

Bau und Form der Wurzeln der einheimischen Orchideen in Hinblick auf ihre Aufgaben.

Von A. FUCHS (Augsburg) und H. ZIEGENSPECK (Königsberg i. Pr.).

Zum Verständnis der Gestalt und des anatomischen Aufbaues der Wurzeln sind zwei Dinge nötig: erstens die Kenntnis der "Erbanlage", d.h. der Ausbildung des betreffenden Organs in den nächst verwandten Familien, deren Abkömmlinge die Orchideen sind oder mit denen sie doch wenigstens den Ursprung gemein haben; zweitens die Ansprüche, welche diesem Anlagenkomplex die jeweilige Form geben. Da die Orchideen ein junger Ast am Stammbaum der Pflanzen sind, so wird es da und dort noch gelingen, gleitende Reihen von der Ausgangsform zu den hochabgeleiteten aufzustellen. Lückenlose Reihen werden wir bei der Behandlung der nur einheimischen Arten gerade nicht häufig finden, aber die ausländischen Formen sind uns lebend nicht zugänglich und die Bearbeitung von Herbarmaterial könnte in dieser Hinsicht allzu leicht ein schiefes Bild ergeben. Es bleibt daher nur übrig, uns auf die einheimischen Formenkreise zu beschränken.

Die nächsten Verwandten der Orchideen sind nach den Ergebnissen der Serologie und nach der Ansicht anderer Systematiker in den Formenkreisen der Zingiberaceen und Cannaceen zu suchen. Die auf günstigem Boden wachsenden Pflanzen sind autotroph; sie zeichnen sich durch raschen Wuchs und grosse Blätter aus. Wie unsere zum Teil sicherlich im erwachsenen Zustande ziemlich urwüchsigen Erdorchideen haben sie ein "sympodiales Rhizom". Damit ist die Anlage von Adventivwurzeln verknüpft, welche mehr oder minder allseitig vom Wurzelstock ins Erdreich gehen. Die Wurzeln neigen etwas zum Dickwerden. Eine reiche Verzweigung lassen sie in der Regel vermissen. Zum Ersatz des intensiven Ausbeutens eines kleineren Bodenstückes durchlaufen sie eine weite Strecke oder dringen tiefer ein. Wie allen Monocotyledonen fehlen die den Dicotylen eigenen Phellogene. An deren Stelle treten die Intercuten. Es möge im Hinblick auf die Velamenbildungen auf die mehrzellreihigen Aufzellen hingewiesen werden, wie sie KRÖMER fand.

Auf diesen Anlagenkomplex wirken bei ihnen wie bei den Orchideen bei selbständiger Ernährung drei Funktionskreise ausgestaltend ein. Bald tritt die eine Aufgabe, bald die andere in den Vordergrund. Im folgenden soll gedanklich für jede der Funktionen die Konstruktionsmöglichkeit mit den vorhandenen Anlagen erschlossen werden. Dabei soll gleichzeitig die Grenze der Anpassungsfähigkeit bei selbständigem Leben hervorgehoben werden, damit der Gegensatz zur Mycotrophie desto klarer zutage tritt.

1. DIE AUFNAHME UND VERSORGUNG DER OBERIRDISCHEN ANTEILE MIT DER NÄHRSAZLÖSUNG AUS DEM BODEN.

Die zum Ausgleich der eigentlichen Lebensprozesse hinreichende Wassermenge ist bei allen autotrophen Gewächsen nur gering im Vergleich mit der Fülle des den Körper wirklich durchströmenden Wassers. Die Pflanze ist eben mehr bestrebt Nährsalze zu gewinnen als Wasser. Weil die Lösungen im Erdreich sehr dünn sind, so müssen sie durch Transpiration und selbst durch Guttation oft gewaltig eingeeengt werden. Nur so erlangt das Lebewesen den Stickstoff, den Schwefel und den Phosphor, die unentbehrlichen Bausteine des Eiweisses. Dagegen sind nur wenig Basen vonnöten, sie werden vielmehr in ihrer Hauptursache (besonders das Calcium) als Excret beseitigt.

Mit den vorhandenen Erbanlagen ist bei Autotrophie nur auf Nährsalz-reichem Boden eine "vorteilhafte" Konstruktion auszuführen. Es gibt zwei Möglichkeiten.

den "Flächentyp"- und den "Tiefentyp."

Beim ersten Falle gehen von einem weit ausladenden Wurzelstocke zahlreiche, kurze Wurzeln aus, welche ein oberflächliches Bodenstück von grosser Flächenausdehnung ausbeuten.

Dagegen dringen beim zweiten nur wenige Wurzeln von einem gestauchten Rhizom aus in tief liegende Bodenteile hinunter. Die Wurzeln sind also langgestreckt und langlebig.

Mittelfeuchtes bis feuchtes Erdreich sind der Ort für den Flächentyp. Der Mangel an Atomsauerstoff in tiefen Lagen begünstigt ihn hier. Arten, welche ein oben trockenes und nährstoffarmes Gebiet bewohnen, bilden den anderen Typ aus, um die Lösungen aus der Tiefe heraufzuschaffen.

Der Innenbau der Wurzeln wird, was die Aufnahme und Leitorgane anlangt, bei beiden gleich sein. Eine starke Behaarung der Oberfläche mit langen Trichomen muss zur Oberflächenvergrösserung an die Stelle der feinen Verästelung treten. Da solche dicklichen Wurzeln nicht allzu rasch wachsen und ihre Anzahl beschränkt ist, müssen sie lange und auf einer grösseren Strecke aufsaugen. Der Abschluss durch eine verkorkte Intercutis und die Verkorkung der Epidermis wird weiter hinausgezogen, besonders über dem Hadromteil. (Die Benennung der Korkschichten erfolgt in dieser Abhandlung nach den Grundsätzen der Marburger Schule, wie sie in der Arbeit von KRÖMER niedergelegt sind. Die Benennung der Teile des Gefässbündels nach HABERLANDTs Pflanzenanatomie 1909 Seite 317). Die Aussenrinde soll möglichst dünn sein und nicht zu dicke Wände besitzen. Bei einer Verdickung der Wände sorgt eine reiche Tipfelung dafür, dass einem Ableiten der aufgenommenen Lösung möglichst geringer Widerstand entgegengesetzt wird.

Trotz alledem wird eine Pflanze mit den Erbanlagen der Orchideen nicht befähigt sein, extreme Standorte in selbständig lebenden Formen zu besiedeln.

Auf sehr trockenen Böden genügen die Möglichkeiten in der günstigen Jahreszeit gerade noch, um das Verdunstungswasser zu ersetzen, nicht dagegen um die Massen von Nährsalzen, besonders Stickstoff herbei zu schaffen. Die Trockenheit hemmt hier den Stickstoffkreislauf derart, dass löslicher, d.h. verfügbarer Stickstoff nicht in der Wassermasse da ist, welche diese Konstruktionen bewältigen können, um den Bedarf zu decken. Wir finden daher aus diesen Familienkreisen keine Autotrophen auf solchem Trocken-Rohhumus wie Heiden, Trockentorf, einmündige Wiesen, Steppen usw.

Im Hochgebirgsboden ist es einerseits die Kälte, welche den Stickstoffkreislauf hemmt, andererseits die grosse Menge von Niederschlägen, welche den Boden auswaschen und verarmen lässt ("Gipfelproblem").

Vollends auf sehr feuchten Moorböden ist infolge der Säuerung und des Abflusses des Oberflächenwassers der Gehalt an leicht verwertbarem Stickstoff und Phosphaten dermassen gering, dass auch Formen mit besserem Wurzelwerk nicht lebensfähig sind, geschweige denn solche Pflanzen. Dagegen sehen wir, dass Mycotrophe sehr wohl auf ihnen gedeihen können.

Zusammenfassend kann man die Konstruktionen kurz kennzeichnen:

Lange Absorptionsdauer und Zone, reichlicher Belag mit langen ausdauernden Wurzelhaaren, Einschränken der Dicke der Wurzeln, gute Ableitungsorgane für das Aufgenommene, langes Offenbleiben der Endodermis über dem Hadrom (Primärstadium derselben, später Abschluss der Wurzel durch Korkintercuten).

2. SPEICHERUNG.

Eine mächtige Ausbildung des Rindenparenchyms ermöglicht die Speicherung von viel Stoffen und lässt die Wurzeln dick werden. Die Länge der Wurzeln ist nicht gerade förderlich, es besteht mehr Neigung zur Rübe oder Knolle. Es wird also der Inhalt auf Kosten der Oberfläche gesteigert. Um besonders umfangreiche Gebilde zu erzeugen, findet sich ein Zusammenwachsen mehrerer Wurzelanlagen. Dieses sieht äusserlich einer Fasciation ähnlich; aber die Anlagen der Wurzeln werden getrennt frühzeitig angelegt, erst dann erfolgt die Verschmelzung, nicht dagegen wird ein einheitlicher Vegetationspunkt frühzeitig serteilt, und diese wachsen dann gemein-

sam vor, wie bei der anderen Auffassung angenommen wird. An der Seite erfolgt eine völlige Verschmelzung der Vegetationspunkte oder die Zerteilung in Gruppen und das Weiterwachsen und die Vereinigung dieser zu einfachen Wurzeln. Es entstehen so Wurzelknollen mit oder ohne Zinken. Die extreme Ausbildung als Speicherwurzel lässt sich nicht mit der Funktion der Aufnahme von Nährsalzen vereinen. Es kommt dann zur Heterorhizie, zur Anlage von Saug- und Nährwurzeln oder zur verschiedenartigen Ausbildung der Einzelteile (Zinkenknolle).

Andererseits macht die Umbildung des Wurzelstocks oder des Stengels zu einem Speicherorgan die Speicherung in der Wurzel unnötig. Dagegen ist die Rübenform für die Mycotrophie nicht hinderlich, nur sind beide Dinge zeitlich getrennt oder finden an verschiedenen Stellen statt.

3. MECHANISCHE BEANSPRUCHUNG (ZUGFESTIGKEIT). KONSERVIERUNG DER WURZEL.

Die mechanische Beanspruchung eines unterirdischen Organs einer Pflanze läuft letzten Endes auf Zugfestigkeit hinaus. Theoretisch ist die Anordnung der Festigungsgewebe einerlei. Es kommt nur auf ihre Beschaffenheit und ihren Querschnitt an. Da aber die Zugkräfte nicht gleichmässig wirken, so würden einzelne zerstreute Elemente mehr beansprucht als die anderen. Eine gleichmässige centrale Lagerung in einem mehr oder minder soliden Strang ist daher die vorteilhafteste Anordnung. Da nun aber der Siebteil ebenfalls aus funktionellen Gründen möglichst in der Mitte gehöhrt ist, so werden V-förmige Gewebe aus Ersatz- oder Holzfasern am geeignetsten sein. In die Keilöffnung lagert sich das Leptom. Zwischen die einzelnen V-förmigen, zu einem Stern geordneten Holzteile lagern sich die Hadrome wie Speichen ein, sodass die engsten Elemente aussen, die weitesten innen liegen. Wir reden dann von einem Xylemstern¹⁾. In vielen Fällen sind sie allein zur Festigung genügend (Hadromstern).

Besonders bei alten, langlebigen Wurzeln ist die Lagerung des Siebteiles häufig insofern verbessert, als die Endodermiszellen eine starke, selbst verholzte Tertiärlamelle aufgelagert bekommen. Aber das findet sich nur über dem Leptom, nicht über dem Hadrom. Zum Anschluss an die Xylemteile werden ein bis zwei Pericykelzellen ebenfalls verdickt, manches Mal sogar auch noch die Pericykelzellen über dem Siebteil. Das schutzbedürftige Leptom ist dann in mechanische Elemente völlig eingeschlossen, wie das Rückenmark in Knochen.

Neben dem aus Ersatzfasern, Holzfasern, Tracheen und Tracheiden bestehendem Xylemstern kann auch noch eine Verstärkung der Wände der Rindenzellen erfolgen. Die Rinde, besonders die inneren Schichten, erlangen eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Collenchym.

Bei gleichem Bau werden natürlich dickere Wurzeln mehr festigen als dünnere

CONSERVATION.

Etwas weniger mit der Festigung der ganzen Pflanze, dagegen mehr mit der Wurzel haben die Umwandlungen der Rhizodermis²⁾ und die sie ersetzenden Schichten zu tun. Ich möchte für diese den Begriff der Conservation prägen.

Wir haben oben gesehen, dass die Rhizodermis bei einer langen Absorptionsdauer der Wurzeln und auch bei der Mycotrophie, wie wir sehen werden, lange Zeit erhalten bleiben muss, wenn nicht etwa ein Ersatz durch eine ähnlich wirkende Schicht erfolgt. Wir müssen nun bei diesen Umwandlungen etwas verweilen, da sie wohl durch die Arbeiten der Marburger Schule beschrieben, aber nicht in ihrer Wirkung voll gewürdigt sind. Bei den meisten selbständigen Gewächsen ist es eigentlich nur eine

1) Unter Xylem versteht HABERLANDT: Holzfasern, Ersatzfasern, Parenchym, Tracheiden, also mechanische und leitende Elemente, unter Hadrom nur Parenchym, Tracheiden und Tracheen, also die Leitorgane. Diese Bezeichnung ist kurz und soll daher in dieser Abhandlung beibehalten werden.

2) Die Epidermis der Wurzel, welche keine Kutikula besitzt, nennt KROEMER (l.c.) Rhizodermis

auffallend kurze Zone der Wurzel oder, was das gleiche ist, nur eine kleine Spanne Zeit, in welcher das Gewebe der Wurzel Bodenflüssigkeit aufsaugt. Die Zellwände der Rhizodermis und mehr noch die ihrer Haare sind auffallend dünnwandig und nur wenig widerstandsfähig. Eine aussen aufgelagerte Schleimschicht, eine Art "Mucosa", wirkt als Gleitmittel beim Vorwachsen der Wurzel und im kleinen auch der Haare selbst. Über sonstige Aufgaben können wir nur Vermutungen aufstellen, sicheres ist uns nicht bekannt. Die dünne Wand bietet einen Vorteil insofern, als sie nur einen geringen Widerstand dem Eindringen von Lösungen in die Wurzel oder, besser gesagt, ins Protoplasma der Rhizodermiszellen entgegensetzt. Aber eine grosse Dauerhaftigkeit gegenüber Einwirkungen mannigfacher Natur ist ihr nicht eigen. Kurze Zeit nach ihrer Ausbildung hören die Rhizodermen zu wirken auf. Es erfolgt die Bildung von Geweben, welche die Wurzel völlig abschliessen. Bei den Dicotylen ist es eine meist etwas weiter innen gelegene Phellogenschicht, welche die äussere Rinde abstösst. Manche Dicotylen entwickeln Folge-Endodermen (das Polyderm¹⁾). Durch diese wird ein noch besserer Abschluss gegen die Umgebung erzielt als durch einfachen Kork, weil durch CASPARYsche Streifen die allerdings nur geringfügige Wanderung in der Mittellamelle des Korks unmöglich gemacht wird. Die Monocotyledonen setzen an die Stelle dieser dem Dickenwachstum folgenden Gewebe die Intercuten. Es werden auf bereits vorhandene Zellwände Korklamellen aufgelagert, ja, es können ebenso wie beim Korne noch Tertiärlamellen, welche mitunter verholzt sind, aufgesetzt werden. Der lebende Inhalt wandert durch dann sich mit Kork schliessende Tüpfel aus. Vom Korne unterscheiden sich die Intercuten durch das Fehlen eines Meristems; die Zellen werden gleich zu Anfang angelegt. Das Fehlen eines CASPARYschen Streifens und die Lage fern vom Bündel unterscheidet sie von den Endodermen, mit denen sie oft in eine "Schublade" geworfen werden und noch mehr wurden, bis die KRÖMERSche Arbeit Licht in diese Dinge brachte. Wie in der Endodermis, mit der (von den erwähnten Unterschieden abgesehen) die Intercuten viel Ähnlichkeit haben, bleiben manche oft von Anfang an durch ihre geringe Grösse vorgezeichnete Zellen von der Verkorkung frei. Sie lagern eigenartige Holzlamellen auf, aber der lebendige Inhalt bleibt lange erhalten als Zeichen dafür, dass sie noch dem Stoffaustausche dienen. Auf diese Kurzzellen und Kappenzellen werden wir noch bei der Mycotrophie und bei den Speicherknollen zurückzukommen haben.

Während nun diese Umwandlungen bei raschwüchsigen Wurzeln mit baldigem Aufhören der Absorption früh eintreten, werden sie an träge wachsenden und dafür lange an derselben Stelle saugenden Wurzeln lange hinausgeschoben. Um die Rhizodermis nun resistenter zu machen, werden die an sich derberen Wände imprägniert. Äusserlich ist das häufig bereits an der Bräunung zu erkennen, aber nicht immer. Eine Art dieser Umwandlungen findet sich mit Ersatz der Epidermis durch Einsetzen neuer Zellen bei der Metadermis (z.B. *Helleborus*). Die andere Art, die bei den Orchideen weit verbreitete Metacutisierung, besteht in einer Einlagerung von Holz- und Korkreaktionen gebenden Substanzen in die alten Wände. Wenn diese Inkrustationen auch nicht gerade günstig für den Stoffaustausch sind, so unterbinden sie ihn doch nicht, wie eine in sich geschlossene Korklamelle. Dagegen erhält die Wand viele der Eigenschaften dieser Lamellen, vor allem deren Beständigkeit. Das Austrocknen eines Bodens, der Frost wirkt auf solche ausdauernden Organe ein. Pilze können die Wände schwerer zerstören, auch tierische Feinde schwerer angreifen. Es ist daher nicht verwunderlich, dass dieses "Ruhekleid" der Wurzeln im Winter von vielen Wurzelspitzen angelegt wird, so auch von den Jahre lang wachsenden Wurzeln der Rhizom-Orchideen. Wer sich für Einzelheiten interessiert, der sei auf die Arbeiten von MÜLLER, BLAUT und die Sparstärken-Arbeit des einen Verfassers (MEZ, Archiv VII, 251 - 273) hingewiesen.

Sowohl die Festigung wie die Conservierung hängt von dem "Bedürfnis" ab. Bereits durch ihre Masse wird eine Rübe eine niedrige, oberirdische Pflanze an die Stelle heften können. Festigungselemente wird man kaum finden. Gewächse mit blattlosem Schaft oder mit grundständigen oder gar rosettenartig dem Boden aufliegenden Blättern haben keine kräftige Verankerung nötig, zumal, wenn der Stamm biegsam ist. Grössere Ansprüche stellt dagegen ein grosser bis weit hinauf gut beblätterter Spross. Ein langlebiger starrer Stengel stellt an die Anheftung im Boden natür-

1) MYLINE, Das Polyderm. Biol. Bot.

lich grössere Ansprüche als ein hinfälliger kurzlebiger.

Wie in vielen Fällen kann ein weit ausladendes Rhizom die Festigung durch Wurzeln überflüssig machen. Ein gestauchter Wurzelstock dagegen bedarf einer guten Verankerung.

Da wir weiterhin die Grösse der Oberteile einer Pflanze mit zunehmender Mycotrophie schwinden sehen werden, so wird eine scheinbare Beziehung zwischen Mycotrophie und Ausbildung der Festigungselemente in der Wurzel zu Tage treten, die Abhängigkeit beider von einander ist jedoch nur mittelbar. Die Konservierung der Wurzeln äussert sich in der Metacutisierung des Rhizoderms und in früher Anlage der sekundären Korkintercutis.

Das Bedürfnis der Wurzeln nach Festigung macht sich folgendermassen geltend: tiefe Wurzeln, starker Xylemstern, weniger ein Hadromstern, collenchymartige Rinde, Tertiärendodermis.

MYCOTROPHIE.

Während die Folgen der drei behandelten Momente in der ganzen Pflanzenwelt und in dieser Weise auf die vorhandenen "Erbanlagen" in dem ganzen Familienkreise sich auswirken, ist die endotrophe Mycorrhiza bei den Orchideen in ganz eigenartiger Weise ausgebildet, sodass ihr Erzeugnis das ist, was man als "Orchideenwurzel" bezeichnen könnte.

Bei der Behandlung der Keimung und der Umwandlung der Rhizome werden wir auf ähnliche Dinge stossen. An dieser Stelle soll aber nicht auf die Mycotrophie, d.h. auf die Ernährungsvorgänge und auf das Zellgeschehen eingegangen werden, sondern nur auf die durch sie bedingte Form der Wurzel.

Um für möglichst viel Verdauungszellen Platz zu schaffen, gibt es zwei Möglichkeiten: erstens eine sehr feine Verzweigung, zweitens aber ein Anschwellen der Rinde. Welcher Weg in jeder Familie eingeschlagen wurde, das liegt ausser in der Art der Pilze sicher in den Erbanlagen der Familie begründet. Die Ericaceen und einige Gramineen z.B. ergreifen die starke Verästelung, welche ihnen an sich "liegt". Die Neigung der Orchideen zu geringer Wurzelentwicklung und spärlicher oder fehlender Verzweigung gibt sich in dem Anschwellen und der Rückbildung der Wurzeln unter Übernahme der Pilzverdauung auf das Rhizom kund. Auch hier können wir wieder ableiten, dass die Reaktion auf gestaltende Einflüsse in dem Komplex der Erbanlagen begründet ist. Man könnte fast zu dem von mir rein abstrahiert, nicht teleologisch, gemeinten Satze kommen: das Prinzip der Mannigfaltigkeit ist bereits in der Verschiedenheit der Lebewesen mit ihren verschiedenen Erbanlagen begründet. Für die Anschwellung der Pilze-verdauenden Organe der Orchideen hat also NOEL BERNARD nicht ganz unrecht, wenn er sie als eine Folge der Mycotrophie hinstellt, welche dauernd geworden ist. Die Speicherwurzeln jedoch sind eine ganz andere Sache. Wenn er aber von einer erblich fixierten Gallenbildung als Folge einer "maladie bienfaisante" redet, so wird er schwer Gefolgschaft finden.

Die Rindenzellen müssen grosslumig sein, um möglichst grosse Pilzballen fassen zu können. Derartige Organe haben nur eine beschränkte Lebensdauer, weil die unverdaulichen Reste sie allmählig vollpfropfen. Da aber die Pilzverdauung leicht genügend Material liefert, so brauchen sie nicht sehr massenhaft zu sein. Ja, es ist sogar ein Leben auf diese Art ohne jegliche Wurzeln möglich, wenn das Rhizom die Arbeit völlig übernimmt. Ein gutes Durchdringen des Erdreiches ist unnötig, da dies das Aussenmyzel des Pilzes in sehr vollkommener Art "besorgt".

Ausser bei *Neottia*, welche am besten für sich abgehandelt wird, braucht die Wurzelhaut nicht in ihrer ganzen Ausdehnung offen zu bleiben. Wenige Durchlasszellen genügen für den Stoffaustausch mittelst der Verbindungshyphen. Ein frühzeitiges Abschliessen durch Intercutis und Metacutis ist im Gegenteil für die Pilzverdauung nur förderlich. Wurzelhaare gehören nicht unbedingt zur Ausrüstung, da sie nicht zur Festigung dienen. Bei den meisten Arten sind sie aber die Pforte für das Eindringen und Hinausgehen der Pilze. Diese Hyphen sind die Verbindungshyphen des Innenmycels. Da es sich hierbei um die Leitung von bereits verarbeiteten Stoffen handelt, so genügen die scheinbar kleinen Leitwege. Man kann sich so recht eine Vor-

stellung davon machen, wie viel nutzlose Stoffe bei autotrophem Leben eine Wurzel passieren müssen. Die Bodenlösungen sind eben sehr arm an verwertbaren Stoffen. Bei der Betrachtung des Lebens der einheimischen Orchideen war es STAHL aufgefallen, dass sie wie alle anderen Mycotrophen eine geringe Wasserdurchströmung besitzen. Betrachten wir die Art der Wasseraufnahme in der Wurzel, wie sie besonders durch die Untersuchungen von URSPRUNG und BLUM dem Verständnis näher gerückt worden sind, so werden wir zu dem Gedanken kommen, dass die geringe Wasserdurchströmung nicht die Ursache der Mycotrophie ist, dass vielmehr infolge der Pilzverdauung nicht mehr so viel Nährlösung aufgenommen zu werden braucht und kann.

Die geringe Wasserdurchströmung ist somit eine Folge der Pilzverdauung.

Um diese Gedankengänge richtig zu entwickeln, ist es unbedingt nötig, auf die Arbeiten von URSPRUNG und BLUM etwas näher einzugehen, vornehmlich auf die den "Endodermis-Sprung" behandelnde (Ber. der Deutsch. Botan. Ges. 1916, 34, 1918, 36; 1919, 37; 1921, 39, Heft 4; 1923, 41. Pringheims Jahrb. 63, S. 1 - 110).

Die Aufnahme der Lösungen erfolgt (JOST, Physiologie) durch eine osmotische Kraft. Mit ihrer Hilfe überwinden die Wurzelhaare die Adhäsion der Wasserteilchen an dem Boden. URSPRUNG und BLUM betonen, dass dieser Widerstand am besten durch die Saugkraft der Wurzelhaare gemessen werden kann. Ferner fanden sie eine weitgehende Anpassungsfähigkeit des Plasmas an den Widerstand des Bodens. Es bleibt zunächst der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse gleich, die Saugkraft vergrößert sich infolge von Volumenverkleinerung. Später erst ändert sich dieser Wert. Vielleicht richtiger kann man sich ausdrücken und sagen: es verläuft eine bestimmte Zeit, bis sich der Reiz einer schwereren Wasseraufnahme in der Neubildung osmotisch wirkender Substanz auswirkt.

So verhältnismässig einfach die Erklärung des Eindringens von Lösungen in die Wurzelhaare ist, umso verwickelter ist die Fortleitung in der Rinde. Gedanklich hat JOST die Sache dargestellt:

Das von den Haaren aufgenommene Wasser wird nach der Mitte der Wurzel wandern können, sofern dort die Zellkraft konzentrierter ist. Das dauert so lange, bis in allen Zellagen gleicher osmotischer Druck herrscht. URSPRUNG und BLUM setzen den Ausdruck "Saugkraft" an die Stelle von "gleichem osmotischen Druck" und Konzentration des Zellsaftes. Unter der Saugkraft einer Zelle (Sz) verstehen sie die Differenz der Saugkraft des Inhalts (Si) und des Wanddruckes (W). Also: $Sz = Si - W$.

Nachstehend mögen die Ergebnisse von Saugkraftmessungen aus der Arebit zusammengestellt werden:

	<u>Rhizodermis.</u>							Endodermis	Peri-	Gefäße-	
Atm.		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	primär.	cykel.	Parenchym.
	0,9	1,3	1,7	2,0	2,6	3,2	3,6	4,2	1,3	0,9	0,8
	0,3	0,5	1,5	1,8	2,0	1,8	2,2	2,3	1,6	1,4	1,6
	0,7	1,4	1,3	1,5	2,1	2,8	3,0		1,7	0,8	0,9

Sie steigt von der Rhizodermis aus in der Rinde an, um in der Schicht vor der Endodermis ihren Höhepunkt zu erreichen. Hier fällt sie in der Endodermis ab. Das nennen sie "Endodermis-Sprung".

Dieses Ansteigen erklärt statisch die Leitung in der Rinde, nicht aber dynamisch. Es muss sich ein Gleichgewicht einstellen, wie JOST es fordert, insofern, als sich die Saugkraft allmählig ausgleicht; dann sind aber alle Zellen gegenseitig abgesättigt, sodass keine innere der äusseren mehr Wasser entziehen und auch nicht ins Gefässbündel abgeben kann.

Um eine Leitung von aussen nach innen auf die Dauer zu ermöglichen, muss auf irgend eine Weise der inneren Rindenzelle das Wasser entzogen werden. Das Problem gipfelt also in der Fragestellung: Aufrechterhalten der Saugkraftunterschiede, durch Entzug von Wasser aus einer Zelle mit höherer Saugkraft durch eine solche mit niedriger. Die Erklärung dieses Aufrechterhaltens der Unterschiede gibt, wie URSPRUNG und BLUM richtig erkannten, den Endodermisprung. Sie kommen zu der Vorstellung einer innen und aussen verschiedenen Grösse der Saugkraft in der Endodermis. Die nach den derzeitigen Methoden gefundenen Zahlen seien Mittelwerte. Einem

Mittelwert der Tabelle von 1,7 entspräche nach der Rhizodermis 3,3 nach dem Bündel 0,1. Einer benachbarten Rindenzelle mit 3,0 könne eine solche Zelle Flüssigkeit entziehen, weil sie ihr gegenüber die höhere Saugkraft besitze. Das Pericykel vermag mit 0,8 auf der anderen Seite das Wasser entnehmen. Die Endodermis wäre Pumpe und Reducierventil. Die Verkorkung der Endodermis im CASPARYschen Streifen verhindert ein Zurücktreten von Wasser aus dem Bündel in die Rinde.

Abgesehen von der energetischen Seite krankt diese Vorstellung von der doppelten Saugkraft besonders an der Schwierigkeit, dass sich diese Unterschiede nicht ausgleichen. Es bliebe nur der Weg übrig, die Erhaltung dieses Zustandes der unerklärlichen Tätigkeit des Plasmas zuzuschreiben.

Beim Betrachten der Gestalt der Endodermis-Zelle sehen wir bald die Unhaltbarkeit ein. Erstens ist der CASPARYsche Streifen nicht verkorkt, kann also eine Wanderung in die Wand nicht verhindern und keinen völligen Abschluss des Gefäßes erzielen. Er ist, wie bereits schon des eingehendsten von der Marburger Schule (l.c.) gefunden und vom Verfasser (l.c.) bestätigt, nur verholzt. Des Ferneren ist er nicht undurchlässig für Wasser und für echte Lösungen. Grobe Suspensionen und Hydrosolen können ihn dagegen nicht durchwandern. Die Poren sind also nur enger als in Cellulose und "Pectin". Sie wirken höchstens für das etwaige Zurückwandern hemmend. Fest an den CASPARYschen Streifen ist der Protoplast angeheftet, was besonders bei Plasmolysen sehr auffällt, worauf unter anderen RUFZ DE LAVISON und COLIN aufmerksam machten! Das kommt daher, dass Plasmodesmen beiderseits des CASPARYschen Streifens durchlaufen (l.c.). Die Mitte der Zelle nimmt eine Centralvacuole ein. Da der Inhalt der Vacuolen der Hauptsitz der osmotischen Kräfte ist, und die Quellkraft des Plasmas dagegen kaum in Betracht kommen dürfte, so ist es kaum mit dem Diffusionsgesetz vereinbar, einen verschiedenen Saugkraftwert an zwei Seiten einer Flüssigkeit anzunehmen. Das Beispiel der *Mucor*-Zelle stimmt nicht überein mit der Endodermis. Erstens ist die Wandung nicht gleich, zweitens handelt es sich um räumlich weit getrennte Vacuolen. Die Wirkung des Endodermisprunges muss somit in etwas ganz anderem liegen.

Hat uns die Betrachtung der Gestalt der Endodermis-Zelle zum Ablehnen der zweiseitigen Saugkraft geführt, so kann derselbe Weg vielleicht auch zur Lösung des Endodermis-Sprunges führen.

Eine kritische Betrachtung der URSPRUNGschen und BLUMschen Zellen soll vorausgehen.

Wie oben bereits angeführt, verstehen sie unter der Saugkraft einer Zelle (S_z) die Differenz der Saugkraft des Zellinhalts (S_i) und des Gegendrucks der Wand (W), also: $S_z = S_i - W$.

Die Saugkraft (S_z) ist einerseits durch das Volumen der Zelle bei völliger Sättigung mit Wasser, andererseits durch das Volumen bei Grenzplasmolyse gegeben. Über die genauen Methoden und ihre Ableitung sei auf die Veröffentlichung von URSPRUNG und BLUM (Pringheims Jahrbuch) verwiesen. Von den drei für unseren Zweck ausgearbeiteten Methoden kann man nur sagen, dass sie auf die Bestimmung dieser Volumina, ihrer Differenzen und den gerade Grenzplasmolyse hervorrufenden osmotischen Druck hinauslaufen.

Die Volumenvergrößerung einer Zelle durch Einziehen von Wasser ist durch den Widerstand der Wand gegeben. Wenn dieser grösser ist als das Ausdehnungsbestreben des Inhalts, dann ist eine Ausdehnung bei allseitig gleicher Umgebung und gleicher Wandbeschaffenheit unmöglich. Die Dehnungsfähigkeit der Membran ist also von grosser Wichtigkeit. Eine Zelle mit wenig dehnungsfähiger Wand wird sich daher nur durch bedeutend höheren Druck zum Anschwellen bringen lassen.

Nun lässt sich aber der Innendruck nicht bestimmen und auch nicht vergleichen, wenn die Wände zweier Zellen verschiedene Elastizität haben. Der CASPARYsche Streifen ist aber verholzt und das verändert die Dehnungsfähigkeit in zwei Richtungen der Endodermiszelle.

Damit ist die Saugkraft des Inhalts der Endodermis-Zelle unter allen Umständen grösser, als die der an sie grenzenden Rindenzelle, obwohl die Saugkraft der ganzen Zelle kleiner ist. Fügen wir an unsere Zeichen für die Endodermis das Zeichen (e), für die Rindenschicht das Zeichen (r) an, so kommen wir zu folgenden

Gleichungen, wenn die Differenz von $W_e - W_r = 1,3$ angenommen ist und die $S_{zr} = 3,0$ und $S_{ze} = 1,7$ ist.

$$S_{zr} = S_{ir} - W_r; \quad S_{ir} = S_{zr} + W_r \quad 1)$$

$$S_{ze} = S_{ie} - W_e; \quad S_{ie} = S_{ze} + W_e \quad 2)$$

2) von 1) abgezogen:

$$S_{ie} - S_{ir} = S_{ze} - S_{zr} + (W_e - W_r) = 1,7 - 3,0 + 1,3; \quad S_{ie} - S_{ir} = 0.$$

Somit wäre $S_{ie} = S_{ir}$.

Weil die Differenz $W_e - W_r$ aber auch grösser sein kann als 1,3, ohne dass die Saugkraftwerte der Zellen sich zu ändern brauchen, so kann der Inhalt der Endodermiszellen eine grössere Saugkraft besitzen als derjenige der Rindenzelle.

Wir müssen nun sehen, ob das auf die Wirkung des Endodermis-Sprunges einen Einfluss haben kann.

Ist die Zelle auf beiden Seiten von demselben Medium umschlossen und mit gleichdurchlässiger Membran versehen, so ist für die Aufnahme in die Zelle die Saugkraft der ganzen Zelle massgebend.

Ganz anders wird die Sache, sobald die Zelle eine verschiedene Umgebung hat. Dann wird sie nach der Seite des geringsten Widerstandes Wasser abzugeben trachten, denn nach dieser Seite hin wird sich die Wand vorwölben, und damit werden die Poren der Plasmahaut ebenfalls gedehnt und nach dieser Seite erweitert. Damit geht aber ein verschiedener Filtrationswiderstand Hand in Hand. Es wird dann aber nicht Wasser nach der Seite des geringen Widerstandes abgegeben werden, sondern der grosse Innendruck presst eine konzentrierte Lösung heraus. Das Verhalten ist experimentell durch den Cylinder mit Schweinsblase auf der eingetauchten Seite und Pergament auf der nicht in Wasser eingetauchten Seite verkörpert, wenn man denselben mit Zuckerlösung füllt. Die Zelle hat eine Saugkraft, welche nicht durch die Dehnungsfähigkeit der Membran bestimmt ist. Es ist also nicht $S_z = S_i - W$ massgebend, sondern das Pergament wird durch die Dehnung durchlässig für Zuckerlösung, und diese wird auf der Pergamentseite nach einiger Zeit in dem Masse abgegeben, als Wasser in die Zelle eindringt. Somit ist in diesem Falle die Differenz des Zellinhalts und des Filtrationswiderstandes die massgebende Grösse.

Der Filtrationswiderstand ist nun von zwei Grössen abhängig: erstens von der Grösse des Innendruckes, zweitens von der des Aussendruckes, abgesehen von der Eigenschaft der Membran selbst. Die Membran ändert sich auch, wenn sie gedehnt wird.

Über eine Differenz der Permeabilität der beiden Seiten des Hyaloplasmas der Endodermis sind wir nicht unterrichtet. Ich will daher nicht auf diesen Punkt der Hypothese eingehen ¹⁾. Bereits LEPESCHKIN erhebt die Forderung, dass irgendwo in der Wurzel Parenchymzellen vorhanden seien, die infolge hoher Permeabilität der Innenseite sich nicht voll turgescent zu halten vermögen und deswegen von aussen her dauernd Wasser aufsaugen, das nach innen ausgestossen wird.

Dagegen ist in der Tat der mechanische Widerstand auf der Gefässseite geringer als auf der Rindenseite, weil die Zellen hier weniger turgescent sind. Der Widerstand gegen ein Eindringen von Lösungen ist auch geringer, da der Zellsaft weniger konzentriert ist als auf der Rindenseite. Es handelt sich hier um Lösungen, nicht um Wasser. Der Gehalt an osmotischen Stoffen ist aber leicht von Zellen zu regulieren. Eine Zunahme des Volumens tritt aber nicht ein, da das Wasser sich in die Gefässe ergiessen kann. Das sind Hohlräume, welche einem Eindringen von Flüssigkeiten vollends gar keinen Widerstand entgegensetzten. Wir sehen in diesem Moment eine der Erklärungen für das Fehlen von Plasma in den Gefässen.

Während nun für gewöhnlich die organischen Saugstoffe vom Protoplasma des Pericykels und des Gefässparenchyms zurückgehalten werden, kann der Andrang von Lösungen dermassen gross werden, dass das nicht mehr geschieht. Es liesse sich so das Vorkommen von Zucker im Saftflusse leicht erklären, bzw. sogar als Stütz-

1) Vergl. dazu: ANTROPOFF, Ztschr. f. Phys. Chemie 36, 1911, LEPESCHKIN, Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven Wasserausscheidung der Pflanzen, O. RENNER, Handwörterbuch d. Naturw. 1915, X. Wasserverworgung d. Pfl., Beih. Bot. Cbl., I. 1906.

punkt für die Hypothese heranziehen.

Eine der Aufgaben der Primärendodermis mit ihrem CASPARY-Streifen wäre nach diesen Gedankengängen in dem Widerstand zu sehen, den der dichte, verholzte Streifen einer Dehnung entgegensetzt. Hierdurch steht der Inhalt unter einem hohen hydrostatischen Druck, und der Zellsaft kann trotz der geringeren Saugkraft der gesamten Zelle durch seine eigene Saugkraft aus der Rinde das Wasser entziehen, weil infolge des hohen Druckes der Filtrations-Widerstand der Innenwand überwunden wird und osmotisch wirksame Substanzen in das Pericykel ergossen werden. Aus ihm und aus dem Gefässparenchym werden auf ähnliche Weise die Lösungen in die Hohlräume ergossen, nachdem die osmotisch wirksame Substanz wieder in nicht mehr so wirkende übergeführt worden ist. Das Einsaugen in die Rinde erfolgt durch Saugkraftgefälle, doch müssen die inneren Zellen durch anders gearteten Wasserentzug, also durch ständiges Concentrierthalten auf ihrer Saugkraft bleiben. Die Abgabe von Kohlensäure nach aussen könnte immerhin diesen Vorgang unterstützen.

Wir kommen nun zu der energetischen Seite des Problems der Wasseraufnahme. Das Aufsaugende ist nach unserer Hypothese ein Strom von osmotisch wirkender Substanz, der von der Endodermis mit dem Wasser in das Gefässbündel geht. Die Kraft wird durch die Spannkraft des CASPARY-Streifens geliefert. Es muss nun die den Streifen spannende osmotische Substanz auf der einen Seite abfliessen und auf der anderen zufließen. Das erfolgt durch die Tüpfel und die Plasmodesmen, welche sich neben dem Streifen in der tangentialen Wand finden. An ihnen ist der Protoplast so fest aufgehängt, dass er sich bei starker Plasmolyse bandartig zusammenzieht, nicht, wie man es sonst gewohnt ist, allseitig mehr oder minder kugelig. Die Energie, welche aufgewendet wird, um diesen Transport zu vermitteln, ist die Quelle für die zur Aufnahme benötigte Energie.

Bisher haben wir den CASPARY-Streifen über dem Hadrom betrachtet, nun findet er sich aber auch über dem Siebteile. Warum wirkt er auf dieser Seite nicht als Pumpe und Reduzierventil - um bei den Ausdrücken von URSPRUNG und BLUM zu bleiben? Er kann in dieser Stelle nicht so wirken, weil eine grosse Anzahl Zellen mit starkem Protoplasmaergehalte und wenigen und kleinen Vacuolen einem Eindringen einen, grossen Widerstand entgegensetzt.

Besonders möchte ich auf die dünne und im Verhältnis dazu lange Gestalt der an das Pericykel anstossenden Leptomprimanen erinnern. Im Vergleich mit dem Inhalt sind die Wände von sehr grosser Oberfläche. Es bedarf also bei gleicher Wasseraufnahme viel mehr Energie zum Dehnen der Wände. Die Hauptmasse wird aber immer von den hier fehlenden Vacuolen aufgenommen. Von dieser Stelle müssen vielmehr der Rinde Nahrung und dem osmotischen Apparate osmotische Betriebsstoffe zugeleitet werden. Häufig wird sogar der Siebteil durch Korklamellen mit Tüpfeln mehr oder minder abgeschlossen, während die Primär-Endodermis über den Gefässen noch wirkt. Häufig beobachtet man auch Grössenunterschiede in den Zellen der Endodermis, über dem Leptom und über dem Hadrom. Die Zellen über Letzterem nähern sich mehr der Kugelgestalt. Sie sind grösser im Querschnitt und kürzer im Längsschnitt. Es ist nicht unmöglich, dass das mit einer grösseren Dehnung des CASPARY-Streifens zusammenhängen kann (Kernzellen der Endodermis).

Das treibende Element der Wasseraufnahme ist somit die Tätigkeit des Protoplasmas, und die osmotischen Apparate werden durch die Verbrennungsenergie im Plasma betrieben. Wir kommen dadurch zu einem besseren Verständnis mancher Vorgänge bei der Wasseraufnahme. Aufhören bei Sauerstoffmangel, Schädigung durch Gifte und dergleichen, auch wenn die Zellen noch nicht getötet sind. Aber sie sind dann in ihrer Lebensenergie geschwächt und können nicht die Energie durch Zuleitung und Umwandlung von Ersatzstoffen decken. Es ist somit das Gesetz von der Erhaltung der Energie auch hier gültig, ohne dass der Apparat bald einem Endzustande zueilen müsste. Es kommt nicht zu einem Ausgleich der Saugkräfte, der ein Aufhören der Wasseraufnahme gleich käme.

Damit dürfte aber die Wirkung des CASPARYschen Streifens noch nicht erschöpft sein. Warum bildet er ein Netzwerk um das ganze Bündel herum? Warum durchsetzt er die ganze Membran und geht als einheitlicher Strang von Zelle zu Zelle? Mit STRASBURGER möchte ich in dieser Kontinuität auch ein mechanisches Moment erblicken,

das mit der Wasseraufnahme mittelbar zu tun hat. Wenn die Rindenzellen sehr turgescent sind, so müssen sie die Endodermis nach innen pressen. Durch das starre Netz ist dem Einhalt getan. Die Zellen sind in ihrer Lage festgeheftet. Diese Verankerung der Zellen ist eine Voraussetzung für die Druckwirkung. Daneben verhindert der durchgehende Streifen das Auseinanderreissen der Zellen. Die Innenwand wird infolge der Verankerung nach innen vorgewölbt, sonst würde durch den Druck der Rindenzellen die Endodermiszelle einfach verschoben. Die grössere Dehnung der Innenwand des Protoplasten bei Wasseraufnahme hat mit ihrer Durchlässigkeit sicher zu tun. Lässt die Aufnahme nach, so entspannt sich der Apparat. Wir sehen also, dass die Wasseraufnahme auch in dieser Hinsicht unter der Kontrolle des Plasmas steht.

