

MILORAD M. JANKOVIĆ i
JELENA BLAŽENČIĆ

**REZULTATI MORFOLOŠKIH I ANATOMSKIH PROUČAVANJA
KARAKTERA I PRAVE PRIRODE KONČASTIH (PERASTIH
I JEDNOSTAVNIH) SUBMERZNIH ORGANA RAŠKA (*TRAPA L.*),
KAO I DINAMIKE NJIHOVE ORGANOGENEZE**

(Prethodno saopštenje)

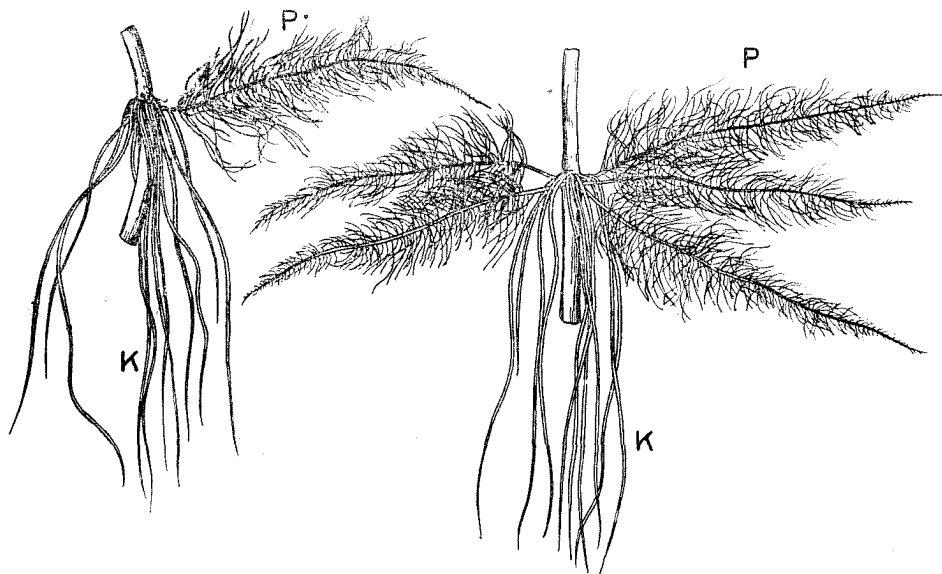
UVOD. OSNOVNA PROBLEMATIKA

Individualno razviće vodene biljke rašak (*Trapa L.*) odlikuje se izuzetnom složenošću, naročito u pogledu karaktera pojavljivanja i smenjivanja različitih asimilacionih organa. Kako je to ranije već više puta ukazivano (M. M. Janković 1955, 1956), na prvim nodusima glavne stabljike (a docnije i sporednih stabljika), pojavljuju se najpre linearni submerzni i sedeći listovi. Oni docnije, sa rastenjem glavne stabljike i aktiviranjem sve novih i novih nodusa na njoj, bivaju nizom prelaznih oblika zamenjeni listovima sasvim drukčijim po obliku i veličini: rombičnim, nazubljenim i vrlo krupnim listovima u flotantnoj rozeti, sa zadebljalom peteljkom na sredini. Dakle, za rašak je karakteristična izrazita heterofilija, i to tako da se listovi različiti oblikom i veličinom sukcesivno smenjuju od osnove ka vrhu stabljike, u skladu sa njenim rastenjem i razvićem.

Međutim, ono što je za trapu u pogledu asimilacionih organa posebno karakteristično, jeste da se pored listova javljaju i još dve vrste asimilacionih organa, končastog oblika, od kojih su jedni razgranati i obavezno zeleni, dok su drugi jednostavni i često bez hlorofila. I jedni i drugi nalaze se na istim nodusima, i to tako da su končasti razgranati organi u nivou listova, a končasti nerazgranati nešto iznad listova i ovih razgranatih končastih organa (sl. 1 i 2).

Prvo se javljaju končasti razgranati organi, i to, po pravilu samo jedan, bočno sa leve i desne ivice linearnog lista, znači ukupno dva takva končasta organa uz svaki list (po nekad ih ima i po tri!). Oni rastu horizontalno i lebde u vodi. Docnije, kada su se već sasvim razvili a linearni

listovi opali, javljaju se iznad njih i mnogobrojni negranati končasti organi, često bez hlorofila, beličaste do ljubičaste boje, ali često i zeleni, za koje bez dvoumljenja možemo reći da su po svojoj prirodi adventivni korenovi: oni su, uglavnom, pozitivno geotropni i, u slučaju onih nodusa koji se nalaze bliže dnu vodenog bazena, ukorenjuju se u mulj.



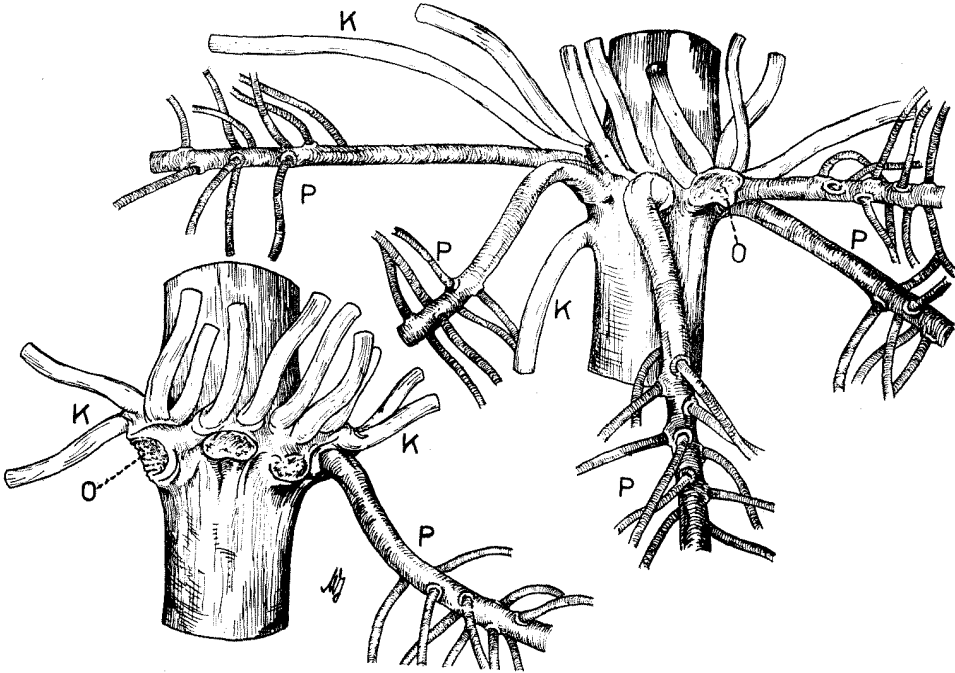
Sl. 1. Nodusi raška (*Trapa* L.) sa perastim adventivnim korenima (P) i končastim adventivnim korenima (K); (original).

Abb. 1. Nodi der Wassernuss (*Trapa* L.) mit federartigen Adventivwurzeln (P) und faserigen Adventivwurzeln (K); (Original).

Što se tiče razgranatih končastih organa, koji prethode ovim nerazgranatim a javljaju se posle linearnih submerznih listova (odnosno posle listova flotantne rozete), stvar je dosta složena. Oni, po svemu sudeći, imaju ograničen rast (nerazgranati končasti organi su po svoj prilici neograničenog rasta). Pošto su bočno razgranati, i to tako da bočne grane, »pera«, imaju najveću dužinu pri osnovi glavnog vretena a najmanju pri njegovom vrhu, i pošto su zeleni usled prisustva hlorofila, potsećaju najviše na submerzne peraste listove kod *Myriophyllum*-a. Pri površnom upoređenju čini se da između perastih submerznih listova *Myriophyllum*-a i končastih razgranatih organa trape nema nikakvih bitnih razlika.

U funkcionalnom pogledu nema sumnje da ovi interesantni organi trape vrše istu onu ulogu koju su vršili i njeni submerzni listovi: fotosintezu u uslovima vodene sredine. Ustvari, ovi organi dolaze da zamene submerzne listove trape, s obzirom da oni dosta kratko traju te ubrzo opadaju. S te strane posmatrano moglo bi se reći da i trapa, kao i *Myriophyllum* i neke druge vodene biljke, ima peraste submerzne listove, pored linearnih submerznih.

Međutim, u morfološkom i genetičkom pogledu ne bi se a priori moglo tvrditi da ovi razgranati končasti organi trape predstavljaju submerzne listove. Mnogo šta u njihovoj prirodi ukazuje da se radi ne o submerznim listovima već o adventivnim »perastim« korenima, koji su preuzeli funkciju fotosinteze u uslovima vodene sredine.



Sl. 2. Jako uvećani nodusi raška (*Trapa* L.) sa perastim adventivnim korenima (P), končastim adventivnim korenima (K) i ožiljcima linearnih submerznih listova (O); (original).

Abb. 2. Sehr vergrößerte Nodi der Wassernuss (*Trapa* L.) mit federartigen Adventivwurzeln (P), faserigen Adventivwurzeln (K) und Narben linearen submersen Blättern (O); (original).

Ustvari, kada je reč o ovim končastim razgranatim organima trape, može se konstatovati da među botaničarima postoje u osnovi dva suprotna mišljenja. Prema jednim, radi se o adventivnim korenovima, razgranatim i zelenim, koji su preuzeli funkciju listova, to jest funkciju fotosinteze (P. V. Zitek 1955., M. J. Constantin 1886, M. Barneoud 1848., H. Gams 1925., G. Eberle 1925., M. M. Janković 1955. i 1956.), dok neki drugi autori, naprotiv, smatraju da su to prosto perasti submerzni listovi, u suštini istovetni sa listovima *Myriophyllum*-a (W. T. Wine 1935., V. N. Vasiljev 1960., W. C. Muenschner 1964.).

Barneoud je još 1848. isticao da su perasti submerzni organi trape po svojoj prirodi koreni jer su »... u svim tačkama organizacije identični organizaciji prostih korenića koji se zarivaju u mulj, u vreme prve faze

u razviću vegetacije trape« (M. Barneoud 1848.). Povodom dileme o pravoj prirodi perastih submerznih organa trape Konstantin ističe da se u tom pogledu prave određene greške: »... moram ukazati na jednu grešku koja se uvlačila u veliki broj knjiga. I pored već starih istraživanja Barneoud-a ostaje se pri shvatanju da su vazdušni listovi celi, a submerzni perasti. O tome ne može biti ni reči, jer čak i površno ispitivanje pruža dokaz da su tobožnji perasti listovi ustvari zeleni koreni, koji izbijaju ispod listova, koji posle opadanja ostavljaju jasan ožiljak« (M. J. Konstantin 1886.).

Posebno je interesantno shvatanje Vasiljeva (V. N. Vasiljev 1960.), koji čak misli da se tu radi o izmenjenim lisnim zaliscima: »... pošto se oni nalaze tamo gde su obično raspoređeni zalisci, i to po jedan sa svake strane lisnog ožiljka, što je svojstveno zaliscima, to treba misliti, da su to stvarno zalisci koji su dobili u vodenoj sredini specifičnu formu i anatomsku građu...«. Na ovo mišljenje Vasiljeva, da se radi o izmenjenim zaliscima, vratićemo se docnije.

Pre nego što pređemo na izlaganje rezultata naših ispitivanja i zaključaka do kojih smo pri tome došli, treba da podvučemo da zastupnici shvatanja o lisnoj prirodi končastih razgranatih organa trape ne iznose njemu u prilog nikakav stvarni dokaz, već se rukovode, izgleda, jedino njihovom spoljašnjom, zaista velikom sličnošću sa submerznim perastim listovima *Myriophyllum*-a. S druge strane, zastupnici suprotnog shvatanja, da se radi o adventivnim perasto razgranatim korenima sa funkcijom submerznih perastih listova, baziraju to uglavnom samo na statičkim anatomskim istraživanjima. Mada je ovo shvatanje svakako daleko bolje zasnovano od onog drugog, ipak mu nedostaje uvid u dinamiku anatomije perastih submerznih organa i njihovo poreklo, čime bi se svakako do kraja otklonila bilo kakva dilema u pogledu prave prirode ovih interesantnih asimilacionih organa trape. Naši napori su zato bili upućeni i u ovom pravcu, pa smo uporedo proučili ne samo anatomiju svih submerznih asimilacionih organa trape, već i dinamiku njihovog razvića kao i topografiju njihovog porekla. Uzročnost njihove pojave, vremenske uslovljenosti i uzajamnih odnosa, takođe su bili predmet naših istraživanja. U ovome radu biće izneti samo osnovni rezultati, dok će detaljna analiza postignutih rezultata i iscrpan prikaz unutrašnje i spoljašnje morfogeneze biti dati na drugom mestu.

