

## Das Tiefenwachstum der Rhizome

von

A. Rimbach.

Unter den höheren Kryptogamen sowie den Angiospermen kommen zahlreiche Arten vor, welche durch unterirdische Sprosse (Rhizome) ansdauern. Der Vegetationspunkt dieser unterirdischen Sprosse pflegt in geringerer oder bedeutenderer Tiefe zu liegen, und diese Tiefe ist für jede Art innerhalb gewisser Grenzen bestimmt. Die Art und Weise, wie die Rhizome in die ihnen eigentümliche Tiefe gelangen und in derselben sich erhalten, ist nicht überall die gleiche. Bei manchen geschieht es durch die Thätigkeit kontraktiver Wurzeln: Dieser Fall in seinen verschiedenen Abänderungen ist bereits früher von mir<sup>1</sup> beschrieben worden. Bei anderen Arten hingegen kommt die Tieflage durch Wachstumsbewegung der Sprosse selbst zu stande, und die Wurzeln sind entweder gar nicht oder doch nur in untergeordnetem Masse beteiligt. Dieser Fall soll in der vorliegenden Abhandlung nach den in der Litteratur zerstreuten Angaben und meinen eigenen Untersuchungen dargestellt werden.

### Die „Normaltiefe“ der Rhizome.

Der hier zu behandelnde Gegenstand hat schon verschiedene Forscher beschäftigt und zu Äusserungen veranlasst. Von Royer ist ein Gesetz („loi de niveau“) aufgestellt worden, welches gemäss

---

<sup>1</sup> A. Rimbach, Die kontraktiven Wurzeln und ihre Thätigkeit. Diese „Beiträge“, 1897, Bd. II, Abteilung 1.

der Angabe von P. E. Müller<sup>1</sup> folgendermassen lautet: „Der Vegetationspunkt des wachsenden Rhizoms befindet sich in einer bestimmten, für jede Spezies charakteristischen Tiefe. Bei Veränderungen in der Atmosphäre oder im Boden beieilt sich die Pflanze, den Vegetationspunkt zu heben oder zu senken, um ein günstiges Niveau wieder zu gewinnen“.<sup>2</sup> Dass es eine ganz bestimmte Tiefe ist, welcher jede Art zustrebt, darauf hat auch Warming<sup>3</sup> mit folgenden Worten hingewiesen: „Es dürfte schon aus Al. Braun's alter Abbildung von *Adoxa moschatellina* bekannt sein, dass die successiven Sprosse bei dieser Art sich immer tiefer in den Boden senken, bis eine gewisse Tiefe erreicht worden ist, welche man als Normaltiefe bezeichnen könnte. Schon vor mehreren Jahren habe ich dasselbe von *Dentaria bulbifera* umständlich in der „Botanisk Tidsskrift“ besprochen; die aus den Bulbillen oder aus Samen hervorgegangenen Pflanzen dringen mit ihren Rhizomen tiefer und tiefer in den Boden hinein, bis etwa in eine Tiefe von 6—8 cm. Noch schöner zeigten die Keimpflanzen von *Phragmites* dasselbe Phänomen, was ich in der hier referirten Abhandlung abgebildet habe. In der Litteratur findet man Beobachtungen, die zeigen, dass dieses auch bei anderen Pflanzen vorkommt, z. B. bei *Tulipa* nach Braun; überhaupt dürfte es eine allen unterirdischen Pflanzenteilen, wenigstens allen Stengeln zukommende Eigentümlichkeit sein.“

Von allgemeinem Gesichtspunkte aus habe ich<sup>4</sup> ebenfalls diese

---

<sup>1</sup> P. E. Müller, Beziehungen der Regenwürmer zu den Rhizompflanzen, insbesondere im Buchenwalde. (Kgl. Vidensk. Selks. Forh. 1894, S. 47—147.) — Royer's Flore de la Côte-d'Or, Paris 1881, worin sich die betreffenden Ausführungen finden, war mir nicht zugänglich.

<sup>2</sup> „Les souches adultes végètent à une certaine profondeur, fixe pour une même espèce de plantes . . . ; mais si la station souffre de perturbations atmosphériques on d'une modification dans la nature de l'assiette du sol, la plante se hâtera de faire descendre ou monter sa souche, afin de retrouver un niveau favorable“ etc. (Flore de la Côte-d'Or, p. XX.) Citirt nach P. E. Müller l. c. p. XX—XXI des französischen Resumé.

<sup>3</sup> Notiz: Über die Normaltiefe der unterirdischen Sprosse. (Engler's botan. Jahrbücher 1884. Litteraturbericht S. 66.) Vergl. auch A. Seignette, Recherches sur les tubercules (Revue général de Botanique, 1889).

<sup>4</sup> Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, 1896, XIV, Heft 4, S. 164; 1897, XV, Heft 3, S. 178; Heft 4, S. 248; Heft 5, S. 298.

Verhältnisse besprochen in einer kurzen Mitteilung in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft und die Sache ausserdem an den Beispielen von *Arum maculatum*, *Allium ursinum* und *Colchicum autumnale* ausführlicher erläutert, worauf ich hier verweise.

Die Tiefelage einer Spezies schwankt innerhalb gewisser Grenzen, woran, abgesehen von individuellen Eigenheiten, die Standortsverhältnisse schuld sein dürften. Kerner von Marilaun<sup>1</sup> spricht sich hierüber folgendermassen aus: „Es ist interessant, zu sehen, dass Zwiebeln und Knollen desto tiefer in der Erde stecken, je mehr der Standort der Ausstrahlung und Erkältung ausgesetzt ist, je mehr die Gefahr droht, dass im Winter nur eine seichte Schneelage den Boden bedeckt, und je grösser die Wahrscheinlichkeit ist, dass selbst diese von Stürmen weggefegt wird. Während beispielsweise die Zwiebeln und Knollen des Gelbsternes und der Hohlwurz (*Gagea lutea* und *Corydalis cava*), wenn sie im schwarzen Humus der Buchenwälder unter dürrer Laube wachsen, nur wenige Zentimeter tief unter der Oberfläche liegen, sind sie auf offenen Wiesen erst in drei- bis vierfach grösserer Tiefe zu erreichen. Die Lage der Knollen vieler Orchideen, sowie der Knollenzwiebeln der Zeitlose (*Colchicum autumnale*) kann geradezu als ein Anhaltspunkt gelten, um zu bestimmen, wie tief in einer bestimmten Gegend der Boden einfriert; denn regelmässig erscheinen diese in Tiefen eingebettet, zu welchen der Frost des Winters nicht mehr vordringt.“

Eine so auffällige Beziehung der Tiefelage zu den Wärmeverhältnissen des Standortes, wie sie hier behauptet wird, habe ich nicht gefunden. Die tiefsitzenden Knollen der Zeitlose traf ich in kalten Wintern regelmässig eingefroren. Dieses Schicksal erreicht noch viel sicherer die jungen Exemplare, welche in grösserer Nähe der Erdoberfläche sitzen. Dagegen hat es eine ganz andere Bewandnis mit *Corydalis cava*. Diese Art besitzt kein selbstthätiges Bewegungsvermögen, kann also selbstthätig keine bestimmte Tiefelage aufsuchen. Ich fand ihre Knollen im Buchenwalde bald ganz oberflächlich, bald in grosser Tiefe, was offenbar von äusseren Zufälligkeiten abhängt. Sollte sie auf offenen Wiesen wirklich nur in grösserer Tiefe vorkommen, so müsste man annehmen, dass

---

<sup>1</sup> A. Kerner von Marilaun, Pflanzenleben, Bd. I, S. 514 u. 515.

dort die Knollen regelmässig auf irgend eine Weise übererdet werden.

In der freien Natur wird die Tieflage der Rhizome vielfach durch ganz zufällige Vorkommnisse verändert, so durch Überschlüttung oder Überschwemmung, oder auch Blosslegung von Erde, was jene Exemplare häufig erfahren, welche in der Nähe von Wasserläufen oder an Abhängen wachsen. Ausserdem kommt die Thätigkeit von Tieren, besonders Maulwürfen, Mäusen und Regenwürmern in Betracht. Wegen dieser Umstände ist es schwierig, durch Beobachtungen in der freien Natur die normale Tieflage einer Art festzustellen, und ist dies überhaupt nur durch sehr zahlreiche Beobachtungen an geeigneten Örtlichkeiten möglich. Vollständige Klarheit kann meistens nur durch entsprechende Kulturversuche gewonnen werden.

