

dem Gebrauch sorgfältig durch Hitze sterilisirt. Es ergab sich, dass sämtliche Sporen schon bei 24stündiger Einwirkung ihre Keimkraft vollständig verloren hatten. —

Der weitere Verfolg dieser Untersuchungen wird voraussichtlich bis zum nächsten Sommer verschoben werden müssen.

Berlin, Institut für Pflanzenphysiologie und Pflanzenschutz der Königl. Landwirthschaftlichen Hochschule.

Erklärung der Abbildungen.

Dieselben sind nach meinem Präparate und unter meiner Leitung von der Malerin Fräulein E. AMBERG, der ich an dieser Stelle noch einmal meinen Dank aussprechen möchte, gezeichnet worden.

- a) Junge Septoriapflanze in Pflaumendecoct; Endstadium der Entwicklung.
- b) Junge, aus Pyknidensporen hervorgegangene Septoriapflanze in Weizendecoct, etwa 2 Tage alt.
- c) Keimende Sporidien.
- d) Künstlich durch Pyknidensporen inficirte Pflanzen (bei *a* liegen die Infectionsstellen).

(*a—c* etwa 800fach vergrössert; *d* in natürlicher Grösse).

23. A. Rimbach: Zur Biologie der Pflanzen mit unterirdischem Spross.

Mit Tafel XIV.

Eingegangen am 20. April 1895.

Viele Pflanzen mit unterirdisch lebendem Spross, mag dieser die Form eines langgestreckten Rhizoms, einer Knolle oder Zwiebel haben, befinden sich im Alter gewöhnlich in einer viel grösseren Tiefe des Bodens als jene ist, in welcher sie nach erfolgter Keimung ihre Entwicklung begannen. Solche Pflanzen gelangen durch eigene Thätigkeit in die Tiefe, jedoch auf verschiedene Weise. Bei den einen schlägt das Stammorgan eine abwärts führende Wachstumsrichtung ein, bei den anderen sind es die Wurzeln, welche dadurch, dass sie sich verkürzen, das Stammorgan hinabziehen, bei noch anderen findet beides zugleich statt.

Im Folgenden theile ich einige Beobachtungen mit, welche sich auf die Lebensweise solcher Pflanzen beziehen, die ausschliesslich durch die Thätigkeit der Wurzeln in die Erde eindringen. Es handelt

sich um Zwiebelpflanzen, deren Stamm in verticaler Richtung nach oben wächst und bei Mangel anderweitiger Einrichtungen die Pflanze nicht in die Erde hinein, sondern aus derselben herausführen würde.

Meine Untersuchungen an diesen Pflanzen bezweckten, erstens die Bewegungsweise derselben im Boden überhaupt näher kennen zu lernen, und zweitens zu erfahren, von welchen Factoren diese Bewegungsweise bestimmt wird. Als Objecte dienten *Phaedranassa chloracea* Herb., eine (noch unbestimmte) *Tigridia*-Art und *Oxalis elegans* H. B. K.¹⁾.

Phaedranassa chloracea Herb.

Bei alten, erwachsenen Exemplaren dieser Pflanze liegt der Vegetationspunkt der Zwiebelachse, die bis 4 *cm* Länge besitzt, in 15 bis 30 *cm* Tiefe. Für die Samen der Pflanze ist nach meinen Versuchen der Abstand von 8 *cm* von der Erdoberfläche die grösste Tiefe, in welcher sie unter sehr günstigen Bedingungen sich noch entwickeln können. Wenn sie in grösserer Tiefe keimen, so erreichen die Pflanzen mit ihren Blättern nicht mehr die Oberfläche und gehen zu Grunde. Eine Entwicklung der Pflanzen vom Samen an in der Tiefe, in welcher sie sich im Alter befindet, ist demnach unmöglich. Die Pflanze kann erst nachträglich in eine 8 *cm* überschreitende Tiefe gelangen.

In welcher Weise und mit welcher Geschwindigkeit geht das Eindringen der Pflanze in den Boden vor sich? Um hierüber ein Urtheil zu gewinnen, betrachten wir die Entwicklung der Pflanze, wie sie sich gestaltet, wenn der Same an oder nahe der Oberfläche keimt.

Bei der Keimung wird die Stammknospe mit dem Würzelchen durch Streckung des Keimblattes 8 bis 10 *mm* senkrecht abwärts geschoben. In der Keimwurzel, welche sich während dessen zu verlängern beginnt — sie erreicht durchschnittlich die Länge von 10 *cm* bei 1 *mm* Dicke im Basaltheile — tritt Verkürzung auf und geht in der Weise vor sich, wie ich es bereits in einer früheren Mittheilung²⁾ beschrieben habe. Wenn wir bei dem dort angeführten Falle bleiben, so handelt es sich um eine Keimwurzel, welche vermöge des Längenwachsthums 95 *mm* lang werden würde, in Folge von nachträglicher Contraction aber auf ungefähr 73 *mm* zurückgeht, sich also um 22 *mm* verkürzt. Unter der Annahme, dass der Spitzentheil der Wurzel an den Orten, wo er sich jeweilig befindet, unverrückbar befestigt sei, und dass der Contraction der Wurzel und dem Eindringen der Zwiebel

1) Ich wählte diese Pflanzen, weil sie mir bei meinem Aufenthalte im Hochlande von Ecuador, wo ich die vorliegende Untersuchung machte, reichlich zu Gebote standen, und ich ausserdem das Verhalten derselben im wilden Zustande beobachten konnte.

2) A. RIMBACH, Ueber die Ursache der Zellhautwellung in der Endodermis der Wurzeln. Diese Berichte, Jahrgang 1893, Band XI, p. 97.

keinerlei Hinderniss entgegentrete, würde also die Keimwurzel allein die Zwiebel etwa 22 *mm* abwärts befördern können. Sie würde dazu einen Zeitraum von 2 bis 3 Monaten brauchen, denn so lange dauert der Verkürzungsvorgang in ihr an.

