

Vergleichend anatomische Untersuchungen über die Wurzeln einiger in der Umgebung von Ankara vorkommender Steppenpflanzen

von
Kâmil BILGER

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Ankara)

Özet: Bu araştırma, Ankara çevresinde yetişen bazı step bitkilerinin kökleri üzerinde anatomi yönünden incelemeleri ihtiva eder. Doktora tezi olarak Prof. Dr. H. Birand tarafından verilmiştir.

Kökleri incelenen 65 tür bitki, Ankara şehrinin dolayından, gerek iklimik ve gerekse edafik yönden değişiklik gösteren muhtelif bölgelerden çıkarıldı. Bu arada bitkilerin kök sistemleriyle hayat süreleri de tetkik edildi. Köklerin birinci ve ikinci yapıları ayrı ayrı tetkik edilerek, gösterdikleri özellikler de tesbit ve tavsif edildi. Step bitkileri kök dokularına ait en önemli özellikler, aşağıda tesbit edilmiştir.

A. Kök birinci yapısı :

Step bitkilerinin pek çoğunda birinci dokuların ömrü kısadır. Kısa zamanda, çok ince kök kısımlarında dahi ikinci dokular teşekkül eder.

1. **Epidermis**, bir sıra hücre tabakasından ibarettir. Ömürleri kısadır. Dış teğetsel zarları kütinleştiği takdirde ömrü uzar. Stepte kalın zarlı epidermis hücrelerine, Monocotyl bitkileriyle bir kısım Dicotyl bitkilerinin adventiv köklerinde rastlanır. Uzun ömürlü olan emici kılların da zarları nisbeten kalınlaşmıştır.

2. **Exodermis**, ekseriyetle bir tabakalıdır. Çok tabakalı exodermis monocotyllerde görülür. Bunlarda hücre zarları her taraftan eşit miktarda kalınlaşmıştır.

3. **Kabuk**, ince zarlı yuvarlak veya oval şekildeki hücrelerden teşekkül eder. Interzellular boşluklar küçüktür. Dizilişleri pek çok bitkide sıralar halindedir. Kabuğun kök çapında kapladığı saha, birkaç bitki istisna edilirse azdır. Ömrü kısadır. Geniş kabuğa Monocotyl bitkileriyle, Dicotyl bitkilerinden adventiv köklerde ve kök uçları nemli toprak tabakalarına kadar inen bir kısım derin köklü tipik xerophyt bitkilerde rastlanır.

4. **Endodermis**, bütün step bitkileri köklerinde bir hücre sırasından ibarettir. İlk safha pek kısadır. Ekserisinde ikinci safha mevcuttur. Tipik üçüncü

safhalı endodermis Monocotyl bitkileri köklerinde görülür. Geçit hücreleri bazı step bitkileri köklerinde 3-4 tanesi yanyana olarak sıralanmıştır.

5. **Periskil**, birçok step bitkilerinin köklerinde ince zarlı devamlı bir sıra meristematik hücrelerden teşekkül eder. Çok tabakalı ve kalın zarlı periskil hücrelerine xerophyt Gramineae'lerin köklerinde rastlanır.

6. **Birinci Phloem**, ekseri step bitkisinde çok az inkişaf gösteren bir dokudur. Lif hücreleri pek az bitkinin kökünde münferit veya yarım ay şeklinde küçük gruplar teşkil eder.

7. **Birinci Xylem**, umumiyetle ikinci xylemin teşekkülü erken olduğundan birinci xylemin radial durumu kısa zamanda kaybolur. Xylem kollarının adedi ekseriyetle sabit değildir. Bitki kökünün kalınlığına göre değişmektedir. Mamafih sabit olduğu bitki kökleri de mevcuttur (*Ornithogalum umbellatum* ve *Muscari botryoides* köklerinde olduğu gibi). Çok kollu birinci xyleme Monocotyllerde rastlanır. Dicotyllerde ise diarch, fazla olarak da triarch ve tetrarch bulunur.

8. **Öz**, step bitkileri arasında, Dicotyl bitkilerinin birinci ve ikinci yapılarında geniş bir öz yoktur. Monocotyllerde ise xerophyt Gramineae'lerde kökün ortasını-zarları kalınlaşmış hücrelerden teşekkül eden öz kaplar.

B. Kök İkinci Yapısı

Step bitkileri köklerinde, Monocotyl ve bir kısım Dicotyl bitkilerin etleşmiş adventiv kökleri müstesna ikinci dokuların inkişafı erken ve süratlidir.

1. **Periderm**, step bitkilerinde de mengei perisikldik ; fakat *Convolvulus galaticus* kökü istisna teşkil eder. Bunda periderm dış kabuk hücrelerinden meydana gelir. Peridermin phellem tabakaları genç köklerde 2-3 katlıdır. Yaşlı köklerde ise tabaka adedi arttığı gibi hücre zarlarının mantarlaşması da fazlaşır. Phelloderm hücreleri ise ince zarlı 3-4 sıra hücre tabakasından teşekkül eder.

2. **İkinci Phloem**, ikinci xylemin fazla inkişaf ederek massif bir hal aldığı step bitkileri köklerinde, xylemin etrafını çeviren dar veya biraz genişçe bir çember halindedir. Kökleri etleşmiş olanlarda ise, ince zarlı depo parankim hücreleri ile kökün büyük kısmını kaplar. Phloem ışınları, phloem içinde yelpaze veya huni gibi genişleşirler veyahut ta xylemden itibaren aynı şekilde devam ederler. Step bitkilerinin pek çoğunda ikinci phloem bir depo dokusu ödevi görür.

3. **İkinci Xylem**, pek çok step bitkisinde en fazla inkişaf gösteren dokudur. İnkişafı süratli olmakla beraber ekserisinin kökünde, kök çapının 3/4 ünü kaplar. İkinci xylemin fazla inkişaf ettiği köklerde, yıllık halkalarda yekdiğerinden bariz olarak tefrik edilir. Ekseriyeti noktalı merdivenli trake ve trakeidler teşkil eder.

C. Depo maddeleri ve salgı sistemi

Step bitkileri köklerinde de en önemli depo maddesi nişastadır. Pek az

bitki kökünün birinci yapısında, diğerlerinde ise ikinci dokularda, bilhassa ikinci phloem paraşim hücrelerinde dopo edilir.

Bir kısım tipik step bitkisi kökünde su depo edildiğinden, kök etleşmiş ve sukulent bir hal almıştır.

Step bitkileri köklerinde salgı sistemi çok azdır. Birkaç tür bitkide süt borularına, birkaç tür de yağ kanallarına rastlanır. Bazıların köklerinde de Calcium Oxalat kristallerinden Druse ve Rafit'ler mevcuttur. *Astragalus* türlerinde *Tragacantha* teşekkül eder. Bundan başka taneli maddeler, bilhassa, «Phlobaphene» maddesine rastlanır.

Inhaltsverzeichnis

Einleitung.

- I. Material und Methodik.
- II. Die Morphologie der Steppenpflanzen,
- III. Der primäre Bau der Wurzeln.
 - A. Die Epidermis
 - B. Die Exodermis
 - C. Das Rindenparenchym
 - D. Die Endodermis
 - E. Der Perizykel
 - F. Das primäre Phloëm
 - G. Das primäre Xylem
 - H. Das Mark
- IV. Der sekundäre Bau der Wurzeln
 - A. Das Periderm
 - B. Das sekundäre Phloem
 - C. Das sekundäre Xylem
- V. Die Stoffspeicherung und das Sekretionssystem.
 - A. Die Stärkespeicherung
 - B. Die Wasserspeicherung
 - C. Milchröhren
 - D. Ölgänge
 - E. Kalziumoxalatkristalle
 - F. *Tragacantha*
 - G. Gerbstoffe
- VI. Diskussion der Ergebnisse
- VII. Zusammenfassung
- VIII. Literatur.

Einleitung.

Wenn wir in der anatomischen und morphologischen Literatur Umschau halten, so bemerken wir, dass es zwar sehr viele Arbeiten über das Sprosssystem der Pflanzen gibt, dass dagegen über die Wurzel bisher relativ wenig gearbeitet worden ist.

Der Hauptgrund für diese Situation liegt darin, dass es oft schwer oder nahezu unmöglich ist, ein ausgedehntes und tiefgründiges Wurzelsystem unbeschädigt zu gewinnen.

In neuerer Zeit hat man besonders die Wurzeln von Xerophyten unter ökologischen Gesichtspunkten untersucht. So hat sich auch mein verehrter Lehrer Herr Prof. Dr. B i r a n d in seinen Arbeiten über die Untersuchungen der Wasserökologie (1938) mit den Wurzelsystemen der Steppenpflanzen (1951) befasst. In diesen Arbeiten hat er auf die Wichtigkeit der anatomischen Untersuchungen hingewiesen und mir dieses Thema als Dissertation zur Bearbeitung gegeben. Daher gebührt mein Dank an erster Stelle meinem Lehrer Herr Prof. Dr. B i r a n d, der mich auch bei der Durchführung der Arbeit in jeder Weise unterstützt hat. Obwohl den eigentlichen Gegenstand meiner Untersuchungen die Anatomie der Wurzeln bildete, konnte ich die Morphologie der untersuchten Pflanzen nicht ganz unberücksichtigt lassen.

An dieser Stelle möchte ich auch Herrn Doz. Dr. Zihni E r e n ç i n von der Veterinärfakultät, der die Mikrophotographien für diese Arbeit hergestellt hat, meinen herzlichsten Dank abstatten. Auserdem möchte ich auch meinen Kollegen den Herren Doz. Dr. Haydar B a ğ d a und Doz. Dr. Baki K a s a p l ı ğ ı l für zahlreiche und wertvolle Hinweise und Anregungen danken.

I. Material und Methodik.

Untersucht wurden die Wurzeln von Steppenpflanzen aus der Umgebung von Ankara. Der Gewinnung eines möglichst vollständigen und unverletzten Wurzelsystems stellten sich oft grosse Schwierigkeiten in den Weg. Bei Pflanzen mit besonders tiefgehenden Wurzeln habe ich die Hilfe von zwei bis vier Arbeitern in Anspruch genommen. Ich bin dabei nach den gleichen Methoden vorgegangen, die B i r a n d (1950) in seiner Arbeit über

die Morphologie der Wurzelsysteme xerophytischer Steppenpflanzen schildert. Insgesamt habe ich Wurzeln von 65 verschiedenen Arten anatomisch untersucht.

Das Material habe ich nach J o h a n s e n (1940) in einer "Formalin-Aceto-Alkohollösung," ¹⁾ fixiert und es dann in 70 % igem Alkohol aufbewahrt. Die für Handschnitte vorgesehenen Wurzeln habe ich in einer Lösung aus je einem gleichen Anteil von 99 % igem Alkohol, Glycerin und Aqua dest. konserviert. Für die Mikrotomschnitte habe ich die übliche Paraffinmethode angewandt. Die Einbettung erfolgte in 52° Paraffin. Um das durch die Fixierung spröde gewordene Material wieder etwas aufzuweichen, habe ich es nach F o s t e r und G i f f o r d (1947) eine Woche bis zu einem Monat in einer Lösung von

Eis — Essig	10 ccm
60 % Aethylalkohol	30 ccm

gelassen. Insgesamt wurden über 2000 Mikrotomschnitte mit einer Dicke von 10-20 Mikron hergestellt.

II. Die Morphologie der Steppenpflanzenwurzeln.

In der zentralanatolischen Steppe stellen die Wasserverhältnisse des Bodens während der Vegetationsperiode den wichtigsten Umweltfaktor für die Ausgestaltung des Wurzelsystems dar. Im Frühjahr ist die Bodenfeuchtigkeit in den oberen Schichten wegen der Schneeschmelze und der zahlreichen Regenfälle gross, deshalb haben die Ephemerer, deren Vegetationsperiode auf diese Zeit beschränkt ist, nur, ein gering ausgebildetes und oberflächliches Wurzelsystem. Bei diesen Arten ist der oberirdische Teil der Pflanze stärker entwickelt als die Wurzel (B i r a n d 1951).

Mit dem Beginn des Sommers trocknen die oberen Bodenschichten aus und Arten, deren Vegetationsperiode sich in diese Jahreszeit erstreckt, sind auf das Wasser in tieferen Bodenschichten oder sogar auf die Benutzung des Grundwassers ange-

¹⁾ Formalin-Aceto-Alkohol nach J o h a n s e n (1940).

50 % Aethylalkohol	90 ccm
Eis — Essig	5 ccm
Formalin	5 ccm

wiesen. Sie haben deshalb meist ein oberflächlich nur gering verzweigtes Wurzelsystem, das mit einer Pfahlwurzel in grosse Tiefen vordringt und sich erst dort reicher entwickelt. Bei diesen Arten ist das Wurzelsystem ausgedehnter als die oberirdischen Organe, die meist eine starke Xeromorphie zeigen.

Mit den verschiedenartigen Anpassungen an einen xerophytischen Standort in der Morphologie der Wurzel gehen nun auch bestimmte anatomische Merkmale parallel.

Um von der Ausbildung des Spross- und Wurzelsystems derjenigen Arten, die ich in dieser Arbeit anatomisch untersucht habe, eine Vorstellung zu geben, habe ich am Ende dieser Arbeit schematische Zeichnungen aller untersuchten Arten beigefügt (Tafeln Nr. 1-10).

III. Der primaere Bau der Wurzel.

Die Lebensdauer der primaeren Gewebe ist sowohl bei annuellen als auch bei perennen Steppenpflanzen kurz. Schon in den jungen Wurzeln treten die sekundaeren Gewebe sehr schnell an die Stelle der primaeren. So bestehen z. B. die Wurzeln von *Alyssum campestre* und *Sideritis montana* (Abb. 8) bei einer Wurzel Dicke von 0,6 mm, von *Cirsium acarna*, bei 0,4 mm, von *Noëa spinosissima* bei 0,7 mm überwiegend oder vollstaendig aus sekundaeren Geweben.

Bei Arten mit tiefgehenden Pfahlwurzeln verlaeuft diese Entwicklung noch schneller, besonders in den Seitenwurzeln. Bei einer Wurzel von *Echinophora anatolica* mit einer Dicke von 0,3 mm waren die primaeren Gewebe zum grossen Teil durch sekundaere Gewebe ersetzt (Abb. 36). Bei Adventivwurzeln und bei Wurzeln mit verdickten Epidermiswaenden tritt das sekundaere Gewebe etwas langsamer an die Stelle des primaeren. In einigen Faellen gehen die primaeren Gewebe sogar erst mit der Wurzel selbst zugrunde, so z. B. bei *Achillea santolina* und *Linnaria coridifolia*.

A. Die Epidermis

Auch bei Steppenpflanzen ist die Epidermis der Wurzel immer einschichtig. Ihre Zellen sind im Querschnitt 4-5 eckig und oft nach aussen vorgewölbt. Ihre Grösse ist verschieden, im allgemeinen sind sie kleiner als die Exodermis- und Rindenparenchymzellen, eine Ausnahme machen die Epidermiszellen von *Verbascum lasianthum*. Bei dieser Art sind sie viel grösser als die Rindenparenchymzellen. Durchschnittlich fand ich auf den Querschnitten einen Tangentialdurchmesser von 210 Mikron und einen Radialdurchmesser von 160 Mikron (Abb. 24 A).

Im allgemeinen ist das Leben der Epidermiszellen kurz, es gibt aber auch Ausnahmen. In diesem Fall werden ihre Aussenwaende stark kutinisiert. Man findet sie besonders bei Adventivwurzeln. Einige von mir festgestellte Werte für die Dicke der Epidermisaussenwaende: *Iris acutiloba* bei 0,5 mm dicken Adventivwurzeln 4-6 Mikron (Abb. 1 A), *Adonis flammeus* bei 0,3 mm dicken Wurzeln 3 Mikron (Abb. 3 A), *Achillea santolina* bei 0,8 mm dicken Wurzeln 3-6 Mikron (Abb. 19), *Convolvulus galaticus* 2-2,5 Mikron (Abb. 22), *Genista jaubertii* bei 0,5 mm dicken in 4 m Tiefe gesammelten Wurzeln bis zu 2 Mikron (Abb. 53), *Euphorbia tinctoria* bei 0,5 mm dicken in 3,20 m und noch grösseren Tiefen gesammelten Wurzeln 3 Mikron (Abb. 35) Bei dieser Art sind Epidermiszellen und Wurzelhaare ziemlich langlebig, man kann sie sogar noch bei einem Durchmesser von 1,2 mm finden. Besonders dick sind die Aussenwaende der Epidermiszellen bei *Artemisia fragrans*, bei 0,5 mm dicken in 2 m Tiefe gesammelten Wurzeln 9-12 Mikron. Bei ihr sind die Zellwaende so stark verdickt, dass für das Zellumen nur noch wenig Raum bleibt (Abb. 29). Ausser diesen, in Gruppen auftretenden dickwandigen Zellen gibt es in der Wurzelepidermis dieser Art auch noch dünnwandigere Zellen mit einer äusseren Wandstärke von 3-6 Mikron. Bei *Thymus squarrosus* ist nicht nur die Aussenwand der Epidermiszellen stark verdickt, sondern auch in geringerem Masse ihre Seiten- und Innenwaende (Abb. 17).

Bei einigen Arten, bei denen wir keine Verdickung der Epidermiswaende finden, ist die Wurzel von Schleim umgeben, so z. B. bei der bekannten Wüstenpflanze *Rochelia stellulata*. Bei ihr sind die Wurzeln von 0,1 mm Dicke von einem vermutlich suberin- und ligninhaltigen Schleim umgeben, in dem wir ab-

sterbende Epidermis- und Exodermiszellen finden können (Abb. 6 A).

B. Die Exodermis

Der unmittelbar unter der Epidermis liegende Teil des Rindenparenchyms wird zur Exodermis. In ihrer Ausgestaltung finden wir bei den Steppenpflanzen grosse Unterschiede. Im Querschnitt sind die Exodermiszellen polygon mit mehr oder weniger verdickten Zellwänden und haben keine Interzellularen.

Bei den Wurzeln von einigen Monocotylen haben wir eine mehrschichtige Exodermis angetroffen. Schneidet man Wurzeln von *Iris acutiloba* dicht unter der Wurzelspitze ab, so findet man eine einschichtige Exodermis mit schwach kutinisierten und verdickten Zellwänden. Dagegen ist bei älteren Wurzeln der gleichen Art die Exodermis 3-4 schichtig, ihre Zellwände sind stark verdickt und kutinisiert (Abb. 1 B). Bei *Stipa lagascae* finden wir eine 3 schichtige Epidermis (Abb. 12), ebenso bei *Bromus tectorum* (Abb. 14). Bei *Aegilops ovata* ist sie 2-3 schichtig, ihre Zellwände sind besonders im äusseren Bereich stark verdickt (Abb. 13). Bei *Ornithogalum umbellatum* und *Muscari botryoides* fand ich eine einschichtige Exodermis mit dünnwandigen Zellen (Abb. 2 A,B). Sie erinnert an eine ähnliche Schicht dünnwandiger Zellen zwischen der Epidermis und der starkwandigen Exodermis bei *Bromus tectorum* (Abb. 14). Eine derartige Zellschicht wird von manchen Verfassern "Hypodermis," genannt.

Bei einigen Dikotylen kann man keine Zellen finden, die sich von den Rindenparenchymzellen unterscheiden liessen und so eine distinkte Exodermis bilden würden, so z. B. bei *Digitalis orientalis* (Abb. 11), *Moltkea coerulea* (Abb. 21 A) und *Astragalus mitchellianus*. Bei *Linaria coridifolia* finden wir auch keine typische Exodermis mit verdickten Zellwänden, dagegen finden wir sie bei älteren Wurzeln unmittelbar unter den noch lebenden Epidermiszellen in perikliner oder antikliner Teilung (Abb. 20). Ebenso fehlt auch *Genista jaubertii* eine typische Exodermis. Bei ihr besteht der äusserste Teil des Rindenparenchyms aus einem interzellularfreien, 1-2 schichtigen Gewebe (Abb. 53). Bei den übrigen untersuchten Arten fand ich eine

einschichtige Exodermis, die aus Zellen mit nur wenig verdickten Waenden bestand, so bei allen untersuchten Ephemeren und bei *Centaurea squarrosa* und *Euphorbia tinctoria*, auch bei *Echinophora anatolica*, *Echinophora sibthorpiana*, *Eryngium campestre* var. *virens* und *Scolymus hispanicus*, alles Xerophyten mit einer dicken, fleischigen Pfahlwurzel.

Eine zweischichtige Exodermis finden wir z. B. bei *Salvia verticillata*, *Scutellaria orientalis* (Abb. 18 A), *Artemisia fragrans* (Abb. 29) und *Salsola kali* (Abb. 34).

Im allgemeinen sind die Exodermiszellen von der Grösse der Rindenparenchymzellen. Eine Ausnahme macht *Teucrium chamaedrys*, bei der die Exodermiszellen grösser als die Epidermis- oder Rindenparenchymzellen sind (Abb. 15 C). Noch grösser sind die Exodermiszellen von *Salvia cryptanta*, bei deren Querschnitten ich tangential 38 Mikron und radial 55 Mikron gemessen habe (Abb. 16).

Im allgemeinen haben die Exodermiszellen mit ihren verdickten und kutinisierten Waenden nicht mehr die Faehigkeit sich zu teilen. Bei einer einschichtigen dünnwandigen und schwach kutinisierten Exodermis können wir jedoch bisweilen antiklinale und periklinale Zellteilungen finden. So treten z. B. unter der stark kutinisierten Epidermis von *Thymus squarrosus* (Abb. 17) und von *Achillea santolina* (Abb. 19) in der Exodermis-schicht peri- und antiklinale Zellteilungen auf, ebenso bei den Wurzeln von *Verbascum lasianthum* (Abb. 24).

C. Das Rindenparenchym.

Bei den untersuchten Arten ist das Rindenparenchym dicht und arm an Interzellularen. Meist ist es mehr oder weniger deutlich aus konzentrischen Zellschichten aufgebaut. Von einigen Ausnahmen abgesehen ist es nicht sonderlich maechtig. Seine Lebensdauer ist, ebenso wie das der anderen primaeren Gewebe, kurz. Von den untersuchten Arten habe ich ein besonders starkes Rindenparenchym bei den Monocotylen beobachtet. Bei 0,5 mm dicken Wurzeln von *Iris acutiloba* steht das Rindenparenchym zum Gesamtdurchmeser im Verhaeltnis 1: 3 (Abb. 1 A). Aehnlich sind die Verhaeltnisse bei *Ornithogalum umbellatum* und *Muscari botryoides* (Abb. 2 A, B). Weniger maechtig ist es bei

Stipa lagascae, wo es $\frac{2}{5}$ des Gesamtdurchmessers ausmacht (Abb. 12).

Bei den Dikotylen ist es bei Adventivwurzeln oder bei Wurzeln in feuchten Bodenschichten am besten entwickelt, so z. B. bei *Achillea suntolina* (Abb. 19), *Scutellaria orientalis* (Abb. 18), *Linaria coridifolia* (Abb. 20), *Convolvulus galaticus* (Abb. 22), *Peganum harmala* (Abb. 33), *Euphorbia tinctoria* (Abb. 35), *Scolymus hispanicus* (Abb. 43), *Genista jaubertii* (Abb. 53). In diesen Faellen ist das Rindenparenchym langlebig und bleibt noch bei starkem Dickenwachstum am Leben. Durch antiklinale und periklinale Zellteilungen haelt es mit der Ausdehnung des Zentralzylinders Schritt. Ein besonders schwach entwickeltes und kurzlebige Rindenparenchym finden wir bei *Adonis flammeus* (Abb. 3), *Wiedemannia orientalis* (Abb. 4 A), *Galium articulatum* (Abb. 4 B), *Veronica chamaepitys* (Abb. 5 A), *Rochelia stellulata* (Abb. 6 A), *Ajuga chia* (Abb. 7 A), *Sideritis montana* (Abb. 8), *Teucrium polium*, *Teucrium chamaedrys* (Abb. 15), *Salvia cryptanta* (Abb. 16), *Thymus squarrosus* (Abb. 17), *Centaurea squarrosa* (Abb. 31), *Noëa spinosissima*.

Im allgemeinen ist die Wand der Rindenparenchymzellen bei den Steppenpflanzen dünn. Ein dickwandiges Rindenparenchym (durchschnittliche Wandstaerke 6 Mikron) fand ich bei aelteren Adventivwurzeln von *Iris acutiloba* (Abb. 1 A).

Bei *Stipa lagascae* ist eine an die Endodermis anschliessende, 2-3 Zellen dicke Schicht als Festigungsgewebe ausgebildet. Diese Zellen haben, ähnlich wie die Endodermiszellen, stark verdickte und verholzte Seiten- und Innenwaende (Abb. 12). Aenlich sind die Verhaeltnisse bei *Aegilops ovata* (Abb. 13). Bei *Genista jaubertii* sind die Zellwaende der der Endodermis benachbarten Parenchymzellen gleichfalls etwas verdickt (Abb. 53).