METODIKA

Pred sobom smo postavili cilj da detaljno anatomski i morfološki ispitamo čitavu zonu nodusa, na kojima se inače javljaju, sukcesivno, sve ove tri vrste asimilacionih submerznih organa, i to tako da pratimo njihovo pojavljivanje i smenjivanje, kako bi njihov međusobni odnos bio što jasniji. Zato smo postavili seriju plodova trape da klijaju i da se klice dalje razvijaju, pri čemu smo, istovremeno, uzimali pojedine biljčice, u različitim fazama razvića, i fiksirali ih za dalju anatomsku obradu. Ustvari, mi smo na svakoj biljčici, a one su hile različite starosti i na različitom

stupnju razvića, anatomske obradili sve njene noduse (kod najmlađe biljčice, koja je prva fiksirana, naravno, bio je u pitanju samo jedan, prvi nodus), tako da nam je to pokazalo sliku stanja u kome se nalaze pojedini, nodusi iste biljke, zavisno od svoje starosti, odnosno od stupnja svoga razvića. S druge strane, mi smo posmatrali i postepen razvoj svakog nodusa posebno, kakve sve promene doživljavaju njegova tkiva i kakvi se i kojim redom, kao i na kome mestu, začinju njegovi organi; istina, ovo, praćenje razvića jednog istog nodusa, bilo je moguće samo posrednim putem, to jest upoređenjem promena na nodusima istoga ranga kod različitih biljčica, koje su uzimane za analizu jedna za drugom. Znači, stanje prvog nodusa (ili bilo kog drugog!) one biljke koja je najdocnije fiksirana i koja se najdalje razvila, pokazuje, najverovatnije, ono stanje u kome bi bio i isti nodus biljčice koja je fiksirana još u samom početku ogleda, dok je bila sasvim nerazvijena. Ovakvim postupkom mogla se dobiti jasna slika o morfološkim procesima u tkivu svakog nodusa, kao i o različitom stupnju u istom momentu različitih nodusa iste biljke, to jest o karakteru i uzajamnim odnosima sve tri vrste submerznih asimilacionih organa trape.

Detaljni rezultati ovih istraživanja biće izneti docnije, drugom prilikom, a za sada, u ovom radu, težište će biti samo na pitanju prave prirode končastih razgranatih organa trape.

Za anatomska ispitivanja fiksirali smo noduse trape u fiksativu Navašina i dalje ih obrađivali parafinskom metodom. Mikrotomom su sečeni serijski preseki debljine 10 mikrona. Preparati su bojeni Hajdenhajnovim hematoksilinom. Nodusi su fiksirani, kako je već rečeno, u različitim fazama njihovog razvića, tako da se time mogao da prati sukcesivan razvoj i perastih organa na njima. Ispitivanja su vršena uglavnom na vrsti *Trapa longicarpa* M. J a n k.

REZULTATI ISTRAŽIVANJA I DISKUSIJA

Prema našim istraživanjima nedvosmisleno proističe zaključak da su razgranati (perasti) končasti organi trape ustvari adventivni koreni, koji su s obzirom na specifične potrebe biljke preuzeli fotosintetičku funkciju submerznih listova, i u skladu s tim adekvatno se morfofunkcionalno prilagodili. Posle ovih naših istraživanja verujemo da će otpasti svaka dilema u pogledu prave prirode ovih interesantnih organa, dok će njihova specifična funkcionalnost moći da bude bolje osvetljena, posebno u vezi sa međunosima tri vrste submerznih asimilacionih organa trape. Pri tome, unutrašnja topografija nodusa u vezi sa lokalizacijom začetaka ovih triju vrsta asimilacionih organa biće sasvim jasna, što je od primarnog značaja za razumevanje njihove morfologije, geneze i funkcionalnosti.

Kako je već rečeno, *Vasiljev* veruje da su »perasti« asimilacioni organi trape ustvari izmenjeni lisni zalisci (vidi napred naveden citat!). *Vasiljev* ističe da je dokaz lisnog porekla ovih organa to što »... od ovih nitasto razdeljenih organa postoji čitav niz postepenih prelaza ka nesumnjivim zaliscima: ukoliko su oni na stablu više raspoređeni, utoliko

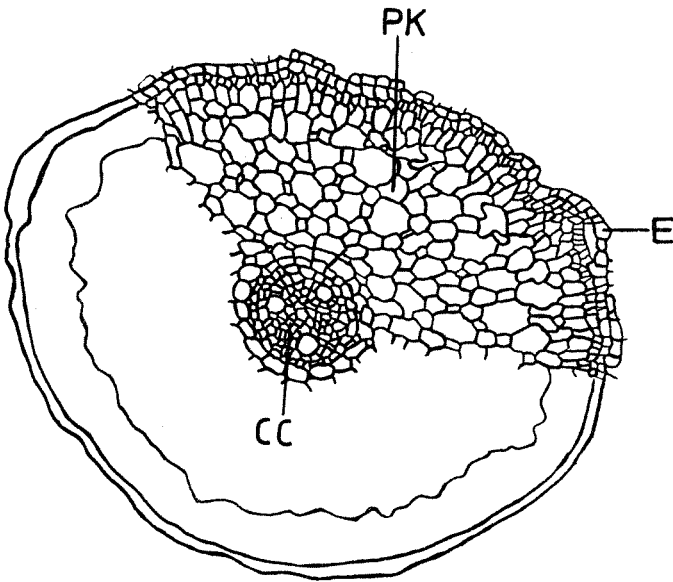
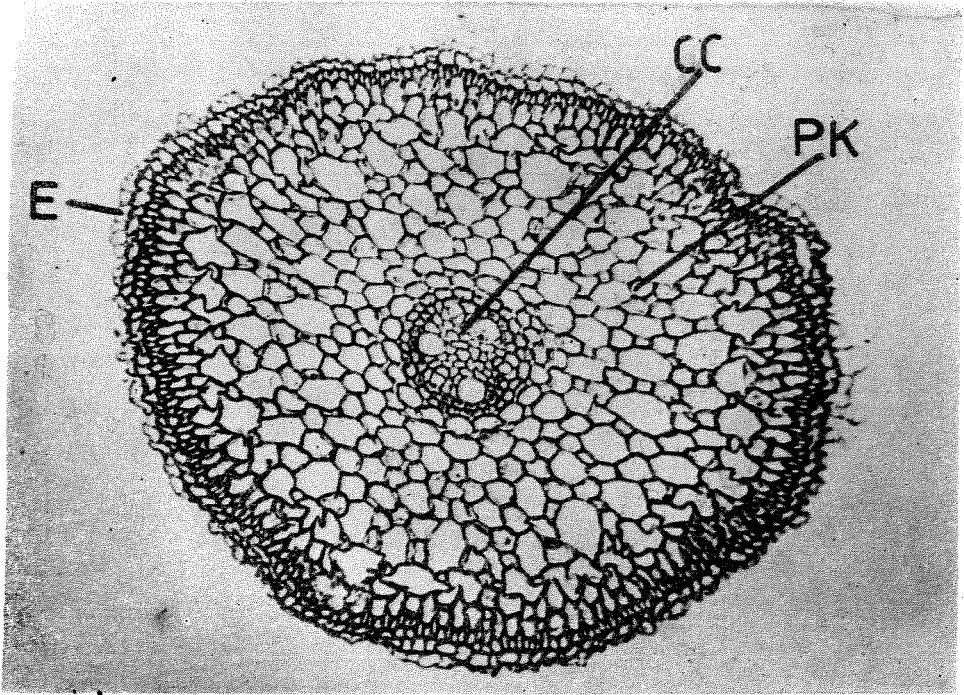
njihovi bočni delovi postaju sve kraći i kraći. Poslednji se smanjuju dotle, dok od njih ne ostane samo mali kvržičast izraštaj na centralnoj stabljici. Dalje počinje da se skraćuje i samo centralno stablo, a još više pojavljuju se već niodkoga neosporavani nesumnjivi zalisci. Prisustvo postepenih prelaza između ovih tajanstvenih organa i zalistaka, kao i njihov apsolutno istovetan raspored po bokovima lisnih ožiljaka, govori u korist istovetnog porekla ovih organa. Zato ćemo nitasto deljene podvodne asimilirajuće organe smatrati zaliscima« (V. N. Vasiljev, 1960).

Međutim, ovakva interpretacija i shvatanje polaze, očigledno, od nekoliko pogrešnih pretpostavki. Pre svega, postepeno skraćivanje »perastih« asimilacionih organa, kao i njihovih bočnih izraštaja, ne može se smatrati kao izraz postepenog prelaženja u zaliske, koji će se, prema Vasiljevu, javiti docnije umesto ovih perastih organa, na višim nodusima. Stvar je u tome da su perasti asimilacioni organi na raznim nodusima, idući prema vrhu stabljike, nejednaki među sobom jer se nalaze na različitom stupnju svoga razvića: oni perasti organi koji su na donjim nodusima veći su i razvijeniji jer su stariji, dok su oni na višim nodusima kraći i slabije razgranati, ili čak i nerazgranati, jer su mlađi. Osim toga, nema sumnje da na razvoj ovih končastih perastih organa na višim nodusima određenog uticaja ima i funkcionalno izmenjena vegetaciona kupa u flotantnoj rozeti sa mnoštvom krupnih, moćno razvijenih listova.

Međutim, najjači dokaz protiv ovakvog shvatanja Vasiljeva jeste ta činjenica da se zalisci nalaze već na prvom nodusu, uporedo sa potpuno razvijenim perastim asimilacionim organima (sl. 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12). Oni su, doduše, sasvim sitni, kao male, golim okom skoro nevidljive kvržiće, ali se pod lupom mogu veoma dobro uočiti. I dok je pri velikom uvećanju, na uzdužnom i poprečnom anatomskom preseku, njihova intimna veza sa listovima savršeno jasna, dotle se perasti asimilacioni organi probijaju pored listova, istina u istom nivou, ali duboko iz unutrašnjosti tkiva stabljike, odnosno nodusa (sl. 6, 10). Uostalom ovakvo endogeno poreklo ovih perastih organa i jeste jedan od najvažnijih dokaza da se radi o adventivnim korenima a ne o perastim listovima, a najmanje bitno izmenjenim lisnim zaliscima. Ovakva slika u pogledu odnosa listova, zalistaka i perastih asimilacionih organa može se mnogo bolje posmatrati na višim nodusima, na kojima su zalisci inače daleko uočljiviji.