Das nachfolgende Kapitel gehört zur Saugfunktion der Endodermis.

Sehr grosse Ähnlichkeit mit unseren Gedankengängen haben die von J. H. PRIESTLEY (The new Phytologist, Vol. XXI Nr. 1, 22. March, 1922). Er geht von dem LEPESCHKINSchen Gedanken der verschiedenen Durchlässigkeit aus und kommt dann zu dem Schlusse, dass einige Protoplasten innerhalb der Endodermis (some of the protoplasts enclosed within the endodermal cylinder) durchlässig für Lösungen organischer Stoffe seien, andere daselbst nicht. Die absorbierende Region der Wurzel ist knapp hinter der Wachstumszone gelegen (sicherlich aber nicht immer unmittelbar, sondern mitunter ist die Absorptionszone länger). Die in dieser Zone stattfindenden Umwandlungsprozesse hinterlassen eine Menge von organischen Stoffen, welche nicht in die Rinde hinauskönnen, weil die Protoplasten aussen undurchlässig sind, und der CASPARYsche Streifen das Hinauswandern verhindert (sofern sie grobe Hydrosole sind). Diese Stoffe müssen ihren Weg in das Xylem finden, weil hier die Protoplasten fehlen. Es erscheint ihm nun nicht unwahrscheinlich, dass diese Quelle von Lösungen allein hinreichend sei für den normalen Wurzeldruck. (It does not seem at all improbable, that this source of solute alone, always available whilst the root is growing, would be adequate to account for the normal exudation pressure developed within the root.) Solange nun eine Wurzel wächst, wird ständig zum Unterhalt der Lösung beigetragen. (Wie aber, wenn die Wurzel nicht mehr wächst und trotzdem Wasser aufsaugt?) Dieser Ursprung der Saugkraft der Wurzel aus dem Wachstum und dem Ausdifferenzieren ist kaum massgebend, da die Protoplasten unter einander mit Protoplasmasträngen in Verbindung stehen, und nach unseren Erfahrungen das Plasma durch diese aus den sich entleerenden Gefässen auswandert. Abgesehen muss davon noch werden, dass die Wasseraufnahme durchaus nicht immer mit dem Wachstum einer Wurzel zusammenfällt.

Er bringt nun des weiteren die sehr wertvollen Versuche von CHAMBERLAIN (La sève ascendante Bull. du Laboratoire de Bot. Gén. de l'Univers. de Genève a, pp. 1 - 340 Neuchâtel 1927). Er untersuchte die Menge des von Wurzeln abgegebenen Saftes unter wechselndem Druck auf die Stumpffläche. Bei Erhöhung wurde vorübergehend der Saftfluss gehemmt, dann aber stieg er über die vorherige Menge. Bei Verminderung des Druckes auf den Stumpf stieg der Saftfluss vorübergehend, dann aber blieb er weit unter dem bisherigen Betrag (increased flow of sap under an increased pressure and a decreased flow with a diminished pressure).

CHAMBERLIN glaubte, dass seine Ergebnisse sich auf chemischen und physikalischen Wegen nicht erklären lassen, sondern dass sie auf die Rechnung einer vitalen Tätigkeit (vital activity) zu setzen seien.

PRIESTLEY geht von dem Gedanken aus, dass die den Saft nach oben treibende Kraft ein osmotisches Gefälle vom Boden zu den Holzgefässen sei (xylem vessel). Ein Steigen oder Fallen des Saftflusses hänge daher ab von dem erhöhten oder verminderten Gehalte der Lösung in den Xylemgefässen an Stoffen, welche die Protoplasten der Umgebung nicht aufnehmen können.

Wird nun der Inhalt der Gefässe plötzlich unter erhöhten Druck gesetzt, so erhöht sich seine Konzentration, weil der Saftfluss aufhört. Hat sich nun aber die Wurzel selbst dem neuen Drucke angepasst, so wird der Saftfluss wieder beginnen und zwar für einige Zeit in erhöhtem Masse. Wenn diese Erhöhung sich nach einiger Zeit ausgleicht, so liegt es an der Erhöhung der Konzentration. Sie müsste dann den alten Betrag erreichen. Bleibt aber diese bestehen, so liegt eine Erhöhung der

Permeabilität in einigen der den Gefässen anliegenden Zellen vor. Beim Sinken des Druckes wird die Durchlässigkeit der Protoplasten vermindert.

Die andere Erklärung wäre im zweiten Falle darin zu erblicken, dass durch die plötzliche Verminderung des Druckes so viel Wasser zuströmt, dass die Konzentration herabgemindert würde. Diese geringe Konzentration könnte aber nur eine geringere Saugkraft ausüben. Da nun die Saugkraft weiterhin gering bleibt, so muss sich auf die Druckverminderung hin die Permeabilität vermindert haben.

Es fragt sich nur: wie kommt die Verminderung zustande? Unglückseligerweise lassen die Ergebnisse von CHAMBERLIN keinen endgiltigen Entscheid zwischen den beiden Faktoren erreichen. Wie wir sehen, lässt sich der Vorgang nicht ganz befriedigend nach den PRIESTLEYschen Gedankengängen erklären. Wir wollen einmal sehen, wie sich der Fall gestalten müsste, wenn wir unsere Hypothese anwenden.

Sobald sich der Druck auf der Gefässseite erhöht, ist der Filtrationswiderstand wieder da. Der Saftfluss hört auf. Da nun durch die Plasmodesmen neue osmotische Stoffe in die Zelle hereingebracht werden, erhöht sich die Saugkraft des Inhalts. Die Wand kann weiter gedehnt werden. Sobald die Dehnung gross genug ist, dass das Plasma durchlässig wird, beginnt die Abgabe von Lösung wieder. Jetzt aber ist die Saugkraft des Inhaltes gestiegen, er ist nun bestrebt, mehr Wasser anzuziehen; das kann er aber nur, wenn mehr Lösung als vorher abgeht. Das aber muss einen erhöhten Zustrom von osmotisch wirksamer Substanz bedingen, denn sonst ist die energetische Seite nicht gewahrt. Wir sind daher überzeugt, dass diese Erhöhung ein Maximum haben muss, von da ab wird ein Abfallen erfolgen. Umgekehrt wird eine Verminderung des Druckes auf die Gefässseite zunächst ein leichteres Abfließen von Lösung in die Gefässe bedingen. Der Zustrom von Nährstoffen kann nicht so viel Material liefern, als abfließt. Der Gehalt an osmotisch wirkender Substanz in der Zelle verarmt. Es ist zwar ein niedriger Turgor nötig, um ein Ausfliessen zu veranlassen, aber die Saugkraft des Zellinhaltes wird zu gering, um aus den Rindenzellen noch aufzusaugen. Theoretisch genommen wäre ein Punkt denkbar, an dem bei immer sinkendem Druck auf der Gefässseite die Schwelle des Turgordruckes, bei der das Plasma durchlässig wird, für die Lösung so gering wird, dass der Inhalt aus der Rinde nicht mehr saugen könnte. Ob diese Tatsachen wirklich erfüllbar wären, das müsste das Experiment zeigen. Die Hypothese wäre durch das Aufdecken eines Maximums der Lieferung von Wasser bei Steigen des Druckes auf der Gefässseite in ein experimentell prüfbares Stadium getreten. Von da ab müsste, da der Lieferung von osmotischem Material in der Leistungsfähigkeit eine Grenze gesetzt ist, bei weiterem Steigen ein Abfallen der Saftmengen erfolgen. Ob sich auf der Seite des Minimums solche Beziehungen ergeben, das ist sehr fraglich.

Des weiteren kann man unserer Theorie vielleicht auch auf einem anderen Wege zu Leibe rücken. Die Messung des osmotischen Druckes bei Grenzplasmolyse der Endodermiszellen ist ein weiterer Prüfstein, doch darf man dabei nicht die Schwierigkeiten vergessen, welche die "Individualität" und das Anschneiden erzeugen müsste.

Über diese und andere hieran schliessen Fragen soll später berichtet werden.

Auf eine weitere Eigentümlichkeit des Apparates werden wir weiter hinten noch zurückzukommen haben, wenn wir eine Reihe von Dingen abgehandelt haben, welche zum Verständnis erforderlich sind.

Sind derart komplizierte Dinge wie die eben geschilderten mit einem Verdauen und Anlocken von Pilzen vereinbar? Es kann nur eine verneinende Antwort geben. Der Hauptgrund liegt darin, dass bei einer Pilzverdauung die Erzeugung von Zucker zum Anlocken der Pilze und der osmotische Druck somit dem Bedürfnis der Einzelzelle anheimgestellt sein muss. Bei der Wasseraufnahme ist die Einzelzelle dem Bedürfnis der ganzen Wurzel eingegliedert. Während also die Mycotrophie eine Selbständigkeit der Zelle erfordert, ist das im zweiten Falle unmöglich. Die Leistungen der Einzelzelle sind bei der Mycotrophie viel verwickelter als bei der Selbständigkeit in der Wurzel. Zudem macht das Vollpfropfen mit Resten der Pilze eine Saugkraft der Zelle unmöglich.

An Stellen, an denen das eine stattfindet, ist das andere ausgeschlossen. Während die Organisation der Wasseraufnahme im jugendlichen Zustande auch in beschränktem Masse möglich ist, und dann eine Umwandlung der Einzelzellen zu Pilzverdauungs-

sellen stattfinden kann, ist das Umgekehrte undenkbar. In der Jugend fehlen die Pilze noch.

Zu einer extremen Mycotrophie sind aber Aufnahmewurzeln nicht umbaubar.

Betrachten wir die Pilzwurzeln genauer, so finden wir daher zwei Bautypen:

1) solche, welche zunächst, wenn oft auch gering, als Aufnahmewurzeln wirken und dann erst, nach Eintritt der Pilzverdauung, umgebaut werden.

2) Andere werden von Anfang an gleich zu extremer Mycotrophie angelegt.

Die Wasseraufnahme wird bei den ersten durch die Ausbildung der Gefässe teile noch garantiert, aber später wird die Wurzel nach aussen abgeschlossen, mitunter nur an den Orten, wo eine Infektion erfolgt ist. Die Wasserleitungsbahnen werden unterbunden.

Der zweite Typ zeigt bereits in der Anlage eine geringe Ausbildung der Wasserleitbahnen. Ein Verstopfen ist daher nicht nötig.

Einrichtungen, welche den ersten Typ kennzeichnen, sind:

Frühzeitige Anlage der Intercuten mit Kurzzellen, um den Pilzen eine Ernährung von aussen zu gönnen. Die Endodermen werden über dem Hadrom mit Korkschichten verschlossen, der Siebteil bleibt dagegen offen.

Dem zweiten Typ gehören Verkümmierungen oder auch Veränderungen an. Einen weiten Raum nehmen die Rückbildungen oder sagen wir besser, das Unterbleiben der Ausbildung des Hadromteiles ein; die grossen Gefässe treten nicht auf. Die Glieder der Linien werden immer geringer. Der Zusammenhang der einzelnen Gefässe ist nicht mehr gewahrt. Es sind nurmehr Gruppen oder gar vereinzelt stehende Gefässe da. Eine der eingreifendsten Umwandlungen ist der fehlende Anschluss des Hadromes an die Endodermis. Diese kann nicht mehr als Druckpumpe wirken.

Endlich kann garkkein Hadrom vorhanden sein. Wir finden also die Rückbildungen wieder, welche wir bei manchen submersen Wasserpflanzen gewohnt sind. In beiden Fällen ist eine regelrechte Wasseraufnahme und Leitung von vorneherein verhindert.

Ein Dickerwerden der Rinde, welches die Endodermis in weite Ferne rückt, ist sicher eine dieser Unterbindungen der Wasseraufnahme.

Dass die beiden Typen nicht völlig scharf getrennt sind in den Einzelfällen, dürfte zu erwarten sein.

Hand in Hand mit dem Einschränken der Wasseraufnahme und Wasserdurchströmung geht die oft überraschende Ausbildung von Wasserspeichern und "xeromorphen" Einrichtungen an Standorten, an denen man so etwas gern als "zwecklos" bezeichnen möchte (grosse Epidermiszellen, dicke Blätter). Die Wurzeln sind eben infolge ihrer Hadromreduktion nicht imstande, das Wasser in Zeiten grossen "Bedarfes" zu liefern.

Im Hinblick auf die Wasserleitungsbahnen ist eine Parallele sehr interessant: Orchideen, Salzparasiten und echte Parasiten.

Die drei Fälle haben einen andersartigen Gewinn der Nährsalze gemein. In allen drei Fällen sind die Wurzeln verringert. Im Hinblick auf die Ausbildung der Wasserleitungsbahnen haben die Vollparasiten und die Mycotrophen eine Rückbildung der Wasserleitbahnen. Beide benötigen keine Nährsalzlösungen, sondern beziehen die aufgebaute Nahrung in fertiger Form. Die Salzparasiten dagegen stellen sich das Eiweiss selbst aus Nährsalzen dar; sie müssen also viel Wasser verarbeiten und verdunsten, was gute Leitbahnen erfordert. Diese Parallele dürfte die beste Illustration für den Satz sein: die autotrophe Pflanze hat es nicht auf das Wasser, sondern auf die darin gelösten Salze abgesehen.

Wir können dieses Kapitel aber nicht schliessen, ohne auf eine andere Funktion des CASPARY-Streifens eingegangen zu sein.

Durch die Unterbindung des Wanderns in der Membran wird die Aufnahme unter die die Kontrolle des Plasmas gesetzt.

Besonders auf das Vorkommen von einem CASPARYschen Streifen in den zeitlebens unterirdischen Cormorizomen (Procormen) und Rhizomen von *Coralliorhiza* und den Wurzeln von *Limodorum* und *Neottia* möchte ich aufmerksam machen. Er ist sehr gut ausgebildet und wird nicht verschlossen, und trotzdem nehmen die Organe kaum Wasser auf, geschweige denn erzeugen sie einen Wurzeldruck. - (In diesem Zusammenhang soll auf die Koniferen hingewiesen werden, welche einen guten CASPARY-Streifen haben und wohl infolge ihres Verschlusses der Wurzeln und Mykorrhiza nur einen geringfügigen Wasserdruck aufweisen!).

Die Gefässe sind dermassen reduziert und liegen weit von der Primärendodermis entfernt, dass sie nur wenig Wasser erhalten und auch leiten. Zudem sind jahrelang keine oberirdischen Organe vorhanden. Treten sie auf, so sind sie dermassen hinfällig, dass sie keine grossen Ansprüche an eine Wasserversorgung stellen. Ähnliches lässt sich für manche submersen Pflanzen sagen, wie *Elodea*, *Utricularia* u.a.m. Auch hier ist ein guter CASPARY-Streifen da, ohne dass eine Wasserleitung stattfindet. Bei *Ceratophyllum* fehlen sogar die Gefässe im ausgewachsenen Zustande völlig. Das Auftreten von CASPARY-Streifen in den Rhizomen und sogar Stämmen und Blättern (Farne) bezeugt, dass er nicht immer mit der Wasseraufnahme zu tun hat.

Dagegen ist die Auslesewirkung für Hydrosole experimentell erwiesen. Es soll auf meine Arbeit in Ber. D. bot. Ges. verwiesen werden.

Ein Fehlen des CASPARY-Streifens ist mir nur in zwei Fällen begegnet: bei *Lycopodium* und bei *Epipogon Gmelini*. Dass bei *Lycopodium* die Auslesewirkung fehlt, dürfte durch das reichliche Auftreten von Aluminium in der Asche angezeigt werden. Das als Hydrosol im Boden gelöste Hydroxyd kann in die Gefässbahnen gelangen.

Bei einem völligen Fehlen der toten Leitbahnen, der Gefässe, ist ein CASPARY-Streifen und eine Auslesewirkung nicht so nötig, weil das Eindringen nur langsam erfolgt, wenn die Stoffe nicht durch Strömung in Gefässen mitgerissen werden. Die baldige Intercutis sperrt die Rinde dazu noch ab. Auf den Plasmabahnen wandern die Stoffe nicht. Wenn ein Blühen eingetreten ist, stirbt das Rhizom ab, also kann dann ein tieferes Eindringen nicht schaden.

Das Vorkommen bei den Pilzpflanzen ist ein Zeichen für die Auslesewirkung des CASPARYschen Streifens.

Im Gegensatz zum Hadrom ist das Leptom bei allen Mycotrophen nicht nur nicht rückgebildet, sondern vielmehr häufig gefördert. Es ist in der Pilzwurzel nicht nur wie sonst ein zuleitendes Organ, es ist dazu noch ein Ableitorgan geworden. Besonders gilt das für die Vollmycotrophen. Es dürfte hier viel mehr ableiten als zubringen.

Es ist von Interesse, dass der Siebteil bei manchen Pilzwurzeln offen bleibt, wenn das Hadrom längst durch Korklamellen abgedrosselt ist. Bei der Autotrophie ist gewöhnlich das Umgekehrte der Fall.

Speicherung und Pilzverdauung können sich bei gleicher Form der Wurzeln vertragen, aber zu gleicher Zeit ist das nicht der Fall. Dagegen beobachtet man sehr häufig, dass ein Organ zunächst Speicherorgan ist und dann später zum Pilzfrass verwendet wird.

Zum Schluss wollen wir die Einwirkung der Mycotrophie auf das Wurzelwerk der Orchideen wiederholen:

Frühzeitiger Verschluss der Wurzel. Anschwellen und bei Übernahme der Pilzverdauung auf das Rhizom sogar Fehlen der Wurzel. Unterbinden der Wasseraufnahme. Verkümmern und Abdrosseln der Hadrome. Langes Offenhalten der Leptome.

BESCHREIBUNG DER WURZELN DER EINHEIMISCHEN ORCHIDEEN.

VERSUCH, GESTALT UND BAU PHYSIOLOGISCH UND BIOLOGISCH ZU ERKLÄREN.

In den nachfolgenden Kapiteln soll gezeigt werden, in wie weit sich die in Vorstehendem gedanklich erschlossenen Idealkonstruktionen in der Natur wiederfinden, wie sie sich gegenseitig beeinflussen und uns so die Lebewesen erzeugen, wie wir sie in der Natur finden. Sagen wir, wie weit die Bedingungen des Standortes und der Ernährungsart sich im Innenbau auswirken.

An die Spitze aller Erörterungen müssen wir eine kurze Kennzeichnung der Orte, auf denen die Pflanze gedeiht, stellen. Es ist da häufig am interessantesten, die Verhältnisse zu berücksichtigen, welche gerade noch ein gutes Gedeihen ermöglichen. Ferner werden innerhalb jeden Verwandtschaftskreises bestimmte Neigungen erscheinen, auf die Aufgaben in bestimmter Richtung zu reagieren. Es wird sich so das Prinzip der Mannigfaltigkeit in seiner Abhängigkeit von der Erbanlage zeigen. Innerhalb eines Verwandtschaftskreises tritt keine vielgestaltige Reaktion hervor, wenn er zu denen gehört, welche sich, um ein Bild zu gebrauchen, in einem bestimmten Typ erschöpfen. Solche Kreise stehen immer an den Seitenästen des serologischen, also wirklich phylogenetischen Systems, wie das ja auch bei den Orchideen

der Fall ist. Auch innerhalb der Familie dürfen wir erwarten, dass, je ursprünglicher eine Unterabteilung ist, desto weniger Gleichheit herrscht, je abgeleiteter dagegen, desto ähnlicher wird der Bau. So werden wir in den Rhizom-Orchideen eine grössere Mannigfaltigkeit vorfinden als etwa bei den Knollen-Orchideen. Bei diesen sind Reihen zu erwarten, bei jenen nicht. Die Rhizom-Orchideen sind nicht von Anfang an für die Mycotrophie der erwachsenen Pflanze gebaut; wir werden hier viel häufiger den ersten Fall der Pilzwurzel finden, welche zunächst auf ein selbständiges Leben hindeutet. Nur bei den abgeleiteten Typen, wie etwa *Limodorum*, werden wir deutlich die Verkümmernng in der Anlage, den zweiten Typ der Pilzwurzel, vorfinden. Der letzte Typ wird dagegen in ziemlich einheitlicher Form bei den Knollen-Orchideen sich wiederfinden.

Wir wollen mit dem Formenkreise beginnen, der sich an die

EPIPACTIS-ARTEN

anschliesst. Das gemeinsame des Kreises ist die Betonung der Wurzel unter Erhaltenbleiben eines deutlichen Rhizoms. Die Wurzel ist mehrjährig. Die Entwicklung besonderer Speicherorgane unterbleibt. Die Ausbildung erfolgt nach dem Flächen- und nach dem Tiefentyp.

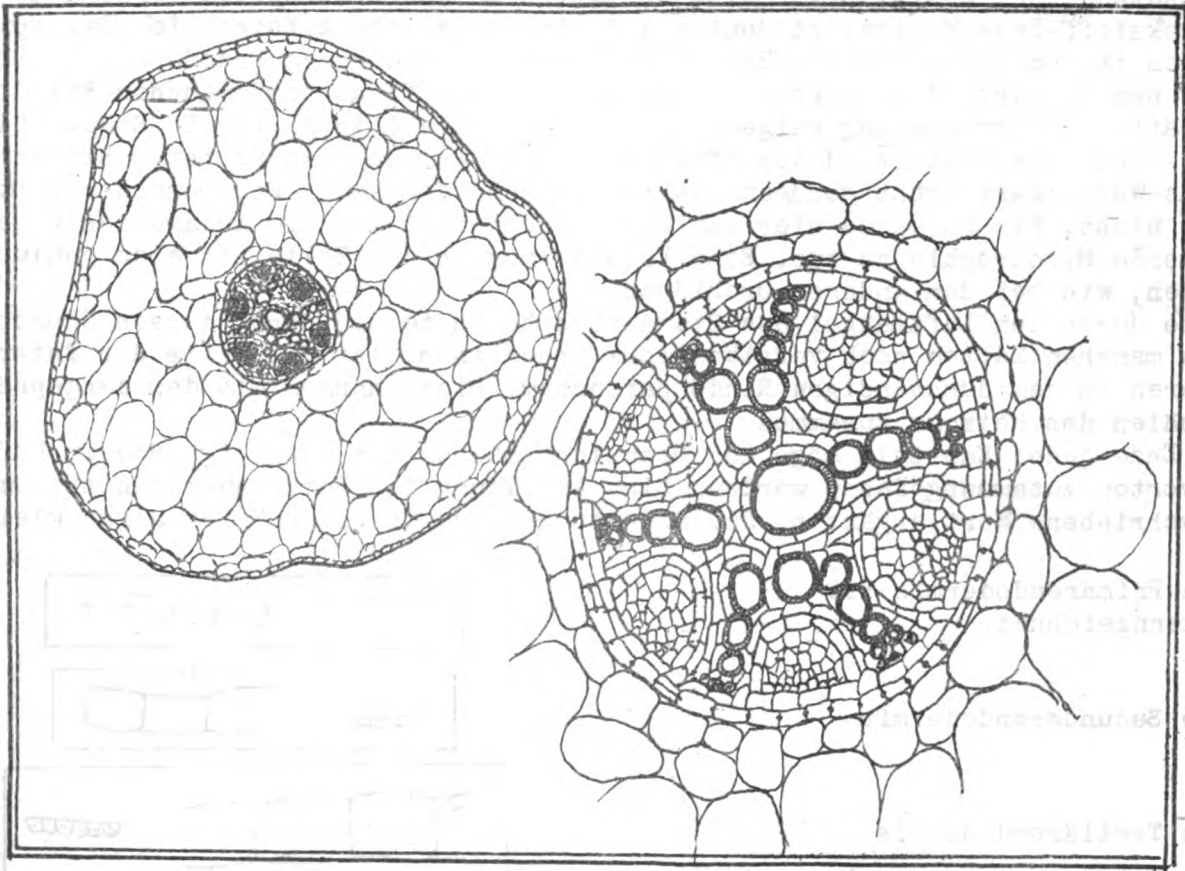


Fig. 1.

Helleborine palustris, Bündel und Wurzel quer.

Ausgesprochen wird der Flächentyp von

Helleborine (Epipactis) palustris (L.) Schrk.

verkörpert. Das Gewächs bevorzugt die feuchten und mittelfeuchten Standorte. Es

geht auf das Niedermoor, dagegen meidet es bereits das Übergangsmoor. Das Rhizom hat eine riesige Ausdehnung; die neuen Triebe werden an langen Internodien angelegt. Es findet keine Anhäufung von Sprossen statt. Auf die genaue Beschreibung der Rhizome soll hier nicht eingegangen werden, da das einem besonderen Kapitel vorbehalten bleiben soll. An dieser Stelle möge nur das zum Verständnis des Wurzelbaues Unentbehrliche hervorgehoben werden. Da wo ein so mächtiger Wurzelstock auftritt, übernimmt er die Speicherung. Wurzeln bleiben daher schlank, zumal ja die Pflanze nicht zu starker Mycotrophie neigt, was ebenso wie die Speicherung zum Anschwellen bei den Orchideen führt.

Eine tiefgründige Bewurzelung ertübrigt sich wegen der grossen Ausdehnung des Rhizoms. Auch macht das der häufig sehr nasse Boden infolge Sauerstoffmangel nicht erstrebenswert. In diesen Substraten ist zudem die oberflächliche Schicht infolge der reichlicheren Durchlüftung auch reicher an aufnehmbarem Stickstoff. Die Wurzeln haben keine sehr lange Lebensdauer, doch beläuft sie sich immerhin auf ca. 3 Jahre. Eine Conservation ist daher nicht so ausgeprägt, und eine Metacutis wird erst spät angelegt. Die Verankerung der gut entwickelten Luftorgane besorgt das Rhizom in sehr vollkommener Weise. Die verholzten Elemente sind auf das Hadrom beschränkt. Die Wände der Tracheen und Tracheiden sind, wohl infolge ihrer geringen Beanspruchung auf Zugfestigkeit, nur schwach verholzt.

Das Blattwerk ist kräftig entfaltet und die Lamina dünn. Die Transpiration ist bedeutend, ja, es ist sogar eine Guttation an der Blattspitze vorhanden. Auch das Stickstoff-Basenäquivalent deutet auf eine ziemliche Autotrophie. Das spiegelt sich in dem wohlgeformten Hadromstern wieder. Die ganze Endodermis bleibt dabei auf dem Primärstadium stehen. Dennoch kann die Pflanze auf manchen Standorten eine kräftige Pilzverdauung zeigen, wenn sich auch völlig pilzfreie Stücke finden lassen. Diese Standorte sind des Öfteren doch so arm an verarbeitetem Stickstoff, dass das Wurzelwerk nicht genügend Nährsalze schaffen kann. Ein besonderer Umbau erfolgt nicht. Wir haben es hier mit einer noch nicht auf die Anlage des Organes einwirkende Mycotrophie zu tun. Eine Veränderung in der Zelle ist aber genau so vorhanden, wie bei den anderen Orchideen.

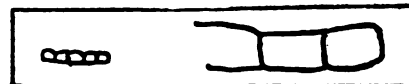
Eine durch den Luftmangel des Standortes bedingte und durch dessen Überschwemmung zu manchen Zeiten noch verständliche Erscheinung ist die Weite der Inter-cellularen in dem dünnwandigen Rindenparenchym. Diese hängen mit den ausgeprägten Luftkanälen des Rhizoms zusammen.

Am Ende jedes Kapitels möge der Übersicht halber der jeweilige Bau in kurzen Schlagworten zusammengefasst werden. Eine Abbildung des Wurzelquerschnittes möge das geschriebene Wort ergänzen. Die Signaturen sind in allen Zeichnungen gleich.

Die Primärendodermis ist gekennzeichnet.



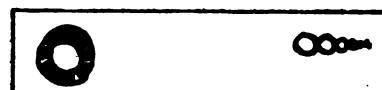
Die Secundärendodermis



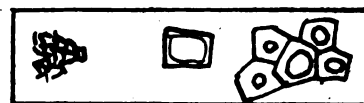
Die Tertiärendodermis



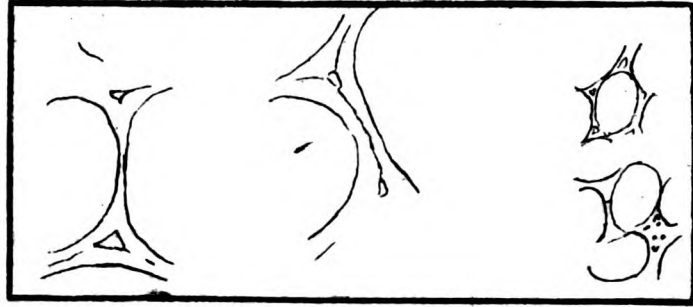
Der Hadromteil durch folgende Kennzeichnung der Zellen:



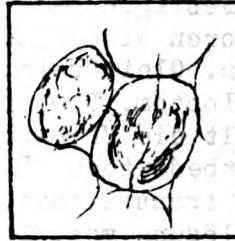
Der Xylemteil und die Verbindung zwischen ihm und der Endodermis.



Die Collenchyme.



Die Pilzballen.



Die starke Vergrößerung wurde mit Winkel 5 Ocular 0, die schwache mit Winkel A B Ocular 0 erzielt.

Langes Rhizom, kurze dünne Wurzeln, Primärendodermis, Hadromstern, dünnwandige Rinde. Anfangs Wasseraufnahme, später oft Mycotrophie. Weite Intercellularen in der Rinde.

Eine Stellung zwischen dem Flächen- und dem Tiefentyp nimmt ein:

Helleborine (Epipactis) rubiginosa Gaud.

Die Pflanze ist an mittelfeuchten Wandrändern anzutreffen, aber wenigstens zeitweise etwas trockenere Standorte wie bewachsene Steinhalden, Seestrand usw. ermöglichen ihr ein Gedeihen.

Wenn auch der Wurzelstock bei weitem nicht die Ausmasse der vorhergehenden Art aufweist, so ist er doch ganz gut entwickelt. Über seine Bauart, wie etwa die gedrängte Anordnung der Sprosse zu berichten, ist hier nicht der Ort.

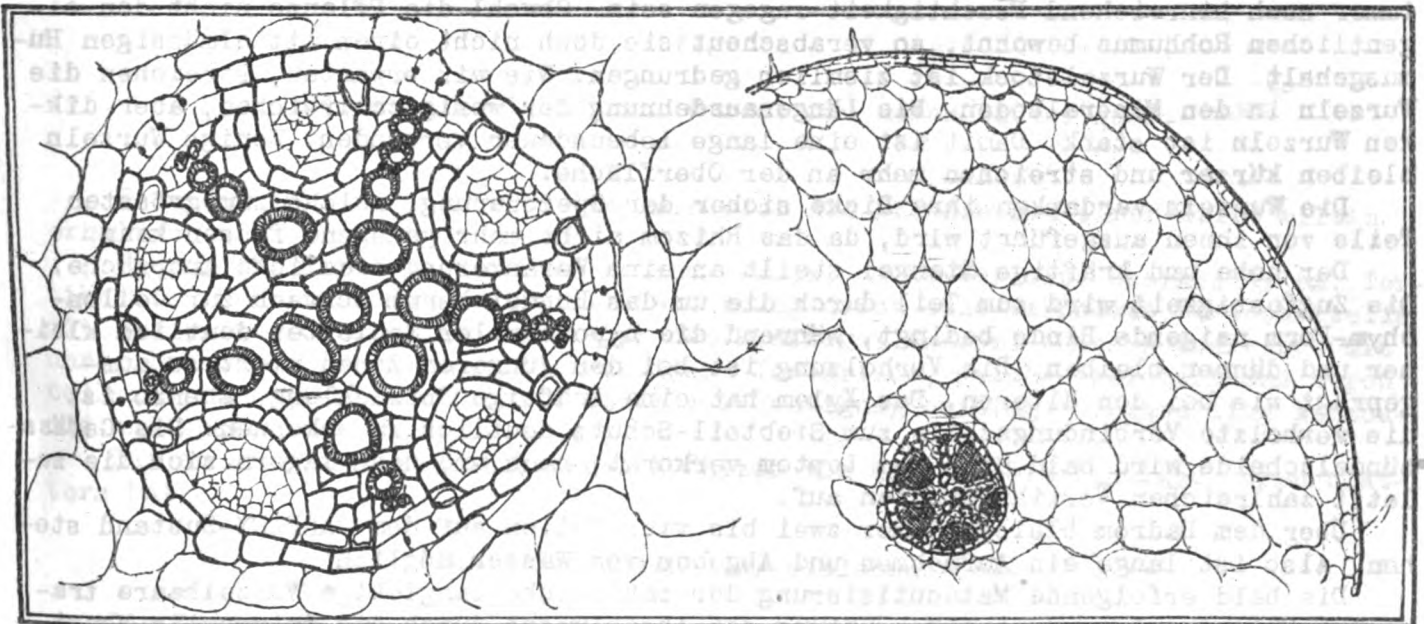


Fig. 2.

Helleborine rubiginosa. Wurzel und deren Bündel quer.

Die Nährlösungen finden sich in tieferen Schichten. Ein Teil der Wurzeln stösst in den Mineralboden; manche aber bleiben etwas mehr im Humus, ohne dass eine deutliche Änderung der Gestalt zu erkennen wäre. Die Anzahl der mittellangen Wurzeln ist immer noch gross, obgleich nicht so viel als bei *H. palustris*. Weil das Rhizom nicht mehr das alleinige Speicherorgan ist, so müssen die Wurzeln das mit übernehmen. Die Zellenzahl des Rindenparenchyms ist vermehrt bei gleichen Ausmassen der Einzelzellen.

Die Aufgabe der Verankerung teilt das Rhizom mit den dickeren Wurzeln. Die Lebensdauer ist offenkundig grösser geworden, was sich in der kräftigen Metacutisierung kund gibt. Im Winter überzieht sich die Spitze ebenfalls mit einer Metacutis. Die Intercutis wird aber nicht bald erzeugt, um die Saugfähigkeit nicht zu beschränken. Während die eigentlichen Festigungselemente fehlen, sorgt eine Verdickung der Wände des Hadroms für einen besseren Widerstand bei Zug. Im Alter kann man die ganz schwachen Ersatzfasern antreffen. Gleichzeitig damit lagern sich Korklamellen in die Gefässbündelscheide über dem Leptom. Die Verholzung einer Pericykelzelle an der Grenze von Xylem und Leptom stellt die Verbindung der Festigungselemente her, aber die Stärke der Verholzung ist unbedeutend. Da das Blattwerk dünn ist und bei kräftiger Entfaltung nicht nur stark transpiriert, sondern sogar guttiert, so liegt ein grosser Verbrauch von Nährlösung vor. Der Hadromstern ist daher mächtig gebildet. Das lange Offenbleiben der Scheide über dem Hadrom und die späte Anlage der Intercutis lassen auf eine ausgedehnte Wasseraufnahme schliessen.

Trotzdem findet sich, besonders in den oberwärts im Humus gelegenen Wurzeln, eine Pilzverdauung. Eine weitere Veränderung der Wurzel ist damit aber nicht verknüpft. Auch erfolgt sie nicht auf jedem Substrate, sondern nur so nebenher.

Zusammengefasst: Mittellanges Rhizom, mittellange dickliche Wurzeln, schwächliches Xylem mit starkem Hadrom über diesem Primärendodermis. Im Alter Korkendodermis über dem Leptom. Dünnwandige Rinde mit sehr unregelmässiger Verpilzung. Metacutis bei langem Offenbleiben.

Helleborine (Epipactis) latifolia (L.) Mch.

Dieses Germerblatt ist im Gebüsch und in nicht zu schattigem Walde zu Hause. Zu Zeiten kann die Oberfläche antrocknen, doch muss in nicht allzu grossen Tiefen immer noch hinreichend Feuchtigkeit zugegen sein. Obwohl die Pflanze nicht den eigentlichen Rohhumus bewohnt, so verabscheut sie doch nicht einen mittelmässigen Humusgehalt. Der Wurzelstock ist ziemlich gedrungen. Wie wir erwarten, streichen die Wurzeln in den Mineralboden. Die Längenausdehnung der wenig zahlreichen, aber dicken Wurzeln ist stark. Damit ist eine lange Lebensdauer verbunden. Wenige Wurzeln bleiben kürzer und streichen mehr an der Oberfläche.

Die Wurzeln verdanken ihre Dicke sicher der Speicherung, welche zum grössten Teile von ihnen ausgeführt wird, da das Rhizom nicht mehr genügend fassen kann.

Der hohe und kräftige Stengel stellt an eine Verankerung ziemliche Ansprüche. Die Zugfestigkeit wird zum Teil durch die um das Bündel herum schwach zur Collenchym-Form neigende Rinde bedingt, während die hypodermalen Schichten deutlich kleiner und dünner bleiben. Die Verholzung ist bei den jüngeren Zonen nicht so ausgeprägt wie bei den Älteren. Das Xylem hat eine kräftige Entwicklung. Ebenso ist die verholzte Verbindungszelle zum Siebteil-Schutz deutlich zu erkennen. Die Gefässbündelscheide wird bald über dem Leptom verkorkt; nach und nach lagern sich die zuletzt zahlreichen Tertiärlamellen auf.

Über dem Hadrom bleiben immer zwei bis vier Zellen auf dem CASPARY-Zustand stehen. Also ist lange ein Aufnehmen und Abgeben von Wasser möglich.

Die bald erfolgende Metacutisierung der zahlreiche langlebige Wurzelhaare tragenden Rhizodermis und eine Verspätung des Abschlusses durch die Intercutis zeugt für eine lange Saugfähigkeit der Wurzel. Die mächtige Entwicklung der Hadromteile stimmt mit einer guten Wasserdurchströmung überein. Die Pflanze zeigt die sehr starke Transpiration durch das leichte Vertrocknen, wenn man sie abreist oder wenn ein trockener Sommer auftritt.

Obwohl alle diese Einrichtungen auf einen Aufbau der Eiweisstoffe aus anorgani-

schen Salzen hindeuten, so trifft man nicht selten die dünnen hypodermalen Rindenschichten verpilzt an. Wir haben hier eine Trennung in osmotisch und als Pilzfresszellen wirkende Gewebe und in festigende und speichernde. Die (aber nicht immer anwesende) Verpilzung ist an bestimmte Böden und Standorte geknüpft.

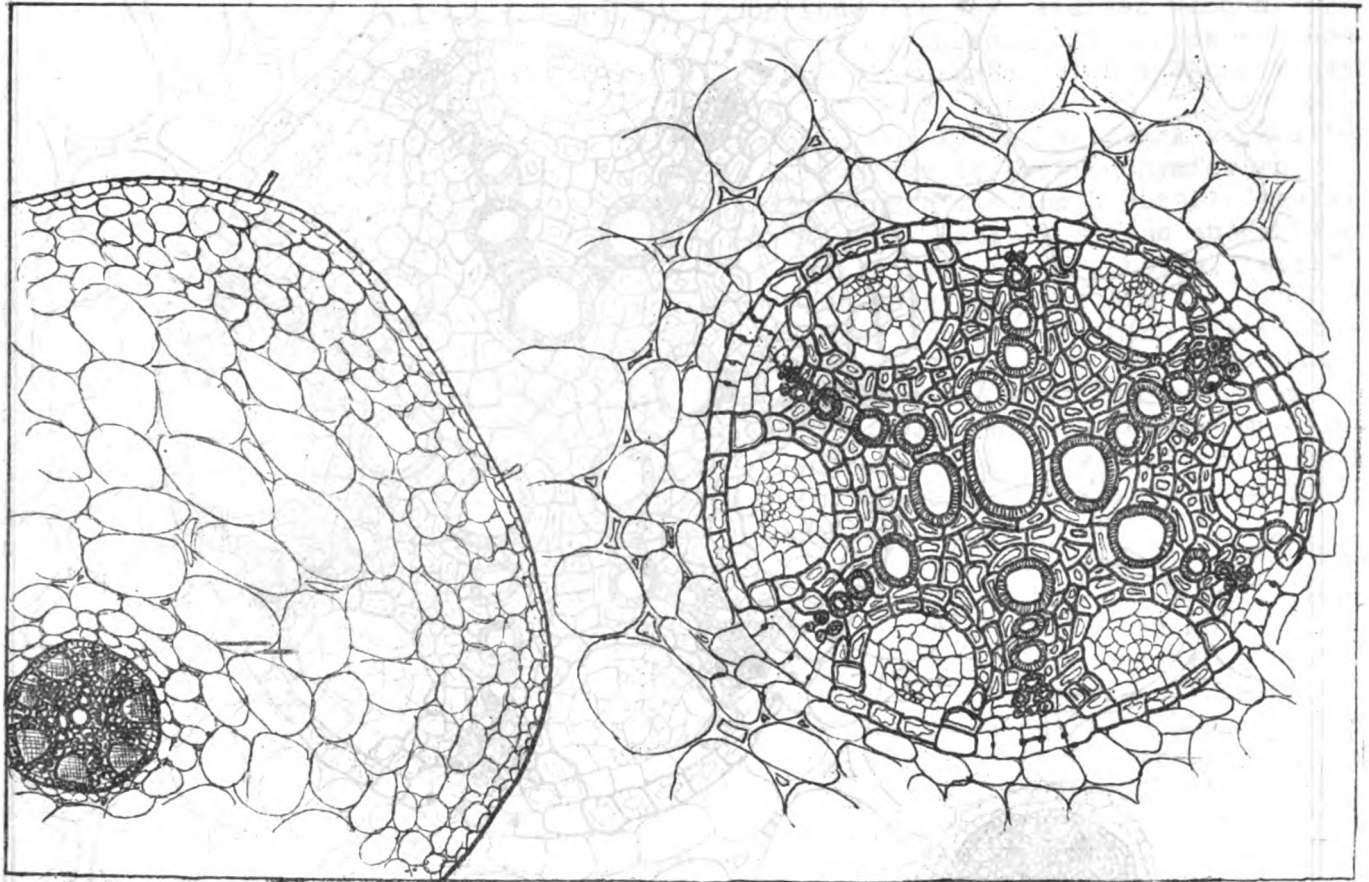


Fig. 3.

Helleborine latifolia. Wurzel und deren Bündel quer.

Wenn der Wald zu hoch wird, so kann sich die Pflanze mit ihrer Hilfe allein erhalten.

Übersicht: Etwas gestauchtes Rhizom. Lange, dicke Wurzeln. Starkes Xylem. Tertiärendodermis über dem Leptom mit Verbindung durch eine verholzte Pericykelzelle mit dem Xylem. Primärendodermis über dem kräftigen Hadrom. Dünne Aussenrinde mit unregelmässiger Verpilzung. Dickwandigere Innenrinde, welche speichert und durch collenchymartige Beschaffenheit etwas zur Festigung beiträgt. Frühzeitige Metacutis und späte Intercutis.

Das am meisten zusammengestauchte Rhizom von unsern selbständigen Germerblättern hat

Helleborine (Epipactis) violacea Rohb.

Die Standorte der Pflanze sind ziemlich schattig, aber wenig humös und nicht gerade feucht; im Gegenteil, der Mineralboden liegt an den zu Gesicht gekommenen Plätzen nur wenig unter der Moosdecke.

Die Wurzeln sind wenig zahlreich, aber sie sind sehr dick und von überraschender Länge. Wir konnten einmal in einem festen Mischsandboden des Westerholzes (Bezirk Landsberg a/L.) die Wurzeln reichlich einen ganzen Meter tief verfolgen.