D. Die Endodermis

Bei Steppenpflanzen ist die Endodermis in jedem Fall einschichtig. Die primaere Phase der Endodermis konnte ich nur am Wurzelhals der Keimpflanzen von *Ajuga chia* (Abb. 7 A), *Teucrium chamaedrys* (Abb. 15 A), *Linaria coridifolia* (Abb. 20), *Moltkea coerulea* (Abb. 21), *Convolvulus galaticus* (Abb. 22),

Peganum harmala (Abb. 32) feststellen. Bei allen anderen dikotylen Wurzeln fand ich eine Endodermis mit sekundären Verdickungslamellen der Wand. Eine typische Endodermis mit tertiären Verdickungslamellen der Waende konnte ich bei *Iris acutiloba* (Abb. 1 A,B), *Stipa lagascae* (Abb. 12), *Aegilops ovata* (Abb. 13) und *Bromus tectorum* (Abb. 14) feststellen. Bei *Bromus tectorum* sind jedoch die Zellwaende der Endodermis nicht so stark verdickt wie bei den anderen Gramineen.

Stipa lagascae und *Aegilops ovata* besitzen keine Durchlasszellen. Der Stofftransport geht anscheinend ausschliesslich durch die Tüpfelkanaele vonstatten. Wo Durchlasszellen vorkommen, sind sie im allgemeinen kleiner als die normalen Endodermiszellen. Eine Ausnahme macht *Digitalis orientalis*, bei der sie beträchtlich grösser sind (Abb. 11). Über die Häufigkeit der Durchlasszellen habe ich in der Literatur keine Angaben finden können. Meist liegen sie den Polen des Protoxylems in Einzahl gegenüber. Dagegen habe ich sie auch bei einigen Arten in Gruppen von 2-4 Zellen gefunden, so bei *Salvia verticillata* (Abb. 9), *Digitalis orientalis* (Abb. 11) und *Marubium parviflorum* (Abb. 28 A).

Bei manchen Arten entstehen entweder zwischen der Endodermis und dem Perizykel oder zwischen der Endodermis und dem Rindenparenchym schizogene Kanäle. Ich selbst habe sie bei *Centaurea squarrosa* (Abb. 31) und bei *Salsola kali* (Abb. 34) festgestellt. Williams (1947) konnte sie bei *Dahlia imperialis*, *Erigeron canadensis*, *Eupatorium perfoliatum*, *Xanthium canadensis*, *Rudbeckia laciniata* beobachten.

Bei vielen Arten erreicht die Endodermis ein hohes Alter, sie vermag durch Periklinal- und Antiklinalteilungen der Ausdehnung des Zentralzylinders zu folgen. Bei *Salvia verticillata* (Abb. 9), *Digitalis orientalis* und *Thymus squarrosus* (Abb. 17) hat sie auf diese Weise auch Anteil an der Bildung von Seitenwurzeln (siehe auch Esau 1940).

E. Der Perizykel

Der Perizykel besteht bei vielen Steppenpflanzen aus dünnwandigen, meristematischen Zellen. Einen Perizykel mit dickwandigen Zellen gibt es bei xerophytischen Gramineen, so fand

ich bei *Stipa lagascae* (Abb. 12) einen solchen aus 2—3 Zellschichten, bei *Aegilops ovata* einen einschichtigen Perizykel mit sehr dicken Zellwänden (im Durchschnitt 4 Mikron stark) (Abb. 13). Einschichtig ist der Perizykel auch bei *Bromus tectorum* (Abb. 14), seine Zellwände sind aber weniger stark verdickt als bei *Stipa lagascae* oder *Aegilops ovata*.

Bei Dikotylen fand ich niemals einen Perizykel mit derartig verdickten Zellwänden, relativ stark sind sie bei *Digitalis orientalis* (Abb. 11) und *Genista jaubertii* (Abb. 53).

Der Perizykel ist ein Dauergewebe, aus ihm nehmen Seitenwurzeln und Periderm ihren Ursprung. Nach G u t t e n b e r g (1940) können aus ihm auch Adventivsprosse entstehen. Bei vielen Steppenpflanzen erfolgt im Perizykel sehr früh die Bildung des Periderms, manchmal zu einem Zeitpunkt, an dem noch alle primaeren Gewebe der Rinde am Leben sind (z.B. bei *Astragalus mitchellianus*).

F. Das primaere Phloëm

Bei Steppenpflanzen ist das Phloëm nur schwach entwickelt. Es liegt als dünner Zellstrang zwischen den einzelnen Radialen des Xylems.

Bei den Gramineen *Stipa lagascae* (Abb. 12), *Aegilops ovata* (Abb. 13) und *Bromus tectorum* (Abb. 14) besteht es nur aus 3-4 Zellen. Bei Arten, bei denen das sekundaere Xylem sehr frühzeitig entsteht, bildet das Phloëm einen geschlossenen Ring um den zentralen Xylemzylinder, so z. B. bei *Adonis flammeus* (Abb. 3 A), *Wiedemannia orientalis* (Abb. 4 A), *Galium articulatum* (Abb. 4 B), *Veronica chamaepitys* (Abb. 5 A), *Sideritis montana* (Abb. 8), *Digitalis orientalis* (Abb. 11). Dem primaeren Phloëm fehlen meistens die Sklerenchymfasern. Ausnahmen, bei denen das Phloëm von einer Sklerenchymscheide mehr oder weniger halbmondförmig umgeben ist, finden wir bei *Thymus squarrosus* (Abb. 17), *Achillea santolina* (Abb. 19), *Artemisia fragrans* (Abb. 29), *Astragalus mitchellianus* (Abb. 46), *Genista jaubertii* (Abb. 53).

G. Das primaere Xylem

Bei Steppenpflanzen erfolgt die Bildung des sekundaeren Xylems oft schon bei sehr jungen Wurzeln und die typische radiaere Verteilung von Xylem und Phloem geht deshalb sehr fruh verloren, so z. B. bei *Wiedemannia orientalis* (Abb. 4 A), *Galium articulatum* (Abb. 4 B), *Ajuga chia* (Abb. 7 A), *Sideritis montana* (Abb. 8), *Salvia verticillata* (Abb. 9), *Digitalis orientalis* (Abb. 11), *Salvia cryptanta* (Abb. 16), *Scutellaria orientalis* (Abb. 18), *Linaria coridifolia* (Abb. 20), *Verbascum lasianthum* (Abb. 24).

Die Zahl der Xylemstraenge ist bei einer Art oft nicht konstant. Nach Williams (1947) variiert sie je nach der Dicke der Wurzel. Bei *Achillea santolina* fand ich bei dunnen Wurzeln ein triarches, bei dickeren ein tetrarches Leitbündel (Abb. 19). Ebenso fand ich bei *Artemisia fragrans* in 0,5 mm dicken Wurzeln ein diarches, in 0,7 mm dicken ein tetrarches Leitbündel. Trotzdem hat Guttenberg (1940) für einige Familien konstante Zahlen festgestellt. Ich konnte auch bei Steppenpflanzen konstante Werte feststellen. So fand ich z. B. bei *Ornithogalum umbellatum* und *Muscari botryoides* ein pentarches Gefaessbündel (Abb. 2 A,B), ebenso auch bei *Convolvulus galaticus*; Kennedy und Craft (1931) haben für *Convolvulus arvensis* ebenfalls ein pentarches Leitbündel festgestellt. Polyarche Leitbündel scheinen besonders bei Gramineenwurzeln vorzukommen.

Bei *Stipa lagascae* fand ich ein polyarches Leitbündel mit 12 Xylemstraengen (Abb. 12), wobei jeder Xylemstrang aus einer kurzen Reihe hintereinander liegender Tracheen besteht. Bei *Aegilops ovata* fand ich in 0,3 mm dicken Wurzeln ein tetrarches, in 0,5 mm dicken Wurzeln ein hexarches Leitbündel. Ein hexarches Leitbündel fand ich auch bei *Bromus tectorum* (Abb. 14). Nur bei wenigen Dikotylen konnte ich ein diarches Leitbündel feststellen, wie bei *Teucrium chamaedrys* (Abb. 15), *Artemisia fragrans*, *Salsola kali* (Abb. 33), *Peganum harmala* (Abb. 32), *Echinophora sibthorpiana*, *Scolymus hispanicus* (Abb. 43).

Am häufigsten sind triarche oder tetrarche Leitbündel. Triarche Leitbündel fand ich bei *Thymus squarrosus*, *Achillea santolina*, *Teucrium parviflorum*, *Artemisia fragrans*, *Centaurea squarrosa*, *Euphorbia tinctoria* (Abb. 35), *Echinophora anatoli-*

ca (Abb. 36), *Astragalus mitchellianus* (Abb. 46), *Astragalus microcephalus* und *Genista jauberti* (Abb. 53), tetrache bei *Adonis flammeus* (Abb. 2A), *Veronica chamaepitys* (Abb. 5A) *Moltkea coerulea* (Abb. 21), *Echinops ritro* (Abb. 26), *Marrubium parviflorum* (Abb. 28A), *Artemisia fragrans* und *Achillea santolina*.

Bemerkenswert ist im Wurzelquerschnitt der verschiedenen Arten der grosse Durchmesser der zerstreut liegenden Tracheen und Tracheiden. So haben z. B. *Iris acutiloba* (Abb. 1A), *Ornithogalum umbellatum*, *Muscari botryoides* (Abb. 2B) jeweils ein grosses zentrales Gefäss.

Bei Dikotylen finden wir im allgemeinen andere Verhältnisse, nur bei *Salvia cryptanta* (Abb. 16), *Euphorbia tinctoria* (Abb. 35) und *Genista jaubertii* (Abb. 53) ist gleichfalls ein grosses, zentral gelegenes Gefäss vorhanden. Nach der Literatur soll, soweit mir bekannt ist, diese Anordnung ausschliesslich bei Monokotylen vorkommen.

Bei Laengsschnitten konnte ich tatsaechlich Netz-, Treppen- und Tüpfeltracheen und Tracheiden feststellen. Ring- und schraubenförmige Wandverdickungen fand ich nur in sehr jungen Wurzeln.

H. Das Mark.

Bei den von mir untersuchten Dikotylen konnte ich kein Mark feststellen. Das Zentrum der Wurzel war in jedem Fall von Tracheen und Tracheiden eingenommen; Guttenberg (1900) konnte aber in den Wurzeln von einigen tropischen Dikotylen Markparenchym beobachten. Dagegen fand ich bei den von mir untersuchten xerophytischen Gramineen (*Stipa lagascae* und *Aegilops ovata*, Abb. 12, 13) ein aus grossen und ziemlich dickwandigen Zellen bestehendes ausgedehntes Mark.

IV. Der sekundaere Bau der Wurzeln.

Bei den Wurzeln der Steppenpflanzen entwickeln sich die sekundaeren Gewebe meist sehr schnell und ersetzen frühzeitig

die primaeren Strukturen. Sekundaere Gewebe fehlten jedoch bei allen untersuchten Monokotylen und einigen Dikotylen, besonders bei Arten mit einer fleischigen Pfahlwurzel.

A. Das Periderm.

Das Periderm ist eine Bildung des Phellogens, eines sekundären Meristems, das im Bereich des Perizykels entsteht (Foster 1949). Bei den von mir untersuchten Arten macht nur *Convolvulus galaticus* eine Ausnahme, bei dem sich das Phellogen aus dem äusseren Rindenparenchym entwickelt. (Das Gleiche konnten Kennedy und Craft 1931 für *Convolvulus arvensis* feststellen).

Das Phellogen bildet auf seiner äusseren Seite das Phellem, das bei dünnen Wurzeln nur 2-3 Schichten stark wird und aus quadratischen, polygonen oder prismatischen Zellen besteht, deren Waende, besonders die äusseren Waende, eine recht starke Verkokung zeigen. 3-4 Zellschichten konnte ich bei Wurzeln von *Salvia verticillata* (Abb. 10), *Digitalis orientalis*, *Teucrium polium*, *Teucrium chamaedrys*, *Scutellaria orientalis* (Abb. 18B), *Moltkea coerulea* (Abb. 21 B), *Echinophora anatolica* (Abb. 37), *Eryngium campestre* (Abb. 42), *Astragalus mitchellianus* und *Genista jaubertii* feststellen. Einige Arten haben jedoch ein weit dickeres Phellem. So besitzt *Thymus squarrosus*, *Verbascum lasianthum* und *Teucrium parviflorum* 8-10, *Salvia cryptanta* sogar 15-20 Zellschichten. Auch bei *Marrubium parviflorum* (Abb. 28 B), *Peganum harmala* (Abb. 33 B), *Euphorbia tinctoria*, *Astragalus microcephalus* (Abb. 51), *Acantholimon venustum* (Abb. 52), *Alhagi camelorum* (Abb. 54, 55) besteht das Phellem aus einer grösseren Zahl von Zellschichten.

Bei *Artemisia fragrans* sind die älteren Wurzeln von einem faserigen Mantel aus abgestorbenen Periderm- und Phloëmfasern bedeckt. Darunter finden wir noch ein dickes, mehrschichtiges Phellem. Einen besonderen Charakter besitzt das Phellem von *Scolymus hispanicus*, das im Alter korkig zerfurcht ist (Abb. 45).

Nach innen bildet das Phellogen das Phelloderm, ein 3-4 schichtiges Gewebe, das aus dünnwandigen, zylindrischen Zellen besteht.

B. Das sekundaere Phloëm.

Die Staerke des sekundaeren Phloëms ist bei den verschiedenen untersuchten Arten sehr unterschiedlich; im allgemeinen besteht es aus 5-6 eckigen, dünnwandigen Zellen. Bei Arten mit einem starken Xylemzylinder bilden Kambium und Phloëm nur einen verhaeltnismaessig dünnen Mantel um denselben, so z. B. bei *Alyssum campestre*, *Galium articulatum* (Abb. 4 B), *Rochelia stellulata* (Abb. 9 B), *Ajuga chia* (Abb. 7 B), *Salvia verticillata* (Abb. 10), *Digitalis orientalis*, *Teucrium chamaedrys*, *Salvia cryptanta*, *Thymus squarrosus*, *Marrubium parviflorum*, *Artemisia fragrans*, *Noëa spinosissima*, *Centaurea squarrosa*.

Bei Arten mit dicken fleischigen Pfahlwurzeln nimmt dagegen dünnwandiges Speicherparenchym den grössten Teil des Wurzelquerschnittes ein, so z. B. bei *Scutellaria orientalis* (Abb. 18 B), *Moltkea coerulea* (Abb. 21 B), *Convolvulus galaticus* (Abb. 22 B), *Onosma armenum* (Abb. 23 B), *Anchusa hybrida* (Abb. 25), *Echinops ritro*, *Peganum harmala* (Abb. 33 B), *Echinophora anatolica* (Abb. 37), *Echinophora sibthorpiana* (Abb. 40), *Eryngium campestre* var. *virens* (Abb. 42) und *Scolymus hispanicus* (Abb. 44, 45). Die von mir untersuchten Straeucher zeigten gleichfalls eine gute Entwicklung des Phloëms, z. B. *Astragalus mitchellianus* (Abb. 47), *Astragalus microcephalus* (Abb. 50, 51), *Genista jaubertii*, *Alhagi camelorum* (Abb. 53, 54).

Das Phloëm besteht hauptsaechlich aus dünnwandigen Zellen, bei einigen Arten fehlen Phloëmfasern ganz, ihre Wurzeln besitzen deshalb nur eine sehr geringe Druck- und Zugfestigkeit. Bei anderen Arten gibt es dagegen auch bündelige oder scheidenförmige Gruppen von Phloëmfasern, so bei *Sideritis montana*, *Salvia cryptanta*, *Cirsium acarna*, *Teucrium parviflorum*, *Artemisia fragrans*, *Noëa spinosissima* (Abb. 30 A, B), *Centaurea squarrosa*, *Peganum harmala* (Abb. 33 B), *Astragalus mitchellianus* (Abb. 47), *Astragalus microcephalus* (Abb. 50), *Genista jaubertii*, *Alhagi camelorum* (Abb. 53, 54).

Die Markstrahlen bestehen meist aus 3-4 Reihen dünnwandiger Zellen. Sie behalten im Phloëm entweder die gleiche Staerke wie im Xylem oder sie verbreitern sich in ihm keilförmig nach aussen.

C. Das sekundäre Xylem.

Von den Arten mit Speicherwurzeln abgesehen, ist das sekundäre Xylem das am stärksten ausgebildete Gewebe. Es entsteht sehr rasch und beträgt $1/2$ bis $3/4$ des Gesamtquerschnittes. Dagegen ist es bei Speicherwurzeln mit sekundärem Dickenwachstum geringer entwickelt als das Phloëm, so bei *Moltkea coerulea* (Abb. 21B), *Convolvulus galaticus* (Abb. 22), *Onosma armenum* (Abb. 23), *Echinophora anatolica* (Abb. 37), *Echinophora sibthorpiana* (Abb. 39, 40) *Eryngium campestre* var. *virens* (Abb. 42), *Scolymus hispanicus* (Abb. 44, 45)

Bei Arten mit starkem sekundären Xylem sind die einzelnen Jahresringe gut zu unterscheiden. Ebenso wie im Stamm nimmt auch in der Wurzel das Lumen der Gefäße im Verlauf jeder Vegetationsperiode gleichmässig ab. Bei Arten mit einer kurzen Vegetationsperiode im Frühjahr oder Sommer werden in einer Saison mehrere abwechselnde konzentrische Ringe von weitlumigen und englumigen Gefäßen gebildet, ohne dass sich bei diesen Arten deutliche Jahresringe unterscheiden lassen.

Die Wurzeln perenner Steppenpflanzen werden zum Teil sehr alt und lassen gut entwickelte Jahresringe erkennen.

Bei Arten mit fleischigen Speicherwurzeln und geringer Bildung von sekundärem Xylem kommt es nicht zur Ausbildung von Jahresringen.

Das Alter dieser Wurzeln, das sicher zum Teil oft recht gross ist, lässt sich deshalb auch nicht feststellen. So bei *Moltkea coerulea* (Abb. 21B), *Convolvulus galaticus* (Abb. 22), *Onosma armenum* (Abb. 23), *Echinophora anatolica* (Abb. 37), *Echinophora sibthorpiana* (Abb. 40), *Eryngium campestre* var. *virens* (Abb. 42), *Scolymus hispanicus* (Abb. 44, 45). Ganz andere Verhältnisse finden wir bei *Alhagi camelorum*. Ihre Vegetationsperiode im Spätsommer und Frühherbst fällt ganz in die trockene Jahreszeit; da aber ihre Wurzeln immer bis in das Grundwasser reichen, ist sie von temporären Niederschlägen unabhängig. Sie bildet deshalb auch während der gesamten Vegetationsperiode in gleicher Weise weit- und englumige Gefäße aus. Deshalb kann man auch bei ihr keine Jahresringe unterscheiden (Abb. 56).

Die Xylem-Markstrahlen bestehen bei Frühjahrs- und Frühlingspflanzen aus 1-2 Zellreihen. Bei fleischigen Pfahlwurzeln sind sie stärker entwickelt, z. B. bei *Verbascum lasianthum*,

Anchusa hybrida (Abb. 25), *Echinops ritro*, *Echinophora anatolica* (Abb. 37), *Echinophora sibthorpiana* (Abb. 39, 40), *Eryngium campestre* var. *virens* (Abb. 42), *Scolymus hispanicus* (Abb. 44, 45).

V. Die Stoffspeicherung und das Sekretionssystem.

Die morphologische und anatomische Ausgestaltung des Wurzelsystems der Steppenpflanzen ist meist in erster Linie als Anpassung an die erschwerte Wasseraufnahme zu verstehen, der gegenüber die anderen Aufgaben der Wurzeln, die Stoffspeicherung und die Befestigung der Pflanze im Boden, in den Hintergrund treten. Es gibt jedoch auch einige Ausnahmen, bei denen die Stoffspeicherung im Vordergrund steht. Es handelt sich dabei sowohl um die Wasserspeicherung als auch um die Speicherung von Staerke.

A. Die Staerkespeicherung.

Da die Lebensdauer der primaeren Gewebe bei Steppenpflanzen im allgemeinen kurz ist, wird die Staerke meist in sekundaeren Geweben gespeichert, und zwar in parenchymatischen Elementen des sekundaeren Phloëms und im Parenchym der Markstrahlen des sekundaeren Xylems. Bei Arten mit langlebigen primaeren Geweben findet die Staerkespeicherung im Rindenparenchym statt. Folgende Arten speichern Staerke in ihren Wurzeln: *Teucrium chamaedrys* (Abb. 15 B), *Linaria coridifolia* (Abb. 20), *Convolvulus galaticus* (Abb. 22 A), *Echinops ritro*, *Marrubium parviflorum*, *Peganum harmala* (Abb. 33), *Astragalus mitchellianus*, *Astragalus microcephalus* (Abb. 51), *Genista jaubertii*, *Alhagi camelorum* (Abb. 55). Aus obigen Angaben kann man leicht ersehen, dass die Staerkespeicherung ein charakteristisches Merkmal typischer Steppenpflanzen ist. Besonders finden wir sie bei den untersuchten Straeuchern. Bei ihnen findet man sie hauptsaechlich im Phloëm, das als Speicherewebe ausgebildet ist.

B. Die Wasserspeicherung.

Bei den Arten mit einer sukkulenten Wurzel sind entweder das primaere Rindenparenchym oder die parenchymatischen Ele-

mente im sekundaeren Phloëm als Wasserspeichergewebe ausgebildet. Manche Arten speichern sogar auch Wasser in den stark ausgebildeten Markstrahlen des Xylems. Wasserspeicherung in der Wurzel finden wir bei folgenden Arten: *Linaria coridifolia* (Abb. 20), *Moltkea coerulea* (Abb. 21), *Onosma armenum* (Abb. 23), *Verbascum lasianthum*, *Anchusa hybrida* (Abb. 25), *Echinops ritro*, *Teucrium parviflorum* (Abb. 27), *Echinophora anatolica* (Abb. 37), *Echinophora sibthorpiana* (Abb. 39, 40), *Eryngium campestre* var. *virens* (Abb. 42), *Scolymus hispanicus* (Abb. 44, 45).

Sekretionssystem.

Sekretionssysteme sind in den Wurzeln seltener und schwächer entwickelt als in den oberirdischen Organen. Alle Wurzelgewebe sind zu ihrer Bildung fähig (Guttenberg 1940). Wir haben folgende Sekretionssysteme gefunden.

C. Milchröhren.

Milchröhren fand ich in den Wurzeln der beiden folgenden Arten: bei *Convolvulus galaticus* gibt es weitleumige Milchröhren verstreut im Bereich der Rinde und des Phloëms (Abb. 22 A, B). Bei *Euphorbia tinctoria* liegen sie dichter bei einander, besonders häufig sind sie im primaeren und sekundaeren Phloëm. Über die Bedeutung der Milch für die Pflanze ist noch nichts Sicheres bekannt. Es gibt viele Untersuchungen über dieses Problem (Foster 1949).

D. Ölgaenge.

Ölgaenge fanden wir in den sekundaeren Geweben der fleischigen Wurzeln der drei untersuchten Umbelliferenarten. Sie entstehen schizogen und werden von kleinen dünnwandigen Zellen umgeben, die das Ölsekret ausscheiden und zahlreiche Ölvakuolen enthalten, die wir auch, wenn auch in geringerem Masse, in vielen anderen Parenchymzellen der Wurzel finden. Sie verschwanden bei Behandlung mit Aceton rasch, ebenso, wenn auch langsamer, bei der Behandlung mit Aether. Ihre chemische Zusammensetzung ist unbekannt.

Bei *Echinophora anatolica* liegen längsverlaufende Ölgaen-

ge im Periderm und im Phloëm in der Naehue des Kambiums (Abb. 37). Die Ölgaenge im Phelloderm besitzen einen elliptischen Querschnitt, die im Phloëm sind dagegen rund. Wie der Laengsschnitt zeigt, verlaufen sie auf grosse Strecken unverzweigt in der Wurzel (Abb. 41). Weiterhin gibt es auch noch radial verlaufende Ölgaenge, die im Xylem beginnen und in die im Phelloderm liegenden Ölgaenge münden (Abb. 38). Aehnliche Verhaeltnisse finden wir bei *Echinophora sibthorpiana*, ihre Zellen besitzen aber weniger Ölvakuolen. Waehrend bei *Echinophora anatolica* die Ölgaenge im Phloëm immer rund sind, kommen bei *Echinophora sibthorpiana* neben runden auch ovale Ölgaenge vor (Abb. 39, 40), sie sind bei ihr auch nicht so gleichmaessig verteilt. Ebenso wie die *Echinophora*-Arten besitzt auch *Eryngium campestre* var. *virens* Ölgaenge und allerdings weniger zahlreiche Ölvakuolen (Abb. 42).

E. Kalziumoxalatkristalle.

Nach Guttenberg (1940) besitzen alle Arten mit Kalziumoxalateinschlüssen in den Zellen ihres Sprosssystems diese auch in der Wurzel. In Wurzeln treten sie oft in Form von Drusen auf. Bei *Iris acutiloba* (Abb. 1 B) und *Convolvulus galaticus* (Abb. 22) finden wir sie im Parenchym der primaeren Rinde, bei *Eryngium campestre* var. *virens* im sekundaeren Phloëm. Raphidenbündel finden wir in den Wurzeln von *Muscari lotryoides* (Abb. 2 B).

