskristallisiert; Stärke fehlt.

2. In der Wurzel und den meisten andern Organen sind Kalziumoxalat-Monohydratkristalle in grosser Menge vorhanden. Es handelt sich um knieförmige Zwillinge, deren Schenkel unter einem Winkel von 70,5 Grad zur Zwillingsebene gestreckt sind. Sie besitzen stark sattelförmige, extrem vorgezogene Kanten. Ihre untere Seite ist meistens mangelhaft entwickelt.

3. In der aus der hypokotylen Knolle ausgetretenen Hauptwurzel verholzen zunächst die äusseren Schichten des ungewöhnlich grossen Markes. Andere mehr gegen den Mittelpunkt der Wurzel verlagerte Markzellen werden zu Teilungsgewebe, und die von ihnen gebildeten Phloem- und Xylemelemente zeigen im Vergleich zu den aus dem normalen Kambium hervorgehenden Geweben eine umgekehrte Anordnung: Phloem nach innen und Xylem nach aussen. Durch die Tätigkeit dieser inneren Meristeme kommt es zur Bildung interxylären Phloems im Mark der Hauptwurzel. Innerhalb des von den inneren Meristemen gebildeten abnormen Holzkörpers bilden sich oft noch Phellogene, deren nach innen abgeschiedene Zellen verkorken und nach der Obliteration des restlichen Wurzelmarkes gegenüber dem entstandenen Hohlraum einen Abschluss erlauben.

Die Verholzung des Markes kann als Bestreben der Pflanze, den übergrossen Markraum mit Festigungselementen auszufüllen, angesehen werden.

4. Die hypokotyle Knolle wird nach Erschöpfung der Nährstoffe nicht etwa durch Bildung von Adventivwurzeln aus der hypokotylen Stengelbasis unnötig gemacht und abgestossen, sondern bleibt als Bindeglied zwischen Hauptwurzel und Stengel bestehen und wird in die Stammbasis eingebaut.

Im hypokotylen Stengelteil, der bei der Keimung durch schnelles Längenwachstum ausgezeichnet ist, konnte die Übergangsphase von der intermediären zur opponierten Struktur genau verfolgt werden. *Dieser Übergang erfolgt in der von* Chauveaud *angegebenen Weise.* Es wurden alle drei Phasen (alternierende, intermediäre und opponierte) der primären Leitungsbahnen bei ***C. nuciferum L.*** verfolgt. Das Protoxylem, das bei der Keimung in der hypokotylen Knolle infolge fehlenden Längenwachstums erhalten bleibt, wird im hypokotylen Stengelteil resorbiert.

Die durch das Längenwachstum bedingte Zerreissung des Protoxylems ist bei der Resorption die erste und wichtigste Phase. Von einem gewissen Zeitpunkt an wächst der hypokotyle Stengelteil nur in seinem oberen Teil, was mit der « *accélération basifuge* » zusammenhängt.

Der Übergang von der intermediären Phase zur opponierten des Stengels ist ein zeitliches Problem und ein an das Wachstum gebundener Entwicklungsvorgang.

5. Nach eintretendem Dickenwachstum des Stengels verholzt das Mark um das primäre Xylem. Innere Meristeme können sich um Steinzellen bilden. Diese Vorgänge haben Ähnlichkeit mit denen im Wurzelmark.

Das sekundäre Holz ist zerstreutporig. Die Fasern sind keine typischen Holzfasern : nur ihre primäre Wand ist verholzt, die sekundäre Wand bleibt dagegen zellulosisch wie auch in andern Organen von *C. nuciferum L.* Fasern, Parenchymzellen und Gefässe verhalten sich ungefähr wie 35 : 38 : 1.

6. Sklerenchymzellen, wie sie für viele Vertreter aus der Reihe der *Guttiferales* charakteristisch sind, kommen auch bei *C. nuciferum L.* in den meisten Pflanzenteilen vor. Es handelt sich um stark verzweigte Spikularzellen, deren Wände aus mehreren Appositionsschichten bestehen und verholzt sind. Ihr Hohlraum ist weitgehend reduziert. Die ersten Stereiden bilden sich in der Höhe der Kotyledonen im hypokotylen Stengelteil; in der Knolle kommen sie nicht vor. Sie entstehen aus Parenchymzellen durch Ausstülpung nach verschiedenen Richtungen und Wachstum durch die Interzellularräume. Ihre grösste Längenausdehnung beträgt 1,55 mm.