Ehe indessen die Verkürzung in der Keimwurzel zu Ende gekommen ist, nämlich etwa $1\frac{1}{2}$ Monat nach Beginn der Keimung, entsteht schon eine zweite Wurzel, und so fort in der folgenden Zeit in Zwischenräumen von 1 bis $1\frac{1}{2}$ Monat immer eine neue, so dass nach Verlauf eines Jahres 8 bis 12 Wurzeln gleichzeitig vorhanden sind. Die Zwiebel besitzt daher fortwährend wenigstens eine Wurzel im Zustande starker Contraction. Jede der neuen Wurzeln ist immer länger und dicker als die vorhergehende und besitzt auch eine längere Strecke von stärkster Contractionsfähigkeit. Das ist schon daran kenntlich, dass die gerunzelte Strecke bei jeder späteren Wurzel länger ist als bei der früheren: Bei der Keimwurzel beträgt ihre Länge ungefähr 5 *mm*, bei der zweiten 10 *mm*, bei der dritten 15 *mm*, der vierten 20 *mm*, der fünften 25 *mm*, bei starken Wurzeln älterer Exemplare 50 bis 60 *mm*. Die Verkürzung in den später entstehenden, grösseren Wurzeln ist übrigens, wie es scheint, auf dieselbe Strecke nicht ausgiebiger und geht auch nicht schneller vor sich als in den vorhergehenden schwächeren. Auf eine Strecke von 5 *mm* Länge beträgt die Verkürzung im Maximum 70 pCt. und erreicht zeitweise bei etwa 15° C. eine grösste Geschwindigkeit von $\frac{1}{2}$ *mm* in 24 Stunden.

Um zu erproben, wie schnell die Pflanze mit diesen Mitteln sich im Boden thatsächlich fortbewegt, wurden 4 Samen in einen mit einer sehr wenig geneigten Glaswand versehenen und mit besonders zubereiteter, ganz gleichmässiger Erde gefüllten Zinkkasten in 1 *cm* Tiefe ausgelegt, und wurde ihre Entwicklung während 15 Monaten durch die Glaswand beobachtet. Die Lage der Zwiebelbasis wurde am Ende jeden Monates durch an die Glasscheibe geklebte Marken bezeichnet. Die während dieser Zeit erfolgende Senkung der Erde wurde durch zahlreiche in verschiedene Tiefe gelegte Marken festgestellt.

Die Keimung begann am 25. Februar 1892. Am 25. Mai 1893, also 15 Monate danach, befanden sich die Basen der 4 Zwiebeln ziemlich übereinstimmend 11 *cm* unterhalb der Marke vom 25. Februar 1892. Nach Abzug der Beträge für die Senkung der Stammknospe durch Verlängerung des Keimblattes (8 *mm*) und für die Senkung der Erde (3 *cm*), und nach Weglassen des ersten Monates, in welchem noch keine nennenswerthe Wurzelverkürzung stattfindet, erhalten wir als reine Leistung der Wurzeln eine Abwärtsbeförderung der Zwiebel um die Strecke von rund 7 *cm* in der Zeit von 14 Monaten. Die monatlichen Beträge der Senkung der Zwiebeln waren fast gleich. Auf den Monat fällt hiernach durchschnittlich eine Fortbewegung der Pflanze von 5 *mm*.

Etwas roherer Messung zufolge bewegten sich ungefähr ebenso schnell gleichalterige Pflanzen, welche in derselben Erde unter gleichen Bedingungen in grossen Töpfen cultivirt wurden.

Bei diesem Vorgange können die Wurzeln die von ihnen angestrebte Verkürzung nicht immer ganz ausführen wegen des an ihren beiden Enden wirkenden Widerstandes. Dieser letztere verursacht in den Wurzeln eine Spannung, deren Bestehen aus folgendem Versuche zu erkennen ist. Auf dem Basaltheile einer starken Wurzel, welche in einem mit Glaswand und abnehmbaren Fenstern versehenen Zinkkasten sich entwickelte, waren vor Beginn der Contraction 3 an einander grenzende 1 *cm*-Strecken markirt worden. Als die Gesamtstrecke sich um 40 pCt. verkürzt hatte und noch in lebhafter Contraction sich befand, wurde die Wurzel im mittleren Centimeter durchschnitten. In Folge dessen wichen die Schnittflächen sofort um 5 *mm* auseinander und verkürzten sich die beiden anliegenden intacten Centimeter-Strecken augenblicklich um je 5 pCt.

Der Widerstand, welchen die Zwiebel der Contraction der Wurzeln bereitet, wird erhöht durch die Anwesenheit der älteren, noch lebenden, aber die Pflanze nicht mehr fortbewegenden Wurzeln. Auch diese werden von den später entstehenden mit hinabgezogen und gerathen hierdurch in sehr eigenthümliche Stellungen. (Siche Fig. 2 und 3.)

Die Contraction der Wurzel kann übrigens für die Fortbewegung der Pflanze noch verloren gehen, wenn, wie es nicht selten geschieht, der Spitzentheil der Wurzel sich nicht unverrückbar im Boden befestigt und in Folge dessen die Zusammenziehung der Wurzel nicht nach ihrer Spitze, sondern nach ihrer Basis hin erfolgt.

Das Abwärtswandern der Pflanze geht aber nicht in's Unbegrenzte weiter, sondern hört in einer gewissen, bei der wildwachsenden Pflanze zwischen 15 und 30 *cm* liegenden Tiefe auf.

Wenn sich nämlich die Pflanze der angegebenen Tiefe nähert, so fängt sie an, Wurzeln zu bilden, welche weniger contractionsfähig sind, als die vorhergehenden. An diesen Wurzeln verschwinden auch allmählich die Merkmale, welche starke Contraction anzeigen: Der Durchmesser des Basaltheiles verkleinert sich sehr bedeutend, die Faltung des Periderms bleibt aus, die Zellhautwellung in Endodermis und Exodermis wird sehr gering u. s. w. In der That bleibt die Verkürzung, die im basalen Theile auf 5 *mm* Länge anfangs 70 pCt. betrug, bei den genannten Wurzeln später immer unter 40 pCt. und beträgt meinen Messungen zufolge in manchen Fällen nur 20 pCt.

Auch in der Richtung der Wurzeln tritt eine Veränderung ein. Bei den stark contractilen ist der Basaltheil von der Senkrechten wenig abweichend steil abwärts gerichtet, und nur der dünnere Spitzentheil biegt nach aussen bis zur Horizontalen ab. Die wenig contractilen Wurzeln schlagen gleich von Anfang an einen viel flacheren Weg ein.

Die Richtung ihres Basaltheiles liegt meist innerhalb des Winkels von 45° und der Horizontalen.

Die Zwiebel selbst ändert während dieser Entwicklung allmählich ihre Gestalt: Im Anfang ist sie lang eiförmig bis walzenförmig, später wird sie kugelig, zuletzt ist sie plattgedrückt scheibenförmig; anfangs ist ihr Längsdurchmesser grösser als ihr Querdurchmesser, am Ende ist das Umgekehrte der Fall.