F. Tragacantha.

Tragacantha entsteht aus den verschleimenden Zellwaenden von Mark und Markstrahlen des Sprosses bei den *Astragalus*-Arten. Es handelt sich hierbei um einen Fall von Gummosis. Ebenso entsteht Tragacantha auch in der Wurzel. Da bei den *Astragalus*-Arten die Wurzel im Verhaeltnis zum Spross sehr ausgedehnt ist, wird auch das meiste Tragacantha in ihr gebildet. In den Wurzeln von *Astragalus mitchellianus* entsteht Tragacantha folgendermassen: bei Wurzeln von 8 mm Dicke sind die Parenchymzellen im Zentrum der Wurzel und im innersten Teil der Markstrahlen bereits verschleimt (Abb. 47). An der Gummosis ist auch die in diesen Zellen ueberreich enthaltene Staerke beteiligt. Bei einer Wurzel von 2 cm Dicke hat der Prozess

schon weitere Bereiche der Markstrahlen erfasst (Abb. 48 A). Bei noch älteren Wurzeln erstreckt sich die Gummosis über die gesamten Markstrahlen bis in den Bereich des Phloëms, wo sich aus den dort trichterförmig erweiterten Markstrahlen grosse, mit *Tragacantha* gefüllte Beutel entwickeln (Abb. 48 B). Später nimmt die Zahl und der Durchmesser dieser *Tragacanthabeutel* noch zu, wie es der Querschnitt (Abb. 49 A) und der Tangentialaengsschnitt (Abb. 49 B) zeigen.

Bei *Astragalus microcephalus* verläuft die *Tragacanthagummosis* wie bei *Astragalus mitchellianus*. Bei dieser Art wird allerdings ein bedeutend grösserer Bereich des Wurzelzentrums einschliesslich der Gefässe von ihr erfasst, so dass ein weiter mit *Tragacantha* gefüllter zentraler Kanal entsteht. Bei 2 cm dicken Wurzeln betraegt sein Durchmesser 0,5 cm. Ausser den Parenchymzellen verschleimen bei dieser Art im Zentrum auch Gefässelemente.

G. Gerbstoffe.

Bei *Acantholimon venustum* enthalten die Zellen des Periderms, des sekundaeren Phloëms und ein Teil des Xylemparenchyms Gerbstoffeinschlüsse. Bei älteren Wurzeln nimmt der Gerbstoffgehalt besonders in den Zellen des Periderms zu (Abb. 52).

Im sekundaeren Phloëm von *Alhagi camelorum* finden wir vereinzelt grosse Zellen, in denen Phlobaphene stark angereichert sind (Abb. 54, 55, 56, 57). Ihre Zahl nimmt mit dem Alter der Wurzel zu (Abb. 56, 57). Die Phlobaphene zeigen mit Safranin eine dunkelrote, mit Sudan III eine dunkelbraune, mit Jod eine schwarzbraune Farbe.

VI. Diskussion der Ergebnisse.

Bei der Besprechung der Ergebnisse meiner Untersuchungen möchte ich über die verschiedenen Gewebe gesondert diskutieren.

Epidermis.

Die Verdickung der Aussenwand der Epidermiszellen ist je nach ihrem Standort, der Dauer ihrer Vegetationsperiode und ihnen verwandschaftlichen Beziehungen verschieden. Für meh-

rere Arten gehen die von mir festgestellten Werte über die von anderen Autoren hinaus. Über den Chemismus der Zellwaende hat Kroemer (1903) genaue Studien angestellt.

Drabble (1904) hat bei Palmen, Kroemer bei Orchideen, Araceen, Gramineen, Iridaceen, Amaryllidaceen, Liliaceen, vielen homorrhizen Ranunculaceen, Compositen, Berberidaceen, Saxifragaceen u.a. die Staerke der Epidermisaussenwaende gemessen und in den meisten Faellen Werte zwischen 0,27 und 1 Mikron festgestellt. Höhere Werte werden von verschiedenen Autoren für Hygrophyten angegeben.

Guttenberg (1940) meinte: "Die dicken Aussenwaende finden sich sowohl bei Planzen, die sehr feuchte, als auch bei solchen, die sehr trockene Standorte bewohnen." Aehnliche Verhaeltnisse konnte ich auch bei den von mir untersuchten Arten feststellen. *Iris acutiloba*, die in ihrer Vegetationsperiode im Frühjahr eine sehr reichliche Bodenfeuchtigkeit zur Verfügung hat und *Thymus squarrosus*, der im Sommer an trockenen, steinigen Haengen blüht, haben beide sehr dicke Aussenwaende der Epidermiszellen. Diese beiden Faelle scheinen die Guttenberg'sche Ansicht zu bestaetigen, aber man darf sie nicht verallgemeinern. Andere Arten, die Standort und Vegetationsperiode mit diesen beiden Arten gemeinsam haben, zeigen ganz andere Werte.

Nach Guttenberg (1940) sind oft langlebige Wurzelhaare typisch für xeromorphe Pflanzen; dass solche oft reichlich Wurzelhaare tragen, wurde schon erwaeht, auch Mager (1932) gibt dies für *Kakteen*, *Sedum*-, *Teucrium*-Arten u. a. an. Mac Dougall (1921) fand dickwandige Haare bei den Caesalpinaceen *Gleditschia triacanthos*, *Gymnocladus dioica* und *Cercis canadensis*. Guttenberg (1930) konnte für die Restionaceen ungewöhnlich geformte, stark verdickte Haare feststellen. Jeffrey und Torrey (1921) fanden bei *Aster umbellatus*, dass die Wurzelhaare bei ausbleibendem Dickenwachstum persistieren.

Whitaker (1923) konnte dies für weitere Compositen bestaetigen. Nach Guttenberg (1940) haben die Haare eine Lebensdauer bis zu 3 Jahren. Stoddart (1935) beobachtete an südafrikanischen Graesern Wurzelhaare, die mehrere Jahre alt werden können, Howe (1921) ebenso bei nordafrikanischen Arten. Bei

den Arten, bei denen staerkere Wandverdickungen der Epidermiszellen vorkommen, bleiben auch die Wurzelhaare lange erhalten.

Die Exodermis.

Bei Steppenpflanzen konnten wir bei vielen Arten verschiedenartige Exodermisbildungen feststellen. An dieser Stelle moechte ich nur ueber ihre Ausbildung bei *Bromus tectorum* diskutieren. Bei dieser Art sind die typischen Exodermiszellen von der Epidermis durch eine Zellschicht mit geringeren Wandverstaerkungen getrennt. Diese Zelllage wird von vielen Autoren "Hypodermis" genannt. Es waere vielleicht besser in ihnen Exodermiszellen zu sehen, die nicht zu ihrer vollen Ausbildung gekommen sind. Man koennte sie dann etwa primaere oder Praeexodermis nennen.

Das Rindenparenchym.

Bei Steppenpflanzen ist das Rindenparenchym im allgemeinen ein recht kompaktes Gewebe mit geringer Ausbildung der Interzellularen. Diese Verhaeltnisse sind nach Freidenfelt (1904) und Goossens (1936) meistens ein typisches Merkmal xerophytischer Pflanzen. Was die Struktur des Rindenparenchyms betrifft, so hat Freidenfelt (1904) eine Zusammensetzung des Rindenparenchyms aus konzentrischen Schichten als ein Charakteristikum der Hygrophyten bezeichnet, waehrend bei Xerophyten diese Struktur fehle und durch eine Verzahnung der Zellen ersetzt sei. Nun ist aber das Rindenparenchym, besonders die Innenrinde, sehr haeufig schichtenfoermig aufgebaut. Auch Goossens (1936) hat in seinen Untersuchungen ueber Wuestengraeser die Freidenfelt'sche Ansicht bestritten.

Nach Ansicht von Mager (1932) ist der Durchmesser des Rindenparenchyms abhaengig von der Bodenfeuchtigkeit. Bei den von ihm untersuchten Exemplaren von *Aster tripolium* nahm es auf feuchtem Boden 5/9, auf trockenem 1/3 des Wurzelquerschnittes ein. Bei den vor mir untersuchten Arten konnte ich ein stark entwickeltes Rindenparenchym besonders bei den im Fruehjahr mit seinen guenstigen Feuchtigkeitsbedingungen wachsenden Monokotylen, bei Adwentivwurzeln von Dikotylen oder

bei Wurzeln im Bereich immer feuchter Bodenschichten in größeren Tiefen feststellen und so die Ansicht von Mager bestäetigen. Bei Arten mit stark entwickeltem Rindenparenchym bleibt dieses meist auch lange erhalten. Nach Guttenberg (1940) finden wir ein starkes und langlebiges Rindenparenchym hauptsaechlich bei Wurzeln, die nur wenige Seitenwurzeln ausbilden. Diese Verhaeltnisse finden wir auch bei Steppenpflanzen mit oft schwach verzweigten und senkrecht in die Tiefe gehenden Wurzeln. Die Waende der Rindenparenchymzellen sind bei den von mir untersuchten Arten im allgemeinen dünnwandig. Freidenfelt (1904) gibt an, dass ein dickwandiges Rindenparenchym besonders für Hygrophyten, ein dünnwandiges dagegen für die Xerophyten charakteristisch sei. Bei den von mir untersuchten Arten fand ich nur bei der an feuchten Standorten wachsenden *Iris acutiloba* ein dickwandiges Rindenparenchym, was mit den Anschauungen Freidenfelt's übereinstimmt.

Die Endodermis.

Über die Aufgabe der Endodermiszellen und die chemische Natur ihrer Waende ist viel gearbeitet worden (Kroemer 1903, Hosbach 1928, A. Meyer und Blum 1921, Norht 1922 u. a.). Alle von mir untersuchten Arten hatten eine einschichtige Endodermis. Eine mehrschichtige Endodermis, wie sie Woronin (1878) beim Blumenkohl feststellen konnte, habe ich niemals beobachtet. Unterschiede wiesen die verschiedenen Arten in der Anordnung ihrer Durchlasszellen auf. Bei *Salvia verticillata* (Abb. 19) und *Marrubium parviflorum* (Abb. 28 A) treten die Durchlasszellen in 3-4 zelligen Gruppen auf. Bei *Stipa lagascae* und *Aegilops ovata* fehlen die Durchlasszellen, ihre Aufgabe wird von den Tüpfelkanaelen in den Wandungen der Endodermiszellen übernommen. Das Gleiche hatte schon Schwendener (1883) für *Stipa capillata* festgestellt. Derartige Verhaeltnisse konnte ich bei keiner anderen Gramineen- oder Morokotylen-Art finden.

Der Perizykel

Bei den Wurzeln von Steppenpflanzen besteht der Perizykel aus einer einschichtigen Zelllage von dünnwandigen parenchymatischen Zellen. Ein mehrschichtiger, aus dickwandigen Zellen

bestehender Perizykel ist bei Gramineen. U. a. fand Klinge (1879) einen mehrschichtigen Perizykel bei vielen Gramineen und Cyperaceen. Morot (1885) gibt für *Cynodon dactylon* 6-8 Zelllagen an. Nach Untersuchungen von Williams (1947) an *Digitaria sanguinalis* und *Cynodon dactylon* ist die Staerke der Wandverdickungen im Perizykel von den Standortsbedingungen abhaengig. Nach diesem Autor zeigen Pflanzen, die an heissen Standorten in einem trockenen und armen Boden gewachsen sind, besonders stark verdickte Zellwaende; meiner Ansicht nach ist die Verdickung der Waende des Perizykels ein Merkmal einiger Gruppen der Gramineen, wobei nur ihr Ausmass je nach den Standortsbedingungen variiert; so zeigt z. B. der am gleichen Standort wachsende *Bromus tectorum* keinen derartig ausgebildeten Perizykel.

Das primaere Phloëm und das primaere Xylem.

Beide Gewebeverbaende verlieren frühzeitig durch die Bildung von sekundaeren Geweben ihre charakteristischen Eigenschaften. Sie werden bald gegenüber dem schnell zunehmenden sekundaeren Phloëm und Xylem bedeutungslos.

Periderm.

Bei den Wurzeln charakteristischer Steppenpflanzen ist das Phellem meist stark entwickelt und gibt der Wurzel einen wirk-samen Schutz. Seine Staerke und das Ausmass der Kutinisierung seiner Zellwaende ist von den Standortsbedingungen abhaengig. Viele Autoren nennen das Phelloderm auch sekundaere Rinde, da es der primaeren Rinde in Aufgabe und Struktur entspricht. Ich will mich dagegen der Ansicht Haward's (1948) anschliessen, der es für besser haelt, dieses Gewebe Phelloderm oder Phloëmparenchym zu nennen.

Sekundaeres Phloëm und sekundaeres Xylem.

Bei den Steppenpflanzen ist das sekundaere Phloëm ebenso wie das primaere meist schwach entwickelt; eine Ausnahme machen Arten mit dickfleischigen Speicherwurzeln. Das sekundaere Xylem ist dagegen meist sehr maechtig wie bei den meisten

Arten mit starker Transpiration (Schimper 1935). Bei Arten, die ihre Vegetationsperiode im Frühjahr haben, wächst das Xylem während dieser Zeit mit guter Wasserversorgung sehr rasch, um den gesteigerten Ansprüchen des wachsenden Sprosses an Wasser und Mineralsalzen gerecht zu werden. Arten, die während der niederschlagsarmen Periode im Sommer wachsen, benötigen gleichfalls ein gut entwickeltes Xylem, da der Wasserverlust durch Verdunstung in dieser Zeit sehr gross ist. Der Durchmesser der Jahresringe variiert je nach den Niederschlagsverhältnissen der einzelnen Jahre stark. In günstigen Jahren sind die Jahresringe breit; grosslumige Gefässe werden nicht nur im Frühjahr gebildet. In trockenen Jahren dagegen sind die Jahresringe schmal und englumige Gefässe herrschen vor.

Die Stoffspeicherung :

Stärke.

Die Pflanze speichert Nährstoffe, um durch Trockenheit oder Kälte erzwungene Ruhepausen zu überdauern und um mit Beginn der Vegetationsperiode neue Organe bilden zu können (Guttenberg 1940, Robins und Weier 1950). Stärkespeicherung finden wir auch in den Wurzeln vieler charakteristischer Steppenpflanzen. Bei den *Astragalus*-Arten dient auch das *Tragacantha* als Nährstoffreserve.

Ölgaenge.

Als Erster hat Van Tieghem (1870-71) bei vielen Umbelliferenarten Ölgaenge festgestellt. Nach Guttenberg (1940) kommen Ölgaenge im Phloëm von Umbelliferen, Araliaceen und Pittosporaceen vor. Seine Angabe wird für die Umbelliferen von Metcalfe und Chalk (1950) bestäetigt. Über Anatomie und Entstehung dieser Gaenge bei *Daucus carota* hat Esau (1940) eine gute und ausführliche Arbeit geschrieben. Ebenso entstehen bei *Echinophora anatolica* die Ölgaenge im Perizykel zu Beginn des sekundaeren Dickenwachstums. Bei ihr werden die Ölgaenge von Sekretionszellen umgeben, die kleiner als die normalen Zellen des Phloëms sind (Abb. 36). Die Ölgaenge im sekundaeren Phloëm sind bei ihr in mehreren konzentrischen Kreisen angeordnet. Bei Wurzeln von 6,5 mm Durchmesser kön-

nen wir 6 derartige Kreise finden. Wodurch und zu welchem Zeitpunkt das Kambium zur Bildung eines solchen Ringes von Ölsaengen veranlasst wird und ob es sich hier etwa um einen Jahresrhythmus handelt, ist noch ungeklärt und geht auch über den Rahmen dieser Arbeit, die keine entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkte verfolgt, hinaus.

Gerbstoffe.

In den Wurzeln von Steppenpflanzen finden wir selten Gerbstoffe. Häufig sind sie in Wurzeln von *Acantholimon venustum*. In den Wurzeln von *Alhagi camelorum* finden wir Phlobaphene. Nach O. Tunmann (1931) sind die Phlobaphene ein Oxydations- und Kondensationsprodukt von Gerbstoffen. R. Schae de (1928) konnte sie in den Markstrahlen der Wurzel und des unteren Stammes von *Platanus acerifolia* feststellen. Der Phlobaphengehalt der Wurzel nimmt mit dem Alter zu und dient ihrem Schutz.

VII. Zusammenfassung.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit vergleichend anatomischen Wurzeluntersuchungen von 65 in der Umgebung von Ankara vorkommender Pflanzen. Dabei wurde auch die Morphologie des Wurzelsystems berücksichtigt. Nach vielen Mikrotom- und Handschnitten wurde der anatomische Bau dieser Wurzeln für jedes Gewebe gesondert besprochen. Die Epidermis ist meist einschichtig und kurzlebig. Die Dicke der Epidermisaussenwände hängt von den Standortsbedingungen ab, grosse Bedeutung dürfte nach meinen Untersuchungen der Phylogenie der Pflanze selbst zukommen. Die Exodermis ist meist einschichtig, eine mehrschichtige konnte ich nur bei Monokotylen beobachten. Das Rindenparenchym ist bei Xerophyten konzentrisch angeordnet, bei Monokotylen, bei dikotylen Adventivwurzeln und bei wenig verzweigten, tiefgehenden Wurzeln stark entwickelt und langlebig. Seine Zellen sind dünnwandig und interzellularenarm. Die Endodermis zeigt 1-4 nebeneinander liegende Durchlasszellen. Einen mehrschichtigen und dickwandigen *Perizykel* fand ich nur bei einigen Gramineen. Die Wandverdickung der Peri-

zykelzellen hängt von den Standortbedingungen ab, sie dürfte aber auch ein typisches Merkmal gewisser Gramineen sein. Die primären Gewebe werden frühzeitig durch die sekundären ersetzt. Das Periderm ist bei Steppenpflanzen gut entwickelt, bei typischen Steppenpflanzen ist das Phellem mehrschichtig und dickwandig. Die meisten Steppenpflanzen zeigen ein stärkeres sekundäres Xylem- als sekundäres Phloëmgewebe. Nur die Speicherwurzeln haben ein stärker entwickeltes sekundäres Phloëm. Die charakteristischen Steppenpflanzen speichern in ihren Wurzeln Stärke, einige Wasser, bei einigen anderen fand ich Milchröhren und Ölgänge.

VIII. Literatur.

- [1] — Artschwager, E. et McGuire, R.C. (1943) Contribution to the Morphology and Anatomy of the Russia Dandelion (*Taraxacum kok-saghyz*). U. S. D. A. Tech. Bull. **843**.
- [2] — Birand, H (1940) Ankara civarında yetişen step nebatlarının su düzenleri üzerinde ökolojik araştırmalar. Ankara Y.Z.E. Çalışmaları Sayı: **100**.
- [3] — Birand, H (1940). Mera olarak stebimiz ve botanik yönünden meseleleri. Y.Z.E. Dergisi I, (1) : 38-49.
- [4] — Birand, H (1940). Ankara civarında yetişen step bitkilerinde kuruga dayanıklılık ve bunun osmosis kıymetleri ile ilgisi. Ziraat Dergisi IV (44-45) : 9-24.
- [5] — Boissier, E (1884) Flora Orientalis. Vol. II, IV, V. Genevve et Basileae.
- [6] — Borissow, Georg. 1924. Über die eigenartigen Kieselskörper in der Wurzelendodermis bei *Andropogon* - Arten. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Band XLII (9) : 366-389.
- [7] — Bremer, H, (1947) Ankara step ikliminde odunlu bitkiler üzerinde müşahedeler. Istanbul Üniversitesi Fen Fakültesi Mecmuası Seri B, 12(1).
- [8] — Briswell, H and Weaver, J. E. (1930). Effect of frequent clipping on the development of roots and tops of Grasses in prairie sod. Ecology **17** (4) : 368-390.
- [9] — Cannon, W.A. (1911). The root habits of desert plants. Carnegie Inst. Wash. Pub. **131**.
- [10] — Eames, A. J. and MacDaniels, L. H. (1947). An introduction to Plant Anatomy. New York.
- [11] — Esau, K, (1940) Developmental anatomy of the fleshy storage organ of *Daucus carota*. Hilgardia **13** (5) : 175-226.
- [12] — Esau, K, (1943). Vascular Differentiation in the Pear root. Hilgardia **15** (3) : 299-324.
- [13] — Freidenfelt, T. (1902) Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. Flora **91**, **115**.

- [14] — Freidenfelt, T. (1904) Der anatomische Bau der Wurzel in seinem Zusammenhang mit dem Wassergehalt des Bodens, *Bibl. Bot.* **61**, 1-118.
- [15] — Foster, A. S. and E. M. Gifford. (1947) Improvements in the paraffin method. *Stain Tech.* **22** (4) : 129-131.
- [16] — Foster, A. S. (1949) *Practical Plant Anatomy*. New York.
- [17] — Guttenberg, H. (1940) *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Der primäre Bau der Angiospermenwurzel, Band **VIII**. Berlin.
- [18] — Haberlandt, (1924) *Physiologische Pflanzenanatomie*, Leipzig.
- [19] — Hayward, E. (1948) *The Structure of Economic Plants*. New York.
- [20] — Johansen, A. (1940) *Plant Microtechnique*. New York.
- [21] — Kisser, J. 1926. *Leitfaden der Botanischen Mikrotechnik*. Jena.
- [22] — Krause, K. 1937. *Ankara'nın Floru*. Y.Z.E. Çalışmaları Sayı: **2** Ankara.
- [23] — Kroemer, K. (1903) Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. *Bibl. Bot.*, **59**, 1-151.
- [24] — Warkle, M. (1917) Root systems of certain desert plants. *Bot. Gaz.* **64**, 177.
- [25] — Metcalfe, C. R. and Chalk, L. (1950) *Anatomy of the Dicotyledons*. Vols. **I** and **II**. Oxford.
- [26] — Morot, L. (1885) Recherches sur le péricycle chez les phanogames. *Ann. Sciens. naturels*. 6 Sér., *Botan.*, **20**.
- [27] — Müller, K. C., 1932. Über die Verbreitung der Harmelstaude in Anatolien und ihre Bindung an die menschliche Wohnstätte. *Ber.d. Deutsch. Bot. Ges.*, **50** a.
- [28] — Nedrow, W. W. 1937. Studies on the Ecology of roots. *Ecology* **18** (1). 27-52.
- [29] — Schaede, R. (1928) Über ein Phlobaphen in den Wurzeln der Platane, *Ber. Deutsch. Botan. Gesellsch.*, **XLVI**, S. 298.
- [30] — Schulze, B. (1911) *Wurzelatlas*. Berlin.
- [31] — Stoddart, J. (1935) How long do roots of Grass live? *Science* **I**. New York.
- [32] — Tuemann, O. (1911) *Pflanzenmikrochemie*. Berlin.
- [33] — Ursprung, A. and Blum, G. (1921 a) Zur Kenntnis der Saugkraft. IV, Der Endodermisursprung. *Ber. deutsch. bot. Ges.*, **39**, **70**.
- [34] — Van Tieghem, Ph. (1870-71) Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. *Ann. Sci. nat., Bot.* 5) 13.(5) 314, illus.
- [35] — Weaver, F. (1926) *Root Development of Field crops*. New York.
- [36] — Wehmer, C. (1929) *Die Pflanzenstoffe*. Erster Band. Jena.
- [37] — Woronin, M. (1878) Plasmodiophora Brassica, Urheber der Kohlpflanzenhernie. *Jahrb. Wiss. Bot.* **II**, 458-574.

(Eingegangen am 3.2.1955).

