Biologisches Centralblatt.

Begründet von J. Rosenthal.

In Vertretung geleitet durch

Prof. Dr. Werner Rosenthal

Priv.-Doz. für Bakteriologie und Immunitätslehre in Göttingen.

Herausgegeben von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Werner Rosenthal, z. Z. Nürnberg, Roonstr. 13, einsenden zu wollen.

Bd. XXXV. 20. Mai 1915. № 5.

Inhalt: **Goebel**, Induzierte oder autonome Dorsiventralität bei Orchideenluftwurzeln? — **Brun**, Das Orientierungsproblem im allgemeinen und auf Grund experimenteller Forschungen bei den Ameisen. — **Emery**, Können weisellose Ameisenvölker die fehlende Mutter aus eigenen Mitteln ersetzen? — **Nöller**, Die Übertragungsweise der Rattentrypanosomen. — **Lindau**, Kryptogamenflora für Anfänger.

Induzierte oder autonome Dorsiventralität bei Orchideenluftwurzeln?

(Mit 10 Abbildungen im Text.)

Von K. Goebel.

Die Luftwurzeln mancher Orchideen weisen sehr eigenartige und für allgemein morphologische Fragen wichtige Gestaltungsverhältnisse auf.

Wir sehen dabei ganz ab von der aus toten Zellen bestehenden Wurzelhülle, dem oft besprochenen „Velamen", ferner der Tatsache, dass diese Wurzeln, soweit sie dem Lichte ausgesetzt sind, wohl alle Chlorophyll bilden (was bei gewöhnlichen Erdwurzeln nur ausnahmsweise, z. B. bei *Menyanthes trifoliata* der Fall ist) und berücksichtigen ausschließlich die Symmetrieverhältnisse. Während die Erdwurzeln mit einigen Ausnahmen[1]) radiär sind, finden sich unter den Orchideenluftwurzeln, wie zuerst Janczewski[2]) nach-

1) Z. B. *Isoëtes* (vgl. Goebel, Organographie der Pflanzen I, 2. Auflage (1913), p. 307.

2) Ed. de Janczewski, Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées. Ann. des scienc. nat. Bot. 7ème série, t. 2 (1885).

wies, solche, die auffallende Dorsiventralität zeigen. Diese äußert sich in der Gestalt und im anatomischen Bau. Die dorsiventralen Wurzeln pflegen nicht rund, sondern mindestens auf einer Seite abgeflacht zu sein, was bei manchen so weit geht, dass sie mit Blättern verwechselt wurden[3]).

Im anatomischen Bau ist die Lichtseite der Wurzeln ausgezeichnet vor allem dadurch, dass die Zellen hier stärkere Wandverdickung zeigen und dass die Wurzelhülle auf dieser Seite der einen ihrer Funktionen, der der Wasseraufsaugung ganz oder fast ganz entzogen ist — andere Verschiedenheiten werden sich aus dem Folgenden ergeben.

Nun fand Janczewski, dass bei zwei dorsiventralen Orchideenluftwurzeln (denen von *Epidendrum nocturnum* und *Sarcanthus rostratus*[4])) die dorsiventrale Ausbildung durch das Licht bedingt ist, also verschwindet, wenn man die Wurzeln im Dunkeln sich weiter entwickeln lässt. Bei andern aber gelang dieser Nachweis nicht, die Wurzeln behielten auch an den im Finstern neu zugewachsenen Teilen ihre dorsiventrale Struktur bei.

Da nun zweifellos alle diese Wurzeln ursprünglich radiär waren und die dorsiventrale Ausbildung erst in Verbindung mit der epiphytischen Lebensweise angenommen haben, so schienen hier zwei Fälle vorzuliegen: Der einer „induzierten" Dorsiventralität bei *Epidendrum nocturnum*, *Sarc. rostratus* und *Sarc. Parishii*, der einer „autonomen" bei *Aeranthus fasciola*, *Phalaenopsis* und *Taeniophyllum*.

Nichts lag näher, als anzunehmen, dass hier vielleicht ein Beispiel für die „Vererbung erworbener Eigenschaften" vorliege, indem ein ursprünglich induziertes Gestaltungsverhältnis später autonom geworden sei. In dieser Richtung ist auf das Verhalten der Orchideenluftwurzeln hingewiesen worden vom Verf.[5]) und von Francis Darwin[6]). Die nähere Untersuchung von zwei der obengenannten Orchideen zeigte indes, dass eine solche Annahme nicht haltbar ist, dass vielmehr auch hier induzierte Dorsiventralität vorliegt.

Das mag im folgenden näher erläutert werden.

1. *Phalaenopsis.*

Die einzelnen Arten dieser Gattung verhalten sich bezüglich der Gestaltung ihrer am Lichte wachsenden Wurzeln verschieden[7]).

---

3) Auf eine andere Ausbildung der Dorsiventralität, welche sich dadurch äußert, dass die dem Substrat anliegende Wurzelseite abgeflacht und schwächer entwickelt ist, soll hier nicht eingegangen werden (vgl. Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen, p. 195, Fig. 87 B).

4) Ebenso verhält sich *Sarcanthus Parishii* (vgl. Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen, p. 351).

5) Goebel, Organographie, 1. Aufl., II, 285.

6) Fr. Darwin, Presidents address, British Assoc. for the advanc. of science. Dublin 1908.

7) Vgl. Goebel, Organographie, 1. Aufl., p. 485, Fig. 36.

Bei *Ph. Esmeralda* sind die Wurzeln radiär, bei *Ph. Lüddemanniana* deutlich, bei *Ph. Schilleriana* und *Ph. amabilis* sehr bedeutend abgeflacht; das chlorophyllhaltige Rindengewebe ist flügelartig auf beiden Flanken der Wurzel in die Breite entwickelt.

Licht- und Schattenseite sind verschieden: 1. Im Bau des Velamens. 2. In dem der unter dem Velamen liegenden Zellschicht, der „Exodermis" (Abbildungen bei Janczewski a. a. O. und Goebel, Organogr., 1. Aufl., p. 485). Auf anatomische Einzelheiten braucht hier nicht eingegangen zu werden. Es sei nur erwähnt, dass das „Velamen" auf der Schattenseite aus zwei Schichten dünnwandiger, Wasser aufsaugender Zellen besteht und dass dort allein die „Durchlüftungsstreifen" vorkommen, welche durch ihren Luftgehalt hervortreten, wenn die übrigen Zellen mit Wasser gefüllt sind. An der Oberseite ist die innere Zellschicht des Velamens stark verdickt, Wasseraufsaugung kommt hier nicht mehr in Betracht.