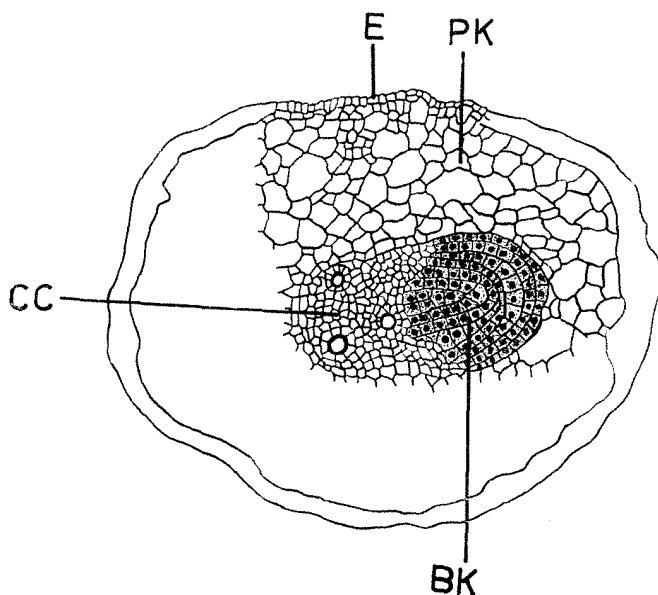
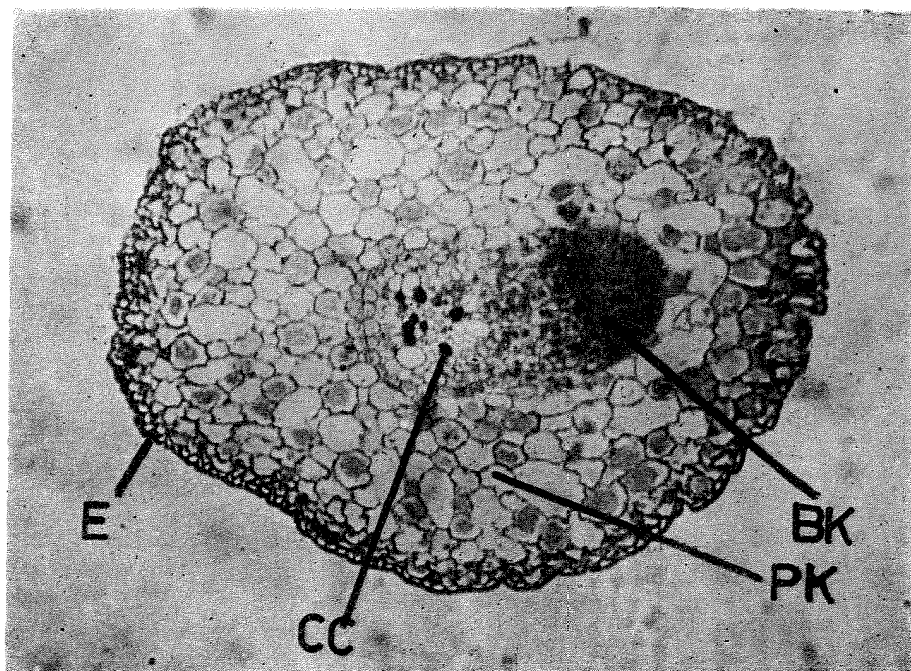
Prema tome, već makroskopskim posmatranjem uočava se da se bočno od listova i zalistika razvijaju perasti organi. Zalisci se nalaze pored primarno submerznih listova (na nodusima u flotantnoj rozeti i pored plivajućih listova), veoma su mali i mogu se, kako je već rečeno, uočiti samo pažljivim posmatranjem pod lupom. Perasti organi su u početku svoga razvića negranati, a tek kasnije dobijaju bočne grane koje im daju perast izgled. Pri tome, bočne grane su spiralno raspoređene, a ne u dva reda kao kod *Myriophyllum*-a. Perasti organi su negativno geotropni, sadrže hloroplaste pa prema tome vrše fotosintezu.

Već smo videli da bi se samo na osnovu površnog makroskopskog posmatranja i grube analogije moglo zaključiti da su perasti submerzni organi trape listovi, s obzirom da su kod mnogih vodenih biljaka submerz-



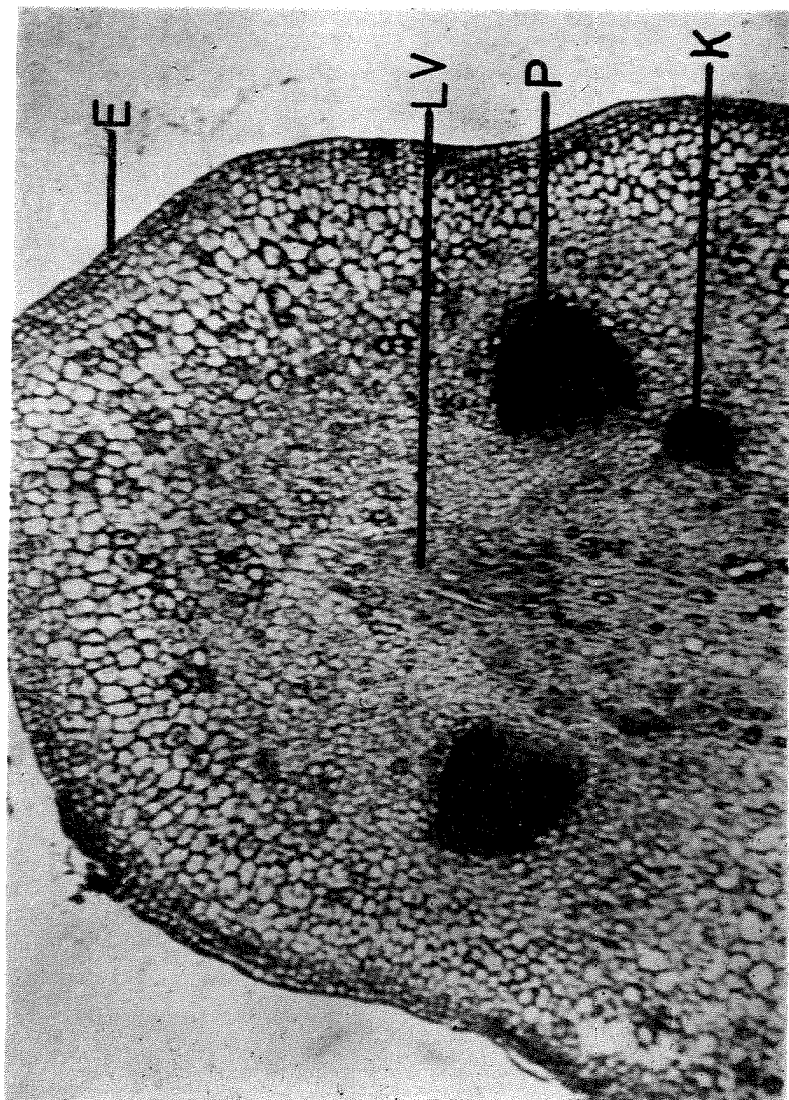
Sl. 3 Poprečni presek kroz končast adventivni koren: E — epidermis, PK — primarna kora, CC — centralni cilindar; (original).

Abb. 3. Querschnitt durch faserige Adventivwurzel: E — epidermis, PK — primäre Rinde, CC — Zentralzylinder; (original).



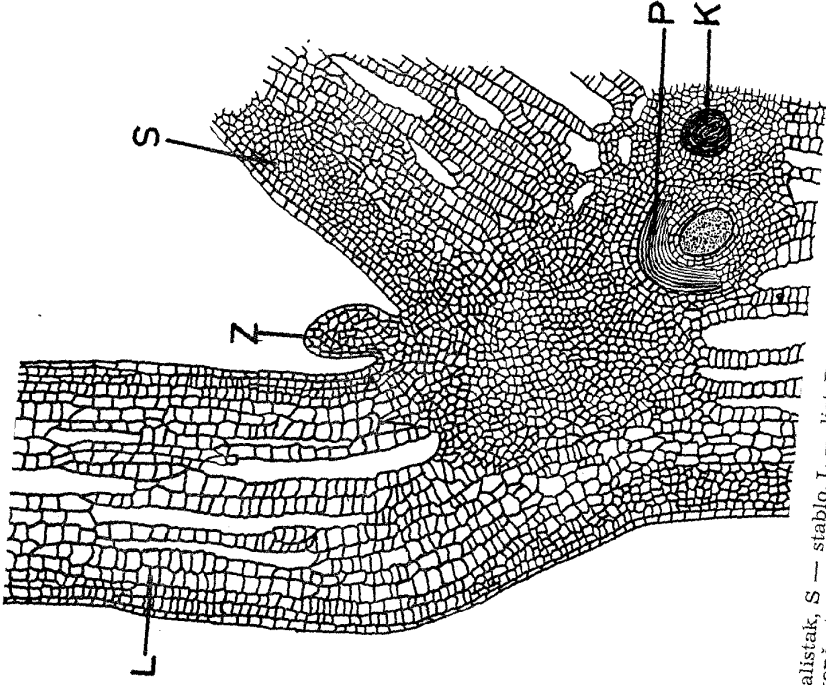
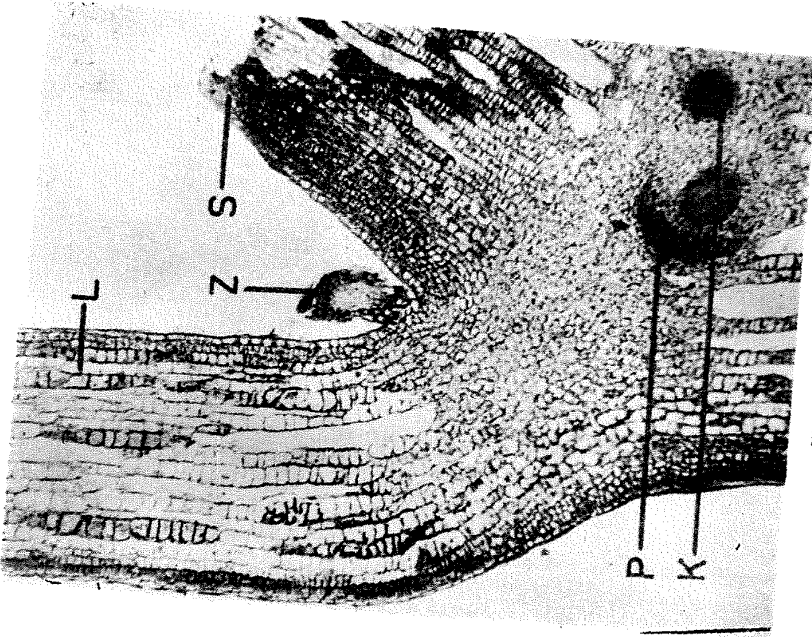
Sl. 4. Poprečni presek kroz perasti adventivni koren: E — epidermis, PK — primarna kora, CC — centralni cilindar, BK — začetak bočnog korena; (original).

Abb. 4. Querschnitt durch federartige Adventivwurzel: E — epidermis, PK — primäre Rinde, CC — Zentralzylinder, BK — der Keim Seitenwurzel; (Original).



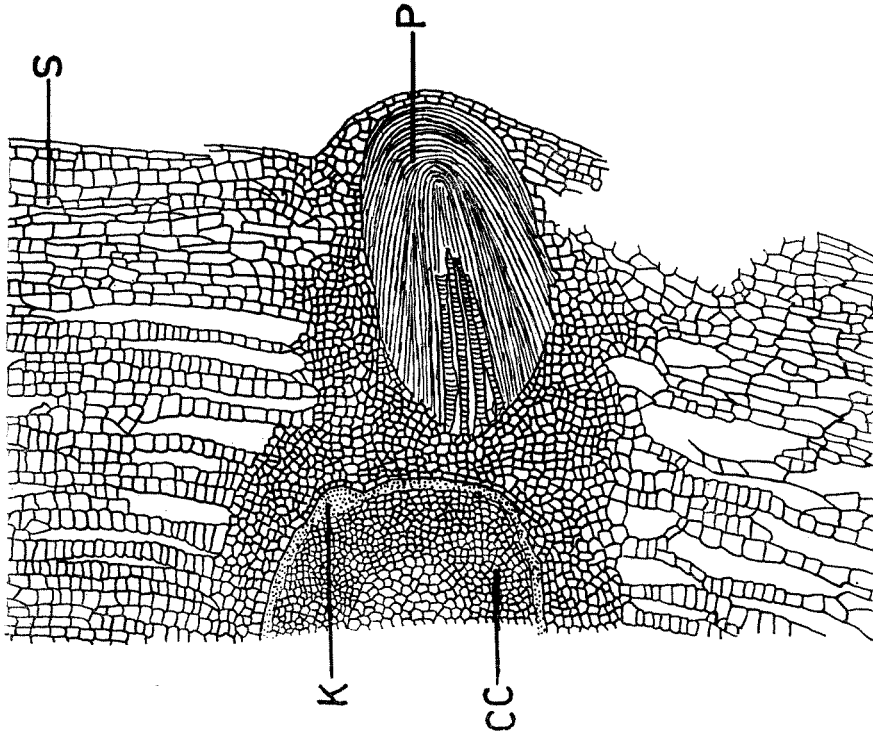
Sl. 5. Poprečni presek kroz prvi nodus: E — epidermis, LV — lisna veza, P — začetak perastih adventivnih korenova, K — začetak končastog adventivnog korena; (original).

Abb. 5. Querschnitt durch das erste Nodus: E — epidermis, LV — Blattverbindung, P — der Keim der federartigen Adventivwurzeln, K — der Keim des faserigen Adventivwurzeln; (Original).



Sl. 6. Uzdužni preseki kroz prvi nodus: Z — zalistak, S — stablo, L — list, P — začetak perastog adventivnog korena, K — začetak končastog adventivnog korena; (original).

Abb. 6. Längsschnitt durch das erste Nodus: Z — Nebenblatt, S — Stamm, L — Adventivwurzel, K — der Keim der faserigen Adventivwurzel; (Original).



Sl. 7. Uzdužni presek kroz prvi nodus: P — perasti adventivni koren, K — začetak končastog adventivnog korena, S — stablo, CC — centralni cilindar; (original).

