© Landesmuseum für Kärnten; download www.landesmuseum.ktn.gv.at/wulfenia; www.biologiezentrum.at

Wulfenia 8 (2001): 15–26

Wulfenia

Mitteilungen des
Kärntner Botanikzentrums
Klagenfurt

Zur unterirdischen Entwicklung und Überdauerung der Wunderblume *Mirabilis jalapa* L. (Nyctaginaceae)[1]

Hardy Gluth & Norbert Pütz

Zusammenfassung: Stauden besitzen unterirdische Systeme (Kryptokorme, „Knollen"), die der Speicherung dienen und an denen sich die Innovationsknospen für den Wiederaustrieb befinden. Überdies sorgen die Pflanzen dafür, dass ihre Kryptokorme durch unterschiedliche Bewegungsphänomene geschützt im Erdboden positioniert sind.
Die genaue Analyse derartiger geophiler Überlebenssysteme steht bei vielen Arten noch aus. So auch bei *Mirabilis jalapa*. Das Kryptokorm der Wunderblume ist eine Rübe, die aus Achse (hier: Hypokotyl) und Wurzel (hier: Primärwurzel) gebildet ist. Das Wachstum des Kryptokorms ist begleitet von starken Kontraktionsphänomenen in der Größenordnung von 40–50 mm. Experimente verdeutlichen, dass das Ausmaß der Kontraktion unabhängig ist von unterschiedlichen Licht- und Temperatureinflüssen.
Die Kontraktion von Hypokotyl und Primärwurzel bewirkt eine deutliche subterrane Mobilität: Die Innovationszone, die bei jungen *Mirabilis jalapa* Rüben lediglich auf den Cotyledonarknotenbereich begrenzt ist, erreicht dadurch nach anfänglicher Position über der Erde eine geschützte Position im Erdboden in einer Tiefe von 2–3 cm.

Summary: Non-wooden perennials possess underground systems („bulbs", cryptocorms), which serve partly a store, and partly for innovation buds for next year's sprouting. Perennial plants also have various moving mechanisms for positioning cryptocorms in a safe position in the soil. Detailed analysis of these geophilous survival strategies has still not been completed for many species, as is the case for *Mirabilis jalapa*. The cryptocorm in this case is a turnip, which is a complex of axis (here: hypocotyl) and root (here: primary root). Growing of the turnip occurs simultaneously with pronounced contraction of approximately 40–50 mm. Experimental evidence proves that the level of contraction does not depend on the impact of light and temperature conditions.
Contraction of the hypocotyl and primary root results in subterranean mobility. The innovation zone, limited in *Mirabilis jalapa* to the cotyledonary buds only, is initially located overground, but finally reaches a soil depth of 20–30 mm.

Keywords: cryptocorm, turnip, geophilous survival strategies, root contraction, Nyctaginaceae, *Mirabilis jalapa*.

Nach TROLL (1964: 282) sind *Stauden durch die pollakanth-perennierende Lebensweise ausgestattet. Darin stimmen sie mit den Holzgewächsen überein. Doch unterscheiden sie sich von diesen durch ihre Geophillie, weshalb man sie auch Geophyten nennt.*" Damit sind mehr als 50% aller mitteleuropäischen Arten Stauden (ELLENBERG 1996).

Für das unterirdische „*vegetative Grundgerüst*" der Stauden verwendet TROLL (1964: 282) unabhängig vom Organwert den Begriff Kryptokorm, umgangssprachlich je nach Form oft „Knolle" oder „Wurzelstock" genannt.

Zur genaueren Charakterisierung eines Kryptokorms ist es notwendig, die Morphologie des Gerüsts zu analysieren, wobei ihre Funktionsanpassung berücksichtigt werden muss („Organisation und Konstruktion", FROEBE 1985; „form and function, PÜTZ & SCHMIDT

[1] Herrn Prof. Dr. Hans A. Froebe zum 70. Geburtstag gewidmet.

© Landesmuseum für Kärnten; download unter www.biologiezentrum.at/Carinthia; www.biologiezentrum.at

1999). So ist die Funktion des Kryptokorms eben nicht die Speicherung allein. Ein Kryptokorm stellt zumindest ein Überdauerungssystem dar mit den Aufgaben der Speicherung und der Bereitstellung von Innovationsknospen. Zudem weisen Kryptokorme immer subterrane Bewegungsphänomene auf, durch die sie geschützt und sicher im Erdboden positioniert werden. Gerade der letzte Punkt leitet über zur überlebenswichtigen Frage bei der Entwicklung geophiler Überdauerungssysteme: Schon das Kryptokorm am Ende des ersten Jahres überdauert ungünstige Vegetationsphasen geschützt im Erdboden, nur, wie kommt es dort hin?

In der vorliegenden Arbeit wird das Kryptokorm der Wunderblume, *Mirabilis jalapa* analysiert. Den deutschen Namen verdankt *Mirabilis* ihrer „wundersamen" Variationsbreite in der Blütenfarbe, während ihr englische Name „four o'clock flower" Bezug nimmt auf die Eigenschaft der Blüten, erst am späten Nachmittag aufzublühen.

Mirabilis gehört neben *Bougainvillea* zu den bekanntesten Gattungen dieser pantropischen Familie. Die Beliebtheit als Zierpflanze führte dazu, dass die ursprünglich in Mexiko heimische *Mirabilis jalapa* heute weltweit verbreitet ist, wobei die nächsten Wildstandorte in Europa in Italien (FIORI 1974) zu finden sind.

Nach HEGI (1979: 456) ist *Mirabilis jalapa* eine *„ausdauernde, bis etwa 1m hoch werdende Staude mit krautigem Stengel, eiförmigen, gestielten, wechselständigen Blättern und rübenförmigem Wurzelstock"* Diese „Knolle" von *M. jalapa* wirkt purgierend (abführend) und wird als Ersatz oder Verfälschung der Echten Jalape (*Exogonium purga*) verwendet (HOPPE 1975).

Die Beschreibungen des „Wurzelstocks" als statisches Speicherelement verkennen allerdings die funktionsmorphologische Entwicklungsdynamik derartiger Kryptokorme. Ausgehend von der Keimung zeigt die vorliegende Arbeit, dass erst das Kryptokorm die funktionellen Voraussetzungen für die geophile Überlebensstrategie von *Mirabilis jalapa* schafft.