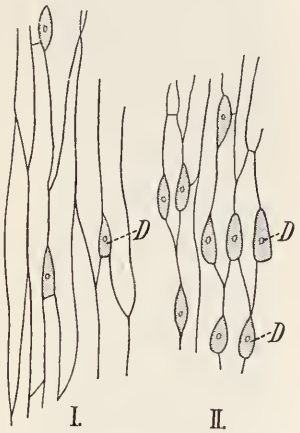

Fig. 1. *Phalaenopsis Schilleriana.* Flächenschnitt der Exodermis. *I* der Ober-, *II* der Unterseite bei gleich starker Vergrößerung. *D* Durchlasszellen.

Die Exodermiszellen der Oberseite sind gleichfalls mit ungemein stark verdickten Außenwänden versehen. Außerdem sind sie länger als die Exodermiszellen der Unterseite (vgl. Fig. 1 *I* und *II*) und es sind zwischen ihnen viel weniger „Durchlasszellen" vorhanden.

So bezeichnet man bekanntlich kurze, protoplasmahaltige Zellen, welche zwischen die toten Exodermiszellen eingestreut sind. Man nimmt von ihnen wohl mit Recht an, dass sie den Übertritt von Wasser und darin gelösten Nährstoffen aus dem Velamen in die Zellen der Wurzelwände vermitteln[8]).

Die Bedeutung der Dorsiventralität in teleologischer Beziehung ist klar: Die Lichtseite ist gegen Transpiration geschützt, die Schattenseite besorgt die Wasseraufnahme, dementsprechend sind hier auch die Durchlüftungsstreifen und zahlreiche Durchlasszellen.

Ausgehend von der Beobachtung, dass bei *Phal. amabilis* außer den dorsiventralen Lichtwurzeln auch radiäre Wurzeln im Substrat vorkommen, vermutete Janczewski, dass die Dorsiventralität der *Phalaenopsis*-Wurzeln eine induzierte sei.

Auf Grund der Beobachtung, dass ein in einer verfinsterten Glasröhre neu zugewachsenes, mehrere Zentimeter langes Stück

8) Sie zeigten bei *Dendrobium nobile* einen wesentlich höheren osmotischen Druck als die Rindenzellen (25 : 10 Atmosph.).

einer *Phalaenopsis*-Wurzel noch ebenso abgeflacht war wie am Lichte und (abgesehen von durch die feuchte Umgebung bedingten Verschiedenheiten gegenüber der Lichtwurzel) noch einen dorsiventralen Bau aufwies, glaubte ich früher, dass bei *Ph. Schilleriana* die Abflachung der Wurzel nicht durch das Licht bedingt sei.

Das war indes ein durch zu kurze Dauer des Versuchs bedingter Irrtum. Später ergab sich folgendes[9]): „Eine in eine verdunkelte Glasröhre eingeführte Wurzel hatte in $3^1/_2$ Monaten in dieser ein neues Stück von 14 cm Länge gebildet. 6 cm lang war die Abflachung noch deutlich erkennbar, dann verlor sie sich, die Wurzel wurde fast zylindrisch. Auch die Verteilung der Durchlüftungsstreifen auf die Unterseite verlor sich.“ Es war die Wurzel also bei Lichtabschluss radiär geworden, bezw. radiär geblieben. Nur war eine länger dauernde „Nachwirkung“ zu überwinden, ehe die Dorsiventralität verschwand. Hinzugefügt sei, dass auch eine Umkehrung der Dorsiventralität leicht gelingt.

Am 15. Februar wurde eine Wurzel von *Phal. Schilleriana* um 180° gedreht auf einem feucht gehaltenen Holzstück befestigt.

Am 9. April ergab die Untersuchung, dass die Wurzel in der alten Farbe (welche der Unterseite, die jetzt nach oben gekehrt war, eigentümlich ist) 3,5 cm lang weiter gewachsen war.

Auch hier also wirkte die Induktion längere Zeit nach. Daran schloss sich ein mit dunkler Farbe (beruhend auf Anthocyanbildung in den oberen Schichten) versehenes Stück von 2 cm Länge. An diesem war die frühere Unterseite anatomisch als Oberseite ausgebildet. Das ergab sich vor allem aus Gestalt und Verdickung der zweiten Velamenschicht, welche sich der für die Oberseite eigentümlichen Ausbildung näherte. Dagegen waren die Exodermiszellen auf der neuen Oberseite noch dünnwandig, ohne Zweifel aber würde bei weiterem Fortwachsen auch hier die für die Oberseite charakteristische starke Wandverdickung eingetreten sein.

Auf der jetzigen Unterseite dagegen hatte das Velamen den Bau der Schattenseite angenommen.

Andere Wurzeln zeigten, dass man auch eine der Flanken zur Ausbildung als Oberseite oder Unterseite veranlassen kann.

Die Wurzeln werden also, was die Lage der Licht- und Schattenseite anbetrifft, nicht dauernd induziert, sie bleiben ohne einseitige Beleuchtung radiär und können eine beliebige Seite als Licht- oder Schattenseite ausbilden. Ob es möglich ist, durch gleichstarke Beleuchtung von zwei entgegengesetzten Seiten hier etwa zwei Lichtseiten auszubilden, wurde nicht untersucht.

9) Goebel, Organogr., 2. Aufl. (1913), p. 310.

2. *Taeniophyllum.*

Taeniophyllum ist eine höchst interessante, auf Baumstämmen als Epiphyt wachsende Orchidee.

In der Umgebung von Buitenzorg ist *Taeniophyllum Zollingeri* häufig namentlich auf Palmstämmen, sie ist dort vom Verf.[10]) und Wiesner[11]) untersucht worden.

Merkwürdig ist die Pflanze dadurch, dass die Blätter zu kleinen Schuppen verkümmert sind, welche nur noch für den Schutz der Stammknospe, nicht mehr aber für die Kohlenstoffassimilation in Betracht kommen. Diese wird ausschließlich von den Wurzeln besorgt, deren Chlorophyllgehalt und starke Abflachung bedingten, dass Blume, welcher die Gattung aufstellte, die Wurzeln für Blätter hielt (vgl. das Habitusbild Fig. 2).

Fig. 2. *Taeniophyllum philippinense.* Blühende Pflanze in nat. Größe auf einem Aste.

Es gibt im malaischen Florengebiet eine Anzahl von Arten, die sich insofern nicht ganz gleich verhalten, als bei den einen, z. B. *T. Zollingeri* und *T. philippinense* (Fig. 2), die Wurzeln dem Substrat — Baumrinden — fest angedrückt sind, bei den andern, namentlich Gebirgsbewohnern, dagegen frei herabhängen. Selbstverständlich wirken äußere Faktoren dabei mit: *T. philippinense*, das ich (durch die Güte des Herrn A. Loher in Manila) nur mit anliegenden Wurzeln erhalten hatte, bildete nach einiger Zeit in einem feuchten Gewächshaus auch von dem Stück Holz, auf dem die Pflanze wuchs, abstehende Wurzeln.