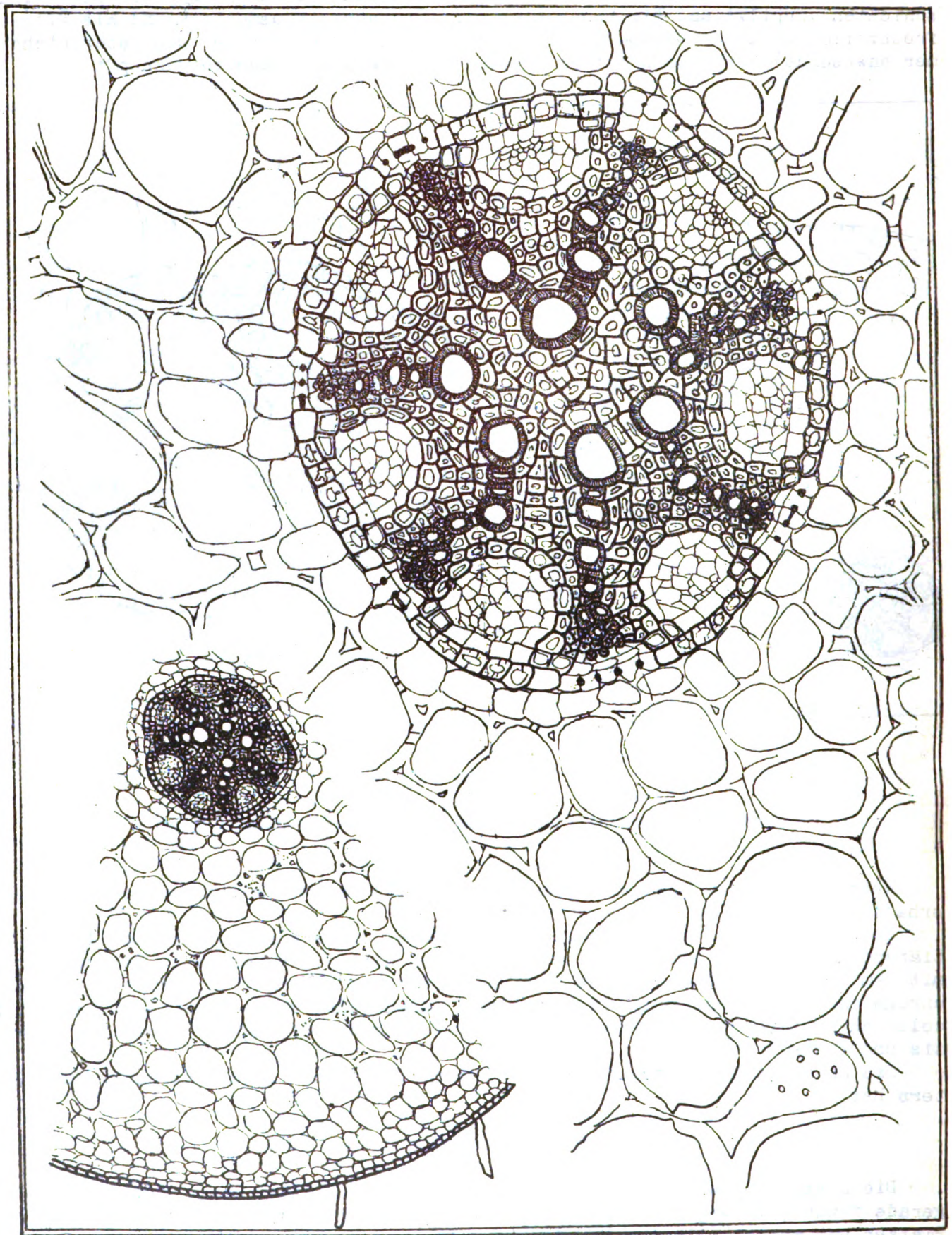


Fig. 4.

Helleborine violacea. Wurzel und deren Bündel.

Da die Pflanze nicht im Humus wurzelt, so ist sie nicht verpilzt.

Das Rhizom ist zu klein, um eine nennenswerte Menge Reservestoffe fassen zu können. Die Speicherung ist daher eine Aufgabe der Wurzeln geworden. Die Innenrinde ist völlig von Stärke erfüllt. Die hypodermale Aussenschicht umfasst nur zwei Lagen dünner und kleiner Parenchymzellen.

Im Gegensatz dazu sind die Zellen der Innenrinde mit sehr starken Wänden versehen. Um das Bündel herum haben sie die Gestalt eines Lücken-Collenchyms angenommen. Die Festigung wird somit auch durch die derbe Rinde besorgt. Die Wände müssen des Stoffaustausches wegen reich getüpfelt sein.

Das Bündel trägt den Stempel der Zugfestigkeit. Das Xylem hat stark verholzte Wände. Es sind keine Ersatzfasern mehr, sondern regelrechte Sklerenchymfasern. Zwei verholzte Pericycl-Zellen verbinden die Holzfasern mit dem Siebteil-Schutz. Die Endodermis ist hier mit deutlichst hervortretenden Tertiärlamellen ausgerüstet.

Um für die stark verdunstenden Blätter das nötige Nass heraufzuholen, bedarf es einer guten Leitungsbahn und einer umfangreichen Saugzone. Die Blätter sind unterseits violett angehaucht. Ob man das etwa im Sinne STAHLs, als eine die Blatterwärmung bewirkende Einrichtung ansehen darf, was einer Erhöhung der Transpiration gleich käme, möge dahingestellt bleiben. Der Hadromteil ist hier wohl am stärksten ausgebildet. Durch fünf primär bleibende Endodermiszellen ist eine lange Aufnahmezeit ermöglicht. Die Oberfläche der Wurzel ist durch die reiche Entwicklung von Haaren vergrößert. Die Metacutisierung bewirkt eine ausgedehnte Tätigkeit, welche nicht durch eine Anlage einer Intercutis gehemmt wird.

Wir können diese Pflanze als ein Beispiel für die Ausgestaltung einer Rhizomorchidee nach dem Tiefortyp bezeichnen, wenn die Speicherung von den Wurzeln übernommen ist, und die Ernährung dabei selbständig geblieben ist.

Zusammenfassung: Sehr lange und dicke Wurzeln an einem zusammengeschobenen Rhizom. Mächtiges Xylem; dieses durch zwei verholzte Pericykelzellen mit einer widerstandsfähigen tertiären Endodermis verbunden, sodass eine feste Röhre um den Siebteil gebildet wird. Ein mächtiges Hadrom besorgt eine gute Wasseraufnahme und -Leitung. Die CASPARY-Scheide bleibt auf diesem Zustande stehen. Viel gut metacutisierte Wurzelhaare und ein verzögerter Verschluss durch eine Intercutis. Die Verpilzung fehlt der Pflanze völlig. Die Innenrinde mit verdickten Wänden, welche um das Bündel zu einem Lücken-Collenchym werden.

Wenn die *H. violacea* von manchen früher auch als ein Hybrid von *H. latifolia* mit *H. microphylla*, aufgefasst wird, so kann man dieser Ansicht auch durch den Hinweis auf die vollständig selbständige Lebensweise und ihren eigenartigen Wurzeltyp begegnen. An unseren *Helleborine violacea*-Standorten, z.B. auf der schwäbisch-bayerischen Hochebene gibt es keine *H. microphylla*. Dagegen finden sich alle Übergänge zu *H. latifolia*, sodass es schwer ist, zu sagen: wo hört die eine auf und wo fängt die andere an. Aber an den schattigen Mineralböden findet man die Art ganz ausgeprägt. In manchen Dingen wie Mycotrophie leitet die *H. latifolia* eher über zu

Helleborine (Epipactis) microphylla Sw.

Diese bildet einen schroffen Gegensatz zu der Vorhergehenden. Auch sie hat zwar ein dürftiges gestauchtes Rhizom, aber die eher noch dickeren Wurzeln sind kurz im Vergleich zu ihm. Die Standorte sind stark humös und häufig so arm an Licht, dass eine Assimilation nur durch ganz grosse Schattenblätter ermöglicht wäre. Aber die oberirdischen Anteile dieses Gewächses sind krüppelhaft. Die Verkümmern der Blätter geht so weit, dass man auf den ersten Blick einen kranken Stock vor Augen zu haben glaubt. Sie sind mehr oder minder klein und dicklich. Es dürfte somit nur eine schwache Verdunstung und durch den schwachen Chlorophyllgehalt nur eine winzige Assimilation stattfinden.

Die Spitzen der Wurzeln besorgen die Speicherung und sind nur auf ganz kurzer Zone an der blühenden Pflanze zur Wasseraufnahme befähigt. Das sehr kleine Hadrom ist noch als Stern ausgebildet. Es ist nun sehr interessant, dass der Holzteil sehr frühzeitig geschlossen wird, während das Leptom immer noch Durch-

lasszellen in der Tertiärendodermis führt. Der Siebteil nimmt nun auf und leitet ab.

Wenige verholzte Fasern in der Mitte des Bündels genügen für die Festigung. Der Anschluss des Hadroma an die Tertiärendodermis über dem Leptom ist durch schwach verholzte Zellen angedeutet. Im Einklang mit diesem Umbau der Wurzel steht

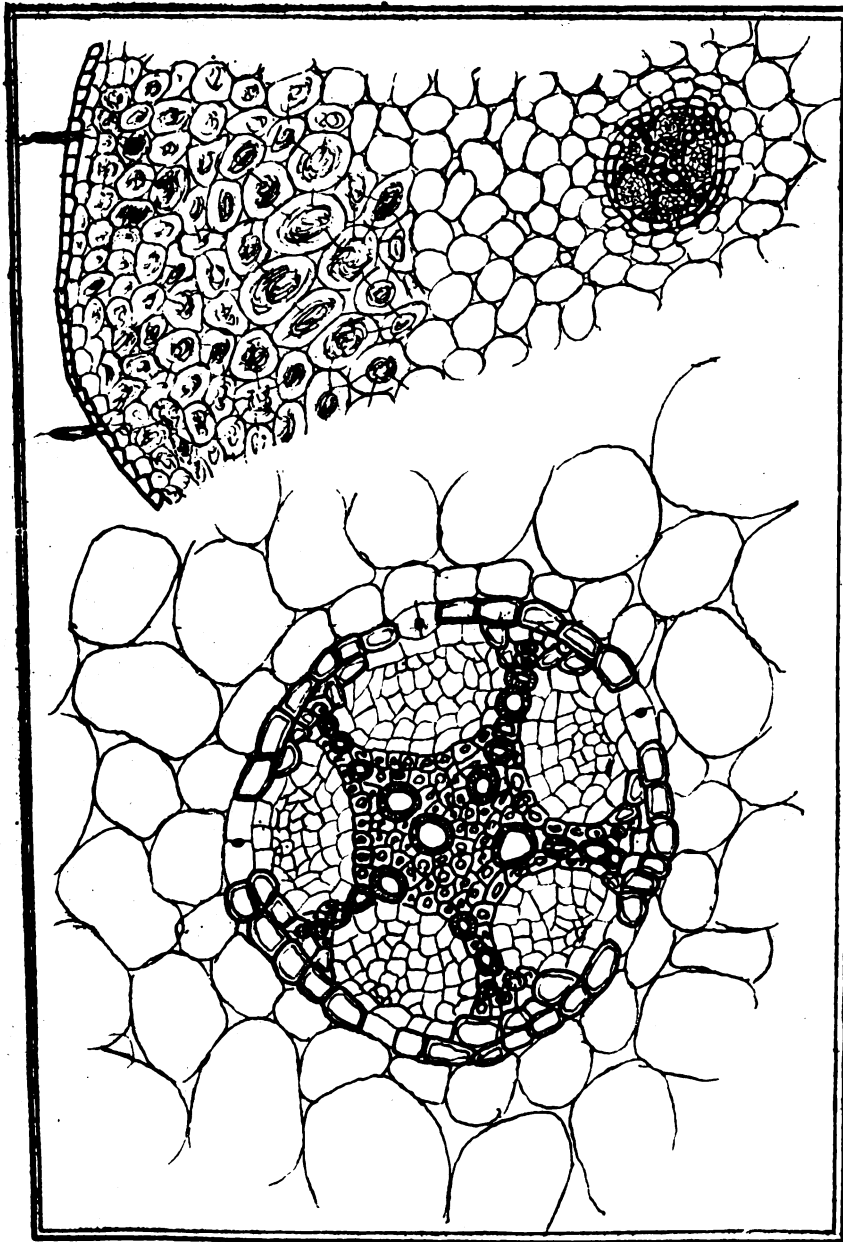


Fig. 5.

Helleborine microphylla und deren Bündel quer.

die extreme Verpilzung der gesamten dicken Rinde. In der Jugend ist eine spärliche Behaarung vorhanden. Die Metacutisierung existiert bald, spät aber erst die Intercutis. Wir haben hier im Hadrom nur geringe Verkimmerung, dagegen einen baldigen Umbau, der die Wasserdurchströmung abdrosselt. Die *H. microphylla* ist eine Etappe auf dem Übergang zur vollständigen Mycotrophie. Nach WETTSTEIN (Studien über die Gattungen *Cephalanthera*, *Epipactis* und *Limodorum*, Östr. bot. Ztschr. 1889 Nr. 11 und 12) stellt sie den Beginn einer Reihe dar, welche über *Cephalanthera* zu *Limodorum* führt.

Die Zwischenglieder sind *H. Oregana*, *falcata* und *cucullata*. Die letzte hat bereits stark reduzierte bleichgrüne Blätter. Auch hinsichtlich des Sporns in der Blüte ist die Reihe lückenlos. Leider stand uns kein Material zur anatomischen Untersuchung zur Verfügung, doch wird von Vielen *H. cucullata* zu *Cephalanthera* gestellt (siehe JONES REICHENBACH) und wir wollen daher erst *Cephalanthera* abhandeln und dann erst mit *Limodorum* den reizvoll erhaltenen Weg von der Autotrophie zur planta subterranea (wie IRMISCH diese Vollsaprophyten bezeichnet) abschliessen. Die *H. microphylla* steht nach unserer Ansicht den *Cephalantheren* näher als *Limodo-*

rum, dem dieser sich mehr anschliesst. Bevor wir zu *Cephalanthera* übergehen, soll noch kurz die Konstruktion wiederholt werden.

Zusammenfassung: Dicke kurze Speicher- und Pilzwurzeln. In diesen zunächst noch ein Hadromstern, welcher aber durch frühzeitigen Verschluss der Endodermis über dem Hadrom abgedrosselt wird. Im Gegensatz dazu über dem Siebteil Tertiärendodermis mit Durchlasszellen. Umbaupilz-Wurzel.

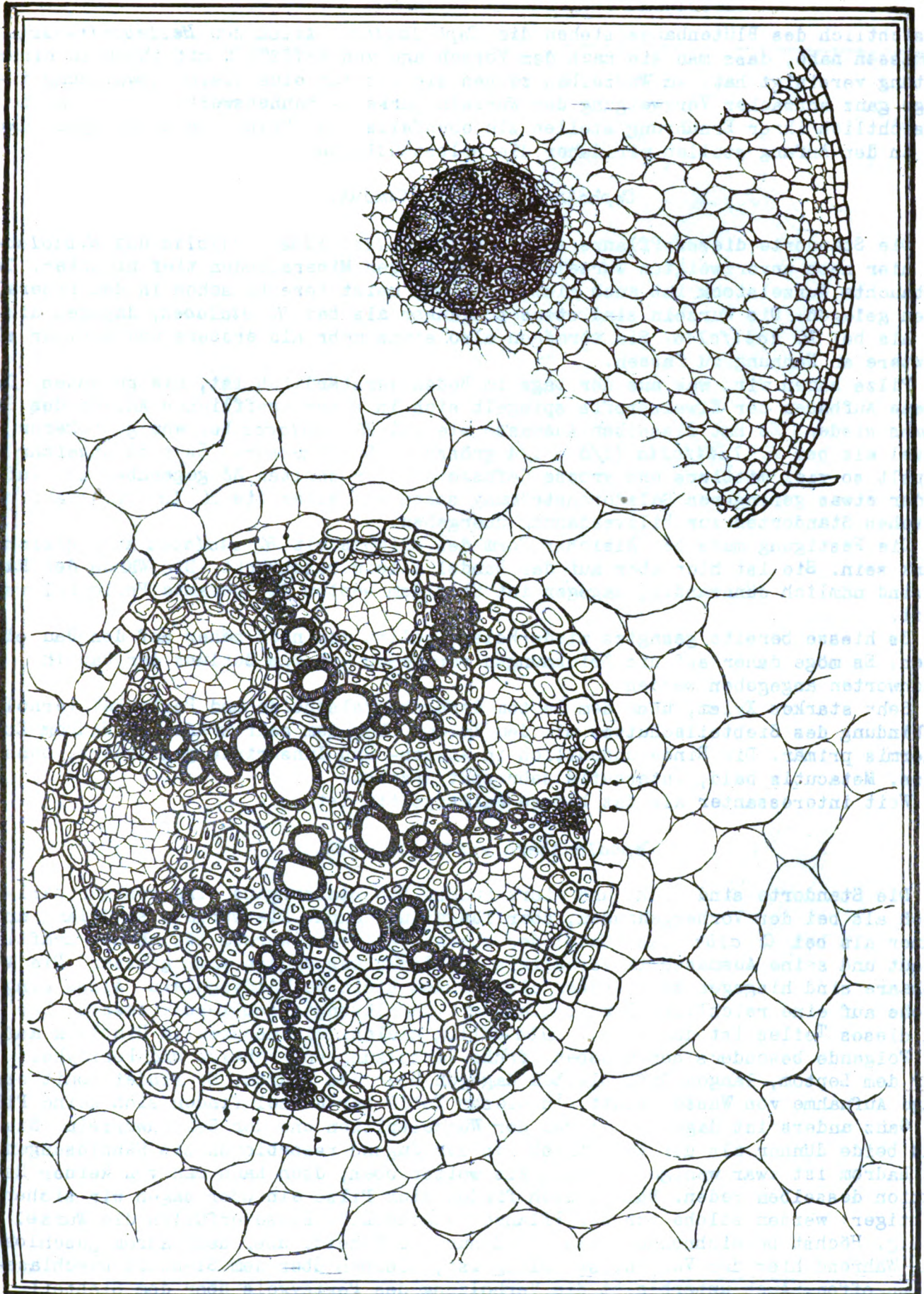


Fig. 6.

Cephalanthera alba. Wurzel und deren Bündel quer.

Hinsichtlich des Blütenbaues stehen die *Cephalanthera*-Arten den *Helleborine*-Arten dergestalt nahe, dass man sie nach dem Vorschlage von WETTSTEIN mit ihnen zu einer Gattung vereinigt hat. Im Wurzelbau zeigen sie bis auf eine kleine Abweichung infolge ganz schwacher Verzweigung der Wurzeln gar keine nennenswerten Unterschiede. Hinsichtlich ihrer Ernährung stellen sie ebenfalls eine Reihe von Autotrophie dar.

An den Anfang stellen wir daher die selbständigste

Cephalanthera alba Simonk.

Die Standorte dieser Pflanze sind die von *Helleborine latifolia* und *H. violacea*. Die hier noch unverzweigten Wurzeln stossen in den Mineralboden tief hinunter. Der gestauchte Wurzelstock ist auch ziemlich tief, meist bereits schon in dem Mineralboden gelegen. Die Wurzeln sind etwas schlanker als bei *H. violacea*, dagegen dicker als bei *H. latifolia*. Sie vermögen also etwas mehr als erstere und weniger als letztere an Nahrung zu fassen.

Pilze haben wir, was aus der Lage im Boden verständlich ist, nie gefunden. Das eigene Aufbauen der Eiweisstoffe spiegelt sich in einer trefflichen Anlage des Hadromes wieder. Es hat dieselben Ausmasse wie bei *H. violacea* bei wenig dickerer Wurzel als bei *H. latifolia* ($1/3 - 1/4$ grösserer Durchmesser). Es sind ungefähr doppelt so viel mittlere und grosse Gefässe da. Wir zählten 33 gegenüber 17. Infolge der etwas geringeren Salzdurchströmung sehen wir daher die *H. latifolia* auf gleichen Standorten zur Pilzverdauung übergehen.

Die Festigung muss bei gleicher Form des Rhizoms mit *H. violacea* auch gleich stark sein. Sie ist hier aber auf das Bündel allein beschränkt. Die Wände der Rinde sind nämlich dünnwandig, dagegen ist über dem Leptom das gesamte Pericykel verholzt.

Es hiesse bereits gesagtes wiederholen; wollte man noch näher auf den Bau eingehen. Es möge daher auf die Zeichnungen verwiesen und zum Schluss der Bau in Stichworten angegeben werden:

Sehr starkes Xylem, über dem Leptom Gefässbündelscheide und Pericykel verholzt. Verbindung des Siebteilschutzes mit dem Xylem. Über dem sehr kräftigen Hadrom Endodermis primär. Die Rinde undeutlich in Aussen- und Innenrinde gegliedert, ohne Pilze. Metacutis bald, Intercutis sehr spät erzeugt.

Weit interessanter als das blasse Waldvögelein ist

Cephalanthera ensifolia Rich.

Die Standorte sind licht und stark humös. Die Blattorgane sind weniger zahlreich als bei der Vorhergehenden, aber länger und dünn. Die Wurzeln sind lang und dünner als bei *C. alba*. Das Bündel der oberen Teile der Wurzel ist ebenso kräftig gebaut und seine Ausmasse im Verhältnis zur Dicke des Organs eher grösser. Die Wurzelhaare sind hingegen zahlreicher als bei dem bleichen Waldvögelein. Alles Dinge, welche auf eine reichliche Durchspülung mit Nährlösungen schliessen lassen. Der Bau dieses Teiles ist dem von *C. alba* völlig gleich. Wir möchten im Hinblick auf das Folgende besonders hervorheben: frühe Verholzung von Scheide und Pericykel über dem Leptom, langes Offenbleiben dagegen über dem Hadrom. Es findet somit eine lange Aufnahme von Wasser statt. In diesem Teile der Wurzel finden sich keine Pilze. Ganz anders ist dagegen der Bau der Wurzelspitzen und der Seitenwurzeln. Sie sind beide dünner als der Haupttrieb. In der Jugend resorbieren sie Nährlösungen. Das Hadrom ist zwar weniger mächtig als weiter oben, doch kann man von keiner Reduktion desselben reden. Bald jedoch finden sich Pilze ein oder sagen wir sicher richtiger: werden solche von der Pflanze "angelockt". Diese erfüllen die Wurzel völlig. Höchst bezeichnender Weise wird nun die Scheide über dem Hadrom geschlossen. Während hier der Verschluss völlig ist, bleiben über dem Siebteil Durchlasszellen offen. Auch unterbleibt die Verholzung des Pericykels über dem Siebteil.

Diese unteren Teile der Wurzel zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit denen von *H. microphylla*. Wir wollen daher beide mit einander vergleichen und die Unterschiede hervorheben.

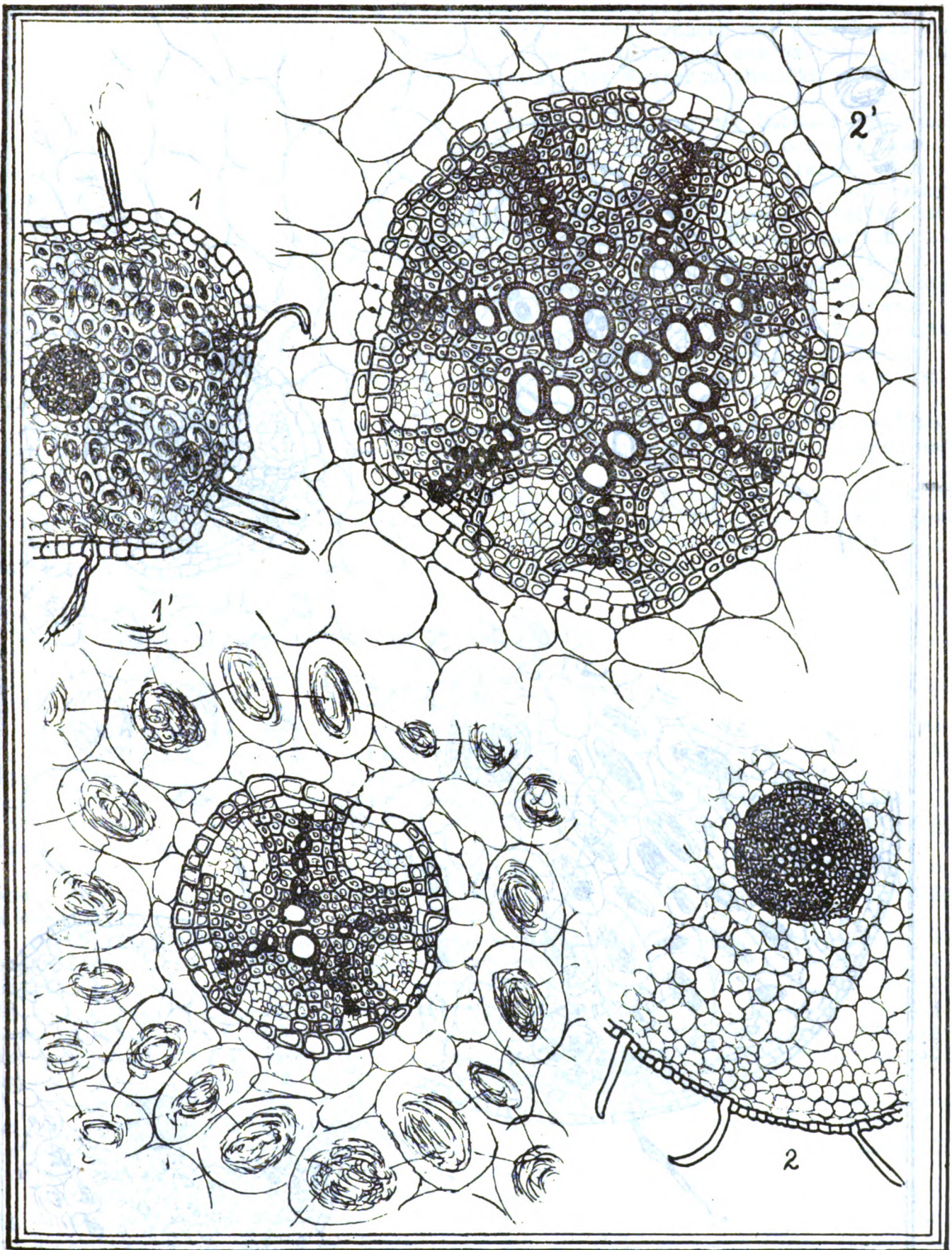


Fig. 7.

Cephalanthera ensifolia. Wurzel und deren Bündel quer.

1 und 1 unverpilzt, 2 und 2 unverpilzt.

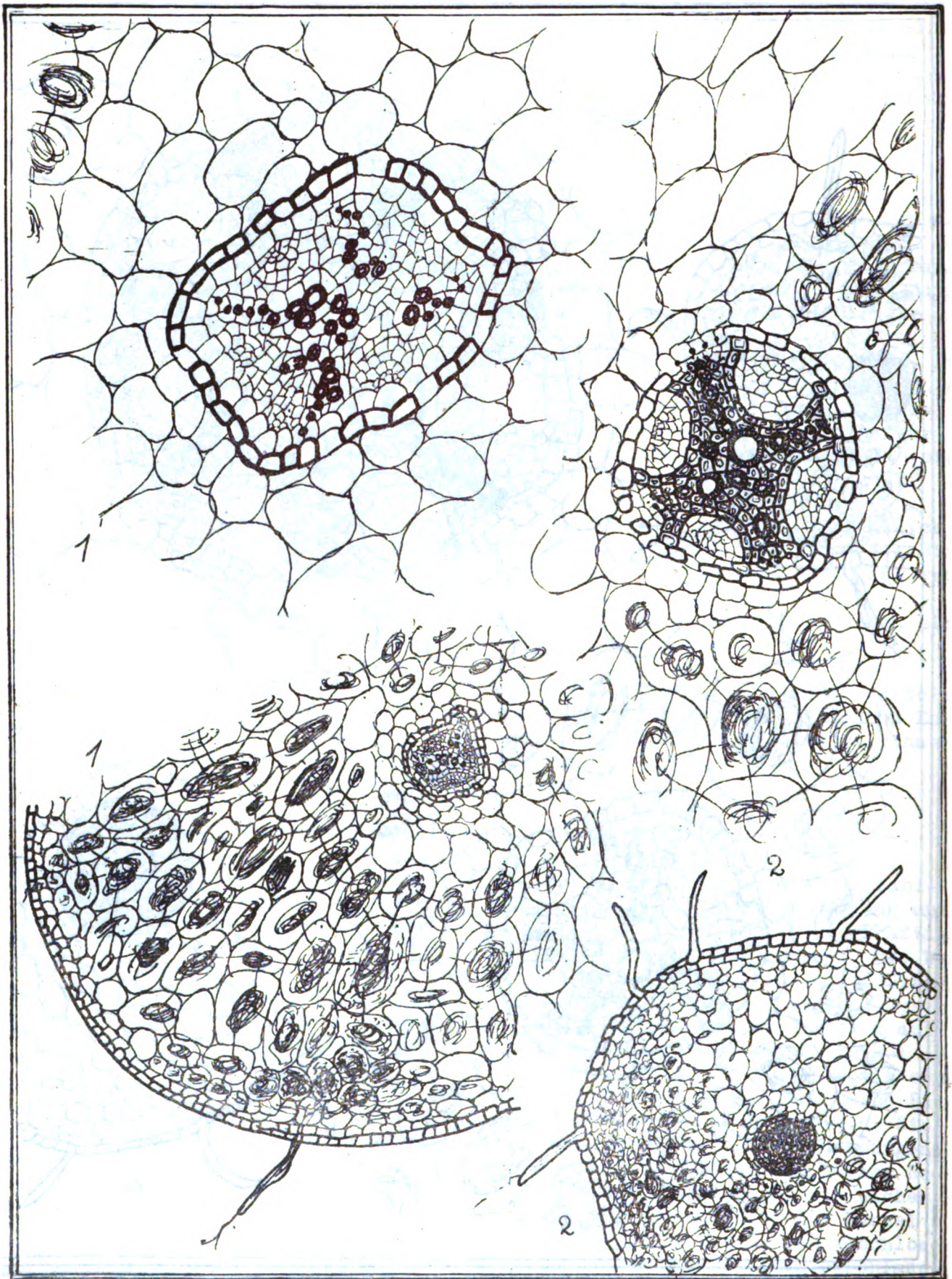


Fig. 8.

Cephalanthera rubra, Wurzel und deren Bündel quer.

1 und 1 dicke, 2 und 2 dünne Wurzeln.

Das Xylem ist bei dem Waldvögelein viel besser ausgebildet. Im Zusammenhang steht sicher damit eine mächtigere Entfaltung der oberirdischen Axen. Während beim kleinblättrigen Germerblatt die Wurzel aus den gleichen Gründen nur ganz kurze Zeit als Aufsaugorgan tätig ist, und sich bereits eine Verkümmernng des Hadroms geltend macht, ist das Hadrom hier infolge länger andauernder Wasserdurchströmung noch nicht verkrüppelt.

Wir haben es eben hier mit einem viel typischeren Fall einer Umbau-Pilzwurzel zu tun. Der Anstoss zum Umbau ist die Gegenwart der Symbionten. Es besteht eine gewisse Ähnlichkeit mit der Abwehr von harmlosen Parasiten in der Pflanze. Auch in diesen Fällen gibt die Anwesenheit der Schmarotzer den Anlass zu einer Verkorkung der Endodermis, aber diese ist dann vollständig. Bei der Mycotrophie bleibt aber der Siebteil offen. Der Unterschied zwischen "gewollter" und "ungewollter" Ansteckung ist hiermit gegeben. Dieselbe Reaktion wie auf Infektion kann man auch einfach durch Verletzen erzielen. Die Endodermis reagiert eben auf die Wund-"Hormone" anders, als wenn sie die Wasserdurchströmung einengen will. Während in ersteren Fällen das Gewebe ausserhalb der Endodermis abstirbt, ist es in diesem Falle aktiv stark tätig und erzeugt einen Strom von Eiweiss und anderem Nährmaterial in die Bündel hinein. Deshalb muss das Bündel über der hierzu nötigen Leitbahn, dem Leptom, offen bleiben.

Zusammenfassung: Gestauchtes Rhizom, lange relativ dünne Wurzeln, kurze Äste daran in Ein- oder Zweizahl. Verschiedene Ausbildung der Wurzel in den oberen und unteren Teilen.

Oberer Teil: Aufsaugwurzel. Sehr starkes Xylem, sehr kräftiges und lange offenes Hadrom. Über dem Leptom Verholzung von Endodermis und Pericykel. Pilze fehlen.

Unterer Teil und Äste: Umbau-Pilzwurzel, welche zunächst Wasser resorbiert. Hadrom und Xylem gut entwickelt. Bei der Verpilzung Verschluss der Scheide über dem Hadrom, dagegen in der Tertiärendodermis über dem Leptom Durchlasszellen. Pericykel hier unverholzt bleibend.

Einen Schritt weiter geht die Mycotrophie und auch die "Heterorhizie" bei

Cephalanthera rubra (L.) Rich.

Die Pflanze liebt zwar das Licht. Sie gedeiht aber demnach auch an lichtärmeren Orten. Trotzdem ist das Blattwerk nicht mächtiger, sondern viel dürftiger. An solchen Stellen werden die Blätter durch ihre Transpiration keine nennenswerten Mengen Nährsalzlösung heraufschaffen können. Da im Einklang damit der Stengel nicht übermässig stark ist, so wird die Wurzel auch im Hinblick auf die Festigung keine allzu grossen Leistungen zu vollbringen haben.

Die Langwurzeln, welche die Verankerung und den Erwerb des Wassers zu leisten haben, sind daher nicht sehr zahlreich und schlank. Die Speicherung ist die Aufgabe besonderer Wurzeln, auf welche wir kommen werden.

Der Siebteilschutz ist sehr schlecht, da die Endodermis nur verkorkt wird. Die Verbindung mit dem Xylem stellt eine verholzte Pericykelzelle her. Das Xylem ist leidlich entwickelt, wenn auch der Durchmesser des Gesamtbündels nicht allzu mächtig erscheint. Die Anlage der wasserleitenden Elemente ist bereits in der Anlage etwas spärlich. Es fällt dies wegen des stärkeren Xylems nicht gerade in die Augen. Die Verkorkung der Endodermis verläuft nun auffälligermassen verschieden, je nachdem Pilze in dem Abschnitt der Wurzel auftreten oder nicht.

Oft in demselben Schnitte, wie das in Fig. 8 festgehalten ist, kann man erkennen, wie über dem Hadrom auf der Pilzseite die Endodermis verkorkt ist, während sie auf der anderen primär bleibt. Umgekehrt ist das Auftreten der Durchlasszellen über dem Leptom auf die Seite der Mycotrophie beschränkt.

Die Langtriebe erweisen sich als eine Art von Umbauwurzeln, bei denen noch wenig Reduktion des Hadromes wirkt. An diesen Langwurzeln befinden sich die astartigen Dickwurzeln. Von Anfang an übertreffen sie die anderen durch ihren doppelten Durchmesser. Sie wachsen nicht sehr in die Länge. Dienen sie bei Beginn vornehmlich der Speicherung, sind sie also dicht mit Stärke erfüllt, so wandern später Pilze ein. Diese erfüllen zuletzt das ganze Organ, sodass nur wenige Zellen vor der Schei-

de nicht mit Ballen ihrer Reste vollgestopft sind. In noch höherem Alter gliedert sich aus dem Pericykel oft eine neue Axe ab.

Die Dickwurzeln besorgen also die vegetative Vermehrung durch wurzelbürtige Schösslinge. Wir werden in der nächsten Reihe auch noch zwei Beispiele dieses Vorkommens finden. Es soll an dieser Stelle nicht näher darauf eingegangen werden.

Mit diesem Mangel an Aufsaugen von Nährlösung in irgend nennenswerter Weise steht der Bau des Bündels in vollstem Einklang. Ich möchte erwähnen, dass in der Tafel eine nicht gerade sehr extreme Stelle festgehalten ist. Auf den ersten Blick fällt die kümmerliche Ausdehnung des Bündels in der dicken Wurzel auf. Das Hadrom ist nicht mehr als ein deutlicher Stern ausgebildet. Die Neigung zum Zerfall in Linien der Primanen und einige Gruppen in der Mitte tritt zutage. Von einem Xylem kann keine Rede sein. Es braucht keine Verankerung da zu sein. Der Verschluss des Hadroms erfolgt frühzeitig, doch ist er nicht vollständig. Das fällt kaum mehr ins Gewicht, weil schon die Dicke der Wurzel und die mangelhafte Gefässentwicklung keine Wasserdurchströmung in hinderlichen Mengen aufkommen lässt. Die Durchlasszellen sind nicht mehr regelmässig angeordnet, sie finden sich über dem Gefäss- und Siebteil. Der Wurzel von *Helleborus microphylla* gegenüber sind die Dickwurzeln des roten Waldvögeleins als stark reduziert zu bezeichnen. Von allen Arten steht die *Cephalanthera rubra* mit ihren Dickwurzeln dem Dingel am nächsten. Daneben hat sie aber noch Teile an der Wurzel, welche weniger mycotroph in der Anlage gebaut sind.

Es müsste da vor allen Dingen vom grossem Reize sein, die *Cephalanthera cucullata* Boiss. zum Vergleich heranzusiehen, um die Kette von der Umbaupilzwurzel zur Anlagepilzwurzel zu vervollständigen.

Zusammenfassung: Heterorhizie: Langwurzeln schlank und Dickwurzeln als Äste daran. Langwurzeln: Xylem mittelmässig, Hadrom etwas geschwächt, Endodermis sekundär, eine verholzte Pericykelzelle verbindet Scheide und Xylem. Durchlasszellen in Pilze führenden Teilen über dem Leptom, im pilzfreien dagegen über dem Hadrom. Umbaupilzwurzel. Dickwurzeln: Zunächst Speicher, dann Pilze verdauend zuletzt häufig der Bildungsherd neuer Triebe durch endogene Sprossung im Pericykel. Hadrom deutlich verkümmert, Linien bis Gruppen. Endodermis verkorkt, Durchlasszellen regellos

An das Ende der Reihe setzen wir

Limodorum abortivum Swartz.

Von der ganzen Reihe besitzt der Dingel wohl die hochgradigste Mycotrophie. Blütenstände werden wohl nicht von Anfang an getrieben, ebenso fehlen nicht blühende oberirdische Anteile. Die Blütenstände haben nurmehr Schuppenblätter. Der Stängel selbst ist fleischig und die Schuppen dicht anliegend. Eine Transpiration besitzt die Pflanze in der meisten Zeit nicht und in der Blüte ist diese von einer verschwindenden Grösse. Eine Synthese von Eiweissstoffen in beträchtlichem Masse erfolgt nicht. Die Pflanze wird also fast keiner Wasserdurchströmung bedürfen. Der Stängel und die Schuppen enthalten zwar noch reichlich Chlorophyll, aber an eine Assimilation von einiger Grösse ist nicht zu denken. Wir werden daher in den sehr dicken Wurzeln kaum eine besondere Entwicklung des Hadroms erwarten dürfen. Das ganze Bündel ist aber garnicht so klein. Lange bevor die Pilze in der Wurzel erscheinen, ist der wasserleitende Teil bereits durch eine Korklage abgedrosselt. Die Primanen in der Nähe der Scheide sind sehr klein, und nur 3 - 5 Stück von ihnen in einer Reihe angeordnet. Mögen sie vielleicht kurz hinter der Spitze eine ganz kurze Zeit wirken, von starkem Ausschlag kann das nicht sein, da die Dicke der Wurzeln das verhindert. Die wenigen sonstigen Gefässe liegen zerstreut im Bündeln einzeln oder zu Gruppen von 3 - 5. Eine Anordnung zu einer Linie oder einem Stern ist nicht mehr vorhanden, wenn man natürlich sich auch die Strahlen durch Ergänzen der fehlenden Glieder konstruieren kann.

Im Gegensatz dazu sind die Siebteile kräftig da, man könnte fast meinen, sie wären gefördert.

Die Endodermis ist auf dem ganzen Umfang des schwach sternförmigen Bündels verkorkt und auf die Suberinlamelle noch Holz aufgelagert. Nur über dem Leptom bleiben Durchlasszellen auf dem Primärstadium stehen. Das Pericykel ist rechts

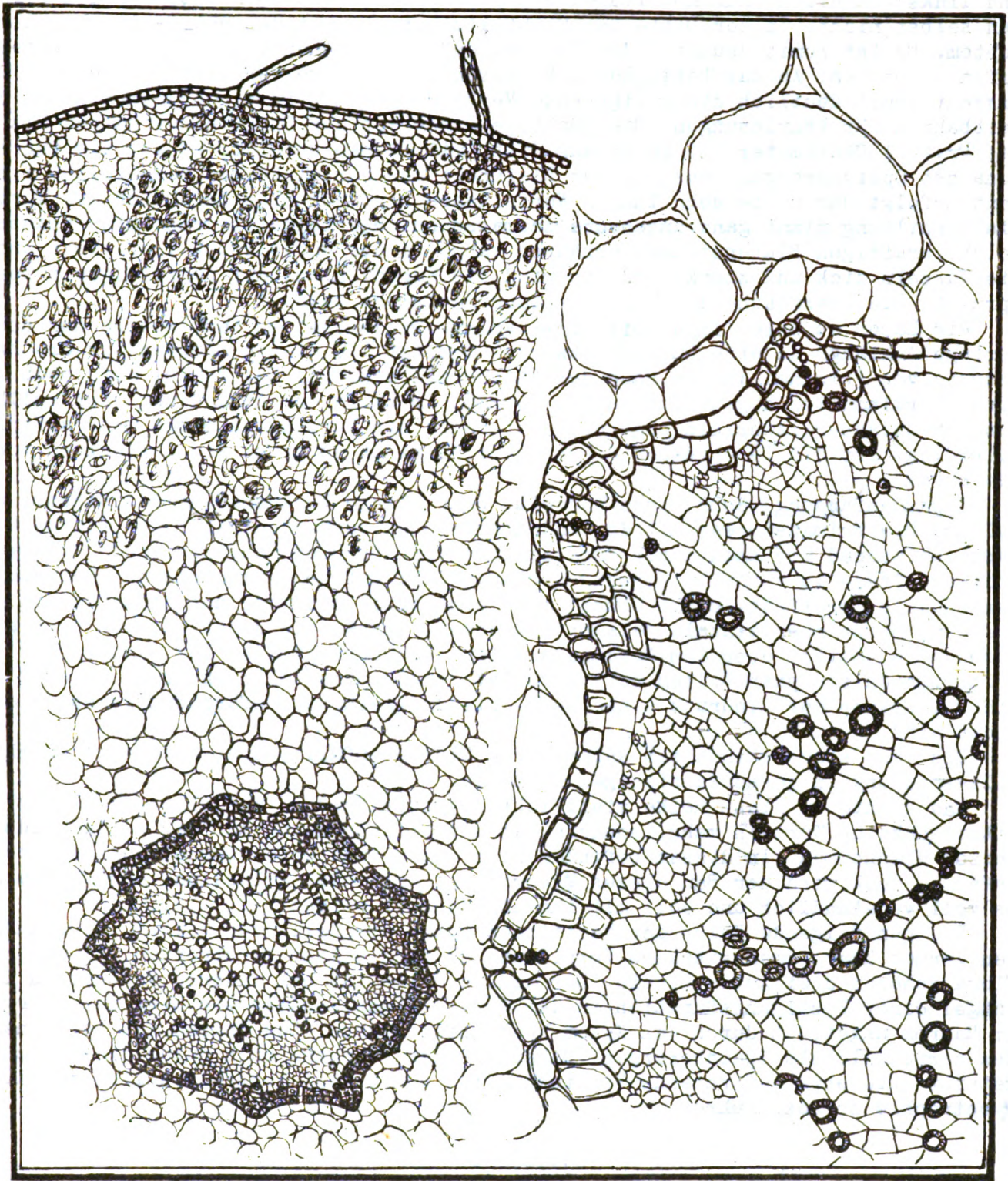


Fig. 9.