Der Einfluss der Regenwürmer auf die Tieflage der Rhizompflanzen ist besonders von P. E. Müller hervorgehoben worden. Derselbe stellt im allgemeinen das Bestehen einer für jede Spezies bestimmten Tieflage für unsere Flora in Abrede und meint, dass das im Laufe der Entwicklung vor sich gehende Hinabrücken der Rhizome in die Tiefe nicht die Folge eigener Wachstumsvorgänge, sondern äusserer Ursachen und zwar zumeist der Übererdung durch die Regenwürmer sei. Die Ansicht Müller's gründet sich indessen nicht auf Experimente, sondern lediglich auf in der freien Natur gemachte Befunde. Dass die Thätigkeit der Regenwürmer eine grosse Rolle im Leben vieler Rhizompflanzen spielt, ist wohl nicht zu bezweifeln. Doch wird von Müller die eigene Thätigkeit der Pflanzen viel zu gering angeschlagen. Ich muss den Ausführungen Müller's gegenüber auf Grund meiner Versuche an dem thatsächlichen Streben der hier zu behandelnden Gewächse nach einer Normaltiefe festhalten. Beweise dafür werden in der vorliegenden Abhandlung gegeben werden. Jedenfalls hängen die hier in Betracht kommenden Pflanzen bezüglich der Einsenkung in die Erde nicht von den Regenwürmern ab, sondern gelangen in die Tiefe, und zwar in eine ganz bestimmte, auch wenn jene Tiere gar nicht anwesend sind. Tritt aber Übererdung durch Würmer ein, so reagirt die Pflanze hierauf ebenso wie auf eine durch irgend welche andere Ursache bewirkte Erhöhung der Erdbedeckung.

Als Normaltiefe einer Spezies betrachte ich demnach den-

jenigen Abstand von der Erdoberfläche, in welchen sich der das erwachsene Exemplar erhaltende Vegetationspunkt aus eigenem Antriebe zu begeben pfl egt. Wie verschieden dieser Abstand bei den einzelnen Arten ist, dafür liefern die hierin sehr von einander abweichenden Arten *Anemone nemorosa*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum multiflorum*, *Colchicum autumnale* gute Beispiele.

## Das Erreichen und Einhalten der Normaltiefe durch Wachstumsbewegung der Sprosse.

### 1. Das Verhalten unter normalen Umständen.

Im Folgenden soll an einigen Beispielen die Entwicklung der Pflanze aus oberflächlich liegenden Keimen geschildert werden, wie sie unter normalen Umständen vor sich geht, d. h. dann, wenn der Organismus selbst keine Störungen erleidet, und auch keine Veränderung in den äusseren Vegetationsbedingungen eintritt.

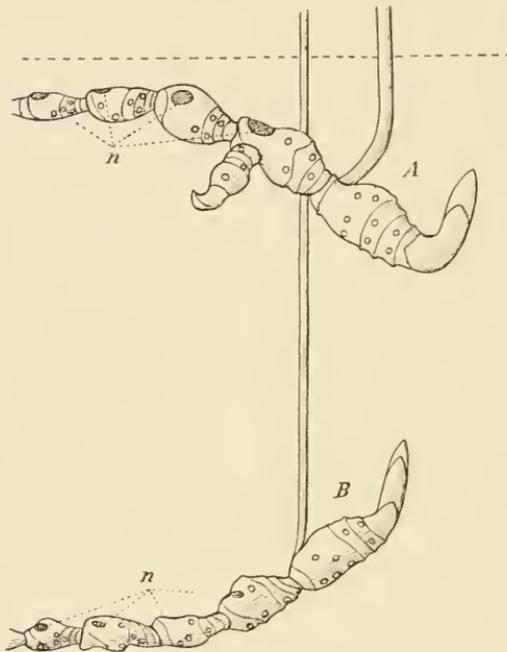
Bei den *Monokotylen* erhebt sich der Vegetationspunkt des Keimlings nicht über den Ort, welcher ihm durch die Lage des auf den Boden gefallenen Samens angewiesen ist. Bei der Keimung wird er von dem *Kotyledon* herausgeschoben und neben den Samen gesetzt oder durch bedeutendere Streckung des *Kotyledons* nach unten eine gewisse Strecke abwärts getrieben.

Sehr einfach gestaltet sich die weitere Entwicklung bei *Paris quadrifolia*, wo die Hauptknospe auch im erwachsenen und blühbaren Zustande der Pflanze terminal bleibt. Die Rhizomspitze schlägt bald nach der Keimung die horizontale, später eine schief abwärts führende Wachstumsrichtung ein und geht, sobald die Normaltiefe erreicht ist, wieder in die horizontale Richtung über. Der ganze Vorgang ist bei dieser Art nicht sehr in die Augen fallend, weil dieselbe überhaupt in keine grosse Tiefe dringt.

Bei *Polygonatum multiflorum* ist die Hauptknospe nur während der ersten Vegetationsperioden endständig. In dieser Zeit erfolgt das Abwärtswachsen gerade so wie bei *Paris*. Wenn aber ein bestimmter Erstarkungszustand erreicht ist, wendet sich die Hauptknospe aufwärts und endet in einen oberirdischen Stengel. Das Rhizom wird dann durch einen Seitenspross fortgesetzt, welcher am Grunde des aufwärtsgerichteten Teiles entsteht, eine Strecke abwärts wächst und sich dann ebenfalls aufrichtet, um die Fortsetzung des

Rhizomes seinerseits einem Seitensprosse zu überlassen (Fig. 1). In der normalen Tiefe angekommen, wächst das die Grundaxe verlängemde Basalstück des Jahrestriebes nicht mehr abwärts, sondern horizontal weiter.

Figur 1.



Figur 1. *Polygonatum multiflorum*, schwache Exemplare im Herbst. Die Wurzeln sind entfernt. n Stengelnarben, welche die Jahrgänge anzeigen. A oberflächlich, B tief gepflanzt, nach dreijähriger Kultur. Die gestrichelte Horizontallinie bedeutet (wie auch bei allen folgenden Figuren) die Erdoberfläche. — Wenig verkleinert.

Dieselben Verhältnisse liegen bei *Tulipa* (*Gesneriana*, *silvestris*, *biflora*) vor, was schon von Braun<sup>1</sup> beobachtet und von Irmisch<sup>2</sup> näher untersucht wurde. In den ersten Jahren nach der Keimung bleibt die Hauptknospe terminal; sie wird in jeder Vegetationsperiode durch schief abwärts gerichtete Verlängerung der Axe tiefer in die Erde hinabgeschoben. Die Einzelheiten dieses Vorganges lassen sich aus Irmisch's Abbildungen gut ersehen. In der normalen Tiefe angelangt, fallen die ausläuferartigen Verlängerungen der Axe fort, der Vegetationspunkt bleibt in derselben

Tiefe stehen; auch wird der Aufbau der Pflanze mit dem Blühenwerden sympodial.

Ein ähnliches Verhalten ist von Irmisch für die jungen Exemplare von *Orchis militaris*, *Platanthera bifolia* und *montana*,

<sup>1</sup> Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. 1851, S. 60.

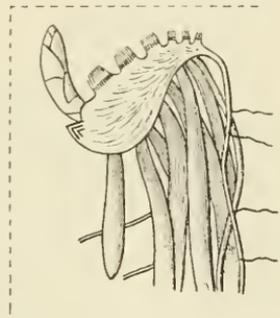
<sup>2</sup> Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. Botan. Zeitung. 1863, No. 23.

von J. H. Fabre<sup>1</sup> für diejenigen von *Ophrys apifera* beschrieben worden. Bei diesen Orchideen pflegt in den ersten Vegetationsperioden die Hauptknospe ebenfalls endständig zu sein; sie senkt sich ähnlich wie bei *Tulipa* mit Hilfe einer ausläuferartigen Verlängerung der Axe nach unten. Letzteres geschieht ebenfalls, wenn die Hauptknospe später seitenständig geworden ist. In der Normaltiefe jedoch unterbleibt die weitere Hinabsenkung; die neue Knospe bleibt dann dicht neben der alten und in deren Niveau sitzen.

Bei *Asparagus officinalis*, *Alstroemeria chilensis*, *Listera ovata*, *Epipactis rubiginosa*, *Phragmites communis* und anderen wendet sich die Spitze des primären Sprosses schon in der ersten Vegetationsperiode aufwärts, die Fortsetzung des Rhizomes ihren Seitensprossen überlassend. Die Grundaxe wird hier gleich von Anfang an auf dieselbe Weise in grössere Tiefen verlegt, als bei den vorhergehenden in späterem Alter geschieht: durch das Abwärtswachsen der Basalstücke der Seitensprosse. Die Kette der ausdauernden Basalstücke der Sprossgenerationen hat daher bei jungen Exemplaren eine schiefe Lage, wobei die jüngeren die tiefer gelegenen sind.

Für *Alstroemeria chilensis* hat Ir-misch<sup>2</sup> die genannten Verhältnisse beschrieben und abgebildet. Seine Figur stellt eine steil abwärts gerichtete Kette von fünf Sprossordnungen der Keimpflanze dar. Warming<sup>3</sup> hat dasselbe für die Keimpflanze von *Phragmites communis* beschrieben und durch eine Abbildung erläutert. Denselben Zustand von *Asparagus officinalis* habe ich auf der obenstehenden Fig. 2 gezeichnet. Man sieht daraus, dass sich das

Figur 2.



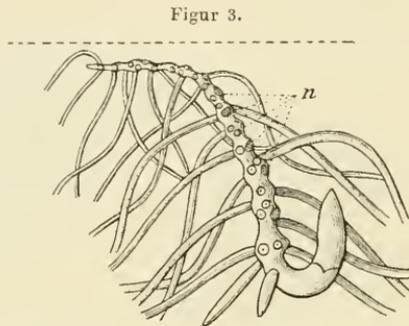
Figur 2. *Asparagus officinalis*. Medianer Längsschnitt durch die Keimpflanze zu Beginn des dritten Jahres. — Natürl. Grösse.