Im Gegensatz zu den europäischen Orchideen gehört *Taeniophyllum* zu den Angehörigen dieser großen Familie, bei denen man Keimpflanzen häufig antrifft. Die Vermehrung durch Samen ist hier die einzige, Einrichtungen zu ungeschlechtlicher Vermehrung, wie sie z. B. unsere erdbewohnenden Orchideen durch ihre Knollen u. s. w. besitzen, fehlen hier vollständig.

---

10) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, I (Marburg 1889), p. 193.

11) Wiesner, Pflanzenphysiologische Mitteilungen aus Buitenzorg, VI. Zur Physiologie von *Taeniophyllum Zollingeri.* Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Math. Phys. Klasse Bd. CVI, 1897.

Schon die Keimung ist sehr merkwürdig [12]), und zwar einerseits durch die Gestaltung des Hypokotyls, dann durch seine Haftorgane und endlich durch das Verhalten des Kotyledons.

Da der Keimling zunächst ganz wurzellos ist, muss das Hypokotyl die Anheftung an einer Baumrinde besorgen.

Demgemäß ist es dorsiventral entwickelt, während es bei aufrecht keimenden Orchideen radiär ist.

Die dem Substrat anliegende Seite ist als „Sohle" ausgebildet, die dem Lichte zugekehrte annähernd messerklingenförmig (vgl. Fig. 3). Das Gewebe ist also zum Lichte in „Profilstellung" [13]). Es ist klar, dass es für einen wurzellosen, einer Palmenrinde angeklebten Keimling, der zur Wasseraufnahme auf die „Wurzelhaare" seiner Sohle angewiesen ist, von Vorteil sein wird, dass er nicht allzuviel transpiriert und doch seine Assimilationsfläche nicht zu klein ausfällt. Das wird durch deren Profilausbildung erreicht. Dass die Dorsiventralität des Hypokotyls mit den Lebensverhältnissen zusammenhängt, ist also klar. Wie weit diese vom Lichte abhängig ist, bleibt zu untersuchen. Eine Beeinflussung erscheint mir wahrscheinlich, wenn auch vielleicht die dorsiventrale Ausbildung selbst nicht davon abhängt. Es wäre sehr interessant, die Keimlinge bei Lichtabschluss mit Zuckerernährung zu erziehen — falls dies möglich ist. Es könnte ja schon die Keimung vom Lichte abhängen.

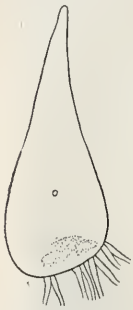

Fig. 3. *Taeniophyllum Zollingeri*. Querschnitt durch ein Hypokotyl. Die verpilzte Zone punktiert.

Jedenfalls gewinnt im Freien der Keimling die Baumaterialien, welche zu dem länger dauernden Heranwachsen des Hypokotyls notwendig sind durch eigene Assimilation. Wie weit daran der Pilz, der in der dem Substrat zugekehrten Seite des Hypokotyls sich einfindet, beteiligt ist, ist noch nicht untersucht.

Der Kotyledon ist als ein leitbündelloses Anhängsel am Ende des Hypokotyls wahrnehmbar.

Die Spaltöffnungen, welche am Hypokotyl und Kotyledon vorhanden sind, sind die einzigen, die für die Kohlensäureaufnahme in Betracht kommen. Bei den Schuppenblättern der Stammknospe sind sie äußerst spärlich, und da diese so gut wie kein Chlorophyll haben, für die Kohlenstoffassimilation gleichgültig. Die Hochblätter an der Infloreszenz javanischer Taeniophyllen haben etwas mehr Spaltöffnungen [14]).

Taeniophyllum ist also eines der jedenfalls seltenen Beispiele, dass eine nicht untergetaucht lebende Samenpflanze, abgesehen vom

12) Vgl. Goebel, Pflanzenb. Schilder., Fig. 88.

13) Der Querschnitt erinnert an den einer *Riella*-Pflanze.

14) Ob sie funktionsfähig sind, ist aber fraglich.

ersten Keimungsstadium und der Infloreszenz, keine besonderen Eintrittsstellen für Kohlensäure hat. Die Kohlensäureaufnahme (teils mit Wasser, teils direkt durch die Zellmembranen[15])) wird demgemäß auch eine langsame sein — schon dadurch ist das langsame Wachstum der Pflanze erklärlich. —

Die Haftorgane des Hypokotyls treten auf in Gestalt zahlreicher, nur auf der Sohle gebildeter Zellscheiben, deren Zellen protoplasmareich und vielfach nach unten vorgewölbt sind (Fig. 4). Sie scheiden offenbar eine Klebesubstanz aus, welche das Hypokotyl anheftet, vielfach sieht man z. B. der Sohle kleine Lebermoose fest ankleben. Morphologisch stellen diese Haftorgane, die später von N. Bernard und Burgeff auch — wenngleich, wie es scheint, meist in einfacherer Ausbildung — bei den Hypokotylen anderer Orchideen aufgefunden worden sind — offenbar eine eigenartige Ausbildung bezw. Neubildung von „Wurzelhaaren" dar. Der einzige ähnliche Fall, der mir bekannt ist, findet sich bei einigen epiphytischen Lebermoosen aus der großen Gattung *Lejeunea*, welche gleichfalls aus Rhizoiden Haftscheiben entwickelt haben[16]). Bei *Taeniophyllum* scheinen die Haftscheiben stärker entwickelt zu sein als bei den Hypokotylen anderer Orchideen, bei denen sie später gefunden wurden. Sie treten auf dem Hypokotyl in großer Zahl auf (vgl. die Flächenansicht Fig. 4 *I*).

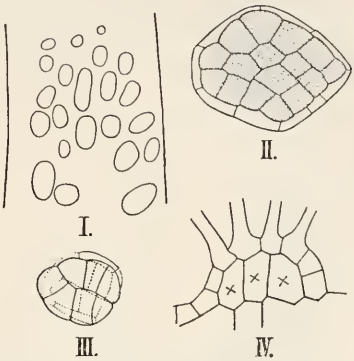

Fig. 4. *Taeniophyllum Zollingeri.* *I* Stück der „Sohle" eines Hypokotyls mit Haftscheiben. *II* Haftscheibe stärker vergr. *III* Eine andere, die Grenzzellen und die Innenzellen schimmern durch. *IV* Längsschnitt eines Hapters, die Innenzellen mit × bezeichnet.