7. *Caryocar nuciferum L.* ist durch das Auftreten zahlreicher extrafloraler Nektarien an den ergrünten Kotyledonen, Nebenblättern und Blattspreiten ausgezeichnet. Diese Nektarien sind Epidermisbildungen bzw. umgebildete Blattzähne und scheiden ein hexosehaltiges Sekret ab. Die Sekretion ist nur ephemer, was auf ihre physiologische Funktion als Saftventile hinweist.

An den Nebenblättern und an den Blattspreiten sind ausser den Nektarien noch Hydathoden, die von einer Palisadenepidermis gebildet werden, anzutreffen. Am Blattrand sind sie unmittelbar neben den Nektarien angelegt. Sie scheiden einen weniger viskosen, nicht süss schmekkenden Saft ab. Beide Organe, Nektarien und Hydathoden, sind gleichen Ursprungs, haben jedoch eine verschiedene physiologische Funktion.

* * *

Vorliegende Arbeit wurde im Laboratorium für tropische und subtropische Nutzpflanzen am pflanzenphysiologischen Institut der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich vom April 1937 bis April 1939 ausgeführt. Sie entstand auf Anregung und unter Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Sprecher von Bernegg. Für seine vielseitigen Anregungen und seine stete Hilfsbereitschaft, mit der er mich als Landwirt in die Pflanzenanatomie einführte, bin ich ihm zu grossem Dank verpflichtet. Ebenfalls danke ich Herrn Prof. Dr. A. Frey-Wyssling für sein reges Interesse und seine zahlreichen Ratschläge, die er mir bei der Entstehung dieser Arbeit hat zuteil werden lassen.

Herrn Prof. Dr. G. Stahel, Directeur van het Landbouw, Paramaribo, und dem *Department of Agriculture,* Georgetown, bin ich für die freundliche Überlassung des Untersuchungsmaterials sehr verbunden.

Literaturangabe.

1. Bayley, S. H.: Journal Board of Agriculture of British Guiana, vol. V/1910.
2 *a)* Beauvisage, L.: Etude anatomique de la famille des Ternstroemiacées. Thèse Toulouse, 1918.
2 *b)* — Contribution à l'étude anatomique de la famille des Ternstroemiacées. Thèse Poitiers, 1920.
3. Becquerel, P.: L'ontogénie vasculaire de la plantule du Lupin. Bull. d. l. Soc. bot. de France, 61/1913.
4. Bentham und Hooker: Genera Plantarum I. London 1867.
5. Bloch, E.: Sur quelques anomalies de structure des plantes alpines. Revue générale de Botanique, 22/1910.
6. Brandza, G.: La germination des Hypéricacées et des Guttifères. Ann. d. sc. nat., Botanique, 9me série, tome 8, Paris 1908.
7. Bugnon, P.: Origine, évolution et valeur des concepts de protoxylème et de metaxylème. Bull. d. l. Soc. Linnéenne de Normandie, 7me série, vol. 7, Caën 1925
8 *a)* Chauveaud, G.: L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. Ann. d. sc. nat., Botanique, 9me série, tome 13, Paris 1911.
8 *b)* — Remarques sur une défense nouvelle de la rotation du faisceau. Ann. de sc. nat., Botanique, 10me série, tome 2, Paris 1920.
8 *c)* — La constitution des plantes vasculaires révélée par leur ontogénie. Paris 1921.
9. Cohen Stuart, C. P.: De randtandjes van het theeblad. De Thee, Buitenzorg 1925.
10. Danila, J.: Recherches sur le développement de la structure anatomique de la tige du Tilia platyphyllos Scop. Thèse Lausanne 1925.
11. De Bary, A.: Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.
12. De Candolle, C.: Anatomie comparée des feuilles des Dycotyledones. Mém. d. l. Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève, 26/1879.
13. Dehay, Ch.: Les affinités entre les Euphorbiales, les Morales et les Malvales, d'après l'appareil libéro-ligneux foliaire. Bull. d. l. Soc. bot. de France, 85/1938.
14. Freudenberg, K.: Die Chemie der natürlichen Gerbstoffe. Berlin 1920.
15 *a)* Frey-Wyssling, A.: Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin 1935.
15 *b)* — Über die Herkunft der sekundären Pflanzenstoffe. Die Naturwissenschaften, Berlin, 38/1938.
16. Frey-Wyssling, A. und Blank, F.: Über knieförmige Oxalatkristalle von Caryocar nuciferum L. Protoplasma, 31/1938.
17. Gaertner, J.: De fructibus et seminibus plantarum. Tübingen 1791.