<sup>1</sup> J. H. Fabre, De la Germination des Ophrydées et de la nature de leurs tubercules (Ann. des sc. nat. Botanique, T. 5, 1856). Abbildungen auf Planche 11, Fig. 6, 7, 8, 14.

<sup>2</sup> Beiträge zur vergl. Morphologie der Pflanzen, 6. Abteilung. Halle 1879.

<sup>3</sup> Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse (Über Sprossbau, Überwinterung und Verjüngung) 1891, S. 62. — Siehe auch: Ueber die Keimpflanzen von *Phragmites communis*. Botaniska Sällskapet i Stockholm 1884.

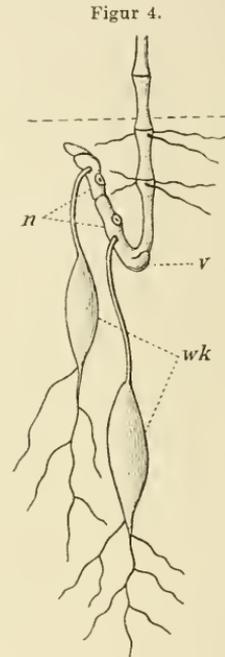
Rhizom des Spargels sehr bald abwärts wendet; diese Richtung setzt es in den ersten Jahren fort und wird erst in grosser Tiefe wieder horizontal. Sehr steil abwärts gerichtetes Wachstum fand ich an jungen Exemplaren einer Art der tropischen Commelinaceengattung *Dichorisandra*. Die Fig. 4 giebt ein solches wieder. Die älteren Rhizome dieser Art, von der Dicke von etwa 1 cm, mit grossen, 2 cm von einander entfernten Stengelnarben, wachsen in ca. 8 cm Tiefe horizontal fort. Bei *Listera ovata* wächst das Rhizom anfangs eine Zeit lang annähernd horizontal, dann aber sehr energisch nach unten, in der



Figur 3. *Listera ovata*. Etwa 15-jähriges, ebenblühbar gewordenes Exemplar im Herbst. n Stengelnarben. Die Wurzeln der Vorderseite sind entfernt. — Natürliche Grösse.

Weise, wie es Fig. 3 zeigt. In grösserer Tiefe wird die Wachstumsrichtung wieder horizontal.

Hierher gehören auch *Colchicum autumnale* und *Merendera sobolifera*. Doch unterscheiden sich diese von den vorher genannten Arten darin, dass die stielartige Verlängerung des Rhizomes, durch welche die Erneuerungsknospe in die Tiefe geschoben wird, der Mutteraxe angehört, nicht der Tochteraxe. Die Vorgänge bei *Colchicum*, auf welche bereits von Irmisch<sup>1</sup> und



Figur 4. *Dichorisandra* spec. Junges, absteigendes Exemplar. n Stengelnarben. v Vegetationspunkt. wk Wurzelknollen. —  $\frac{1}{2}$  natürl. Grösse.

<sup>1</sup> Morphologie der Monocotylyischen Knollen- und Zwiebelgewächse, 1850, und: Morphologische Beobachtungen an einigen Gewächsen aus den natürlichen Familien der Melanthaceen etc. Abhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Sachsen und Thüringen in Halle, 1860.

Fabre<sup>1</sup> gelegentlich aufmerksam gemacht worden ist, sind von mir in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft in ihrem gesetzmässigen Zusammenhange beschrieben und abgebildet worden, worauf ich hier verweise.<sup>2</sup>

Wie die letztgenannten Rhizome mit Sympodiumbildung dadurch tiefer in die Erde hinabwachsen, dass jede Sprossgeneration in grösserer Entfernung von der Erdoberfläche entsteht als ihre Vorgängerin, so werden dieselben in der normalen Tiefe dadurch horizontal, dass von da ab die Erneuerungssprosse immer in derselben Höhe entspringen. Ein nebensächlicher Unterschied besteht zwischen den angeführten Arten insofern, als die Neottien, sowie *Colchicum* und *Merendera* jährlich bloss eine, *Asparagus*, *Alstroemeria* und *Phragmites* aber mehrere Sprossgenerationen ans Licht senden.

Unter den Dikotylen besitzt *Adoxa moschatellina* ein Rhizom, dessen Hauptvegetationspunkt, gleich demjenigen von Paris, immer terminal bleibt. Die Wachstumsweise der *Adoxa* ist von A. Braun<sup>3</sup> beschrieben worden.

In den ersten Vegetationsperioden terminale, später laterale Hauptknospen haben *Anemone nemorosa* und *Anemone ranunculoides*, sowie *Dentaria pinnata*, *bulbifera* und *digitata*.

Die Grundaxe von *Anemone nemorosa* verlängert sich nach Irmsch<sup>4</sup> von der Keimung an durch mehrere Jahre terminal, indem die unterirdisch bleibende epikotyle Axe sich horizontal niederlegt. Da diese Art sich dicht an der Erdoberfläche hält, so tritt kein stärkeres Abwärtswachsen ein.

Anders ist es bei den *Dentaria*-Arten, deren erwachsene Rhizome mehrere Zentimeter tief in der Erde zu liegen pflegen. Der Hauptspross bleibt auch hier anfangs unterirdisch und wird unmittelbar zum Rhizom. Dabei bleiben die Kotyledonen unterirdisch bei *Dentaria pinnata*<sup>5</sup>, kommen aber über den Boden und werden laubblattartig bei *Dentaria bulbifera* und *digitata*. Von der

<sup>1</sup> De la Germination des Ophrydées etc. p. 155—157. Fig. 17, 18, 19.

<sup>2</sup> Berichte der deutschen botan. Gesellschaft. 1897. XV. Heft 5. S. 298—302.

<sup>3</sup> Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung. S. 58.

<sup>4</sup> Morphologie der monocot. Knollen- und Zwiebelgewächse. S. 204.

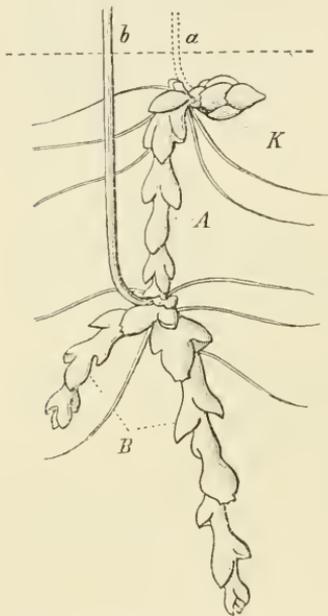
<sup>5</sup> Vergl. Winkler, Die Keimpflanze der *Dentaria pinnata*. Flora 1878.

Wachstumsweise und besonders den ersten Zuständen der *Dentaria bulbifera* hat Warming<sup>1</sup> eine eingehende Schilderung gegeben. Nach diesem Autor entwickelt sich das Rhizom unmittelbar aus der Plumula des Keimlings und stellt, solange es noch nicht blühbar ist, ein Monopodium, dann aber ein Sympodium dar. Warming bemerkt, dass die

späteren Jahrestriebe der Keimpflanze, welche 6—7 cm Länge besitzen, mehr abwärts gerichtet zu sein pflegen und zwar in der Weise, dass das Rhizom jedes Jahr einen Knick bekommt, indem der neue Jahrestrieb mit dem vorausgehenden einen Winkel bildet. Warming beobachtete, dass die jüngeren Rhizome oberflächlicher liegen als die älteren, und zwar die mit bloss dreitheiligen Blättern in 1—2 cm, die mit fünfteiligen in 4—5 cm, die mit sieben- teiligen, sowie die alten, blühbaren Rhizome in 6—7 cm Tiefe, und dass die Tiefe von 7—8 cm überhaupt nicht überschritten wird. Warming meint auch, dass die Wurzeln der *Dentaria* wohl nicht im stande seien, das Rhizom durch Verkürzung hinabzuziehen, was ich als richtig bestätigen kann. Die Entwickelung aus Samen habe ich bei *Dentaria bulbifera* nicht selbst gesehen. Wohl aber beobachtete ich mehrere Jahre hindurch die Entwicklung aus Brutknospen. Die Brutknospe bewurzelt sich im Herbste bald nachdem sie auf die Erde gefallen ist. Im nächsten Frühjahr verlängert sie

sich durch Weiterwachsen ihrer Endknospe. Der neue Trieb dringt senkrecht in die Erde hinein und geht so in ein unterirdisches Rhizom über. Dieses nach unten gerichtete Wachstum setzt sich unter Umständen durch mehrere Vegetationsperioden fort (Fig. 5). Die Länge

Figur 5.



Figur 5. *Dentaria bulbifera*. Aus einer Brutknospe entstandenes Exemplar im zweiten Herbst nach Beginn der Entwicklung. K Brutknospe. a und A Blatt und Rhizomtrieb des ersten, b und B Blatt und Rhizomtrieb des zweiten Jahres. — Natürl. Grösse.