In Flächenansicht fallen zunächst die oben erwähnten protoplasmareichen Zellen auf, die in wechselnder Zahl vorhanden sind. Ihrer Anordnung nach sind sie aus Teilung einer Zelle hervorgegangen. Sie können alle zu Rhizoiden auswachsen, so dass diese dann büschelig zusammenstehen.

Umgeben ist die Scheibe von einem Kranz hellerer (protoplasmaärmerer) Zellen. Unter der Scheibe sind noch Basalzellen[17]) vorhanden (in Fig. 4 *III* punktiert, in Fig. 4 *IV* mit × bezeichnet) in geringerer Zahl als die Scheibenzellen.

---

15) Es ist natürlich wohl möglich, dass nur die in Wasser gelöste Kohlensäure in Betracht kommt, wie dies z. B. auch für epiphytische Moose nachgewiesen wurde (Goebel, Flora 1893, p. 439).

16) Vgl. Goebel, Pflanzenbiol. Schilder., p. 161, Fig. 66.

17) Vgl. Burgeff, Die Wurzelpilze der Orchideen (1909), p. 75.

Leider war es mir wegen Materialmangel nicht möglich, die Entwickelungsgeschichte der Haftscheiben zu verfolgen. Nach Burgeff[17]) waren die Basalzellen von *Laelio-Cattleya* aus Teilung einer hypodermalen Zelle entstanden. Noël Bernard macht über die Entstehung der Rhizoidbüschel keine Angaben. Es ist nicht ausgeschlossen, dass der ganze Apparat, also Rhizoidbüschel mit Basalzellen, aus der Teilung einer Dermatogenzelle hervorgeht, doch ist wahrscheinlicher, dass nur die Scheibe aus der Epidermis entsteht.

Wie dem auch sei, jedenfalls liegt hier eine eigentümliche Organbildung vor, welche bei den genannten Formen auf das Hypokotyl beschränkt ist: ein Organ, das erst als Klebscheibe zu dienen scheint, dann in Rhizoiden auswächst, die an Stelle der fehlenden ersten Wurzel die Befestigung am Substrat übernehmen. Diese Organe, die wir als primitive „Hapteren" bezeichnen können, finden sich bei einigen andern Orchideen an den Rhizomen. Denn die „Haarwurzelbüschel", welche Irmisch vor langer Zeit für *Coralliorhiza* und *Goodyera* angegeben hat, sind offenbar nichts anderes als die am Hypokotyl auftretenden „Hapteren".

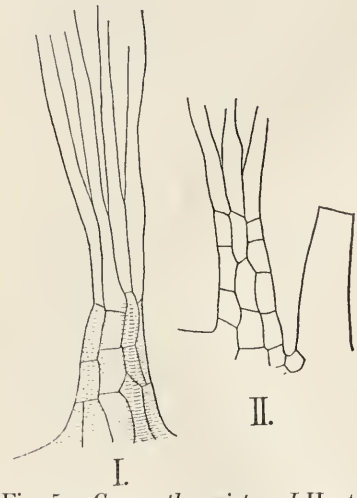

Fig. 5. *Coryanthes picta*. *I* Hapter in Außenansicht. *II* Ein anderer im Längsschnitt.

Bei der wurzellosen, saprophytisch lebenden *Coralliorhiza* treten sie offenbar als teilweiser Ersatz für die Wurzeln auf, ähnlich wie am Hypokotyl von *Taeniophyllum* u. a.

Die Untersuchung der *Coralliorhiza*-Rhizome ergab, dass die „Hapteren" mit denen von *Taeniophyllum* im wesentlichen übereinstimmen, nur dass die Büschel von Wurzelhaaren auf einem mächtigeren Gewebepolster sitzen und auch in der Jugend nicht als „Scheiben" auftreten.

Die auffallendsten Hapteren sitzen (nach mündlicher Mitteilung des Herrn Dr. Burgeff) an den Ausläufern der javanischen *Coryanthes picta*, von der ich dank der Freundlichkeit von Herrn Prof. Stahl Untersuchungsmaterial erhielt.

Fig. 5 *I* zeigt, dass die Rhizoidenbüschel auf einem weit über die Oberfläche vorspringenden Gewebepolster sitzen, die einzelnen Rhizoiden hängen unten ein Stück weit zusammen.

Wir haben es hier also mit einem eigenartigen, auf die Sprosse von Orchideen beschränkten Organ zu tun, das namentlich in Funktion

tritt dort, wo Wurzeln fehlen oder spärlich entwickelt sind. Dass sie am Hypokotyl der Keimlinge besonders auffallend hervortreten, ist also nicht zu verwundern, da die Entwickelung einer Hauptwurzel am Hypokotyl der Orchideen ausnahmslos unterbleibt.

Raciborski[18]) fand später eine dorsiventrale Ausbildung des Hypokotyls auch bei anderen Orchideen: *Aerides*, *Vanda*, *Phalaenopsis*. Bei *Aerides* vermehren sich sogar die Keimpflanzen durch Adventivsprossebildung (leider ist nicht angegeben, ob dabei neue Keimpflanzen, mit Hypokotyl u. s. w. oder direkt beblätterte Sprosse entstehen[19]). Er nennt den Keimspross einen „Protokorm" — eine Bezeichnung, auf welche unten zurückzukommen sein wird.

Die Angaben des Verf. über die Keimung von *Taeniophyllum* sind später von Noël Bernard in seiner schönen Abhandlung „L'évolution dans la Symbiose, les Orchidées et leur champignons commensaux"[20]) bestätigt worden.

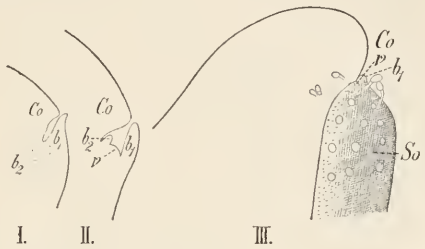

Fig. 6. *Taeniophyllum Zollingeri.* *I* Spitze eines Keimlings in Außenansicht: Der Kotyledon *Co* ist mit dem ersten Blatt b_1 scheidenförmig verwachsen, b_2 zweites Blatt. *II* Dasselbe im Längsschnitt, *v* Vegetationspunkt. *III* Spitze eines jüngeren Keimlings schräg von unten und der Seite, *So* Sohle des Hypokotyls mit Haftscheiben.

Doch ist Noël Bernard in einem Punkte anderer Ansicht als der Verf. Er sagt (a. a. O. p. 66): „Goebel a considéré comme un rudiment de cotylédon la partie saillante antérieure de la crête dorsale[21]), mais cette interprétation me paraît inexacte; ici en effet, comme chez les *Phalaenopsis*, la première feuille, au lieu d'être opposé à ce prétendu cotylédon, se développe du même côté que lui par rapport au sommet végétatif."