Material und Methoden

Diasporen von *Mirabilis jalapa* (Diasporenmaterial aus dem ehemaligen Botanischen Garten Aachen, Deutschland) wurden mit Hilfe der „time lapse photography" (PÜTZ 1993) untersucht, um die Wachstumsvorgänge unterhalb des Substratniveaus zu visualisieren. Zur Untersuchung der Keimlingsetablierung wurde das Wachstum von 20 Keimlingen eine Woche lang täglich dokumentiert.

Die Entwicklung innerhalb der ersten Vegetationsperiode wurde an 10 Pflanzen beobachtet, indem diese wöchentlich freigegraben und fotografiert wurden. An diesen Pflanzen wurden, ausgehend vom Wurzelhals, Markierungspunkte auf Hypokotyl und Wurzel im Abstand von 10 mm angebracht. Dazu wurde anfangs schwarzer Lackstift (Staedler, Nürnberg) verwendet. Durch das sekundäre Dickenwachstum änderte sich jedoch die Farbgebung des Abschlussgewebes von hell nach dunkel. Aus diesem Grund musste sukzessiv auch die schwarze Markierungsfarbe durch weiße ersetzt werden. Dazu wurde flüssiges Korrektur Fluid (Laco Office Products, Sottrum) verwendet.

Zur Aufklärung, inwieweit unterschiedliche Temperatur- und Lichtbedingungen das Entwicklungspotential von *Mirabilis jalapa* induzieren, wurden Pflanzen bei verschiedenen Bedingungen kultiviert und regelmäßig untersucht:

60 Pflanzen wuchsen im Gewächshaus des Botanischen Institutes der RWTH Aachen. Die Temperaturen wurden auf Werte zwischen minimal 14°C bei Nacht und maximal 24°C am Tag eingestellt. An heißen Sommertagen wurden aber auch maximale Temperaturwerte von bis zu 38°C im Schatten gemessen. Die Beleuchtung erfolgte 12 h täglich mit Pflanzenlampen des Typs Osram, Power Star HQI-T 400 W/DH.

Die 60 Pflanzen des zweiten Ansatzes wurden im Thermokonstantraum bei einer Temperatur von 19°C (± 1°C) und ausschließlicher Beleuchtung mit HQI Lampen (12h/d) gezogen.

Innerhalb dieser Ansätze wurden die Saattiefen variert. Jeweils 15 Diasporen wurden bei 1, 3, 5 und 7 cm Bodentiefe ausgesät.

Ergebnisse

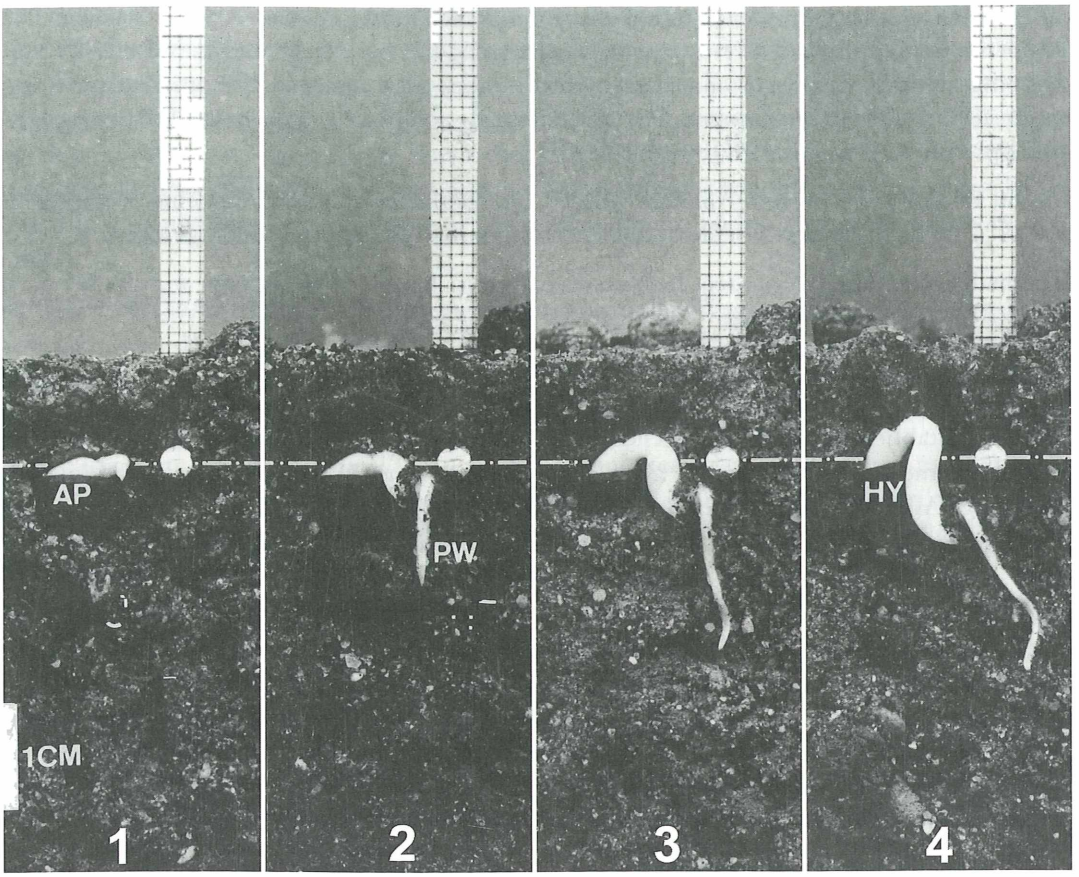
Die erste Etablierung (vom Aufbrechen der Samenruhe bis zum Entfalten der Keimblätter) zeigt die „time lapse photography" (Abb. 1) am Beispiel einer Diaspore, die 1 cm tief im Erdboden lag. Alle Tiefenangaben beziehen sich auf diese „Nulltiefe" Die Diaspore liegt waagerecht im Boden, die Mikropyle zeigt nach rechts. Zuerst entwickelt sich die Primärwurzel, die nach sieben Tagen eine Länge von mehreren Zentimetern erreicht hat. Vom dritten Tag an wird durch die Streckung des Hypokotyls der Wurzelhals etwa 8 mm tiefer in das Substrat hinein verlagert. Das Ausmaß einer derartigen Verlagerung schwankt zwischen 0 mm und 10 mm (vgl. Abb. 2, Bild 1, ohne Verlagerung). Gleichzeitig werden bis zum siebten Tag die Kotyledonen über das Erdreich gebracht, die sich in etwa zwei Zentimeter Abstand zur Bodenoberfläche entfalten. Erst wenn die Keimblätter das Erdniveau erreicht haben (Tag 6) beginnt am Wurzelhals die Seitenwurzelbildung. Am siebten Tag übertrifft die Seitenwurzellänge dann schon die Gesamtlänge der Primärwurzel. Die Keimblätter sind vollständig ergrünt.