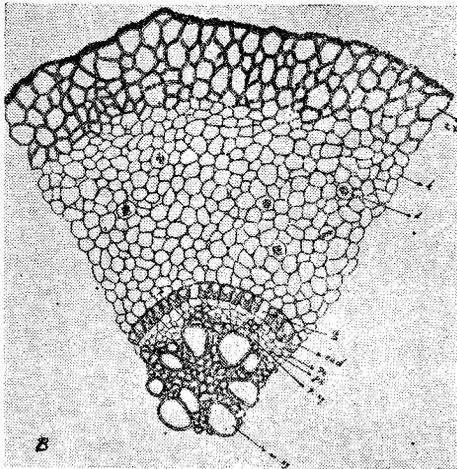
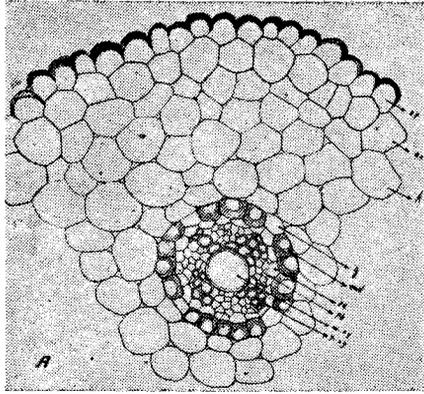


Abb. 1. *Iris acutiloba*, A. Querschnitt durch eine Wurzel von 0,5mm Dicke. ep Epidermis, mit stark verdickten äusseren Zellwänden, ex Exodermis, k Rindenparenchym, g Durchlasszellen, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, m.xy Metaxylem, p xy Protoxylem. (×225)

B. Querschnitt einer älteren Wurzel *Iris acutiloba*. d Drüsen von Kalzium-oxalat. (×150)

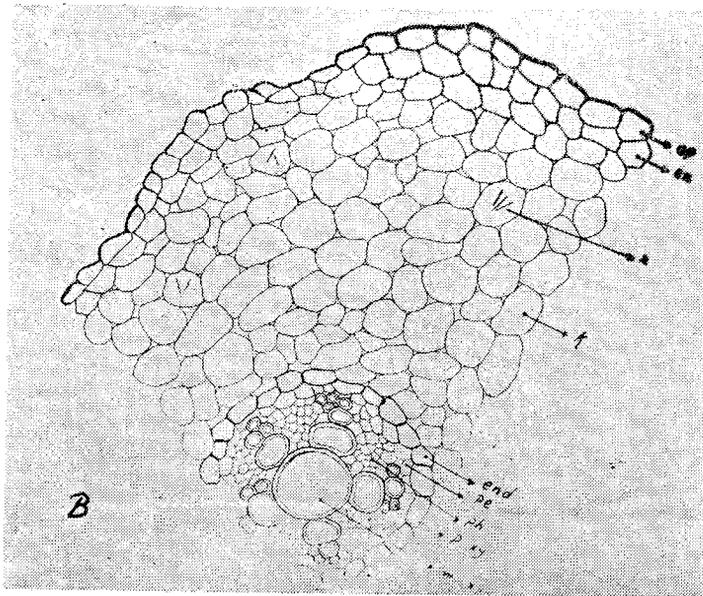
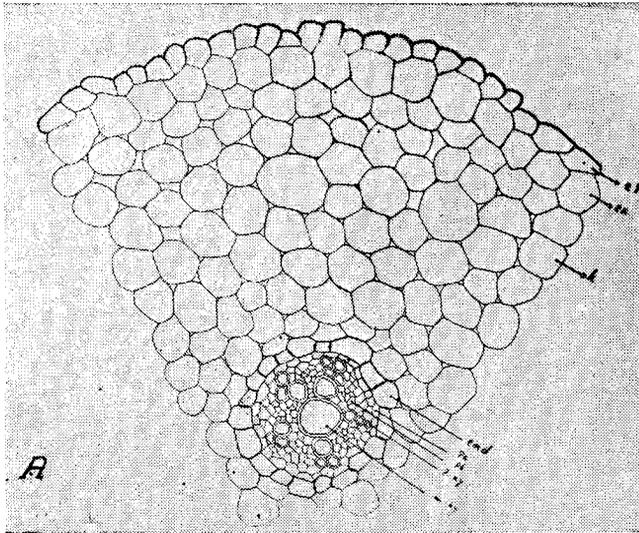


Abb. 2. A. *Ornithogalum umbellatum*, Querschnitt einer dünnen Adventivwurzel. ep Epidermis, ex Exodermis, k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloëm, p. xy Protoxylem, m.xy zentrales, weitleumiges Metaxylem. ($\times 205$).

B. *Mascari botryoides*, Querschnitt einer dünnen Adventivwurzel. r. Raphidenbündel von Kalziumoxalat. ($\times 190$).

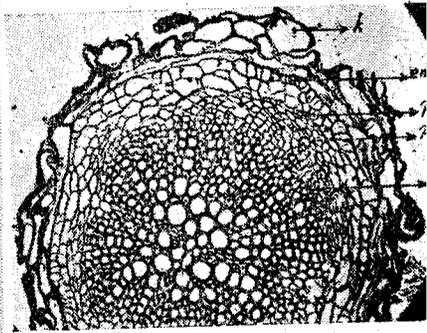
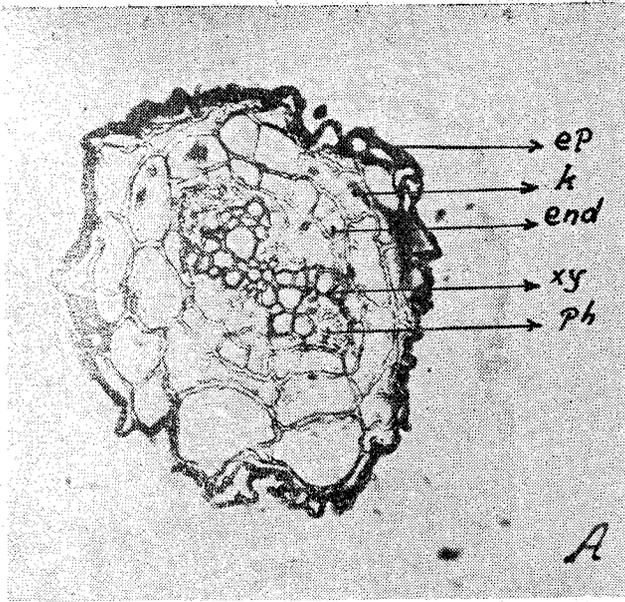


Abb. 3. Wurzelquerschnitt von *Adonis flammea*.

A. Wurzel von 0,3 mm Durchmesser, ep Epidermis, k Rindenparenchym, end Endodermis, xy Xylem, ph Phloem. ($\times 75$).

B. Wurzel mit beginnendem sekundären Dickenwachstum. ($\times 75$)

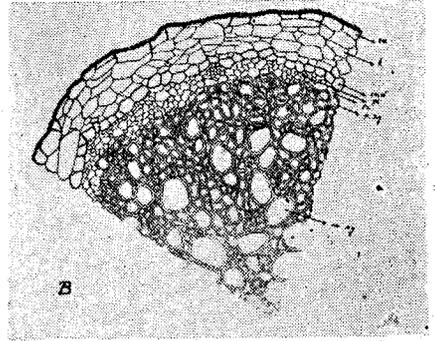
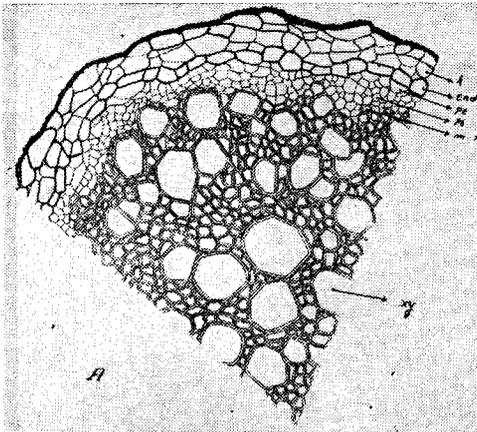


Abb. 4. A. Wurzelquerschnitt von *Wiedemannia orientalis*, k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, m.xy Metaxylem, xy Xylem. ($\times 240$).

B. Wurzelquerschnitt von *Galium articulatum* ex Exodermis. ($\times 230$).

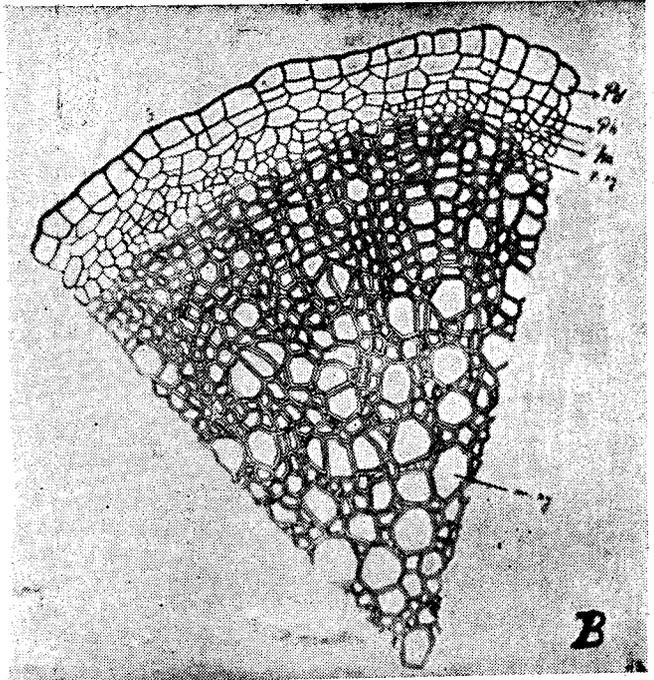
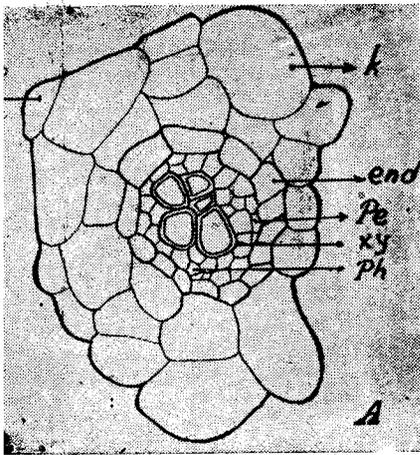


Abb. 5. *Veronica chamaepitys*

- A. Querschnitt durch eine 0,07mm dicke Wurzel, ep Epidermis, k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, xy Xylem, ph Phloem. (X 1102).
- B. Querschnitt durch eine 0,5mm dicke Wurzel, pd Periderm, ph sekundäre Phloem, ka Kambium, p.xy Protoxylem, m.xy Metaxylem. (X 240)

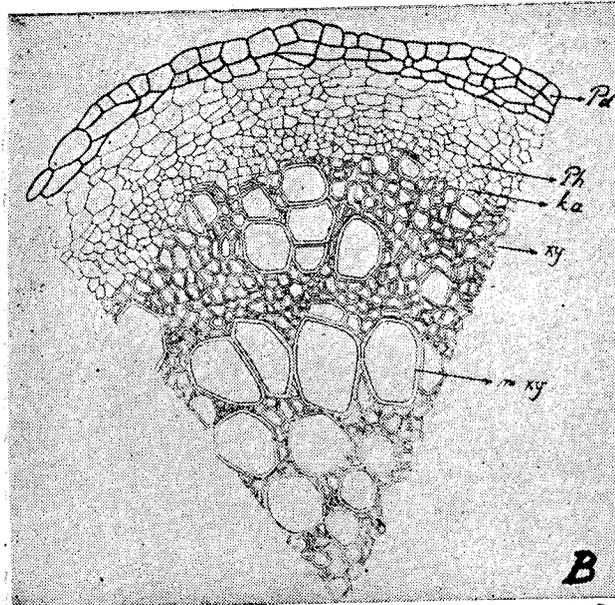
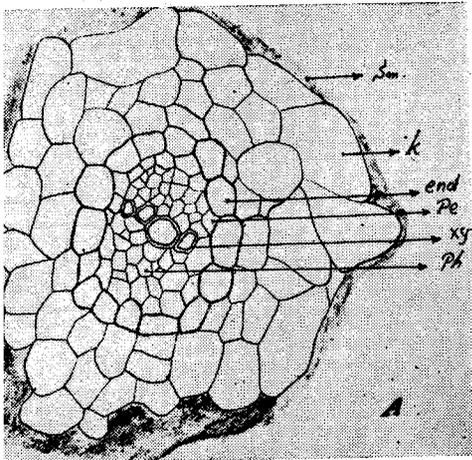


Abb. 6. *Rochelia stellulata*.

- A. Querschnitt durch eine 0,1mm dicke Wurzel, Sm Schleim, k Rinde, end Endodermis, pe Perizykel, xy Xylem, ph Phloem. (X 1012)
- B. Querschnitt durch eine 0,8mm dicke Wurzel, pd Periderm, ph Phloem, ka Kambium, xy Xylem, m.xy Metaxylem. (X 240)

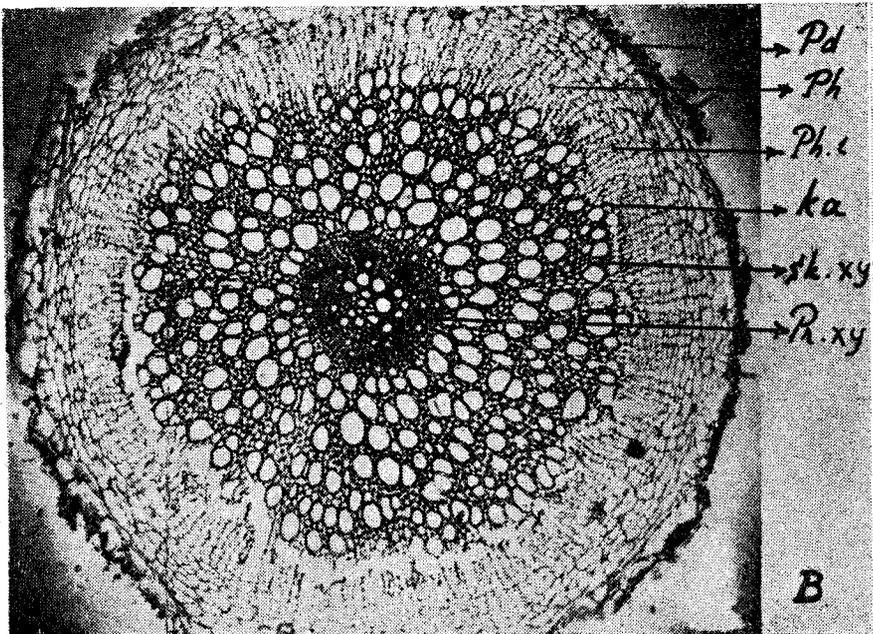
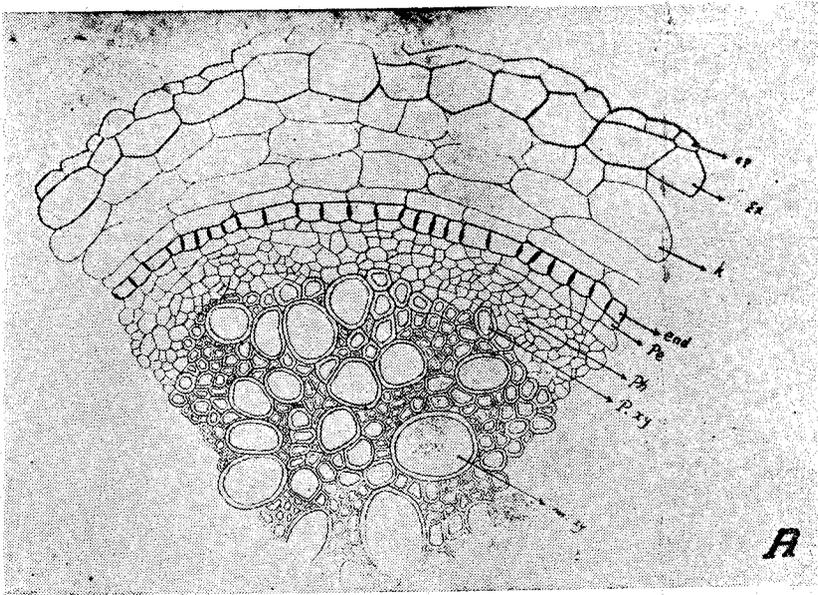


Abb. 7. *Ajuga chia*.

A. Querschnitt durch eine 0,5 mm dicke Wurzel, ep Epidermis, ex Exodermis, k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, p. xy Protoxylem, m xy Metaxylem. (× 200).

B. Querschnitt durch eine ältere Wurzel, pd Periderm, ph Phloem, ph i Phloemstrahlen, ka Kambium, sk, xy sekundäre Xylem, pr. xy primäre Xylem. (× 40).

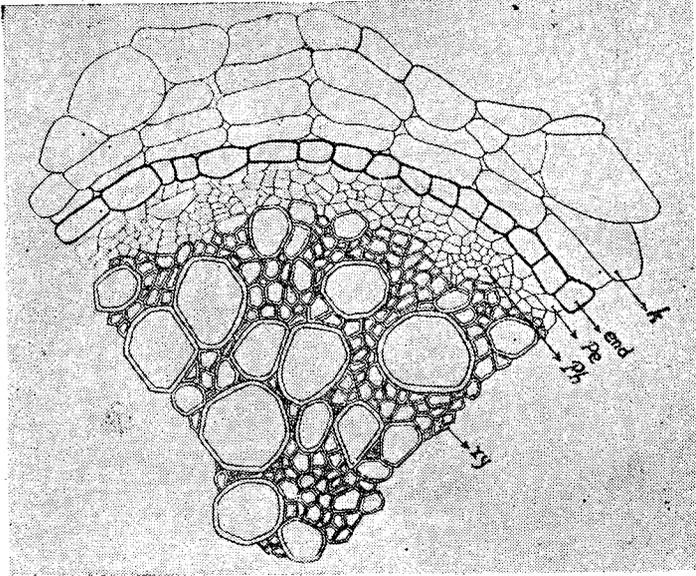


Abb. 8. *Sideritis montana* var. *comosa*.

Querschnitt durch eine Wurzel von 0,6mm Dicke, k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, xy Xylem. (× 265)

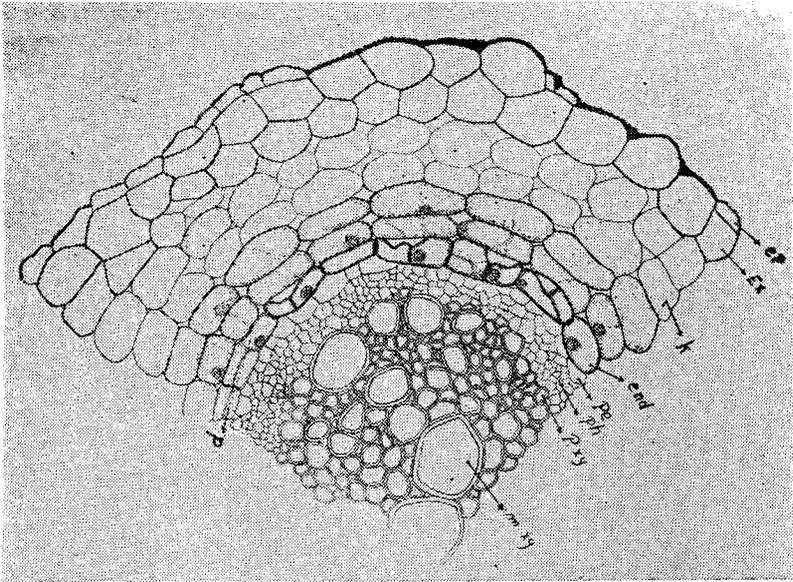


Abb. 9. *Salvia verticillata*

Querschnitt durch eine in 1,40m Tiefe gesammelte Wurzel von 0,5mm Dicke. ep Reste der Epidermis, ex Exodermis, k Rindenparenchym, end Endodermis, d geteilte Durchlasszellen, pe Perizykel, ph Phloem, pxy Protoxylem, mxy Metaxylem. (× 190).

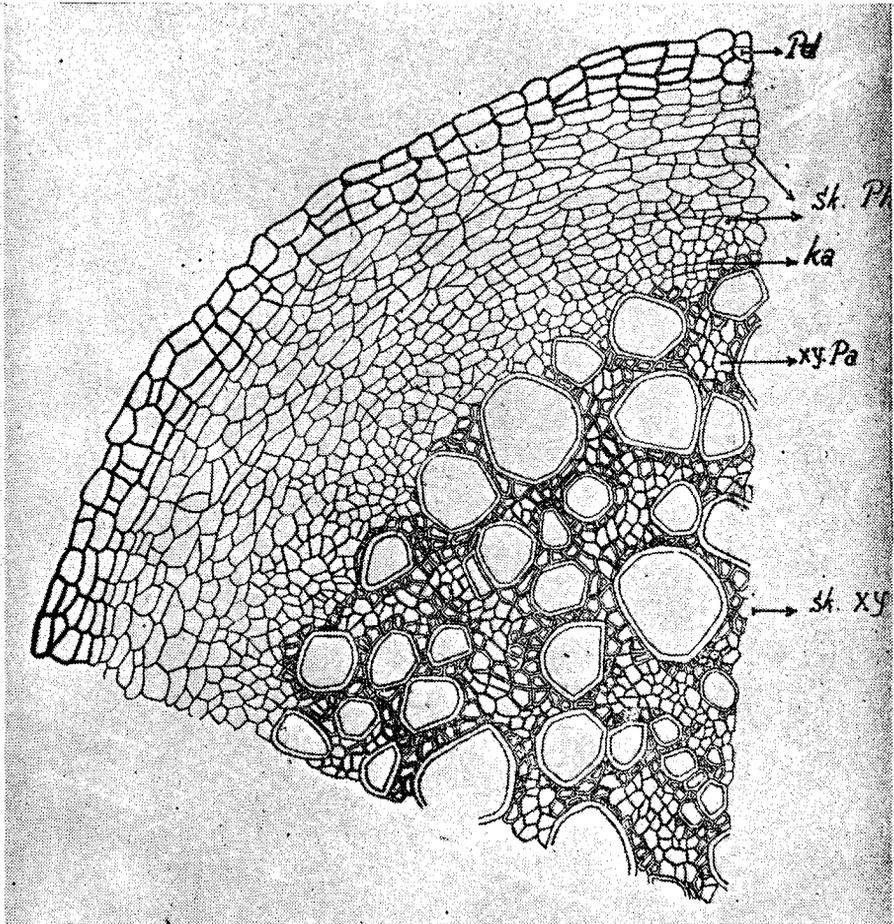


Abb. 10. *Salvia verticillata*, Querschnitt durch eine ältere Wurzel, pd Periderm, sk. ph sekundäre Phloem, ka Kambium, xy. pa Holzparenchym, sk.xy sekundäres Xylem. (× 142).

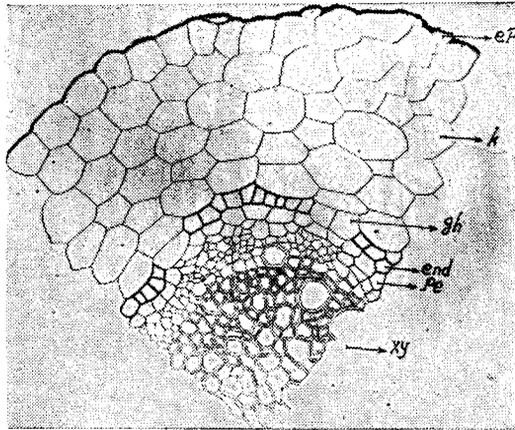


Abb. 11. *Digitalis orientalis*, Querschnitt durch eine Wurzel [von 0,5mm Dicke, ep Reste der Epidermis, k Rindenparenchym, gh zwei nebeneinanderliegende Durchlasszellenen, end Endodermis, pe Perizykel, xy Xylem ($\times 385$)

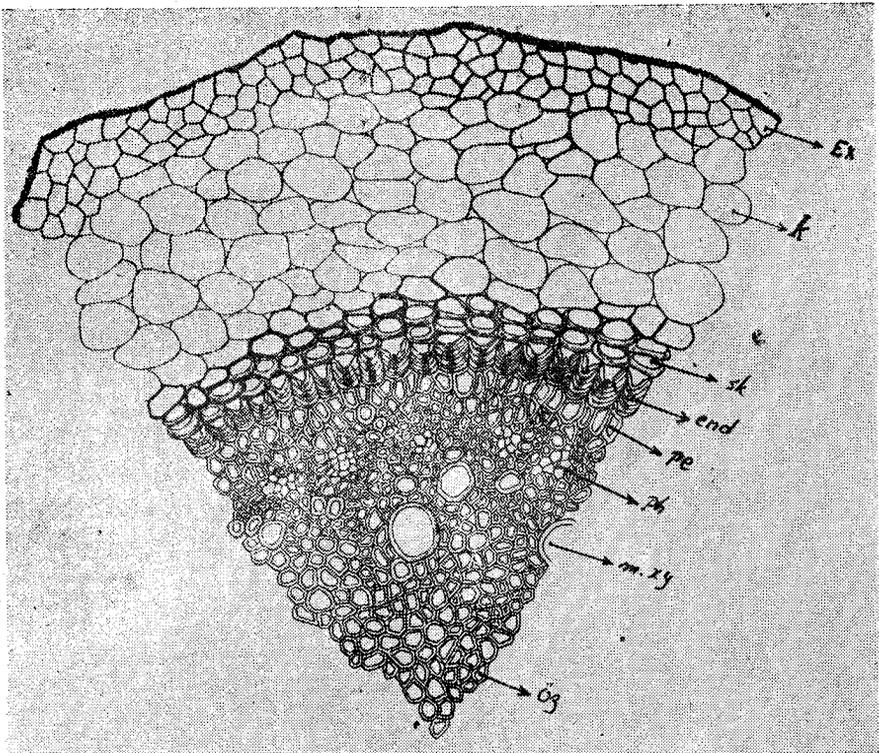
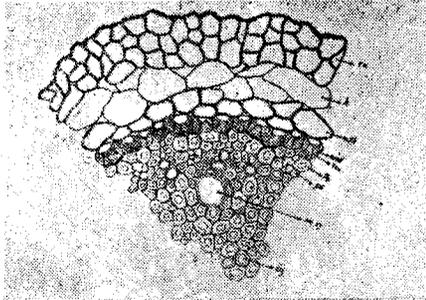


Abb. 12 *Stipa lagascae*, Querschnitt durch eine Wurzel von 0,9mm Dicke. ex Exodermis, k Rindenparenchym, sk Festigungsgewebe, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, m.xy Metaxylem, öz Mark. ($\times 180$)



App. 13. *Aegilops ovata*, Querschnitt durch eine Wurzel von 0,5 mm Dicke. ex Exodermis, k Rindenparenchym, sk Festigungsgewebe, end Endodermis, p Perizykel, ph Phloem, m. xy Metaxylem, öz Mark, ($\times 245$).