Wenn das so wäre, so würde allerdings meine Deutung unhaltbar sein.

Ich untersuchte deshalb die Reste meines vor 30 Jahren in Java gesammelten Materials an Keimlingen. Obwohl es nicht mehr sehr reichhaltig war, genügte es, um zu zeigen, dass der Irrtum nicht auf meiner, sondern auf Noël Bernard's Seite liegt. Denn wie Fig. 6 zeigt, entsteht das erste Blatt (b_1) nicht (wie N. Ber-

18) Raciborski, Biol. Mitteilungen aus Java, Flora 85 (1898).

19) Ob auch die *Taeniophyllum* solche Adventivbildungen hervorbringen können, ist fraglich. An den im Freien gesammelten fand ich keine, möglicherweise sind sie aber durch Wegnahme des Vegetationspunktes hervorzurufen, wie denn Keimpflanzen regenerationsfähiger zu sein pflegen als spätere Entwickelungsstadien (vgl. Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreich, Biol. Centralbl. XXIV).

20) Annales des sciences naturelles, IX. Sér., botan., t. IX (1909), p. 65.

21) Raciborski bezeichnet diesen Teil als „Nase". Anm. des Verf.

nard angibt) auf derselben Seite wie der Kotyledon, sondern, entsprechend der bei den Orchideen am meisten verbreiteten zweizeiligen Blattstellung ihm gegenüber — auf der andern Seite des Vegetationspunktes. Außerdem kommen auch Fälle vor, in welchen der Kotyledon etwas mehr entwickelt ist als sonst (namentlich bei älteren Keimlingen), d. h. auf seiner dem Vegetationspunkt zugekehrten Seite eine Abflachung aufweist, die sich einer, freilich in den ersten Anfängen steckenbleibenden Scheidenbildung nähert, ja diese Scheide kann mit der des gegenüberstehenden ersten Blattes verwachsen (Fig. 6 B). Es kann an der Richtigkeit meiner alten Deutung also wohl kein Zweifel mehr bestehen — wie Noël Bernard zu seiner unrichtigen Angabe kam, ist mir rätselhaft. Vermutlich untersuchte er ältere Keimlinge, bei denen eine Verwechslung bezüglich der Blattstellung möglich ist. Dass ein Leitbündel im Kotyledon nicht ausgebildet wird, ist natürlich kein Grund, ihm die Blattnatur abzusprechen.

Er stellt ein extremes Beispiel eines „unifazialen" Blattes dar[22]), da eigentlich nur seine abaxiale Seite (die Unterseite, welche dem Lichte zugekehrt ist) entwickelt ist. Ohne Zweifel ist das bedingt dadurch, dass das Hypokotyl sich mit seiner Lichtseite weit stärker entwickelt als auf seiner Schattenseite (Fig. 3), da der Kotyledon nur ein kleines Anhängsel des Hypokotyls darstellt, ist eine solche Beeinflussung leicht verständlich.

Ich bin hier auf diese Frage nach dem Kotyledon eingegangen, nicht um Noël Bernard's Einspruch gegen meine Auffassung abzuweisen. An sich ist es ja ziemlich gleichgültig, wer in einer solchen Spezialfrage recht hat. Aber hier wird zugleich eine Frage von einigem allgemeinen Interesse berührt.

Treub hatte seinerzeit für *Lycopodium*-Keimlinge den Begriff eines „Protokorm" aufgestellt, und in diesem einen Vorläufer des beblätterten Sprosses der heutigen Pteridophyten erblicken zu können glaubte, also ein phylogenetisch „primitives" Organ. Demgegenüber hob der Verf. hervor[23]), dass es sich bei diesem Protokorm wesentlich nur um eine (vielleicht mit der „Pilzsymbiose zusammenhängende") eigenartige Ausbildung eines Hypokotyls handle, die in verschiedenen Verwandtschaftskreisen auftreten könne, namentlich auch bei solchen, die wie die Orchideen das Gegenteil von primitiver Struktur aufweisen. Auch hier liegt eine Rückbildung schon darin vor, dass diesem Hypokotyl die Wurzel fehlt und dass der Kotyledon — wie der Streit um ihn zeigt — nur wenig entwickelt ist. Für diese Auffassung aber ist es von Interesse, nachzuweisen, dass *Taeniophyllum* einen Kotyledon hat, also

22) Vgl. Goebel, Organographie, 2. Auflage (1913, p. 278).
23) Goebel, Organographie, 1. Auflage, p. 440.

der darunter befindliche Teil mit Recht den Namen eines Hypokotyls trägt.

Noël Bernard dagegen glaubte nachgewiesen zu haben[24]), „que l'apparition et l'évolution du protocorme chez les Orchidées sont des evènements dus aux progrès de la symbiose".

Das ist ein Irrtum. Das Auftreten (l'apparition!) des Protokorm hängt nicht von der Symbiose ab. Das Hypokotyl war schon vorhanden. Es kann, wie ja auch Verf. als möglich annahm, im Zusammenhang mit der Pilzsymbiose andere Eigenschaften angenommmen haben, aber entstanden ist es sicher nicht dadurch!

Auf Noël Bernard's phantastische Annahme (a. a. O. p. 18), dass die Gefäßpflanzen infolge einer hohen Anpassung gewisser Muscineen an eine Symbiose mit Pilzen entstanden seien, näher einzugehen, ist wohl nicht erforderlich. Sie ist ebenso wie die Aufstellung des Protokorms eines der zahlreichen Beispiele dafür, dass phylogenetische Spekulationen auf Abwege geraten sind. Außerdem: die Erscheinung, dass einem Forscher, der eine Entdeckung macht, diese nun zum Ausgangspunkt kühner Theorien wird, wiederholt sich ja oft. — Bernard's Verdiensten können aber seine phylogenetischen Phantasmagorien keinen Abbruch tun. — Mir scheint es zweifellos, dass der „Protokorm" der Orchideen nichts ist, als ein eigentümlich entwickeltes, bei manchen Formen lange fortwachsendes Hypokotyl und dass deshalb die ganze Bezeichung am besten fallen gelassen würde. Übrigens verhalten sich betreffs des Kotyledons die Keimpflanzen von *Phalaenopsis* ganz ebenso wie die von *Taeniophyllum*, nur dass bei ersterer Orchidee der Kotyledon sich später entwickelt als bei letzteren. Es ist mir unerklärlich, wie Noël Bernard angeben konnte, dass auch hier das erste Blatt auf der Seite des „prétendu cotylédon" stehe.