<sup>1</sup> Botanisk Tidsskrift. Kopenhagen 1876, p. 84 ff.

des ersten Jahrestriebes kann bereits 3—5 cm betragen, die der späteren etwas mehr. Je tiefer das Rhizom in den Boden eindringt, um so flacher wird die Richtung der Jahrestriebe, so dass letztere mit einander Winkel bilden, bis sie endlich in die horizontale Richtung übergehen. Das findet nach meinen Beobachtungen zwischen 7 und 10 cm Tiefe statt, was mit der Angabe Warming's ziemlich übereinstimmt. Wie man sieht, kann die Pflanze unter günstigen Umständen sehr bald ihre Normaltiefe erreichen.

Während in den eben genannten Fällen der Keimspross selbst sich niederlegt und zum horizontalen Rhizom wird, weicht bei einer grossen Zahl anderer dikotyler Gewächse der Primärspross von der gewöhnlichen vertikalen Stellung und aufwärts führenden Wachstumsrichtung nicht ab, sondern es sind laterale Sprossungen, welche die Tiefe aufsuchen, und zwar häufig Axillarsprosse der Kotyledonen, manchmal auch der höher stehenden Blätter.

Es giebt nun verschiedene Komplikationen dieses Vorganges. Bei *Mercurialis perennis* zum Beispiel bleiben nach Winkler<sup>1</sup> die Kotyledonen bei der Keimung unterirdisch, daher kommen auch deren Axillarknospen nicht über die Bodenoberfläche. Sie verwandeln sich in unterirdische Ausläufer. Nach dem Absterben des oberen Teiles des Keimsprosses können aus dessen Basis neue Sprosse entstehen, welche auf ähnliche Weise Ausläufer erzeugen.

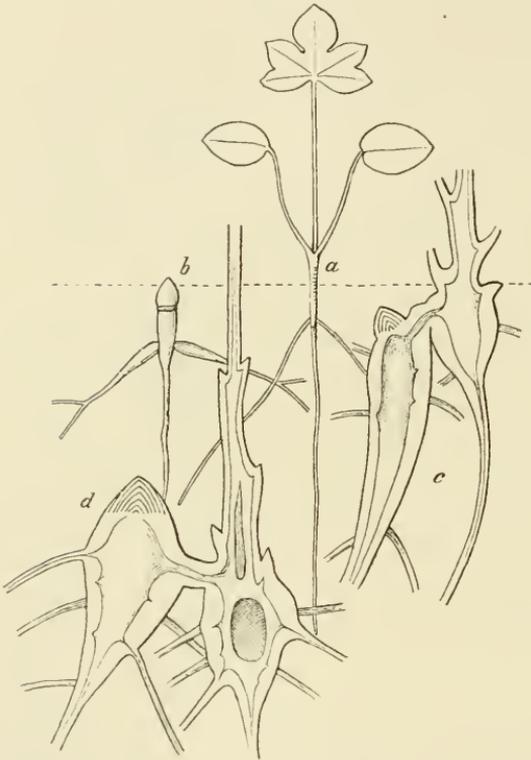
Während bei *Mercurialis* und anderen die Kotyledonarknospen überhaupt nicht an das Licht kommen, werden sie bei *Aconitum Napellus* im Laufe der Keimung zuerst in die Luft erhoben, jedoch noch vor ihrem Austreiben wieder unter der Erde verborgen. Die im ersten Frühjahr keimenden Pflänzchen von *Aconitum Napellus* heben nämlich ihre Plumula mit den Kotyledonarbasen 3—5 mm über den Boden empor (Fig. 6 a). Ausser den Kotyledonen pflegen sich noch ein oder mehrere Laubblätter zu entfalten. Aus dem Grunde des Hypokotyls kommen meist zwei stärkere, sich gegenüberstehende, schief abwärts wachsende Seitenwurzeln hervor. Die Ansatzstelle der Kotyledonen mit der aus der Plumula sich im Spätsommer bildenden, von einem oder mehreren Schuppen eingehüllten Terminalknospe wird aber im Verlauf des ersten Vege-

---

<sup>1</sup> A. Winkler, Über die Keimpflanze der *Mercurialis perennis* L. Flora 1880, No. 22.

tationsjahres dadurch wieder unter die Erdoberfläche gebracht, dass das sich verdickende Hypokotyl sowie die anschwellenden Basalteile der Keimwurzel und der beiden Seitenwurzeln eine ziemlich starke Verkürzung eingehen (Fig. 6 b). Die Gesamtverkürzung des Hypokotyls beträgt nach meinen Messungen 40—45 % der ursprünglichen Länge. Im zweiten

Figur 6.



Figur 6. *Aconitum Napellus*. a Keimpflanze im Frühjahr der ersten Vegetationsperiode. b Keimpflanze zu Ende der ersten Vegetationsperiode. c und d ältere Exemplare im medianen Längsschnitt: c absteigend, d aufsteigend. — Natürliche Grösse.

Frühjahr wächst die Terminalknospe zu einem gestreckten, oberirdischen Sprosse aus, während die Wurzeln sich nur wenig verlängern. In den Achseln der unteren mit unentwickelter Spreite versehenen Blätter stehen die Ersatzknospen, 1, 2 oder 3 an Zahl, welche das Exemplar zu erhalten haben. Diese treiben jetzt aus, ihr erstes Internodium streckt sich und schiebt die aussen Scheiden-, innen Laubblätter enthaltende Spitze etwa 1 cm weit fort. Unterhalb der Insertion des ersten Scheidenblattes bricht aus der Knospe eine einzige starke Wurzel hervor. Diese, anfangs dünn und unverzweigt,

verdickt sich allmählich, ähnlich den Wurzeln der ersten Vegetationsperiode, besonders im Basalteile und nimmt daselbst die Form einer Knolle an; gleichzeitig entsendet sie auf ihrer ganzen Länge zahlreiche Seitenwurzeln. Schritt haltend mit diesen Vorgängen tritt, hauptsächlich in ihrem basalen, am meisten sich verdickenden Teile

eine Verkürzung ein, welche, wie ich an in den früher von mir<sup>1</sup> beschriebenen mit Fenstern versehenen Wurzel-Vegetationskästen kultivierten Exemplaren mass, einen Betrag von 35% auf 10 mm Länge erreicht. Durch den Zug der sich verkürzenden Wurzel wird die Knospe um ein kleines Stück in die Erde hinabgezogen. Im Herbst stirbt der Primärspross samt seinen Wurzeln ab, so dass von da ab die Pflanze nur noch aus lateralen Sprossungen besteht. Ob sich das verlängerte Internodium des Seitensprosses auch aktiv abwärts richtet, habe ich nicht ermittelt. Wenn es nicht der Fall wäre, so würde *Aconitum Napellus* eigentlich nicht unter die hier zu besprechenden Pflanzen gehören, sondern unter jene, welche ihre Tieflage lediglich durch Wurzelzug erreichen. Ich führe sie dennoch hier mit an, weil ihr Rhizom doch in anderer, später zu erörternder Weise selbständig reagirt, und deshalb die Art jedenfalls ein zwischen jenen beiden biologischen Typen vermittelndes Verhalten aufweist. Um sehr in die Augen fallende Grössen handelt es sich bei der Bewegung von *Aconitum Napellus* überhaupt nicht, weil die Art immer knapp unter der Erdoberfläche verbleibt. Ihr Entwicklungsgang hat eine gewisse Ähnlichkeit mit demjenigen der Ophrydeen, mit welchem er auch bereits von Irmisch<sup>2</sup> in Parallele gesetzt wurde.

Eine Reihe dikotyler Spezies zeichnet sich durch die Eigentümlichkeit aus, dass bei der Keimung des Samens die Seitenknospen, aus welchen die Rhizome ihren Ursprung nehmen, über den Boden erhoben werden und auch daselbst verharrten, so dass die Seitentriebe selbstthätig die Erde erst wieder aufsuchen müssen.

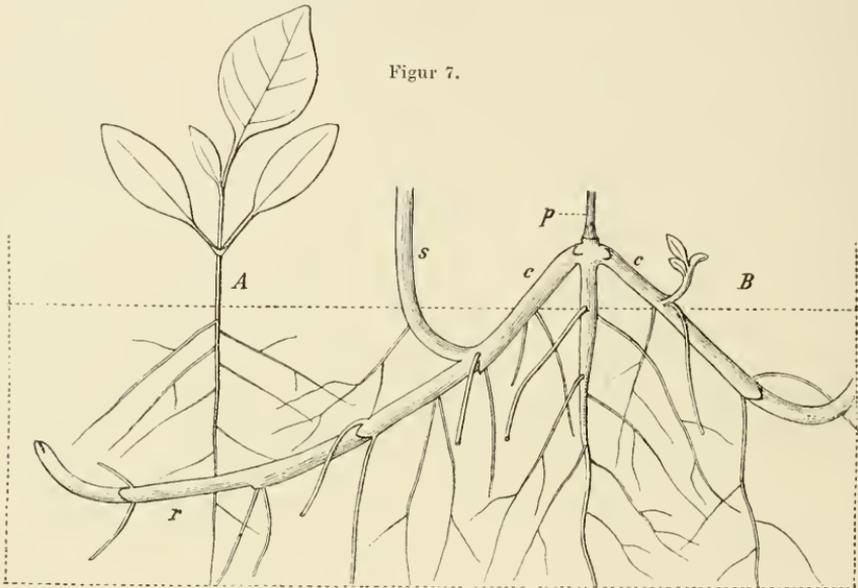
Ein Beispiel hierfür ist *Physalis Alkekengi*, deren Keimung bereits von A. Braun<sup>3</sup> beschrieben wurde. Diese Art bildet ein ungefähr 10 mm langes Hypokotyl; über den beiden Kotyledonen entwickelt sich ein etwa 20 cm hoher Stengel mit einem Dutzend Blätter. Die Knospen in den Axeln der Kotyledonen kommen mindestens 5 mm, bei etiolirten Exemplaren bis 20 mm über die Bodenoberfläche zu stehen (siehe Fig. 7 A). Zur Zeit, wenn die Kotyledonen welk werden, wachsen die Axillarknospen aus, richten sich sofort in einem Winkel von ungefähr 45° abwärts und dringen

<sup>1</sup> Diese „Beiträge“, 1897, Bd. II, Abteilung 1.