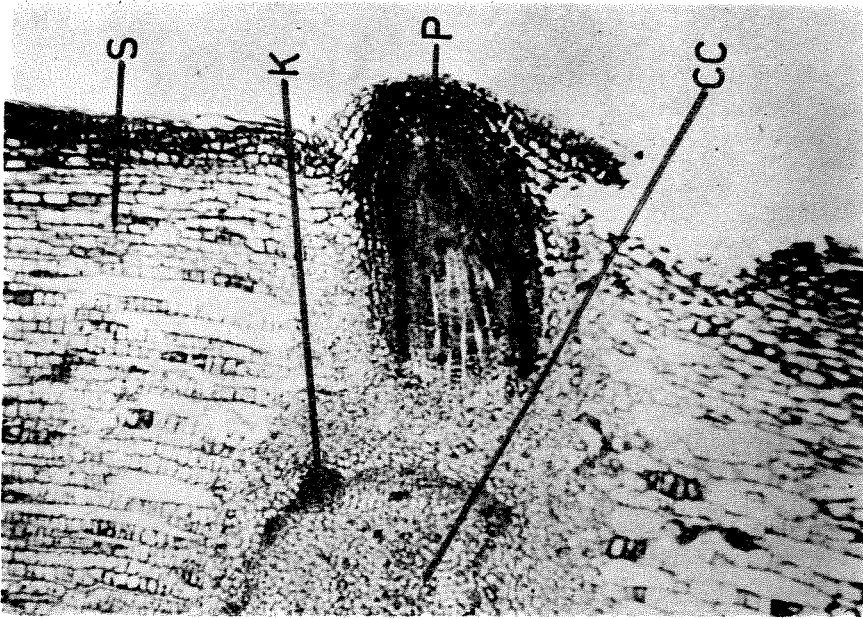
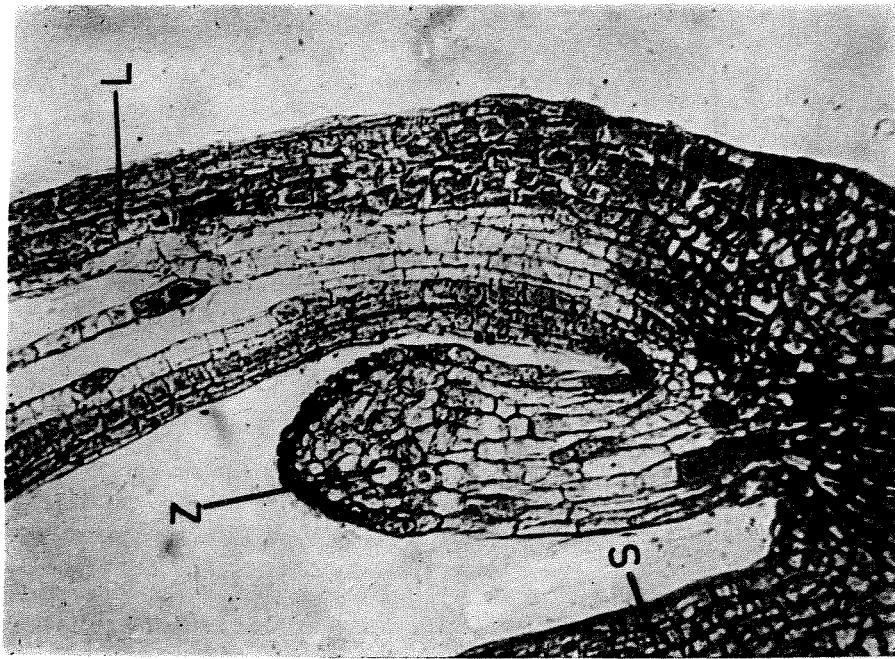


Abb. 7. Längsschnitt durch das erste Nodus: P — federartigen Adventivwurzel, K — der Keim des faserigen Adventivwurzel, S — Stamm, CC — Zentralzylinder; (Original).



Sl. 8. Uzdúžni presek kroz drugi nodus: Z — zalistak, L — list, S — stablo; (original).

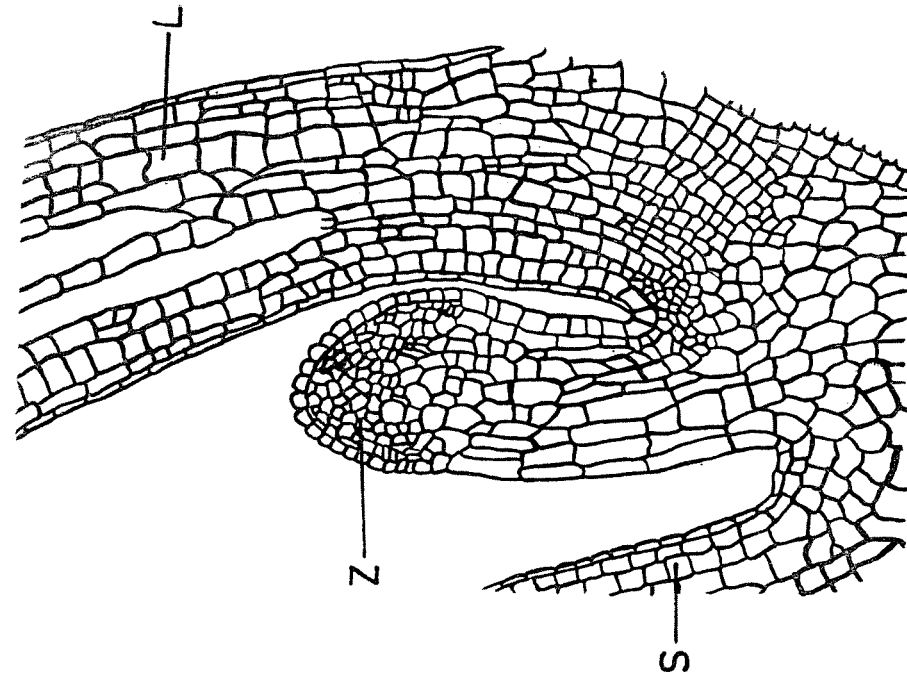
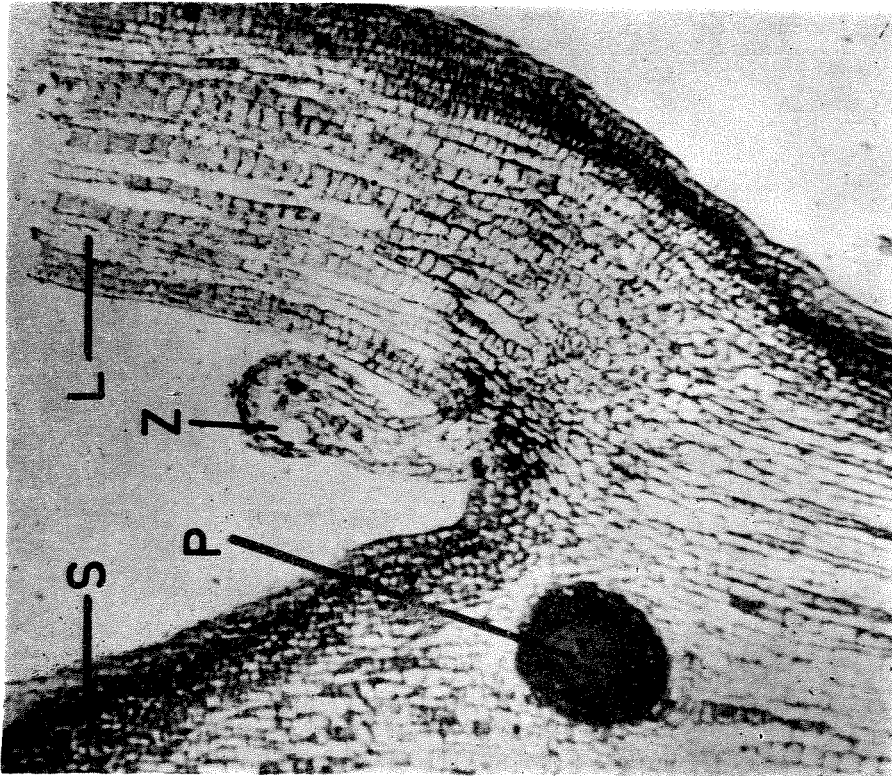
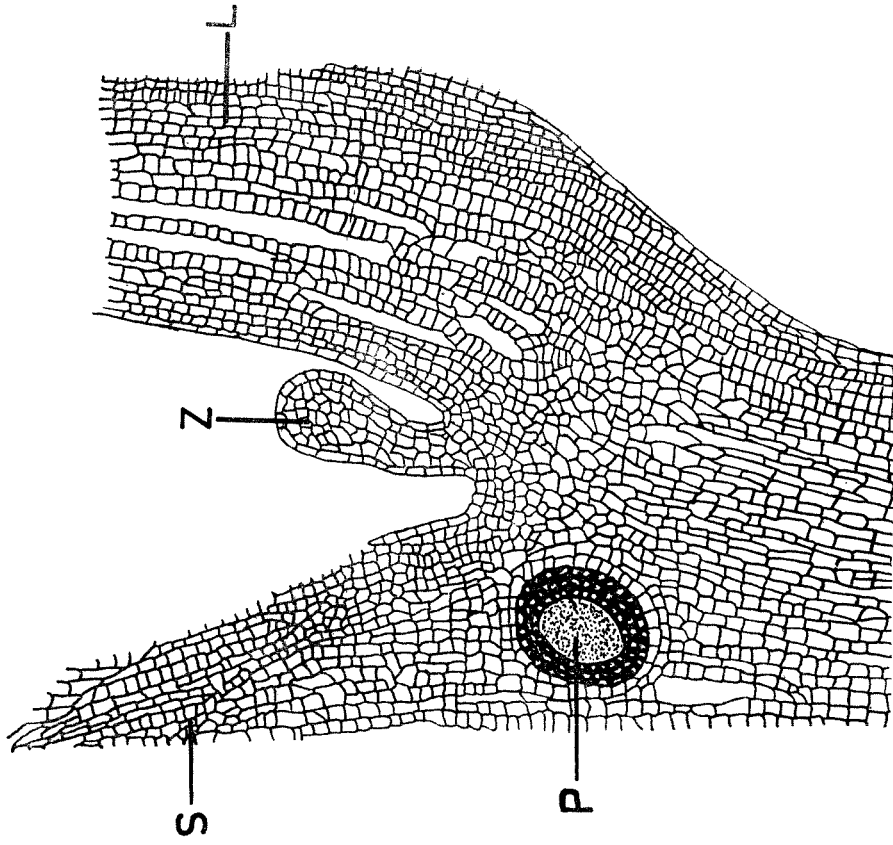


Abb. 8. Längsschnitt durch das zweite Nodus: Z — Nebenblatt, L — Blatt, S — Stamm; (Original).



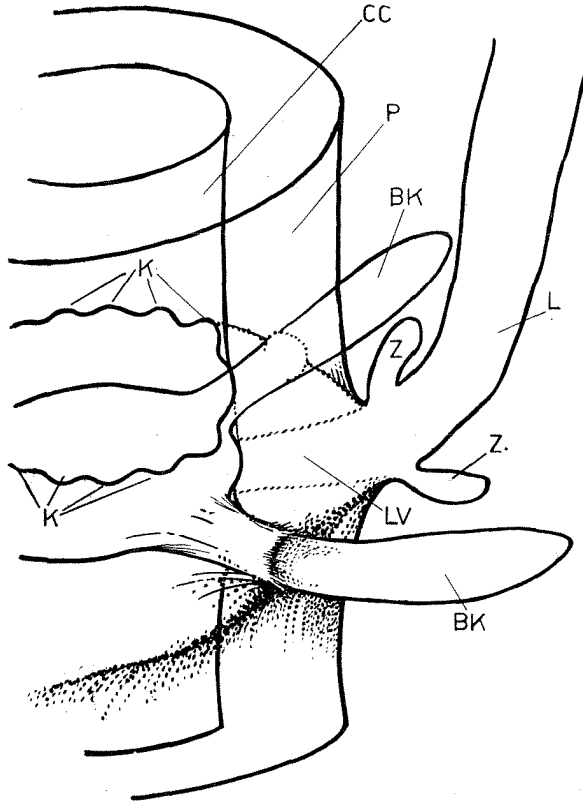


Sl. 9. Uzdužni preseki kroz drugi nodus: Z — zalistak, L — list, S — stablo, P — začetak perastog adventivnog korena; (original).