Die bessere Kenntnis der Keimungserscheinungen der Orchideen, welche wir jetzt besitzen, gestattet uns auch, uns ein Bild zu machen, wie eine so sonderbare Form wie *Taeniophyllum* entstand.

Bernard schildert, dass die Keimlinge von *Phalaenopsis* (einer Kreuzung von *Ph. rosea* und *amabilis*) im Keimlingsstadium reduzierte Blätter besitzen, während die Wurzeln verhältnismäßig mächtig entwickelt und offenbar auch als Assimilationsorgane von größerer Bedeutung sind als die Blätter. Erst später gewinnen diese dann bei *Phalaenopsis* eine bedeutende Entwickelung. Die flachen grünen Wurzeln können dann bei den Arten, welche in der Trockenheit ihre Blätter verlieren, vorübergehend dieselbe Rolle spielen wie bei *Taeniophyllum* zeitlebens (Fig. 7).

---

24) A. a. O. p. 17.

Taeniophyllum bleibt einfach auf einem Stadium stehen, welches bei *Phalaenopsis* ein bald vorübergehendes Jugendstadium ist. Es ist also nicht nötig anzunehmen, dass die Laubblätter, welche die Vorfahren von *Taeniophyllum* jedenfalls besessen haben, allmählich kleiner wurden und verkümmerten. Es brauchte einfach deren Bildung von vornherein, also mit einem „Sprung", schon bei der Keimung gehemmt zu werden. Die Pflanze war trotzdem weiter existenzfähig, weil sie grüne Wurzeln schon besaß und konnte vermöge ihrer geringen Ansprüche an Standorten gedeihen, welche sonst nur für Flechten und Moose, die periodische Austrocknung ertragen, bewohnbar sind.

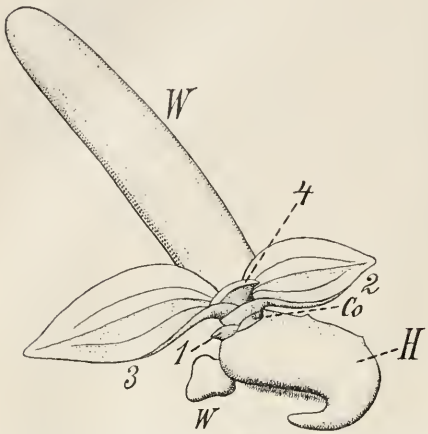

Fig. 7. *Phalaenopsis amabilis* × *Ph. rosea* (nach Noël Bernard). 4 Monate alte Keimpflanze 4fach vergr. (Bezifferung vom Verf.). *H* Hypokotyl, W_1, *W* Wurzeln, *Co* Kotyledon, *1—4* Blätter.

Sie lebt dort im wesentlichen (wie auch Wiesner hervorhebt) wie eine Krustenflechte. Wie diese ist sie auf das von der Baumrinde herabrieselnde Wasser angewiesen, das von der Unterseite der Wurzeln aufgenommen wird.

Diese fallen auf durch ihre Abflachung.

Am auffallendsten abgeflacht fand ich die Wurzeln bei *T. philippinense*. Hier ist der Breitendurchmesser der Wurzeln mehr als fünfmal so groß wie der Höhendurchmesser (Fig. 8 *I*). Der dorsiventrale Bau der Wurzel tritt hier ungemein deutlich hervor. Zunächst schon darin, dass das Chlorophyll auf der Lichtseite stärker entwickelt ist als auf der Substratseite. Zur Ausbildung eines typischen Assimilationsparenchyms ist es freilich auch hier nicht gekommen. Sodann in der Ausbildung der Wurzelhülle.

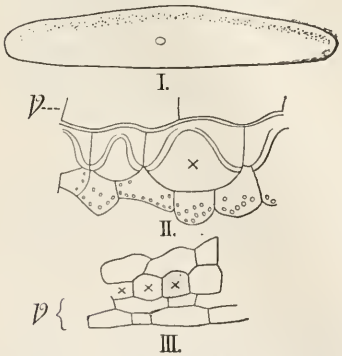

Fig. 8. *Taeniophyllum philippinense*. *I* Querschnitt einer Wurzel, das chlorophyllreiche Gewebe punktiert. *II* Querschnitt durch die Ober-, *III* durch die Querseite der Exodermiszellen mit × bezeichnet, *V* Velamen.

Bei *T. philippinense* und *T. Zollingeri* ist das Velamen auf der Oberseite nur in Resten vorhanden, während es auf der Unterseite

in zwei Zellschichten erhalten bleibt (Fig. 8 *II* und *III*). Besonders eigentümlich ist die „Exodermis".

Auf der Oberseite sind die nach außen gekehrten Zellwände und die Seitenwände der Zellen ungemein verdickt, auf der Unterseite ganz dünnwandig (Fig. 8 *II* und *III*).

Es ist klar, dass die starke Verdickung der nach außen gelegenen Zellwände einen wirksamen Schutz gegen Transpiration darstellt, welcher auf der dem Substrat zugekehrten Seite unnötig ist.

Kausal ist die Verschiedenheit wohl durch die Verschiedenheit der Transpiration bedingt, bezw. dadurch, dass letztere auf der Lichtseite eine stärkere Anhäufung organischer Baustoffe zur Folge hat.

Außerdem spricht sich die Dorsiventralität auch noch darin aus, dass die Exodermis der Wurzeln von *T. philippinense* nur auf der Unterseite „Durchlasszellen" hat (Fig. 9). Damit haben die *Taeniophyllum*-Wurzeln den höchsten Grad von Dorsiventralität erreicht, welcher für Orchideenluftwurzeln bis jetzt bekannt ist. Denn selbst die Luftwurzeln von *Aeranthus fasciola* — einer gleichfalls „blattlosen" Orchidee — haben nach Janczewski an der Exodermis der Oberseite noch Durchlasszellen.

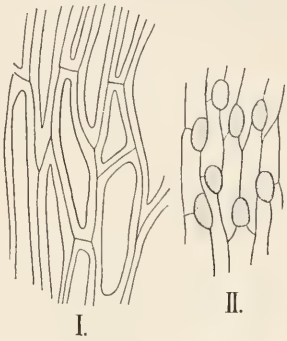

Fig. 9. *Taeniophyllum philippinense.* Flächenansicht der Exodermis. *I* der Ober-, *II* der Unterseite einer Wurzel.