Limodorum abortivum. Wurzel und deren Bündel quer.

und links von allen Hadrom-Primanen ein paar Zellen weit verholzt, vor den Primanen selbst nicht. In der Mitte des Siebteils unterbleibt das ebenfalls über dem Leptom. Es ist somit deutlich das "Bestreben" zu erkennen, die Bahn zum Siebteil offen zu halten. An das Pericykel schliessen sich wenige verholzte Zellen an. Man erkennt somit deutlich die weitgehende Verkümmernng des Festigungsgewebes und der Leitbahnen für Nährlösungen. Die mächtige Rinde von der Dicke eines halben bis eines Drittel Centimeter ist im Anfang dicht mit Stärke erfüllt; es ist die Wurzel zunächst Speicherorgan, was bei der Kleinheit des Wurzelstockes begreiflich ist. Dann erfolgt durch die sehr langen Wurzelhaare hindurch eine Infektion der Wurzel. Die Verpilzung nimmt ganz ungeheure Ausmasse an. Man begreift, dass die Pflanze solche kräftigen Blütenstengel ernähren kann. Da der Wurzelstock tief liegt und die Wurzeln dick und stark sind, so wird die Wurzel nicht auf Zugfestigkeit beansprucht. Die Oberfläche der Wurzel metadermatisiert bald.

Wir haben es beim Dingel mit einer Anlage-Pilzwurzel zu tun, welche nur noch geringe Anklänge an eine Umbau-Pilzwurzel besitzt. Zu diesen möchten wir die Erzeugung von Primanen in der Nähe der Endodermis ansehen. Das Bündel wird noch durch Korklamellen abgeschlossen. Wir werden im Laufe der Abhandlung viel vollkommeneren Anlage-Pilzwurzeln begegnen, bei denen ein Verschluss nicht mehr auftritt. Allerdings ist die Lebensdauer dieser Gebilde nicht so gross wie desjenigen von *Limodorum*.

Zusammenfassung: Sehr dicke Wurzeln. Sehr starke Verkümmernng des Hadroms und Xylems. Die Primanen zwar mit der Endodermis noch verbunden, aber nur wenige Gefässe umfassend und bald durch Korklamellen von der Rinde abgeschlossen. Die sonstigen Gefässe in verhältnismässig geringer Zahl auf dem sternförmigen Querschnitt des Bündels zerstreut, nicht einmal mehr eine Linie bildend, nur höchstens in Gruppen, meist aber einzeln gelagert. Siebteil stark, die sonst schwach tertiäre Endodermis besitzt über ihm Durchlasszellen. Das Pericykel an den Flanken der Hadromprimanen ein paar Zellen weit verholzt, durch eine Zellreihe nach unten verstärkt, sodass der Eindruck einer zwei- bis dreireihigen Gefässbündelscheide erweckt wird.

Die sehr starke Rinde ist anfangs von Stärke erfüllt, später erfolgt in ihr Pilzverdauung in geradesu riesigem Ausmasse.

Man könnte an diese Reihe vielleicht *Epipogon Gmelini* anschliessen. Diese besitzt gar keine Wurzeln mehr, sondern hat die Pilzverdauung auf das weitgehendste Rhizom übernommen. In diesem befinden sich weder eine Gefässbündelscheide, noch Gefässe, doch wird der Bau dieses Mycorrhizoms erst nach Abhandlung des Rhizombau'es voll verständlich und soll mit ihm abgehandelt werden.

Die nun folgende Reihe der Neottineen führt ebenfalls von völlig selbständigen Formen über immer stärkere Verpilzung zu ganz extrem Mycotrophen. In unsere Flora gehören drei Arten hinein. Der ganzen Reihe ist bei unseren Vertretern der Mangel einer Festigungsfunktion in der Wurzel eigen, sodass wir hier den Übergang im Hadrom ungetrübt durch das Xylem beobachten können. Das Rhizom ist bei ihnen das vornehmlichste Speicherorgan. Daher ist der Übergang auch durch diese nicht getrübt. Die etwa auftretende Verdickung ist somit fast ausschliesslich auf die Mycotrophie zurückzuführen.

Listera ovata.

Das Zweiblatt gedeiht auf Mineralböden. Es sind lichte Wälder und Grasland besonders mit feuchtem Untergrunde. Wir wissen ja, dass eine autotrophe Orchidee nur an Orten gedeihen kann, an denen die Nährlösung leicht erworben werden kann. An den Spitzen der grossen Blätter hat RACZIBORSKI eine, wenn auch schwache, Guttation beobachtet. Wir können das durch eigene Beobachtung bestätigen, auch liess sich im Gefässwasser in der Frühe besonders günstiger Tage Nitrat nachweisen. Die Pflanze ist demnach auf eine kräftige Wasserdurchströmung angewiesen. Bezeichnend ist die Angabe von REICHENBACH (Flora zu den Icones, Bd. 13 - 14), er habe in sehr trockenen Sommern die Pflanze vor dem Blühen verwelkt gefunden. Das Hadrom der sehr langen und schlanken Wurzeln ist kräftig. Die Wurzeln sind sehr zahlreich und

lange tätig. Die Endodermis wird über dem Hadrom erst sehr spät verschlossen. Auf der Seite der Leptome ist sie sekundär und hat meist wenige Lamellen auf den Kork gelagert. Besonders auffällig ist im Vergleich mit den anderen Vertretern dieser Reihe das kleine Leptom. Die Zahl der Zellen steigt in jedem Siebteil nicht über 20. Der Siebteil ist bei den Autotrophen der Weg für die plastischen Stoffe des Bedarfs der Wurzel. Dagegen ist er bei den anderen der Weg von der Wurzel in den Stamm hinauf. Es ist eine bedeutend grössere Stoffmenge, welche er leiten muss, um

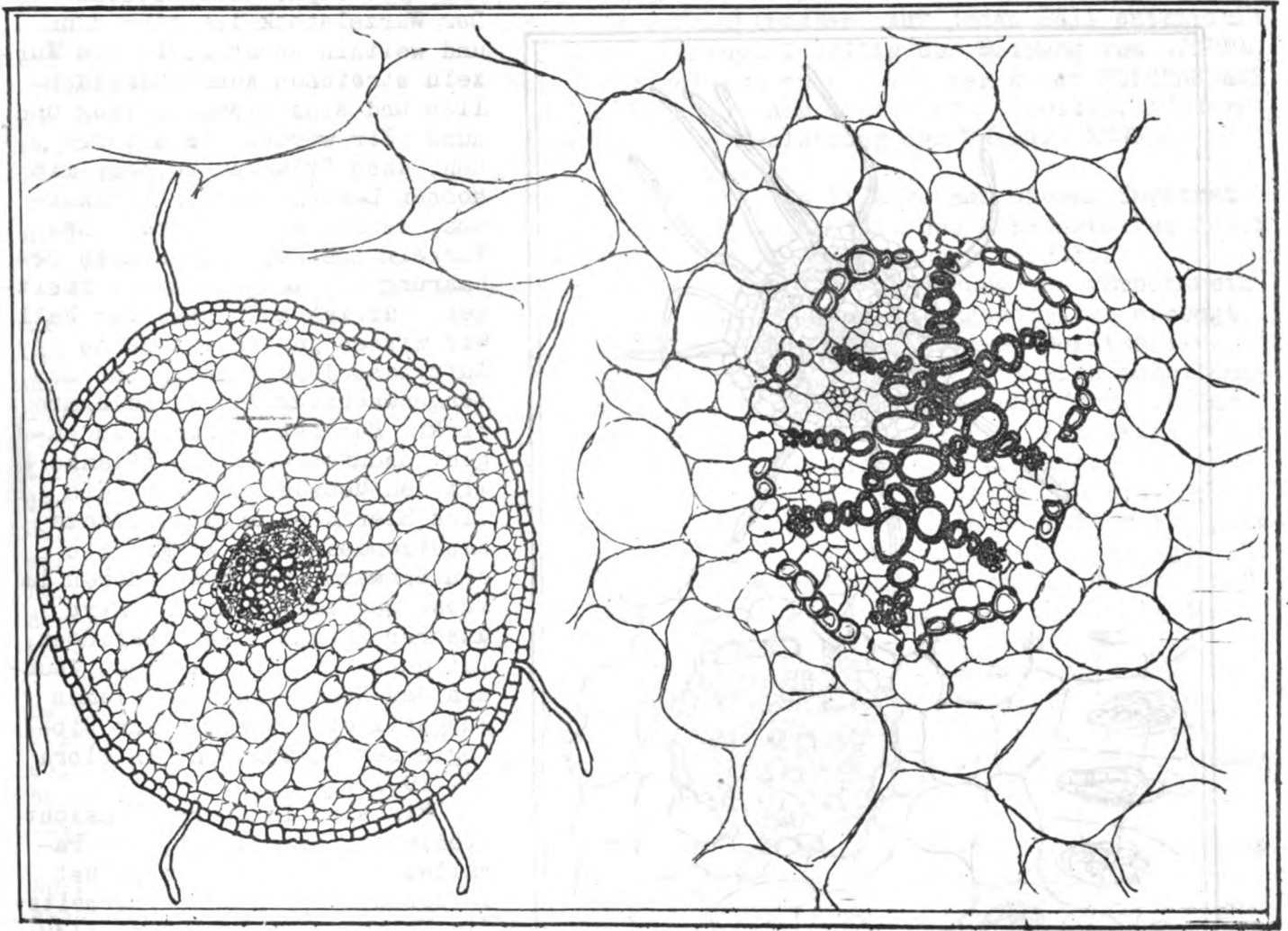


Fig. 10.

Listera ovata. Wurzel und deren Bündel-quer.

den Bedarf der oberirdischen Anteile, besonders den der Samen zu decken. Die Festigungsgewebe fehlen der Wurzel völlig. Die Blätter liegen sehr tief, stützen sich auf das Gras, und der des weiteren unbelaubte Schaft ist durch das Rhizom hinreichend verankert. Das wird nun dadurch erhöht, dass der Stengel schlank und biegsam ist. Auch der Siebteilschutz ist nur ganz lückenhaft da. Über den sonstigen Bau der Wurzel ist nichts besonderes zu sagen. Pilze fehlen in ihr völlig. Die Wurzelhaare sind lang.

Über die beobachtete vegetative Vermehrung siehe die Entwicklungsgeschichte von *Listera*.

Zusammenfassung: Kein Xylem, sehr starkes Hadrom. Endodermis über ihm primär,

über dem kleinen Siebteil dagegen schwach tertiär. Unverpilzt. Wesentlich anders ist der Bau der

Listera cordata.

Dieses Zweiblatt lebt zwischen tiefen Moosen in Wäldern, Gestrüchern, Latschen-Gestrüpp und endlich auf Mooren.

Alle diese scheinbar so verschiedenen Standorte sind ihm durch den Bau seiner

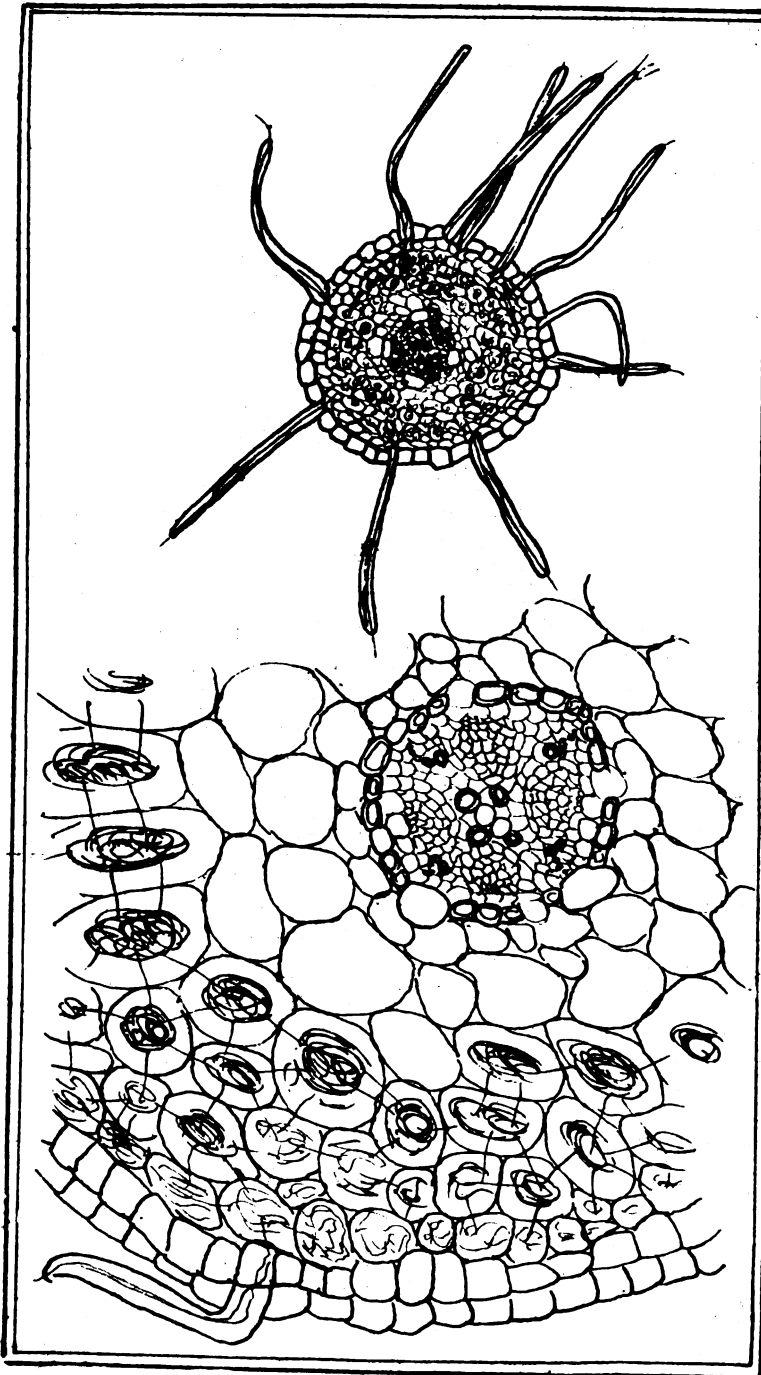


Fig. 11.

Listera cordata.

Rhizome und Wurzeln und durch die Mycotrophie erschlossen. Der Wurzelstock ist sehr dünn und weithin verstrickt. Die Wurzeln streichen sehr oberflächlich und sind ziemlich lang und dünn. Wir werden des öfteren sehen, dass Pflanzen so sehr mit Moosen bewachsener Örtlichkeiten, wenn sie im Polster ihre Wurzeln lassen, sehr starke Behaarung mit langen Haaren besitzen. Das ist auch hier der Fall. Wir wissen ja, dass feuchte Luft besonders günstig auf das Längenwachstum der Wurzelhaare wirkt. Man ist versucht zu sagen: dadurch wird die Pflanze mit den Moosen verfilzt; die sich hierdurch an die Pflanze ansetzenden Teile wirken wie ein Schwamm. Bei dem anderen im Moose wachsenden Pflanzentyp unserer Heimat, den Liparideen, ist durch ein eigenartiges Wachsen der Stamm wie ein Velamen ausgebildet. (GÖRTEL, zur Biologie der Malaxideen, in Flora 88.. 1901).

Wir sind in dieser Hinsicht vielleicht berechtigt, die Parallele mit den Moosen selbst zu ziehen. Wir haben einerseits die Velamen-artigen Moose (*Leucobryum*, Sphagnen), andererseits die mit feinem Rhizoidbelag, z. B. *Dicranum* oder mit einer ganz feinen Zerteilung des Laubes (*Trichocolea*, *Ptilidium*).

Eine Merkwürdigkeit dürfte vielleicht das Verstricken im Moospolster noch vervollständigen: die wurzelbürtigen Sprosse, welche hier in seltener Schönheit klar zutage treten. Das ist schon oft beschrieben worden (BRUNDING in Bihang till k. Svenska Vet. Akad. Handlingar 21. Bd. Afd III; RAUNKJÆR. De danske blomster planter)

naturnistorie, Bd. 1, p. 313; GOEBEL (Organographie 1923, III, p. 1277) bezeichnet das Verhalten als ein Hinaufrücken der sonst seitlichen Sprossbildung auf die Wurzelspitze. An unserem Material, das vom Gubichtstein am Fernpass stammte, konnten wir aber auch an den jüngsten Stadien keine Entstehung aus der Spitze feststellen; etwas von der Spitze entfernt gelegen bildete sich endogen ein Rhizomstückchen heraus und aus diesem sprosssen neue Wurzeln. Die Tragwurzel hingegen wuchs mit ihrer Spitze weiter, sodass man bei oberflächlicher Betrachtung zunächst einen Ausläufer vor Augen zu haben glaubte. Langsam erstarkt die neue Pflanze. Ob das wirklich immer so ist wie wir beobachteten, oder ob sich nicht auch das Hinaufrücken auf die Spitze beobachten lässt, das können wir nicht entscheiden. Die Beobachtung dieses Falles bei *Listera ovata* lässt darauf schliessen. Auf jeden Fall entspricht unsere Beobachtung der Entstehung aus dem Pericykel völlig der Meinung von GOEBEL. Solche Ableger kennt man ausser bei *Cephalanthera rubra*, von der schon REICHENBACH l.c. die Vermehrung durch Wurzelknollen kannte, auch sonst noch: *Neottia*, *Listera ovata* (Spitze) und *Epipactis microphylla* (nach Verletzung der Wurzel: KERNER, Pflanzenleben 1891, Bd. II, p. 27).

Da das oberirdische Laub gering ist, so wird die Pflanze auf diesem Substrat sich den Stickstoff und vermutlich auch einen grossen Teil des Kohlenstoffes durch Verzehren von Pilzen erwerben. Die Wurzeln sind dicht von ihnen erfüllt.

Eine Verkümmerung des Hadroms ist bei so gelagerter Ernährung von vorneherein zu erwarten. Die Primanen werden noch gut an die Endodermis angeschmiegt erzeugt. Sie werden auch eine kurze Zeit wirken. Die weiter innen gelegenen Gefässe sind nur vereinzelt "fertig" geworden. Vielfach sind die Wände, wie bei sich ausbildenden Stengeln zu sehen, nur andeutungsweise differenziert. Man sieht förmlich das "Unterdrücken" des Hadroms. Dabei ist die Scheide über dem Hadrom frühzeitig durch Kork abgedrosselt. Über dem Siebteil dagegen bleiben primäre Durchlasszellen in der kaum tertiären Scheide stehen. Im Hinblick auf den kümmerlichen Luftteil des Herzblattes ist der Siebteil auffallend gut, ja sogar das einzelne Leptom ist grösser als bei *Listera ovata*. Er hat eben, wie wir in der Einleitung ausgeführt, die Funktion des Hadroms, das heisst die Versorgung der oberen Sprosse und der Ableger mit Rohstoffen für die Eiweissbildung übernommen. An die Stelle der Sasse sind nun organische Stickstoffquellen aus den Pilzen getreten.

Nach allen diesen Ausführungen können wir über die Zusammenfassung des Wurzelbaues von *Listera cordata* schreiben: Hemmung des normalen Wurzelbaues. Anlage-Pilzwurzel. Hadrom reduziert. Siebteil gefördert. Garkeine zugfesten Elemente, selbst der Siebteilschutz fehlt fast. Verschluss des Holzteiles. Lange Wurzelhaare bei Leben im Moose und starker Verpilzung (analog zu *Goodyera* und *Neottianthe cucullata*).

Nach den Bildern in Icones Reichenbachii zu schliessen dürfte die *Listera Escholtziana* etwas mehr nach *L. ovata* gehen, doch muss man in solchen Schlüssen nur nach Abbildungen und unvollständigen Beschreibungen sehr vorsichtig sein. - Dagegen sicher nimmt die ebenda abgebildete *Neottia camtschatica* eine vermittelnde Rolle im küsseren Organbau ein (Icones R.13 - 14, Stich 126, CCCXXVIII). Die Wurzeln sind noch schlank, stehen aber bereits etwas dicht an einem dünnen Rhizom. (Chlorophyll scheint nach der Eichenholz-artigen Farbe zu schliessen, bereits zu fehlen.) Die Schuppenblätter sind aber im Vergleich zu dem schlanken Stamm grösser als bei:

Neottia nidus avis.

Am treffendsten kann man die Beschreibung des Wurzelstockes dieser Pflanze mit den Worten KERNERS wiedergeben (l. c.).

Die Nestwurz findet sich sowohl in Laub- als auch Nadelwäldern verbreitet. Ihre Stengel und Blüten haben eine ganz ungewöhnliche, lichtbraune, an Eichenholz erinnernde Farbe; die Blumen sind geruchlos. Die von dem unterirdischen Teil des Stengels ausgehenden, in Humus eingebetteten, in Form und Farbe an Regenwürmer erinnernden zahlreichen Wurzeln bilden ein wunderliches, oft faustgrosses Gewirr, das man mit einem Vogelneste verglichen und als Anlass zur Benennung dieser Pflanze

benutzt hat. Genauer hat den Standort dieser Pflanze STAHL (Physiologie und Biologie der Exkrete, in Flora 1919) beschrieben. Wo im Walde kleine Mulden und vorübergehende Wasserläufe auftreten, findet sich *Neottia*. Hier häuft sich das Laub, und die abgefallenen Nadeln werden ausgelangt und verwesen. Die auf diesem Wege entstehenden Stoffe, meist colloider Natur, erleiden beim Zusammentreffen mit dem Kalk des Untergrundes das Ausflocken. Dieser milde gefällte Humus besitzt eine starke Adsorptionskraft für die gelösten Stoffe.

In dieser Lage findet man beim Nachgraben die Nester. Jahrelang vegetiert die Pflanze völlig unterirdisch, bis sie ihren blattlosen Blütenstand hochtreibt, in dessen Ausbildung sie sich oft erschöpft und zu Grunde geht (Entwicklungsgeschichte von *Neottia*: FUCHS und ZIEGENSPECK in MEZ, Archiv V (1924), p. 130).

In den Blütenständen findet sich nur eine ganz geringfügige Menge der einen Komponente des Chlorophylls, welche keinen nennenswerten Assimilate erzeugen lässt. Während alle bisherigen Glieder der Reihe (*Neottia camtschatica*?) kräftige Wurzelhaare aufwiesen, fehlen sie hier. Sämtliche Oberhautzellen (KERNER l.c. 100) der dicken Wurzelfasern sind zur Nahrungsaufnahme geeignet. Nicht mit Unrecht vergleicht er die Nestwurzeln mit den Bandwürmern, welche ebenfalls mit ihrer ganzen Oberhaut die Nahrung aus dem Darminhalt saugen.

Merkwürdigerweise verbinden das Mycel im Innern der Wurzel keine Hyphen mit dem Boden. Diese Beobachtung hat schon MAGNUS (1900) veranlasst, an eine Umwandlung der von der Pflanze selbständig aufgenommenen Stoffe zu denken. Dieser Ansicht schliessen sich auch GALLAUD und BERNARD an (GALLAUD, Etudes sur les mycorhizes endotrophes. Rev. gén. d. sot. XVIII 1905. BERNARD L'évolution dans la Symbiose. Ann. sc. nat. 9. sér. Bot. IX 1909). BURGEFF sieht die Mycorhiza als eine ensymatische an, Handw.-Buch der Nat. IX Symbiose der Pflanzen p. 948. Den Boden wirklich aufschliessende Auszüge konnten die Verfasser erhalten (MEZ, Archiv V, 1924, Pilzverdauung). Sie gehen aller Wahrscheinlichkeit nach von den Endophyten aus.

Damit steht das Fehlen jeder den Austausch einengenden Veränderung der Rhizodermis im Einklang. Die Pflanze hält nun eine Zeitlang die Pilze in einer mittleren Zone am Leben und verzehrt nur die an diese nach innen und nach aussen anschliessende Zellen bewohnende Pilze. Später aber werden auch die Bewohner dieser Pilz-Wirtszellen vertilgt. Diese Enzym-Mycorhiza macht uns das dichte Durchwachsen eines Bodenanteils verständlich. Es wird so ein Stück vollständig ausgezogen und dann ein anderes ausgebeutet, während der alte Anteil abstirbt. Die Teile werden nur 1 Jahr alt. Die Zufuhr von Humusstoffen genügt nicht für ein ständiges Leben an derselben Stelle, wohl aber die durch Jahre angehäuften Mengen, ganz abgesehen davon, dass sich die Pilzzellen mit Ballen dermassen vollpfropfen, dass keine Pilze mehr in ihnen aufgenommen werden können. Die Wirkung der Enzyme und das Aufsaugen der durch sie löslich und passierbar gemachten Bodenbestandteile wirkt nicht auf so weite Strecken als das Aussenmycel der gewöhnlichen endotrophen Mycorhizen.

Die Eigenart der Ernährung spiegelt sich auch im Innenbau wieder. Weil keine Infektion von aussen mehr erfolgt, sondern die jungen Wurzeln vom verpilzten Rhizome aus ihre Pilze erhalten, entstehen die Wurzeln adventiv exogen. Man kann natürlich vielleicht mit ebenso grossem Rechte sagen: weil die Anlage der Wurzeln am verpilzten Rhizom adventiv exogen erfolgt, so können infolge der fehlenden Korkschichten der Intercuten, welche bei anderer Bildung vorhanden sind, die Pilze vom Rhizom eindringen. Wir werden in einem folgenden Kapitel auf diese Frage zurückkommen. Die dritte und vierte Periblemlage sind nach WARMING, Vidensk. Medd., Kopenhagen 1874 Nr. 1 - 2, die Bildungsstätte der Wurzelmeristeme, die erste und zweite die der Haube. Die eine Zeit lang mit wachsende (oder gedehnte, GOEBEL l.c.) Rhizodermis stirbt bald ab und wird durchbrochen.

Nach den vorhergehenden Schilderungen wird uns das Gefässbündel besonders beschäftigen müssen. Das Hadrom ist sehr stark verkümmert. Ein Anschluss der drei dürftigen Gruppen kleiner Gefässe an die Endodermis ist nicht vorhanden. Ein Zeichen dafür, dass ein Wurzelndruck nicht mehr auftritt und nur eine verschwindende Wasserleitung erfolgt. Der Siebteil hingegen ist an das Pericykel gerückt und

nicht verringert. Ein Umbau der Wurzel ist hier nicht nötig, wir haben es hier mit einer von Anfang an auf die Mycotrophie gebauten Wurzel zu tun. Die Endodermis bleibt hier auf ihrer ganzen Ausdehnung primär, weil dadurch die Leitung der plastischen Stoffe nicht gehemmt wird. Aber (und das möchten wir besonders unterstreichen), der CASPARYsche Streifen ist tadellos geformt. Er hat eben hier nichts mit

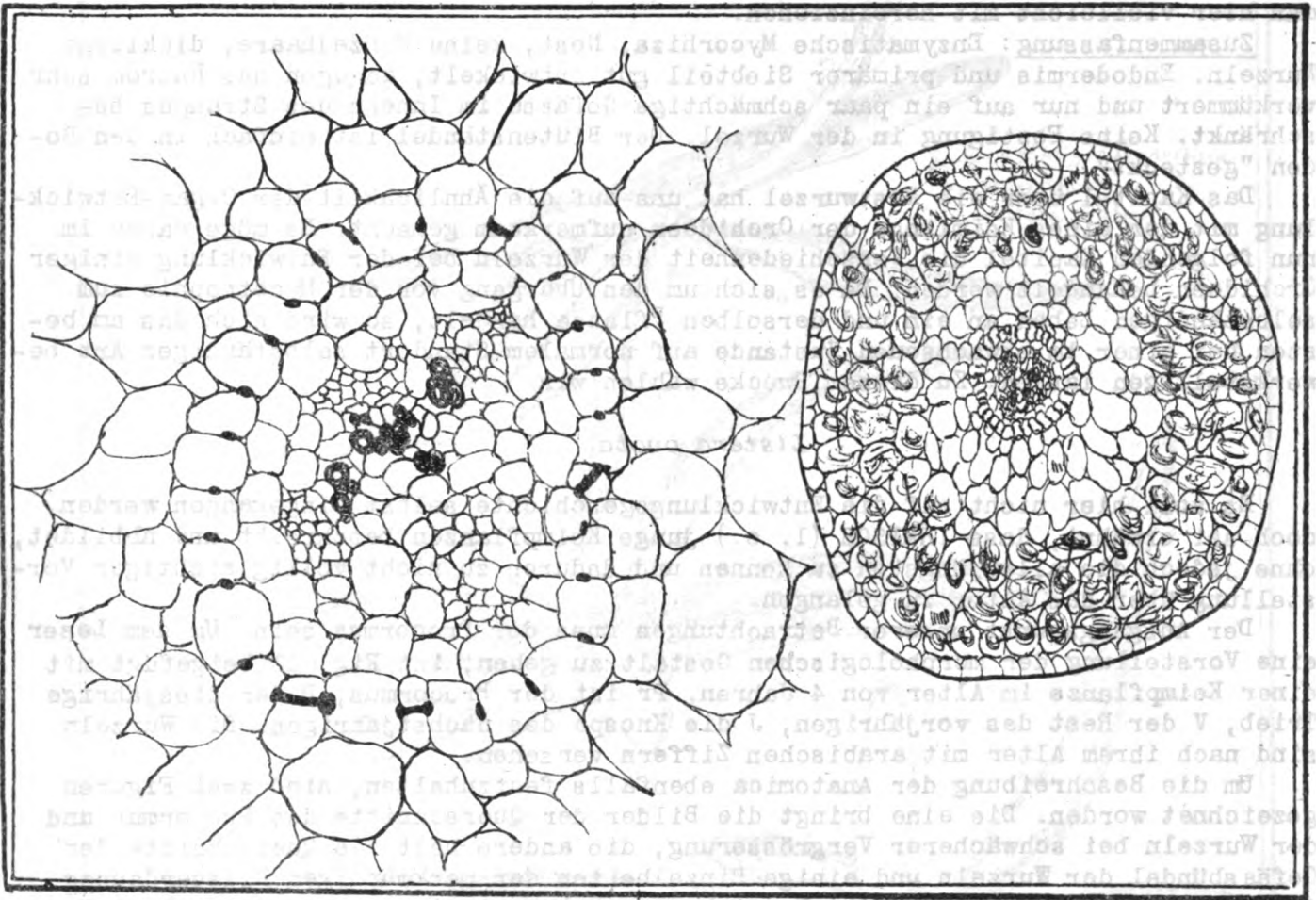


Fig. 12.

Neottia nidus avis. Wurzel und deren Bündel quer.

der Wasserleitung zu tun, sondern dient der Auslese durch Unterbinden der Wanderung in den Wänden.

Das Anschwellen der Wurzeln dürfte nicht nur eine Folge der Pilzverdauung sein, sondern durch das "Platzschaffen für Speicherstoffe" mit verursacht sein. Das Rhizom ist bei der Nestwurz ebenfalls mit der Pilzverdauung beschäftigt. Die Rinde innerhalb der drei bewohnten Reihen ist dicht von Stärke erfüllt. Besonders auffallend ist das Übrigbleiben der Stärke in der Spitze beim Absterben der Wurzeln. Es ist das eine Organreserve, welche das Ausbilden der Sprosse aus der Spitze ermöglicht, auf das nun eingegangen werden soll.

Wenn das Rhizom abstirbt, sei es durch "Altersschwäche", sei es durch Zerstörung, so sind die Spitzen der Wurzeln imstande, sich in Sprosstriebe zu wandeln. Wir haben das eingehendst bei der Behandlung der Entwicklungsgeschichte der Nestwurz (FUCHS und ZIEGENSPECK in MEZ, Archiv l. c.) beschrieben und wollen die genaue Schilderung uns hier schenken. Dort schon haben wir auf die überraschende

Ähnlichkeit dieser Neubildungen mit den Procormusderivaten hingewiesen. Mit GOEBEL stehen wir auf dem Standpunkte, dass es sich hier um Gewächse handelt, welche nicht über das Stadium der Organbildung des Keimlings hinauskommen. Als weiteres Beispiel führt er die Entstehung von Procormus-artigen jungen Pflanzen aus den Wurzelspitzen von *Taeniophyllum proliferum* an (DOCTEURS VAN LEEUWEN in Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, Vol. XXXI, p. 46, 1920).

Die Wurzelknospen von *Psilotum triquetrum* (LOTSY, Stammesgeschichte) könnte man hier vielleicht mit hereinziehen.

Zusammenfassung: Enzymatische Mycorrhiza, Nest, keine Wurzelhaare, dickliche Wurzeln. Endodermis und primärer Siebteil gut entwickelt, dagegen das Hadrom sehr verkümmert und nur auf ein paar schwächliche Gefässe im Innern des Stranges beschränkt. Keine Festigung in der Wurzel. Der Blütenstängel ist einfach in den Boden "gesteckt".

Das Kapitel über die Nestwurzel hat uns auf die Ähnlichkeit der Organ-Entwicklung mit der eines Keimlings der Orchideen aufmerksam gemacht. Es möge daher im nun folgenden Kapitel die Verschiedenheit der Wurzeln bei der Entwicklung einiger Orchideen behandelt werden. Da es sich um den Übergang von der Mycotrophie zum selbständigen Leben an ein und derselben Pflanze handelt, so wird sich das am besten bei einer im erwachsenen Zustande auf normalem Standort selbständigen Art werkstelligen lassen. Zu diesem Zwecke wählen wir

Listera ovata.

Es soll hier nicht auf die Entwicklungsgeschichte selbst eingegangen werden, doch sei erwähnt, dass IRMISON (l. c.) junge Keimpflanzen beschreibt und abbildet, ohne jedoch die allerjüngsten zu kennen und dadurch zu nicht völlig richtiger Vorstellung über das Alter zu gelangen.

Der Ausgangspunkt unserer Betrachtungen muss der Procormus sein. Um dem Leser eine Vorstellung der morphologischen Gestalt zu geben, ist Fig. 13 beigelegt mit einer Keimpflanze im Alter von 4 Jahren. Pr ist der Procormus, D der diesjährige Trieb, V der Rest des vorjährigen, J die Knospe des nächstjährigen. Die Wurzeln sind nach ihrem Alter mit arabischen Ziffern versehen.

Um die Beschreibung der Anatomica ebenfalls festzuhalten, sind zwei Figuren gezeichnet worden. Die eine bringt die Bilder der Querschnitte des Procormus und der Wurzeln bei schwächerer Vergrößerung, die andere hält die Querschnitte der Gefäßbündel der Wurzeln und einige Einzelheiten der merkwürdigen Pilzverdauung fest. Die Vergrößerung und die Bezeichnungen sind wie in der ganzen Arbeit. Nur die allerersten Anteile des Mycorrhizomes führen noch wenige Wurzelhaare. Durch den Suspensor und sie erfolgte die Infektion der Pflanze. Das Gefäßbündel selbst weist den gleichen Bau auf, wie das von *Cypripedium* (siehe Abbildung), es ist daher nicht noch einmal abgezeichnet worden. Wie bei allen Mycorrhizomen tritt es erst etwas höher auf. Eine deutliche Scheide mit stark hervortretenden CASPARYschen Streifen ist um das Bündel gelegt als ein Zeichen dafür, dass sie hier nichts mit der Wasseraufnahme und der Entstehung des Wurzeldruckes zu tun hat, weil ja ein solcher bei dem unterirdischen Leben garnicht in Erscheinung tritt infolge Fehlens einer Guttation des Keimlings¹⁾. Der Siebteil ist zu erkennen, dagegen wird das Hadrom nur durch ein paar konzentrisch liegende dünne Gefässe verkörpert. Auffallen muss das Fehlen der Haare im oberen Teil der Keimare. Die Pilze dringen nur an wenigen Stellen bis höchstens in die zweite Zelllage unter der Oberhaut vor. Eine Verbindung der Pilze mit dem Boden fehlt ebenso, wie bei *Neottia*.

Um die Verdauungs- und Wirtszellen herum liegen aussen eine oder aber meist zwei Lagen dicht mit Stärke gefüllter Zellen. Auch die das Bündel umgebenden Schichten verhalten sich ebenso. Wir haben es hier offenkundig mit einer Enzym-Mycorrhiza zu tun. An der noch unter der Erde bleibenden Pflanze sprosst bereits im ersten Herbst eine dicke Wurzel aus einer adventiv exogenen Lage hervor. Dadurch gleicht sie ebenfalls täuschend den Fasern von *Neottia*. Auch sie entwickelt

1) Man könnte an eine solche im Hinblick auf *Lathraea squamaria* denken.

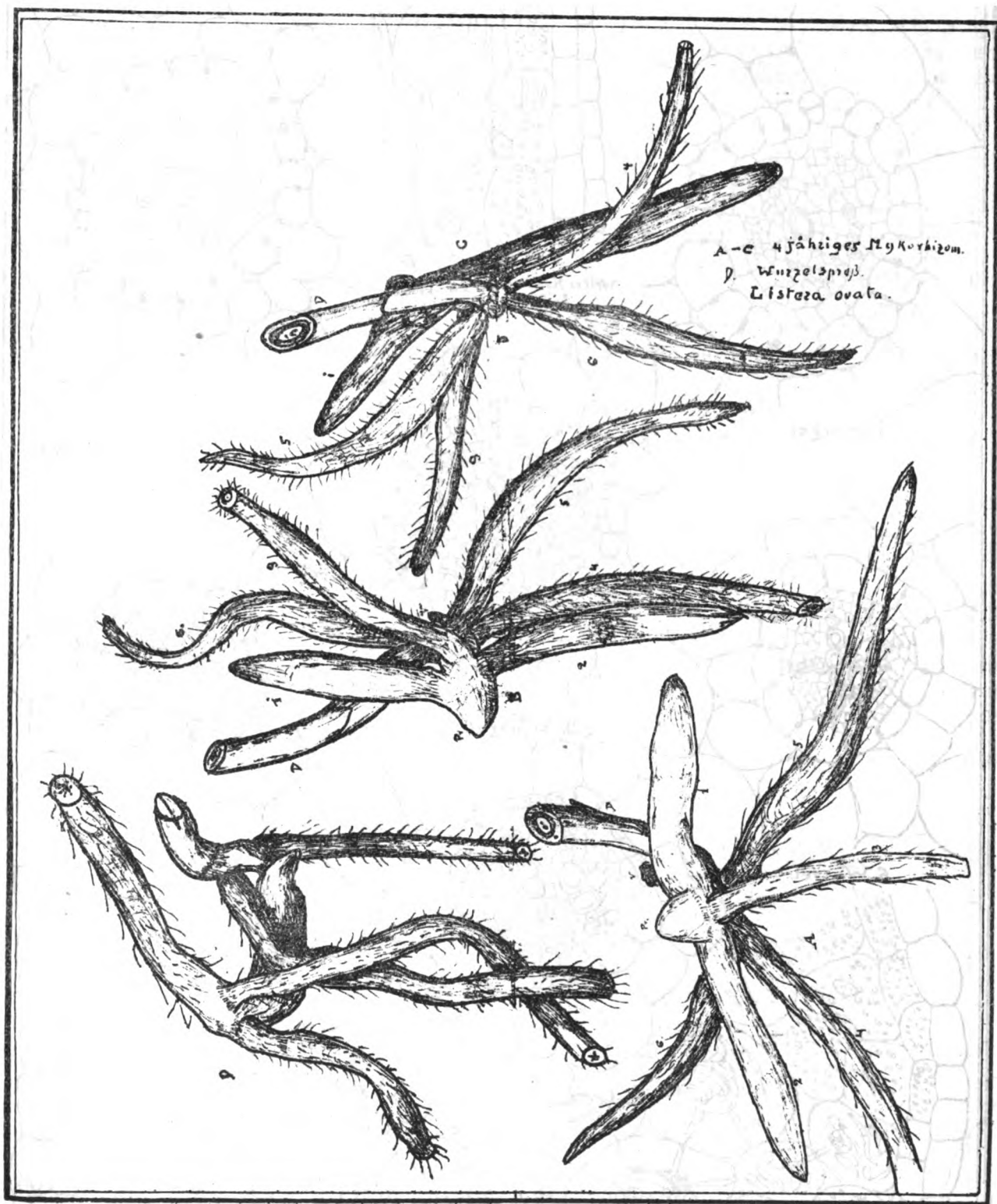


Fig. 13.

Listera ovata. A - C. vierjähriges Mycorrhizom. D = Wurzelsproß. 4,4 fach

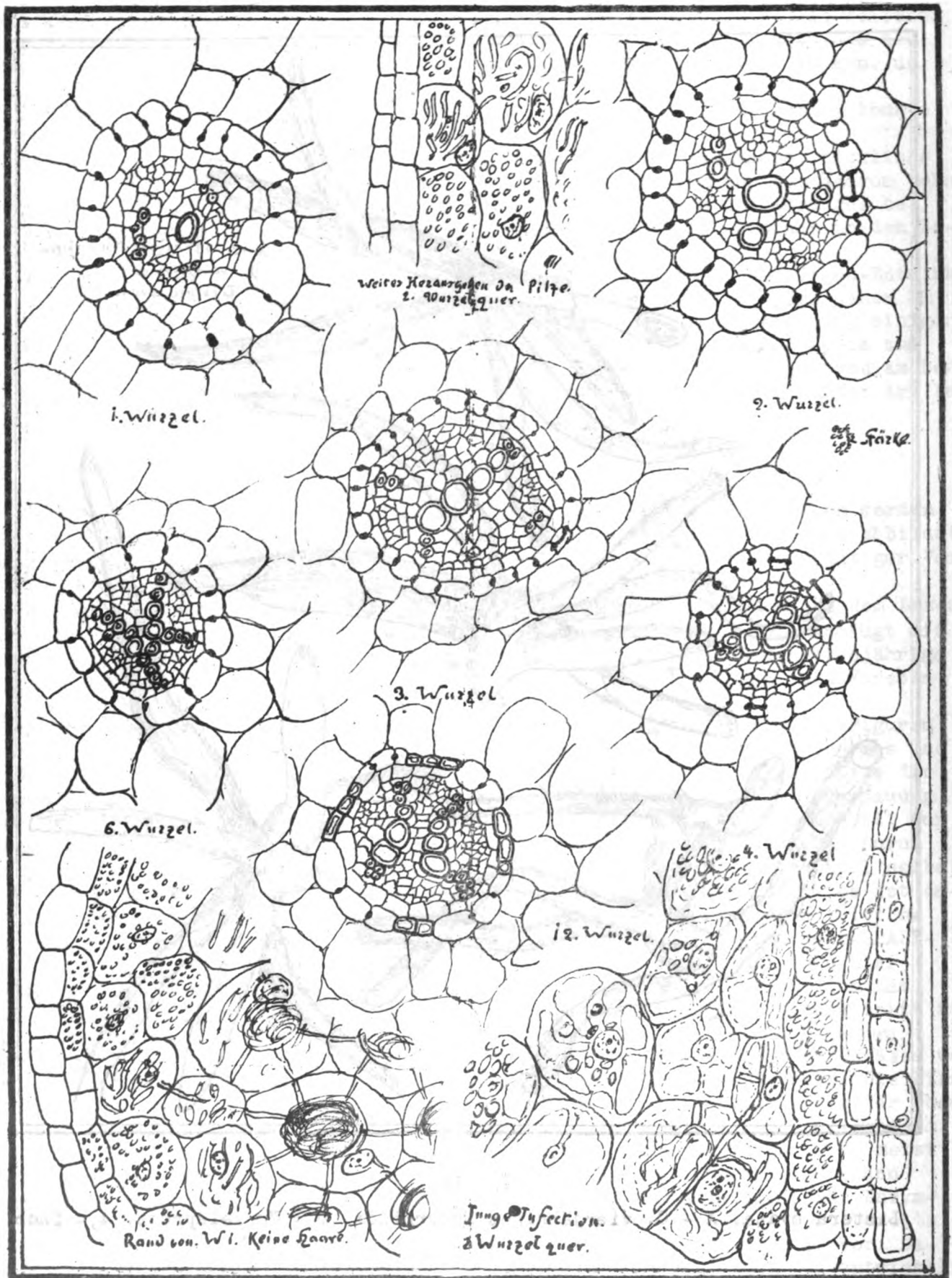


Fig. 14.