Abb. 9. Längsschnitt durch das zweite Nodus: Z — Nebenblatt, L — Blatt, S — Stamm, P — der Keim der federartigen Adventivwurzeln; (Original).

ni listovi perasto ili na drugi način končasto razdeljeni. Međutim, bliža anatomsko-morfološka posmatranja geneze ovih organa i proučavanje njihove anatomske građe, dovoljni su da se dođe do nedvosmislenog zaključka da su u pitanju adventivni koreni specifično morfofunkcionalno preobraženi. O tome je Barneoud pisao još 1848. sledeće: »Svi autori deskriptivne botanike smatrali su potpuno bez razloga da su to transformisani listovi, analogni onima kod *Myriophyllum*-a. Oni ih nazivaju folia submersa capillacea, vel pinnatipartita. Činjenice koje nam je dala organogeneza za borbu protiv takvog načina posmatranja potpuno su u skladu sa posmatranjima anatomske strukture ovih korenova« (M. Barneoud 1848.).

Razviće perastih adventivnih korena. Posmatrajući anatomske preseke napravljene kroz noduse na stabljici trape jasno se uočava da perasti



Sl. 10. Šematski prikaz nodusa raška (*Trapa L.*) sa centralnim cilindrom (CC), primarnom korom (P), listom (L), zaliscima (Z), lisnom vezom (LV), perastim adventivnim korenima (BK) koji su probili epidermis stabljike, i začecima linearnih adventivnih korenova (K); (original).

Abb. 10. Schematische Darstellung der Wassernussnodi (*Trapa L.*) mit zentralem Zylinder (CC), primärer Rinde (P), Blatt (L), Nebenblatt (Z), Blattverbindung (LV), federartigen Adventivwurzeln (BK) welche die Stengelepidermis durchbrechen, und mit Keimen der Adventivwurzeln (K); (Original).

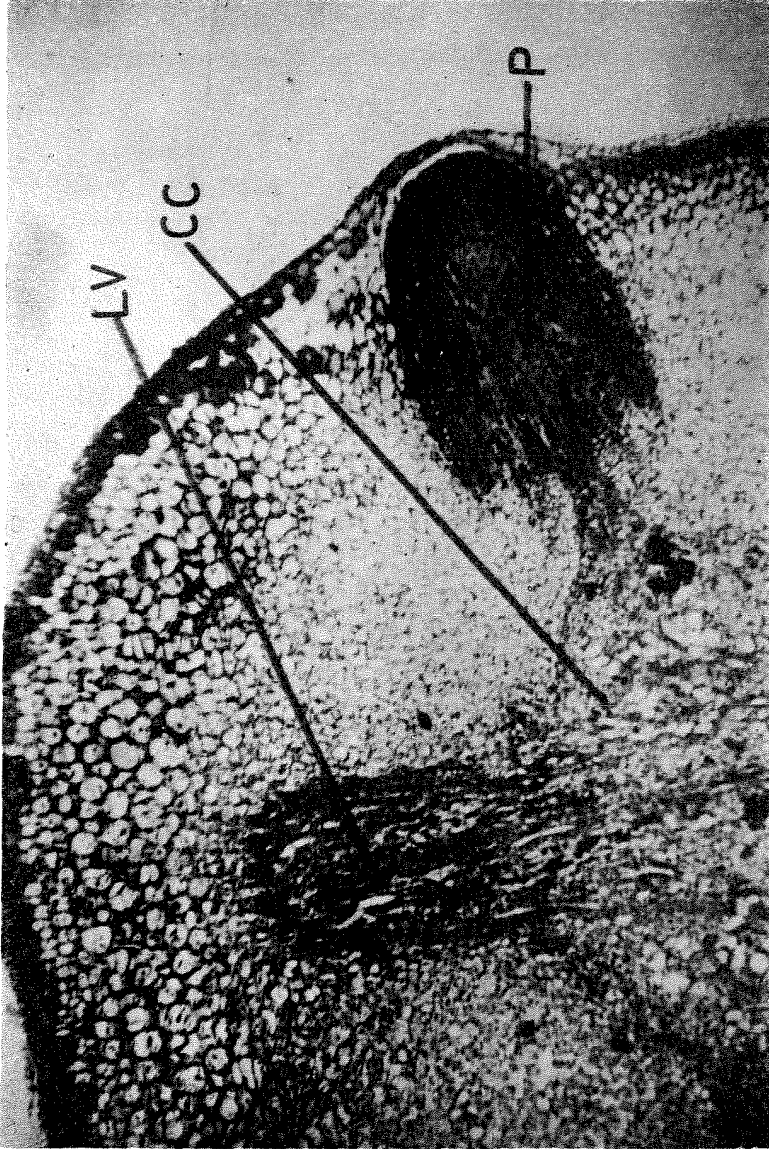
adventivni koreni postaju endogeno, u periciklu centralnog cilindra (Sl. 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12). Za vreme formiranja perastih korenova ćelije pericikla, koje se nalaze bočno od lisne veze, sadrže gustu citoplazmu i krupno jedro. Ove ćelije se izdužuju u radialnom pravcu, a zatim se dele periklinalno i antiklinalno. Deobama novonastalih ćelija stvara se ispupčenje — začetak perastog adventivnog korena. Oko njega nalaze se ćelije endoderma. Pošto začetak adventivnog korena kontinuirano raste, ćelije endoderma se dele periklinalno, tako da time prate rastenje samog korena. Na ovaj način stvara se zaštitni omotač oko korenovog začetka, koji ga štiti pri njegovom rasteњу kroz tkivo primarne kore. Posle izvesnog vremena mlad koren probija epidermis i dalje nastavlja rastenje u spoljašnjoj sredini.

Veza između histoloških elemenata perastog adventivnog korena i stabla uspostavlja se preko ćelija stabla koje dobijaju karakter traheida. Prema Barneudu »Snopići segmenata končastih korenova samo su anastomoze onih iz centralnog tela, a snopići medijalnog korena komuniciraju direktno sa onima iz središta stabla, čiji jedini sprovodni snopići koji se tamo nalaze grade centralni cilindar« (M. Barneoud 1848.).

Na poprečnom preseku kroz perasti adventivni koren jasno se izdvađa primarna kora i centralni cilindar, dakle histološki elementi koji nesumnjivo dokazuju da se ne može govoriti o lisnoj prirodi ovih organa. Centralni cilindar odvojen je od primarne kore endodermom. U centralnom cilindru nalazi se samo jedna ksilemsko-floemska nit, što su C. R. Metcalf (1957.) i K. Esao (1960.) naveli kao karakterističnu crtu građe korena trape. Perasti adventivni koren ima jednoslojni epidermis i primarnu koru u kojoj se razlikuju dve zone: zona hipoderma koju sačinjavaju jedan do dva sloja ćelija, i zona parenhima sa širokim intercelularima. Zona primarne kore je znatno razvijenija od zone centralnog cilindra.

U periciklu glavnog vretena perastih adventivnih korenova postaju njihovi bočni korenovi, čiji je razvoj indentičan razvoju perastih adventivnih korenova u nodusu stabljike. Bočni korenovi se u odnosu na osu (glavno vreteno) javljaju u spiralnom rasporedu.

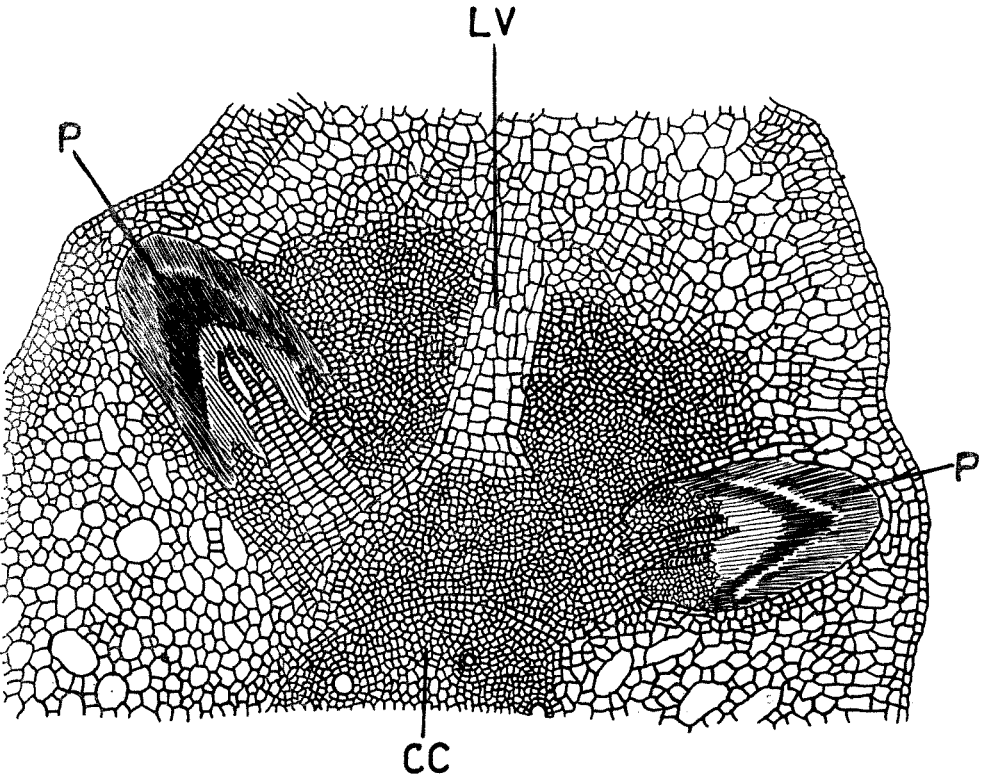
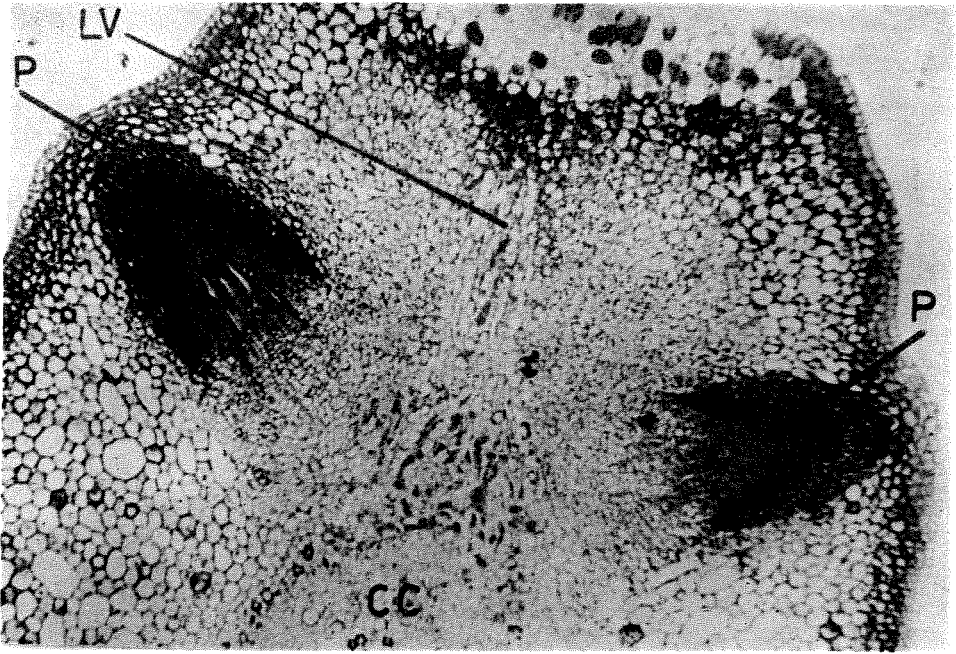
Osim perastih adventivnih korenova na nodusima se javljaju i končasti adventivni korenovi, koji su često takođe zeleni, ali se ne granaju. Oni njihovi delovi koji se nalaze u mulju mrke su ili ljubičaste boje, i ponekad mogu da se razgranaju (ali je to grananje ipak dosta oskudno). Što se tiče ovih končastih adventivnih korenova, svi autori se slažu u mišljenju da su u pitanju stvarno korenovi. Ako uporedimo razviće perastih adventivnih korenova sa razvićem končastih adventivnih korenova videćemo da se i jedni i drugi razvijaju na isti način: endogeno u periciklu centralnog cilindra, samo na različitim nivoima u nodusu (perasti adventivni korenovi u nivou submerznih listova, a končasti negranati adventivni korenovi iznad njih). Prema tome, postoje dva osnovna dokaza da su perasti submerzni organi trape ustvari adventivni korenovi, fiziološki i morfološki prilagođeni funkciji fotosinteze u vodenj sredini: 1. *Njihovo endogeno poreklo u centralnom cilindru stabljike*, i 2. *Njihova tipično korenska anatomska građa*.