Die weitere Etablierung der Jungpflanze (bis zur überdauerungsfähigen Pflanze) kann ebenfalls mit der „time lapse photography" dokumentiert werden (Abb. 2). Deutlich wird insbesondere eine sehr starke subterrane Mobilität. Das Anbringen der Markierungspunkte (1–8 in Abb. 2) kennzeichnet einerseits die Intensität der Kontraktion in den verschiedenen Abschnitten. Andererseits wird unmittelbar deutlich, aus welchen Bereichen des Keimlings sich das spätere Kryptokorm zusammensetzt. Punkt 3 kennzeichnet den Wurzelhals. Die Saattiefe beträgt 1 cm und wird durch die gestrichelte, waagerechte Linie deutlich. Die Diaspore liegt waagerecht, die Mikropyle zeigt nach rechts. Nach einer Woche hat der Keimling die erste Etablierungsphase (s.o.) erfolgreich überstanden. Das Hypokotyl (HY) hat eine Länge von 25 mm und einen Durchmesser an der Basis von 3 mm. Am oberen Bildrand ist der Blattgrund eines Cotyledos (CO) zu sehen. Die Primärwurzel (PW) ist sehr dünn, maximal 1,5 mm, und besitzt eine Länge von etwa 140 mm. Sie wächst positiv gravitrop, der Verlauf ist, bedingt durch die Struktur des Substrats, leicht geschlängelt. Seitenwurzelbildung (SW) hat schon stattgefunden, wobei die längsten Seitenwurzeln in der Nähe des Wurzelhalses (WH) inserieren, der auf Höhe des Saatniveaus liegt.

Nach 4 Wochen hat sich der Durchmesser des Hypokotyls auf 5 mm verdickt. Auffällig ist eine Kontraktion um 5 mm, von der etwa 90% im Bereich des Hypokotyls (zwischen Punkt 1 und 3) stattgefunden hat.

Nach 5 Wochen beträgt die Kontraktionstrecke 9 mm. Zunehmend werden Markierungspunkte durch die Ablösung der primären Rinde unkenntlich. Die Kontraktion hat nun auch auf den oberen Bereich der Primärwurzel übergegriffen.

© Landesmuseum für Kärnten; download unter www.biologiezentrum.at



In der 7 Woche sind Primärwurzel und Hypokotyl optisch nicht mehr voneinander zu trennen, nur noch durch Punkt 3 ist der Wurzelhals zu lokalisieren (wurde ab der 10. Woche mit weißer Farbe nachgezeichnet). Die Keimblattbasen befinden sich jetzt deutlich unter dem Erdniveau. Insgesamt hat sich die entstehende Rübe bereits um 18 mm verkürzt, wobei 10 mm auf das Hypokotyl entfallen (Verkürzung zwischen den Punkten 1 und 3). In der Primärwurzel findet die Kontraktion lediglich im oberen Bereich statt, insbesondere zwischen Punkt 3 und 4. Sehr schön zeigt auch der geneigte Verlauf der sproßbürtigen Wurzel (HW) die Auswirkung der Kontraktion. Die Primärwurzel hat im oberen Bereich nun einen Durchmesser von 8 mm sowie einen sehr geraden Verlauf.

In der zehnten Woche sind die Keimblattbasen unter die Saattiefe gezogen worden, das Kryptokorm hat sich um 29 mm verkürzt. Das Hypokotyl hat sich im Bereich zwischen den Punkten 1 und 3 um 66%, also von 20 mm auf nur noch 6 mm verkürzt. Auch der obere Abschnitt der Primärwurzel (zwischen den Punkten 3 und 5) zeigt eine vergleichbare Verkürzung von 66%. Zudem beginnt der Abschnitt 5–6 mit der Verkürzung. Die Keimblätter sind inzwischen abgestorben, deren Abtrenngewebe (CO) als helle Bereiche zu erkennen.

In den nächsten Wochen verkürzt sich das Kryptokorm kontinuierlich weiter und verlagert dabei den Cotyledonarknoten in den Boden hinein. Das Hypoktyl hat seine Kontraktion beendet, die weiteren Verkürzungen finden zunehmend in den distaleren Wurzelbereichen statt. So erkennt man in der 19. Woche, dass alle Markierungspunkte mehr oder minder gleichmäßig

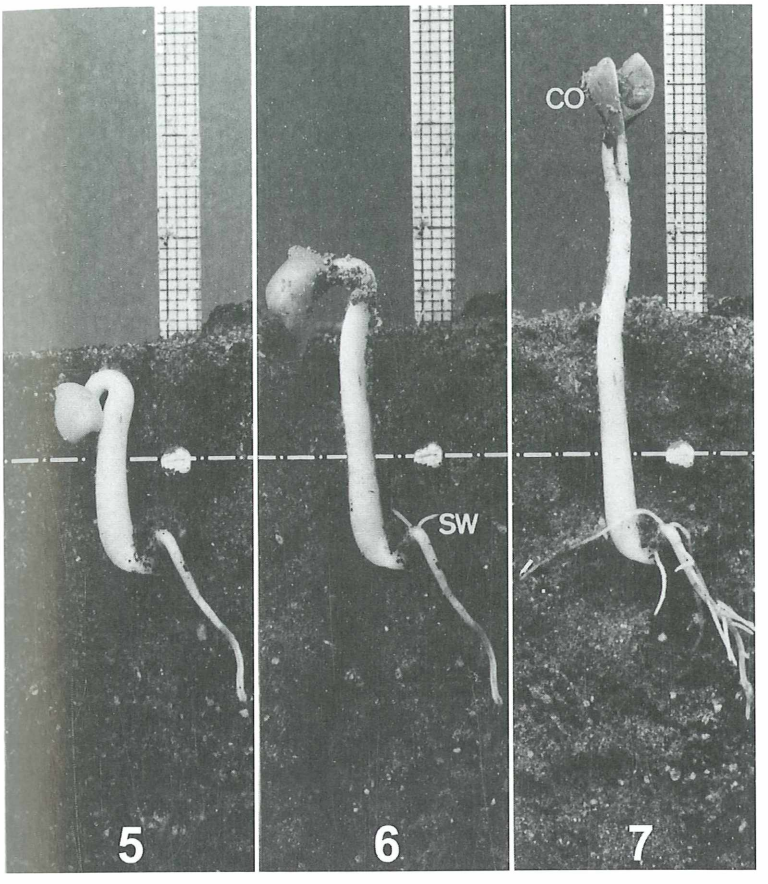


Abbildung 1: ‚Time lapse photography' zur Etablierung des Keimlings von *Mirabilis jalapa* bis zur Entfaltung der Keimblätter. Die gestrichelte Linie zeigt die ursprüngliche Position der Diaspore. 1; 2; 3; Zeit in Tagen nach der Keimung, AP Diaspore, CO Keimblätter, HY Hypokotyl, PW , SW Seitenwurzel.