Die geringe Verkürzung der Wurzeln in Verbindung mit einer von der Verticalen so sehr abweichenden Richtung hat zur Folge, dass die Zwiebel nur noch um einen sehr geringen Betrag abwärts bewegt wird, um einen Betrag, welcher ausreichen mag, den Längenzuwachs der Zwiebelachse, der jährlich etwa 5 mm ausmacht, ungefähr auszugleichen. Thatsache ist, dass die Pflanze in diesem Zustande ihre Tieflage nicht mehr wesentlich ändert.

Die hier beschriebene Entwicklung, in welcher zuletzt eine endgiltige Tieflage erreicht wird, kann man die normale nennen; sie geht immer vor sich, wenn die Pflanze in günstigem Boden ohne Störung wächst. Auch bei wildwachsenden Exemplaren habe ich sie an Standorten, wo diese Bedingung erfüllt war, regelmässig vorgefunden. An Orten aber, wo Steine, Wurzeln fremder Pflanzen und ähnliches das Eindringen der Zwiebeln erschweren, oder wo, wie es auf stark geneigtem Boden vorkommt, die Pflanzen durch Erde verschüttet oder von solcher entblösst werden, finden sich häufig Exemplare, deren Verhalten vom oben beschriebenen abweicht: Man sieht daselbst alte, erwachsene Pflanzen mit dicken, stark verkürzten, junge Pflanzen mit dünnen, wenig verkürzten Wurzeln, davon die einen oberflächlich, die anderen in grosser Tiefe sitzend, also scheinbar vollständige Gesetzlosigkeit.

Wodurch wird bestimmt, ob die Pflanze stark contractile oder schwach contractile Wurzeln bildet? Zur Beantwortung dieser Frage stellte ich die folgenden Versuche an.

Es wurde eine grössere Menge wildwachsender Pflanzen gegen Ende der Vegetationsperiode ausgegraben und von diesen 35 tadellose, grosse, erwachsene, möglichst gleich starke Exemplare ausgesucht, von denen ein Theil nur ausgesprochen dicke, gerunzelte (stark verkürzte), ein anderer nur dünne, ungerunzelte (wenig verkürzte) Wurzeln besass, ein dritter Theil diese Merkmale wenig ausgeprägt oder gemischt aufwies. Die Tiefe, in welcher sich die Zwiebeln befanden, wurde unbeachtet gelassen. Die Zwiebeln wurden, nachdem Blätter, Wurzeln und Seitenzwiebeln abgeschnitten waren, im Freien in lockeren, gleichmässigen Boden, in Gruppen unmittelbar neben einander, theilweise ganz oberflächlich, theilweise so tief eingepflanzt, dass der Vegetationspunkt etwa 25 cm unter der Oberfläche sich befand, und zwar in folgender Ordnung:

I.	5	Stück	mit	stark	verkürzten	Wurzeln:	hoch.
II.	5	"	"	"	"	"	tief.
III.	5	"	"	wenig	"	"	hoch.
IV.	5	"	"	"	"	"	tief.
V.	10	"	ohne	ausgeprägte	Merkmale:		hoch.
VI.	5	"	"	"	"	"	tief.

Die Pflanzen blieben an diesem Orte fast 2 Jahre lang (von Juni 1891 bis April 1893) und machten in dieser Zeit fast zwei volle Vegetationsperioden durch. Ende April 1893, nach der Fruchtreife, wurden sie ausgegraben, und ihre Besichtigung ergab folgendes Resultat.

In den Gruppen I, III und V waren an sämtlichen Exemplaren die meisten, besonders alle jüngeren Wurzeln stark verkürzt (dick mit starker Runzelung). In I und V waren an einigen, in III an sämtlichen Exemplaren die ältesten Wurzeln wenig verkürzt (dünn und glatt).

In den Gruppen II und IV waren an sämtlichen Exemplaren die meisten, besonders alle jüngeren Wurzeln, in Gruppe VI alle Wurzeln ohne Ausnahme wenig verkürzt (dünn und glatt). In II waren an einigen Exemplaren, in IV an einem Exemplar die ältesten Wurzeln dicker mit geringer Runzelung.

Hiernach hatten also im letzten Theile der Dauer des Experimentes sämtliche oberflächlich sitzenden Pflanzen stark contractile, sämtliche tief sitzenden schwach contractile Wurzeln gebildet, während im Anfange des Experimentes ein Theil der Pflanzen sich entgegengesetzt verhalten hatte¹⁾. Das letztere ist ohne Zweifel die Nachwirkung eines früheren Zustandes und zeigt, dass es einiger Zeit bedarf, ehe die Tieflage einen deutlichen Einfluss auf die Pflanzen ausübt.

Ein anderer Versuch wurde mit unerwachsenen Pflanzen angestellt. Es wurden in einem mit einer senkrechten Glaswand versehenen und mit ganz gleichmässiger, eigens zubereiteter Erde gefüllten Zinkkasten 4 Samen 1 *cm* tief, 4 andere unmittelbar daneben 5 *cm* tief hinter der Glaswand ausgelegt und die jeweilige Lage der entstehenden Zwiebeln monatlich durch Marken bezeichnet.

Die hochgesäeten Exemplare zogen sich durch reine Wurzelthätigkeit in 12 Monaten um je 8 *cm* abwärts, wobei die Monatsbeträge fast gleich (6¹/₂ *mm*) waren.

1) Ein Unterschied in der Länge des jährlichen Zuwachses der Zwiebelachse war bei den Gruppen nicht zu bemerken. — Auch die Stufenfolge der während jener Zeit erfolgten Bildung von Seitenzwiebeln verdient Beachtung: In Gruppe I waren am meisten, in III und V weniger, in II und VI noch weniger, in IV fast keine vorhanden. — Die Seitenzwiebeln treiben bereits Wurzeln, wenn sie noch mit der Hauptzwiebel zusammenhängen. In der Beschaffenheit der Wurzeln bezüglich der Verkürzungsfähigkeit stimmen die Seitenzwiebeln mit der Hauptzwiebel annähernd überein.

Die tiefgesäeten senkten sich in derselben Zeit um je 4 *cm*, d. h. monatlich im Durchschnitt um $3\frac{1}{2}$ *mm*. Die monatlichen Beträge waren aber hier sehr ungleich. Im ersten Monat betrug die Fortbewegung $4\frac{1}{2}$ *mm*, in der folgenden Zeit sank sie sehr bald bis auf 0 und stieg in den letzten Monaten allmählich wieder bis zu 6 *mm*.

Am Ende des Jahres hatten die hochgesäeten Exemplare die tiefgesäeten gerade eingeholt.