Listera ovata. Wurzelbündel und Randschnitte.

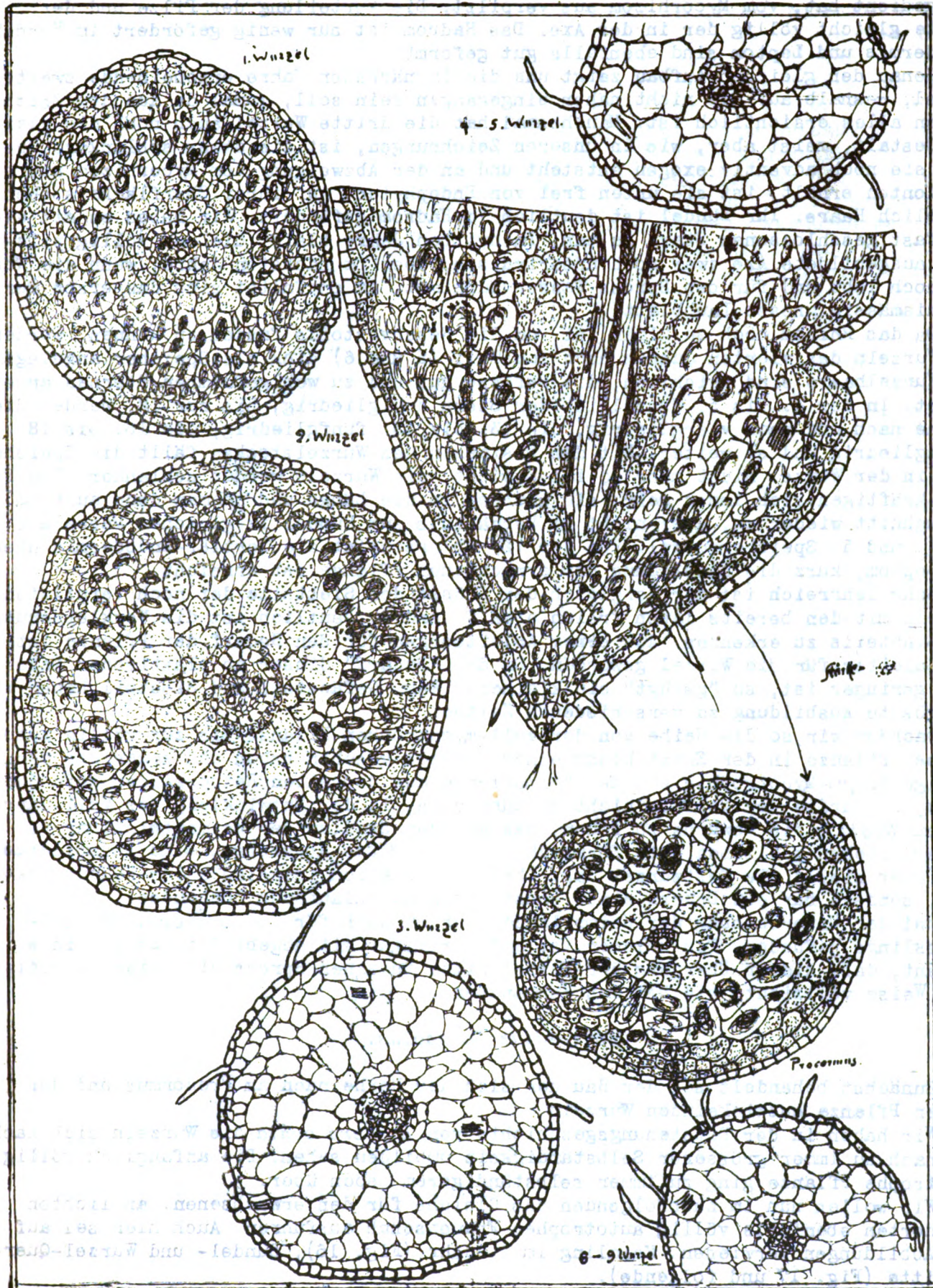


Fig. 15.

Listera ovata. Querschnitte durch das Mycorrhizom und die an ihm und an dem Rhizom entstandene 1. bis 9. Wurzel

keine Haare und wird, nachdem sie einige Zeit als Speicher für das kleine Mycorrhizom gedient hat, vom Mycorrhizom aus verpilzt. Die Verteilung der Pilze und der Stärke gleicht völlig der in der Axe. Das Hadrom ist nur wenig gefördert im Bündel. Endodermis und Leptom sind ebenfalls gut geformt.

Genau den gleichen Aufbau zeigt uns die im nächsten Jahre erscheinende zweite Wurzel, weshalb auf sie nicht näher eingegangen sein soll, zumal da aus den Zeichnungen alles ersichtlich ist. Manchmal hat die dritte Wurzel auch noch die gleiche Gestalt, meist aber, wie in unseren Zeichnungen, ist sie etwas schlanker. Obwohl sie noch adventiv exogen entsteht und an der Abzweigung vom Mycorrhizom aus Symbionten erhält, ist sie unten frei von Endophyten. Auf ihrer Oberfläche stehen reichlich Haare. Ihr Bündel ist deutlich im Hadrom gefördert. Wir haben es mit einem fast geschlossenen Stern zu tun. Im dritten Jahre bleibt die nun völlig pilzfrei ausgebildete Axe zwar noch unterirdisch, aber im nächsten Jahre, wenn die Wurzel noch lebt und für den Spross Wasser aufnimmt, da entfaltet sich das erste verhältnismässig grosse Laubblatt.

Da das Rhizom noch zu klein ist, um die Reservestoffe fassen zu können, werden die Wurzeln des vierten Jahres noch zum Teil (5 und 6) dick als Speicher angelegt. Die Wurzelhaare sind reichlich, die Gefässe gut und zu wohlgeformten Sternen angeordnet. In der 4. bis 5. Wurzel ist der Stern dreigliedrig, bis zur 12. werden die Sterne nach und nach viergliedrig, die 13. bis 15. fünfgliedrig, die 16. bis 18. sechsgliedrig und so weiter. Mit dem Erstarken des Wurzelstockes fällt die Speicherung in der Wurzel nicht mehr so ins Gewicht, die Wurzeln werden schlanker. Die Fasern kräftigen sich immer mehr; sie wachsen in die Länge und nehmen dann auch im Querschnitt wieder zu, aber nicht im Verhältnis zum Bündel im gleichen Masse als die 4. und 5. Speicherwurzel. Von der 12. ab erscheint die Partiar-Endodermis über dem Leptom, kurz die Ausbildung der erwachsenen Pflanze ist erreicht.

Sehr lehrreich ist der Vergleich der Grösse der Siebteile der noch verpilzten Wurzeln mit den bereits davon freien etwa 3. und 4. Deutlich ist die Verkleinerung des Siebteils zu erkennen. Aus einem Ableiteorgan für den Bedarf der Pflanze ist ein Zuleiter für die Wurzel geworden. Da der "Bedarf" dieser an plastischem Material geringer ist, so "genügt" ein kleinerer Weg. Gefässteil und Siebteil haben ihre grösste Ausbildung zu verschiedenen Zeiten.

Nachdem wir so die Reihe von der voll-mycotrophen Pflanze bis zur völlig autotrophen Pflanze in der Entwicklung einer Spezies gesehen haben und sogar die merkwürdige Enzym-Mycotrophie bei der Keimpflanze aus derselben Reihe wieder gefunden haben, so dürfte der Schluss nicht zu kühn sein, in der Entwicklung des Voll-Saprophyten *Neottia* ein Gewächs zu sehen, das auf dem Stadium der Keimentwicklung von *Listera* stehen geblieben ist. Formlich, von der Blüte abgesehen, eine Keimpflanze von Dauer stellt die Nestwurzel dar. Ihre Organisation ist also keine Neuentwicklung, sondern nur ein Dauern eines sonst rasch durchlaufenen Zustandes.

Bei der Untersuchung der Keimpflanzen wurden auch für *Listera ovata* Wurzelschösslinge gefunden. Ein solcher ist auf der Figur mit abgebildet. Es ist interessant, dass dieser Übergang der Wurzelspitze in einen Spross sich hier in gleicher Weise vollzieht, wie bei den Verwandten.

Cypripedium Calceolus.

Zunächst behandelt sei der Bau der sich der Reihe nach am Prothormus und der jungen Pflanze entwickelnden Wurzeln.

Wir haben in der Entstehungsgeschichte von *Listera ovata* die Wurzeln sich nach und nach zu immer grösserer Selbständigkeit umbilden sehen. Die anfänglich völlig mycotrophe Pflanze ging zu immer selbständigerem Leben über.

Wir wollen nun im nachfolgenden das Gleiche für den erwachsenen, an lichten Standorten ebenfalls völlig autotrophen Frauenschuh ausführen. Auch hier sei auf die Abbildungen verwiesen: Keimling im 4. Jahr (Fig. 16), Bündel- und Wurzel-Querschnitte (Fig. 17 und folgende).

Der ganz junge Keimling besitzt noch kein Gefässbündel, aber die Wurzelhaare sind sehr reichlich vorhanden (IRMISCH l.c. hatte zu alte Pflanzen gefunden und

dazu noch dieselben während der Ruhezeit, als sie haarlos waren, ausgegraben). Es möge hier gleich hervorgehoben sein, dass die Schilderung der Entwicklung der Gesamtorganisation, so interessant sie auch ist, nicht in dieses Kapitel fällt.

Im Gegensatz zu *Listera* und in Übereinstimmung mit den meisten uns bekannt gewordenen Orchideen, besitzt der ältere Teil des hier klein bleibenden "Procer-

mus" reichlich lange Haare. Das Gefässbündelchen ist in der Fig. 17 festgehalten. Sechs Gefässe liegen in der Mitte des konzentrierten Bündels; ein Anschluss an die Endodermis ist nicht gegeben. Das Einsaugen irgend nennenswerter Wassermengen ist durch die dicke Rinde garnicht möglich, zumal diese vollgestopft ist mit Pilzen und ihren Resten. Die Wasserleitung ist bei der ja völlig unterirdischen Bildung "unnötig". Dagegen sind die parenchymatischen Leptomelemente zahlreich. Die deutliche Endodermis bleibt auf dem Primärzustande stehen. Die CASPARYschen Streifen können hier mit der Wasserleitung nichts zu tun haben, da eine solche kaum stattfindet, geschweize denn ein Wurzeldruck entfaltet wird. In diesem Falle liegt seine Bedeutung in der Unterbindung einer Leitung innerhalb der Wandungen, wodurch "unerwünschte" Stoffe in die Gefässbahnen gelangen könnten. Alles Aufgenommene steht somit unter der "Aufsicht" des lebenden Plasmas der Endodermiszellen.

Besonders soll auf die geringe Grösse des Bündels für die dicke Wurzelartige Bildung hingewiesen werden. In dieser Hinsicht ist ein Vergleich mit der zeitlichen in den vegetativen Teilen auf dem Mycorrhizom stehenden bleibenden *Corallorhiza* usw. sehr naheliegend. Das Gefässbündel gleicht aber auch dem der Wurzel von *Neottia*. Das vellsaphrophytische Leben ist mit einer Anlage-Pilzwurzel mit sehr stark verkümmertem Hadrom verbunden.

Wenden wir uns nun der ersten an diesem Mycorrhizom entsprossenen Wurzel zu (Fig. 18). Sie entsteht adventiv exogen. Eine Intercutis fehlt. Die Rinde der Wurzel geht ununterbrochen durch eine Korklage in die des Mycorrhizoms über. Die Pilze können leicht von diesem in jene einwandern. Die Pflanze hat noch keine Blätter. Auch diese, noch dickliche Wurzel ist stark von Pilzen durchwachsen. Das Bündel ist zwar im Hadromteil reduziert, aber dennoch ist jenor gut an die Endodermis angeschlossen. Die Ge-



Fig: 16.

Keimling im 4. Jahr von
Cypripedium Calceolus

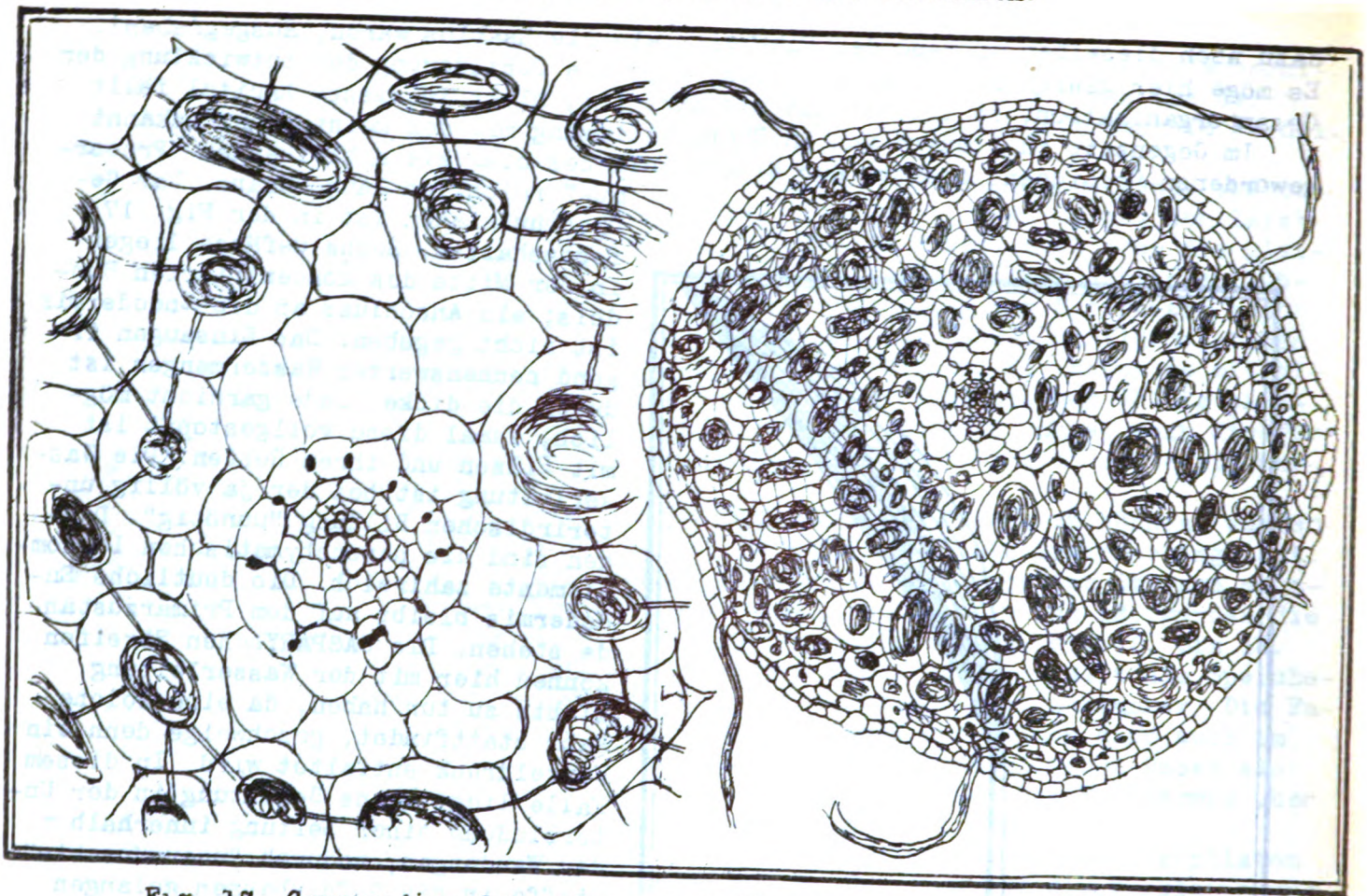


Fig. 17. *Cyripedium Calceolus* . B 1. Wurzel und ihr Bündel quer.

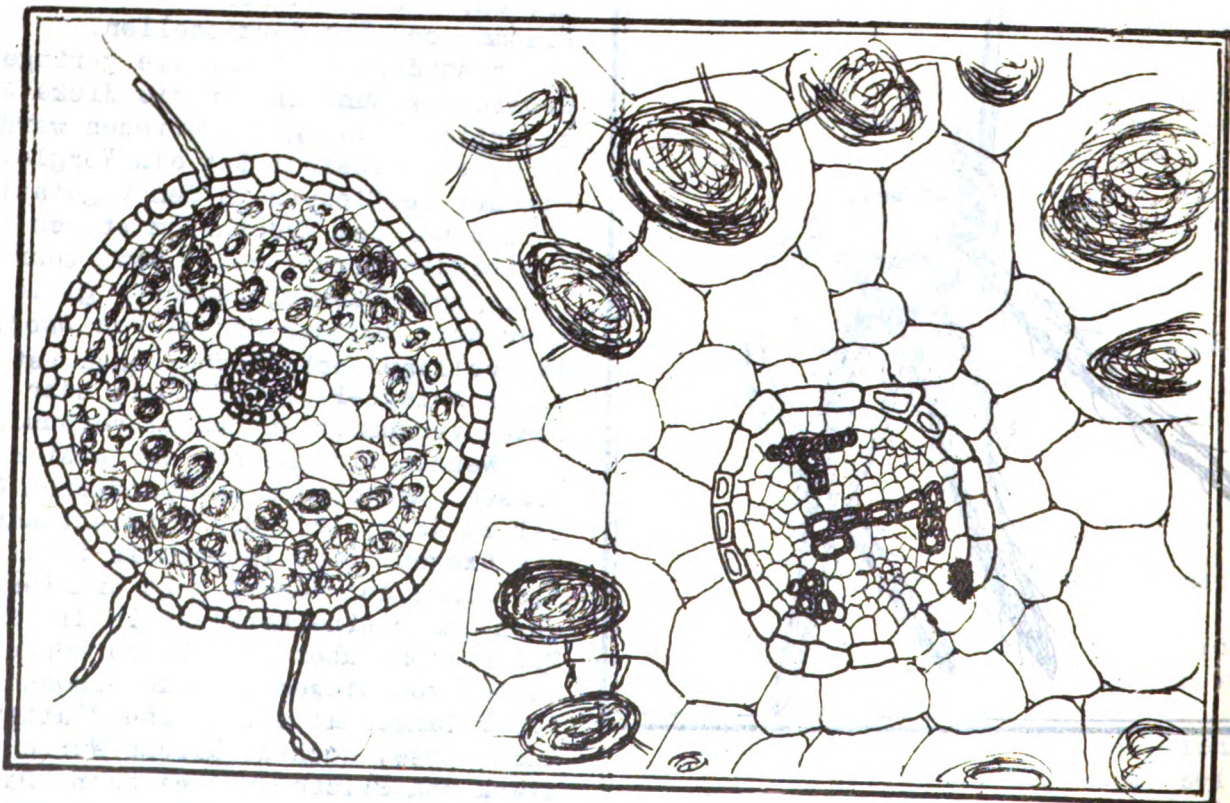


Fig. 18. *Cyripedium Calceolus*. C. 2. Wurzel und ihr Bündel quer.

fässe sind in Gruppen angeordnet. Wir finden daher eine Einengung der Leitbahnen durch eine Intermediär-Endodermis. Die Durchlasszellen finden sich sowohl über dem schwächlichen Hadrom wie über dem kräftigen Leptom. Von irgend welchen Festigungselementen kann keine Rede sein.

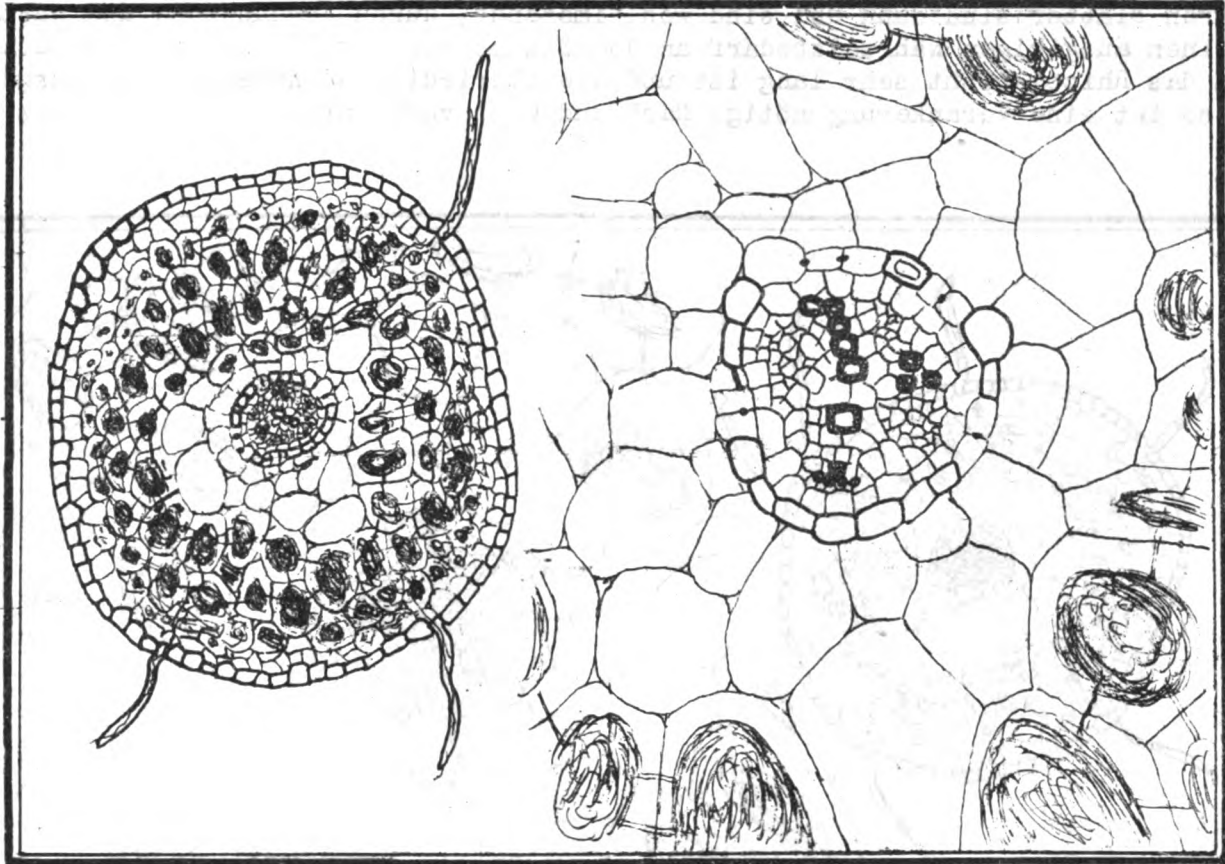


Fig. 19.

Cypripedium Calceolus, erste Wurzel.

Diese zwischen einer Anlage-Pilzwurzel und einer Umbau-Pilzwurzel stehende Bildung ähnelt der Dickwurzel von *Cephalanthera*.

Die nächste Wurzel ist in der Fig. 18 festgehalten. Das Hadrom ist bedeutend besser geworden, es fehlt nicht mehr viel am Hadromstern. Die Pflanze besitzt zwar noch keine Laubblätter, aber sie entfaltet sie bald. Daher ist das Wasserleit-Organ gut entwickelt. Aber nur eine kurze Zone kann tatsächlich Wasser resorbieren, denn eine frühzeitige Abdrosselung durch Korklagen über dem Hadromteil verhindert dies. Dennoch ist die Spitze dieser mehrjährigen Wurzeln aufnahmefähig, wenn Blätter da sind, und so muss doch von Anfang an eine Ableitung durch Anlage ermöglicht werden. Der Scheidenteil über dem Leptom ist schwach tertiär, ein Zeichen für das Bedürfnis einer Festigung in der späteren Zeit. Daneben ist sie aber gerade hier von Durchlasszellen durchsetzt. Die Wurzel führt noch reichlich Pilze. Wir haben es hier mit einer Umbau-Pilzwurzel zu tun, welche eine zeitlang Wasseraufnahme ermöglicht. Die Ähnlichkeit mit den Wurzeln von *Listera cordata* und *Cephalanthera rubra* und *C. ensifolia* ist unverkennbar.

Das gilt noch viel mehr von der dritten Wurzel (Fig. 20). Diese erscheint kurz vor dem Hervorkommen des ersten Blättchens. Wir finden ein gutes Hadrom und selbst der Xylemstern tritt auf. Da aber die Rinde später noch reichlich verpilzt, so wird der Hadromteil mehr oder minder durch Kork verschlossen, während der Siebteil

reichlich offen bleibt. Wir finden bereits ein Verholzen des Pericykels angedeutet.

Wir haben es hier mit einer Umbau-Pilzwurzel im vollen Sinne des Wortes zu tun Wasseraufnahme in der Jugend und Pilzfrass im Alter kennzeichnen ihre Aufgabe

Von nun an hört die exogene Entstehung der Wurzeln auf, und das Rhizom ist pilzfrei geworden. Schon küsserlich ist das an seiner Schlankheit kenntlich. Jahr für Jahr gliedert sich ein Laubblatttrieb und ein schlafendes Auge ab. Die immer grösseren Blätter sind dünn und sind wohl imstande, durch Verdunstung und Guttation einen ausgiebigen Nährsalzbedarf an den Standorten des Frauenschuh zu decken.

Da das Rhizom nicht sehr lang ist und die oberirdischen Anteile sehr ausgedehnt sind, so ist eine Verankerung nötig. Nach und nach verschwinden die Pilze aus den

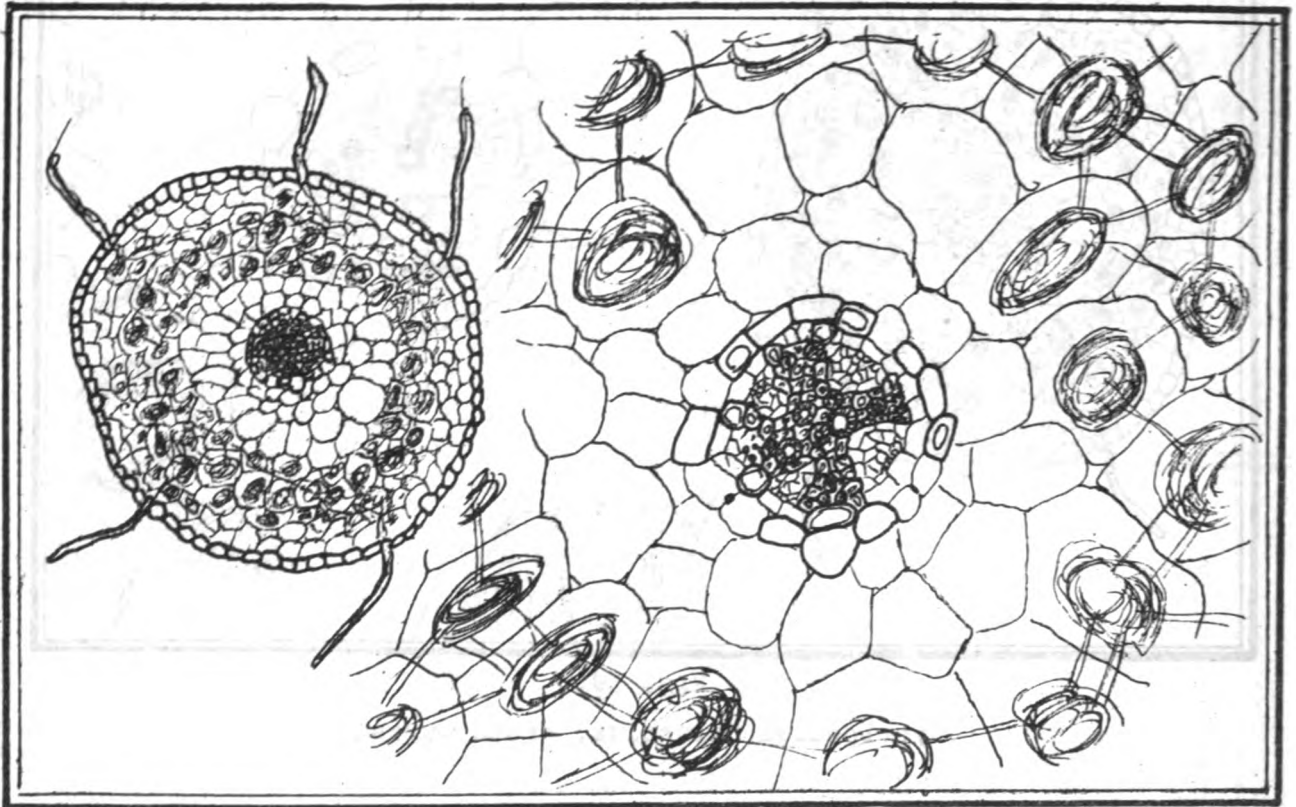


Fig. 20.

Cyripedium Calceolus D. 3. Wurzel und ihr Bündel quer.

Wurzeln. Wir wollen nicht des näheren auf die allmähliche Weiterbildung der Wurzeln eingehen, da sie nicht mehr von dem gleichen Interesse wie bisher ist, sondern die Verfassung schildern, wie wir sie bei ausgewachsenen Stücken auf guten, dichten Plätzen antreffen (Fig. 21 E). Da die Blätter für eine starke Wasserabgabe gebaut sind, so müssen sich reichlich Gefässe vorfinden. Die Scheidenzellen bleiben über ihnen immer primär, während der Siebteil tertiäre Zustände zeigt. Der Xylemstern ist kräftig und das gesamte Pericykel über dem Siebteil weist verholzte Wände auf. Im Bündelbau unterscheidet sich, von der Dicke abgesehen, *Cyripedium* nicht weiter von *Cephalanthera alba*. Die Wurzeln sind dafür viel zahlreicher.

Beim Überwachsen der Plätze werden die Wurzeln wieder verpilzt. Der Wald wirft Laub und Streu und der Boden wird daher wieder Humus-reicher. Sie fallen wieder in ihre alte Organisation zurück. Die oberirdischen Teile verkümmern mehr und mehr und das Gewächs wird zu einer "planta subterranea". Als solche kann der Frauenschuh aushalten, bis eine Lichtung eintritt. Dann kommt nach Verlauf von Jahren der Frau-

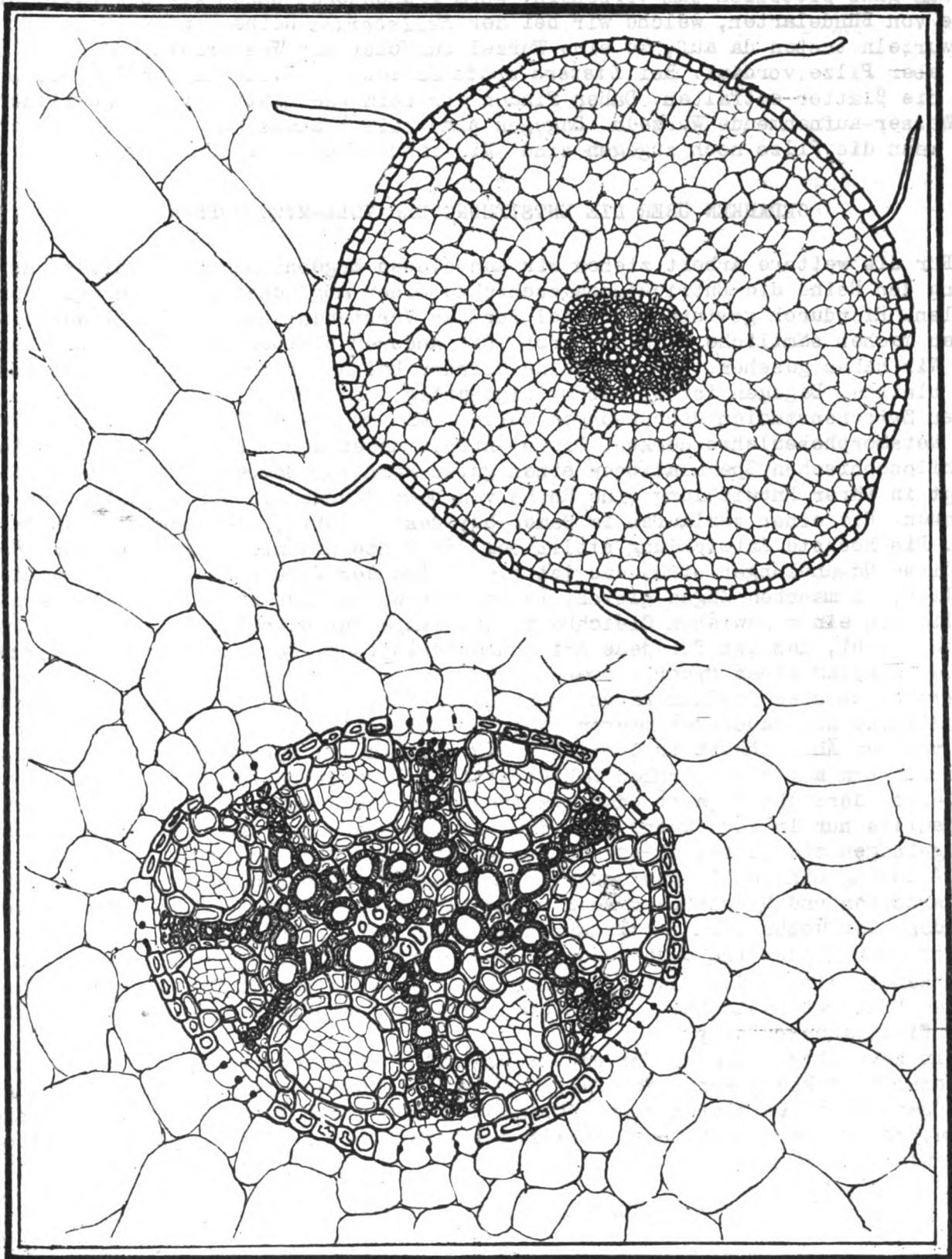


Fig. 21.

Cypripedium Calceolus E. Erwachsene Wurzel und ihr Bündel quer

enschuh ganz plötzlich zum Vorschein. Beim Frauenschuh sahen wir ebenfalls eine Reihe von Bündelarten, welche wir bei der *Helleborine*-Reihe fanden. Diese Umbau-Pilzwurzeln treten da auf, wo eine Wurzel zunächst als Wasseraufnahme-Organ wirkt, dann aber Pilze verdaut. Bei *Listera ovata* fehlen die Pilze in der Wurzel, wenn sich die Blätter entfalten. Daher finden wir beim Zweiblatt nur Anlage-Pilzwurzeln und Wasser-aufnehmende Wurzeln. Dagegen sind beim Frauenschuh die Blätter vorhanden, wenn die Pilze noch zugegen sind. Wir finden daher die Umbau-Wurzeln.

GEDANKEN ÜBER DIE ENTSTEHUNG DER VOLL-MYCOTROPHEN.

Für die weitere Arbeit ziehen wir aus diesen Ergebnissen den Schluss, an den Anfang der Reihe die Entwicklungsgeschichte einer möglichst selbständigen Form zu stellen. Hierdurch gewinnen wir viel für das Verständnis der Einzelglieder. Diese Formen machen sämtliche Stadien durch. Die anderen bleiben auf einem früheren stehen. Wir haben gesehen, dass einzelne Glieder bei einer sehr frühen Organ Ausbildung bleiben. Dagegen ist es höchst eigenartig, dass beim Erzeugen der Blüte die ganzen Zwischenstadien übersprungen werden. Man möchte da fast an die alte GOETHE'sche Metamorphosenlehre denken. Diese enthält neben den als verkehrt erkannten naturphilosophischen Spekulationen einen guten Kern von Beobachtungen. Jede Pflanze pflegt in ihrer Entwicklung eine Reihe von Umwandlungen in der Organisation durchzumachen. Die einen verlaufen im Samen bei dessen Reife, die anderen nach der Keimung. Die höchste Entwicklung stellt bei den Blütenpflanzen die Blüte dar. Welcher Art diese Umwandlungen sind, das ist eine Folge der Vererbung in den verschiedenen Familien, in manchen Zügen gleich, in anderen wechselnd, aber innerhalb derselben Familie von einer gewissen Gleichheit. Wie lange das einzelne Zwischenstadium erhalten bleibt, das ist für jede Art charakteristisch. So sehen wir die *Neottia* auf dem Stadium eines Mycorrhizomes mit exogenen Pilzwurzeln stehen, während die *Listera ovata* dies Stadium rasch durchläuft. Eine veränderte Lebensweise kann das eine Stadium zum dauernden machen, aber prinzipiell Neues wird nur selten erzeugt. Viel von der Ähnlichkeit in Gestalt der Parasiten und Mycotrophen wird so als ein Stehenbleiben auf einem frühen Embryonalstadium verständlich. Die Pflanze ist dann zeitlebens derselbe Parasit oder Mycotrophe, der sie bei den anderen Angehörigen der Familie nur in der Jugend ist. Wenn sie sich aber zur Fortpflanzung anschicken, dann gelangen sie plötzlich zur vollen Ausbildung des "Imago", bis sich in dieser eine Änderung einstellt; das dauert viel länger. Daher sind die jungen phanerogamen Parasiten und Mycotrophen noch wenig im Blütenbau von ihren Verwandten verschieden. Der Wechsel in der Ernährungsart ist daher ein gar nicht so grosser Schritt. Wir finden ihn auch schon in ganz jungen Familien ¹⁾. Das hat LINNE richtig erkannt, als er die Blüte zum Einteilungsprinzip seines "natürlichen" Systems machte. Die Systematik hält auch heute noch die Fortpflanzungsverhältnisse für ein gutes Einteilungsprinzip.

Ein scheinbar kleiner, für die selbständige Pflanze wertloser Wechsel in der Embryonalentwicklung kann sich daher in der Nachkommenschaft so auswirken, dass etwas ganz Neues entstehen kann. Wollen wir aber die Entwicklung solcher Dinge studieren, so müssen wir so junge Familien nehmen, wie es etwa die Orchideen (oder Scrophularineen) sind.

FORMENKREIS DER ORCHISARTEN.

In dem Bau ihrer Wurzeln ähneln sich *Platanthera*, *Coeloglossum*, *Gymnadenia*, *Nigritella*, *Anacamptis*, *Orchis*, *Aceras*, *Himantoglossum*, *Chamaeorchis* und *Herminium* derart, dass wir die auch sonst sich nahestehenden Gruppen zusammen abhandeln können. Die auffällige Gleichheit der Einzeltypen bei oft grossen Verschiedenheiten

1) Hingegen ist die Ausbildung der Geschlechtsorgane der alten saphrophytischen resp. parasitischen Pilze ihre eigenen Wege gegangen. Wir haben aber auch hier noch Formen, welche den Stammlern in der Fortpflanzung nahe stehen.

der Standorte findet ihre Erklärung in der allen ausserordentlich ähnlichen Ernährung.

Dieser Gleichheit im Aufbau der Wurzeln steht eine scheinbare Unähnlichkeit in der Entwicklungsgeschichte gegenüber. Aber auch diese lässt sich auf einen Idealtyp zurückführen. Die einzelnen Arten lassen einzelne Stadien aus oder verlängern sie. Wir finden in den Entwicklungsstadien dasselbe wieder, wie bei den vorhergehenden Reihen mit dem einen Unterschiede, dass das Endstadium, die erwachsene Pflanze, bei allen gleichgestaltet ist. Zum Beispiel bleibt *Orchis ustulatus* lange Jahre bei der Ausbildung eines unbeblätterten, unbewurzelten Mycorrhizoms, aber mit einem Sprunge entfaltet sich die nach der Regel der anderen geformten blühenden Pflanze, der "Imago". Bei anderen Formen wie besonders bei *Dactylorchis*, *Gymnadenia* geht die Entfaltung zwar rascher vonstatten, aber die Organisation geht langsamer, förmlich schrittweise, zu höherer Gliederung über. Diese Arten

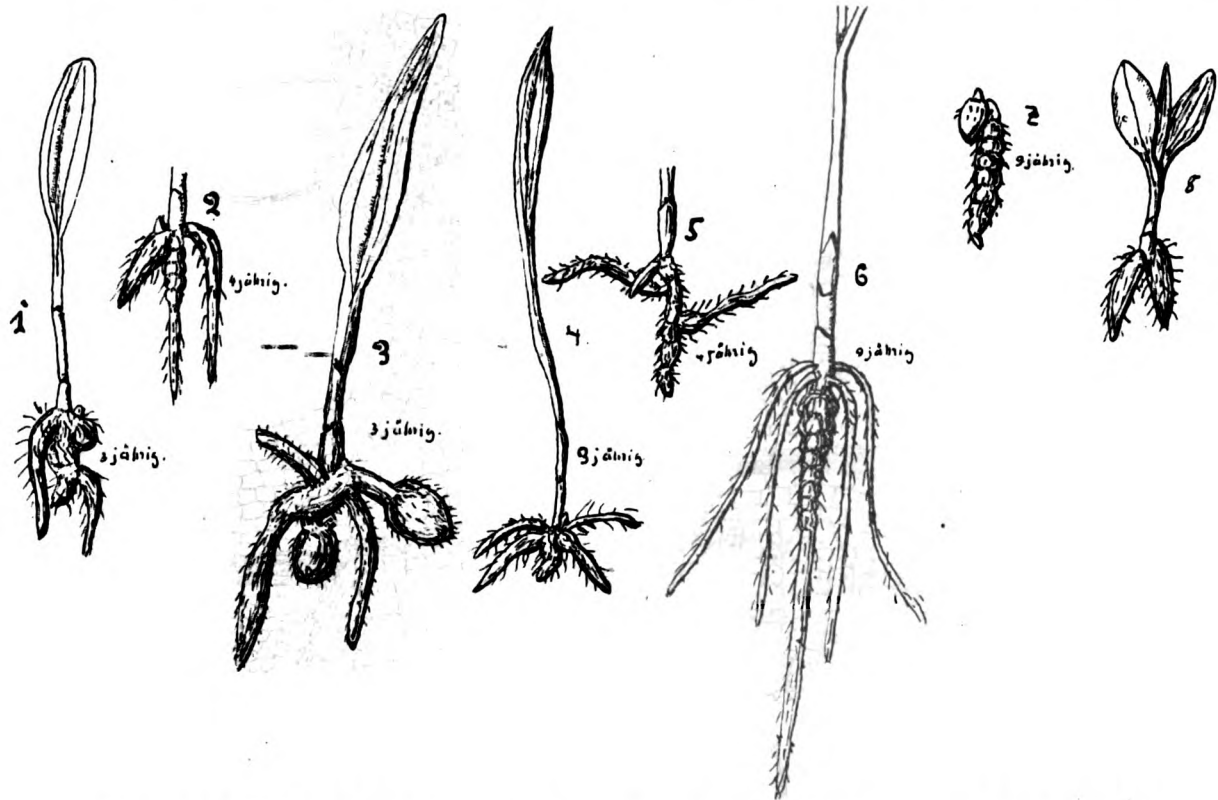


Fig. 22. Keimpflanzen aus dem Formenkreis Orchis. - 1 - 2) *Platanthera*, 3) *Orchis masculus*, 4 - 6) *Dactylorchis*, 7 - 8) *Spiranthes spiralis*. - Vergr. 4,4-fach.

sind daher zum Studium der Organisation viel geeigneter. Wir wollen daher die Arten mit vollkommener "Metamorphose", besonders bei unsern Wurzelstudien, im Auge behalten. Auf die eigentliche Entwicklungsgeschichte soll jedoch hier noch nicht eingegangen werden, obwohl dieselbe für fast alle einheimischen Arten uns bekannt ist.