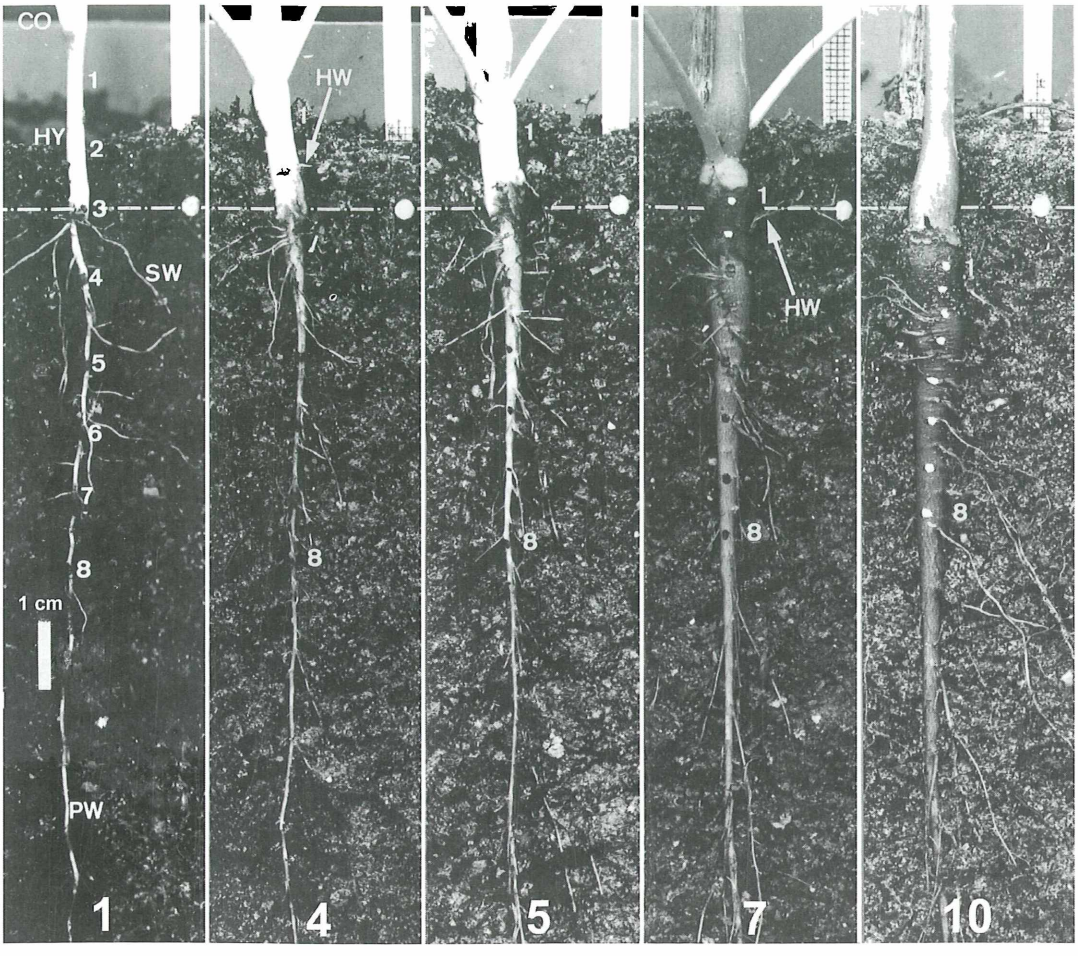
zusammengerückt sind. Eine größere Tiefenlage erreicht das Kryptokorm jetzt nicht mehr, die Verkürzung kommt zum Stillstand und die Innovationszone des Kryptokorms liegt in einer Bodentiefe von 25 mm, mit einer Gesamtverkürzung von 50 mm. Bezogen auf die markierte Ausgangslänge bedeutet dies eine Verkürzung von etwa 66%. Der Durchmesser des Kryptokorms beträgt maximal 23 mm.

In dieser Zeit hat die Pflanze ihre Blühphase abgeschlossen und ihr oberirdischer Sprossanteil stirbt jetzt sukkzessiv ab. Hierbei werden die Nodien durch Einzug eines Abtrenngewebes einzeln getrennt, so dass die Internodien gliederartig abfallen. Dieser Vorgang schreitet fort bis zum Cotyledonarknoten. Zuletzt wird das Epikotyl abgeworfen und übrig bleibt das im Boden liegende Kryptokorm.

Die Innovation nach der ersten Ruheperiode erfolgt bei *Mirabilis* aus den Achselprodukten der Keimblätter als Cotyledonarsprosse. Die Innovation für das darauffolgende Jahr erfolgt aus den Achselprodukten der Vorblätter der Cotyledonarsprosse. Weitere Kontraktionsvorgänge wurden im zweiten und dritten Jahr nicht festgestellt, das Kryptokorm behält seine Position unverändert bei.

Unsere Untersuchungen, inwieweit unterschiedliche äußere Bedingungen die Entwicklung der Keimlinge beeinflussen bzw. dessen Kontraktion induzieren, zeigten, dass die Grenztiefe zur Keimung bei Mirabilis jalapa bei 7 cm Saattiefe liegt. Nur ein Exemplar schaffte es, aus dieser Tiefe zu keimen. Ansonsten zeigten alle Keimlinge eine deutliche Kontraktion (Tabelle 1), wenngleich die Kontraktionsstrecken geringer ausfallen als bei der Pflanze in Abb. 2. Natürlich

© Landesmuseum für Kärnten; download unter www.biologiezentrum.at/carinthia; www.biologiezentrum.at



sind die Hypokotyle bei größerer Saattiefe auch länger, da ja die Kotyledonen über das Erdniveau gebracht werden müssen. Da aber alle Keimblätter nach ihrer Entfaltung in vergleichbarem Abstand zur Erdoberfläche liegen, führt die bei allen Versuchspflanzen ähnliche kräftige Kontraktion (siehe Kontraktionsstrecke in Tabelle 1) zu einer vergleichbaren Bodentiefe der Cotyledonarknospen am Ende der ersten Vegetationsperiode. Das Kontraktionsvermögen der *Mirabilis*-Keimlinge ist demnach völlig unabhängig von der Diasporentiefe, also unabhängig vom Lichteinfluss.