<sup>2</sup> Über die Keimung und Knospenbildung des *Aconitum Napellus*. Zeitschrift für die gesamten Naturwissenschaften, 1854, No. IX.

<sup>3</sup> Betrachtungen über die Verjüngung. S. 33.

mit ihren Spitzen in die Erde ein. Sie erreichen gewöhnlich schon im ersten Jahre die normale Tieflage, da sie in dieser Zeit über 20 cm lang werden können. An jedem unter der Erde befindlichen Knoten des Rhizoms entstehen zwei sich verzweigende Wurzeln. Weder das Hypokotyl noch die Wurzeln erleiden eine Verkürzung. Der primäre Spross stirbt am Ende der ersten Vege-



Figur 7.

Figur 7. *Physalis Alkekengi*. A Keimpflanze im ersten Sommer. B schwaches, aus Samen entstandenes Exemplar im Herbst des zweiten Jahres. p abgestorbener Teil des Primärsprosses. c Kotyledonarsprosse. s diesjähriger Assimilationspross. r diesjähriger Rhizomtrieb. — Natürliche Grösse.

tationsperiode bis oberhalb der Kotyledonarsprosse ab, während sein unterer Teil samt dem Wurzelsystem noch mehrere Jahre erhalten bleibt. Im Herbst richten sich die Spitzen der Kotyledonarsprosse auf und bleiben so den Winter über liegen, um im folgenden Frühjahr zu Luftsprossen auszuwachsen, während Seitentriebe aus den Achseln der unterirdischen Niederblätter das Rhizom fortsetzen (siehe Fig. 7 B).

Der *Physalis Alkekengi* sehr gleichartig verhält sich nach Irmisch<sup>1</sup> *Convolvulus sepium*. Jedoch sterben bei dieser Art

<sup>1</sup> Über die Keimung und die Erneuerungsweise von *Convolvulus sepium* und *Convolvulus arvensis*. Botan. Zeitung, 1857, S. 435—436, mit Abbildung.

schon im ersten Herbste Primärspross und Primärwurzel, sowie die über dem Boden befindlichen Teile der Ausläufer ab. Die letzteren werden also schon zu Ende der ersten Vegetationsperiode isolirt. Ähnlich sind nach Irmisch Keimung und erste Entwicklung bei *Mentha arvensis*, *Lycopus europaeus*, *Stachys palustris*, *Scutellaria galericulata*, sowie bei *Oxalis stricta*.<sup>1</sup> Hieran schliesst sich nach C. Krauss<sup>2</sup> auch *Solanum tuberosum* und *Humulus lupulus*. Auch die Stolonen der Gesneriaceen aus den Gruppen der Gloxinien und Kohlerien nehmen nach K. Fritsch<sup>3</sup> ihren Ursprung aus den Achseln oberirdischer Kotyledonen, sowie höher stehender Blätter. Ebenso entstehen bei manchen *Circaea*- und *Epilobium*-arten die Stolonen aus oberirdischen Axillarsprossen.

## 2. Das Verhalten unter aussergewöhnlichen Umständen.

Die bis jetzt betrachtete Erscheinung, dass die aus einem oberflächlich liegenden Keime sich entwickelnde Pflanze anfangs nach einer bestimmten Tiefe hin und schliesslich in dieser letzteren Tiefe weiter wächst, geht nur dann mit grosser Regelmässigkeit vor sich, wenn die Pflanze in ihrer inneren Ökonomie keine Störung erleidet und wenn die äusseren Verhältnisse gleich bleiben. In der freien Natur werden diese Bedingungen nicht immer eingehalten. An vielen Rhizompflanzen findet man nun die Fähigkeit, ihre Normaltiefe durch Wachstumsbewegung der Sprosse wieder zu erreichen, wenn sie aus dieser herausgebracht und in zu oberflächliche oder zu tiefe Lage versetzt worden sind. Es empfiehlt sich, das Verhalten der bereits erwachsenen und der noch erstarkenden Exemplare getrennt zu betrachten.

### A. Erwachsene Exemplare.

Dass erwachsene Exemplare von *Colchicum autumnale*, aus ihrer Tiefe herausgenommen und nahe an die Oberfläche versetzt,

<sup>1</sup> Vergl. auch Warming: Über Sprossbau etc. Dasselbst ist die Keimpflanze von *Oxalis stricta* auf S. 82, sowie jene von *Stachys palustris* auf S. 80 abgebildet.

<sup>2</sup> Zur Kenntnis des Verhaltens der Pflanzen bei verschiedener Höhe der Erdbedeckung. Wollny's Forschungen auf dem Gebiete der Agrikultur-Physik. 1889, Bd. 12, S. 264, 265.

<sup>3</sup> Berichte der deutschen botan. Gesellschaft. 1895, S. 96 ff.

die horizontale Wachstumsrichtung verlassen, die Ersatzknospe wieder in die Tiefe senken und dadurch allmählich in die ursprüngliche Lage zurückkehren, habe ich bereits an anderer Stelle mitgeteilt. Diese Eigentümlichkeit kommt auch bei anderen Arten dieser Gattung vor: Ich traf nahe an die Oberfläche versetzte Exemplare von *Colchicum speciosum* an, welche jährlich um 6 cm abwärts wuchsen. — Weit unter ihre normale Tiefe gepflanzte *Colchicum autumnale* wuchsen jedoch auch im zweiten Jahre danach noch horizontal weiter; nach oben gerichtetes Wachstum, dessen Eintritt ich vermutet hatte, habe ich noch nicht gesehen.

Von 10 gleichen, alten Rhizomen der *Paris quadrifolia* pflanzte ich 5 Stück knapp unter die Erdoberfläche, und 5 Stück in 8 bis 10 cm Tiefe. Die ersteren wuchsen schon in der ersten Vegetationsperiode nach der Verpflanzung im Winkel von etwa  $45^{\circ}$  abwärts und hielten diese Richtung auch im folgenden Jahre ein. Hingegen zeigten die tief eingesetzten Exemplare erst in der zweiten Vegetationsperiode nach der Verpflanzung eine äusserst geringe Aufwärtsrichtung ihrer Triebe. — Sehr gewöhnlich ist es jedoch, dass die vegetativen Seitensprosse des Rhizoms, welche bedeutend dünner als der Hauptstamm sind, mehr oder weniger steil, manchmal senkrecht aufwärts wachsen.

Oberflächlich eingepflanzte Exemplare von *Merendera sobolifera*, *Streptopus amplexifolius*, *Tricyrtis hirta*, *Uvularia grandiflora*, *Asparagus officinalis*, *Dioscorea japonica* sah ich ebenfalls die neuen Rhizontriebe abwärts richten und dadurch die späteren Knospen tiefer legen. Übermässig tief eingesetzte *Asparagus* wuchsen hingegen im Winkel von annähernd  $45^{\circ}$  nach oben.

Von Sachs ist schon in seinen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie erwähnt worden, dass (ältere, blühbare) *Cordylina*-Exemplare aus dem unteren Stammenteile Rhizome senkrecht in die Erde treiben. Diese Rhizome stossen, wenn die Pflanzen in kleineren Blumentöpfen gezogen werden, bald mit der Spitze am Boden auf und heben durch ihren Druck die Pflanze samt dem Erdballen aus dem Topfe heraus. Wahrscheinlich wenden sich diese Rhizome, wenn sie sich genügend entwickeln können, später wieder aufwärts und setzen tiefer stehende Knospen das Rhizom fort.

Einen Versuch, um das Verhalten in verschiedenen Tiefen kennen zu lernen, machte ich auch mit *Polygonatum multiflorum*.



und *Platanthera montana* 6—8 cm. In meinen Versuchen trat nun bei sämtlichen zu flach eingesetzten Exemplaren ohne Ausnahme folgendes ein: Der erwähnte ausläuferartige Rhizomteil verlängerte sich über das gewöhnliche Mass und schob die Knospe soweit senkrecht abwärts, dass dieselbe bedeutend tiefer zu liegen kam als die vorhergehende. Dieses Verhalten setzte sich durch drei Vegetationsperioden hindurch fort. Die Strecke, um welche der Vegetationspunkt der Pflanze mit jedem Jahrestrieb tiefer gelegt wurde, betrug bei *Ophrys muscifera* bis 1 cm, bei *Platanthera montana* bis 2 cm (vgl. Fig. 10, S. 193), bei *Orchis mascula* bis 2½ cm (vgl. Fig. 8, S. 193). Diese Arten können also sehr schnell wieder in ihre Normaltiefe herabgehen.