Die beigegebenen Bilder von Keimpflanzen sind in einem Bilde vereinigt: Keimpflanzen von Orchideen (Fig. 22).

Am Anfang aller Arten steht die Keimaxe, der "Procormus". Bei ihm ist noch keine Gliederung in Wurzel und Stamm eingetreten. Er lebt rein unterirdisch vom Pilzfrasse.

Zum Betrachten des Aufbaus verwenden wir das langlebige Mycorrhizom von *Orchis Ustulatus* (siehe Fig. 38) und den Sprossverband von *Dactylorchis* (siehe Fig. 34, 1 und 2). Vergleicht man den Aufbau mit dem von *Cypripedium*, so findet man völlige Gleichheit, bei *Listera* nur Unterschiede, welche mit der enzymatischen Natur.

deren Mycotrophie, zusammenhängen. Es ist dieselbe dicke Rinde. Ihre Zellen sind dicht von Pilzen und deren Resten erfüllt. Die Mitte nimmt das verhältnismässig kleine Bündel ein. Trotz weitgehender Verkrüppelung der Wasser-leitenden Gefässe umgibt das Bündel eine deutliche Primär-Endodermis mit stark hervortretendem CAS-PARYschem Streifen. Dagegen ist der Siebteil nicht verkrüppelt. Man könnte die dort angeführten Sätze hier wiederholen.

Auf dem Mycorrhizom sprosst adventiv-exogen bei einzelnen Arten (k 1,3,4,5) eine dickliche Rübenwurzel (Fig. 23), mitunter sogar mehrere (vergleiche FUCHS und ZIEGENSPECK in MEZ, Archiv, Bd. II, Heft 5). Diese anfangs dicht mit Reservestoffen erfüllten Rüben erhalten vom Rhizom aus die Pilze, wie das bei *Listera* geschildert ist. Wie in der Anlage und Gestalt, so ist auch die Ähnlichkeit im anatomischen Innenbau unverkennbar. In schroffem Gegensatz zu der dicken, später dicht

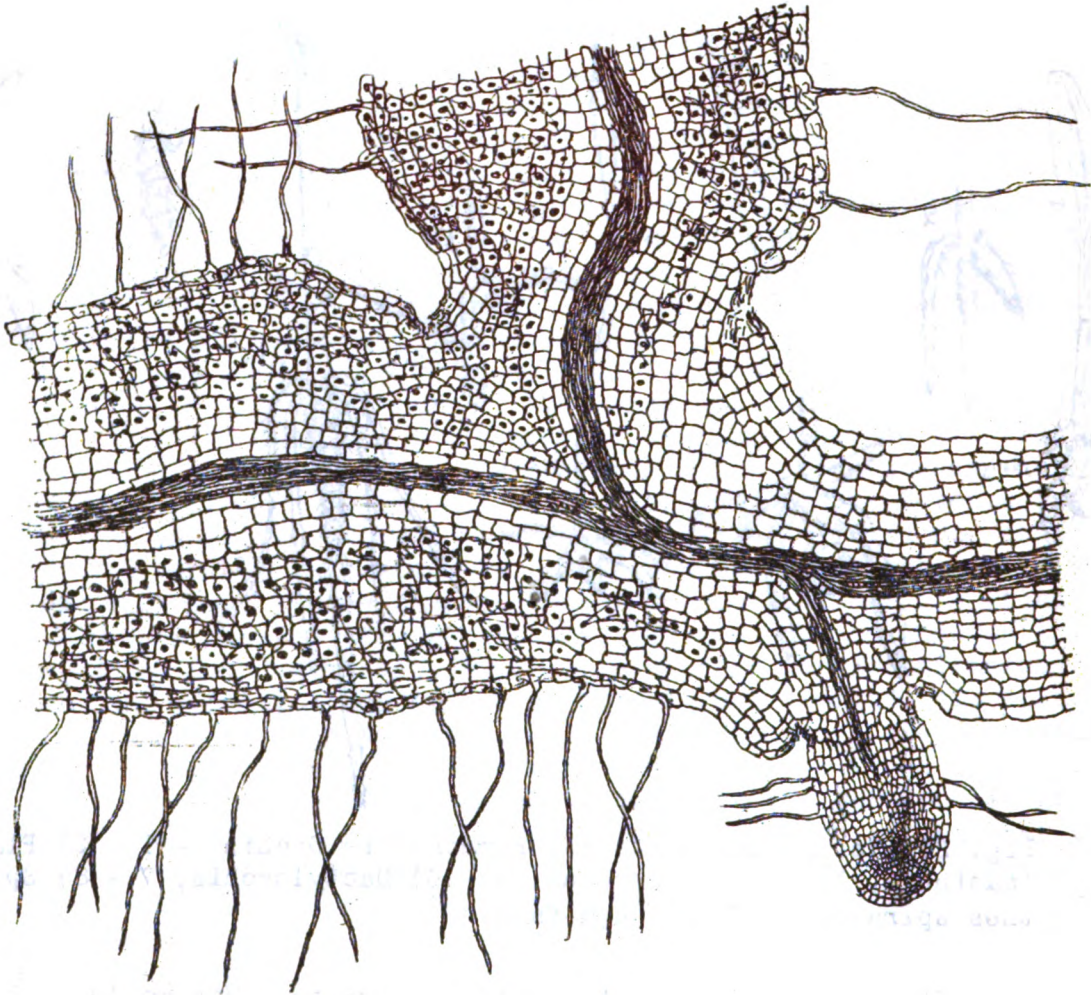


Fig. 23.

Exogene Bildung einer Nebenwurzel am Mycorrhizom einer *Dactylorchis*.

mit Pilzen versehenen Rinde steht das dürftige Bündel (*Dactylorchis* 3 und 4, *Listera* 1 und 2, Wurzel). Der Hadronteil hat kaum Linien entwickelt, dagegen ist der Siebteil kräftig. Von nun an erfolgt bereits eine Gliederung in zwei Arten Wurzeln, in die Beiwurzeln und in die Wurzelknollen. Wir haben ja auch bei *Listera* gefunden, dass die 4. Wurzel schlank war, während die 5. und 6. Wurzel anschwellt unter Übernahme der Speicherung bei noch dünn bleibendem Rhizom.

Die Beiwurzeln kommen bei keiner Art über die Differenziation etwa der dritten

Wurzel von *Listera* hinaus. Sie bleiben etwas dicklich, wenn sie auch schlanker sind als die Rüben- und Speicherknollen. So dünn, wie bei *Listera* etwa die späteren pilzfreien Wurzeln, werden die immer mehr oder minder verpilzten Beiwurzeln dieser Gruppe nie. Die Anlage erfolgt an dem meist unverpilzten Rhizom mehr oder minder endogen (Fig. 24). Über Ausnahmen wird bei der Behandlung der Rhizome zu berichten sein. Das Hadrom geht kaum einmal über die Bildung von Linien hinaus.

Die Wurzeln nehmen von Anfang an etwas Wasser auf. Die Hadromlinien schliessen an die Endodermis an. Aber die geringe Ausbildung des Hadroms verhindert von Anfang an eine "Überschwemmung" der oberirdischen Anteile.

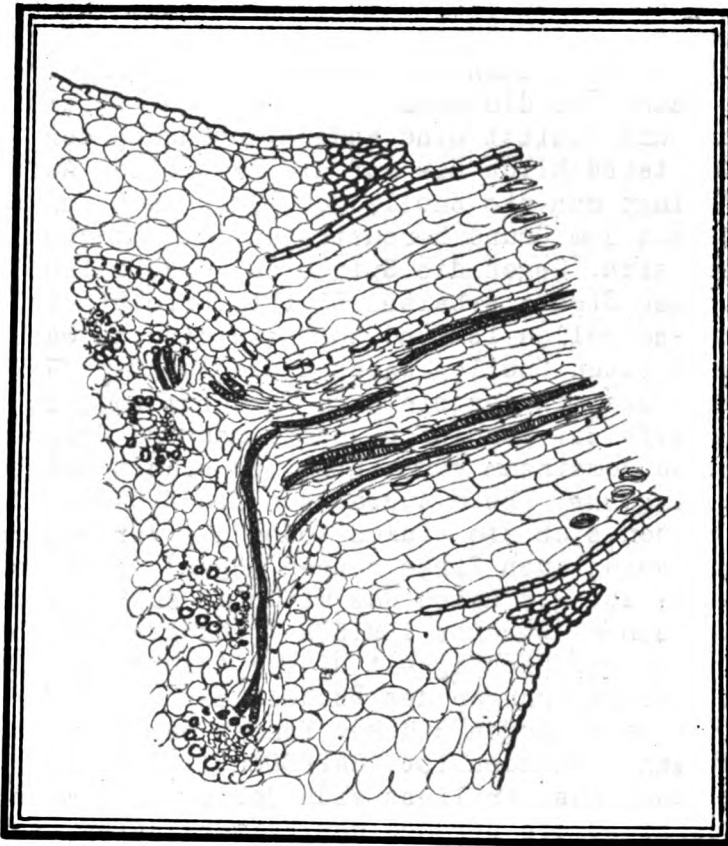


Fig. 24.

Endogen angelegte Beiwurzel einer
Dactylorhiza.

Eine Abdrosselung durch sekundäre Korkschichten in der Endodermis ist daher "unnötig". Hingegen ist die Verdunstung der Blätter nur gering; die Stomata behalten auch auf sehr feuchten Standorten ihr Vermögen zum Schliessen, sind auf jeden Fall geschlossen, wenn die der Pflanzen der Umgebung noch geöffnet sind. Nur ausnahmsweise, unter besonders günstigen Verhältnissen im feuchten Moose findet sich eine ganz geringe Guttation (*Orchis incarnatus*). Es ist aber sehr fraglich, ob es sich um wirkliche Hydathoden hier handelt, denn letzten Endes kann das Wasser aus allen Spaltöffnungen herausgepresst werden. Die Pflanzen gedeihen auf den "trokkenen" Standorten zu einer oft sehr feuchten Jahreszeit. Auf oft nassen Böden begegnen wir dicken, fleischigen Blättern, ja, wir finden hohe, Wasserspeichernde Epidermen auf den Blättern (*O. masculus* u.a.m.) Eine Stockung der Wasserzufuhr ist hier nicht von Schaden, das weiss jeder, der einmal *Orchis* gepresst hat. Die Pflanzen halten mit grosser Zähigkeit das Wasser fest, obwohl sie ihrem Standorte nach rasch welkende "Hygrophyten" sein sollten. Wir

haben es hier mit Anlage-Pilzwurzeln zu tun. Bei dem Frauenschuh und der *Epipactis*-Reihe mit ihren rasch welkenden Blättern dagegen ist eine stärkere Wasserzufuhr nötig und beim Eintreten der Verpilzung werden die guten Wasserbahnen abgedrosselt. Hier haben wir es mit Umbau-Pilzwurzeln zu tun.

Die Wurzeln der Arten des *Orchis*-Kreises nehmen mehr oder minder Pilze auf, doch findet man immer unverpilzte Stellen. Auch eine Festigung fällt nicht ins Gewicht. Die allerdings oft grossen Blätter stehen sehr tief am Stengel und sind fleischig, also selbst in sich gefestigt. Die Stengel sind dick, aber biegsam und dehnbar. Die oberirdischen Anteile gehen bald ein, sodass an eine Verankerung keine grossen Ansprüche gestellt werden. Ein besonderes Festigungsgewebe oder ein Xylem fehlt. Die Eigenart der Ernährung erklärt einerseits die Gleichheit des Wurzelbaues und die Verschiedenheit der Standorte oft bei derselben Art. So sind die

Wurzeln einer *Ophrys* von einem Moor und von einem trocknen Muschelkalkhügel im Prinzip gleich gebaut, trotz der Trockenheit des einen und der Feuchtigkeit des anderen Standortes.

Wenn man die Reihe für die etwas mannigfaltiger gebauten Wurzelknollen aufbauen will, muss man sich darüber klar sein, welche von den vorhandenen Bildungen die ursprüngliche ist. In der älteren Zeit dachte man sich die Knolle entstanden durch Verwachsen von lauter Beiwurzeln. Wenn man eine alte Knolle kurz vor dem völligen Entleeren, also während der Blütezeit, schneidet, so gewinnt man den Eindruck, als bestände sie aus lauter einzelnen Wurzeln. Das Gewebe, welches die resten "Wurzeln" verbindet, ist entleert und geschrumpft. Am deutlichsten tritt das bei einer ganzknolligen Art hervor, etwa *Anacamptis* oder *Orchis masculus*. Beim Betrachteten eines Querschnittes durch das Mikroskop wird man noch mehr in dieser Ansicht bestärkt. Jede "Wurzel" besteht aus einem centralen Gefässbündel mit geschlossener Endodermis wie eine Beiwurzel, welche sich durch ihren CASPARYschen Streifen abhebt. Von ihm strahlt, mit dem grössten Durchmesser radial angeordnet, die noch mit Stärke erfüllte "Rinde" aus. Das die einzelnen "Wurzeln" vereinigende "Bindegewebe" ist bereits entleert und besitzt eine andere Anordnung der Zellen. Es wird so ein Bild erzeugt, das tatsächlich bis auf die Haut einen Aufbau aus einzelnen Wurzeln vortäuscht. Zerlegt man die Knolle der Länge nach, so sieht man die einzelnen "Wurzeln" getrennt aus dem Grund heraustreten. Bei manchen Arten mit ganzen Knollen verzweigen sie sich. Gegen die Spitze zu verschmelzen sie mehr und mehr, bis nur mehr ein einziger Strang erhalten bleibt. Erfolgt die Vereinigung, solange die Knolle noch angeschwollen ist und hört sie dann zu wachsen auf, so erhält man das Bild der unzerteilten Knolle. Wachsen die letzten "Wurzeln" gemeinsam zu einer dünnen Verlängerung aus, in der sie dann verschmelzen, so entsteht die Rübe, z.B. der *Platanthera bifolia*. Wenn sich jedoch mehrere Gruppen von etwa fünf "Wurzeln" zusammentun und gemeinsam vorwachsen, so erhält man beim Kurzbleiben die Zitzen von *Orchis sambucinus*, beim Auswachsen die Zinkenwurzeln der anderen *Dactylorchis*. Mitunter können sich die Zinken (oder die Verlängerung von *Platanthera*, welche wir der Kürze wegen auch Zinke nennen mögen), noch weiter unten gabeln. Dies bildet SCHENK (l.c.) ab. Wir haben das mitunter auch bei den anderen Arten mit geteilten Knollen gesehen. Bereits IRMISCH (Biologie und Morphologie von Orchideen) äusserte Zweifel an der Richtigkeit dieser Anschauung. Er meinte, man könne diese "Wurzeln" als Verzweigungen des Bündels der einen Wurzel in einzelne Stränge erklären, denn bei ganz jungen Stücken findet man auch schon Rüben und Knollen, obwohl nur ein Strang vorhanden ist. KAPPEDER (Flora 1898, Heft IX und dortige Citate) sprach das genauer aus. Er liess sich dabei von dem unbedingt richtigen Gedanken leiten, dass nicht die Stränge das Primäre seien, sondern die Bildungsgewebe. Da die Knollen als ein gemeinsamer Komplex entstehen, so seien sie eine Wurzel. Wie es nun polystele Stämme gibt, so gibt es auch polystele Wurzeln. Im Sinne der Stelärtheorie würde man die Orchideenknolle als eine Polystele mit Actinostelen als Teilstücke bezeichnen. Mit Recht hebt er und mit ihm GOEBEL hervor, dass man die Ergebnisse der Anatomie nicht bei der Auswertung der Organbildung überschätzen dürfe.

STOJANOW (l.c.) verfolgte den Verlauf der Einzelstelen, ihre Teilung und Verschmelzung genauer. In den Vegetationspunkten gehen die Prokambiumstränge bis weit in die Spitze und nähern sich daselbst (aber verschmolzen in einem gemeinsamen Meristem sieht man sie nicht). Auch bei den Keimlingen erfolgt die Anlage der ersten, noch einsteligen Knollen in genau gleicher Weise wie in der erwachsenen Pflanze. Er kommt dadurch zu dem Schlusse, dass die Knolle der einzelnen Rübe einer *Spiranthes* gleich zu setzen sei, nicht einer Vielzahl derselben, welche verschmolzen wäre.

SCHENK (STAHL-Festschrift, Flora 1918, XI) ging von dem Studium von verbänderten Wurzeln aus. Er kam dazu, die Knolle auf Grund der Ähnlichkeit für erblich fixierte Verbänderungen von Wurzeln zu halten.

Das kann sich nun verschieden auswirken: Die nur im Plerom verbänderten Wurzeln verschmelzen kurz vor dem Aufhören des Wachsens. Man gelangt zur ganzen Knolle. Die letzten erhalten gebliebenen Glieder wachsen zu einer langen Wurzel aus, in der die restlose Verschmelzung erfolgt; man erhält die Rübe von *Platanthera bifolia*, oder

aber einzelne Gruppen trennen sich völlig. Man gelangt bei baldigem Aufhören zur Zitze oder bei Längenwachstum unter späterer Verschmelzung zur zerteilten Knolle von *Orchis latifolius* etwa. Endlich kann sich die Verbänderung und die Zerteilung in Einzelgruppen sehr früh auswirken; man gelangt so zur ganz tief geteilten Knolle von *Gymnadenia albida*. Auch bei dieser sind die Zinken mehrstelig. Diese Ansicht hat nun GOEBEL in seine Organographie (III, p. 1269) übernommen.

Die Älteste Bildung wäre demnach die Rübe der Platantheren, dann käme die ganze Knolle, die Knolle mit Zitzen und als Ende die Zinkenknolle.

Das Wesentliche dieser Ansicht ist die ursprünglich einheitliche Anlage, deren Erteilung durch erbliche Verbänderung und das mehr oder minder später erfolgende Verwachsen der Produkte der Verbänderung oder ihre vollständige Zerteilung.

Wir wollen nun einmal eine Reihe von Tatsachen und Gedankengängen verfolgen, um zu sehen, ob diese Annahme sich als richtig erweist.

Besonders merkwürdig ist die Beobachtung eines Schnittes durch die Ansatzstelle einer Rübe von *Platanthera*. Diese sitzt mit einem schnabelartig verlängertem Stück an der alten Pflanze. Der Spross ist schief "nach unten gerutscht". Es gehen nun von diesem Schnabel weit von einander getrennt die einzelnen Stelen in die Knolle.

Ein Bastard einer ganzknolligen *Orchis palustris* mit einer *Dactylorchis* zeigte eine Zerteilung der oben kugeligen Knolle in lauter einstelige, nach innen gebogene und zusammen neigende Teile, welche nicht in einer Ebene angeordnet waren, wie man das mehr oder minder gewohnt ist, sondern in einem Zylinder.

In den Nachkömmlingen einer Bastardierung von *Orchis coriophorus* und *Dactylorchis* fand sich die *Orchis Drudei* mit Rüben.

Die erste Rübe von Keimlingen von *Dactylorchis* ist einstelig. Von Jahr zu Jahr kommt eine neue Stele hinzu. Hat die Zahl eine gewisse Grösse erreicht, so teilt sich die Knolle. Durch Bastardierung geschwächte Hybride oder Pflanzen aus der Kampfzone, also auch geschwächte Hochmoorbewohner vermehren zwar die Stelenzahl, nicht aber wie die anderen die Zinkenanzahl.

Die *Platanthera* zeigt in der ersten Knolle eine einstelige Bildung wie *Orchis Morio*. Die Jugendform wäre also weiter als die Folgeform. Das Umgekehrte gilt von *Orchis sambucinus* von einem Standorte mit nur Zitzenknollen. Die Keimpflanzen besaßen die Rüben mit langen Enden.

Wenn man aus diesen Beobachtungen manche Waffe für und gegen die Verbänderung schmieden kann, voll überzeugend wird keine sein können.

Etwas mehr Gewicht ist auf die erste Anlage der Knollen zu legen. Wenn man die Pflanzen vom Herbst an Monat für Monat schneidet, dann erhält man ein Stadium, in dem die Knolle gerade sich ausbildet. Wir konnten an diesen Schnitten, welche wir abgezeichnet haben, die Anlage der Knollen an den Procambiumsträngen des noch sehr jugendlichen Rhizoms beobachten. Es waren mehrere Vorwölbungen zu sehen. Es soll hierbei hervorgehoben werden, dass wir die Pflanze restlos in verschiedenen Richtungen schnitten und, durch Widerspruch stutzig gemacht, die Beobachtung wiederholten, ohne etwas anderes zu finden (siehe Fig. 25).

Die Anlage der neuen Knolle erfolgt so völlig analog (wie die jeder Wurzel endogen aus dem Pericykel) hier eines noch nicht völlig ausgegliederten Procambiumstranges, aber es handelt sich nicht um eine Anlage, sondern im Alter um mehrere, allerdings sehr nahe gelegene Anlagen. Das Dermatogen bleibt eine einheitliche Schicht (wenigstens zunächst), das Periblem verschmilzt nicht so völlig, es hält die einzelnen Plerome zunächst getrennt. Durch starke Teilung seiner Abkömmlinge bringt es die einzelnen Stelen auseinander. Aber es kann natürlich eine Teilung oder ein Verschmelzen der Plerome erfolgen. Gewisse Gruppen können sich abgliedern und so weiter. Es können so genau die Bildungen erklärt werden. Als Ursache für das Zusammenrücken der Speicherwurzeln betrachten wir den gestauchten Bau des sie tragenden Rhizomstückes. Wir betrachten also die Knolle, um das Ganze kurz zu kennzeichnen, als ein Vorwachsen getrennter Plerome unter einem gemeinsamen Dermatogen innerhalb verschmolzener Peribleme¹⁾. Damit soll nicht geleugnet werden, dass eine

1) Oder unter neuer Bezeichnung (SCHMIDT in MEZ, Archiv VIII, 1925, 345 ff.) Wachsen getrennter Corpora innerhalb verwachsener Tunica.

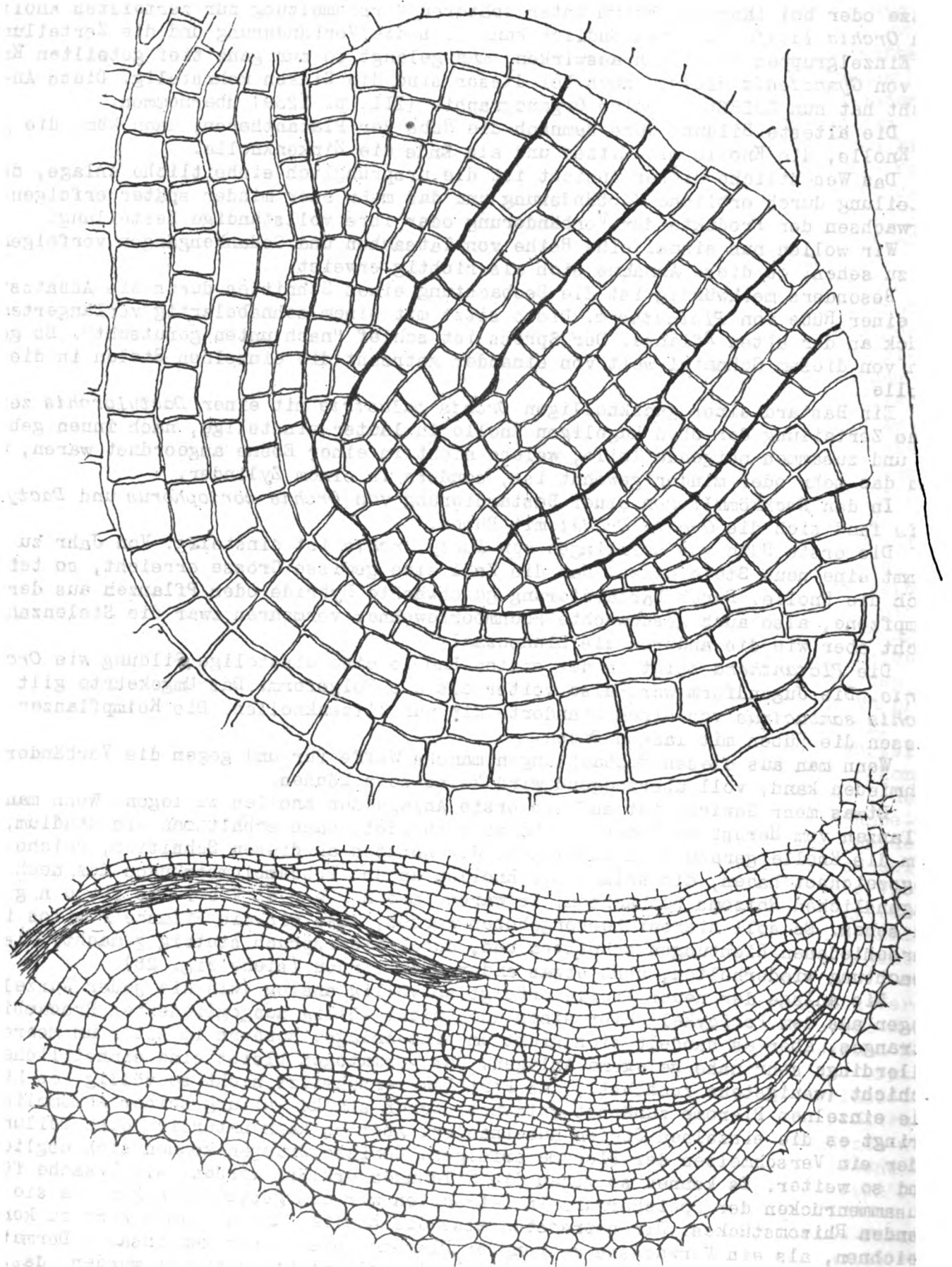


Fig. 25.

Entstehung einer Knolle bei *Dactylorhiza*. Oben Ende, unten Anfang März.

Veränderung, zumal wenn sie erblich fixiert ist, ähnliche Bilder erzeugen kann.

Bei *Gymnadenia albida* (Fig. 26), deren Knollenbildung wir genau untersuchten, fanden wir unsere Annahme bestätigt, nur waren die Anlagenkomplexe viel weiter auseinander gerückt. Wir fanden Exemplare im bayerischen Walde, bei denen die "Trennung" so weit ging, dass die einzelnen Zinken kaum mehr ein paar Zellenzüge gemeinsam hatten. Wir könnten, wenn wir die Bildung ohne Zwischenglieder vor Augen hätten, die Veränderung mehrerer genährter Rüben annehmen.

Gymnadenia oucullata vollends besitzt zwei Stelen in der unten eingedeckten Knolle. Diese beiden Stelen haben eine geradezu täuschende Ähnlichkeit mit denen der Rüben von *Spiranthes autumnalis*. Zudem konnten wir auch Stücke von *Spiranthes* finden, bei denen die Rüben sich im Grunde so näherten, dass sie ein paar Zellen gemeinsam hatten.

Wir kommen somit zu dem Schluss, dass die Rübenknollen, welche wir, wenn auch nicht so ausgeprägt (bei *Listera ovata* (5. und 6.) weit von einander getrennt) auftreten sahen, das Urbild der *Dactylorchis*-Knolle darstellen. Aus diesen ist durch Stauchung des Rhizoms und Verschmelzung der Einzelsrüben die Knolle entstanden. Es bildeten sich zunächst mehrere von einander getrennte Anlagenkomplexe heraus, wie es bei *Gymnadenia albida* der Fall ist. Diese verschmolzen mehr und mehr mit dem Grunde. Bei *Nigritella*, *Gymnadenia*, *Dactylorchis*, *Coeloglossum* blieben die Spitzen noch frei. Die Spitzen stellten ihr Wachsen ein: *O. sambucinus*. Sie verschmolzen zu einer Zinke: *Platanthera*. Endlich stellte auch hier die Spitze ihr Wachsen bei der Verengung der Knollen ein: *Herorchis*, *Masculi*, *Anacamptis* und so weiter.

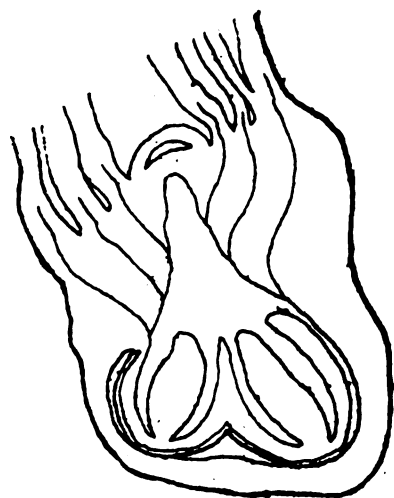


Fig. 26.
Knollenanlage
von *Gymnadenia albida*.

Die Platantheren mit ihrem circumpolaren Vorkommen sind sehr alte Formen. Man könnte nun

einwenden, diese haben, wenn man unsere Flora allein betrachtet, aber gerade die Rübenform, wie wir sie als spätere Bildung ansehen. Betrachtet man aber den gesamten Kreis, etwa an Hand der *Icones* REICHENBACH (l.c.), so wird das Bild anders.

Platanthera obtusata hat so tief geteilte Knollen, dass man eine *Spiranthes* zu sehen glaubt. *Pl. hyperborea* gleicht der *Gymnadenia albida*. *Coeloglossum viride* mit circumpolarem Vorkommen (Nordamerika) hat Zinkenknollen. *Pl. satyroides* hat eine Knolle wie die *Gymnadenia oucullata*. *Pl. diphylla* besitzt endlich die unzerteilte Knolle der *Herorchis*. Die Pflanzen des hohen Nordens und der Gebirge sind aus denen mit zerteilter Knolle entstanden. *Pl. hyperborea*, *Coeloglossum viride*? Auch in dem *Gymnadenia*-Kreis sind die Alpenpflanzen und die der Gebirge aus den Zerteiltknolligen gekommen: *Gymnadenia albida* und *Nigritella*. Aus welchem Kreise allerdings *Chamaeorchis* stammt, welche ganze Knollen hat und sicherlich bei uns monotypisch und alt ist, das lässt sich nicht mit Sicherheit sagen. Es zeigt diese Pflanze auf jeden Fall, dass die ganzknolligen Formen schon vor der Alpenbildung vorhanden waren.

Auch das Vorkommen von Variabilität lässt uns keinen absolut sicheren Schluss zu. Dennoch gibt das Vorkommen von ganzen Knollen bei *Ophrys* bei völligem Fehlen nahestehender Formen mit zerteilten Knollen einen Rückschluss auf die Entstehung aus bereits ganzknolligen Pflanzen. Hingegen ist die *Gymnadenia albida* wenig variabel und hat doch sehr tief geteilte Knollen, müsste also nach der Verwachsungstheorie sehr jung sein.

Obwohl, wie wir gesehen haben, sich völlig weder die eine Theorie widerlegen, noch die andere sich restlos beweisen lässt, so halten wir die Verwachsungstheorie schon deshalb für die richtigere, weil sie zur Voraussetzung keine Annahme einer vererbten Verwänderung, sondern die Tatsache der Stauchung des Rhizoms hat.

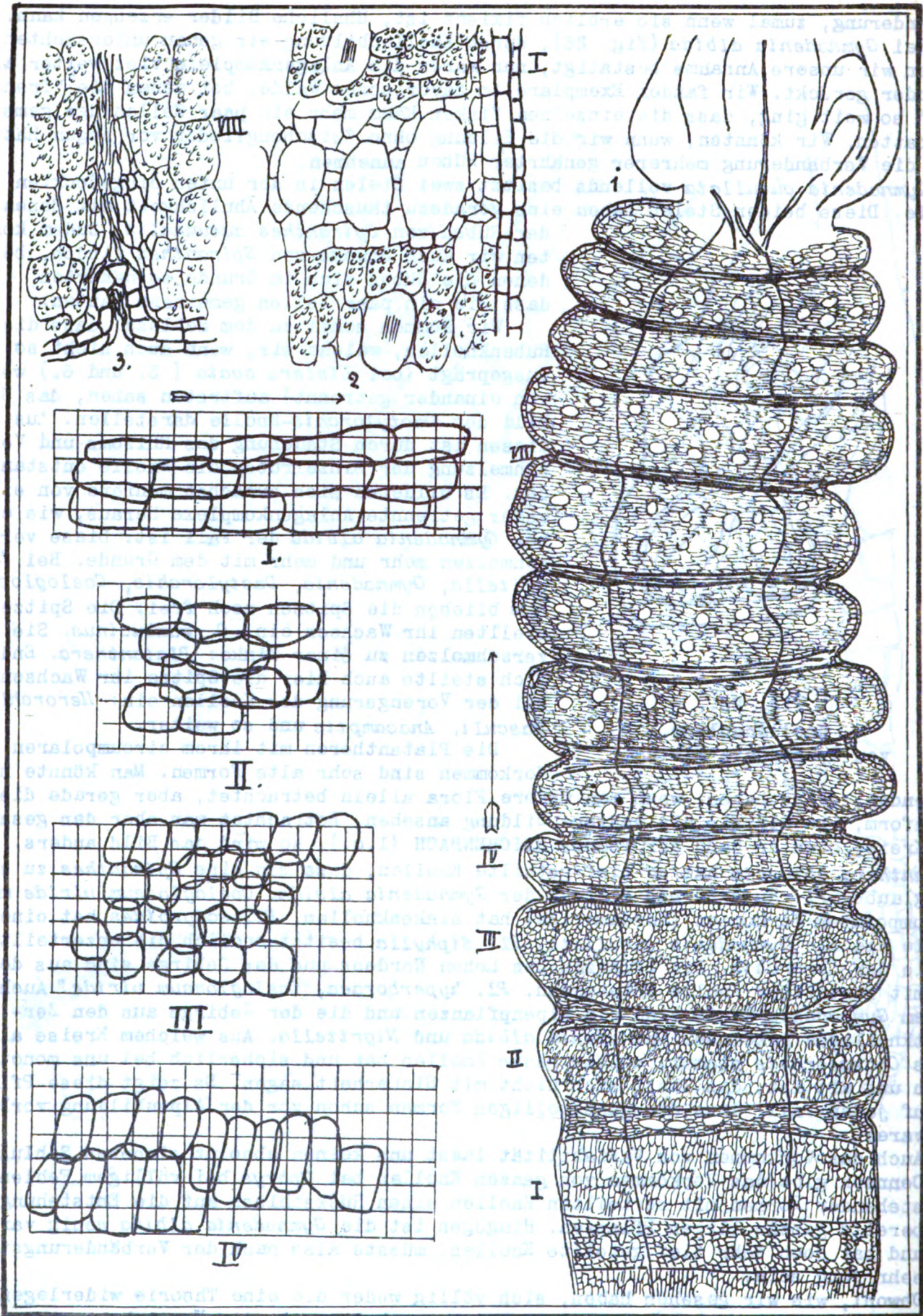


Fig. 27. Kontraktile Knolle von *Dactylorhiza*. - 1) Längsschnitt, 2) Puffergewebe vor dem Zusammenpressen, 3) nachher, 4-7) Zellgrösse aus dem Pressgewebe in den verschiedenen Stockwerken, welche durch die Zahlen I, II, III-IV gekennzeichnet sind. Der Pfeil über 4-7) gibt wie der neben 1) die Längsaxe an.

Wir haben das für eine dreistelige Röhre von einer *Dactylorchis* festgehalten (beiliegende Zeichnung 27, Nr. 1). Die Scheiben I, II, III zeichnen sich durch pralle Zellen mit reichem Gehalt an Stärke und Schleim aus. Die Hautschichten sind über ihnen vorgewölbt. Der Durchmesser nimmt nach oben zu und pflegt in der Mitte der Scheiben grösser zu sein. Die unteren zeigen das noch nicht; je weiter nach oben man kommt, desto auffälliger werden die Erscheinungen. Die Höhe der Scheiben in der Richtung des Längsdurchmessers der Wurzel nimmt nach oben ab. Innerhalb der Scheiben erscheinen die Bündel nach aussen gebogen.

Betrachtet man die auffälligen Schleimzellen, so sieht man sie in den unteren Scheiben längs der Wurzel gestreckt, dann werden sie rund, um oben quengerichtet zu sein.

Weniger auffällig, aber desto wichtiger für das Verständnis als diese passiven Dehnungserscheinungen sind die aktiven der anderen Scheibenzellen. Da das in der grossen Zeichnung nicht so zur Geltung kommen kann, so sind die Zellen daneben in stärkerer Vergrösserung gezeichnet. Die römischen Zahlen entsprechen denselben von Nr. 1. Der Pfeil über I entspricht dem von Nr. 1, zeigt also die Längsaxe der Wurzel an. Die Netze sollen einen Masstab der Veränderungen der Zellen-Ausmasse geben. Während in den noch nicht gestreckten Scheiben die Zellen ihren grössten Durchmesser in der Richtung der Längsaxe haben, verkleinert dieser sich unter Zunehmen des Radialdurchmessers (II und III). Die nun runden Zellen breiten sich in IV in der radialen Richtung aus. Hand in Hand mit diesem Anwachsen der Grösse in dieser Richtung erfolgt eine Dehnung im Sinne des Umfanges. Aus den prismatisch cylindrischen Zellen sind pinakoid tafelförmige geworden. Die Verkürzung der Höhe der Scheibe macht sich im Breiterwerden geltend. Dabei ist aber die Intercutis nicht gefolgt.

Soweit sind die Vorgänge nicht sonderlich abweichend von den bei kontraktile Wurzeln gewohnten.

Betrachtet man aber das Gewebe zwischen den aktiven Scheiben, den Spanngeweben, so erkennt man einen eigenartigen Wechsel in der Gestalt der Zellen. Das von Anfang an inhaltarme Gewebe ist noch aus zwar kleineren Zellen gebildet, aber die Wände sind deutlich zu erkennen (siehe Fig. 27, Nr. 2). Auch die in dem Puffergewebe, wie wir es nennen wollen, reichlichen Schleimzellen erweisen sich beim Betrachten in Glycerin oder ohne Befeuchten unter dem Polarisationsmikroskop bei gekreuzten Nicols unter Einschalten eines Gypsblättchens Rot I als mit nicht doppelbrechendem Inhalte versehen, während sie sonst unter diesen Bedingungen ein sehr schönes Kreuz geben. Die "Schleimzellen" sind noch in der Längsaxe gestreckt.

Bereits im Zwischengewebe zur Scheibe II sind die Zellgrenzen meist verschwommen, die ganze Schicht weniger hoch und der Radial-Durchmesser der Zellen scheinbar vergrössert, was besonders an den Schleimzellen hervortritt. Die Breite der Puffergewebe ist gleich geblieben. Die Zellen sind nicht gewachsen, sondern werden zerdrückt.

Je weiter man nach oben kommt, desto deutlicher werden die Veränderungen; das Puffergewebe hat das Aussehen eines Keratenchyms erhalten (Fig. 27 Nr. 3). Innerhalb der zerdrückten Puffergewebe sind die Bündel geknickt. Die Intercutis ist eingebogen und es macht schier den Eindruck, als ob es etwas nach dem Scheitel der Scheiben gewandert wäre.

Mit dieser Beschreibung ist der Mechanismus der Kontraktion natürlich noch lange nicht geklärt. Es ist nur schade, dass mit den Orchideen ein so schlechtes Experimentieren ist. Man müsste vielleicht bei einem günstigeren Objekt die Art der Zellwände studieren. Es liegt der Verdacht einer Veränderung der Zellgestalt durch den Turgordruck vor, ohne dass infolge der Nachgiebigkeit bestimmter Wandteile das Volumen der Zellen stark vergrössert sein müsste. Das Puffergewebe dient bei der Ausdehnung in die Breite als ein Widerlager, wodurch die Verkürzung in der Längsaxe erreicht werden könnte. Doch liess sich an den Stücken nicht mehr experimentieren, da sie zu alt waren.

Die Wirkung dieser Einrichtung ist, obwohl die Zugzone nicht sehr gross ist, dennoch nicht zu verachten. Misst man die Intercutis aus und bestimmt man so annähernd die Länge der Wurzel vor dem Schwinden, so kann man bestimmen, dass eine Verkürzung bis um 35 % vorliegt. Es würde also z.B. eine ausgemessene Pflanze ca. 1 cm

gesunken sein innerhalb eines Jahres. Das ist für ein so kleines Pflänzchen verhältnismässig viel.

Bei der kontraktile Rübe von *Platanthera* beobachteten wir ein sehr frühes Verschmelzen der dennoch am Ansatz getrennten Stelen, obwohl die Rübe nicht schlanker wurde. Es ist das ein Zeichen dafür, dass die Pflanze bereits sehr bald die Rübe zu einer kontraktilen "stempelt". Der Reiz zum Tiefergehen ist scheinbar induziert. Versuche hierüber wären interessant, sind aber unseres Wissens nach noch nicht gemacht worden.

Bei manchen Stücken von *Chamaeorchis alpina* ist die Knolle wie "gestielt". Über der grösseren Verdickung des Grundes befindet sich ein dünnerer Stiel. Dieser zeigt auch eine Wellung der Oberfläche und eine Faltung der Stränge im Innern. Es macht den Eindruck, als ob auch hier eine Kontraktilität erfolge, doch können wir diese nur an drei Stücken gefundene Sache nicht genügend auswerten.

UNTERSCHIEDE IN DER AUSGESTALTUNG DER INTERCUTEN UND AUFZELLEN BEI DEN KNOLLEN DER GANZ- UND GETEILTKNOLLIGEN ARTEN.

Wenn wir auf diese ebenfalls des mehreren behandelten Dinge hier noch einmal kurz zurückkommen, so ist es die Möglichkeit, sie mit Abbildungen zu illustrieren, welche uns dazu veranlasst (MEZ, Archiv, l.c., Monographie *Orchis Traunsteineri*).

Wie dort ausgeführt, besteht ein scharfer Unterschied zwischen den Arten mit ganzen und denen mit verlängerten und geteilten Knollen. Die erste Reihe ist etwa durch die Gattungen und Arten umrissen: *Moriones*, *Masculi*, *Androrchis*, *Aceras*, *Himantoglossum*, *Ophrys*, *Anacamptis*. In Hinsicht der Aufzellen nehmen *Chamaeorchis*, *Herminium*, *Neottianthe* (*Gymnadenia*) *cucullata* und *Orchis sambucinus* eine Sonderstellung ein.

Die Reihe der Pflanzen mit verlängerten Knollen sind: *Dactylorhiza*, *Gymnadenia*, *Nigritella*, *Platanthera*, *Coeloglossum*.

Wir konnten nur einheimische Arten untersuchen, worauf hier ausdrücklich hingewiesen sei. Wir sind uns klar, dass Gattungen, wie die ganzknolligen *Platantheren* sehr interessant wären, allein hier fehlte uns jegliches Material.

Pflanzen ohne Verlängerung der Knollen.

Zwischen den verkorkten Zellen der Intercutis bleiben zunächst kleinere Zellen ausgespart. Mit KRÖMER (l.c.) bezeichnen wir diese als Kurzzellen. Die Aussenwände werden mit verholzten, getüpfelten Wänden versehen. Das ist ein Zeichen dafür, dass die Verbindung mit dem Erdreich durch diese Kappenzellen, wenn auch nur in geringer Masse, unterhalten bleibt. Auf die Kurz- und Kappenzellen von *Spiranthes* und in den Beiwurzeln von *Neottianthe* werden wir noch zurückzukommen haben.