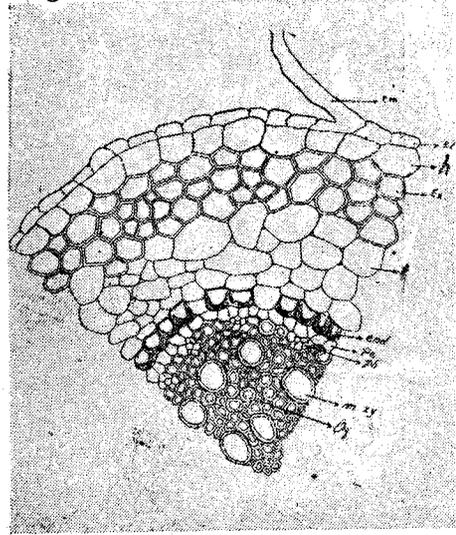


Abb. 14. *Bromus tectorum*, Querschnitt durch eine Wurzel von 0,4 mm Dicke. em Wurzelhaare, ep Epidermis, h Hypodermis, ex Exodermis, k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, m. xy Metaxylem, öz Mark. ($\times 31$)

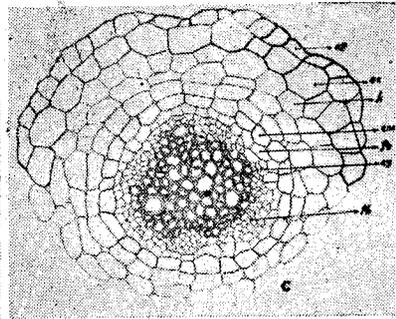
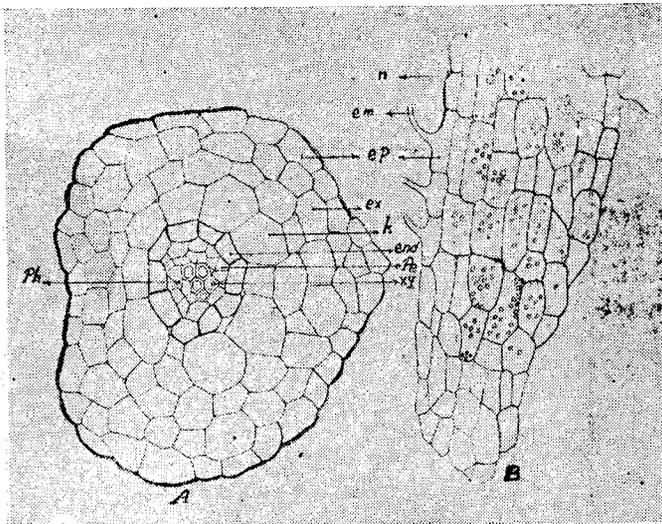
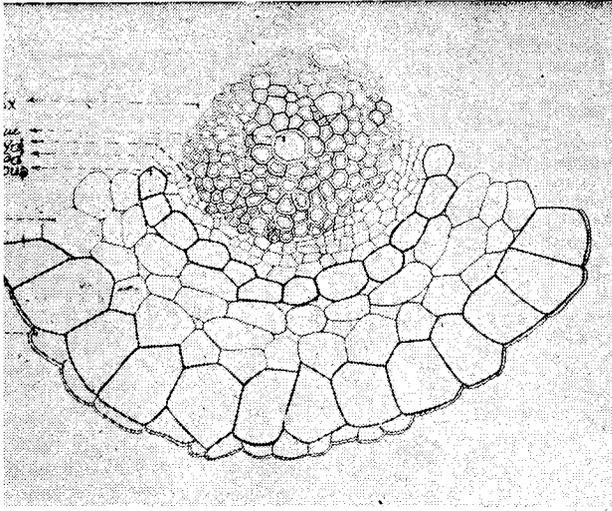


Abb. 15. *Teucrium chamaedrys*

- A. Querschnitt durch eine Wurzel von 0,1 mm Dicke. ep Epidermis, ex Exodermis, k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, xy Xylem. ($\times 304$).
 B. Längsschnitt durch die Wurzelspitze. em Wurzelhaare, n Stärkekörner. ($\times 180$).
 C. Querschnitt durch eine Wurzel von 0,3 mm Dicke. ep Epidermis, ex Exodermis, k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, xy Xylem. ($\times 270$).



16. *Salvia cryptanta*, Querschnitt durch eine Wurzel, 4 mm Dicke. ep Epidermis, ex Exodermis k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel. ph Phloem, m. xy Metaxylem, xy Xylem (x207).

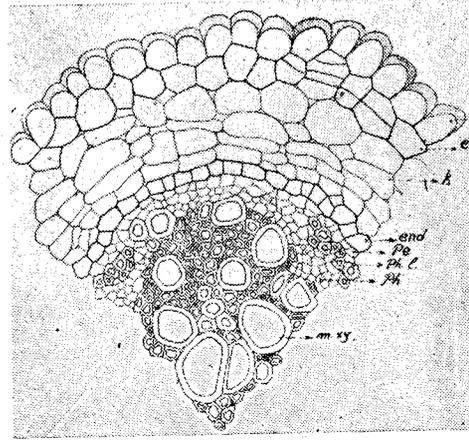
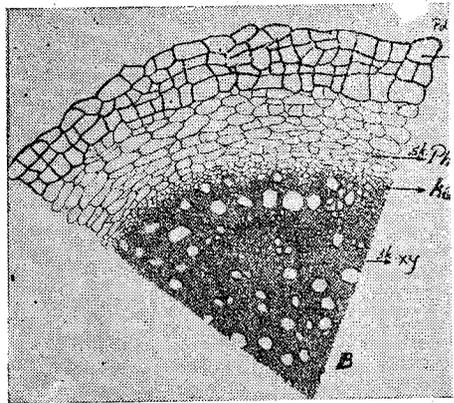
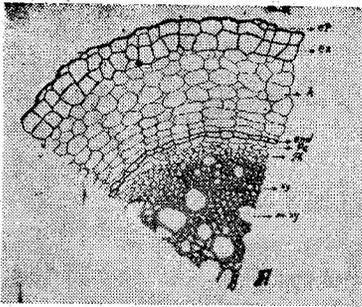


Abb. 17. *Thymus squarrosus*, Querschnitt durch eine Wurzel von 0,5 mm Dicke. ep Epidermis, ex Exodermis k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, ph. l Sklerenchymfasern, ph Phloem, m.xy Metaxylem (x 340).



Ab. 18. *Scutellaria orientalis*, A. Querschnitt durch eine Wurzel von 0,6 mm Dicke. ep Reste der Epidesmis, ex Exodermis, k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, m.xy Metaxylem. (x260).
 B. Querschnitt durch eine Wurzel von 1,1mm Dicke. pd Periderm, sk.ph sekundäres Phloem, ka Kambium, sk.xy sekundäres Xylem. (x175).

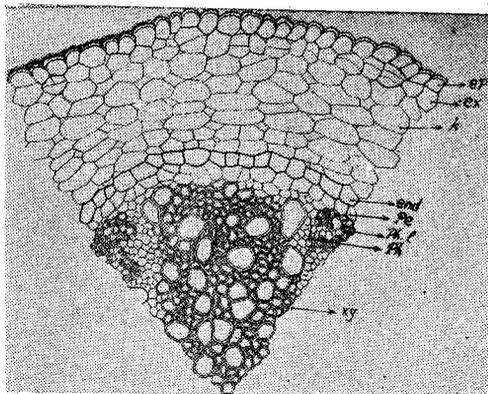
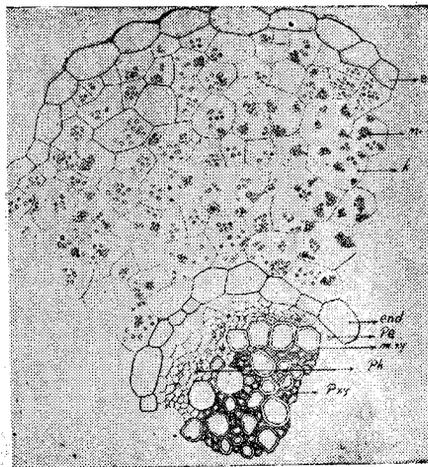


Abb. 19. *Achillea santolina*, Querschnitt durch eine Wurzel von 0,8 mm Dicke. ep Epidermis, ex Exodermis, k Rindernparenchym, end Endodermis, ph Perizykel, ph.l Phloemfasern, ph Phloem, xy Xylem. ($\times 235$).



(Abb. 20. *Linaria coridifolia*, Querschnitt durch eine Wurzel von 1,2 mm Dicke. ep Epidermis, n Stärkeköerner, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, m.xy Metaxylem, p.xy Protoxylem. ($\times 165$).

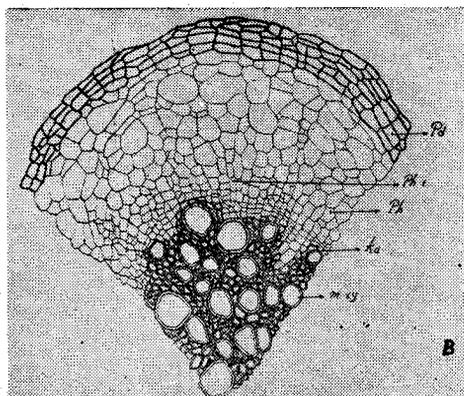
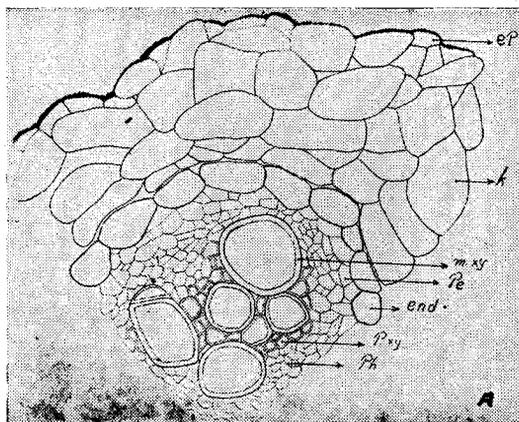
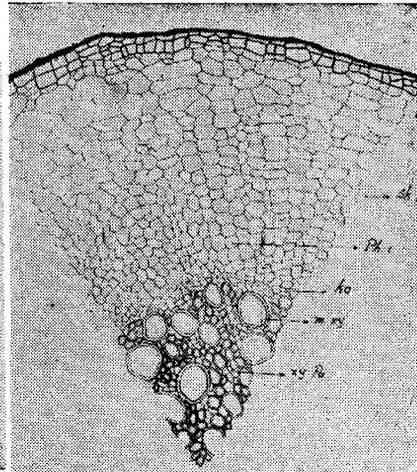
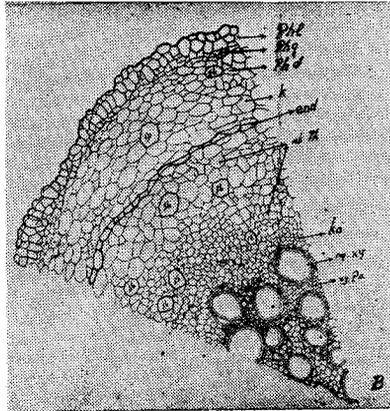
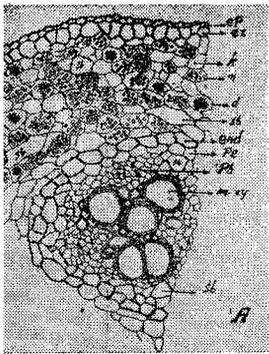


Abb. 21. *Moltkea coerulea*, A. Querschnitt durch eine Wurzel von 0,4 mm Dicke. ep Epidermis, k Rindernparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, m.xy Metaxylem, p.xy Protoxylem. ($\times 308$).

B. Querschnitt durch eine Wurzel von 1 mm Dicke. pd Periderm, sk.ph sekundäres Phloem, ph.l Phloemstrahlen, ka Kambium, m.xy Metaxylem ($\times 115$).



b. 22. *Convolvulus galaticus*. A. Querschnitt durch eine Wurzel von 0,8 mm Dicke. ep Epidermis, ex Exodermis, k Rindenparenchym, n Stärkekörner, d Drüsen von Kalziumalat, pe Perizykel, ph Phloem, m.xy Metaxylem. (×185).
 Querschnitt durch eine Wurzel von 2mm Dicke. phl Phloem, phg Phellogen, phd Phelloderm, k Rindenparenchym, Sekretgang, end Endodermis, sk.ph sekundäres Phloem, Kambium, m.xy Metaxylem, xy.pa Xylemparenchym. (×82)

Abb. 23. *Onosma armenum*, Querschnitt durch eine Wurzel von 0,9 mm Dicke. pd Periderm, sk.ph sekundäres Phloem, ph.i Phloemstrahlen, m.xy Metaxylem, xy.pa Xylemparenchym. (×173).

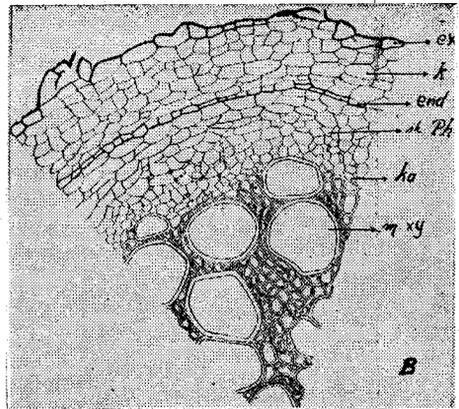
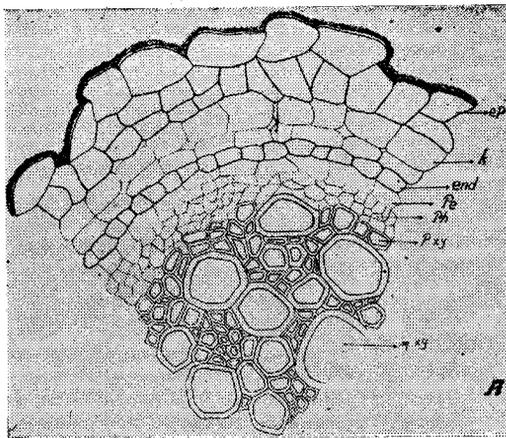


Abb. 24. *Verbascum lasianthum*. A. Querschnitt durch eine Wurzel von 0,4mm Dicke. ep Epidermis, k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, p.xy Protoxylem, m xy Metaxylem. (×390).
 B. Querschnitt durch eine Wurzel von 0,9mm Dicke. ex Exodermis, k Rindenparenchym, end Endodermis, sk.ph sekundäres Phloem, ka Kambium, m.xy Metaxylem (×202).

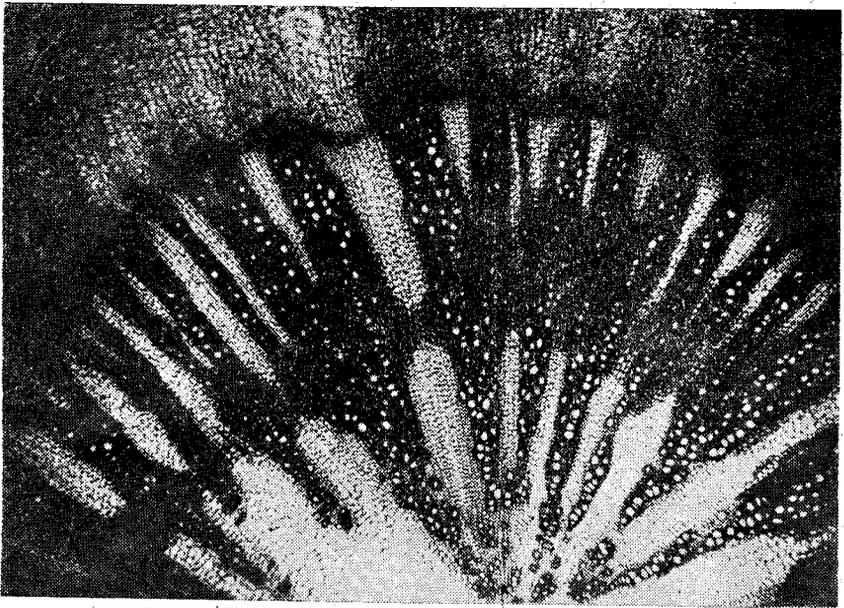
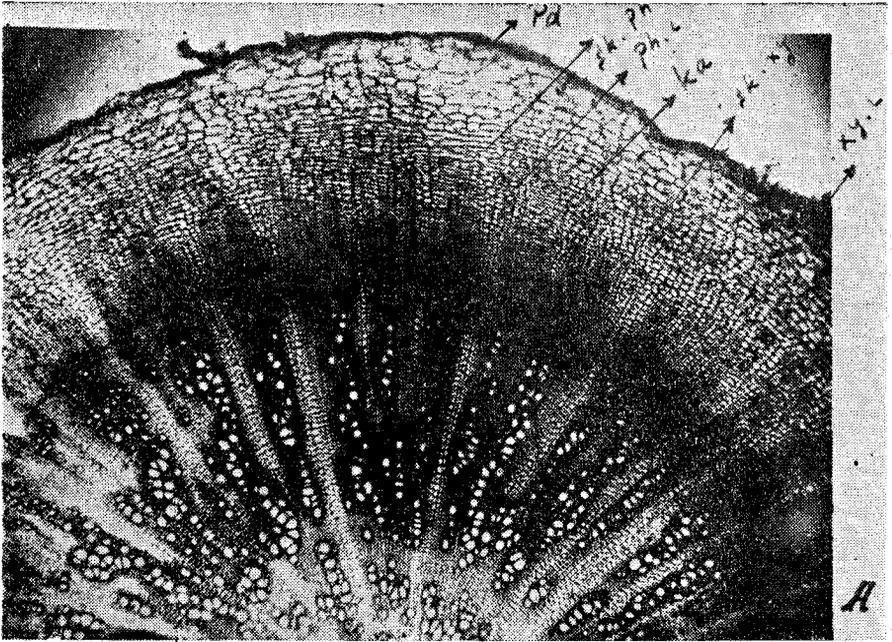


Abb. 25. A. *Anchusa hybrida*, Querschnitt einer 1cm dicken Wurzel, pd Periderm sk.ph sekundäres Phloem, xy.l Phloemstrahlen, ka Kambium, sk.xy sekundäres Xylem, xy.l Xylemstrahlen. (×8)

B. Zentralteil. (×8).

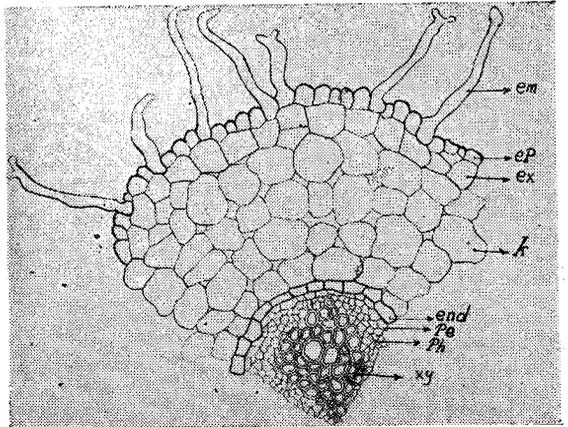
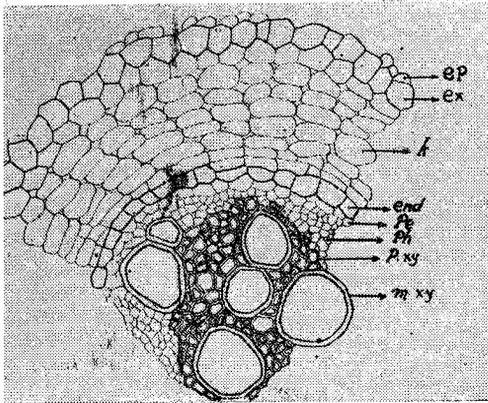


Abb. 26. *Echinops ritro*, Querschnitt durch eine Wurzel von 0,6mm Dicke. ep Reste der Epidermis, ex Exodermis, k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, xy Protoxylem, m.xy Metaxylem. (×230).

Abb. 27. *Teucrium parviflorum*, Querschnitt durch eine 0,5mm dicke Wurzel zu Beginn des Dickenwachstums. em Wurzelhaare, ep Epidermis mit verdickten äusseren Zellwänden, k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, xy Xylem. (×280).

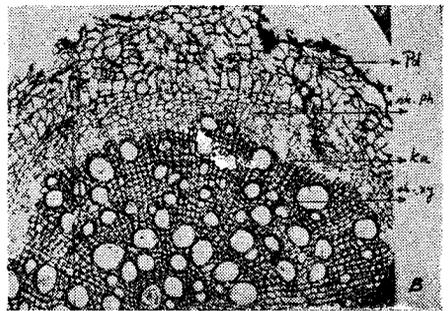
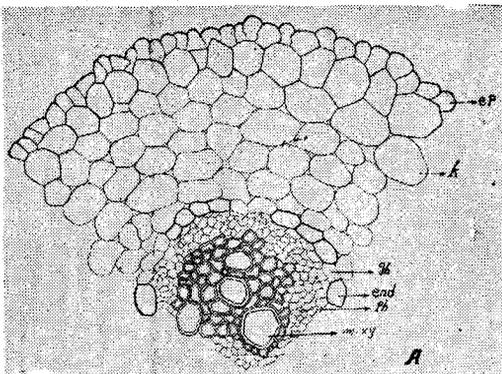


Abb. 28. *Marrubium parviflorum*, A. Querschnitt durch eine Wurzel von 0,4mm Dicke. ep Epidermis, k Rindenparenchym, end Endodermis mit gh Durchlasszellen, ph Phloem, m.xy Metaxylem. (×410).

B. Querschnitt durch eine Wurzel von 0.1mm Dicke. pd Periderm, sk.ph sekundäres Phloem, ka Kambium, sk.xy sekundäres Xylem. (×75).

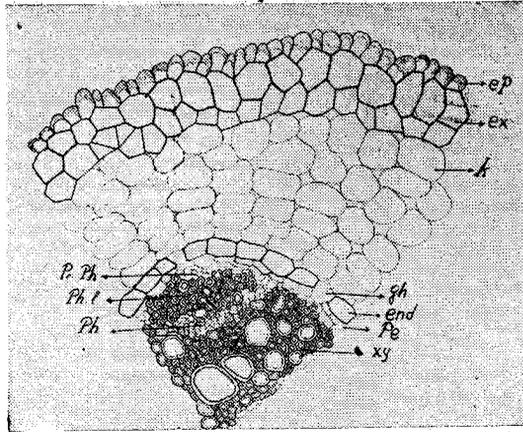


Abb. 29. *Artemisia fragrans*, Querschnitt durch eine 0,5mm dicke Wurzel. ep Epidermis mit stark verdickten äusseren Zellwänden, ex Exodermis, k Rindenparenchym, gh Durchlasszellen, end Endodermis, pe Perizykel, pr.ph primäres Phloem, ph.l Phloemfasern, ph sekundäres Phloem, xy Xylem. ($\times 300$).

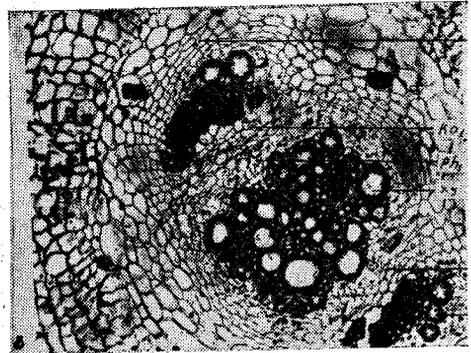
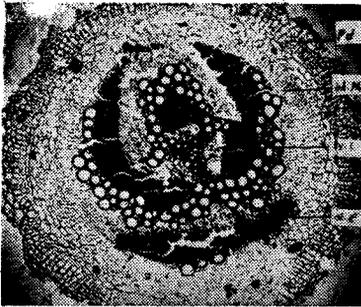


Abb. 30. *Noëa spinosissima*, A. Querschnitt durch eine Wurzel von 1,4mm Dicke. pd Periderm, sk.ph sekundäres Phloem, sk.xy sekundäres Xylem, sk.L Sklerenchymzellen. ($\times 40$).

B. Querschnitt durch den zentralen Teil, ka₂ zweites Kambium, ka₁ erstes Kambium, ph₁ Phloem, xy Xylem, ph₂ Phloem, xy Xylem. ($\times 80$).