Dass diese Zellen auf der Oberseite, wo keine Wasseraufnahme stattfindet, überflüssig sind, ist natürlich noch keine Erklärung für ihr Fehlen. Offenbar erfährt die Oberseite einerseits eine Entwickelungshemmung, wie sie sich in der Reduktion des Velamens und im Unterbleiben der Abtrennung der Durchlasszellen ausspricht — andererseits eine abweichende Ausbildung, die sich in stärkerem Wachstum und stärkerer Wandverdickung der Exodermiszellen der Oberseite (vgl. die Flächenansicht Fig. 9 *I* mit 9 *II*) zeigt. Ob diese beiden Eigentümlichkeiten auf denselben Reiz oder auf verschiedene zurückzuführen sind, ist fraglich.

In physiologischer Beziehung wurde *Taeniophyllum* untersucht von Wiesner[25]). Er stellte u. a. fest, dass die Wurzeln sehr langsam wachsen und meint, es sei in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Wurzeln im Finstern überhaupt nicht wachsen.

Damit wäre ein sehr wesentlicher Unterschied von den typischen Wurzeln, den Erdwurzeln festgestellt, von denen sich doch zweifellos

---

25) J. Wiesner, Pflanzenphysiologische Mitteilungen aus Buitenzorg IV zur Physiologie von *Taeniophyllum Zollingeri.*

die *Taeniophyllum*-Wurzeln ableiten. Denn diese werden bei Lichtschluss in ihrem Wachstum nicht gehemmt. Im Gegenteil erfolgt durch die Beleuchtung eine Verlangsamung des Wachstums[26]). *Taeniophyllum* befindet sich allerdings in anderen Bedingungen als andere Wurzeln. Diese erhalten ihre organischen Baumaterialien von den chlorophyllhaltigen oberirdischen Teilen, bei *Taeniophyllum* liegen vollständig autotrophe Wurzeln vor, die auch ihren Kohlenstoffbedarf selbständig durch Assimilation aus der atmosphärischen Kohlensäure decken, nur die ersten Entwickelungsstadien werden auf Kosten der im Stämmchen oder älteren Wurzeln gespeicherten Reservestoffe zurückgelegt. Wenn es eine Pflanze gibt, bei der man ein „Erblichwerden erworbener Eigenschaften" vermuten könnte, so würde man sie wohl in *Taeniophyllum* suchen können. Die Wurzeln hätten die Fähigkeit, im Dunkeln zu wachsen verloren und eine nicht mehr direkt durch das Licht induzierte Dorsiventralität angenommen.

Der Direktion des botanischen Gartens in Buitenzorg verdanke ich eine Anzahl lebender *Taeniophyllum*-Pflanzen. Diese wachsen — wenigstens eine Zeitlang — in Kultur ganz gut, wenn man sie möglichst in Ruhe lässt, namentlich nicht viel spritzt, da sie sonst leicht faulen.

An zweien wurde die Stammknospe durch Überbinden eines schwarzen Tuches und aufgelegte Watte verdunkelt, die äußeren Wurzelteile blieben unbedeckt.

Eine der Pflanzen ging — auf nicht näher aufgeklärte Weise — verloren. Die andere zeigte nach etwa 8 Monaten, als der Verband geöffnet wurde, drei neue, unter diesem entwickelte bleiche, chlorophyllose Wurzeln. Die längste war $1^1/_2$ cm lang.

Das zeigt zunächst, dass die Wurzeln die Fähigkeit, sich im Dunkeln zu entwickeln, nicht verloren haben — wenigstens wenn sie von Anfang an im Dunkeln auftreten. Ob die Spitze einer Luftwurzel im Dunkeln weiter wächst und wie sich die Zuwachsgeschwindigkeit im Licht und im Dunkeln verhält, wurde nicht untersucht und derzeit haben die noch übrigen Exemplare keine gesunden Wurzelspitzen. Indes ist es nun, nach den Erfahrungen, die über *Phalaenopsis* mitgeteilt wurden, sehr wahrscheinlich, dass auch die am Lichte angelegten *Taeniophyllum*-Luftwurzen sich im Dunkeln weiter entwickeln können. Wenn man die ganze Pflanze verdunkelt, so können leicht schädliche Stoffwechselprodukte entstehen, die eine Weiterentwickelung verhindern — es gibt auch andere chlorophyllhaltige Pflanzen, die sich im Dunkeln nicht weiter entwickeln und nicht etiolieren. Mich interessierte hauptsächlich die Frage, ob die Dorsiventralität der *Taeniophyllum*-Wurzeln eine induzierte ist oder nicht.

26) Vgl. die in Pfeffer's Pflanzenphysiologie II, p. 110 mitgeteilten Messungen.

Es zeigte sich, dass das erstere zutrifft. Die im Dunkeln entwickelten Wurzeln waren, wie die Querschnitte Fig. 10 zeigen, nicht abgeflacht, sondern annähernd zylindrisch, selbstverständlich können Abweichungen schon durch mechanische Beeinflussung vorkommen. Auch war in der Beschaffenheit des Velamens und der Exodermis kein durchgreifender Unterschied zwischen den verschiedenen Seiten festzustellen. Namentlich waren Durchlasszellen in der Endodermis überall vorhanden. Damit ist nachgewiesen, dass die Dorsiventralität der Wurzeln auch hier vom Lichte bedingt ist.

Natürlich wäre es wünschenswert, den Versuch in größerem Maßstab und im Heimatland der Pflanze zu wiederholen. Dann werden sich Einzelfragen näher untersuchen lassen, wie die, ob nicht eine gewisse „Nachwirkung" (die hier aber durch den Spross vermittelt sein müsste) insofern vorkommt, als kleinere Unterschiede im Bau von adaxialer und abaxialer Seite der Wurzeln sich noch nachweisen lassen.

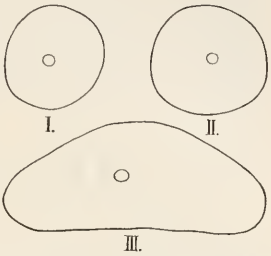

Fig. 10. *Taeniophyllum Zollingeri.* Querschnitte durch Wurzeln. *I* und *II* im Dunkeln, *III* am Lichte entwickelt (Oberseite nach unten gekehrt).

Als Hauptresultat scheint mir aber auch durch die einzige Versuchspflanze erwiesen: Die Wurzeln von *Taeniophyllum* haben, trotzdem sie seit ungezählten Generationen nur am Lichte sich entwickeln, ihre Fähigkeit, im Dunkeln zu wachsen, nicht verloren. Ihre Dorsiventralität wird direkt durch das Licht bestimmt. Ob eine Nachwirkung stattfindet und wie die Wachstumsgeschwindigkeit im Licht sich zu der im Dunkeln verhält, bleibt näher zu untersuchen. Der einzige Fall, in welchem jetzt noch eine „autonome" Dorsiventralität von Orchideenwurzeln vorzuliegen scheint, ist der von *Aeranthus fasciola.*

Janczewski (a. a. O. p. 26) sagt: „L'organisation dorsiventrale apparaissant de si bonne heure doît être une qualité innée à la racine de l'*Aëranthus fasciola*; l'expérience le prouve d'une manière incontestable, en nous apprenant que cette organisation ne peut être éliminée par la développement de la racine dans l'obscurité."