	Gewächshaus			Thermokonstantraum		
Saattiefe:	10	30	50	10	30	50
Maximale Hypokotyllänge:	24 ± 4	40 ± 3	60 ± 4	26 ± 3	44 ± 3	62 ± 5
Abstand der Co von der Erdoberfläche:	14 ± 4	10 ± 3	10 ± 4	16 ± 3	14 ± 3	12 ± 5
Kontraktionsstrecke:	34 ± 7	32 ± 4	34 ± 5	39 ± 10	36 ± 5	42 ± 7
Tiefenlage des Cotyledonarknotens:	20 ± 3	22 ± 2	24 ± 3	23 ± 7	22 ± 3	30 ± 4

Tabelle 1: Ergebnisse der Induktionsversuche (alle Angaben in mm).

© Landesmuseum für Kärnten; download www.landesmuseum.ktn.gv.at/wulfenia; www.biologiezentrum.at

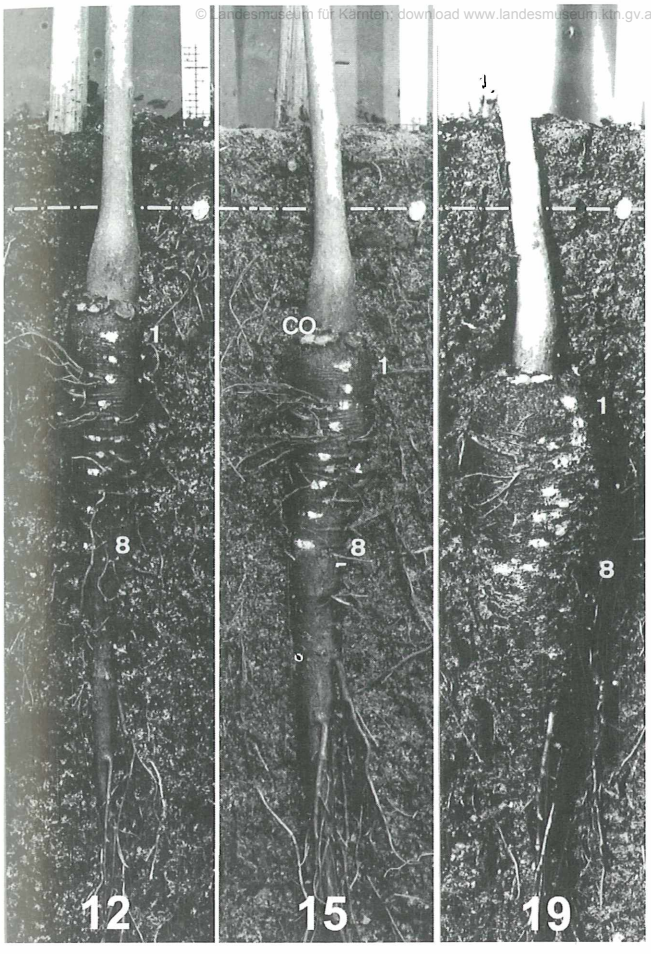


Abbildung 2: ‚Time lapse photography' zur Entwicklung des Kryptokorms von *Mirabilis jalapa* innerhalb der ersten Vegetationsperiode (20 Wochen). Zahlen 1, 2, 3, (senkrecht) im ersten Bild: komplette Nummerierung der Markierungspunkte 1–8 im Abstand von 10 mm. Zahlen am unteren Bildrand: Zeit nach Keimung in Wochen. CO Keimblatt bzw. Keimblattnarbe, HY Hypokotyl, HW Hypokotylbürtige Wurzel, PW Primärwurzel, SW Seitenwurzel.

Die Hypokotyllängen und ebenso die Kryptokormtiefen liegen bei den Kulturversuchen im Thermokonstantraum etwas höher als bei den Versuchen im Gewächshaus. Dieser Unterschied ist allerdings nicht signifikant, wie an den Überscheidungen der Standardabweichung in Tabelle 1 zu erkennen ist. Auch die Temperatur beeinflusst das Kontraktionsvermögen des *Mirabilis*-Keimlings demnach nicht.

Diskussion

Die Form des Kryptokorms variiert zwischen lang und schmal-spindelförmig bis hin zu kurz-rundlich verdickt. Da die rundliche Form vorherrscht, wird in der Literatur das Kryptokorm zumeist als Knolle bezeichnet. So spricht BELL (1994) von *unterirdische, verdickte Wurzel* und *Wurzelknollen* HEIMERL (1934) spricht von *knollenähnlichen Wurzelverdickungen* HEYWOOD (1982) von *knolligen Wurzeln* , CHEERS (1998) nur von einer *Knolle* HEGI (1979) dagegen erwähnt einen „... *rübenförmigen Wurzelstock*

Im Gegensatz zur Wurzelknolle (= knollig verdickte Speicherwurzel) definiert TROLL (1943) die Rübe als speicherende Gebilde aus Achse (mindestens dem Hypokotyl) und Primärwurzel. Damit stellt *Mirabilis jalapa* ein eindeutiges Beispiel Trollscher Rüben dar. TROLL (1943) fasst den Begriff „Rübe" allerdings sehr eng, da er ihn ausschließlich auf die Primärwurzel bezieht. Seine Definition macht es notwendig, dass bei bei einigen Arten zwischen Primär- und

© Landesmuseum für Kärnten, download unter www.biologiezentrum.at/Carinthia; www.biologiezentrum.at

Sekundärrüben unterschieden werden muss (z.B. bei *Anthriscus sylvestris*, vgl. SUKKAU & PÜTZ 2001), was allerdings ohne Kenntnis der Entwicklung des Organkomplexes i.d.R. kaum möglich ist. Man umgeht dieses Problem, indem man Rüben etwas allgemeiner definiert: Als speichernde Überdauerungsorgane, bestehend aus einem Achsenabschnitt und einer Wurzel.