Bei den zu tief eingepflanzten Exemplaren trat in keinem Falle Abwärtswachsen ein; vielmehr blieb der ausläuferartige Axenteil, an dessen Ende die Knospe sich befindet, noch kürzer als in der normalen Tiefe. Es verlängerten sich aber die Internodien des Stengels unterhalb der Insertion der neuen Knospe ein wenig, so dass diese letztere etwas (bis zu 5 mm) höher zu liegen kam als ihre Vorgängerin (vgl. Fig. 9, S. 193). Hiedurch wurde also ein allmähliches, allerdings sehr wenig ausgiebiges Aufsteigen der Exemplare ermöglicht. Ich habe durch Versetzen in grössere oder geringere Tiefe vielfach die absteigende Form in die aufsteigende umgewandelt und umgekehrt. Die andere Wachstumsweise trat in der zweiten Vegetationsperiode nach der Änderung stets mit grösster Schärfe ein. Meine anfängliche Vermutung, dass bei sehr tief eingesetzten Exemplaren der Knospensiel sich aufwärts richten würde, hat sich nicht bestätigt. Doch scheint das letztere bei *Hermimium monorchis* vorzukommen. Wenigstens sagt Irmisch<sup>1</sup> über diese Art folgendes: „In der Richtung zur Mutteraxe zeigt sie (die Knospe) ähnliche Modifikationen, wie jene Nebenwurzeln. Denn sie wächst bald etwas aufwärts steigend, und das scheint fast das häufigere zu sein, bald mehr horizontal oder etwas nach unten. Es mag wohl die Natur des Standortes hierbei von Einfluss sein.“

Wenn erwachsene Rhizome von *Listera ovata*, *Epipactis latifolia*, *Epipactis rubiginosa*, *Cephalanthera rubra* und *pallens* in zu geringe Tiefe gelegt werden, so wachsen sie in derselben Weise

<sup>1</sup> Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen, 1853, S. 1.

abwärts, wie es für die erstarkenden Exemplare von *Listera* bereits angegeben wurde. Werden sie in eine zu grosse Tiefe versetzt, so wachsen sie mehr oder weniger steil, unter Umständen senkrecht in die Höhe, indem die neuen Triebe von Grund an aufwärts steigen und ausserdem zuweilen auch ihre Internodien, welche unter gewöhnlichen Verhältnissen gestaucht sind, sich strecken. Die Jahrestriebe, unter normalen Umständen nur wenige Millimeter lang, erreichen dadurch eine Länge von mehreren Zentimetern und die Pflanzen steigen infolge dessen sehr schnell in die Höhe. Da bei den genannten Arten 20—30 Jahrgänge in Verbindung mit einander bleiben, so kann man an ein und demselben Exemplare oft die verschiedenartigsten Biegungen und Wachstumsänderungen wahrnehmen. Bis zu einem gewissen Grade lässt sich hieraus die Lebensgeschichte eines Exemplares ablesen.

Über *Epipactis microphylla* macht Irmisch<sup>1</sup> die Bemerkung, dass die Grundaxe bald wagerecht läge, bald einzelne oder einige Jahrgänge sich senkrecht erheben; dies geschehe wahrscheinlich besonders dann, wenn der Boden zufällig sich erhebt z. B. durch Herabrollen der Erde von den Berghängen, an deren Lehnen oder an deren Fusse die Pflanze gern auftritt. Von *Cypripedium Calceolus* berichtet er<sup>2</sup>, dass die einigermaßen erstarkten Exemplare gewöhnlich horizontale Lage einnehmen und beibehalten, dass aber auch kräftige Blütenexemplare vorkommen, an denen die Jahrgänge senkrecht über einander stehen.

Bei *Cephalanthera rubra* und *pallens* kommen ebenfalls ausser den horizontalen Grundaxen sehr häufig, bei *pallens* sogar in überwiegender Menge, senkrechte vor. Dieses kommt daher, dass die Wurzeln jener Arten in grosser Tiefe Adventivknospen erzeugen, welche, da sie sich nicht in der normalen Tiefe befinden, zu senkrechten, schlanken Sprossen aufwachsen.<sup>3</sup> Das ist jedenfalls auch die Ursache, weshalb die *Cephalantheren* von allen einheimischen Orchideen am tiefsten im Boden sitzen.

Wie ich<sup>4</sup> an anderer Stelle beschrieben habe, üben bei *Arum*

<sup>1</sup> Biologie der Orchideen, S. 28.

<sup>2</sup> Biologie der Orchideen, S. 37.

<sup>3</sup> Vergleiche: Irmisch, Beiträge zur Biologie der Orchideen, S. 33.

<sup>4</sup> Über die Lebensweise des *Arum maculatum*. (Berichte der deutschen botan. Gesellschaft 1897, XV., Heft 3, S. 178.)

maculatum die Wurzeln durch ihren Zug grossen Einfluss auf Lage und Richtung des Rhizoms aus. Es scheint aber bei dieser Art auch das Rhizom selbständig verschiedene Richtungen einschlagen zu können. Ich beobachtete ausser an zwei- und dreijährigen Sämlingen auch an erwachsenen, mit der Spitze nach oben oberflächlich gesetzten Exemplaren eine Wendung der Knollen nach der Seite, bei oberflächlich sitzenden, aber senkrecht abwärts gewandten Exemplaren Weiterwachsen in dieser Richtung. An wildwachsenden Exemplaren, die am Fusse eines Abhanges standen und infolge der Verschüttung durch die herabrutschende Erde in einer die normale weit überschreitenden Tiefe sich befanden, sah ich auch mehrfach senkrecht nach oben gerichtete Knollen, die mit nur ganz schwach kontraktiven Wurzeln versehen, senkrecht aufwärts wuchsen. Künstlich habe ich letzteren Zustand noch nicht hervorbringen können.

Das Rhizom von *Aconitum napellus* hat, wie schon erwähnt, seine normale Lage knapp unterhalb der Bodenoberfläche. Als ich nun mehrere Exemplare 5—6 cm tief in die Erde eingesetzt hatte, so zeigten sie in der zweiten Vegetationsperiode nach der Verpflanzung die Wachstumsweise, welche in Fig. 6 d, (S. 188) dargestellt ist: Die neuen Triebe richteten sich schief nach oben und der Vegetationspunkt rückte mit jedem Jahre um etwa 1 cm in die Höhe.

In die Reihe dieser Erscheinungen gehört höchst wahrscheinlich auch das gelegentliche Vorkommen „gestielter“ Zwiebeln, welches von M. Loret und M. Germain de St. Pierre<sup>1</sup> an *Tulipa Gesneriana*, *Allium sphaerocephalum*, *nigrum*, *vineale* und *magicum* beobachtet worden ist, sowie das vom letztgenannten Autor erwähnte Hinabwachsen der Sprosse in die Erde bei *Sagittaria sagittifolia*.<sup>2</sup>

#### B. Junge, erstarkende Exemplare.

Auch bei jungen, noch im Erstarken begriffenen Rhizomen trifft man die Fähigkeit an, die unter gewöhnlichen Umständen abwärts gehende Wachstumsrichtung mit der horizontalen oder sogar aufwärts führenden zu vertauschen.

<sup>1</sup> Bull. Soc. botan. France. 1875, S. 186—190.

<sup>2</sup> Bull. Soc. botan. France. 1869, S. 337.

So fand ich drei- und vierjährige, ungewöhnlich tief in der Erde sitzende Paris-Exemplare, mit schief nach oben gerichtetem Rhizom, jedoch ohne aussergewöhnliche Streckung der Internodien. Keimlinge von *Bomarea Caldasiana*, die sich in grosser Tiefe aus Samen entwickelt hatten, bildeten hingegen verlängerte, senkrecht aufwärts gerichtete Internodien und nahmen erst näher der Erdoberfläche die gewöhnliche Wachstumsweise an. Von den Keimpflanzen verschiedener Orchideen beschreibt Irmisch das Vorkommen grosser Verschiedenheiten in der Gestaltung, die wahrscheinlich auch keine durch innere Ursachen bedingte Zustände darstellen, sondern durch die Lage in verschiedener Tiefe hervorgerufen sind.

Die auf diese Verhältnisse sich beziehenden Bemerkungen jenes ausgezeichneten Beobachters, sowie Abbildungen, welche solche Fälle darstellen, finden sich in den die Orchideen behandelnden Schriften desselben zerstreut.