Zwischen den Keimwurzeln der beiden Gruppen war wenig Unterschied. Die der zweiten Gruppe verkürzten sich, wie Messungen an anderen Exemplaren erwiesen, fast ebenso stark wie die der ersten und bildeten auch im Basaltheile Peridermfaltung. Die nächstfolgenden Wurzeln der tiefgesäeten fielen aber sehr dünn aus und blieben glatt. Ich mass an ihrem Basaltheile auf 5 *mm* Länge eine Verkürzung von nur 20 pCt. Erst von etwa der fünften Wurzel ab begann wieder Runzelung des Periderms an ihnen sich zu zeigen.

Entsprechende Versuche mit älteren aber noch nicht erwachsenen Exemplaren ausgeführt ergaben ähnliche, wenn auch nicht so gleichmässige Resultate.

Wenn man den entgegengesetzten Versuch anstellt, indem man Samen an der Oberfläche keimen lässt oder ältere Exemplare hierher versetzt, aber auf irgend eine Weise verhindert, dass die Zwiebeln in die Erde eindringen¹⁾, so werden ihre Wurzeln noch dicker, und wird

1) Dieser Fall kommt in der Natur gar nicht selten vor. Es bildet dann die Pflanze auch im Alter nur stark contractile Wurzeln, und auch die Gestalt der Zwiebel bleibt länglich eiförmig. — Man sieht hieraus, dass die Form der Zwiebel von *Phaedranassa chloracea* auch bei erwachsenen Exemplaren sehr veränderlich ist. Solche Verschiedenheit der Form sah ich auch an *Stenomesson aurantiacum* Herb., *Clidanthus fragrans* Herb., *Eucharis grandiflora* Planch., und sie scheint bei noch vielen anderen Zwiebelpflanzen vorzukommen. Die Zwiebelform kann also nicht ohne Weiteres in der Weise als systematischer Charakter verwendet werden, wie es zum Beispiel von J. G. BAKER im „Handbook of the Amaryllideae 1888“ geschieht. Dort heisst es in der Charakteristik der Arten bei *Phaedranassa chloracea* Herb. „bulb globose“, bei anderen *Phaedranassa*-Arten „bulb ovoid“, bei *Eucharis grandiflora* Planch. „bulb globose“, bei *Stenomesson aurantiacum* Herb. desgleichen. — Ebenso scheint es mir für die Beschreibung dieser und ähnlicher Arten werthlos zu sein, den sogenannten Zwiebelhals zu berücksichtigen, wie es bei BAKER geschieht, wo es heisst „bulb . . . with a short neck“ oder „with a long neck“. Der Zwiebelhals wird bekanntlich durch die oberen, dünnen, röhrenförmigen Theile der Zwiebelaschen, d. h. der persistirenden Theile der Blattscheiden gebildet. Bei tief sitzenden Exemplaren ist dieser Theil der Scheiden verhältnissmässig viel länger als bei hoch sitzenden, weil bei allen der obere Scheidenrand bis nahe an die Erdoberfläche reicht. Da nun bei den einen wie bei den andern die Blattspreite nur wenig unterhalb des Scheidenrandes abgegliedert wird, so fällt bei den tief sitzenden Exemplaren der Zwiebelhals oft um ein Vielfaches länger aus als bei den hoch sitzenden, wo er unter Umständen ganz fehlen kann. — Charakteristische Formunterschiede zwischen Zwiebeln verwandter Arten, die ja jedenfalls bestehen, werden durch diese Zufälligkeiten zu sehr verwischt, als dass sie für systematische Zwecke ohne Weiteres verwendbar wären.

die sich stark verkürzende Strecke noch länger als bei denjenigen, welche ungehindert in die Tiefe wandern. Bei der Verkürzung wird indessen auch hier das Mass von 70 pCt. (auf 5 mm Länge) nicht überschritten.

Die genannten Ergebnisse zeigen, dass die Pflanze in jedem Entwicklungszustand die Fähigkeit besitzt, Wurzeln von starker und von schwacher Contractionsfähigkeit zu bilden, und dass, ob sie das eine oder das andere thut, nur von ihrer Tieflage abhängt. Ein und dieselbe Pflanze bildet in höherer Lage Wurzeln von grösserer, in tieferer Lage solche von geringerer Contractionsfähigkeit.

Ferner erkennt man, dass in Bezug auf das weitere Verhalten der Pflanze ein bemerkenswerther Unterschied besteht, je nachdem es sich um noch vergrösserungsfähige oder um schon erwachsene Exemplare handelt. Die ersteren in eine Tiefe versetzt, wo die Verkürzung ihrer Wurzeln auf ein so kleines Mass sinkt, dass Stillstand der Pflanze eintritt, haben die Fähigkeit, in späteren Wurzeln die Verkürzung wieder so bedeutend zu steigern, dass das Abwärtswandern der Pflanze von Neuem beginnt; erwachsene Exemplare in entsprechende Tiefe gebracht, sind hierzu nicht befähigt, sie bilden dauernd Wurzeln von so geringer Contractionsfähigkeit, dass ein Abwärtswandern der Pflanze nicht stattfinden kann.

Daraus geht hervor, dass es zwei Factoren sind, welche die Bewegung der Pflanze im Boden regeln: Der Entwicklungszustand und die Tieflage.

Unsere Pflanzen haben auch, wie man sieht, das Bestreben, die ihnen zusagende Tieflage wieder zu gewinnen, wenn sie diese durch irgend einen Zufall verloren haben. Sind sie zu nahe an die Oberfläche gekommen, so suchen sie durch ausgiebige Wurzelverkürzung eine grössere Tiefe zu erreichen; sitzen sie zu tief, so vermindern sie die Wurzelverkürzung so lange, bis ihr Entwicklungsgrad ihrer Tieflage entspricht.

Nach diesen Erfahrungen ist das in der Natur sich findende, oft scheinbar regellose Verhalten der Pflanzen zu beurtheilen.

Aehnlich wie *Phaedranassa chloracea* verhalten sich, zahlreichen gelegentlichen Beobachtungen zufolge, *Stenomesson aurantiacum* Herb. und *Eucharis grandiflora* Planch.

Tigridia spec.

Wenn ein Same dieser Pflanze an der Oberfläche keimt, so wird die Keimknospe durch die Thätigkeit des Keimblattes ungefähr 2 mm abwärts getrieben. Die entstehende Keimwurzel beginnt sofort mit der Contraction und dem Hinabziehen der kleinen Zwiebel. Sie wird in dieser Thätigkeit bald von anderen stärkeren Wurzeln abgelöst,

welche in ziemlich regelmässigen Zwischenräumen, und zwar immer auf derselben Seite der Zwiebel, entstehen. Die jeweilig thätige Wurzel kommt an ihrer Basis der Zwiebel an Dicke mindestens gleich, übertrifft dieselbe sogar häufig darin. (Siehe Fig. 4 und 5.)