Mirabilis jalapa ist als Rübengeophyt (vgl. BRAUN-BLANQUET 1964) zu bezeichnen, der allerdings eine recht spezielle Wuchsform besitzt. Viele Rübengeophyten zeigen im ersten Jahr Rosettenwuchs, indem die dem Hypokotyl folgenden Internodien im ersten Jahr nicht gestreckt werden (vgl. beispielsweise die Entwicklung bei *Foeniculus*, PÜTZ & SUKKAU 1995). Diese Pflanzen besitzen somit eine ausgedehnte Innovationszone mit vielen Achselprodukten auf kleinstem Raum. *Mirabilis jalapa* hingegen streckt alle Internodien inklusive Epicotyl bis zu einer Länge von 15 cm. Diese frühzeitige Streckung der Internodien bedeutet eine sehr kleine Innovationszone: Bei *Mirabilis* stehen lediglich die Cotyledonarknoten zur Verfügung. Dementsprechend sind innerhalb der Rübengeophyten zwei Innovationstypen (Abb. 3) zu unterscheiden: der Rosettentyp und der Cotyledonartyp.

Gerade am Beispiel der Rübengeophyten wird die Problematik in der Einteilung der Lebensformen (nach RAUNKIAER 1934) deutlich. Diese oft willkürlich erscheinende Trennung in Hemikryptophyten und Kryptophyten wird leider auch in den „Lebensstrategien" von FREY

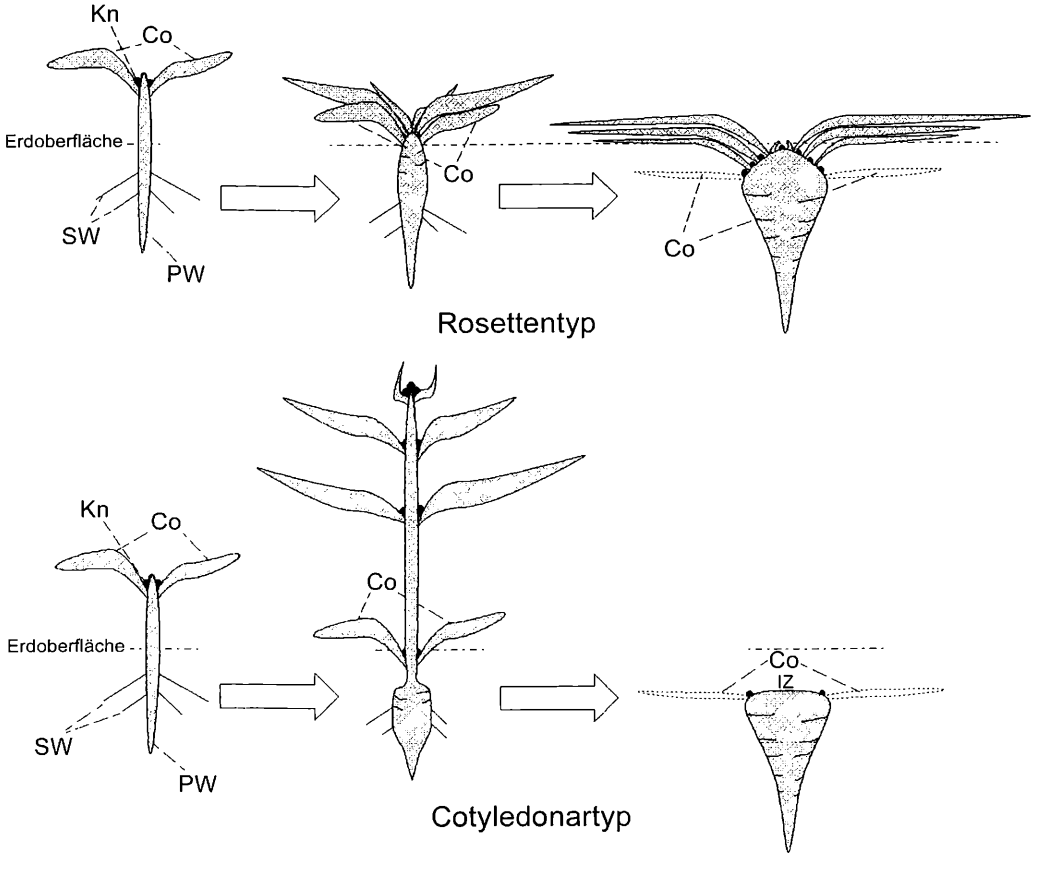


Abbildung 3: Schematische Darstellung der Innovationstypen innerhalb der Rübengeophyten. Der Rosettenwuchs zeigt eine breite Innovationszone mit vielen Erneuerungsknospen. Der Cotyledonartypus bei *Mirabilis jalapa* beschränkt ihre Innovationszone aufgrund der vollständigen Streckung aller Internodien lediglich auf den Bereich des Cotyledonarknotens. Co Cotyledonen, Kn Knospe, PW Primärwurzel, SW Seitenwurzeln.

& HENSEN (1995) beibehalten. Allerdings berücksichtigt deren Einteilung (vgl. FREY 2000) bereits einige wesentliche Aspekte (Klonierung, Ausbreitung, Lebensdauer).

Erst durch genaue Analysen der Konstruktionsmuster (PÜTZ & SCHMIDT 1999) der Kryptokorme wird es möglich sein, das „Problemfeld" Hemikryptrophyten-Kryptophyten autökologisch zu beurteilen. Hierbei muss es gelingen, (1) die vielfältigen unterirdischen Organisationsmuster dikotyler Arten, (2) ihre funktionellen Konstruktionen sowie (3) ihre adaptiven Variationen angemessen zu berücksichtigen. Bei den meisten Arten wird diese konstruktionsbiologische Analyse mit Studien zur Etablierung und Einnischung innerhalb der ersten Vegetationsperiode (SUKKAU & PÜTZ 2001) beginnen müssen.

Die subterrane Mobilität des Kryptokorms konnte, so zeigen unsere Experimente, weder durch Variationen in den Temperaturschwankungen noch durch unterschiedliche Lichteinwirkungen während der Keimung, wesentlich beeinflusst werden. Zwar sind prinzipiell weitere exogene Faktoren denkbar (z.B. Partialdruckgradienten), doch sind in den bisherigen Untersuchungen (z.B. GALIL 1958; HALEVY 1986; PÜTZ 1996; PÜTZ et al. 1997; PÜTZ 2001) immer nur Licht und Temperatur als induzierende Faktoren identifiziert worden. Es liegt daher die Folgerung nahe, dass die Rübenkontraktion nach der Wurzelkontraktion von *Hemerocallis fulva* (PÜTZ 1998) das zweite Beispiel für einen Verkürzungsvorgang ist, der nicht exogen induziert ist. Eine Induktion macht funktionsbiologisch bei *Mirabilis jalapa* auch keinen Sinn, denn die Cotyledonen dienen als erste Assimilationsorgane und müssen daher zunächst über den Erdboden gestellt werden. Gleichzeitig sind die Cotyledonarknospen aufgrund des spezifischen Innovationstyps essentiell für den nächstjährigen Austrieb und müssen wieder in den schützenden Erdboden hineingelangen. Diese Pendelbewegung muss dabei unabhängig von den aktuellen Außeneinflüssen funktionieren.