Sl. 11. Poprečni preseki kroz drugi nodus: P — perasti adventivni koren, CC — centralni cilindar, LV — lisna veza; (original).

Abb 11. Querschnitt durch das zweite Nodus: P — federartige Adventivwurzel, CC — Zentralzylinder, LV — Blatverbindung; (Original).





Sl. 12. Poprečni presek kroz treći nodus: P — perasti adventivni koren, CC — centralni cilindar, LV — lisna veza; (original).

Abb. 12. Querschnitt durch das dritte Nodus: P — federartige Adventivwurzel, CC — Zentralzylinder, LV — Blattverbindung; (Original).

Anatomska građa ovih perastih submerznih organa, perastih adventivnih korenova sa funkcijom fotosinteze u vodenoj sredini, i negranatih adventivnih korenova, u principu je potpuno jednaka, kako je to utvrdio već i sam Barneóud (1848): »To je dakle u svim tačkama organizacija identična onoj kod prostih korenčića koji se ukorenjuju u mulj, za vreme prve faze u razviću vegetacije vrste *Trapa natans*«.

Postoji čitav niz pitanja u vezi sa razvićem, funkcijom i morfologijom (spoljašnjom i unutrašnjom) ovih dveju vrsta adventivnih korenova trape. Pre svega, šta uslovljava i determiniše da se na istom nodusu stabljike javljaju i perasti i prosti adventivni korenovi, koji su uzroci da su pojedini unutrašnji sektori nodusa, na različitim nivoima, predodređeni da daju jednu od dveju vrsta submerznih adventivnih korenova: ili peraste ili proste končaste. Kakav je uzajaman odnos ovih sektora u nodusu, i kakav je uzajaman odnos primarnih submerznih listova, perastih adventivnih korenova i prostih adventivnih korenova, s obzirom da se oni javljaju ne istovremeno već u strogo utvrđenom redu jedni posle drugih. Zbog čega su perasti adventivni korenovi negativno geotropni. Šta uslovljava da se perasti adventivni korenovi javljaju u ograničenom broju (u načelu dva puta veći broj perastih adventivnih korenova od broja submerznih listova na nodusu), a končasti korenovi u neograničenom broju? Sva ova pitanja, koja pored fiziološke i morfogenetske strane imaju i ekološku, moraju biti rasmatrana i putem odgovarajućih eksperimentalnih istraživanja, na čemu ćemo i mi pokušati da damo određen doprinos.

ZAKLJUČCI

1. Za vodenu biljku rašak (*Trapa L.*) karakteristično je da osim listova ima još dve vrste asimilacionih organa pod vodom, končastog oblika, od kojih su jedni perasto razgranati i obavezno zeleni, dok su drugi jednostavni i često bez hlorofila. I jedni i drugi nalaze se na istim nodusima, i to tako da su končasti razgranati organi u nivou listova, a končasti nerazgranati nešto iznad listova i ovih razgranatih končastih organa.

2. U organogenezi raška prvo se javljaju submerzni linearni listovi, a zatim perasto razgranati organi, bočno sa leve i desne ivice linearnog lista, ukupno dva takva perasta organa uz svaki list, ali ih ponekad ima i po tri. Docnije, iznad njih javljaju se mnogobrojni negranati končasti organi, koji bez dvoumljenja predstavljaju adventivne korenove. Oni su uglavnom pozitivno geotropni i, u slučaju onih nodusa koji se nalaze bliže dnu vodenog bazena, ukorenjuju se u mulj.

3. Perasto razgranati asimilacioni organi vrše istu onu ulogu koju su vršili i submerzni listovi raška: fotosintezu u uslovima vodene sredine. Oni dolaze da zamene submerzne listove raška, s obzirom da oni dosta kratko traju te ubrzo opadaju. Ali, u morfološkom i genetičkom pogledu ovi perasti organi ne mogu se shvatiti kao submerzni listovi. Sve govori u prilog shvatanju da se radi o adventivnim »perastim« korenovima, koji su preuzeli funkciju fotosinteze u uslovima vodene sredine.

4. U pogledu prave prirode ovih perastih asimilacionih organa raška ipak ni do danas ne postoji jedinstveno mišljenje među botaničarima. Dok jedni zastupaju shvatanje o njihovoj korenskoj prirodi, funkcionalno izmenjenoj u pravcu podvodne fotosinteze, drugi veruju da se radi o perastim submerznim listovima, kakve inače ima *Myriophyllum*. Vasiljev čak misli da su oni izmenjeni lisni zalisci, pri čemu glavni dokaz ovome vidi u tome što su oni, prema njegovom utisku, raspoređeni tamo gde se obično nalaze zalisci, i što ovi perasti organi postaju sve kraći idući ka flotantnoj rozeti, što isti autor interpretira kao postepen prelaz ka tipičnim zaliscima (V. N. Vasiljev 1960.).

5. Prema našim anatomskim i drugim istraživanjima nedvosmisleno proističe zaključak da su perasti submerzni organi raška ustvari adventivni korenovi, koji su s obzirom na specifične potrebe biljke preuzeli fotosintetičku funkciju submerznih listova, i u skladu s tim adekvatno se morfofunkcionalno prilagodili.

6. Postepeno skraćivanje perastih asimilacionih organa, kao i njihovih bočnih izraštaja, ne može se smatrati kao izraz postepenog prelaženja u zaliske. Perasti asimilacioni organi na raznim nodusima, idući prema vrhu stabljike, nejednaki su među sobom zato što se nalaze na različitom stupnju svoga razvića: oni perasti organi koji su na donjim nodusima veći su i razvijeniji jer su stariji, dok su oni na višim nodusima kraći i slabije razgranati, ili čak i nerazgranati, jer su mlađi.

7. Međutim, najjači dokaz da perasti asimilacioni organi nisu izmenjeni zalisci jeste u činjenici da se zalisci nalaze već na prvom nodusu, uporedo sa potpuno razvijenim perastim asimilacionim organima. Oni su tu sasvim sitni, kao male golim okom skoro nevidljive kvržice, ali se pod lupom mogu veoma dobro uočiti. Na velikom uvećanju, na uzdužnom i poprečnom anatomskom preseku, njihova intimna veza sa listovima je savršeno jasna, dok se perasti asimilacioni listovi naprotiv probijaju porred listova, doduše u istom nivou, ali duboko iz unutrašnjosti tkiva nodusa. Ovakvo endogeno poreklo perastih asimilacionih organa i jeste jedan od najvažnijih dokaza da se radi o adventivnim korenovima a ne o perastim listovima, a najmanje o izmenjenim zaliscima.

8. Perasti adventivni korenovi postaju endogeno, u periciklu centralnog cilindra. Za vreme njihovog formiranja, ćelije pericikla, koje se nalaze bočno od lisne veze, sadrže gustu citoplazmu i krupno jedro. One se izdužuju u radijalnom pravcu, a zatim dele periklinalno i antiklinalno. Deobama novonastalih ćelija stvara se ispupčenje — začetak perastog adventivnog korena. Oko njega nalaze se ćelije endoderma.

9. Pošto začetak adventivnog korena kontinuirano raste, ćelije endoderma dele se periklinalno, tako da time prate rasteenje samog korena. Na ovaj način stvara se zaštitni omotač oko korenovog začetka, koji ga štiti pri njegovom rasteenju kroz tkivo primarne kore. Posle izvesnog vremena mlad koren probija epidermis i dalje nastavlja rasteenje u spoljašnjoj sredini. Veza između histoloških elemenata perastog adventivnog korena i stabla uspostavljena je preko ćelija stabla koje dobijaju karakter traheida.

10. Na poprečnom preseku kroz perasti adventivni koren jasno se izdvaja primarna kora i centralni cilindar, histološki elementi koji nesumnjivo dokazuju da se ne može govoriti o lisnoj prirodi ovih organa. Centralni cilindar odvojen je od primarne kore endodermom. U centralnom cilindru nalazi se samo jedna ksilemsko-floemska nit. Perasti adventivni koren ima jednoslojan epidermis i primarnu koru, u kojoj se razlikuju dve zone: zona hipoderma koju sačinjava jedan do dva sloja ćelija, i zona parenhima sa širokim intercelularima. Zona primarne kore je znatno razvijenija od zone centralnog cilindra.

11. U periciklu glavnog vretena perastih adventivnih korenova postaju njihovi bočni korenovi, čiji je razvoj identičan razvoju perastih adventivnih korenova u nodusu stabljike. Bočni korenovi se u odnosu na osu (glavno vreteno) javljaju u spiralnom rasporedu.

12. Končasti adventivni korenovi po pravilu se ne granaju, ali oni njihovi delovi koji su u mulju mogu ponekad i da se razgranaju (samo ne »perasto«), pri čemu je to granjanje dosta oskudno. Njihovo razviće je istovetno sa razvićem perastih adventivnih korenova: endogeno u periciklu centralnog cilindra, samo na različitim nivoima u nodusu (perasti adventivni korenovi u nivou submerznih listova, a končasti iznad njih).

13. U suštini postoje dva osnovna dokaza da su perasti submerzni organi raška ustvari perasti adventivni korenovi, fiziološki i morfološki prilagođeni funkciji fotosinteze u vodenoj sredini: 1. njihovo endogeno poreklo u centralnom cilindru stabljike, i 2. njihova tipično korenska anatomska građa.

LITERATURA

- Barneoud M. (1848): Memoire sur l' anatomie et l' organogénie du *Trapa natans* L. — Ann. des sciences nat., T. 3, Paris.
- Constantin M. J. (1886): Études sur les feuilles des plantes aquatiques. — Ann. des sciences nat., T. 3, Paris.
- Janković M. M. (1955): Beitrag zur Kenntnis der individuellen Entwicklung der Wassernuss (*Trapa* L.). I. Die Frage der Abrezung der individuellen Entwicklung der Wassernuss nach Stufen. — Arhiv bioloških nauka, VII 3/4, Beograd.
- Janković M. M. (1956): Beitrag zur Kenntnis der individuellen Entwicklung der Wassernuss (*Trapa* L.). II. Sekundär-submerse Blätter. — Arhiv bioloških nauka, VIII, 1/2, Beograd.
- Janković M. M. (1956): Beitrag zur Kenntnis der individuellen Entwicklung der Wassernuss (*Trapa* L.). III. Seitliche Verzweigung. — Arhiv bioloških nauka, VIII, 1/2, Beograd.
- Munscher W. C. (1935): The water chestnut. — In, A Biological Survey of the Mohawk. Hudson Watershed. New York State Dept. Conserw. Supp., Rept. IX.
- Muenschner W. C. (1964): Aquatic plants of the United States.
- Queva M. C. (1910): Observations anatomiques sur le »*Trapa natans* L.«. — Assoc. Franc. pour l'avancement des sciences, Paris.
- Winne W. T. (1935): A study of the water chestnut *Trapa natans*, with a view to its control in the Mohawk River, Cornell Univ. Thesis.
- Васильев В. Н. (1960): Водяной орех и перспективы его культуры в СССР. — Акад. Наук СССР. Бот. инст. им. Комарова, Москва—Ленинград.

Z u s s a m m e n f a s s u n g

MILORAD M. JANKOVIĆ und
JELENA BLAŽENČIĆ

**RESULTATE MORPHOLOGISCHER UND ANATOMISCHER UNTERSUCHUNGEN
DES CHARAKTERS UND RICHTIGER NATUR DER FASERIGEN
(FEDERARTIGEN UND EINFACHEN) SUBMERSEN ORGANE DER WASSERNUSS
(TRAPA L.), WIE AUCH DER DYNAMIK IHRER ORGANOGENESIS**

(Vorläufige Mitteilung)

EINLEITUNG UND HAUPTPROBLEMATIK

Die individuelle Entwicklung der Wassernuss (*Trapa* L.) zeichnet sich durch eine ausnehmende Kompliziertheit aus, insbesondere hinsichtlich der Erscheinung und Ablösung ihrer verschiedenen Assimilationsorgane. Wie bereits mehrmals darauf hingewiesen (M. M. Janković 1955, 1956), erscheinen an den ersten Nodis der Hauptstengel (später auch an Nebenstengeln) zuerst lineare submerse und sitzende Blätter. Sie werden später, mit dem Wachsen des Hauptstengels und Aktivieren der immer neuen und neuen Nodorum an derselben, durch eine Reihe von Übergangsformen mit Blättern von ganz anderer Form und Grösse ersetzt, durch rombusförmige, gezahnte und sehr grosse Blätter in flottanter Rosette, mit einem verdickten Blattstiel in der Mitte. Für die Wassernuss ist also ausgeprägte Heterophylie charakteristisch, und zwar solch eine, dass sich ihre Blätter verschieden an Form und Grösse, sukzessiv ab Basis bis zur Stengelspitze, im Einklang mit ihrem Wachstum und Entwicklung, ablösen.