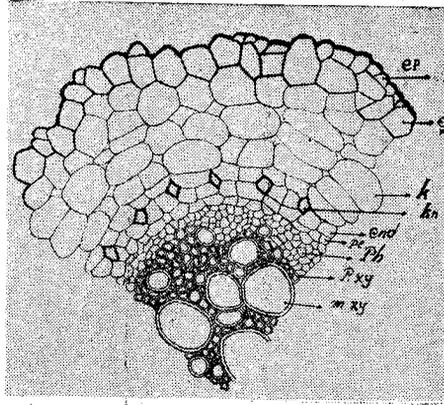


Abb. 31. *Centaurea squarrosa*, Querschnitt durch eine Wurzel von 0,7mm Dicke. ep Epidermis, ex Exodermis, k Rindenparenchym, kn schizogene Kanäle, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, m.xy Metaxylem. ($\times 205$).

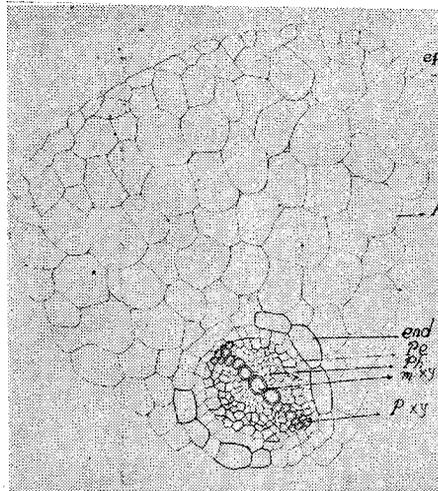


Abb. 32. *Peganum harmala*, Querschnitt durch den Wurzelhals, ep Epidermis, k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, m.xy Metaxylem, p.xy Protoxylem.

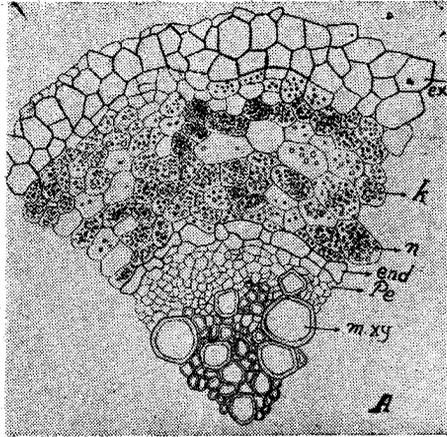


Abb. 33. *Peganum harmala*, A. Querschnitt durch eine Wurzel von 0,7mm Dicke. ex Exodermis, k Rindenparenchym, n die Stärke, end Endodermis, pe Perizykel, m xy Metaxylem. (×256).

B. Querschnitt durch eine Wurzel von 1,1mm Dicke. pd Periderm, sk ph sekundäres Phloem, ka Kambium, sk xy sekundäres Xylem, n die Stärke, sk.l Sklerenchymfasern. (×75).

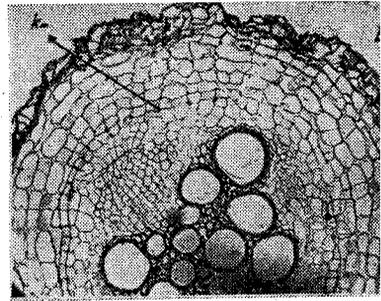
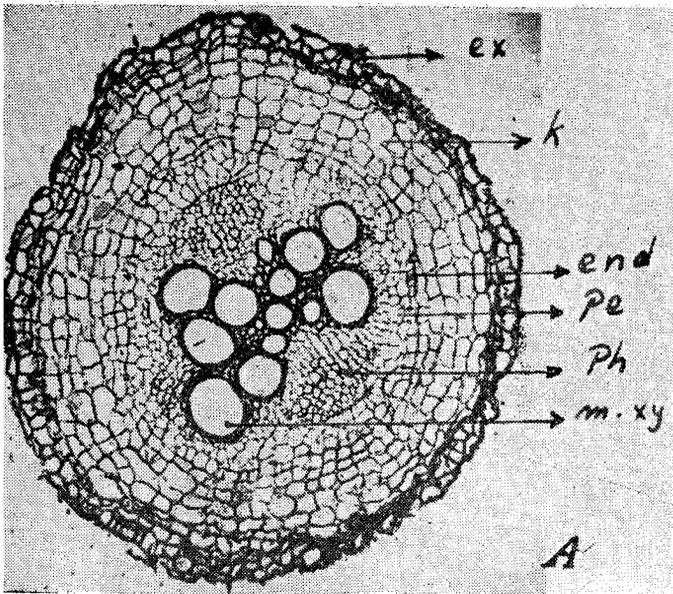


Abb. 34. *Salsola kali*, A. Querschnitt durch eine Wurzel von 0,9mm Dicke. ex Exodermis, k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, m.xy Metaxylem. (×40).

B. Ein Teil desselben vergrößert, kn schizogene Kanäle. (×75).

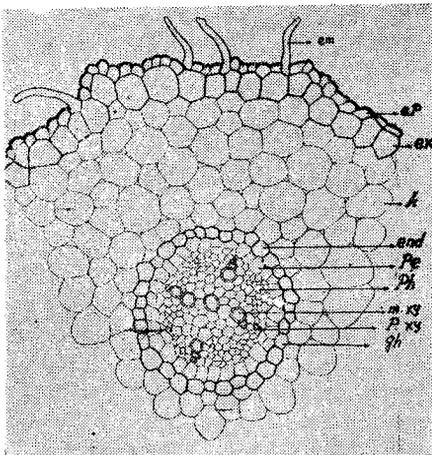


Abb. 35. *Euphorbia tinctoria*, Querschnitt durch eine Wurzel von 0,5mm Dicke. em Wurzelhaare, ep Epidermis, ex Exodermis, k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, gh Durchlasszellen, ph Phloem, m.xy Metaxylem, p. xy Protoxylem. (×182).

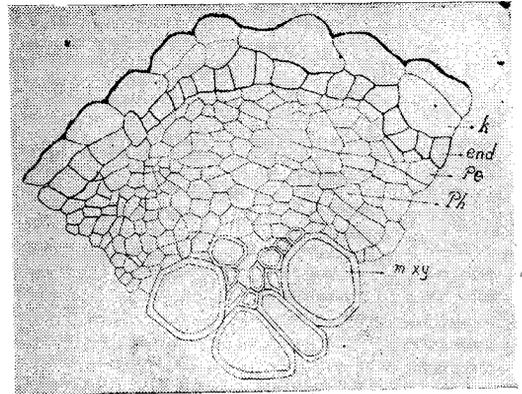


Abb.36. *Echinophora anatolica*, Querschnitt durch eine Wurzel von 0,3mm Dicke. k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, m.xy Metaxylem. (×487).

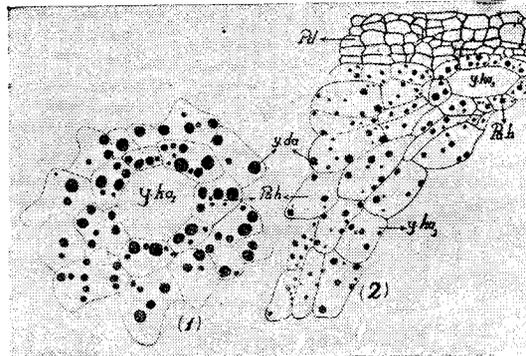
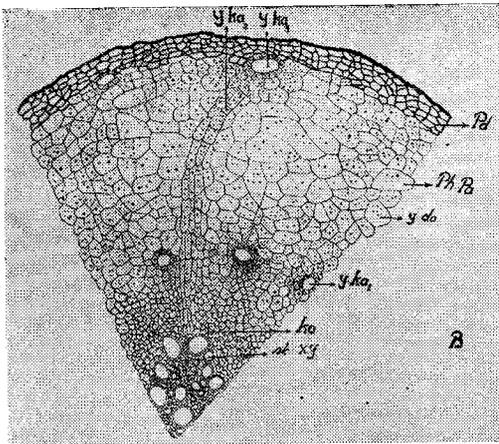
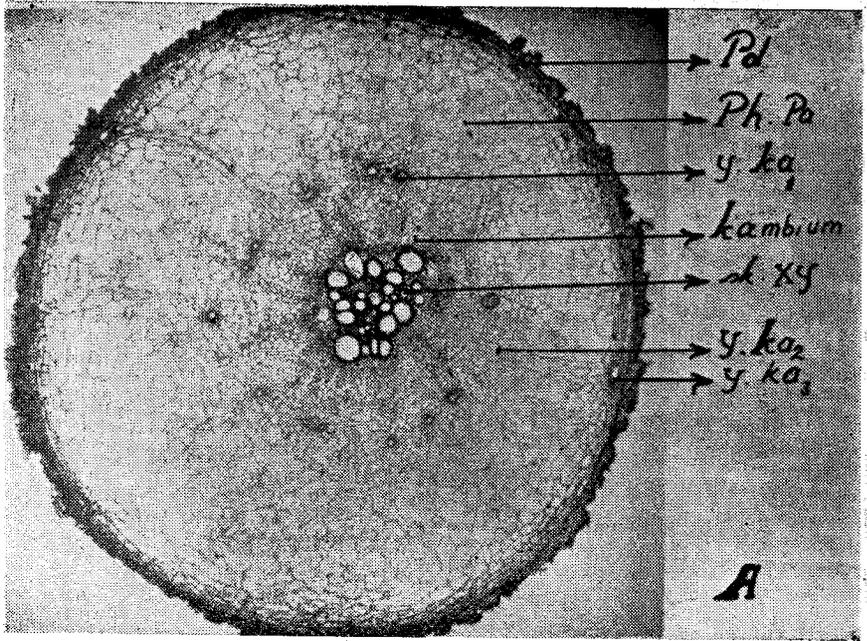


Abb. 37. *Echinophora anatolica*, A. Querschnitt durch eine Wurzel von 3,6mm Dicke. pd Periderm, ph.pa Speicherzellen im sekundären Phloem, y.ka₁ längsverlaufende Ölgänge, im Phloem in der Nähe des Kambiums, y.ka₂ radial verlaufende Ölgänge. y.ka₃ längsverlaufende Ölgänge im Periderm. (×8).
B. ein Teil derselben vergrößert, (55).

Abb. 38. *Echinophora anatolica*, Wurzelquerschnitt mit verschiedenen Ölgängen, y.ka längsverlaufende Ölgänge, y.ka radial verlaufende Ölgänge, y.ka längsverlaufende Ölgänge im Periderm, y.da ätherische Öle. 1 (×360), 2 (×155).

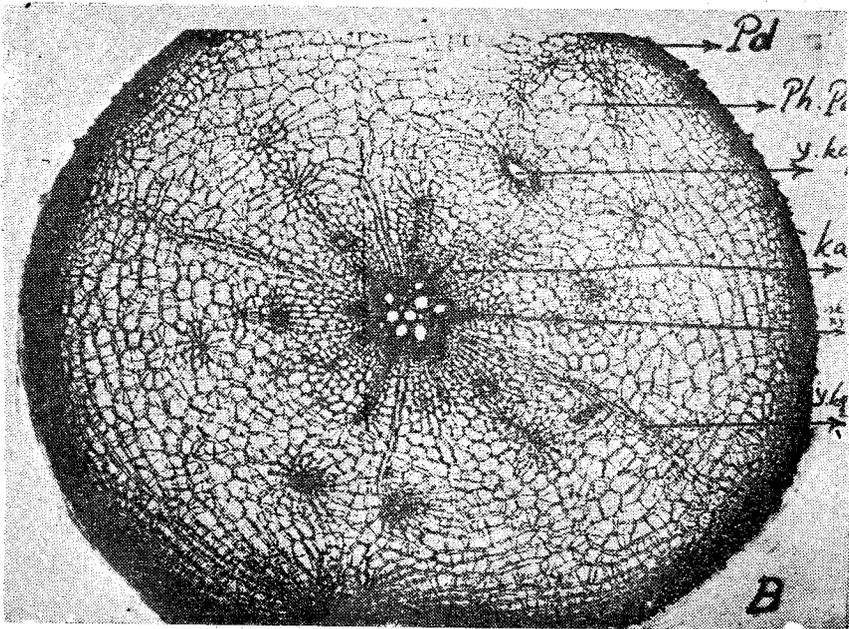
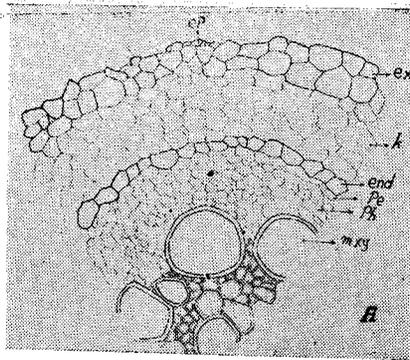


Abb 39. *Echinophora sibthorpiana*. A. Querschnitt durch eine Wurzel von 0,6mm Dicke. ep Epidermis, ex Exodermis, k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, m.xy Metaxylem. ($\times 187$).

B. Querschnitt durch eine Wurzel von 4mm Dicke. pd Periderm, ph.pa Phloemparenchym, y.ka₁ Ölgänge, ka Kambium, sk xy sekundäres Xylem, y.ka₂ Ölgänge ($\times 8$).

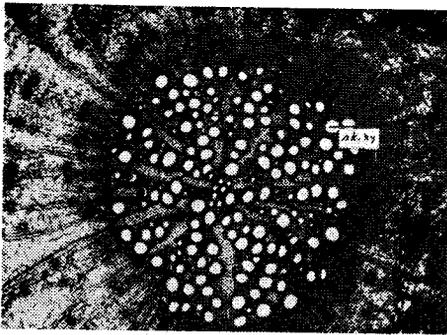
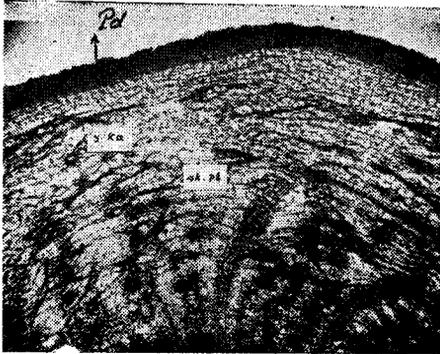


Abb. 40. *Echinophora sibthorpiana*. Querschnitt durch eine Wurzel von 1cm Dicke. pd Periderm, sk.ph sekundäres Phloem, y.ka Ölgänge, sk.xy sekundäres Xylem, xy.i Xylemstrahlen. (×8).

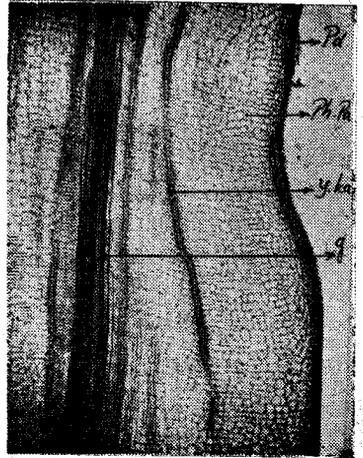


Abb. 41. *Echinophora sibthorpiana*, Längsschnitt durch die Wurzel, pd Periderm, ph.pa sekundäres Phloem-Speicherparenchym, y.ka Ölgänge, g Gefäße. (×8).

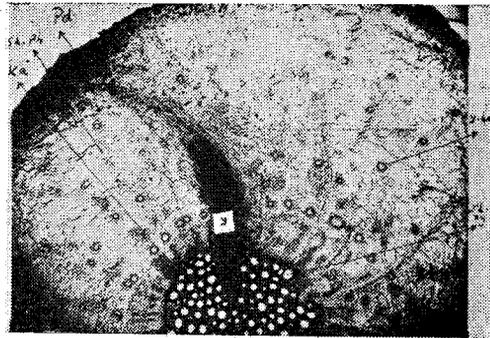


Abb. 42. *Eryngium campestre*, Querschnitt durch eine Wurzel von 0,7 mm Dicke. pd Periderm, sk.ph sekundäres Phloem, ka Kambium, sk.xy sekundäres Xylem, y.ka Ölgänge, y Seitenwurzel. (×8).

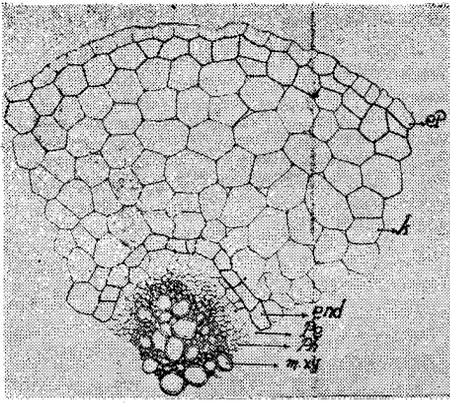


Abb. 43. *Scolymus hispanicus*, Querschnitt durch eine Wurzel von 0,8mm Dicke. epⁿ Epidermis, k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perzykel, ph Phloem, m.xy Metaxylem. (×148).

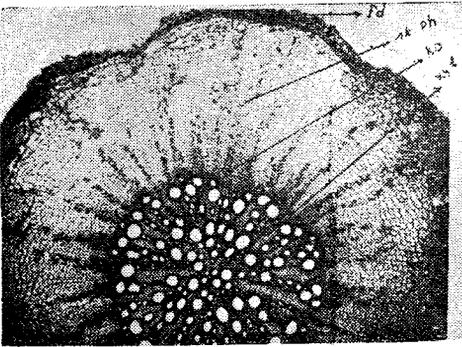
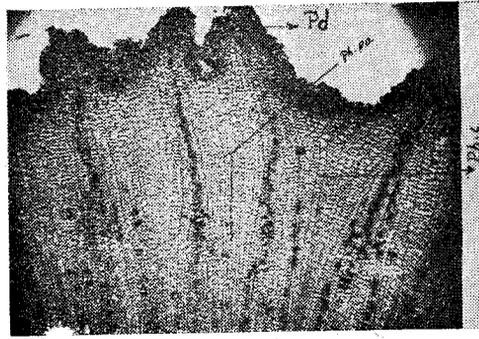


Abb. 44. *Scolymus hispanicus*, Querschnitt durch eine Wurzel von 5,7mm Dicke. pd Periderm, sk ph sekundäres Phloem, ka Kambium, xy.1 Xylemstrahlen. (×8).

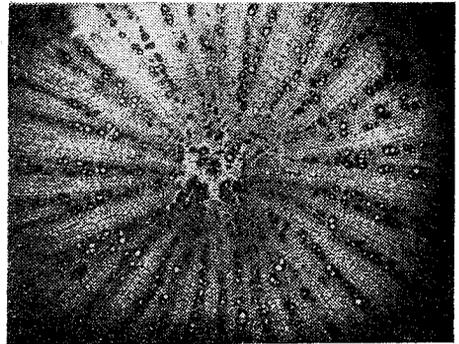
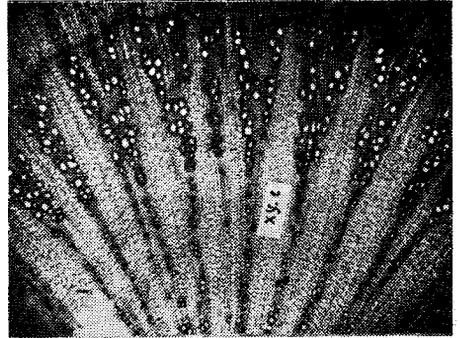


Abb. 45. *Scolymus hispanicus*, Querschnitt durch eine Wurzel von 2cm Dicke. pd Periderm, ph pa Phloemparenchym, ph.l Phloemstrahlen ka Kambium sk xy sekundäres Xylem, xy.1 Xylemstrahlen. (×8).

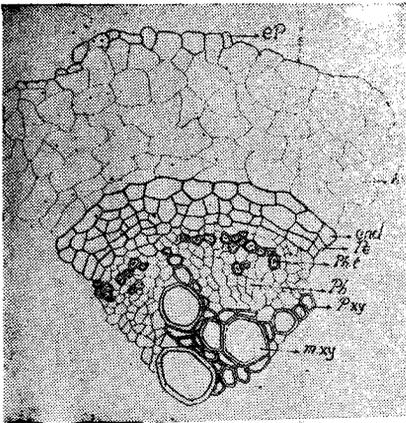


Abb. 46. *Astragalus mitchellianus*, Querschnitt durch eine Wurzel von 0,4mm Dicke. ep Epidermis, k Rindenparenchym, end Endodermis, pe Perizykel, phl, Phloemfasern, ph Phloem, p.xy Protoxylem, m.xy Metaxylem. (× 280).

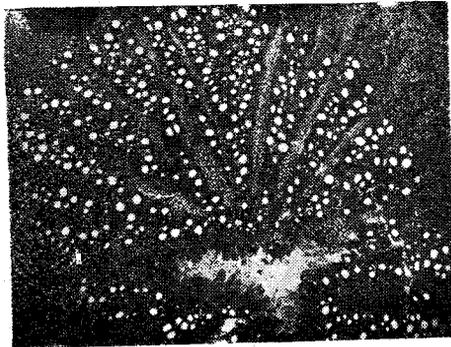
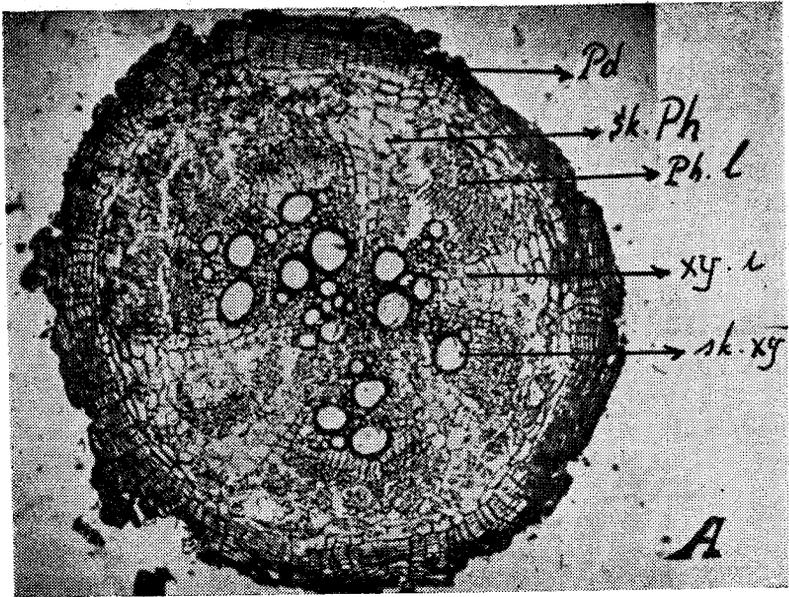


Abb. 47. *Astragalus mitchellianus*, A. Querschnitt durch eine Wurzel von 1,1mm Dicke. pd Periderm, sk.ph sekundäres Phloem, ph.l Phloemfasern, xy.l Xylemstrahlen, sk.xy sekundäres Xylem. (×40).

B. Querschnitt durch eine Wurzel von 8mm Dicke. Die Parenchymzellen im Zentrum der Wurzel und im innersten Teil der Markstrahlen bereits verschleimt. (×8).

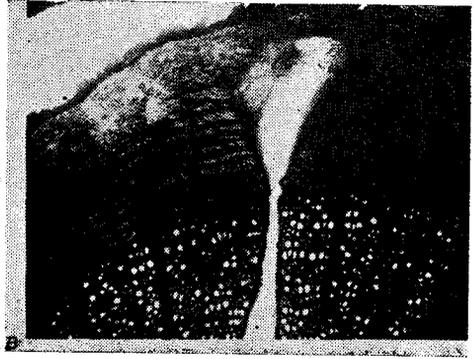
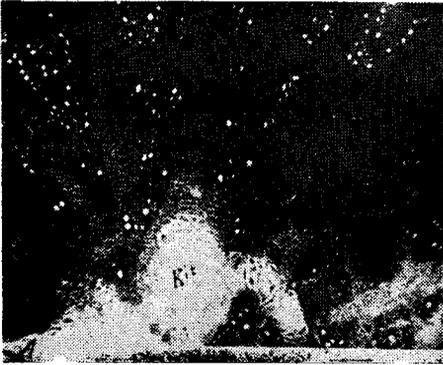


Abb. 48. *Astragalus mitchellianus*, A. Querschnitt durch eine Wurzel von 2cm Dicke. kit vergrößerter Tragacanthaherd dringt in die Xylemstrahlen ein. ($\times 8$).
 B. Querschnitt durch eine Wurzel von 2,5cm Dicke. Tragacantha dringt weiter in das sekundäre Phloem ein, wo es sich zu Beuteln ausbildet. ($\times 8$).