Die ersten Anthokarpe[2] keimen nach drei Tagen, und die Keimfähigkeit nach acht Tagen liegt bei fast 90%. In der Nähe der Mikropyle befindet sich eine relativ dünn verholzte Durchtrittsstelle. Meistens reißt das Anthokarp dort auf. Beginnt die Öffnung an anderer Stelle, so entsteht ein Riss in Längsrichtung und erreicht die Mikropyle. Durch diese Öffnung kann die Primärwurzel direkt nach außen treten (vg. Abb. 1). Im Laufe der weiteren Entwicklung wird am Hypokotyl das "Stemmorgan" als keilförmige Verdickung auffällig. Es wurde erstmalig von IRMISCH (1854) bei *Mirabilis longiflora* beschrieben, der Begriff stammt aber wahrscheinlich von KLEBS (1885, zitiert nach HEIMERL 1934) der die Keimung von *Mirabilis viscosa* studierte. Dieses „Stemmorgan" ist bei *Mirabilis*-Keimlingen immer an der gleichen Stelle lokalisiert. Allerdings, vor der Keimung ist auch in Schnitten durch eine reife Diaspore diese Verdickung nicht zu entdecken. Vor der Keimung liegen durch die campylotrope Lage des Embryos die seitlichen Ränder der Keimblätter dem Hypokotyl an, dass ebenso wie die Primärwurzel keine Verdickung zeigt. Erst im Verlauf der Keimung schwillt der den Keimblättern zugewandte Bereich zum keilförmigen „Stemmorgan" an (Abb. 4).

Klebs (1885, zitiert nach HEIMERL 1934) interpretierte die Funktion des „Stemmorgans" als Keimhilfe. *„Sowie das Hypokotyl beginnt, sich aus der Frucht hervorzuschieben, verdickt es sich an*

[2] Der proximale, grüne Teil des Perigons bleibt postfloral erhalten, verholzt und bildet eine *„akzessorische Struktur"* (ULBRICH 1928) um die eigentliche Frucht. Das Perikarp bleibt sehr dünn, die Testa ebenfalls. Für diesen Diasporentyp wurden verschiedene Begriffe geprägt: EICHLER (1878) und GOEBEL (1933) bezeichnen es als *„Induvium"*, während HEIMERL (1934) den Begriff *„Anthokarp"* verwendet. Dieser scheint der heute gebräuchliche zu sein (SCHUBERT & WAGNER 1991; NATHO et al. 1990).

© Landesmuseum für Kärnten; download unter www.landesmuseum.ktn.gv.at/wulfenia; www.biologiezentrum.at

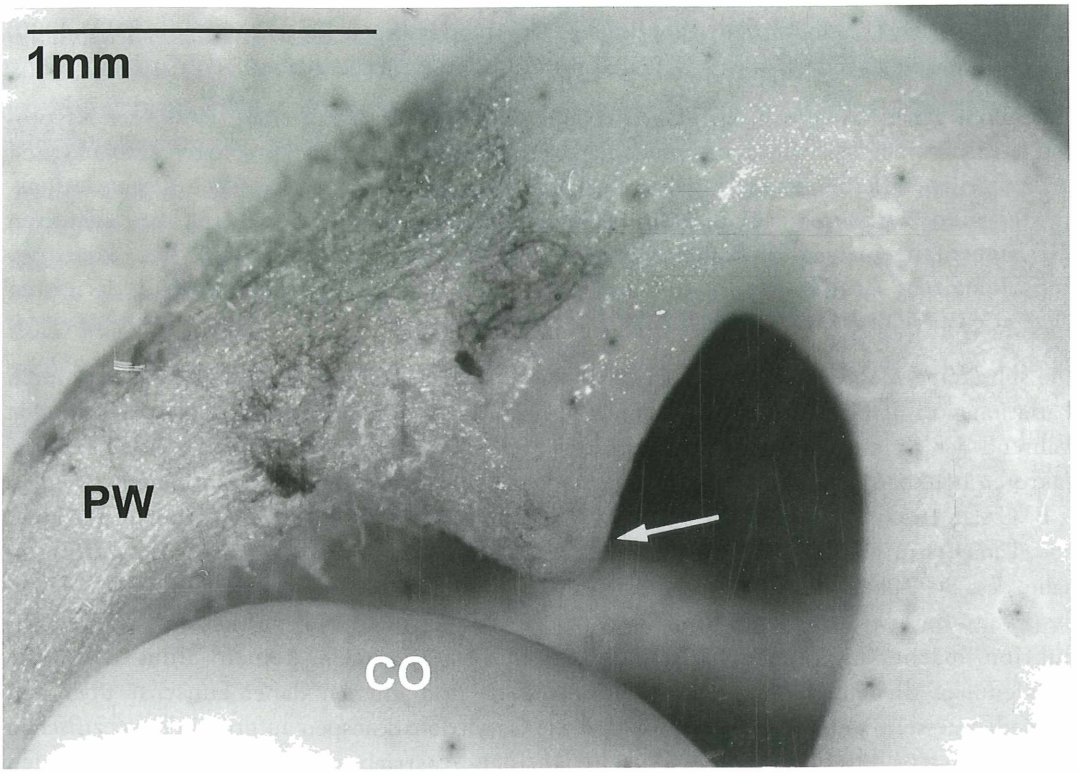


Abbildung 4: Das Stemmorgan (Wurzelkeil) des *Mirabilis jalapa* -Keimlings. Der Pfeil zeigt auf das Stemmorgan. CO Keimblatt, Pw Primärwurzel.

seiner Basis einseitig und stemmt sich mit diesem Verdickungswulste fest an die ihm anliegende Klappe der Fruchtwand an. So an seiner Basis einen festen Stützpunkt gewinnend, strebt das Hypokotyl aufwärts öffnet dabei die Fruchtwandung weiter und zieht allmählich die Kotyledonen aus der Frucht heraus, welche, an der verdickten Basis festgehalten, im Boden bleibt Die Keimung von Mirabilis longiflora und M. jalapa geht in ähnlicher Weise von sich