So bildet Irmisch in seinen Beiträgen zur Biologie und Morphologie der Orchideen gelegentlich der Darstellung der ersten Entwicklung von *Orchis militaris* sehr verschieden gestaltete Exemplare ab. Die Figuren 31 und 32 der Tafel I der genannten Schrift zeigen eine ausgewachsene Keimpflanze in der ersten Vegetationsperiode, bei welcher die terminale Erneuerungsknospe durch einen senkrechten Ausläufer bedeutend abwärts gesenkt, die Figur 40 derselben Tafel dagegen ein gleichalteriges Exemplar, bei dem die Erneuerungsknospe unmittelbar an dem Keimknöllchen sitzen geblieben ist. Von etwas älteren Keimpflanzen zeigt in derselben Abhandlung die Figur 1 auf Tafel II eines, bei welchem die neue Knospe mittelst eines langen Stieles hinabgesenkt wird. Irmisch macht dazu die Bemerkung: „Die Pflanze mochte zu hoch im Boden gestanden haben.“ Die Figur 2 derselben Tafel stellt dagegen ein entsprechendes Exemplar dar, dessen neue Knospe gänzlich ungestielt, dessen Knospenaxe aber durch Entwicklung eines fleischig gewordenen Internodiums nach oben verlängert ist, so dass die neue Knospe höher zu liegen kommt als die alte. Dazu findet sich die Bemerkung: „Die Pflanze mochte zu tief gestanden haben.“

Ähnliche Verschiedenheiten im Wuchse fand Irmisch<sup>1</sup> auch an jungen Exemplaren von *Orchis maculata*, *latifolia*, *Platanthera*

<sup>1</sup> Einige Beobachtungen an einheimischen Orchideen. Flora, 1854.

montana und bifolia und *Gymnadenia conopsea*. Er bemerkt zu diesen Verhältnissen folgendes:<sup>1</sup> „Durch die Entwicklung des Knospensieles wird das Knöspchen mit der Knolle tiefer in den Boden gesenkt, durch die Entwicklung eines Internodiums dieses Knöspchens werden dessen obere Teile, namentlich das für Luft und Licht bestimmte Laubblättchen wieder in die Höhe gehoben. Es hat die Natur hierin einfache Mittel den Bedürfnissen der zarten Gebilde zu entsprechen. Ähnliche Erscheinungen finden sich aber auch noch in den späteren Lebensstadien bei *Orchis militaris* und anderen Arten.“

Es wird ohne Zweifel möglich sein, so wie es mir an erwachsenen Exemplaren gelang, auch an Keimpflanzen diese verschiedenen Formen durch Kultur unter verschiedenen äusseren Bedingungen zu züchten.

Bei *Listera ovata* kommen gleichfalls sehr verschiedene Formen der jungen Exemplare vor. Eine horizontal wachsende zweijährige Pflanze ist bei Irmisch (*Biologie der Orchideen*, Tafel II, Fig. 29) abgebildet. Den späteren Zustand mit abwärts wachsendem Rhizom zeigt meine Fig. 3 auf Seite 184. Irmisch bildet jedoch (*Biologie der Orchideen*, Tafel II, Fig. 32) eine ältere, schwächliche Keimpflanze von sehr interessanter Form ab. An derselben steigen die auf die noch erhaltene Keimaxe folgenden drei Jahrgänge senkrecht in die Höhe. Irmisch bemerkt zu dieser Wuchsform, dass sie „wahrscheinlich durch einen ungünstigen Standort bewirkt war.“ (S. 21.) Ohne Zweifel ist es ein in grosser Tiefe zur Keimung gekommenes, oder nachträglich übererdetes Exemplar. In derselben Schrift findet sich eine fünfjährige Keimpflanze von *Cypripedium Calceolus* mit übereinander liegenden Jahrestrieben abgebildet. Augenscheinlich hat auch dieses Exemplar sehr tief gesessen.

Von *Arum maculatum* habe ich in der Natur häufig kleine, noch erstarkende Exemplare gefunden, welche senkrecht aufwärts wuchsen. Dieselben befanden sich immer in verhältnismässig grosser Tiefe und ihre Wurzeln zeigten sehr geringe Kontraktion. Andere gleichartige, in geringerer Tiefe befindliche Exemplare wuchsen horizontal. Die ganz oberflächlichen wachsen bekanntlich abwärts.

<sup>1</sup> *Biologie der Orchideen*, S. 12, Anmerkung.

Es kommen also auch hier im Jugendzustande alle möglichen Wachstumsrichtungen vor.

Von einer grösseren Anzahl Brutknospen der *Dentaria bulbifera* legte ich einige  $\frac{1}{2}$  cm, andere 3 cm, noch andere 6—8 cm unter die Erdoberfläche. Die ersteren richteten ihre Triebe senkrecht abwärts, die zweiten wuchsen schief nach unten, die dritten wuchsen horizontal weiter. Wachstum nach oben habe ich bei *Dentaria*-Brutknospen noch nicht gesehen. Vielleicht kommt es bei grösserer Tieflage zu stande.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen ergibt sich nun folgendes: Die aus Samen oder anderen Keimen an der Erdoberfläche entstehenden Rhizome, welche im erwachsenen Zustand unter der Erde horizontal wachsen, suchen während ihrer Erstarkungsperiode durch abwärts gerichtete Wachstumsbewegung eine für jede Art bestimmte Tiefe selbstthätig auf. Diese Tiefe bezeichnen wir als Normaltiefe der Spezies. Die genannte Entwicklung verläuft regelmässig, wenn die Pflanze keine Störungen in ihrer Organisation, die Boden- und sonstigen äusseren Verhältnisse keine Änderung erleiden. Ich nenne dies die Entwicklung unter normalen Umständen.

Im Erstarken begriffene sowohl als erwachsene Exemplare können abwärts gerichtetes, horizontales und aufwärts gerichtetes Wachstum zeigen. Bei manchen Arten kommen alle drei genannten Wachstumsrichtungen vor, bei anderen ist das Aufwärtswachsen noch nicht beobachtet.<sup>1</sup>

Das Auf- und Absteigen kommt durch verschiedene Vorgänge zu stande: Durch Änderung in der Richtung des Längenwachstums der unterirdischen Sprosse, durch Kurzbleiben oder Verlängerung der Stengelglieder, in einzelnen Fällen durch seitliche Ausdehnung der Rhizome (*Colchicum*). Es muss hierbei das nicht seltene Vorkommen senkrecht abwärts gerichteten Wachstums an unterirdischen Stengeln hervorgehoben werden.

Das Auf- und Absteigen der Rhizome wird durch die Höhe der Erdbedeckung beeinflusst. Zu geringe Bedeckung mit Erde hat Absteigen, zu hohe Bedeckung Aufsteigen zur Folge. Das

<sup>1</sup> Manche Arten scheinen überhaupt nicht in jeder Richtung reaktionsfähig zu sein.

Umgekehrte kommt nicht vor. In einer gewissen mittleren Tiefe behalten die Rhizome ihre Lage bei.

Durch Veränderung in der Höhe der Erdbedeckung kann an ein und demselben Exemplare Wechsel im Auf- und Absteigen beliebig oft hervorgerufen werden. Durch diese Reaktionsfähigkeit sind manche Rhizome in den Stand gesetzt, die passende Tief- lage wieder aufzusuchen, wenn dieselbe verloren gegangen ist.

Die Fähigkeit, ihre Wachstumsrichtung mit dem Wechsel in der Höhe der bedeckenden Erde in der angegebenen Weise zu ändern, hat für die Pflanze keine geringe biologische Bedeutung. Denn die Pflanze wird dadurch in den Stand gesetzt, die ihr eigentümliche Lebensweise trotz solcher Veränderungen beizu- behalten. Exemplare zum Beispiel, die auf geneigtem Boden, etwa an Bergabhängen leben, müssten, falls sie nur in genau horizontaler Richtung wachsen würden, unter Umständen ganz aus der Erde herauskommen oder in übergrosse Tiefe hineingeraten. Vermöge der besprochenen Reaktionsfähigkeit folgen sie aber durch Auf- und Absteigen den Hebungen und Senkungen der Boden- oberfläche. Dass dies auch bei verhältnismässig langsam wachsen- den Arten etwas ausmacht, wird klar, wenn man bedenkt, dass in 100 Jahren *Polygonatum multiflorum* um etwa 3 m, *Paris quadri- folia* oder *Dentaria bulbifera* um etwa 7 m fortwandern.

### Die näheren Ursachen des Auf- und Absteigens der Rhizome.

Nachdem wir festgestellt haben, dass von der Höhe der be- deckenden Erde das Auf- und Absteigen der Rhizome abhängt, ergibt sich weiter die Aufgabe, die näheren Faktoren zu er- mitteln, welche dabei wirksam sind. Ausserdem ist auch das Vorhandensein einer bestimmten Normaltiefe der Rhizome zu erklären.

Dass die horizontale Richtung unterirdischer Sprosse durch Geotropismus bedingt wird, ist von F. Elfving<sup>1</sup> für *Heleocharis pa-*

<sup>1</sup> Über einige horizontal wachsende Rhizome. Arbeiten des botan. In- stituts Würzburg, 1880.

lustris, *Sparganium ramosum* und *Scirpus maritimus*, von K. Göbel<sup>1</sup> für *Adoxa* und *Circaea* festgestellt worden. E. Stahl<sup>2</sup> hat gefunden, dass das Licht bei *Adoxa moschatellina*, *Circaea lutetiana* und *Trientalis europaea* den transversalen Geotropismus zu positivem verstärkt, und dass hierdurch Eindringen in die Erde von Seiten auf der Oberfläche liegender Rhizome stattfinden kann. Dieselbe Erscheinung fand A. Ortman<sup>3</sup> an *Dentaria bulbifera*. Letzterer fügt hinzu: „Durch das geschilderte Verhalten der Rhizome lässt sich zwar ihr Eindringen in den Boden, sowie die Annahme einer horizontalen Richtung in demselben erklären. Viele Rhizome zeigen jedoch die Eigenschaft, selbst unter der Erde ihre Richtung zu ändern, bald aufwärts, bald abwärts zu wachsen. Für diese Eigentümlichkeit hat sich bisher noch kein genügender Grund auffinden lassen.“ Nach Experimenten, welche ich mit *Paris quadri-fovia* anstellte, bestimmt auch hier der Geotropismus die Richtung der Rhizome in der Erde.