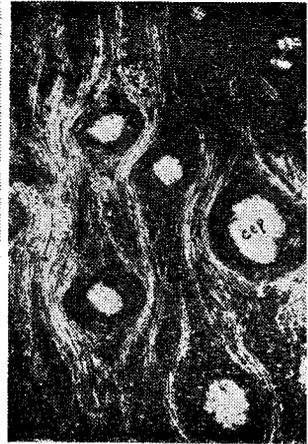
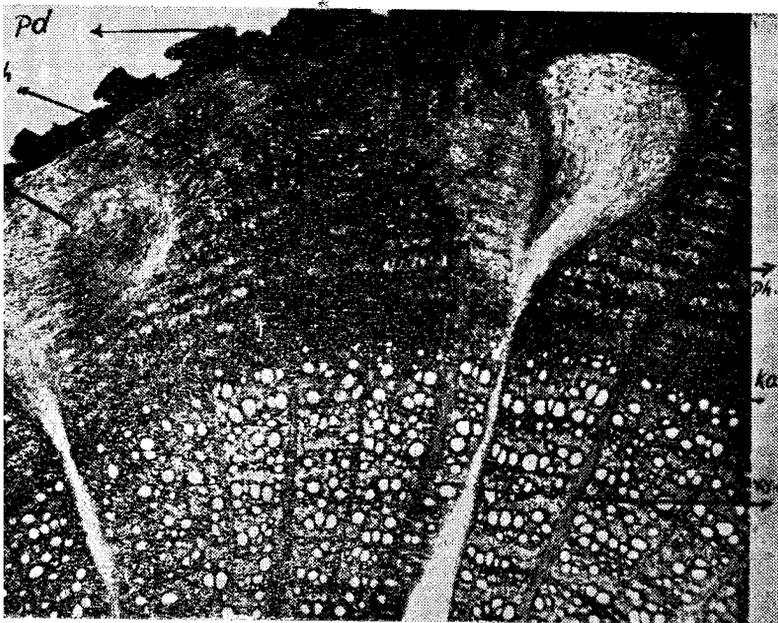


Abb. 49. *Astragalus mitchellianus*, A. Querschnitt durch eine Wurzel von 2,5cm Dicke. pd Periderm, sk.ph sekundäres Phloem, cep Tragacanthabeutel im sekundären Phloem bilden einen Kreis, ph.l Phloemstrahlen, ka Kambium, xy l Xylemstrahlen. ($\times 8$).
 B. Dieselben Beutel im tangentialen Längsschnitt. ($\times 8$).

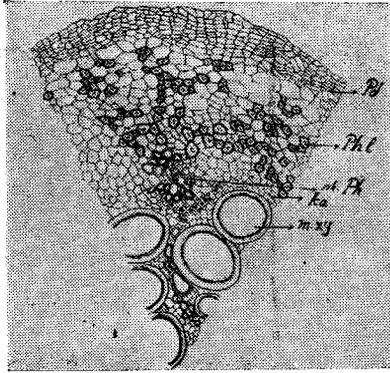


Abb 50. *Astragalus microcephalus*, Querschnitt durch eine Wurzel von Imm Dicke. ph Periderm, ph.l Phloemfasern, sk ph sekundäres Phloem, ka Kambium, m.xy Metaxylem. (×172).

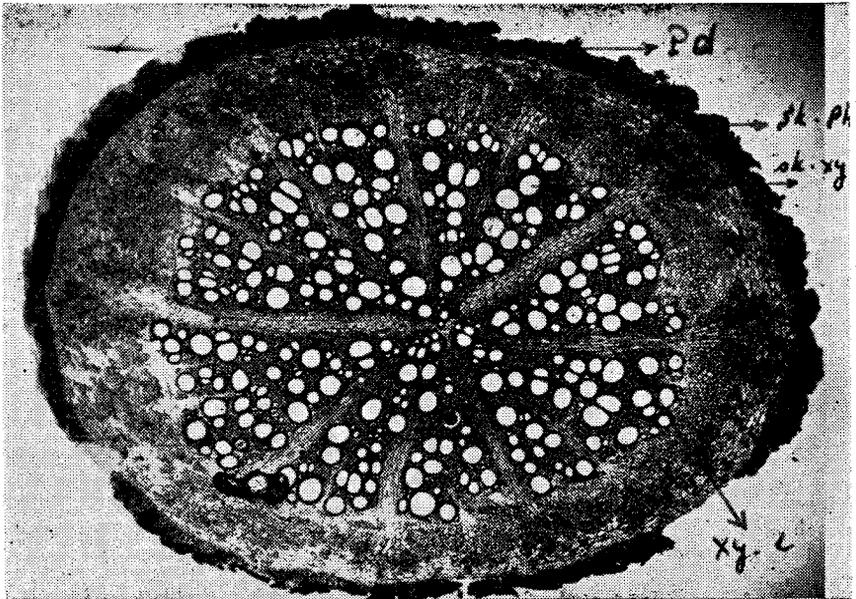


Abb. 51. *Astragalus microcephalus*, pd Periderm, sk.ph sekundäres Phloem, sk.xy sekundäres Xylem, xy.l Xylemstrahlen. (×8).

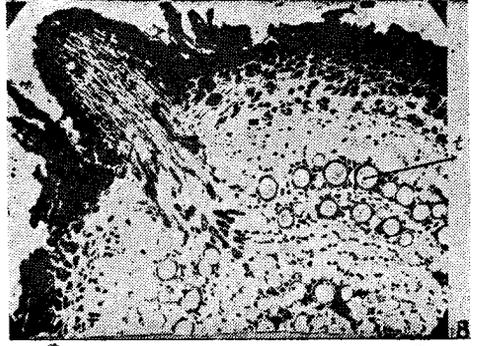
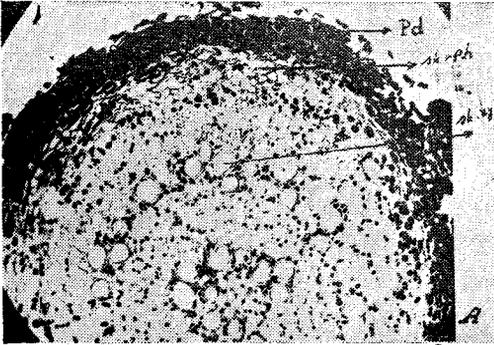


Abb. 52 *Acantholimon venustum*, A. Querschnitt durch eine Wurzel von 0,9mm Dicke. pd im Periderm viel Gerbstoffe, sk.ph sekundäres Phloem, sk.xy sekundäres Xylem, t weitlumige Tracheen in konzentrischer Anordnung. (×40).

B. Anlage einer Seitenwurzel. (×75).

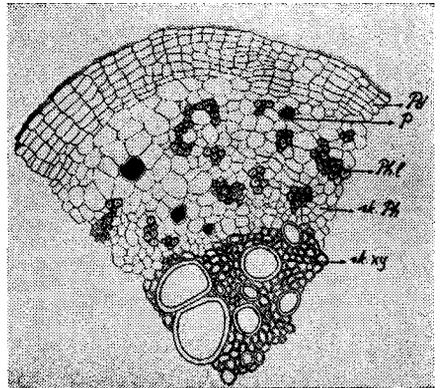
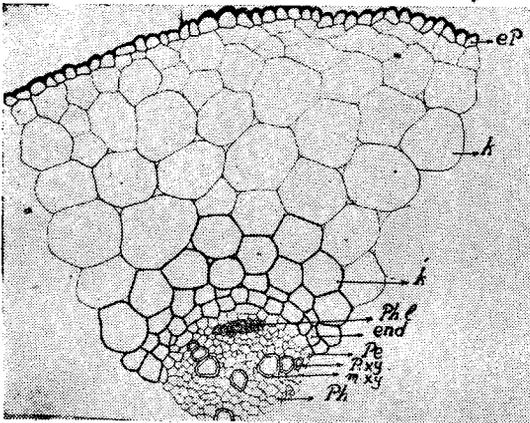


Abb. 53. *Genista jaubertii*, Querschnitt durch eine Wurzel von 0,5mm Dicke. ep Epidermis mit stark verdickten äusseren Zellwänden, k Rindenparenchym, k' Festigungsgewebe, end Endodermis, pe Perizykel, ph Phloem, ph.l Phloemfasern, p.xy Protoxylem, m.xy Metaxylem. (×300).

Abb. 54. *Alhagi camelorum*, Querschnitt durch eine Wurzel von 0,9mm Dicke. pd Periderm, p Phlo-baphene, ph.l Phloemfasern, sk.ph sekundäres Phloem, sk.xy sekundäres Xylem. (×150).

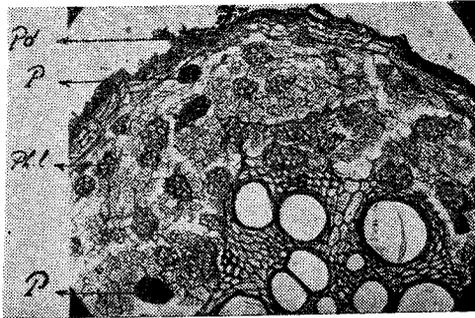
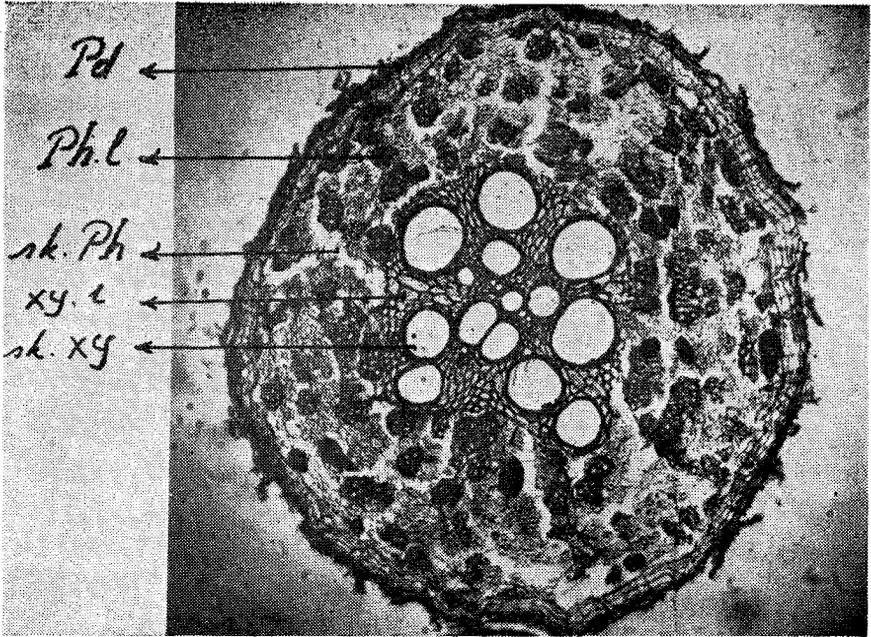


Abb. 55. A. *Alhagi camelorum*, Querschnitt durch eine Wurzel von 1,2mm Dicke. pd Periderm, ph l Phloemfasern, sk.ph sekundäres Phloem, xy.l Xylemstrahlen, sk.xy sekundäres Xylem. ($\times 40$)

B. Ein Teil desselben vergrößert. ($\times 75$).

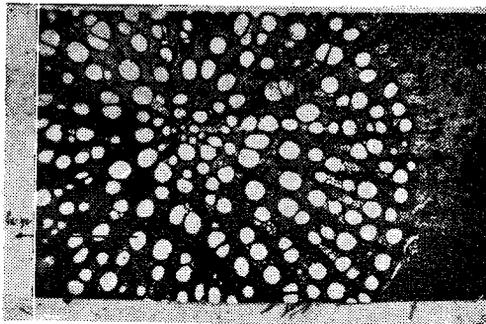
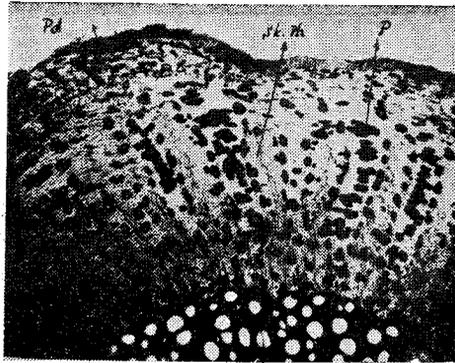


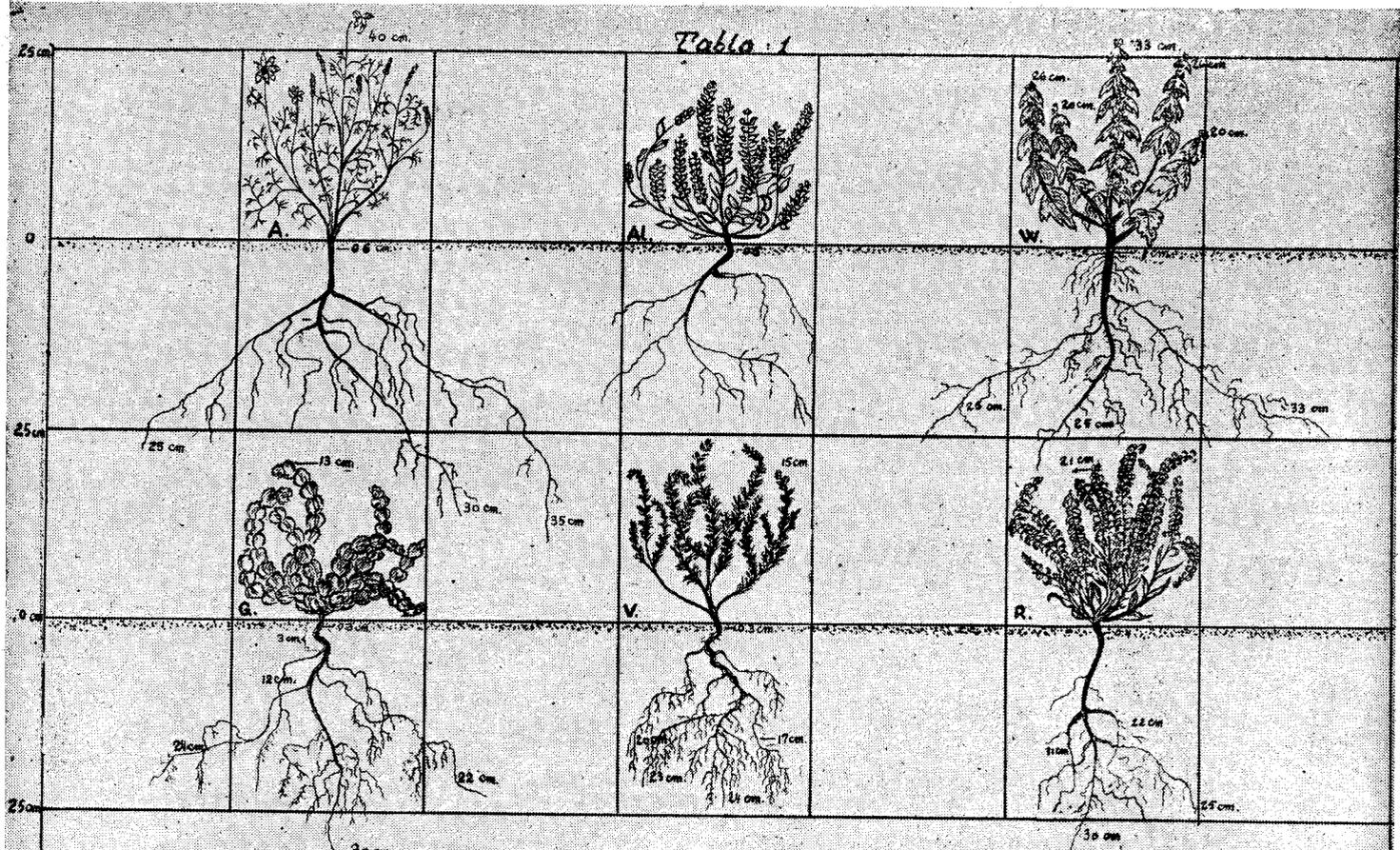
Abb. 56. *Alhagi camelorum*, Querschnitt durch eine Wurzel von 1cm Dicke, pd Periderm, sk.ph sekundäres Phloem, p Phlobaphene, sk.xy sekundäres Xylem. ($\times 8$).



Abb. 57. *Alhagi camelorum*, Tangentialer Längsschnitt durch eine Wurzel von 5,4mm Dicke. p Phlobaphene, t weite Gefäße. ($\times 8$).