In der ersten Vegetationsperiode werden nur contractile Wurzeln gebildet. Später verhält sich die Pflanze anders. Nach der Trockenzeit brechen rings aus dem Umkreise der Basis der Zwiebelachse fast gleichzeitig eine grössere Zahl (bei älteren Exemplaren 10 bis 15) dünne fadenförmige Wurzeln von etwa $\frac{3}{4}$ mm Durchmesser hervor, welche sich reich verzweigen und gänzlich unverkürzt bleiben. So lange diese Wurzeln allein vorhanden sind, senkt sich auch die Zwiebel nicht. Erst einige Zeit darauf kommt etwas höher am Zwiebelstamm eine an der Basis bis 10 mm dicke, rübenförmige, contractile Wurzel hervor, welche die Zwiebel abwärts zieht, und ihr folgen auf derselben Seite der Zwiebel in Zwischenräumen von etwa 1 Monat eine, zwei oder drei andere¹⁾. An diesen Wurzeln mass ich auf 5 mm Länge im dicken Basaltheile 70 pCt., im dünnen Spitzentheile 10 pCt. Verkürzung. Dieselbe dauert im Spitzentheile noch eine Zeit lang an, wenn sie im Basaltheile schon zu Ende ist. Sobald die Verkürzung ungefähr 40 pCt. erreicht hat, tritt Peridermrünzelung ein, und das anfangs straffe Rindengewebe schrumpft nach und nach zusammen. Wenn die Wurzel ihre Contraction grösstentheils beendet hat, bildet sie im Spitzentheile zahlreiche Seitenwurzeln.

Als Resultat der Wurzelverkürzung beobachtete ich an älteren Exemplaren eine monatliche Senkung der Zwiebel von 8 mm.

Die Achse der Zwiebel hat zwar das Bestreben, senkrecht aufwärts zu wachsen, wird aber durch den immer auf derselben Seite wirkenden Zug der Wurzeln fortwährend umgelegt, so dass sie meistens schief abwärts gerichtet ist; sie wächst daher thatsächlich in einer Krümmung. (Siehe Fig. 6.)

Wenn die Pflanzen die Tieflage von 8 bis 12 cm erreichen, ändert sich ihr Verhalten nochmals. Sie bilden dann zu Anfang der Vegetationsperiode den Kranz der dünnen Wurzeln, unterlassen aber die Bildung der dicken, contractilen Wurzeln. Nur entstehen an manchen Exemplaren zuletzt einige an der Basis etwas dickere (bis $1\frac{1}{2}$ mm Durchmesser besitzende) Wurzeln, die sich, wie es scheint — mir fehlt der experimentelle Nachweis — an dieser Stelle um ein geringes Mass verkürzen²⁾. Folge des Ausbleibens der Wurzelverkürzung ist, dass die Zwiebelachse bei solchen Exemplaren senkrecht stehen bleibt

1) An cultivirten Exemplaren, niemals an wildwachsenden, sah ich manchmal gleichzeitige Entwicklung von 2, seltener 3 contractilen Wurzeln.

2) Ihre Endodermis hat auf eine kurze Strecke mittelstarke Wellung, während die der übrigen dünnen Wurzeln keine, die der dicken Wurzeln sehr starke Wellung hat.

und die Pflanze nicht weiter in den Boden eindringt. Ihr jährlicher Zuwachs wird wahrscheinlich durch die erwähnte geringe Verkürzung einiger Wurzeln ausgeglichen. (Siehe Fig. 7.)

Um zu erproben, ob die Bildung der verschiedenartigen Wurzeln auch bei dieser Pflanze von der Tieflage abhängig sei, machte ich einen ähnlichen Versuch wie mit *Phaedranassa*. Zu Ende der Vegetationsperiode wurde eine Anzahl wilder, erwachsener Exemplare ausgegraben und ohne Beachtung der Tiefe, in welcher sie gefunden waren, in folgender Ordnung in grosse Töpfe gepflanzt:

- | | |
|--|------------------------|
| I. 10 Stück, mit contractilen Wurzeln: | ganz oberflächlich. |
| II. 10 Stück, desgl. | in 10 <i>cm</i> Tiefe. |
| III. 10 Stück, mit gerade aufsteigender Achse
und ohne contractile Wurzeln: | ganz oberflächlich. |
| IV. 10 Stück, desgl. | in 10 <i>cm</i> Tiefe. |

Nach einem Jahre, zur Zeit der Fruchtreife, wurden die Pflanzen wieder aus der Erde genommen und geprüft.

In den Gruppen I und III hatten sämtliche Exemplare dicke, contractile Wurzeln und schief liegende Achse.

In der Gruppe II hatten sieben Exemplare dicke, contractile Wurzeln und schief liegende Achse, die übrigen drei bloss dünne Wurzeln und aufrechte Achse.

In der Gruppe IV hatte ein Exemplar dicke, contractile Wurzeln, die übrigen neun hatten bloss dünne Wurzeln und aufrecht stehende Achse.

Das Resultat ist also im Ganzen das gleiche wie bei *Phaedranassa*¹⁾. Unerwachsene Exemplare, in übergrosse Tiefe gepflanzt, unterlassen anfangs die Bildung contractiler Wurzeln, nehmen sie aber, wenn sie etwas erstarkt sind, wieder auf.

Aehnlich wie die beschriebene Pflanze verhalten sich *Tigridia pavonia* Juss. und *Gladiolus communis* L.

Oxalis elegans H. B. K.

Die Hauptwurzel der Keimpflanze ist anfangs dünn-fadenförmig. Aber während sich die ersten Laubblätter bilden, schwillt ihr Basaltheil nebst dem hypocotylen Stengelgliede langsam an und erreicht nach drei Monaten über 5 *mm* Dicke. Während dieses Vorganges ver-

1) Dass sogar von jenen Zwiebeln, die vorher nur dünne Wurzeln besessen hatten, manche noch in 10 *cm* Tiefe stark contractile Wurzeln bildeten, rührte bei diesem Versuche, wenn man von möglicher Nachwirkung absieht, vielleicht davon her, dass die Pflanzen während der Cultur in der guten Topferde sich üppiger entwickelten als in der Natur, und deshalb grössere Tiefe erfordert hätten, um die Bildung contractiler Wurzeln zu unterlassen.

kürzt sich dieser Theil der Wurzel und zieht die aus der Keimknospe entstehende kleine Zwiebel unter die Erde. Am Ende der Vegetationsperiode stirbt die Keimwurzel ab. (Siehe Fig. 8 und 9.)