Viele Sprossregionen, welche Rhizombildung herbeiführen, wachsen, wie bekannt, in einem U-förmigen Bogen, zunächst abwärts, dann horizontal, zuletzt wieder aufwärts. Diese Richtungsänderung führt Göbel<sup>4</sup> bei *Circaea* und *Achimenes* auf Änderungen der geotropischen Empfindlichkeit in demselben Sprosse zurück. Wahrscheinlich gilt dasselbe noch für viele andere Arten.

Was die Erklärung des Einhaltens einer Normaltiefe betrifft, so äussert sich Warming<sup>5</sup> darüber: „Überhaupt dürfte es (das Anstreben einer Normaltiefe) eine allen unterirdischen Pflanzenteilen, wenigstens allen Stengeln zukommende Eigentümlichkeit sein. Physiologisch ist sie noch nicht studirt, doch hängt sie wenigstens bei *Phragmites*, *Adoxa* und *Dentaria* nicht von der Zusammenziehung und hinabziehenden Kraft der Wurzeln ab; wahrscheinlich spielen die Beleuchtungsverhältnisse die grösste Rolle.“

<sup>1</sup> Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botanische Zeitung, 1880.

<sup>2</sup> Über den Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzentorgane. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, 1884.

<sup>3</sup> Beiträge zur Kenntnis unterirdischer Stengelgebilde. Jena, 1886.

<sup>4</sup> l. c., S. 813.

<sup>5</sup> Notiz: „Über die Normaltiefe der unterirdischen Sprosse.“ Engler's botan. Jahrbücher, 1884, Litteraturbericht S. 66.

Burgerstein<sup>1</sup> hingegen giebt gelegentlich der Besprechung der Abhandlung von H. Molisch „Über die Ablenkung der Wurzel von ihrer normalen Wachstumsrichtung durch Gase“ der Annahme Raum, dass Aërotropismus dabei im Spiele sei: „Durch die aërotropischen Beobachtungen des Verfassers wird auch die bisher un erklärte Thatsache, dass unterirdische Organe bis zu einer gewissen Normaltiefe in den Boden eindringen und über dieselbe nicht hinausgehen, einigermassen verständlich.“

Da ich die Erfahrung gemacht habe, dass viele Rhizome noch in einer Tiefe, in der das Licht offenbar keinen Zutritt hat, aus der aufsteigenden oder horizontalen in die abwärts führende Wachstumsrichtung übergehen, so kann ich die Einwirkung des Lichtes nicht für genügend halten, die betreffenden Erscheinungen zu erklären. Auch den Aërotropismus kann ich bei einer grossen Zahl von Arten (Paris, Arum, Colchicum, Orchis, Platanthera, Dentaria) nicht zur Erklärung heranziehen, weil das Aufhören der Abwärtsbewegung, beziehungsweise das Aufwärtswachsen auch in Kulturgefässen erfolgte, bei welchen die Luft von unten her reichlichen Zutritt hatte. Ich bin vielmehr zu der Ansicht gelangt, dass das ungleiche Verhalten oberflächlich und tief sitzender Exemplare dadurch bedingt wird, dass die Ausbildung der über die Bodenoberfläche zu sendenden Teile bei diesen Exemplaren sehr verschieden ausfällt, insofern, als die nahe der Oberfläche befindlichen weniger Material aufwenden bis ihre Stengel oder Blätter das Freie erreichen, als die in grösserer Tiefe sitzenden. Die ersteren haben geringe Ausgabe, gelangen aber bald zur Stoffeinnahme durch ihre Assimilationsorgane, die letzteren haben grössere Ausgabe, aber nur dieselbe oder eher geringere Einnahme. Bei Exemplaren von gleicher Grösse und gleichem Stoffgehalt muss also bei der Entwicklung in ungleicher Entfernung von der Erdoberfläche zunächst ein Unterschied im Stoffgehalt auftreten: Diejenigen Teile des tiefsitzenden Exemplars, welche das Material zum Aufbau der oberirdischen Organe liefern, müssen stoffärmer werden als die entsprechenden Teile der oberflächlich sitzenden. Folge dieser Stoffarmut ist offenbar auch das Kleinerwerden der Exemplare bei fortgesetzter Vegetation in übergrosser Tiefe.

<sup>1</sup> Botan. Centralblatt, 1885.

Der grössere oder geringere Verbrauch von Stoff aus dem Rhizom zum Aufbau der an die Oberfläche tretenden Organe, beziehungsweise der gesteigerte oder verringerte Zufluss von Nährstoffen infolge der Thätigkeit dieser Organe scheint mir nun als Reiz zu wirken, welcher die verschiedenen, das Auf- und Absteigen bedingenden Erscheinungen im Gefolge hat.<sup>1</sup> Wenn aber in der höheren oder niedrigeren Erdbedeckung nur der Umstand wirksam ist, dass dem Rhizom mehr oder weniger Substanz entzogen beziehungsweise zugeführt wird, so müssen jene Erscheinungen auch hervorgerufen werden können, wenn das Rhizom auf andere Weise als durch Entwicklung unter verschieden hoher Erdschicht bezüglich der Stoff-Einnahme oder Ausgabe beeinflusst wird. So müsste man beispielsweise oberflächlich sitzende Rhizome durch Kultur bei geschwächtem Lichte oder durch Entfernen der gebildeten Assimilationsorgane oder Entfernung der angelegten Reservestoffbehälter am Absteigen verhindern, respektive zum Aufsteigen veranlassen können. Versuche, welche ich in diesem Sinne anstellte, scheinen die Richtigkeit der Annahme zu beweisen, doch habe ich ganz unzweideutige Resultate noch nicht erhalten und kann den angegebenen Zusammenhang der Dinge nur als sehr wahrscheinlich bezeichnen.<sup>2</sup>

Eine Stütze für die ausgesprochene Auffassung giebt indessen der Umstand, dass ich bis jetzt noch keinen Fall kennen gelernt habe, in welchem eine Änderung im Verhalten des Rhizoms eingetreten wäre, ehe dasselbe ein Organ nach der Erdoberfläche ausgesandt hatte. Vielfach reagiren die Rhizome überhaupt noch nicht in der ersten Vegetationsperiode nach der Änderung der Tieflage. Es zeigt sich hierin die Nachwirkung des früheren Zu-

---

<sup>1</sup> Eine solche Annahme scheint auch Czapek nahe zu liegen, wenn er bei Besprechung ähnlicher Verhältnisse sagt: „Dass in speziellen Fällen die gesteigerte Nahrungszufuhr und die damit verknüpften Vorgänge die auslösende Ursache (der Richtungsänderung der unterirdischen Sprosse) sein könne, ist damit zugestanden und dürfte auch eintreffen.“ F. Czapek, Über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger anderer plagiotroper Pflanzenteile. Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien, 1895.

<sup>2</sup> Vielleicht lässt sich das erwähnte anfängliche Abwärtswachsen und spätere Wiederaufsteigen jedes einzelnen unterirdischen Sprosses auf derartige Beziehungen zwischen Stoffzufluss und Geotropismus zurückführen.

standes, was nicht gut erklärbar wäre, wenn es sich bloss um Einfluss des Lichtes oder aërotropische Einwirkung handelte. Die über die Erdoberfläche gestreckten Teile zeigen hiernach dem Vegetationspunct des Rhizoms erst an, in welcher Tiefe er sich befindet; die Vorgänge, welche eine Richtungsänderung des Rhizomwachstums zur Folge haben, würden demnach durch die innere Ökonomie der Pflanze bestimmt.

Dass die Pflanzen eine Normaltiefe anstreben und über dieselbe nicht hinausgehen, steht offenbar im Zusammenhang damit, dass ihre eigene Grössenzunahme begrenzt ist. Alle hier in Betracht kommenden Rhizompflanzen erstarken von der Keimung an eine gewisse Zeit lang, bis sie endlich zu einer Grösse des jährlichen Zuwachses gelangen, in welcher sie verharren. In diesem Zustand ist die Pflanze erwachsen. So lange sie noch erstarkt, wird sie mit grösserer Tieflage auch stoffreicher und Ausgabe und Einnahme bleiben im gleichen Verhältnis. Hört aber die Grössenzunahme und Stoffvermehrung auf, so wird eine grössere Tieflage das Verhältnis von Einnahme und Ausgabe zu Ungunsten der ersteren verändern. Nach unserer oben gemachten Annahme würde dieser Zustand das weitere Absteigen verhindern beziehungsweise das Aufsteigen veranlassen. Bei zu geringer Tieflage würde das Umgekehrte stattfinden. Nach dieser Anschauungsweise wäre also auch das Einhalten der Normaltiefe in der inneren Ökonomie der Pflanze begründet.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Wissenschaftlichen Botanik](#)

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: [3](#)

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

Artikel/Article: [Das Tiefenwachstum der Rhizome 177-204](#)