TAFEL I

Tabla 1



A. *Adonis flammula*

G. *Gaium articulatum*

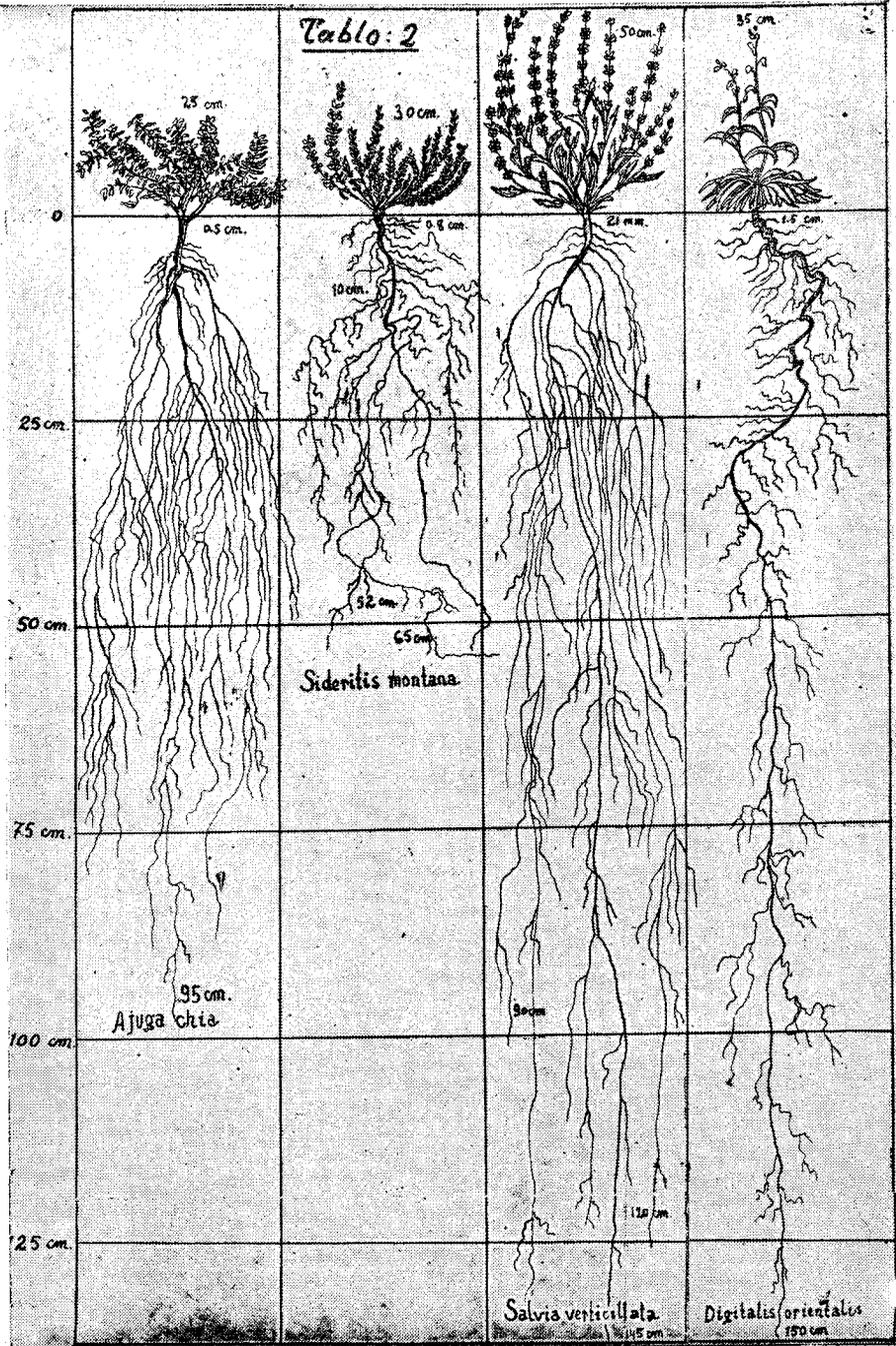
Al. *Alyssum campestris*

V. *Veronica chamaepitys*

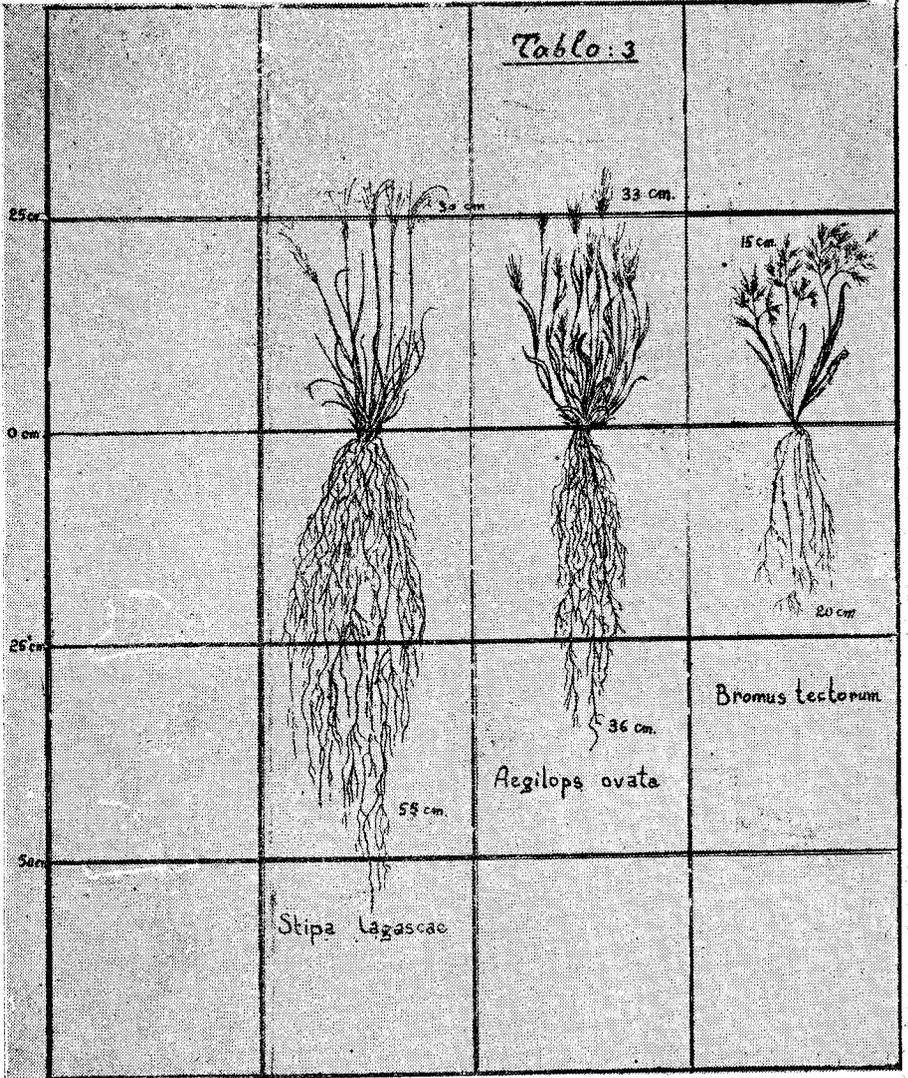
W. *Wiedemannia orientalis*

R. *Rochelia stellulata*

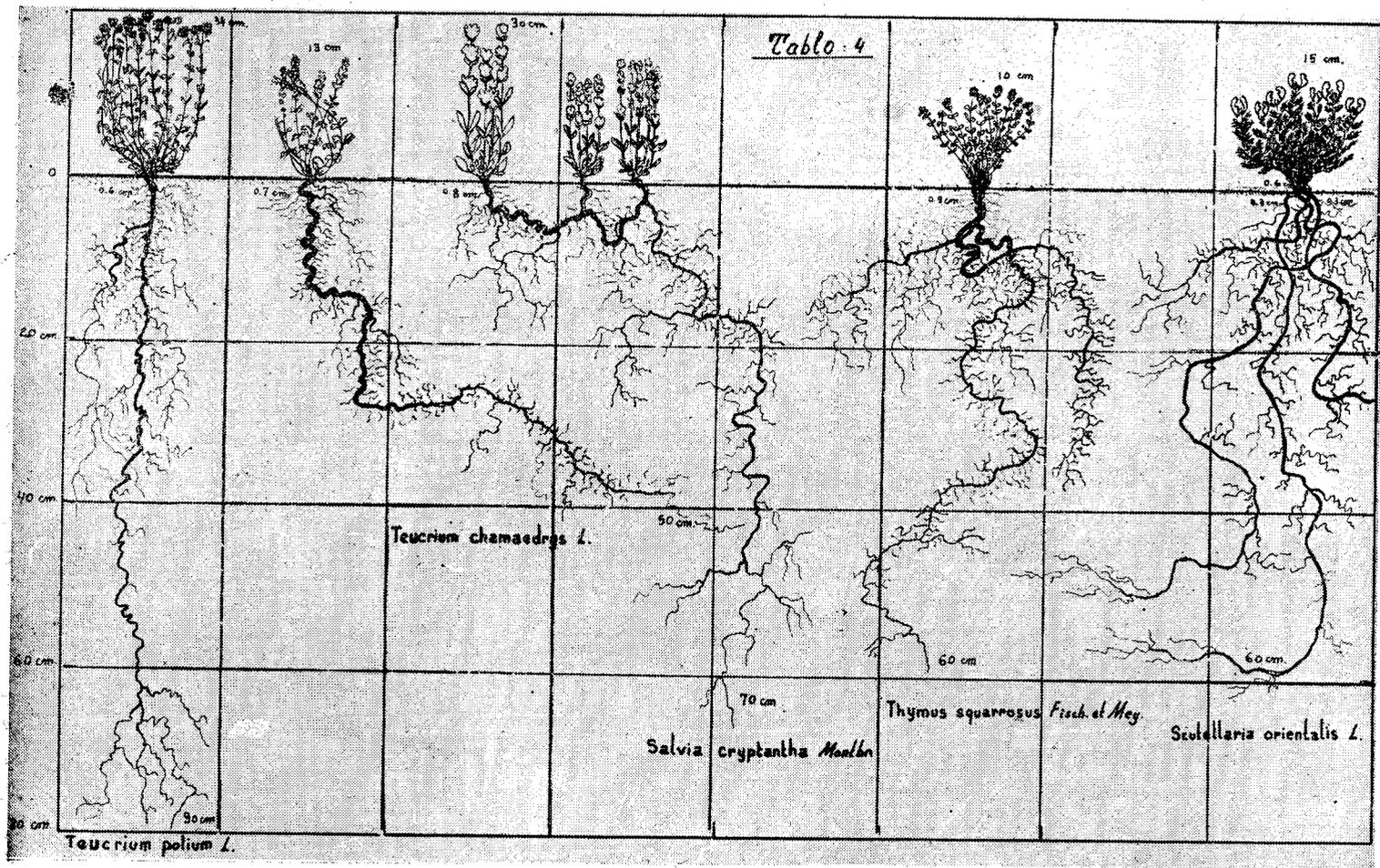
TAFEL II



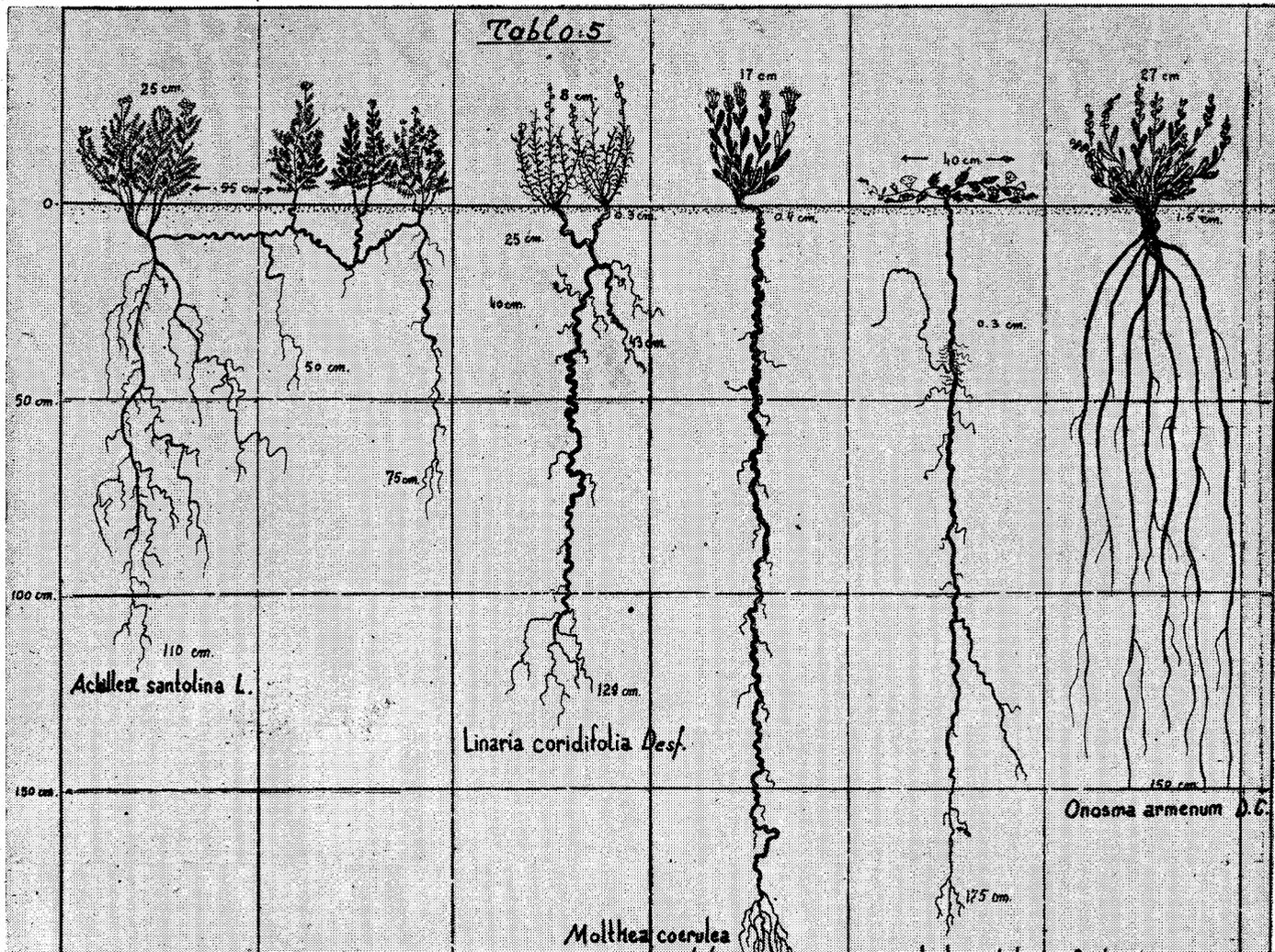
TAFEL III



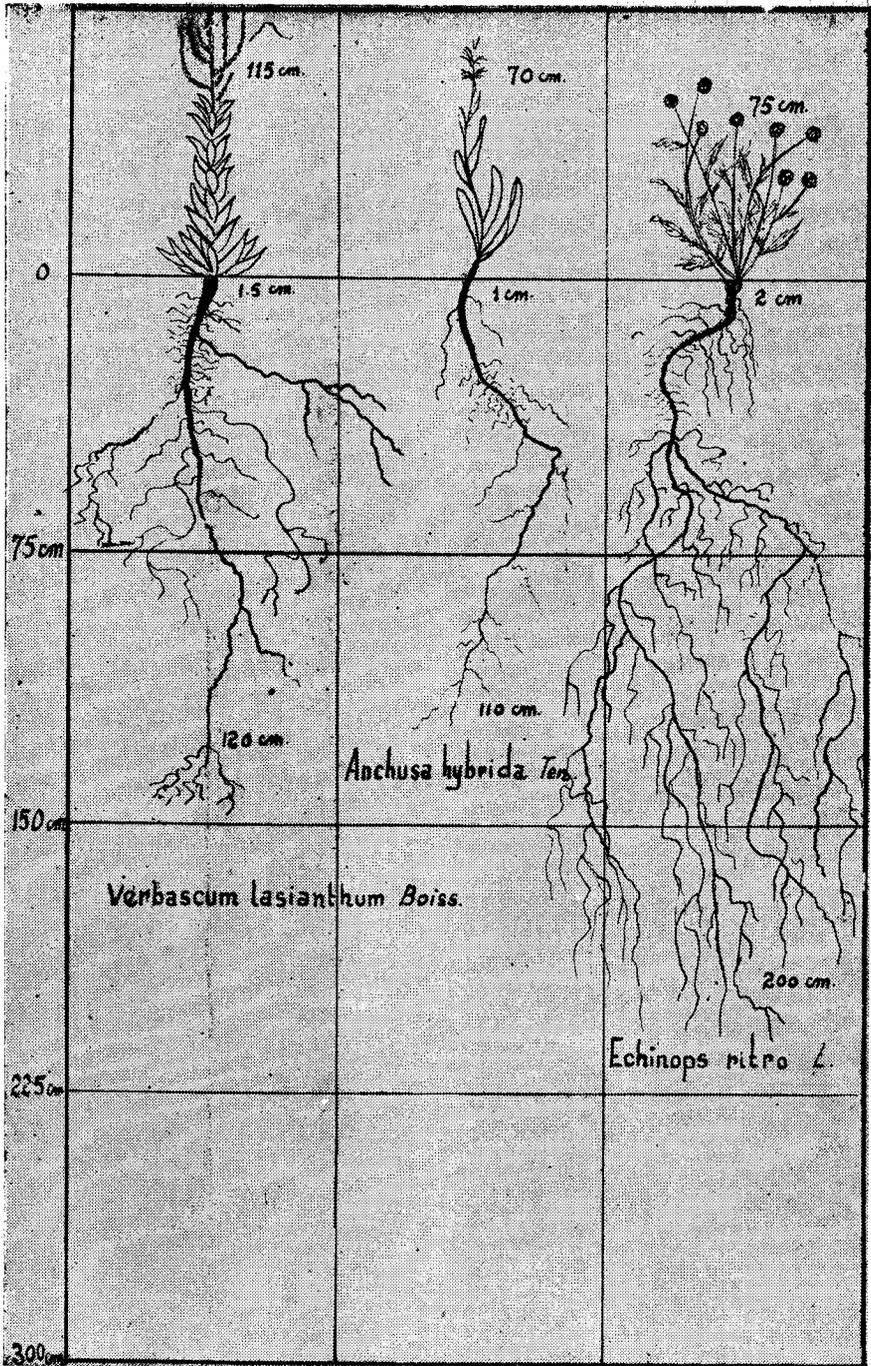
TAFEL IV

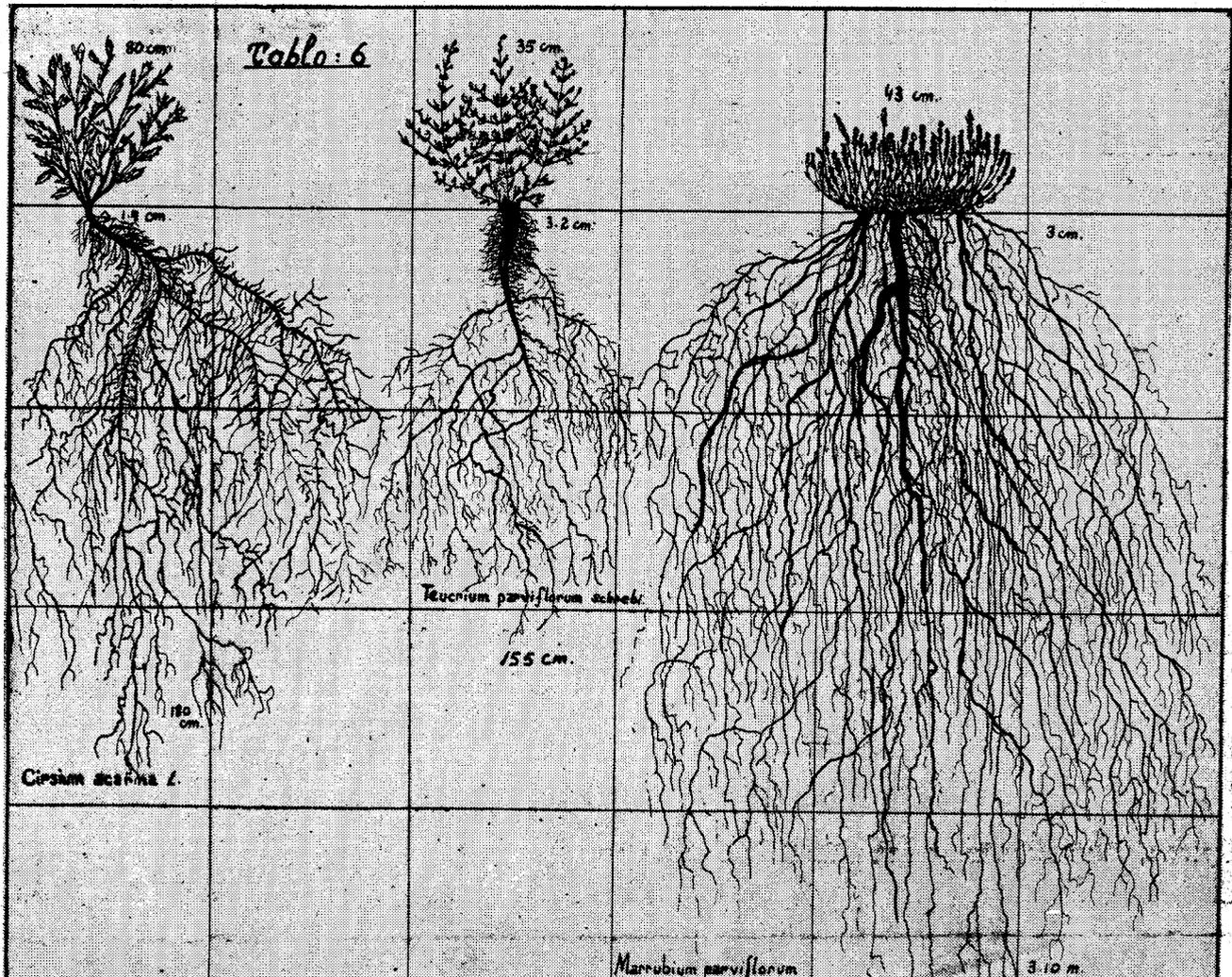


Tablo 5

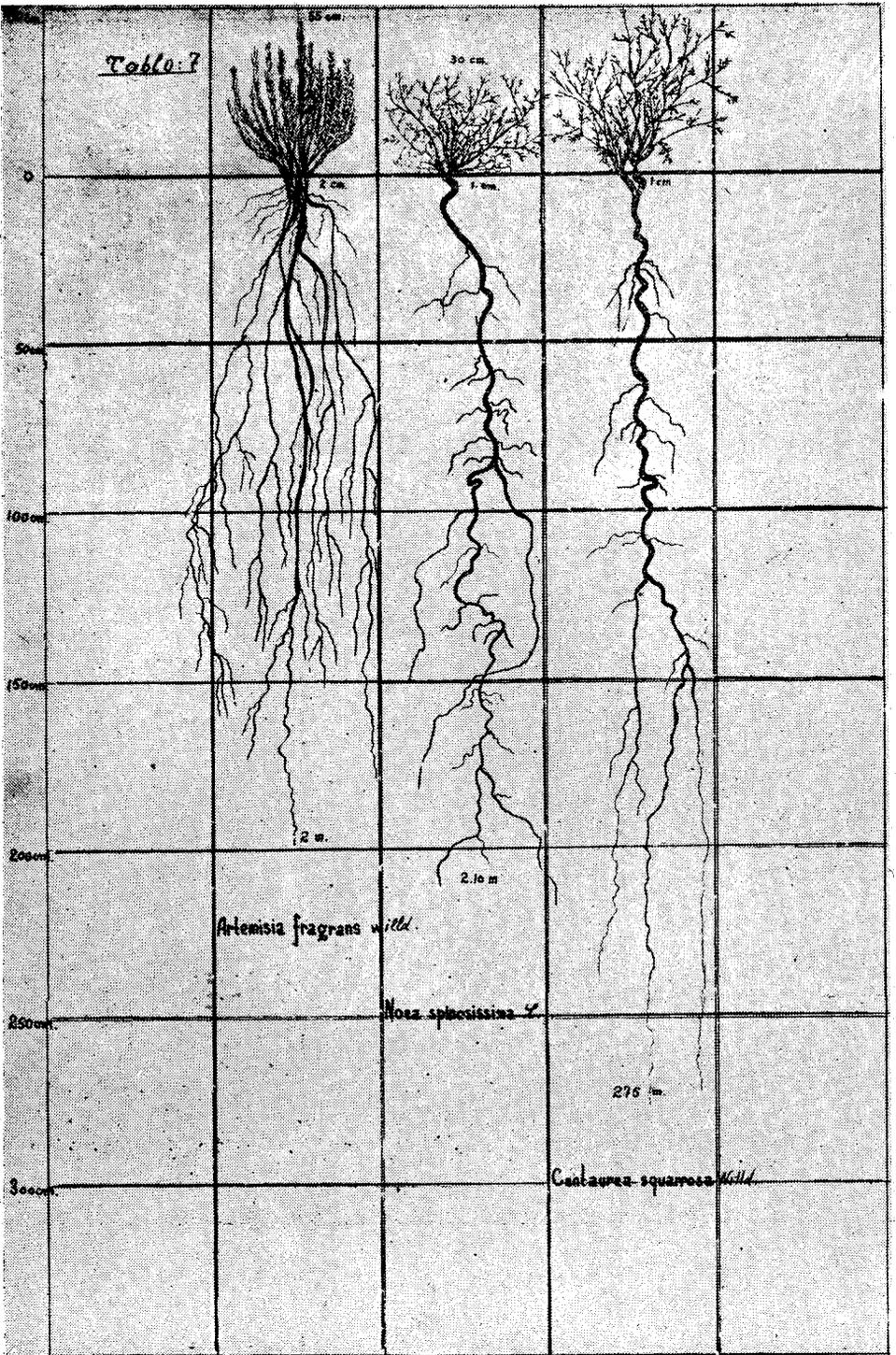


TAFEL V/a





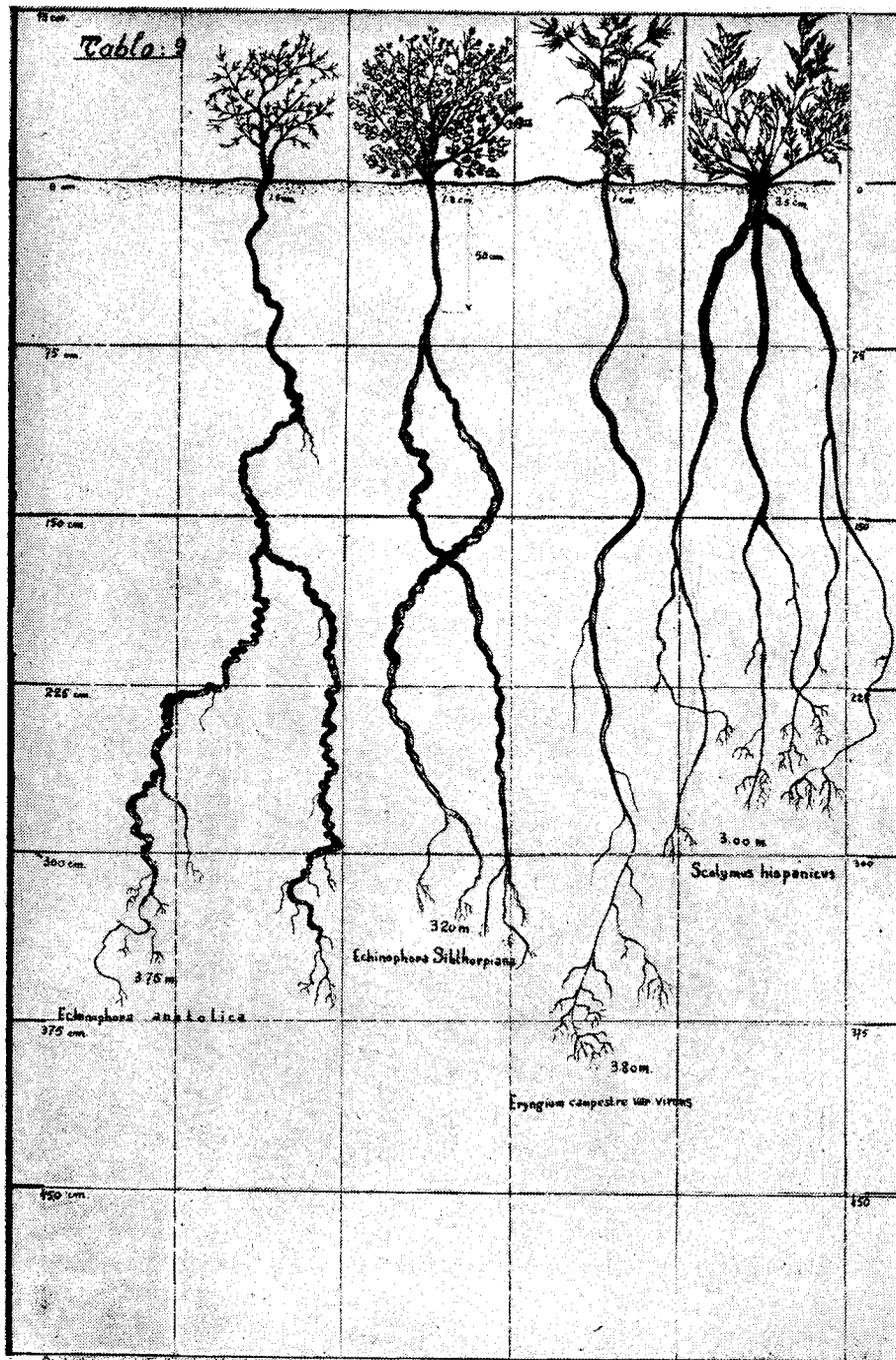
TAFEL VII



TAFEL VIII

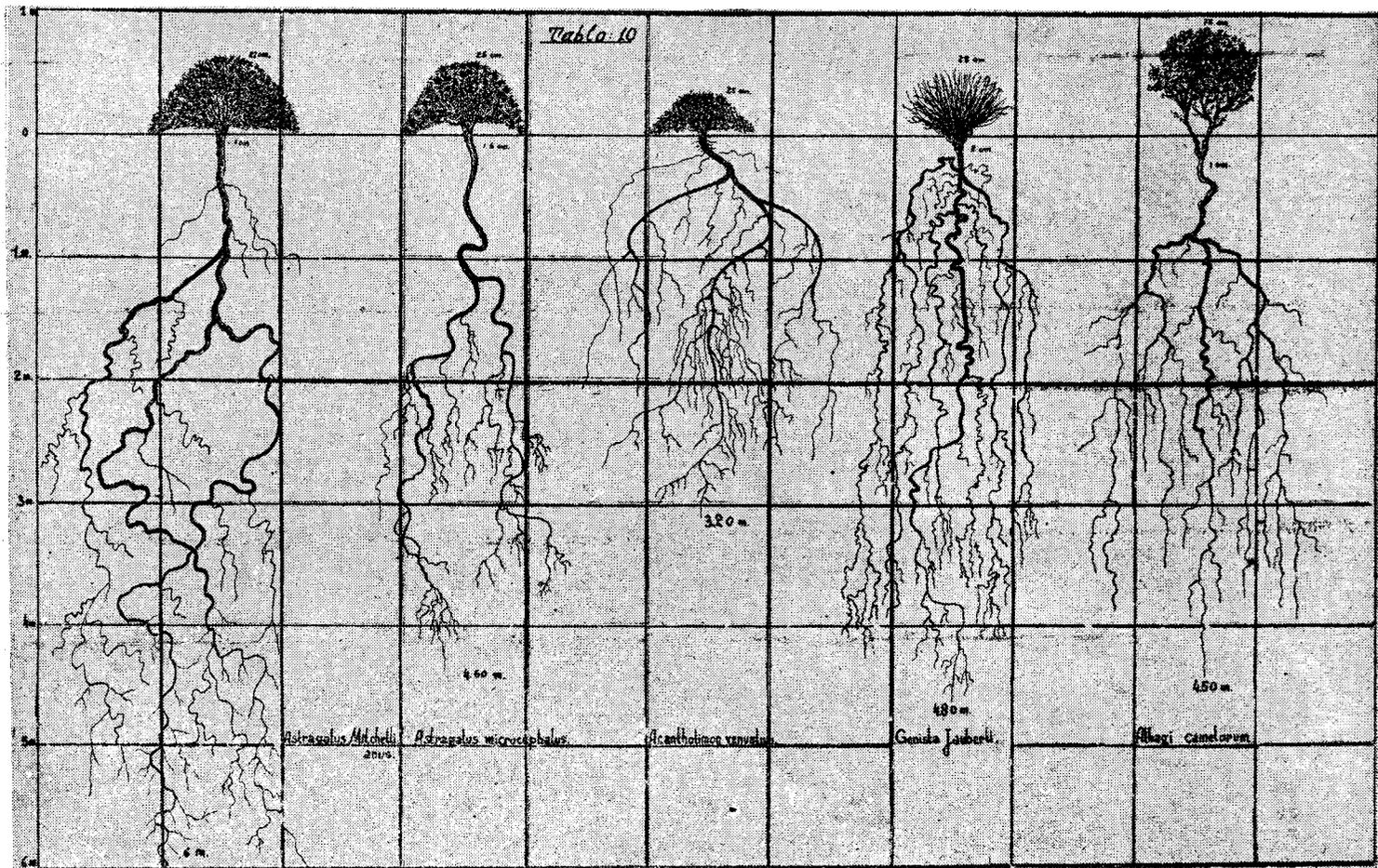


TAFEL IX



TAFEL X

Tafel 10



**Communications de la Faculté des Sciences
de l'Université d'Ankara**

Fasc. 2

Tome IV Série C

Table des Matières

BEDİA BOZKURT : Seenadeln (Syngnathiden) aus dem Süßwasser der Türkei	1
SEVİNÇ ÖGEL : A Contribution to the Study of Blood-Cells in Orthoptera	15
KÂMİL BİLGER : Vergleichend anatomische Untersuchungen über die Wurzeln einiger in der Umgebung von Ankara vorkommender Steppenpflanzen	42