Während der Sommerruhe ist die Zwiebel wurzellos.

Zu Beginn der neuen Vegetationsperiode entstehen rings am Umkreis der unteren Fläche der Zwiebelachse zahlreiche, fadenförmige, höchstens 1 *mm* im Durchmesser haltende Wurzeln, welche schief abwärts wachsen. An ihnen ist zunächst keine Verkürzung zu bemerken, und die Zwiebel bewegt sich auch nicht von ihrer Stelle. Nach einiger Zeit fängt eine, seltener zwei oder drei, dieser Wurzeln an, im Basaltheile dicker zu werden und schwillt, ihr braunrothes Hautgewebe zersprengend, im Verlaufe von etwa drei Monaten zur Dicke von ungefähr 20 *mm* an, wobei sie ein weisses, pralles Aussehen erhält. Der sich verdickende Theil der Wurzel verkürzt sich gleichzeitig sehr stark, im Maximum um 70 pCt. auf 5 *mm* Länge, und wird dabei, falls er vorher Biegungen machte, gerade und straff. Anfangs fallen Dickenzunahme und Verkürzung der Wurzel zusammen, zuletzt aber wird die Wurzel wegen des Schrumpfens der Rinde wieder dünner, während die Verkürzung in ihr noch fort dauert. Ihr Gefässbündelstrang wird in Folge der Contraction sehr verbogen. Der nach der Spitze zu liegende Wurzeltheil fährt mit der Verkürzung übrigens noch eine Zeit lang fort, wenn der Basaltheil sich schon nicht mehr verkürzt. Die Dauer der Contraction beträgt in einer solchen Wurzel vier bis fünf Monate.

Die Wurzelverkürzung kann, wie ich beobachtete, eine monatliche Abwärtsbewegung der Zwiebel von 10 *mm* herbeiführen. Die Bewegung geht gewöhnlich nicht gerade nach unten, sondern etwas seitlich, der Richtung der Wurzel folgend.

Gelangt die Pflanze in etwa 6 bis 8 *cm* Tiefe, so bildet sie keine dicken, contractilen Wurzeln mehr. Von diesem Zeitpunkte an dringt die Pflanze auch nicht mehr tiefer in den Boden ein. Ob geringe Verkürzung im Basaltheile dieser dünnen Wurzeln vorkommt, habe ich nicht feststellen können.

Auch bei *Oxalis* bilden solche tief sitzenden Exemplare, an die Oberfläche versetzt, von Neuem dicke, stark contractile Wurzeln, und unterlassen oberflächlich sitzende, in grosse Tiefe gepflanzt, dauernd die Bildung von solchen.

Die besprochenen Pflanzen stellen drei Modificationen der Verwendung von Wurzeln zum Einziehen der Zwiebeln in die Erde dar:

Bei *Phaedranassa* werden alle Wurzeln in gleicher Weise hierzu verwendet.

Bei *Tigridia* werden nur einige Wurzeln dazu verwendet und zwar diese gleich als Bewegungswurzeln angelegt.

Bei *Oxalis* wird gewöhnlich bloss eine der Wurzeln dazu verwendet, jedoch erst nachträglich aus einer Nährwurzel umgebildet.

Die Ergebnisse der an diesen drei Pflanzen gemachten Untersuchungen lassen sich in folgenden Sätzen aussprechen:

1. Die Pflanzen dringen von der Keimung an mittelst Wurzelverkürzung in die Erde ein, bleiben aber in einer gewissen Tiefe stehen, weil daselbst die Wurzelverkürzung dauernd vermindert wird oder ganz unterbleibt.

2. Die Pflanzen sind sowohl im unerwachsenen als im erwachsenen Zustande befähigt, stark contractile oder schwach bzw. nicht contractile Wurzeln zu bilden.

3. Es hängt von der Tieflage der Pflanze ab, ob stärker oder schwächer contractile Wurzeln gebildet werden: Dieselbe Pflanze bildet in geringerer Tiefe stärker contractile, in grösserer Tiefe schwächer contractile Wurzeln.

4. Bei jugendlichen Pflanzen ist ein durch grosse Tieflage verursachter Stillstand vorübergehend, bei erwachsenen dauernd.

5. Der Verlauf der Wurzelbildung und in Folge dessen die Bewegungsweise der Pflanze während ihrer ganzen Entwicklung wird durch das Zusammenwirken von Entwicklungszustand und Tieflage bedingt.

6. Im normalen Verlaufe des Eindringens der Pflanze in den Boden bildet dieselbe in der Jugend stark contractile, im Alter schwach bzw. nicht contractile Wurzeln.

7. Die Pflanze sucht in jedem Alterszustand die ihr zusagende Tieflage durch erneute Bildung stark contractiler Wurzeln oder durch vorzeitige Unterdrückung von solchen wieder zu gewinnen, wenn sie aus derselben herausgebracht worden ist.

8. Jede Art besitzt ihre eigenthümliche Maximal-Tieflage.

9. Es findet in der Pflanze Selbstregulirung in Bezug auf die Tieflage statt.

Auf welche Weise kommt die Selbstregulirung in der Pflanze bezüglich ihrer Tieflage zu Stande? Als Antwort hierauf kann ich bloss eine Vermuthung aussprechen.

Es macht den Eindruck, als ob die Pflanze wüsste, wie tief sie sich im Boden befindet. Welchen Massstab hat sie, ihren Abstand von der Erdoberfläche zu messen? Sie könnte einen solchen an den Organen haben, welche sie an die Oberfläche sendet: Je tiefer die Pflanze im Boden liegt, um so mehr müssen jene Organe verlängert werden, und um so länger dauert es, bis sie die Oberfläche erreichen.

Jene oberirdischen Organe sind der Hauptsache nach Assimilationsorgane und dienen zur Stoffaufnahme mit Hilfe des Lichtes. Es findet

also, so lange dieselben die Oberfläche der Erde noch nicht erreicht haben, wohl Ausgabe aber keine Einnahme durch dieselben statt. Von zwei im Uebrigen gleichen Pflanzen verbraucht aber die tief sitzende mehr Material zur Bildung der oberirdischen Organe als die oberflächlich sitzende. Dazu kommt, dass diese Organe bei der ersten Pflanze das Licht später erreichen als bei der zweiten, also während eines kleineren Theiles ihrer begrenzten Lebensdauer zu ihrer Function verwendet werden können. Die tief sitzende Pflanze hat also mehr Ausgabe und weniger Einnahme als die hoch sitzende.