Für die Assimilationsorgane der Wassernuss ist aber besonders charakteristisch, dass neben der Blätter noch zwei Arten der Assimilationsorgane von faseriger Form auftreten, von denen die einen verzweigt und obligatorisch (nach der Regel) grün sind, während die anderen einfach und oft ohne Chlorophyll sind. Die beiden Arten sind an denselben Nodis vorhanden und zwar befinden sich die faserigen verzweigten Organe im Niveau der Blätter und die unverzweigten etwas oberhalb derselben und der Blätter (Abb. 1 und 2).

Zuerst erscheinen die faserigen, verzweigten Organe, und zwar, nach der Regel, nur je eines seitwärts an dem linken und rechten Rand des linearen Blattes, das heisst, insgesamt zwei solche faserige Organe an jedem Blatt (manchmal sind es auch drei). Sie wachsen waagrecht und schweben im Wasser. Später, wenn sie völlig entwickelt und die linearen Blätter abgefallen sind, treten über ihnen auch die zahlreichen unverzweigten faserigen Organe auf, häufig ohne Chlorophyll, von weisslicher bis violetter Farbe, aber oft auch grün, von denen wir ohne Bedenken sagen können, dass sie nach ihrer Natur Adventivwurzeln sind; sie sind, hauptsächlich positiv geotrop, und im Falle, dass sie sich an Nodis näher dem Wasserbasaingrund befinden, fassen sie Wurzel im Schlamm.

Was die verzweigten, faserigen Organe anbelangt, welche diesen unverzweigten vorausgehen, und erst nach den linearen, submersen Blättern (bzw. nach den Blättern der flottanten Rosette) erscheinen, ist die Sache nicht so einfach. Sie haben, allem Anschein nach, ein begrenztes Wachstum (die unverzweigten, faserigen Organe sind wahrscheinlich vom unbegrenzten Wuchs). Da sie seitlich verzweigt sind, und zwar so, dass die Flanken Zweige (seitlichen Zweige) die sogenannten »Federn« die grösste Länge in der Hauptspindelbasis und die kleinste bei ihrer Spitze aufweisen, und da sie infolge des anwesenden Chlorophylls grün sind, erinnern sie am meisten an die submersen federartigen Blätter *Myriophyllum*s. Beim oberflächlichen Vergleich besteht anscheinend kein wesentlicher Unterschied zwischen den federartigen Blättern *Myriophyllum*s und den faserig verzweigten Organen der Wassernuss.

In funktionaler Hinsicht spielen diese interessanten Wassernussorgane zweifelsohne dieselbe Rolle, wie auch ihre submersen Blätter: sie verrichten nämlich die Photosynthese in den Bedingungen des wasserigen Mediums. Eigentlich kommen diese Organe, um die submersen Blätter der Wassernuss zu ersetzen, da sie nur von kurzer Dauer sind und bald abfallen. Von dieser Seite betrachten könnte man sagen, dass die Wassernuss, wie auch *Myriophyllum* und einige andere Wasserpflanzen, federartige submerse Blätter neben der linearen submersen besitzt.

Jedoch, in morphologischer und genetischer Hinsicht könnte man nicht a priori behaupten, dass diese verzweigten, faserigen Organe der Wassernuss submerse Blätter darstellen. Denn manches in ihrer Natur weist darauf hin, dass es sich hier nicht um die submersen Blätter handelt, sondern um die adventiven »federartigen« Wurzeln, welche die Funktion der Photosynthese in Bedingungen des wasserigen Mediums übernommen haben.

Eigentlich, wenn die Rede von diesen faserigen Organen der Wassernuss ist, kann festgestellt werden, dass unter den Botanikern zwei grundverschiedene Ansichten bestehen. Nach den einen handelt es sich um verzweigte und grüne Adventivwurzeln, welche die Funktion der Blätter übernommen haben, beziehungsweise die Funktion der Photosynthese (P. V. Zitek 1955, M. J. Constantin 1885, M. Barneoud 1848, H. Gams 1925, G. Eberle 1925, M. M. Janković 1955 und 1956), während andere Autoren im Gegensatz der Meinung sind, dass dies einfach federartige, submerse Blätter wären, die im Grunde identisch mit den Blättern *Myriophyllums* seien (W. T. Winne 1935, V. N. Vasiljev 1960, W. C. Muenschner 1964).

Barneoud hat noch 1848 behauptet, dass die federartigen submersen Organe der Wassernuss ihrer Natur nach Wurzeln sind, da sie »...in allen Organisationspunkten identisch mit der Organisation der einfachen Wurzeln sind, die sich während der ersten Entwicklungsphase der Wassernussvegetation im Schlamm vergraben« (M. Barneoud 1848). Anlässlich des Dilemmas über die echte Natur der federartigen submersen Organe der Wassernuss hebt Constantin hervor, dass in dieser Hinsicht bestimmte Fehler begehen werden: »...ich muss auf einen Fehler hinweisen, der sich in eine grosse Anzahl Bücher hineinzog. Trotz der schon alten Untersuchungen Barneouds bleibt man bei der Auffassung, dass die Luftblätter ganz, und die submersen federartig sind. Davon kann keine Rede sein, denn auch die oberflächlichen Untersuchungen geben Beweis dafür, dass die angeblichen federartigen Blätter eigentlich grüne Wurzeln sind, die unterhalb der Blätter ausschlagen, und nach Blattabfall eine (dentliche) Narbe hinterlassen« (M. J. Constantin 1886),

Besonders interessant ist die Auffassung Vasiljevs (V. V. Vasiljev 1960), der sogar meint, dass es sich hier um verwandelte Nebenblätter handelt: »... da sie sich auf Stellen befinden, wo gewöhnlich Nebenblätter angeordnet sind, und zwar je einer an jeder Seite der Blattnarbe, was eine Eigentümlichkeit der Nebenblätter ist, und so ist zu denken, dass dies tatsächlich Nebenblätter sind, die im wasserigen Medium eine spezifische Form und anatomischen Bau bekommen haben...« Zu dieser Auffassung Vasiljevs, dass es sich um verwandelte Nebenblätter handelt, kommen wir später zurück.

Bevor wir zur Auslegung unserer Untersuchungsergebnisse und der Folgerungen zu denen wir dabei gekommen sind, übergehen, möchten wir betonen, dass die Vertreter der Ansicht von blätteriger Natur der faserig verzweigten Wassernussorgane keinen tatsächlichen Beweis zu Gunsten ihrer Auffassung aufbringen, sie lassen sich anscheinend einzig durch ihre äussere wirklich grosse Ähnlichkeit mit der federartigen submersen Blättern *Myriophyllums* bewegen. Andererseits basieren Vertreter der gegenseitigen Auffassung, nämlich, dass es sich hier um die adventiven federartig verzweigten Wurzeln mit der Funktion submerser federartigen Blätter handle, ihre Meinung nur an den statischen anatomischen Untersuchungen. Obwohl diese Auffassung jedenfalls weit besser als jene andere begründet ist fehlt ihr doch die Einsicht in die Anatomiedynamik der federartigen submersen Organe und ihre Abstammung, wodurch allerdings restlos jedes Dilemma hinsichtlich der echten Natur dieser interessanten Assimilationsorgane der Wassernuss

bhoben wäre. Unsere Bemühungen waren deshalb in diese Richtung hingewiesen, und wir erfoschten parallel nicht nur die Anatomie aller submersen Organe der Wassernuss, sondern auch die Dynamik ihrer Entwicklung, wie auch die Topographie ihrer Abstammung. Die Ursächlichkeit ihrer Erscheinung, zeitliche Bedingtheit und die der gemeinsamen Beziehungen waren ebenfalls Gegenstand unserer Untersuchungen. In dieser Arbeit werden nur die Grundergebnisse ausgelegt, während die eingehende Analyse erzielter Untersuchungsergebnisse und ausführliche Darstellung der inn- und auswändigen Morphogenese an anderer Stelle gegeben wird.

METHODIK

Unser Ziel war, eingehend anatomisch und morphologisch die ganze Nodiszone zu untersuchen, an der sonst sukzessiv alle diese drei Arten submerser Assimilationsorgane erscheinen, und zwar so, indem wir die Erscheinung und Ablösung derselben verfolgten, um ihre gegenseitige Beziehungen möglichst aufzuklären. Zu diesem Zwecke liessen wir eine Serie von Wassernussfrüchten aufkeimen und die Keime weiterentwickeln. Gleichzeitig wurden einzelne Pflänzchen, in verschiedenen Entwicklungsphasen zur weiteren anatomischen Bearbeitung fixiert. Wir haben eigentlich an jeder Pflanze (sie waren in verschiedenem Alter und in verschiedenen Entwicklungsstufen) anatomisch alle ihre Nodis bearbeitet (bei dem jüngsten Pflänzchen, das zuerst fixiert wurde, kam, natürlich, nur der eine, der erste Nodus in Frage), so dass uns dies das Bild des Zustands, in dem sich die einzelnen Nodi der gleichen Pflanze Befanden, unabhängig von ihrem Alter, bzw. von ihrer Entwicklungsstufe zeigte. Andererseits beobachteten wir auch abgesondert die allmähliche Entwicklung jedes Nodi, die Abänderungen die sein Gewebe erlebte, wie und in welcher Reihenfolge, wie auch an welchen Stellen seine einzelnen Organe einsetzen. Diese Verfolgung eines und derselben Nodi war zwar nur am mittelbaren Wege möglich, das heisst durch Vergleichung der Änderungen an Nodis desselben Ranges bei verschiedenen Pflanzen, die eine nach der anderen zur Analyse herangezogen wurden. Das heisst, der Zustand des ersten Nodus, (oder irgendwelchen anderen!) jener Pflanze, die spätestens fixiert wurde, und sich am weitesten entwickelt hat, weist höchstwahrscheinlich jenen Zustand auf, in dem sich der Nodus der noch im Versuchsanfang fixierten Pflanze bis sie noch völlig unentwickelt war, befinden würde. Durch ein solches Verfahren konnte man ein klares Bild über die morphologischen Prozesse im Gewebe eines jeden Nodus erhalten, wie auch von der verschiedenen Stufen im gleichen Moment verschiedener Nodorum derselben Pflanze, das heisst ein Bild über den Charakter und gemeinsame Beziehungen aller drei Arten submerser Assimilationsorgane der Wassernuss.

Die eingehenden Resultate dieser Untersuchungen werden später, bei anderer Gelegenheit ausgelegt, in dieser Arbeit aber liegt der Schwerpunkt nur an der Frage der echten Natur der faserigen verzweigten Organe der Wassernuss.

Für die anatomischen Untersuchungen wurden die Wassernuss nodi im Fixativ Navaschins fixiert und weiter nach der Paraffinmethode trätiiert. Die Präparate wurden mit Mikrotom in Serienquerschnitte 10 Mikronen dick zerschnitten und mit Heidenhains Chematoxylin gefärbt. Die Nodi wurden, wie bereits gesagt, in ihren verschiedenen Entwicklungsphasen fixiert, so dass dadurch die Verfolgung der sukzessiven Entwicklung ihrer federartigen Organe ermöglicht wurde. Die Untersuchungen wurden hauptsächlich an der Art *Trapa longicarpa* M. Jank. durchgeführt.

UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE UND DISKUSSION

Aus unseren Untersuchungen geht unzweifelhaft die Folgerung hervor, dass die verzweigten (federartigen) faserigen Wassernussorgane eigentlich Adventivwurzeln sind, die in Anbetracht der spezifischen Bedürfnisse der Pflanzen die photosynthetische Funktion submerser Blätter übernommen, und sich im Einklang damit

adäquat morphofunktional angepasst haben. Unserer Meinung nach, wird sich nach diesen unseren Untersuchungen jedes Dilemma hinsichtlich der echten Natur dieser interessanten Organe erübrigen, während ihre spezifische Funktionalität besser erläutert werden kann, insbesondere im Zusammenhang mit den gemeinsamen Beziehungen der drei Arten submerser Assimilationsorgane der Wassernuss. Dabei wird die innere Nodorumpographie im Zusammenhang mit der Lokalisation der Fruchtkerne dieser drei Arten Assimilationsorgane vollkommen klar werden, was von primärer Bedeutung für die Verständnis ihrer Morphologie, Genesis und Funktionalität ist.