18. Glück, H.: Blatt- und blütenmorphologische Studien. Jena 1919.
19. Goebel, K.: Organographie der Pflanzen. 3. Teil, Jena 1932.
20. Greshoff, M. und Ritsema, J. C.: Zusammensetzung von ind. Nahrungsmitteln. Zeitschrift für Untersuchung der Nahrungs- und Genussmittel, 9/1905.
21. Haberlandt, G.: Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1924.
22. Heusser, C.: Over de voortplantingsorganen van Hevea brasiliensis Muell. Arg. Archief voor de Rubbercultuur, Batavia 1919.
23. Hutchinson, J.: The families of flowering plants. London 1926.
24. Keuchenius, P. E.: Beitrag zur Anatomie von Hevea brasiliensis. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg, 14/1915.
25. Leisering, B.: Über die Entwicklungsgeschichte des interxylären Leptoms bei den Dicotyledonen. Diss. Berlin 1899.
26. Lenoir, M.: Evolution du tissu vasculaire chez quelques plantules des Dicotyledones. Ann. d. Soc. nat., Botanique, 10me série, tome 2, Paris 1920.
27. Lepeschkin, W.: Recherches sur les organes du bord des jeunes feuilles. Bull. d. l. Soc. bot. de Genève, 12/1920.
28. Lewkowitsch, M.: Sitzungsbericht der Chemical Society. Chemiker-Zeitung 1889.
29. Maillefer, A.: Sur le développement de la structure anatomique de la tige d'Impatiens Roylei Walpers. Bull. d. l. Soc. Vaudoise des Sciences naturelles, Lausanne, 52/1919.
30. Meyer, M.: Die submikroskopische Struktur der kutinisierten Zellmembranen. Diss. ETH. Zürich 1938.
31. Müller, K.: Vergleichende Untersuchung der anatomischen Verhältnisse der Clusiaceen, Hypericaceen, Dipterocarpaceen und Ternstroemiaceen. Engler bot. Jahrbuch, 2/1858.
32. Nägeli, C.: Die Stärkekörner. Zürich 1858.
33. Netolitzky, F.: Anatomie der Angiospermensamen in Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin 1926.
34. Petit, L.: Le pétiole des Dicotyledones. Bordeaux 1887.
35. Pfeiffer, H.: Das abnorme Dickenwachstum in Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin 1926.
36. Pritzel, E.: Der systematische Wert der Samenanatomie, insbesondere des Endosperms, bei den Parietales. Engler bot. Jahrb., 24/1898.
37. Reinke, J.: Beiträge zur Anatomie der an Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Secretionsorgane. Jahrb. für wissensch. Botanik, 10/1876.
38. Schenck, H.: Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. Bot. Mitt. aus den Tropen, Jena, 5/1893.
39. Schlepegrell, G.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Tubifloren. Bot. Centralblatt, 69/1892.
40. Scott, D. H. und Brebner, G.: On internal phloem in the root and stem of dicotyledons. Annals of Botany, 5/1890—1891.
41. Senft, E.: Über den mikrochemischen Zuckernachweis durch essigsaures Phenylhydrazin. Sitzungsbericht der Wiener Akademie 113, Abt. 1, 1904.
42 *a)* Solereder, H.: Über den systematischen Wert der Holzstruktur. München 1885.
42 *b)* — Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart 1899 und 1908

43 *a)* Sprecher von Bernegg, A.: Etude sur la semence et la germination du Garcinia Mangostana L. Revue générale de Botanique, 31/1919.

43 *b)* — Tropische und subtropische Weltwirtschaftspflanzen. 2. Teil, Ölpflanzen. Stuttgart 1929.

44. Stahel, G.: De sawarie-noot, Caryocar nuciferum L., en enkele andere in Suriname in het wild groeiende noten. De Indische Mercuur, Amsterdam, 5.11.1935.

45. Troll, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. I. Berlin 1935.

46. Tschirch, A.: Angewandte Pflanzenanatomie, Bd. 1. Wien und Leipzig 1889.

47. Vestal, P. A.: The significance of comparative anatomy in establishing the relationship of the Hypericaceae to the Guttiferae and their allies. Philippine Journal of Science, Manila, 64/1938.

48. Wettstein, R.: Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig und Wien 1935.

49 *a)* Wittmack, L.: Über einige Eigentümlichkeiten der Rhizoboleen, einer Unterfamilie der Ternstroemiaceae. Ber. d. dt. bot. Ges., 57/1884.

49 *b)* — Rhizoboleae in Martii, Flora brasiliensis, vol. XII.

50. Zimmermann J. G.: Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. Diss., München 1932.