Nun verhält sich, wie wir sahen, bei den Keimpflanzen von *Phaedranassa* im Anfang, wenn Keim und Endosperm noch mit Nährmaterial erfüllt sind, die tief sitzende Pflanze gerade so wie die an der Oberfläche befindliche; sie weiss da gewissermassen noch nicht, in welcher Tiefe sie sich befindet. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung sieht man aber bei der tief sitzenden Pflanze eine durch grosse Ausgabe ohne gleichzeitige Einnahme entstandene Stoffarmuth von Verminderung der Wurzelcontraction begleitet. Es ist wahrscheinlich, dass erstere Ursache der letzteren sei. Denn die Pflanze wird wieder in ihrer Wurzelbildung der hoch sitzenden ähnlich, wenn Einnahme und Ausgabe wieder in ein für erstere günstigeres Verhältniss treten.

Die Pflanze hört ungefähr an jenem Zeitpunkte auf, tiefer in den Boden einzudringen, an welchem sie ihre endgiltige Grösse, ihren erwachsenen Zustand erreicht hat. Die Pflanzen, um welche es sich hier handelt, vergrössern ihren Körper ja nicht in's Unbegrenzte, sondern entwickeln sich bis zu einer gewissen Grösse, welche sie dann für die Zukunft beibehalten. Sobald aber die Pflanze aufhört, ihren Körper und mit diesem ihren Assimilationsapparat zu vergrössern und im Zusammenhang hiermit ihre Stoffeinnahme in einem bestimmten Verhältniss zur Ausgabe zu vermehren, so muss, wenn sie fortfährt, sich von der Erdoberfläche zu enttarnen, eine relative Stoffarmuth in ihr entstehen. Während eine jugendliche Pflanze einen solchen Zustand der Stoffarmuth zu überwinden vermag, ist die erwachsene Pflanze hierzu nicht befähigt. Desgleichen sehen wir bei erwachsenen Pflanzen, so lange sie in der betreffenden Tiefe verbleiben, die Bildung wenig bzw. nicht contractionsfähiger Wurzeln fort dauern. Somit könnte es auch bei der erwachsenen Pflanze das Verhältniss von Einnahme und Ausgabe sein, was die Wurzelbildung bestimmt. Wie durch äusseren Eingriff die Pflanze in eine Tiefe versetzt werden kann, in welcher ihr das weitere Abwärtswandern unmöglich wird, so würde, nach dieser Auffassung, die alternde Pflanze auf natürlichem Wege, eben durch den Stillstand in der Vergrösserung des Assimilationsapparates, ihre Fähigkeit, in die Erde einzudringen, beschränken oder aufheben: Es würde die Begrenzung der Grössenzunahme der Pflanze Ursache der Begrenzung ihrer Tieflage sein. Die oberirdischen Organe

würden dabei gewissermassen wie Fühler functioniren, indem sie der Pflanze die Grösse ihres Abstandes von der Bodenoberfläche anzeigen und sie zu ihrem besonderen Verhalten in der Wurzelbildung anregen. Die in Bezug auf ihre Tieflage stattfindende Selbstregulirung der Pflanze würde dieser Anschauungsweise gemäss erreicht durch eine Wechselwirkung zwischen Ausbildung der oberirdischen Organe und Ausbildung der Wurzeln.

Zum Vergleiche mit den besprochenen sei *Colchicum auctumnale* L. als ein Beispiel solcher Pflanzen angeführt, bei denen das Stammorgan allein das Eindringen in die Erde ausführt, ohne Betheiligung der Wurzeln. Diese Pflanze ist in ihrem Verhalten das gerade Gegenheil der oben behandelten Zwiebelpflanzen. Bei den aus oberflächlich gekeimten Samen entstandenen kleinen Pflanzen liegen die Jahreszuwächse in einer steil abwärts führenden, von der senkrechten oft wenig abweichenden Richtung. Durch diese Wachstumsweise dringt die Pflanze jährlich oft um 10 *mm* abwärts. In einer Tiefe von 15 bis 20 *cm* geht die Wachstumsrichtung allmählich sich abflachend in die Horizontale über, so dass die Pflanze von da an dieselbe Tieflage beibehält. Bemerkenswerth ist, dass die kleinen Exemplare, welche sich durch Verzweigung von tief sitzenden Knollen bilden, gleich von Anfang an die horizontale Richtung einschlagen. (Siehe Fig. 10 und 11.)

Die Wurzeln von *Colchicum* bleiben in jedem Altersstadium der Pflanze dünn fädlich und unverkürzt.

Meine Beobachtungen an Pflanzen, welche sich ähnlich verhalten wie *Colchicum auctumnale*, sind noch nicht abgeschlossen, und ich gedenke später über dieselben zu berichten. Sie haben es mir indessen wahrscheinlich gemacht, dass die Pflanzen, bei denen die Wachstumsweise des Stammorgans den Weg im Boden bestimmt, mutatis mutandis von denselben Gesetzen beherrscht werden wie die besprochenen Zwiebelpflanzen, und dass bei denselben eine Wechselwirkung besteht zwischen Ausbildung der oberirdischen Organe und Wachstumsrichtung des unterirdischen Stammorganes.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind nach der Natur in natürlicher Grösse und Lage gezeichnet.

Die punktirten Horizontallinien bedeuten die Oberfläche der Erde.

Fig. 1–3. *Phaedranassa chloracea* Herb.

- Fig. 1. Keimpflanze bei Beginn der Abwärtsbewegung der Zwiebel durch die Wurzel.
 „ 2. 6 Monate nach Beginn der Keimung.
 „ 3. 12 Monate nach Beginn der Keimung. — Die Basaltheile der älteren Wurzeln sind durch die jüngeren Wurzeln nach unten gezogen.

Fig. 4—7. *Tigridia spec.*

- Fig. 4. Keimpflanze bei Beginn der Abwärtsbewegung der Zwiebel durch die Wurzel.
- „ 5. 5 Monate nach Beginn der Keimung. — Die älteren Wurzeln sind durch die jüngeren nach unten gezogen.
- „ 6. Erwachsenes, oberflächlich sitzendes Exemplar, im Absteigen begriffen. Senkrechter Längsschnitt. — Durch den Zug der dicken, contractilen Wurzeln ist die Zwiebelachse auf die Seite gelegt und sind die zuerst entstandenen dünnen Wurzeln aus ihrer ursprünglichen Lage gebracht. Am hinteren Ende der Zwiebel die Reste des vorigen Jahrganges.
- „ 7. Erwachsenes, tiefsitzendes Exemplar, nicht mehr absteigend. Senkrechter Längsschnitt. — Die Zwiebelachse steht aufrecht; es sind bloss dünne Wurzeln vorhanden. Unter der Zwiebel die Reste früherer Jahrgänge.