Die Anlage der Korklamellen und die der Kappen erfolgt in den Knollen sehr bald, was auf einen baldigen Abschluss bis auf geringen, durch die Tüpfel vermittelten Verkehr schliessen lässt. Will man das gut sehen, so empfiehlt sich folgende sehr einfache Präparation: Man wirft einen groben Flächenschnitt von der Knolle in konzentrierte Schwefelsäure. Da verholzte und verkorkte Gewebe dieser widerstehen, so bleiben allein die metacutisierten Aufzellenschichten und die Intercuten mit ihren Kurzzellen erhalten. Legt man gleiche Schnitte in Chromsäure (1 + 1), so löst sich darin alles auf bis auf die stark verkorkten Intercuten. Eine Zeit lang erkennt man auch noch die schwach "Kork"-führenden metacutisierten Aufzellen, aber die lösen sich zuletzt auf oder sind beim Herausnehmen der Stücke aus dem Reagenz zerflossen. Das Herausnehmen ersetzt man besser durch ein Auswaschen in Wasser und vorsichtiges Überführen auf Deckgläser. Die Beobachtung erfolgt in Glycerin. Man hat dann den Vorteil einer Isolierung einer Membran und eines Gewebes von einheitlicher chemischer Beschaffenheit (wir möchten nicht sagen: Zusammensetzung).

Der Bau der Kurzzellen und Intercuten ist bei diesen doch aus den verschiedensten Formenkreisen stammenden Pflanzen auffallend gleich. Wir möchten zur Illustration auf die Zeichnungen verweisen: Fig. 33, *O. masculus*; Fig. 31, 6 und 7, *Chamaeorchis*, 2 u. 3, Fig. 42, *Neottianthe* 6 u. 7. Die Anzahl der Aufzellen ist bei *Chamae-*

orchis, *O. sambucinus* und *Neottianthe* eine, bei *Herminium* sind es deren 3, sonst durchgehend zwei. Dass es sich um Aufzellen handelt, nicht etwa um eine tiefere Anlage der Intercuten, erkennt man durch Verfolgen der Schichten bis in den Gipfel des Meristems der wachsenden Knolle. Am Ende hat man nurmehr eine Dermatogen-lage vor sich. Die vermehrten Aufzellen sind eine Andeutung eines Velamens. Unter den Velamenzellen sind auch solche Kappenzellen zu sehen. Wir verweisen unter anderem auf die prachtvollen Tafeln in der KRÖMERSchen Arbeit.

Die Kappenzellen sind bei *O. sambucinus* nicht so gut ausgebildet wie bei den anderen. Weiter möge darauf hingewiesen werden, dass die Wände der Intercuten bei *Chamaeorchis* gewellt sind. Es erinnert das Bild oberflächlich betrachtet etwas an die gewellten Epidermen mancher Dicotylen-Blätter. Ob damit eine Vergrösserung der Aufnahme durch die Mittellamelle der Intercuten im Sinne von RUDOLPH (MEZ, Archiv IX, 1925, p. 49) ermöglicht sein könnte oder ob das etwa eine Verzählung sein soll, möge dahingestellt bleiben. Es muss nicht alles einen Zweck haben!

Für das Auftreten der Kurzzellen gerade bei den *Orchis*-Arten mit ganzen Knollen gibt es zwei "Erklärungsmöglichkeiten". Es gibt bei ihnen allen eine Zeit, in der der Pflanze die Beiwurzeln fehlen. Dadurch fehlen zwei Dinge: erstens jegliche Verpilzung, zweitens jegliche Aufnahme von Wasser.

Gehen wir zunächst auf das erste Moment ein. Die Behauptung von BURGEFF, dass Pilze in dieser Zeit von dem Rhizome festgehalten werden, hat sich durch daraufhin gerichtete Beobachtungen als nicht stichhaltig erwiesen, weil die Rhizome in dieser Zeit frei von Pilzen waren. Im Gegenteil, das Einwandern von Endophyten ins Rhizom bei *Ophrys*, *Orchis masculus* unter anderen, erfolgt von den Beiwurzeln aus und beschränkt sich auf die Ansatzteile derselben. Es liegt nun nahe anzunehmen, dass die Pilze sich in der Aufzellenschicht halten. Man findet immer Pilze darin. Durch die Kappenzellen könnten, wenn auch nur in geringem Masse, Stoffe abgegeben werden.

Es soll hier noch kurz hervorgehoben werden, dass durch diese Kappenzellen keine Pilze ins Innere der Knollen kommen.

Ebenso wichtig ist entschieden auch die Aufnahme von geringen Wassermengen. Nicht als ob damit eine Verdunstung gedeckt werden könnte, sondern vielmehr weil zum Einleiten von Wachstumsvorgängen Wasser gehört. Die Menge, um die nötige Dehnung der jungen Beiwurzelanlagen zu ermöglichen, ist ja nicht sehr gross und kann ganz gut durch die Kappenzellen geliefert werden. Ist das Wachstum einmal im Schuss, dann nimmt das junge Organ selbst genug Wasser auf. Man muss dabei auch immer in Betracht ziehen, dass eine Verbindung mit dem Erdreich auch unterhalten werden muss, damit die Knolle von dem Einsetzen der feuchten Herbstzeit Kunde erhält.

Das Vorkommen derselben Einrichtung bei *O. palustris* auf feuchtem Standort spricht nicht gegen diese Wirkung auf trocknerem.

Diese Orchideen sind imstande sehr grosse Dürre zu überdauern. Wir hielten Knollen von *Orchis militaris* in ganz trockener Erde, die ganze heisse Jahreszeit und den ganzen Herbst und Winter über. Beim Befeuchten im Frühjahr entfalteten sie Wurzeln und Blätter, ja blühten sogar, wenn auch kümmerlich. Es fehlte eben die Ernährung durch Pilzfrass.

Anders liegen die Dinge bei den Pflanzen mit verlängerten Knollen. Wir haben hier eine einschichtige Rhizodermis und eine gleichmässige Intercutis ohne jegliche Kurzzellen oder Durchlässe (*Orchis maculatus*). Die Pflanzen gedeihen zwar auch auf ziemlich trockenen Heiden (z.B. *Gynadenia* und *Platanthera montana*), aber sie haben in ihren Zinkenwurzeln immer Pilze und können Wasser auch auf trockenem Boden aus dessen tieferen Schichten aufnehmen.

Wir möchten hier gleich darauf aufmerksam machen, dass die Wurzeln der Bewohner feuchter Standorte nicht in die Tiefe gehen, sondern deutlich ageotrop, oft zuletzt senkrecht nach oben wachsen. So gehört das Wurzelwerk einer *Orchis incarnatus* zu den deutlichsten Atemwurzeln, welche man sich denken kann. Die landläufigen Abbildungen nehmen darauf meist keine Rücksicht. Die Wurzeln der etwas trocknere Standorte bewohnenden Arten gehen dagegen viel mehr in die Tiefe. Wir konnten hier nie dieses so charakteristische steile Nachobenwachsen vorfinden. Die Spitzen dieser Atemwurzeln sind sehr häufig deutlich von Chlorophyll grün gefärbt. Auf dieses Mo-

ment möchten wir im Hinblick auf die tropischen Arten mit ihren stark chlorophyllhaltigen Luftwurzeln hinweisen.

Das Auftreten der Kappenzellen und der doppelten Aufzellen bei den ganzknolligen Arten auf trockenen wie auf feuchten Böden ist unseres Erachtens ein Moment, das gegen die Ursprünglichkeit dieser Bildung spricht. Gerade das Fehlen der doppelten Aufzellenschicht und die schlechte Ausbildung der Kappenzellen spricht dafür, dass *Orchis sambucinus* nicht etwa ein Bindeglied von der ganzknolligen Wurzel zur zerteilten der *Dactylorchis* ist, denn man könnte nicht einsehen, wie eine Einrichtung bei der gleichen Lebensart und noch nicht viel geänderter Gestalt bereits verkümmert sein sollte. Die nur sehr kurzen Zitzen mancher Formen von *O. sambucinus* waren völlig frei von Pilzen. Diese waren aber in der Rhizodermis zu finden. Es spricht das Verhalten vielmehr für ein allmähliges Ganzknolligwerden der zerteilten Knollen, was für unsere Auffassung spricht. Die andere Auffassung müsste höchstens die Annahme machen, als käme diese Bildung durch Reduktion der abgeleiteten Bildung zustande. Sie gäbe dann die Richtigkeit unserer Auffassung zu, würde sie aber für die anderen bestreiten.

Es bleibt nun noch übrig, auf die spezielle Beschreibung der Standorte und des Wurzelwerks der einzelnen Arten einzugehen. Das ist eine eintönige Sache und würde den Leser nur ermüden, ohne dass in Wirklichkeit für das Verständnis der Mycotrophie und des Lebens der einzelnen Pflanzen etwas herauskäme. Wir haben daher vorgezogen, Zeichnungen anzufertigen, welche das Beschreiben in viel angenehmerer und übersichtlicher Form besorgen. Leider sind die Abbildungen des Aussehens der Pflanzen in den landläufigen Bildwerken nicht sehr gut, was das Wurzelwerk angeht. Die besten Bilder sind in dieser Hinsicht heute noch die *Icones Reichenbachii* und die Stiche von IRMISCH (l.c.) Wir wollen daher auf diese verweisen.

Zunächst sei der Formenkreis der

Gymnadenien

herausgegriffen. Er dürfte mit den *Platanthera*-Arten vielleicht zu den älteren gehören.

Gymnadenia cucullata ist neuerdings von SCHLECHTER (FEDDE, Repert., Bd. I Nr. 23/25) als Gattung *Neottianthe* aufgestellt worden. Da auch der Wurzel- und Knollenbau nicht in den Rahmen der Gymnadenien recht hinein passt, sondern in mancher Hinsicht etwas an *Spiranthes* anklängt, so soll er bei diesen abgehandelt werden. Dabei sollen uns aber keine systematischen Rückschlüsse leiten, obwohl nach dem äußerlichen Eindruck die *Spiranthes australis*, welche REICHENBACH abbildet, sehr an sie herangeht. Der Bau der Blüte ist aber unterschiedlich.

Gymnadenia conopsea.

(Fig. 23, 1 - 4).

Die Figuren tragen unten immer die Namen der Arten und die arabischen Ziffern, welche angeben, um was es sich handelt. Im Text wollen wir immer nur die arabischen Zahlen der Figuren angeben; man wird dann, nach dem Namen der Art suchend, die gemeinte Abbildung finden.

Die Bilder von *Gymnadenia conopsea* sind aus Wurzeln einer sehr üppigen Pflanze auf einer Wiese der Niederung entnommen. Die Art gedeiht auf sehr unterschiedlichen Böden, was den Wassergehalt anbelangt. Auf den einmündigen Wiesen der schwäbisch-bayerischen Hochebene, welche häufig einen Steppen-artigen Charakter haben, gedeiht sie ebenso wie auf feuchten Stellen der Gebirge und am Rande von Mooren. Da der aufrechte Stengel reichlich oben gelegene Blätter führt, so sollte man eine gute Entwicklung der Wasserleitbahnen in der Wurzel erwarten.

In der Zinke sowohl wie in der Beiwurzel findet man deutliche Hadromlinien, man könnte sogar von der Andeutung eines Sternes reden, aber mit dem Hadrom anderer Orchideen ist es nicht zu vergleichen. Die Zinkenwurzeln gehen in die trocknen Böden tiefer als in die feuchten. Die Wurzeln sind ziemlich zahlreich. Es macht den Eindruck, als ob die Pflanze nicht instande wäre, die Wasseraufnahme der Wurzeln

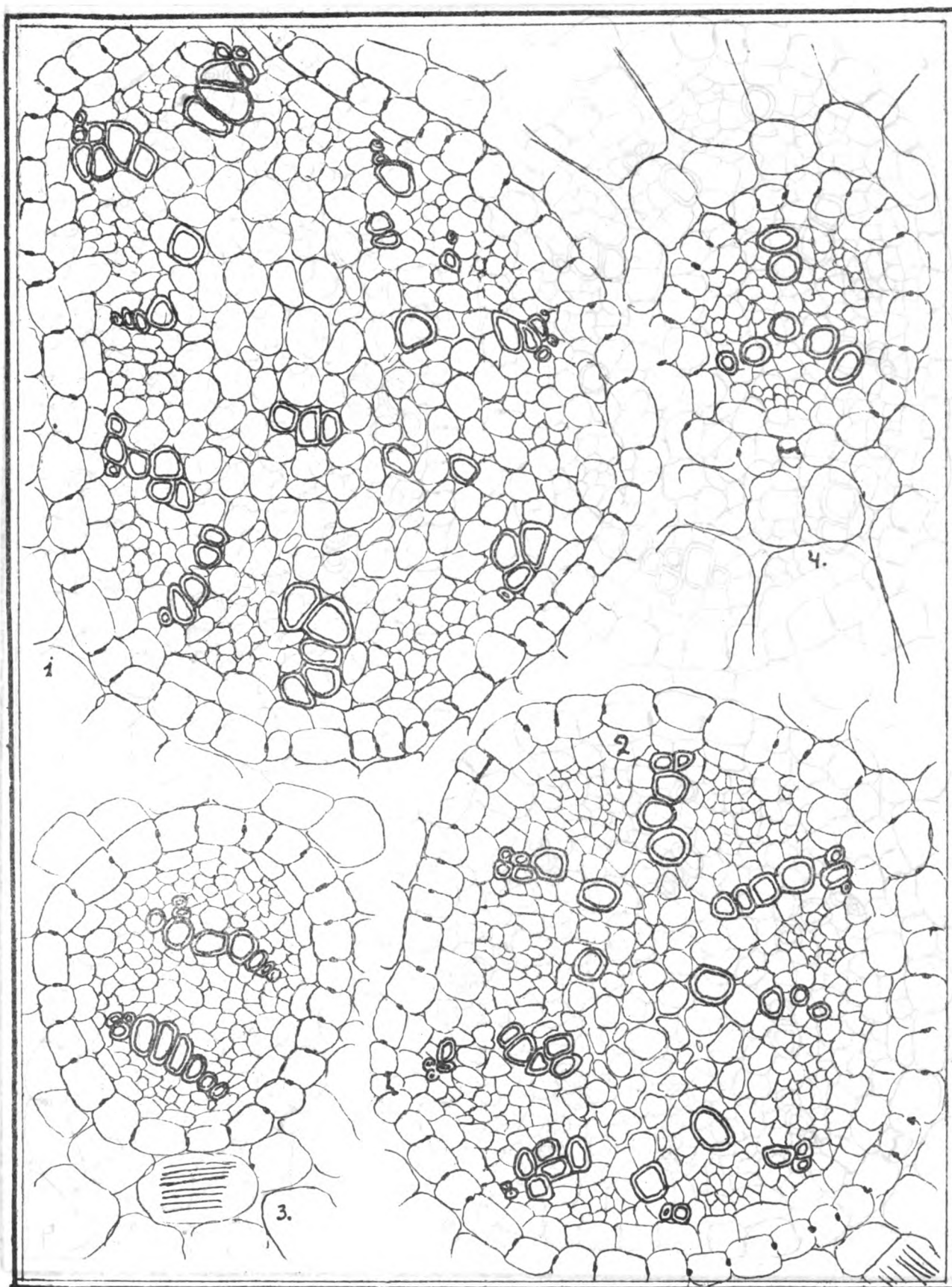


Fig. 28.

Gymnadenia conopsea. - 1) Zinkenwurzel, 2) Beiwurzel, 3) Stele der Knolle, *Gymnadenia odoratissima*, 4) Stele der Knolle.

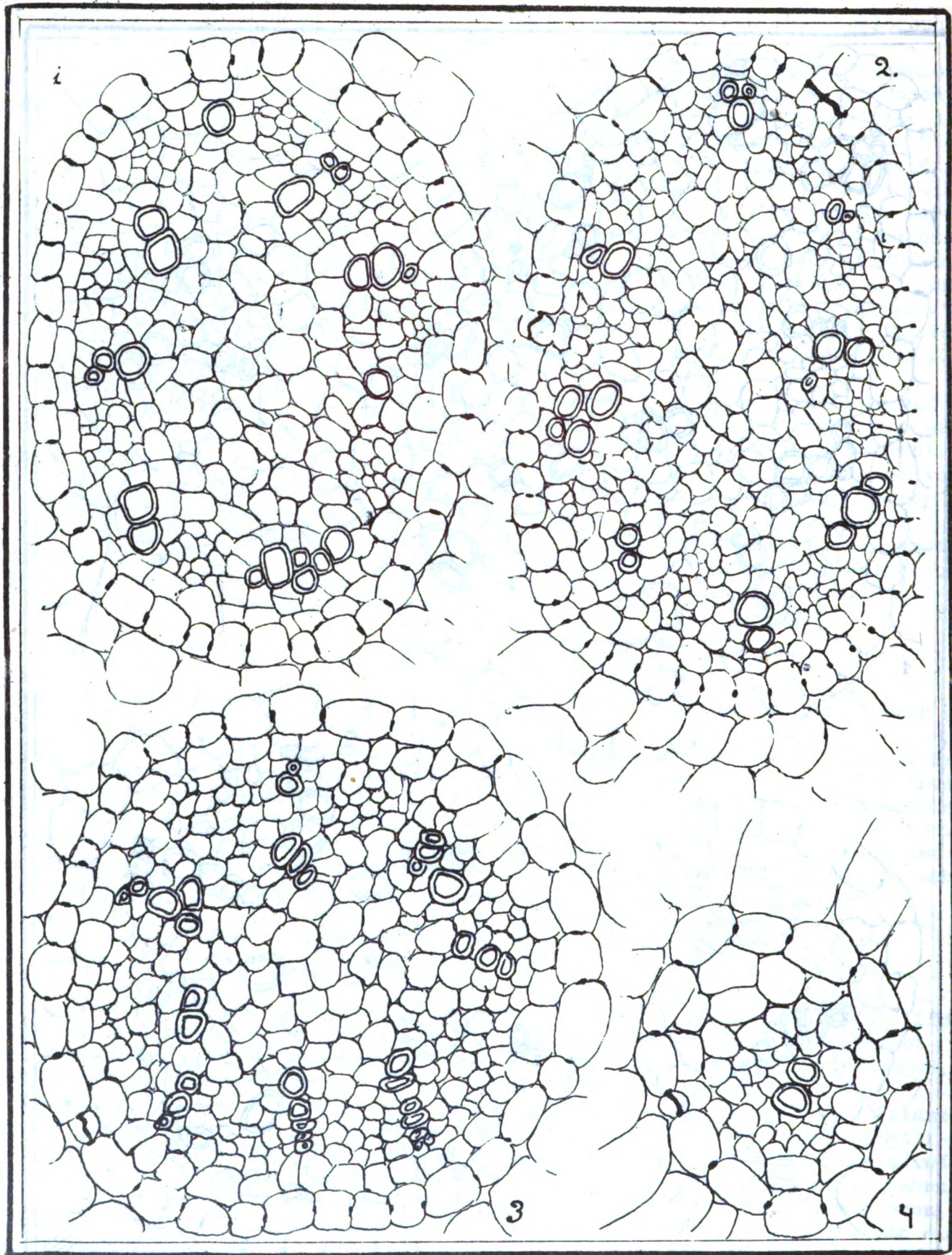


Fig. 29.

Gymnadenia odoratissima. - 1) Beiwurzel, 2) Zinkenwurzel. *Anacamptis pyramidalis*, 3) Beiwurzel, 4) Stele aus der Knolle.

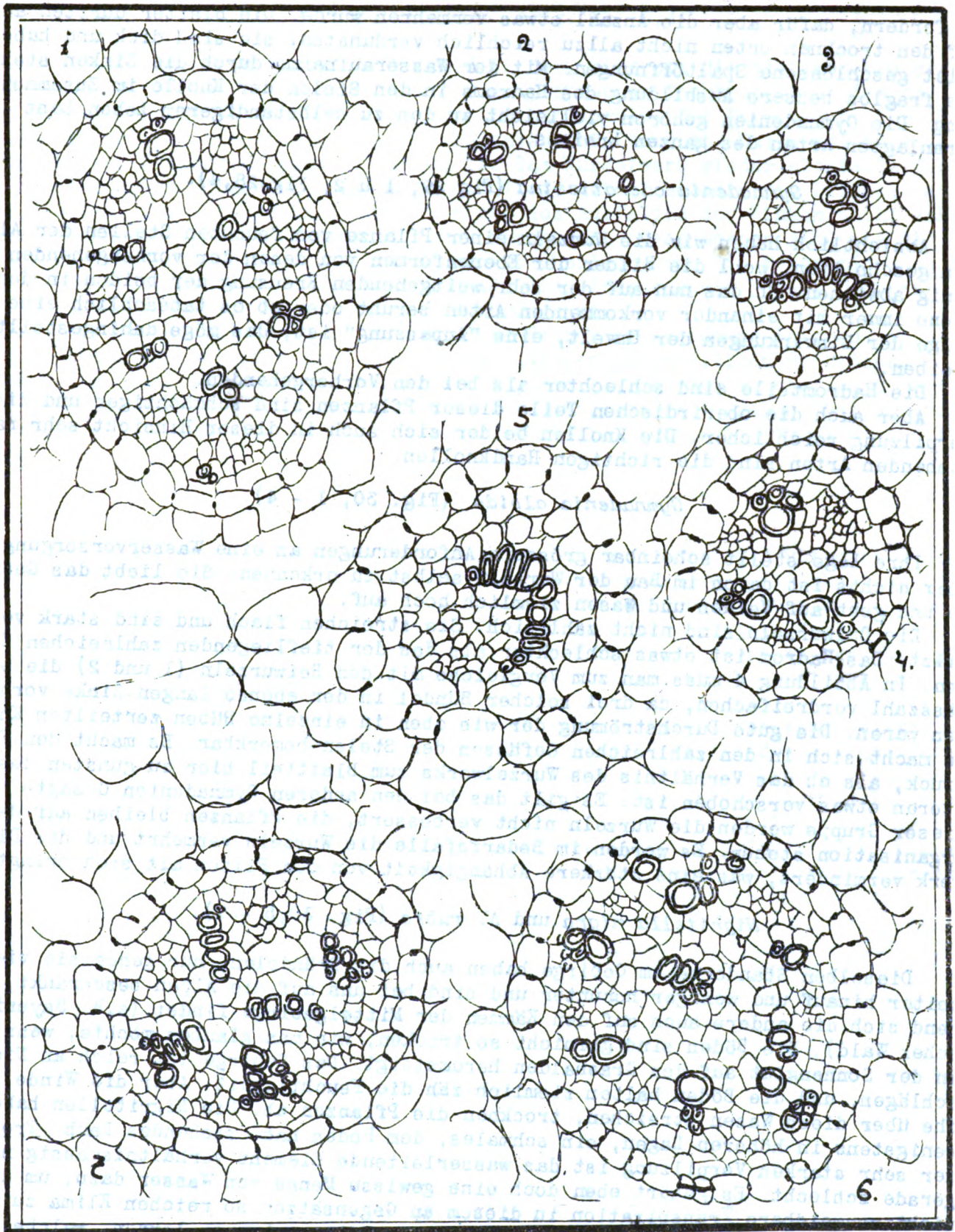


Fig. 30.

Gymnadenia albida. - 1) Beiwurzel in der Nähe des Rhizoms, 2) von ihm entfernt, 3) Stele der Knolle, 4) eine der drei Stelen der Zinke; *Nigritella nigra*, 5) Stele der Knolle, 6) Beiwurzel, 7) Zinke.

zu fördern, dafür aber die Anzahl etwas vermehren würde. Die Blätter dürften auch auf den trocknen Orten nicht allzu reichlich verdunsten; sie sind dick und haben meist geschlossene Spaltöffnungen. Mit der Wasseraufnahme durch die Zinken steht die fraglos bessere Ausbildung des Hadroms in den Stelen der Knolle im Zusammenhang. Die *Gymnadenien* gehören vielleicht zu den zu selbständigerem Leben bestveranlagten Arten des ganzen Kreises.

Gymnadenia odoratissima (Fig. 29, 1 u. 2, Fig. 28, 4).

Absichtlich haben wir die Wurzeln einer Pflanze von feuchten Stellen der Alpen geschnitten, weil die Bilder der Ebenenformen von denen der vorhergehenden zu wenig abweichen. Ob das nun auf der sehr weitgehenden Kreuzung der beiden in der Ebene immer mit einander vorkommenden Arten beruht oder ob es tatsächlich eine Folge der Einwirkungen der Umwelt, eine "Anpassung" ist, das möge dahingestellt bleiben.

Die Hadromteile sind schlechter als bei den Vorhergehenden.

Aber auch die oberirdischen Teile dieser Pflanzen sind schwächtiger und die Verpilzung reichlicher. Die Knollen beider sich auch in dieser Hinsicht sehr nahe stehenden Arten sind die richtigen Handknollen.

Gymnadenia albida (Fig. 30, 1 - 4).

Ihre Lage stellt scheinbar grössere Anforderungen an eine Wasserversorgung, aber nichts ist davon im Bau der Wurzeln selbst zu erkennen. Sie liebt das Gebirge und geht auf Weiden und Wäsen ziemlich hoch auf.

Die Beiwurzeln sind nicht zahlreich. Sie streichen flach und sind stark verpilzt. Das Hadrom ist etwas schlechter als das der tiefliegenden zahlreichen Zinken. In Abbildung 4 muss man zum Vergleiche mit den Beiwurzeln (1 und 2) die Gefässzahl verdreifachen, da drei solcher Bündel in der ebenso langen Zinke vorhanden waren. Die gute Durchströmung der wie oben in einzelne Röhren zerteilten Knolle macht sich in den zahlreichen Gefässen der Stelen bemerkbar. Es macht den Eindruck, als ob das Verhältnis des Wurzelwerks zum Blattteil hier zu gunsten des ersteren etwas verschoben ist. Es gilt das bei den anderen *Gymnadenien* Gesagte. In dieser Gruppe werden die Wurzeln nicht verbessert, die Pflanzen bleiben auf der Organisation stehen. Es werden im Bedarfsfalle die Wurzeln vermehrt und das Blattwerk vermindert, was eine stärkere Abhängigkeit von den Pilzen mit sich bringt.

Nigritella nigra und *N. rubra* (Fig. 30, 5 - 7).

Dieselben Standorte im Gebirge haben auch die Brändelen, nur gehen sie viel weiter hinauf und weniger herunter und sind bei uns auf die Alpen beschränkt, während sich die andere auch auf den Kuppen der Mittelgebirge findet (z.B. Bayerischer Wald). Die Böden sind garnicht so trocken, wie man glauben möchte, wenn man in der Sonnenglut auf den Grashalden herumsteigt. Das Gebirge ist reich an Niederschlägen, und die Böden halten ziemlich zäh die Feuchtigkeit. Aber die Winde, welche über diese Wäsen streichen, trocknen die Pflanzen ab. Die *Nigritellen* haben, wenigstens in höheren Lagen, ein schmales, dem Boden nahe stehendes Laub. Trotz der sehr starken Verpilzung ist das wasserleitende Element verhältnismässig nicht gerade schlecht. Es gehört eben doch eine gewisse Menge von Wasser dazu, um die nicht vermeidbare Transpiration in diesem an Gegensätzen so reichen Klima zu unterhalten. Wir werden später in *Chamasorchis* eine Pflanze kennen lernen, welche durch die xerophile Ausbildung der Blätter das gleiche erreicht, was *Nigritella* durch eine stärkere Bewurzelung erzielt. Die Zinkenwurzeln sind zahlreich, streichen tiefer und haben fast einen Stern; auch die Stelen in der Knolle sind dementsprechend gebaut (5 und 7). Die Beiwurzeln haben dagegen einen etwas schwächeren Gefässteil. Sie besitzen bei oberflächlichem Verlauf die gewohnte stärkere Verpilzung. Die handförmigen Knollen selbst sind im Vergleich zu dem kümmerlichen Blattwerk gross. Das bezeugt die erhöhte Aufnahme, auch von Kohlenstoff, durch die Pilze als bei anderen Verwandten.

Anacamptis pyramidalis (Fig. 29, 3,4).

Die Plätze, an denen man diese Pflanze findet, sind oft die gleichen wie die von *Gymnadenia*. Nur geht sie nicht auf die ausgesprochen feuchten Orte. Sie bewohnt die einmündige Wiese ebenso wie den lichten Auwald. Die Entwicklung der Blätter ist kümmerlich; sie sterben auch verhältnismässig bald ab. Das würde alles zu den trockneren Standorten passen, jedoch ist das Wurzelwerk wieder ebenfalls dürrig. Es sind keine Zinken da, welche in die Tiefe gehen, sondern die Pflanze hat ganze Knollen. Die Beiwurzeln sind aber trotz des Ausfalles der Zinken nicht zahlreicher. Wenn sie in ihrem Hadromteil auch manchenmal etwas besser sind als die Beiwurzeln von *Gymnadenien*, so sind sie doch sicherlich, was die Resorption des Wassers betrifft, nicht so leistungsfähig als die Zinkenwurzeln jener. Dagegen lehrt die starke Verpilzung die andere Ernährungsart.

Dass die Stelen der Knollen, welche keine Wasserdurchströmung leisten, im Gefässsteil stark rückgebildet sind wie die der anderen ganzknolligen Orchideen, leuchtet ein. Auch im sonstigen Bau sind sie jenen gleich. Man könnte sie auch zu jenen stellen, aber die Fähigkeit mit *Gymnadenia* Kreuzungen zu geben, hat uns veranlasst, sie hier abzuhandeln. Im Blütenbau steht sie "zwischen *Gymnadenia* und *Orchis*".

Zusammenfassung.

Wir sahen auf den scheinbar verschiedenen Böden doch immer ein nur ganz geringfügig verschiedenes Wurzelwerk auftreten. Wir haben die grosse Ähnlichkeit auf die allen Arten mehr oder minder eigene Mycotrophie zurückgeführt, welche die Wasserdurchströmung unnötig macht. Da aber die Pflanzen noch eine gewisse Selbständigkeit haben, so zeigen sie noch etwas Unterschiede in der Masse des Wurzelwerks. Wir werden noch extremer die Gleichheit bei den *Herorchis* finden, welche viel mehr auf den Pilzfrass angewiesen sind.

Was die Böden bei all' ihrer Verschiedenheit gemein haben, das ist die Art, wie in ihnen der Stickstoff den Pflanzen zur Verfügung steht. Es ist durch irgend einen Faktor mehr oder minder die Mineralisation des Stickstoffs behindert, sei es durch Trockenheit, sei es durch übergrosse Feuchtigkeit und dadurch behinderten Luftzutritt, oder möge gar das Anhäufen von Pflanzenabfall durch Laubfall oder gehemmte Verwesung durch Kälte daran schuld sein. Ein näheres Eingehen erfordern die Standorte im Hochgebirge, die "Wasen oder Böden": Die ständig vom Himmel herabströmenden Niederschläge der Gebirge oder das von den Gipfeln herabrieselnde Wasser waschen den Boden aus. Wenn er auch auf kalkigem Untergrunde steht, der Humus, der sich infolge der Kälte anhäuft, wird immer ärmer an Salzen und Basen. Was an aufzunehmendem Salpeter gebildet wird, das geht zu Tal. Die Pflanzen leiden auf diesen "Waschböden" infolge der "Gipfelwirkung" an leicht aufnehmbarem Stickstoff-Mangel. Die Pflanzen greifen zur Mycotrophie.

Ein sicher mindestens ebenso alter Kreis wie die *Gymnadenien* ist der

Platanthera-Kreis.

Leider ist er in unserer Heimat nicht durch viele Arten vertreten.

Platanthera montana und *bifolia* (Fig. 31,5 und 5 a).

Es scheint ein gewisser Unterschied zwischen den beiden Arten zu bestehen. Die eine hat geringere Blattentwicklung und etwas mehr verpilzte Wurzeln; auch ist die Rube bei der einen oben breiter, bei der anderen eingeschnürt. Doch ist es sehr schwer, beide Formen auseinander zu halten, und da sie an gleichen Orten wachsen, so ist die Hybridität unübersehbar, weil die Unterschiede nur klein sind. Die Untersuchung müsste sich mit mehr Material abgeben, als wir getan haben.

Im Bau der Bündel, der Beiwurzeln und Zinken sind sie sich fast gleich. Auch

sind diese beiden nicht verschieden. Verpilzt sind zwar im allgemeinen die mehr oberflächlich liegenden Beiwurzeln etwas mehr. Das Rhizom (5 und 6) hat eine gute Anzahl Gefässe, aber die Anordnung zu Linien ist nicht sehr gut. Man könnte von einer Reduktion den Gymnadenien gegenüber reden. Die Verschiedenheit der Standorte in Bezug auf Wassergehalt und Lichtfülle ist bei den Standorten der Waldhyazinthen sehr wechselnd. Man begegnet beiden Arten sowohl in feuchten Niedermoores als auch in Wäldern, welche etwas lichter sind. Ganz eigenartig und geradezu massenhaft pflegen sie die entwässerten Moore im bayerischen Oberlande zu bevölkern. Aber sie schrecken auch nicht vor der Trockenheit der einmündigen Wiesen zurück. Der Unterschied im Boden gibt sich in der Lage der Rübenverlängerung zu erkennen. Während sie auf den trocknen Böden wie eine Pfahlwurzel in die Tiefe wächst und wenig oder keine Endophyten hat, legt sie sich verkürzt und verpilzt auf den feuchten Boden, nach oben strebend, um. Diese "Anpassung" dürfte der Pflanze wohl die verschiedenen Standorte erschliessen. Einer Festigung bedürfen die zwei grossen, flach dem Boden aufliegenden Blätter nicht. Auch sie sind durch gut schliessende Spaltöffnungen, Reflexion des Lichtes an den Intercellularen unter der Oberseite der Epidermis und durch eine viel Wasser fassende, grosszellige Epidermis bei fleischiger Blattbeschaffenheit gegen eine allzu reichliche Verdunstung geschützt. Die beschränkte Wasseraufnahme genügt für den Nachschub des Wassers.

Als besondere Eigenschaft möge hervorgehoben werden, dass die Knospe, wie schon erwähnt, auf der Rübe seitlich nach unten verschoben ist.

Coeloglossum viride (Fig. 31, 6 und 7).

Diese Art wurde früher mit *Platanthera* zu einer Gattung gestellt. Sie gleicht tatsächlich in mancher Hinsicht den Platantheren. Man kann sie in schattigen Gebirgswäldern ebenso antreffen, wie sie ziemlich weit hinauf die Wälder der Gebirge bewohnt, aber sie ist nicht auf diese Standorte beschränkt, es ist die Orchidee, welche sich am ersten auf lange liegenden Brachen einstellt. Man findet sie auch in Ackerrainen, welche begrast sind. Ausser den kleineren Ausmassen unterscheidet sich der Innenbau der Zinken und Beiwurzeln nur wenig von den Platantheren. Die Knolle ist geteilt und die Zinken streben, wie gewohnt, auf trockneren Substraten mehr in die Tiefe als auf feuchteren.

Die Systematiker stellen die beiden folgenden zum Teil in diese Nähe.

Chamaeorchis alpina (Fig. 31, 1 - 4).

Die Standorte dieses, nach seiner Formbeständigkeit zu schliessen, sehr alten Types sind oft die gleichen wie die von *Nigritella*, nur ist sie in der Lage, viel höher hinauf zu gehen. Man begegnet ihr auf den höchsten Jochen. Aber der Untergrund pflegt immer etwas feucht zu sein. Die Rasen in diesen Höhen machen, oberflächlich betrachtet, einen trocknen Eindruck; sticht man aber in den stark humösen Boden ein, so wird man eines anderen belehrt. Als ein Zeichen für den reichen Gehalt des Bodens an organischem Material kann man das massenhafte Vorkommen von Oscillarien betrachten. Es dürfte sich in diesen Höhen das reichliche Vorhandensein von nicht mineralisiertem Stickstoff durch die Kälte und die ständige Durchnässung des Bodens in der feuchten und kalten Jahreszeit und durch das ständige Auslaugen durch abfliessendes Wasser erklären. Im kurzen Sommer trocknet zeitweise der Boden etwas ab, aber da bemächtigen sich des wenigen gebildeten Salpeters die mit unserer Pflanze vergesellschafteten Cariceen und Gramineen, welche ein mächtiges Wurzelwerk besitzen. Mit diesen ist das dürftige der *Chamaeorchis* unmöglich konkurrenzfähig. Dagegen bietet die Mycotrophie den Vorteil, auch in der kalten Jahreszeit eine Stoffaufnahme zu ermöglichen. Genau so wie der Boden immer feuchter ist als zeitweise die Luft, so ist er in der kalten Jahreszeit auch durch die Schneedecke vor zu starker Kälte geschützt. Man weiss, dass der Boden in diesen Höhen selbst wärmer ist als die Luft. Im Sommer kann er sogar warm werden, doch ist er die meiste Zeit des Jahres kalt im Vergleich mit den Böden tieferer Lagen. In diesem Sinne ist die Bezeichnung kalt beim Behandeln des Stickstoffumsatzes zu verstehen.

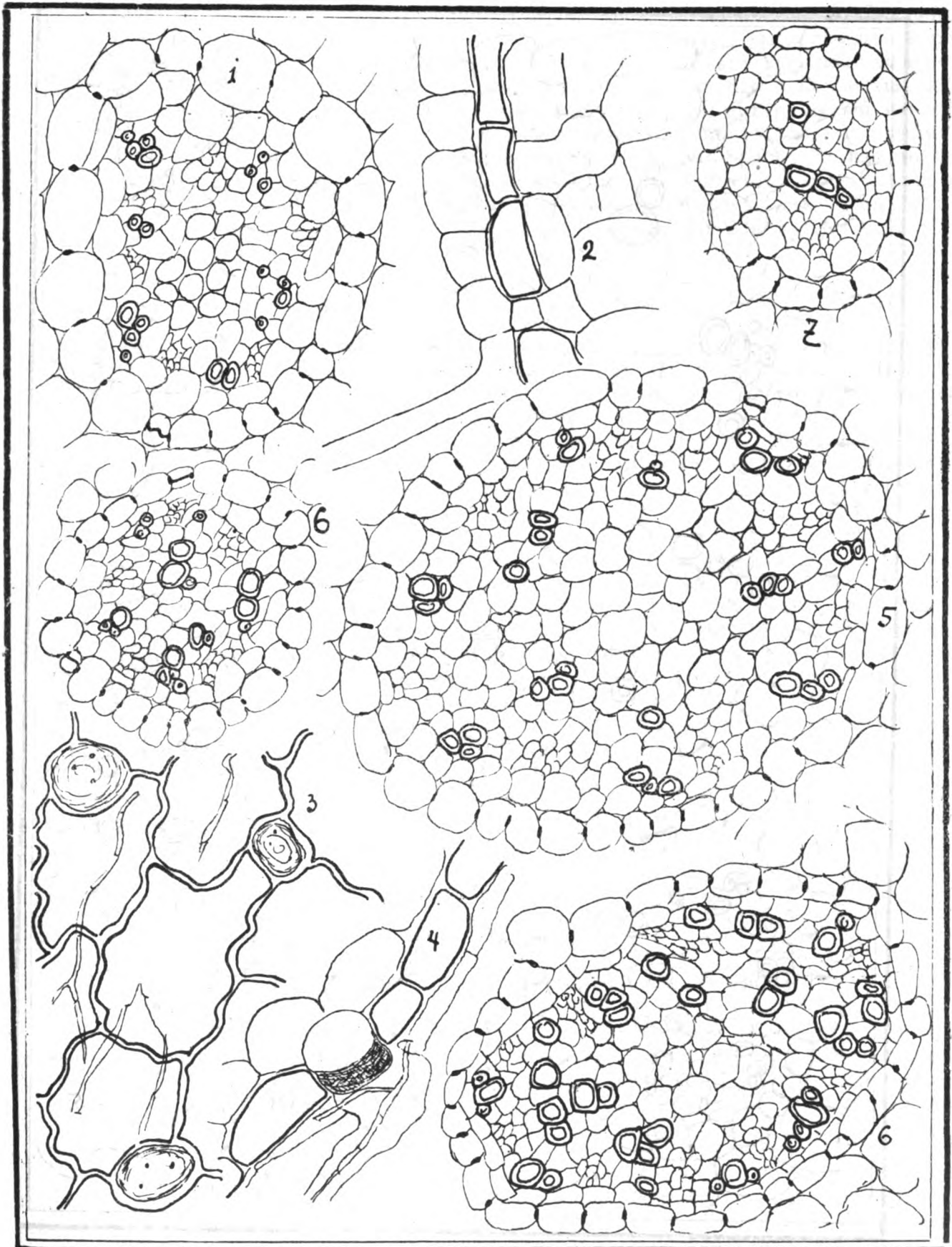


Fig 13.

Chamorchis a pina. - 1) Beiwurzel, 2) Intercutis der jungen (3 und 4) der alten Knolle - *Platanthera*. - 5) *montana* Zinkenwurzel, 5a) *bifolia* desgl. - *Coeloglossum viride*. - 6) Zinkenwurzel, 7) Stele aus der Knolle.

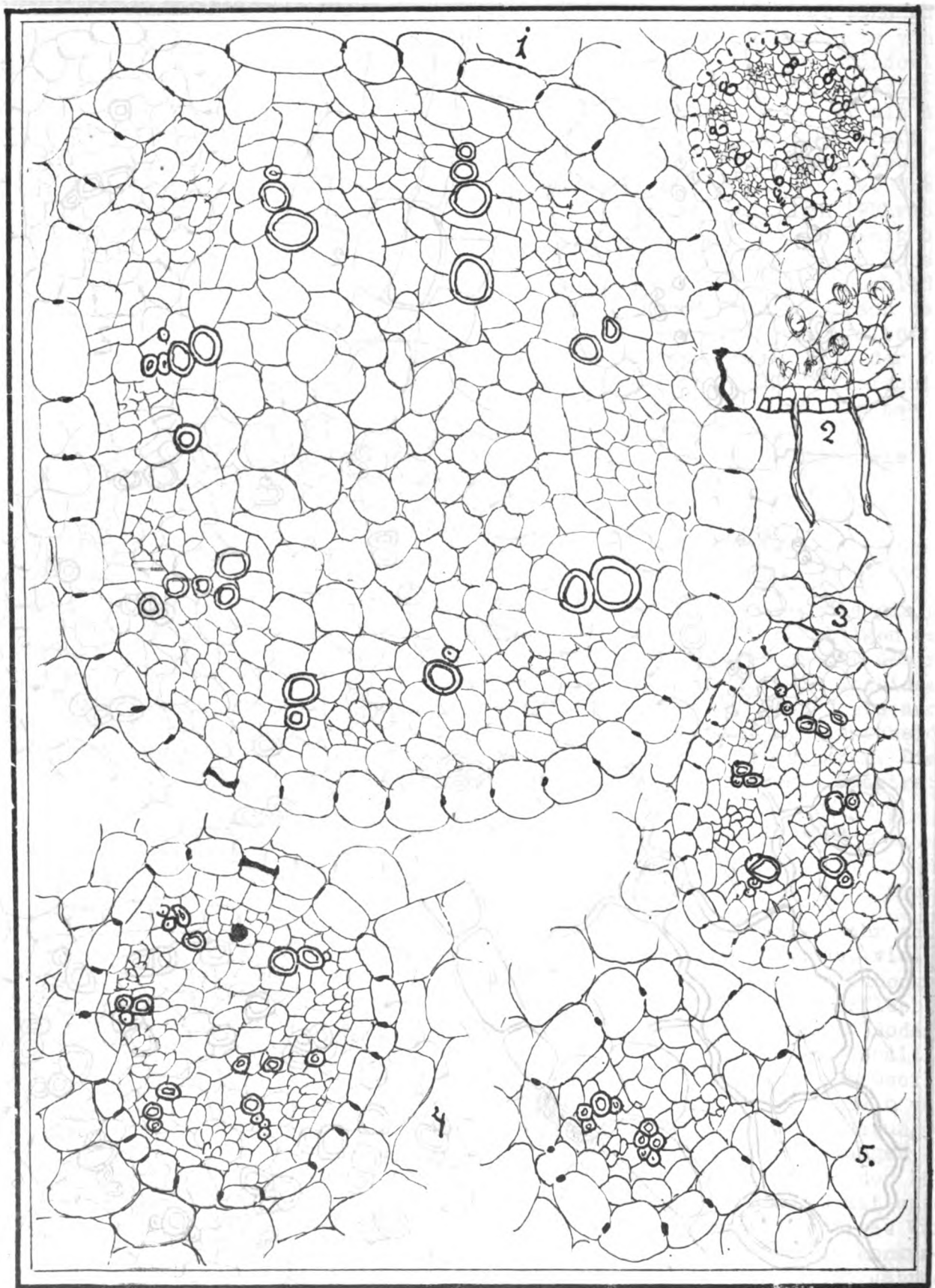


Fig 32

Orchis latifolia - 1 und 2) Beiwurzel, 3) *Herminium monorchis*, Beiwurzel, 4) *Ophrys aranifera*, dünne Beiwurzel, 5) Stele aus der Knolle.