Die Vermutung, das Stemmorgan halte die Anthokarpwandung fest; ist wenig wahrscheinlich, denn infolge vollständiger Längsrissbildung ist unterhalb des Stemmorgans zum Zeitpunkt der Kotyledonenbewegung gar kein Anthokarp mehr vorhanden. Allerdings ist das Stemmorgan als Verdickung am Wurzelhals möglicherweise ein wichtiger Antagonist zu den Cotyledonen, die sich am anderen Ende des Hypokotyls befinden. Da die Streckung des Hypokotyls ungerichtet ist (also sowohl in Richtung Cotyledonen als auch in Richtung Stemmorgan) und gleichzeitig die Primärwurzel zu diesem Zeitpunkt wenig als Widerlager taugt (vgl. Abb. 1), kann die Streckung des Hypokotyls beides bewirken, ein Hineindrücken des Wurzelhalses in den Erdboden und ein Hinausdrücken der Cotyledonen (siehe Abb. 1). Diese mechanische „Entfaltung" bewirkt, dass der Keimling schon in seiner allerersten Entwicklungsphase eine sichere Standfestigkeit aufweist. Das Stemmorgan im Bereich des Wurzelhalses baut zunehmend einen Widerstand auf, durch den die Streckung des Hypokotyls in der Folge ein Emporheben der Keimblätter bewirkt. Die Funktionsdeutung nach KLEBS (1885, zitiert nach HEIMERL 1934) ist damit durchaus interessant, allerdings bedarf dieses mechanische Funktionsprinzip noch der Klärung, wozu die Durchführung geeigneter biomechanischer Experimente notwendig wäre.

Literatur

BELL, A. D. (1994): Illustrierte Morphologie der Blütenpflanzen. – Stuttgart: Ulmer.

BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. – Wien: Springer.

CHEERS, G. (1998): Botanica. – Köln: Könemann.

EICHLER, A. W. (1878): Blütendiagramme. – Leipzig: Engelmann.

ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – Stuttgart: Ulmer.

FIORI, A. (1974): Nouva flora analitica d'italia. – Bologna: Edizione agricole.

FREY, W. (2000): Life strategies as a basis for functional characterization of plant species and plant communities: a case study. – Z. Ökologie u. Naturschutz 9: 35–41.

FREY, W. & HENSEN, I. (1995): Lebensstrategien bei Pflanzen: ein Klassifizierungsvorschlag. – Bot. Jahrb. Syst. 117:187–209.

FROEBE, H. A. (1985): Goethes Morphologie der Pflanzen – Ihre Stellung in der Entwicklung der Botanik. – Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. 44: 345–371.

GALIL, J. (1958): Physiological studies on the development of contractile roots in Geophytes. – Bull. Res. Counc. Israel 6: 223–236.

GOEBEL, K. (1933): Organographie der Pflanzen, Teil 3. – Jena: Fischer.

HALEVY, A. H. (1986): The induction of contractile roots in *Gladiolus grandiflorus*. – Planta 167: 94–100.

HEGI, G. (1979): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. III, Teil 2. – Berlin: Parey.

HEIMERL, A. (1934): Nyctaginaceae. – In: ENGLER, A.: Die natürlichen Pflanzenfamilien, Vol. 16c: 86–134.

HEYWOOD, V. H. (1982): Blütenpflanzen der Welt. – Basel: Birkhäuser.

HOPPE, H. A. (1975): Drogenkunde, Bd 1. – Berlin: de Gruyter.

IRMISCH, T. (1854): Bryonia, Mirabilis und Dahlia. – Abh. d. Nat. Ges. zu Halle 2: 57–59.

NATHO, G., MÜLLER, C. & SCHMIDT, H. (1990): Morphologie und Systematik der Pflanzen. – Stuttgart: Fischer.

PÜTZ, N. (1993): Underground plant movement. I. The bulb of *Nothoscordum inodorum* (Alliaceae). – Bot. Acta 106: 338–343.

PÜTZ, N. (1996): Underground plant movement. IV Observance of the behaviour of some bulbs with special regard to the induction of root contraction. – Flora 191: 313–319.

PÜTZ, N. (1998): Underground plant movement. V Contractile root tubers and their importance to the mobility of *Hemerocallis fulva* L. (Hemerocallidaceae). – Int. J. Plant. Sci 159: 23–30.

PÜTZ, N. (2001): Contractile roots. In: WAISEL, Y., ESHEL, A. & KAFKAFI, U. (eds.): Plant roots: The Hidden Half, Third Edition, Revised and Expanded. Chapter 54. – New York: Dekker.

PÜTZ, N., PIEPER, J. & FROEBE, H. A. (1997): The induction of contractile root activity in *Sauromatum guttatum* (Araceae). – Bot. Acta 110: 49–54.

PÜTZ, N. & SCHMIDT, K. A. (1999): ‚Underground plant mobility' and ‚dispersal of diaspores. Two exemplary case studies for useful examinations of functional morphology (plant construction). Syst. Geogr. Pl. 68: 39–50.

PÜTZ, N. & SUKKAU, I. (1995): Comparative examination of the moving process in monocot and dicot seedlings using the example *Lapeirousia laxa* (Iridaceae) and *Foeniculum vulgare* (Apiaceae). – Feddes Repert. 106: 475–481.

RAUNKIAER, C. (1934): The life forms of plants and statistical plant geography. – Oxford: Clarendon Press.

SUKKAU, I. & PÜTZ, N. (2001): Beobachtungen zur geophilen Überlebensstrategie bei *Anthriscus sylvestris* und *Aegopodium podagraria* (Apiaceae). – Wulfenia 8: 81–93.

SCHUBERT, R. & WAGNER, G. (1991): Botanisches Wörterbuch. – Stuttgart: Ulmer.

TROLL, W. (1943): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. I/3. – Berlin: Bornträger.

TROLL, W. (1964): Die Infloreszenzen, Bd. 1. – Jena: Fischer.

ULBRICH, E. (1928): Biologie der Früchte und Samen. – Berlin: Springer.

© Landesmuseum für Kärnten; download unter www.biologiezentrum.at

Anschriften der Verfasser:

Dipl.-Biol. Hardy Gluth
Magelspfad 79
D-52076 Aachen
Deutschland

Univ.-Prof. Dr. Norbert Pütz
Institut für Naturschutz und Umweltbildung
Biologie (Schwerpunkt Botanik) und ihre Didaktik
Hochschule Vechta
Driverstraße 22
D-49377 Vechta
Deutschland
E-Mail: Norbert.Puetz@uni-vechta.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Wulfenia

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: 8

Autor(en)/Author(s): Pütz Norbert, Gluth Hardy

Artikel/Article: Zur unterirdischen Entwicklung und Überdauerung der Wunderblume Mirabilis jalapa L. (Nyctaginaceae) 15-26