Fig. 8—9. *Oxalis elegans* H. B. K.

- Fig. 8. Keimpflanze vor Beginn der Abwärtsbewegung.
- „ 9. 3 Monate nach Beginn der Keimung. — Die Wurzel ist in Contraction, die Zwiebel in Abwärtsbewegung begriffen.

Fig. 10—11. *Colchicum auctumnale* L.

- Fig. 10. Junges, absteigendes, oberflächlich sitzendes Exemplar, aus Samen entstanden. Senkrechter Längsschnitt.
- „ 11. Junges, nicht absteigendes, tief sitzendes Exemplar, durch Abzweigung von einer tief sitzenden, erwachsenen Knolle entstanden. Senkrechter Längsschnitt.

Auf den Figuren 10 und 11 die Reste des vorigen Jahrganges sichtbar

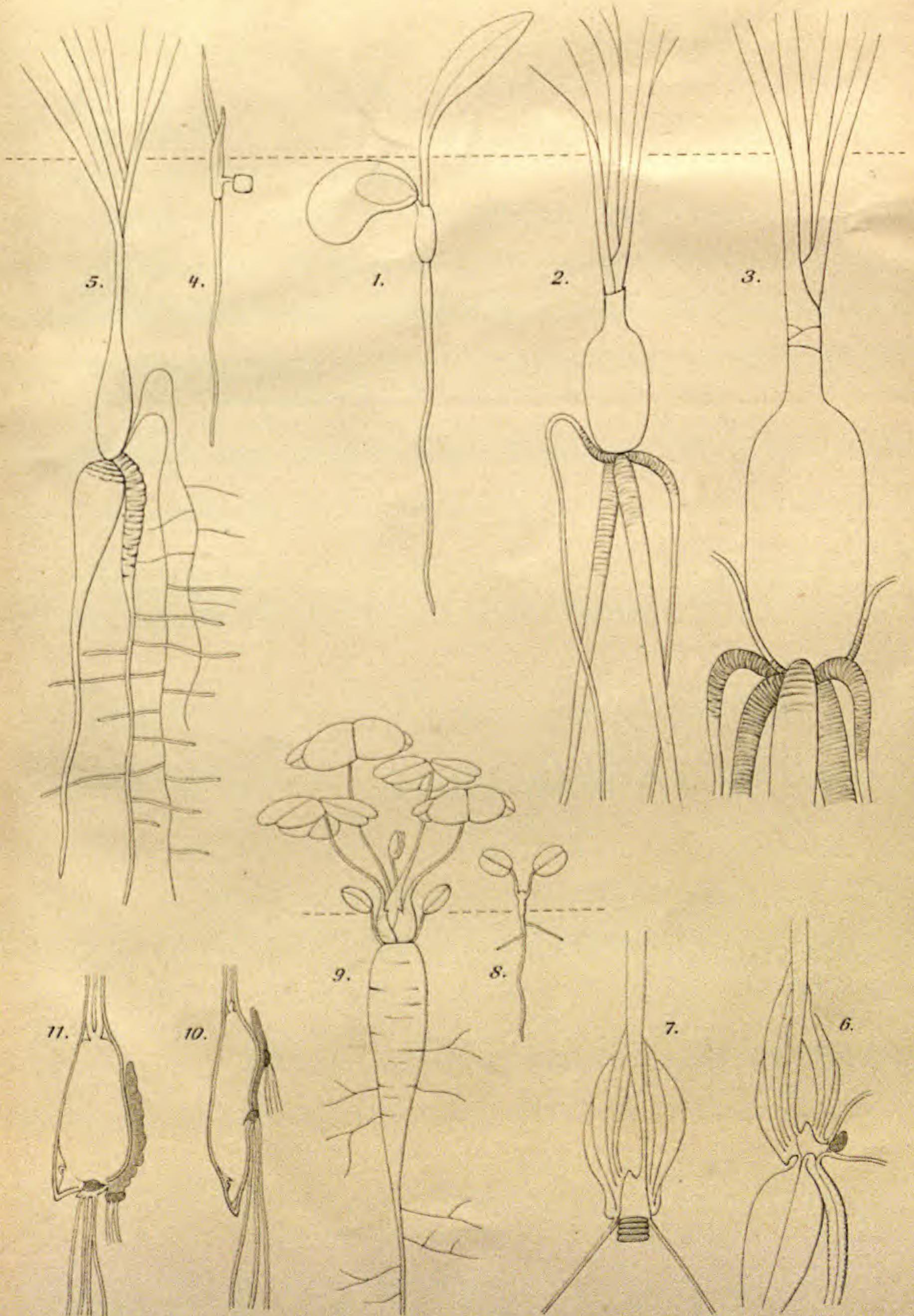
24. Fritz Müller: Die Untergattung *Nidulariopsis* Mez.

Mit Tafel XV.

Eingegangen am 22. April 1895.

Eine der glücklichsten Aenderungen, die MEZ in der Anordnung der Bromeliaceen getroffen hat, ist wohl die Vereinigung der Gattungen *Nidularium* und *Canistrum* zu einer besonderen, den Aechmeinen gegenüber gestellten Gruppe. Früher pflegten diese beiden Gattungen der „Nestbromelien“ weit getrennt, fast an den äussersten Enden der beerenfrüchtigen Bromeliaceen zu stehen. So bei BENTHAM und HOOKER (Gen. plant.) und ebenso bei BAKER (Handb. of the Brom.) als Untergattungen von *Karatas* und *Aechmea*. So auch bei WITTMACK (in ENGLER und PRANTL, Natürl. Pflanzenfam.), wo *Nidularium* die dritte, *Canistrum* die fünfundzwanzigste der 26 von ihm unterschiedenen Gattungen der Bromeliaceen ist.

Die beiden in der Bildung des Blütenstaubes übereinstimmenden Gruppen der Nidularinen und der Aechmeinen werden von MEZ (Fl. bras. Bromeliaceae, S. 179) wie folgt gekennzeichnet:



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Rimbach A.

Artikel/Article: [Zur Biologie der Pflanzen mit unterirdischem Spross. 141-155](#)