Das Experiment, auf welches sich diese Angabe stützt, ist folgendes. Eine mit Stanniol umwickelte Wurzelspitze stellte ihr Wachstum ein. Später regenerierte sich die Wurzelspitze (d. h. es entstand offenbar eine Seitenwurzel, wie das nach der Verletzung von Orchideenluftwurzeln oft eintritt[27])), die Wurzel war der Hauptsache nach dorsiventral, nur fehlten die „Flügel", zu deren Entwickelung auch nach Janczewski's Ansicht Licht notwendig ist.

27) Vgl. Goebel, Einleitung in die exper. Morphologie, p. 169.

Es ist natürlich möglich, dass die verschiedenen Orchideen sich verschieden verhalten und *Aeranthus fasciola* tatsächlich eine autonome Dorsiventralität der Wurzeln aufweist. Aber der Janczewskische Versuch dürfte auch noch einer anderen Deutung fähig sein. Und zwar aus folgenden Gründen.

1. Es ist nicht nachgewiesen, dass die neue Wurzel wirklich auch im Dunkeln entstand, sie konnte schon vorhanden, am Lichte induziert und nun weiter gewachsen sein.

2. Selbst wenn sie im Finstern entstand, kann die Wurzel, an der sie sich bildete, auf sie eine Nachwirkung ausgeübt haben, wie wir oben eine solche bei *Phalaenopsis* nachwiesen. Bei längerer Dauer des Versuchs wäre auch diese Wurzel wohl radiär geworden. Es scheint mir also derzeit wahrscheinlich, dass bei allen dorsiventralen Orchideenluftwurzeln nur eine labile Induktion vorliegt. Ob diese Auffassung zutrifft, werden weitere experimentelle Untersuchungen zeigen müssen, die ja namentlich in der Heimat dieser Pflanzen leicht auszuführen sind.

Inhaltsübersicht.

1. Die auffallende dorsiventrale Ausbildung der Luftwurzeln mancher Orchideen beruht auf zwei Vorgängen:
   a) Eine Hemmung der anatomischen Differenzierung auf der Lichtseite,
   b) eine stärkere Wandverdickung der Außenzellen auf der Lichtseite.
2. Die Hemmung macht sich bei den einzelnen Gattungen in ungleichem Maße geltend. Sie betrifft teils die Ausbildung des Velamens, teils die Exodermis. Bei letzterer werden bei den meisten Formen die „Durchlasszellen“ auf der Oberseite in geringerer Zahl ausgebildet als auf der Unterseite. Bei *Taeniophyllum* unterbleibt ihre Differenzierung ganz. Die Wurzeln dieser Gattung stellen also die am meisten dorsiventral ausgebildeten dar.
3. Die dorsiventrale Ausbildung ist in allen vom Verf. untersuchten Fällen vom Lichte abhängig, auch bei *Taeniophyllum*, von dem Wiesner annahm, dass ein Wachstum der Wurzeln im Dunkeln nicht stattfinden könne.

   Es macht sich aber eine länger andauernde Nachwirkung, namentlich bei *Phalaenopsis*, geltend. Die im Dunkeln entwickelten Wurzeln zeigen allseitig die Ausbildung, welche sonst der (nicht gehemmten) Schattenseite zukommt. Die abweichende Angabe von Janczewski betreffend *Aeranthus fasciola* ist wahrscheinlich durch „Nachwirkung“ bedingt.
4. An den Sprossteilen einer Anzahl von Orchideen finden sich eigentümliche „Hapteren“, hervorgegangen aus der Teilung

einer Oberhautzelle und einer Anzahl darunter liegender Zellen. Sie dienen bei *Taeniophyllum* zunächst als Haftscheiben, später wachsen die äußeren Zellen zu Wurzelhaarbüscheln aus. Außer bei Keimlingen sind diese „Hapteren" auch bekannt an den unterirdischen Sprossteilen von *Coralliorhiza*, *Goodyera*, an den Niederblättern von *Microstylis*, *Sturmia*, *Malaxis*[28]).

Ihre höchste bis jetzt bekannte Entwickelung erreichen sie bei *Corysanthes*. Sie sind offenbar namentlich dann von Bedeutung, wenn Wurzeln fehlen oder spärlich entwickelt sind.

6. Ob die Dorsiventralität des Hypokotyls mancher Orchideen eine „autonome" oder eine durch die Außenwelt bedingte ist, bleibt zu untersuchen.

Es liegt aber kein Grund vor, bei den Orchideen von einem „Protokorm" zu sprechen. Was so genannt wurde, ist nichts als ein Hypokotyl von oft eigenartiger Ausbildung, an welchem keine „Hauptwurzel" sich findet. Dieses Hypokotyl spielt vielfach auch eine wichtige Rolle als erstes Assimilationsorgan.

7. Der Kotyledo ist bei *Taeniophyllum* — entgegen der Angabe von N. Bernard — in normaler Stellung vorhanden, aber sehr rückgebildet.

Das Orientierungsproblem im allgemeinen und auf Grund experimenteller Forschungen bei den Ameisen.

Von Dr. med. Rudolf Brun,
Assistent an der Nervenpoliklinik der Universität in Zürich.

(Schluss.)

II.

Experimentelle Ergebnisse über die Fernorientierung der Ameisen.

Nachdem wir im vorhergehenden die allgemeinen psychobiologischen und mnemischen Gesetze, welche den verwickelten Mechanismus der Fernorientierung beherrschen, in großen Umrissen skizziert haben, wollen wir uns nunmehr den Ergebnissen der experimentellen Analyse eines ganz besonders lehrreichen Spezialfalles zuwenden, nämlich der Fernorientierung der Ameisen. Die Erkenntnis der großen Bedeutung, welche diese Spezialfrage für das Orientierungsproblem im allgemeinen besitzt, veranlasste nicht nur Entomologen von Fach, sondern auch zahlreiche Biologen, Psychologen und Physiologen, sich mit derselben näher zu befassen und so entstand allmählich eine ziemlich umfangreiche Literatur, in

28) Vgl. Goebel, Zur Biologie der Malaxideen, Flora 88 (1901), p. 100, Fig. 6.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: 35

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl [Eberhard] Immanuel

Artikel/Article: Induzierte oder autonome Dorsiventralität bei Orchideenluftwurzeln? 209-225