Vasiljev glaubt, wie bereits gesagt, dass die »federartigen« Assimilationsorgane der Wassernuss eigentlich verwandelte Nebenblätter wären (siehe den vorangegebenen Zitat!). Er behauptet, dass dies ein Beweis der Blattabstammung dieser Organe sei, da, von diesen faserig zerteilten Organen eine Reihe stufenartiger Übergänge zu den unbezweifelten Nebenblättern bestehen: je höher sie am Stengel verteilt sind, desto kürzer werden ihre Seitenteile. Die letzten verkürzen sich, bis von ihnen nur noch ein kleiner Knöttenauswuchs am Hauptstengel verbleibt. Dann fängt auch der Zentralstengel sich zu verkürzen und noch höher darüber treten, die von niemanden mehr bestrittenen, unbezweifelten (deutlichen) Nebenblätter auf. Das Vorhandensein der stufenartigen Übergänge zwischen diesen geheimnisvollen Organen und den Nebenblättern, wie auch ihre absolut identische Verteilung an den Seiten der Blattnarben spricht zu Gunsten der identischen Abstammung dieser Organe. Deshalb werden wir die faserig verteilten überschwemmbar assimilierenden Organe als Nebenblätter betrachten« (V. N. Vasiljev, 1960).

Eine solche Interpretation und Auffassung gehen jedoch offen kundig von einigen falschen Voraussetzungen aus. Vor allem die allmähliche Kürzung der »federartigen« Assimilationsorgane, wie auch die ihrer Seitenanwüchse, können nicht als ein Ausdruck des allmählichen Übergehens in Nebenblätter betrachtet werden, die nach Vasiljev, später statt dieser federartigen Organe an den höheren Nodis erscheinen werden. Die Sache steht so, dass die federartigen Assimilationsorgane auf verschiedenen Nodis, zur Stengelspitze aufwärts gehend, untereinander ungleich sind, da sie sich in verschiedener Stufe ihrer Entwicklung befinden. Die federartige Organen, die sich an den unteren Nodis befinden, sind grösser und entwickelter, weil sie älter sind, während die an den höherliegenden Nodis kürzer und schwächer verzweigt, oder gar unverzweigt sind, weil sie jünger sind. Ausserdem beeinflusst zweifelsohne auch die funktional veränderte Vegetationskegel in der flottanten Rosette mit ihrer Fülle grossen mächtig entwickelten Blättern in einer bestimmten Weise diese faserig-federartigen Organe an höheren Nodis.

Den stärksten Beweis gegen solche Ansichten Vasiljevs gibt uns aber die Tatsache, dass die Nebenblätter schon am ersten Nodo vorhanden sind parallel mit den vollkommen entwickelten federartigen Assimilationsorganen (Abb. 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12). Sie sind zwar noch ganz klein, wie kleine dem Auge fast unsichtbare Warzen, doch unter der Lupe kann man sie sehr gut bemerken. Und während bei grossen Vergrösserungen an anatomischen Längs- und Querschnitten ihre intime Verbindung mit den Blättern vollkommen klar ist, schlagen sich ihre federartigen Organen neben die Blätter, zwar im gleichen Niveau, aber tief aus dem Inneren des Stengelgewebes, beziehungsweise aus dem Inneren des Nodo durch. (Abb. 6). Eine solche endogene Abstammung dieser federartigen Organe ist übrigens auch einer der wichtigsten Beweise, dass es sich hier um Adventivwurzeln und nicht um federartige Blätter, am mindestens aber um die wesentlich verwandelte Nebenblätter handelt. Solch ein Bild hinsichtlich der Beziehungen der Blätter und der federartigen Assimilationsorgane kann weit besser an der höheren Nodis betrachtet werden, an denen die Nebenblätter auch sonst weit sichtbarer sind.

Demnach wird es schon durch die mikroskopische Beobachtung klar ersichtlich, dass sich seitwärts von den Blättern und Nebenblättern die federartigen Organe entwickeln. Nebenblätter befinden sich neben der primär-submersen Blättern (an Nodis der flottanten Rosette neben der schwebenden — schwimmenden — Blättern), sie sind winzig klein und können, wie bereits gesagt, nur beim aufmerksamen Betrachten durch die Lupe, sichtbar werden. Die federartigen Organe sind im Anfang ihrer Entwicklung unverzweigt, erst später erscheinen die Seitenzweige, die

ihnen die federartige Aussicht verleihen. Dabei sind die Seitenzweige spiralförmig angeordnet, und nicht in zwei Reihen, wie bei *Myriophyllum*. Die federartigen Organe sind negativ geotrop und enthalten Chloroplast, was bedeutet, dass sie Photosynthese verrichten.

Wir haben bereits gesehen, dass man nur auf Grund oberflächlicher mikroskopischer und grober Analogie folgern könnte, dass die federartigen submersen Wassernussorgane Blätter wären, in Anbetracht dessen, dass bei vielen Wasserpflanzen die submersen Blätter federartig oder auch faserig zerteilt sind. Jedoch, nähere anatomisch-morphologische Beobachtungen der Genesis dieser Organe und die Erforschung ihres anatomischen Baus, genügten, um zur unzweifelhaften Folgerung zu kommen, dass es sich hier um morphofunktional verwandelte Adventivwurzeln handelt. Barneoud hat schon 1848 darüber folgendes geschrieben: »Alle Autoren der deskriptiven Botanik hielten vollkommen ohne irgendwelchen Grund, dass dies transformierte Blätter analog denen bei *Myriophyllum* wären. Sie nennen sie folia submersa capillacea, vel pinnatipartita. Die Tatsachen, die uns die Organogenese zum Kampfe gegen solche Auffassungsweise gibt, sind mit den Beobachtungen der anatomischen Struktur dieser Wurzeln vollkommen im Einklang« (M. Barneoud 1848.)

ENTWICKLUNG DER FEDERARTIGEN ADVENTIVWURZELN

Bei Betrachtung der anatomischen Querschnitte durch die Nodos am Wassernussstengel, wird klar ersichtlich, dass die federartigen Adventivwurzeln endogen im Perizykel des Zentralzylinders entstehen (Abb. 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12). Zur Zeit des Formierens der federartigen Wurzeln enthalten die Perizykelzellen, die sich seitwärts von der Blattverbindung befinden, dichtes Zytoplasma und grossen Zellkern. Diese Zellen verlängern sich in radialer Richtung, um sich dann periklinal und antiklinal zu teilen. Durch Teilung der neuentstehenden Zellen wird eine Wölbung geschaffen — der Keim der federartigen Adventivwurzel. Um ihn herum befinden sich die Zellen der Endodermis. Da der Keim der Adventivwurzel kontinuierlich wächst, teilen sich die Endodermiszellen Periklinal, so dass sie dadurch das Wachstum der Wurzel selbst verfolgen. Auf diese Weise entsteht die Schutzhülle um den Wurzelkeim, der ihn bei seinem Wachstum durch das Gewebe primärer Rinde schützt. Nach einer gewissen Zeit dringt die junge Wurzel durch die Epidermis und setzt sein Wachstum im äusseren Medium fort.

Die Verbindung zwischen den histologischen Elementen der federartigen Adventivwurzel und dem Stengel wird durch die Stengelzellen hergestellt, die den Charakter von Traheiden annehmen. Nach Barneoud »sind die Segmentbündel der faserigen Wurzeln nur Anastomosen derjenigen aus dem Zentralkörper, und die Bündel der Medialwurzel kommunizieren direkt mit jenen aus der Zentralstengel, deren einzige dort vorhandene Leitbündel den Zentralzylinder bilden (M. Barneoud 1948).

Am Querdurchschnitt durch die federartige Adventivwurzel sondern sich klar die primäre Rinde und der Zentralzylinder ab, also, die histologischen Elemente die ohne Zweifel beweisen, dass von einer Blätternatur dieser Organe keine Rede sein kann. Der Zentralzylinder ist von der primären Rinde durch die Endodermis getrennt. Im Zentralzylinder ist nur eine ksilemisch-floemische Faser vorhanden, was C. R. Metcalfe (1957) und K. Esao (1960) als charakteristischen Zug für den Bau der Wassernusswurzel anführen. Die federartige Wurzel hat einschichtige Epidermis und primäre Rinde, in der sich nur zwei Zonen unterscheiden, die Hippodermiszone, gebildet aus einer bis zwei Zellenschichten, und die Parenchimiszone mit breiten Interzellularen. Die Zone primärer Rinde ist weit besser entwickelt als die Zone des Zentralzylinders.

Im Hauptspindelperizykel der Adventivwurzeln entstehen ihre Seitenwurzeln deren Entwicklung identisch mit der Entwicklung federartiger Adventivwurzeln in den Stengelnodis sind. Die Seitenwurzeln erscheinen in bezug auf die Achse (Hauptspindel) im spiralförmigen Anordnung.

Ausser der federartigen Adventivwurzeln treten an den Nodis auch faserige Adventivwurzeln auf, die häufig auch grün, doch nicht verzweigt sind. Ihre im Schlamm befindlichen Teile sind braun oder violett und können sich manchmal verzweigen (aber diese Verzweigung ist doch ziemlich dürftig). Was die faserigen Adventivwurzeln anbelangt, sind alle Autoren der gleichen Ansicht, dass es sich tatsächlich um Wurzeln handelt. Vergleichen wir die Entwicklung der federartigen Adventivwurzeln mit der Entwicklung der faserigen Adventivwurzeln, so werden wir sehen, dass sich die einen wie die anderen auf die gleiche Art und Weise entwickeln, nämlich im Perizykel des Zentralzylinders, nur an verschiedenen Niveaus und Nodis (die federartigen Adventivwurzeln im Niveau der submersen Blätter und die faserigen unverzweigten Adventivwurzeln oberhalb derselben). Demnach bestehen zwei Grundbeweise dafür, dass die Wassernussorgane tatsächlich physiologisch und Morphologisch der Funktion im wasserigen Medium angepasste Adventivwurzeln sind: 1) Ihre endogene Abstammung im zentralen Stengelzylinder, und 2) Ihr typisch anatomischer Bau.

Der anatomische Bau dieser federartigen submersen Organe der federartigen Adventivwurzeln mit der Funktion der Photosynthese in wasserigem Medium und der Bau der unverzweigten Adventivwurzeln sind im Prinzip vollkommen gleich, wie es auch schon Barneoud selbst (1848) festgestellt hat: »Dies ist also in allen Punkten eine Organisation identisch mit jener bei einfachen Würzelchen, die sich in den Schlamm einwurzeln, während der ersten Phase in der Vegetationsentwicklung der Art *Trapa natans*«.

Es besteht eine ganze Reihe von Fragen im Zusammenhang mit der Entwicklung, Funktion und mit äusserer und innerer Morphologie dieser zwei Arten von Adventivwurzeln der Wassernuss. Vor allem, was ist das, was bedingt und determiniert, dass an ein und demselben Stengelnode federartige und einfache Adventivwurzeln auftreten; aus welchen Ursachen sind einzelne innere Nodisektoren an verschiedenen Niveaus dazu vorbestimmt eine von der beiden Arten submerser Adventivwurzeln, die federartigen oder die einfachen faserigen, zu geben. Wie ist die gemeinsame Beziehung dieser Sektoren in Nodus, und wie die gemeinsame Beziehung primärer submerser Blätter, der federartigen und der einfachen Adventivwurzeln, in Anbetracht dessen, dass sie nicht gleichzeitig erscheinen, sondern nach einer streng bestimmten Regel, die einen nach den anderen. Warum sind die federartigen Adventivwurzeln negativ geotrop. Was bedingt, dass die federartigen Adventivwurzeln in begrenzter Anzahl (im Prinzip ist immer die Zahl federartiger Adventivwurzel doppelt so gross wie die Zahl submerser Blätter an Nodis) und die faserigen Wurzeln in unbegrenzter Anzahl erscheinen? Alle diese Fragen, die neben der physiologischen und Morphologischen auch eine ökologische Seite besitzen, müssen auch am Wege entsprechender Experimenteller Untersuchungen beobachtet werden, wobei auch wir einen bestimmten Beitrag zu geben versuchen werden.