Die Blätter von *Chamaeorchis* sind pfriemenförmig und fleischig. Sie stehen ebenso wie die der mit ihnen vergesellschafteten *Carex firma* und *C. atrata* und Ähnlichen dem Boden nahe. Während jene aber reichlich guttieren, um sich autotroph die nötigen Salze aus dem kargen Boden zu verschaffen, hat sie offenkundig die Verdunstung stark eingeschränkt. Es macht den Eindruck, als ob die Blätter zum Leben der Pflanze nicht allzu viel beitrügen. Sie stehen in einem auffallenden Missverhältnis zu den grossen Knollen. Über die vermutliche Kontraktilität ist ebenso wie über die Wellung der Interoutis und die nur einfache Aufzellenschicht das Nötige oben bei den Knollen gesagt. Die Beiwurzeln sind extrem verpilzt. Im Einklang mit der geringen Wasseraufnahme ist das Bündel auch sehr reduziert. Auf jeden Fall ist es bedeutend schlechter als bei *Nigritella*, ist ja doch das Blattwerk jener nicht so reduziert wie hier.

Terminium Monorchis (Fig. 32,3).

Ihren Namen der "einknolligen" verdankt sie der, oberflächlich gesehen, grundverschiedenen Anlage der Knollen. Bis zur Behandlung der Frage durch IRMISCH glaubte man an eine Anlage der neuen Knolle, oder wie man besser sagen kann, der neuen Knollen aus Wurzeln. In Wirklichkeit sind diese an Stolonene entwickelt, wie das bei den ganzknolligen Arten gang und gäbe ist; nur pflegen die Ausläufer länger und etwas dünner zu sein. Sie entwickeln sich bei stärkeren Stücken fast regelmässig in Zweizahl. Eine von diesen ist grösser, eine hinkt zurück. Während die Grösseren gleich im nächsten Jahre blühhfähig sind, müssen die Kleineren erst eine Zeit lang Kräfte sammeln. Die vegetative Vermehrung ist ausserordentlich reich bei dieser Pflanze. Die Knollen haben insofern eine gewisse Eigentümlichkeit, als sich drei Lagen Aufzellen vorfinden und die Stolo-Spitzen meist Pilze mitbekommen.

Die Bewurzelung ist bei der auf mehr oder minder feuchten Orten, Quellstümpfen und dergl. wachsenden Pflanze nicht glänzend. Die Beiwurzeln der allerdings auch nicht grossen Art sind dünn und mit nur wenigen Gefässen in Gruppen versehen.

Trotzdem der Standort dieser Pflanze so grundverschieden ist von dem der *Chamaeorchis*, der Bau der Bündel ist nahezu gleich.

Es macht fast den Eindruck, als ob das Wurzelwerk eine gewisse Entwicklung in dieser Gruppe zuliesse und dass höchstens die Zahl vermehrt wäre. Besiedelt die Art einen extremen Standort, der eine stärkere Wurzelbildung erfordern würde, so werden einfach die oberirdischen Organe reduziert, die Pflanze bleibt auf einem mehr ursprünglicheren mycotrophen Stande der Entfaltung stehen. Es ist das hier umgekehrt, wie man es in der ganzen sonstigen Pflanzenwelt findet. Dort richtet sich die Bildung der Wurzeln mehr nach der Entfaltung der Blätter, hier die Entfaltung der Blätter nach der Leistungsfähigkeit der Wurzeln. Wir sagen aber natürlich absichtlich mehr, weil solche gegenseitigen Beziehungen überall bis zu einem gewissen Grade umkehrbar sind.

Dactylorhiza (Latifolia). (Fig. 33, 1 - 6).

Im kasserlichen Aufbau hat diese Gruppe aus der Gattung *Orchis* die meiste Ähnlichkeit mit den *Gymnadenien* und *Coeloglossum*. Wir halten sie auch in Bezug auf den Knollenbau für eine ziemlich ursprüngliche Gruppe. Das bedingt natürlich nicht (wie wir wohl wissen) eine Ursprünglichkeit in anderen Organen. Im allgemeinen lieben die Pflanzen einen feuchteren Standort. Sie können jedoch mit den *Gymnadenien* vergesellschaftet sein; besonders gilt das von den wenig wählerischen *O. maculatus* und von dem weniger Feuchtigkeits liebenden *O. sambucinus*. Die letztere bewohnt Weiden in den Gebirgen (z. B. Schwarzwald, Bayerischer Wald u. a. O.). Sowohl das sehr feuchte Torfmoor, wie die Moorheide und den moosigen Wald, also feuchte und trocknere Stellen besiedelt die *O. maculatus*. Die anmoorige Wiese bis in das nasse Niedermoor ist der Platz für die *O. latifolia*, wenn sie auch nicht in die aller-nässesten Teile des Niedermoors geht. An diesen "fühlt sich" die *O. incarnatus* so recht "wohl".

Man sollte nun eigentlich bei dem grossen Wechsel in dem Wassergehalt der Sub-

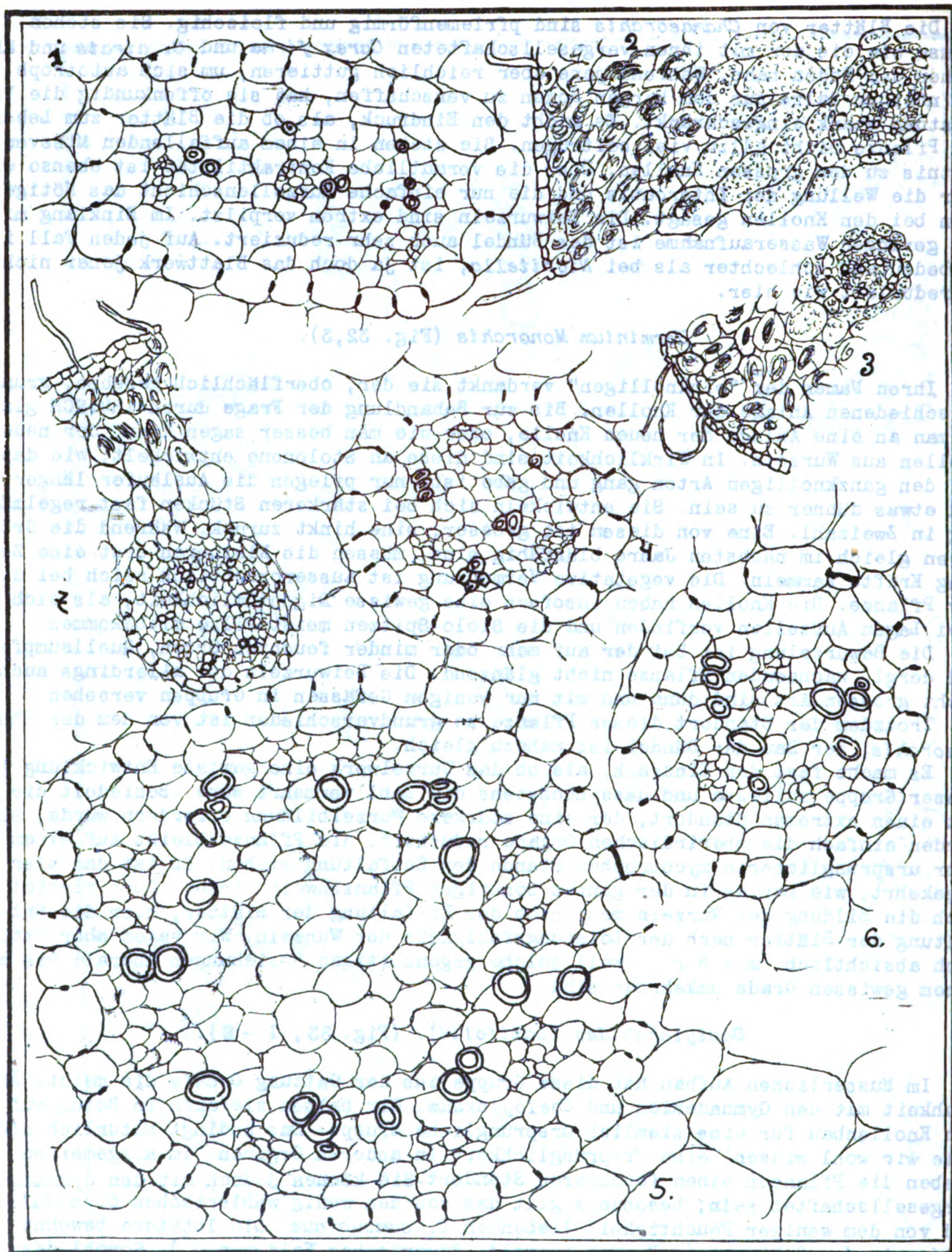


Fig. 33.

Mycorrhizom von *Dactylorhiza*. - 1 und 2) Rübenwurzel daran. 3 und 4) *Orchis incarnatus*. 5 und 7) Beiwurzel. 6) Stele aus der Knolle. 8) Zinkenwurzel.

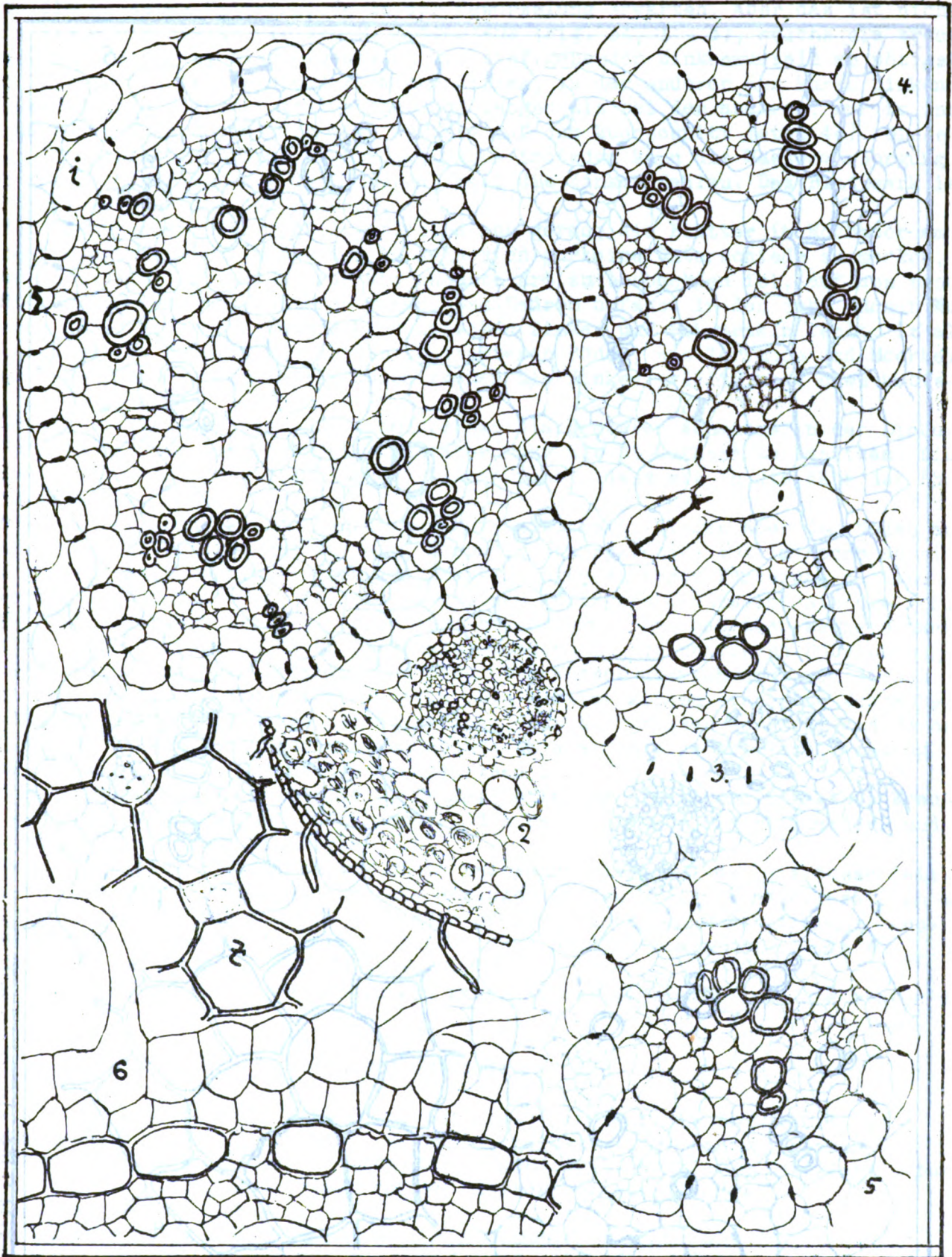


Fig. 34

Orchis sambucinus. - 1 und 2) Beiwurzeln, 3) Stele aus der Knolle. - *Orchis latifolius*; - 4) eine der Stelen der Zinke. 5) Stele der Knolle - *Orchis masculus*, 6 und 7) Kurzzellenintercuten mit Aufzellen.

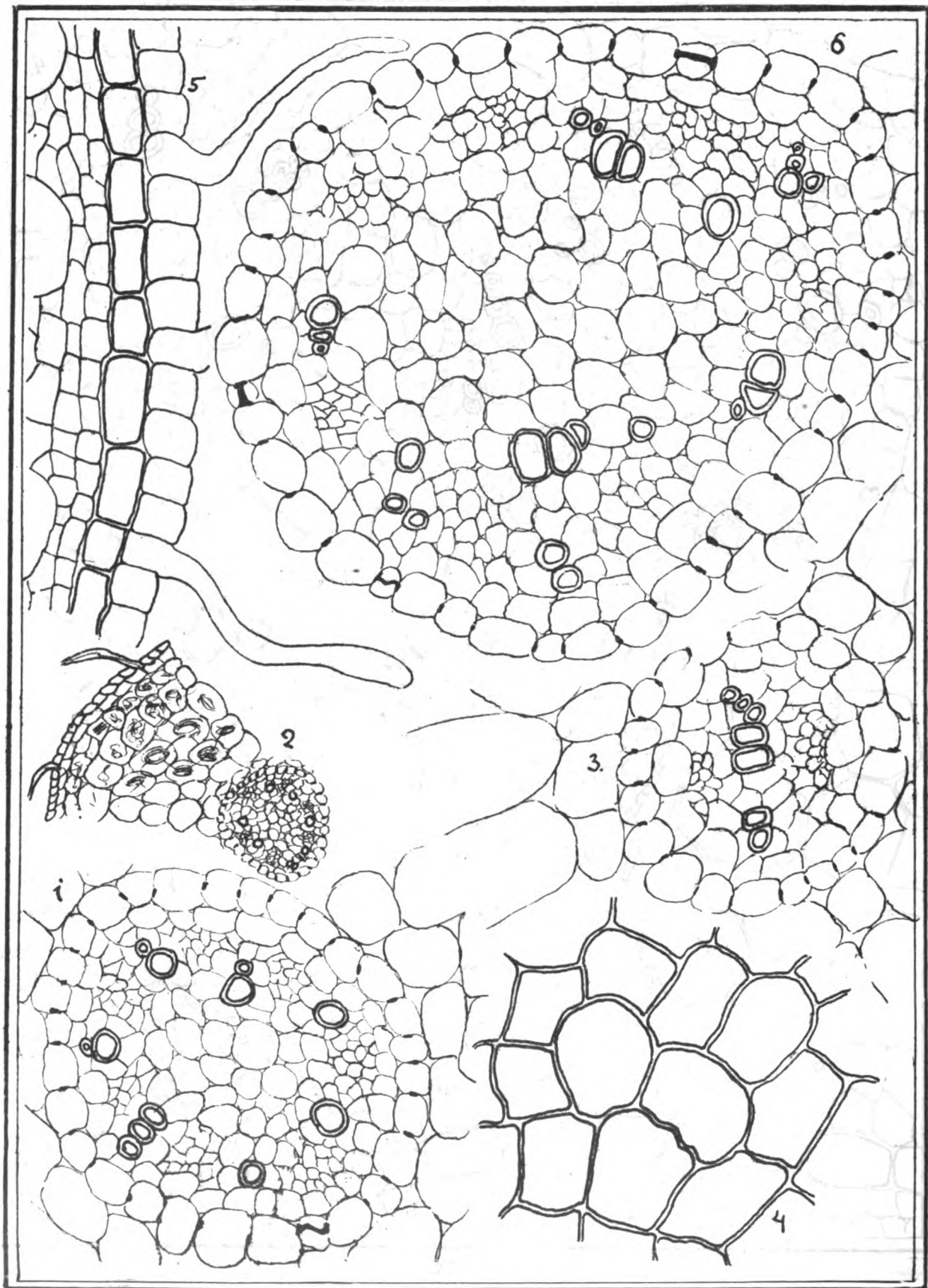


Fig. 35.

Orchis maculatus. - 1 und 2) Beiwurzel und Zinke; 3) Stele aus der Knolle; 4 und 5) Intercutis und Aufzellen der Knolle.- *Orchis incarnatus*. - 6) Zinke.

strate die grössten Unterschiede in der Bewurzelung erwarten. Aber das ist nicht der Fall. Im Gegenteil, die Art *O. sambucinus* (Fig. 34, 1 - 5), welche die trockneren Orte besiedelt, also eigentlich die tief gehenden Zinkenwurzeln am nötigsten haben sollte, hat in der einen Form nur Zitzen, in der anderen nur kurze Zinken. Die Beiwurzeln sind nicht zahlreicher und länger als bei den anderen, nur im Innern haben sie etwa doppelt so viel Gefässe auf dem Querschnitt (etwa 44). Diese sind in undeutlichen Linien angeordnet. Aber trotzdem kann die Wasserversorgung nicht grösser sein als bei den anderen, weil die Zinken fehlen. Das Blattwerk ist daher geringer als bei den anderen.

Bei *O. maculatus* (Fig. 35, 1 - 5) sind nun gerade die Blätter im Hochmoor am geringsten entwickelt. Im Bau der Wurzeln sind garkleine Unterschiede zu merken, ausser dass, wie das ja auch für die nächste Art zu beobachten ist, auf den trocknen Standorten die Zinken tiefer gehen. Das Hadrom umfasst in den sehr dünnen Wurzeln ca. 12 Gefässe; ein Unterschied zwischen Zinken und Beiwurzeln fehlt. Im allgemeinen ist die Verpilzung auf den schlechteren Böden, wie Torfmoos und Moorheide, am stärksten. In den nassen Böden stehen die Zinken, völlig nach oben umhängend, die Luft auf.

Orchis latifolius (Fig. 32, 4 und 5) hat die grössten Ausmasse in der Dicke der Wurzeln und der Gefässbündel, ohne aber mehr als 25 Gefässe zu besitzen. Diese sind zu Gruppen von 2 bis 5 Stück so angeordnet, dass sie in die Nähe der Endodermis gelangen.

Die Blätter sind bei manchen Formen gut entwickelt, liegen aber dem Boden auf. Die Assimilation scheint gut zu sein, aber die Transpiration ist im Moore an sich nicht gross, zumal wenn hier garkleine Einrichtungen zu ihrer Förderung da sind.

Orchis incarnatus (Fig. 35) hat eine etwas geringere Gefässzahl als die vorige! ca. 20. Das Blattwerk ist hier auffallend heller grün. Das hat aber seine Ursache nicht in einem geringeren Farbstoffgehalt, sondern in der reicheren Entwicklung der Interzellularen. Die Pflanze wird öfter von Wasser überschwemmt und dieses pflegt an sich arm an Sauerstoff zu sein. Die Blätter können sich eine schwache Guttation leisten. Aber diese ist zu gering, dass sie grossen Wert für das Herbeischaffen von Salzen haben könnte. Man möchte da eher an eine Art Ventilwirkung denken, zumal da keine Hydathoden nachgewiesen sind.

Eine merkwürdige Form ist die *O. Drudei*, offenbar ein Abkömmling einer Kreuzung von *O. coriophorus* und *Dactylorchis*. Sie hat eine Rufe wie *Platanthera* und bewohnt auch die gleichen Standorte.

Es soll in diesem Zusammenhang nicht unerwähnt bleiben, dass die Wasserleit-Organen in der Knolle von *O. sambucinus* geringer in den Stelen sind als bei den anderen *Orchis*-Arten, was mit der fehlenden oder verminderten Durchströmung jenes Teiles zusammenhängen dürfte. Vergleiche hierzu Bild *O. sambucinus* 3 mit *O. latifolius* 5, *O. incarnatus* und *O. maculatus* 3.

An den Schluss dieser Betrachtungen kann man das Gleiche setzen wie hinter die *Platanthera*-Arten.

Andere Serapideen.

Die anderen Serapideen ausser den *Latifolii* gliedert man gewöhnlich in:

Androrches: *masculi* (*pallens*), *masculus*, *palustris*, *Globosi*: *globosus*,

Herorchides: *Militares*: *coriophorus* (*tridentatus*), *ustulatus*, *militaris*, *purpureus*, *Simia*. - Daran könnte man reihen: *Aceras*, *Himant glossum*.

Mortones: *Morio*, *Ophrys*.

In unserer Flora könnte man nach ihren Standorten einteilen:

A. Pflanzen ganz nasser Standorte: *palustris* (*laxiflorus*),

B. Pflanzen mittelfeuchter Orte: *masculus*, *globosus*, *coriophorus*, *ustulatus*, (*tridentatus*).

C. Pflanzen trockener Standorte oder vielleicht besser gesagt: im Sommer stark austrocknender Plätze.

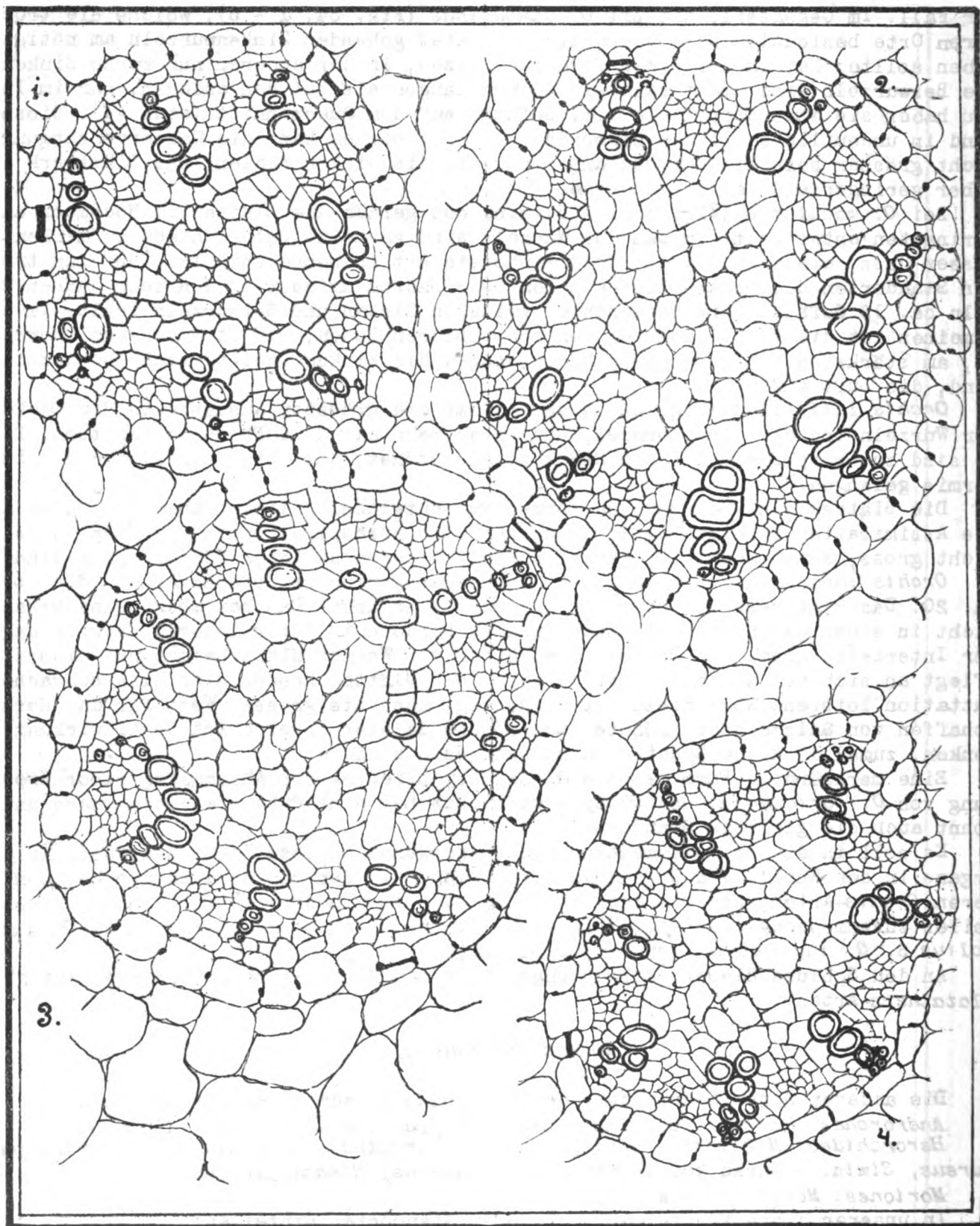


Fig. 36.

1) *Aceras*. - 2) *Orchis simia*. - 3) *Orchis coriophorus*. - 4) *Himantoglossum*.

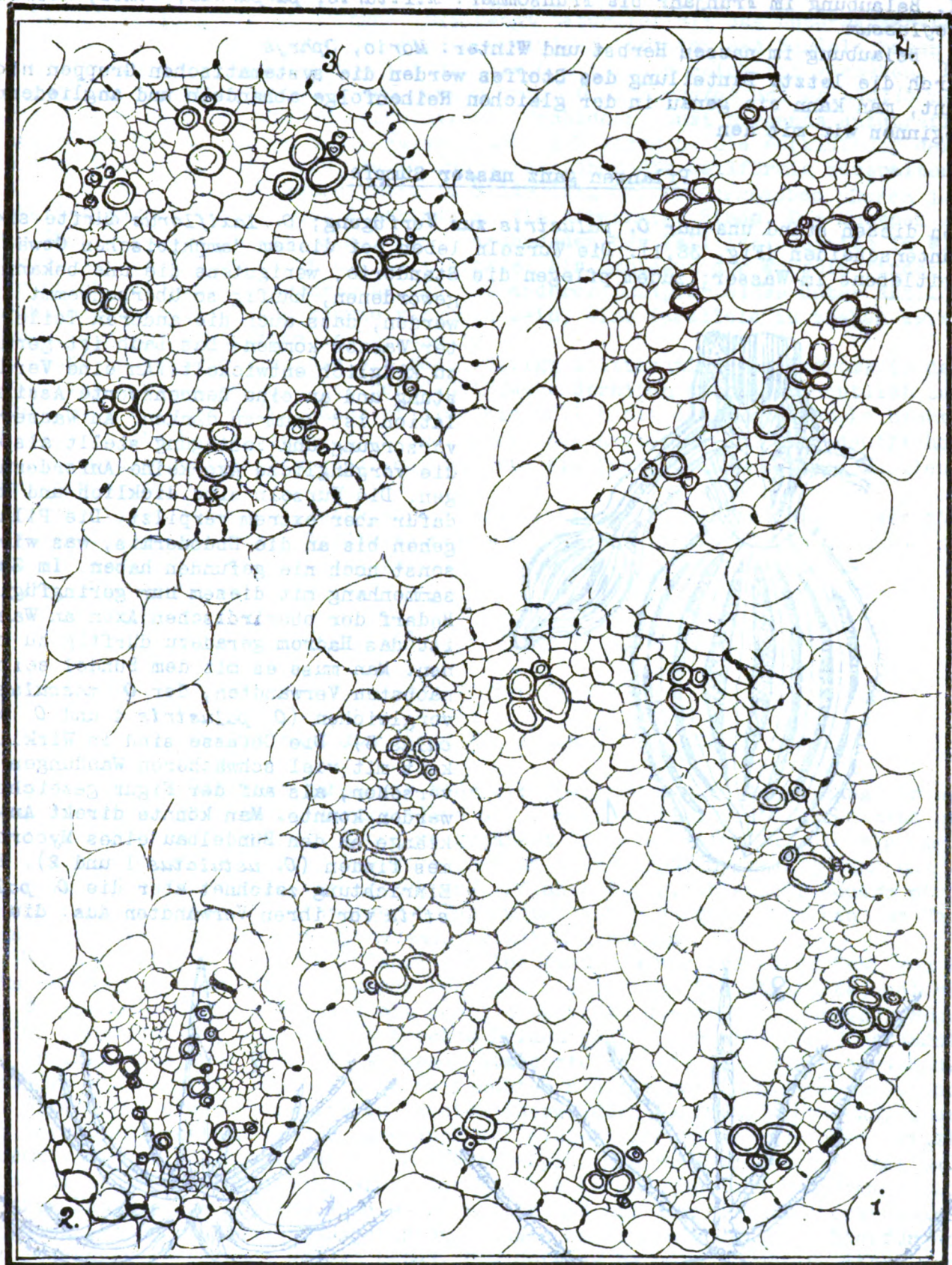


Fig. 37.

1) *Orchis globosus*. 2) *Orchis Morio*. 3) *Orchis masculus*. 4) *Orchis paluster*.

I. Belaubung im Frühjahr bis Frühsommer: *militaris*, *purpureus*, *Simia*, *Aceras*, *Himantoglossum*.

II. Belaubung im nassen Herbst und Winter: *Morio*, *Ophrys*.

Durch die letzte Einteilung des Stoffes werden die systematischen Gruppen nicht getrennt, man kann sie genau in der gleichen Reihenfolge abhandeln und angliedern. Beginnen wir mit den

Pflanzen ganz nasser Sümpfe.

Von diesen stand uns nur *O. palustris* zur Verfügung; *O. laxiflorus* dürfte sich kaum unterscheiden (Fig. 38, 1). Die Wurzeln leben bei diesem "amphibischen Gewächse" zeitlebens im Wasser; zudem pflegen die Standorte, wenigstens die uns bekannt gewordenen, häufig so überschwemmt zu werden, dass auch die anderen Teile unter Wasser kommen. Das Laub ist geradezu kläglich entwickelt. An eine Verdunstung und an eine nennenswerte Assimilation ist kaum zu denken. An Wasserversorgung und Festigung stellt also die vergängliche Axe keine Anforderungen. Die Wurzeln sind dicklich und kurz, dafür aber extrem verpilzt. Die Pilze gehen bis an die Endodermis, was wir sonst noch nie gefunden haben. Im Zusammenhang mit diesem nur geringfügigen Bedarf der oberirdischen Axen an Wasser ist das Hadrom geradezu dürftig zu nennen. Man muss es mit dem Bündel seiner nächsten Verwandten, der *O. masculus* vergleichen (*O. palustris* 4 und *O. masculus* 3). Die Gefäße sind in Wirklichkeit mit viel schwächeren Wandungen versehen, als auf der Figur gezeichnet werden konnte. Man könnte direkt Anklänge an den Bündelbau eines Mycorrhizomes finden (*O. ustulatus* 1 und 2). Eine Einrichtung zeichnet aber die *O. palustris* vor ihren Verwandten aus: die

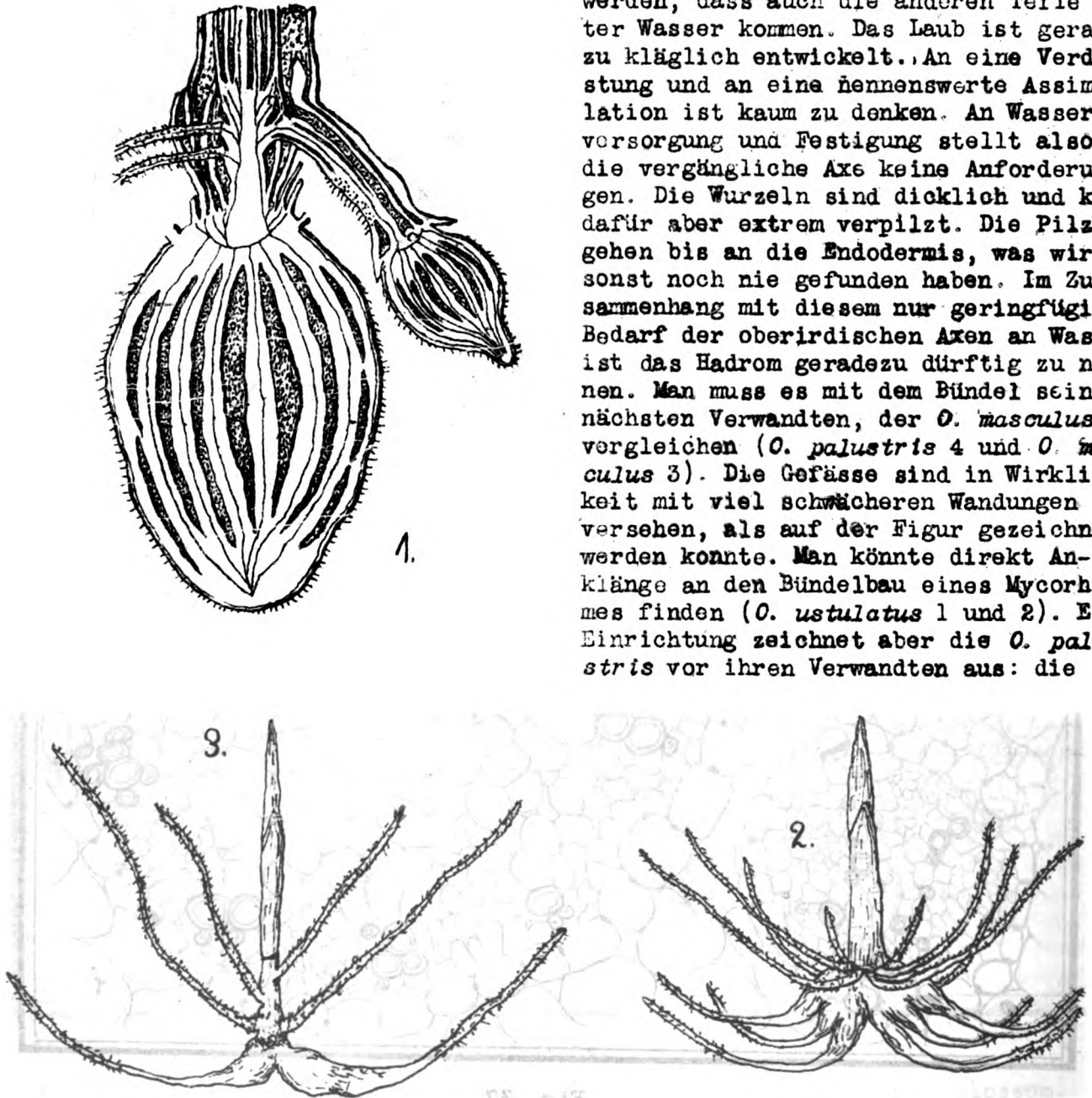


Fig. 38.

Knollen von 1) *Orchis palustris*, 2 und 3) *Orchis incarnatus*.

reiche Entwicklung der Aerenchyme. Das hängt natürlich mit dem Unterwasser-Leben der Wurzeln zusammen. Selbst die Parenchymzellen inmitten des Bündels haben weite Intercellularen. Desgleichen ist die Rinde mit ihnen reichlich versehen. Darin gleicht sie den anderen Bewohnern nasser Orte (*O. incarnatus* und *Epipactis palustris*). Eine aber bei unsern einheimischen Orchideen sonst nirgends anzutreffende Einrichtung hat das Leben unter Wasser nach sich gezogen: die Zerklüftung der Knollen. Weite mit Luft erfüllte Lücken durchziehen die keilförmig zerspaltene Knolle. Es sei diese Merkwürdigkeit im Bilde (Fig. 38) wiedergegeben. Durch den Rhizomteil hindurch erfolgt der Anschluss an die schwammige Rinde. Die Knospen sind, wie das bei den nassen Standorte bewohnenden der Fall ist, bereits im Winter lang gestreckt und ragen in die Luft hinaus. Ein Umbiegen der Wurzeln findet sich hier nicht, wie das *O. incarnatus* und die anderen *Dactylorhizas* unter ähnlichen Verhältnissen zeigen. Man könnte versucht sein, eine Parallele zu ziehen zwischen Atemwurzeln und Luftgängen in der Knolle.

Nicht verwundern wird die oft fast völlige Obliteration des Hadroms in den Stelen der Knolle. Dagegen ist der CASPARYsche Streifen auch hier deutlich zu erkennen, als Zeichen dafür, dass er hier sicherlich mit dem Wurzeldrucke nichts zu tun hat. Um die Knolle legen sich zwei Schichten Aufzellen und eine deutliche Intercutis mit denselben Kappenzellen, wie wir sie für die unzertheilten Knollen beschrieben haben.

Auch dieses Vorkommen ist insofern von Wichtigkeit, als es zeigt, dass die Kappenzellen nicht immer für die Aufnahme von Wasser in die Knolle da sind, sondern die Abgabe von Stoffen zum Festhalten der Pilze vermitteln dürfte.

Die Behandlung der

Pflanzen mittelfeuchter Standorte

wollen wir mit der der *Orchis palustris* nahe stehenden

Orchis masculus (Fig. 34, 6 und 7; Fig. 35, 1 und 2)

beginnen. In den Blättern haben wir hier eine besonders gute Ausbildung der wasserspeichernden grossen Epidermiszellen auf der Oberseite. Die Blätter sind gross und fleischig und stehen dem Boden so genähert, dass sie sich auf die sie umgebenden Gewächse stützen können. Die Wurzeln sind hier verhältnissmässig dünn und sehr zahlreich. Die Verpilzung der erwachsenen Pflanze ist nicht stark, sodass wir es hier mit einem etwas selbständigeren Typ zu tun haben dürften. Der Bau des Hadroms kann aber nicht mit dem von *Gymnadenia* verglichen werden.

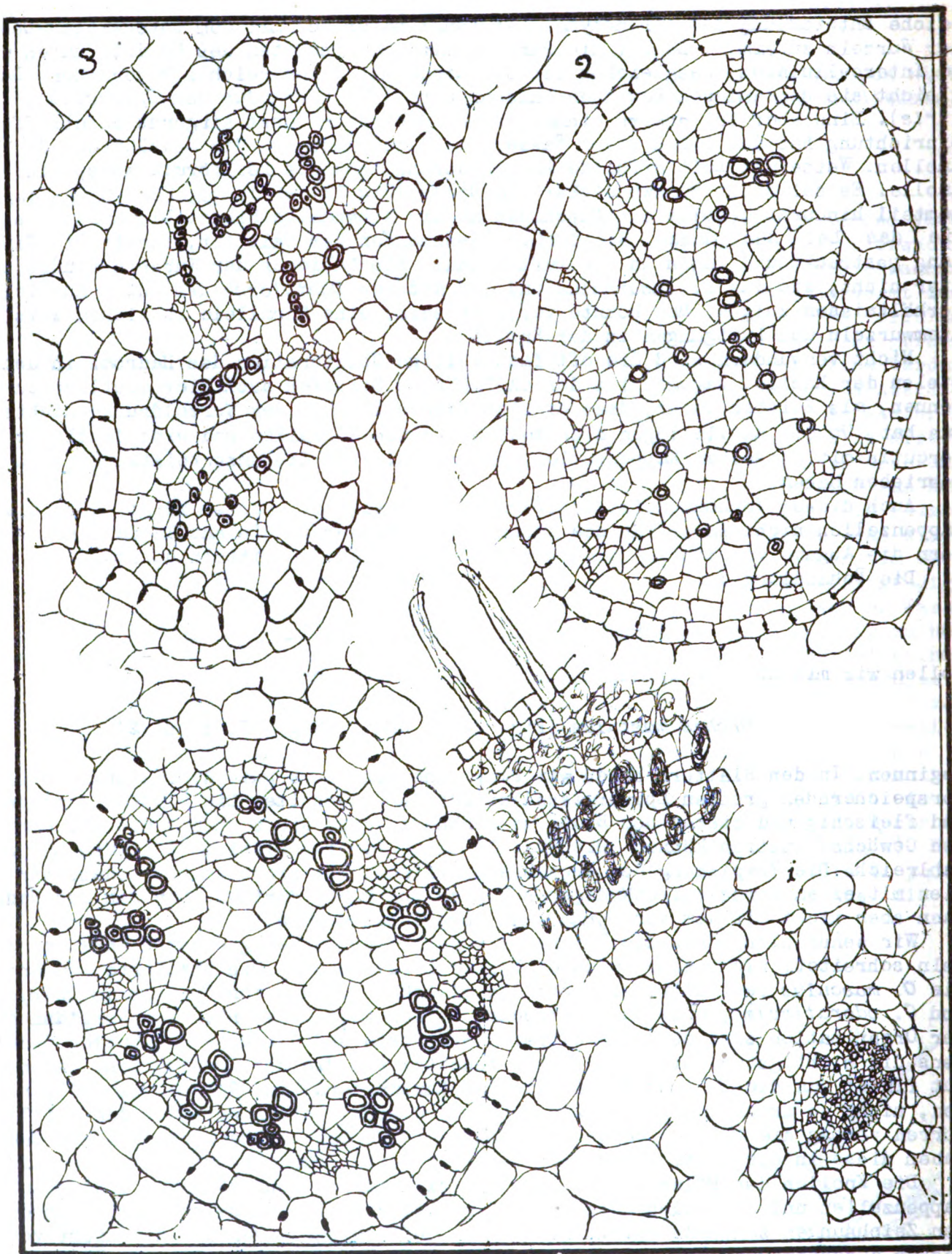
Wir sehen hier, dass die Pflanze zur Ausbildung einer grösseren Zahl von Wurzeln schreitet, nicht aber zu deren besseren Gliederung. Die Standorte, welche die *O. masculus* besiedelt, sind oft die gleichen wie die von *Gymnadenia conopsea* und *G. odoratissima*, aber auf so trockne Heiden geht diese nie. Zum Verständnis der Organisation sind aber die extremen Standorte und die Orte des besten Gedeihens die wichtigsten. Diese sind aber feuchter als die der Gymnadenien. Besonders gut findet man die *O. masculus* in lichten Laubwäldern, auf Waldwiesen und sonstigen, nicht zu trocknen Wiesen. Die auch auf diesen Plätzen auftretenden zeitlichen Dürren vermag die Pflanze durch ihre Wasser-Epidermen zu überwinden. Lange Dauer haben diese in der Entwicklungszeit der Pflanze im Frühjahr und Frühsommer nicht.

Die Knollen der Pflanze sind sehr kräftig und mit sehr deutlich erkennbaren Kappenzellen und Aufzellen ausgerüstet, sodass wir sie als Beispiel hierfür unseren Zeichnungen zugrunde gelegt haben. Die Gefässe haben den für die nicht vom Wasser durchströmten Knollen eigenen schlechten Hadromteil der Stelen. -

Die Fundstellen von

Orchis globosus (Fig. 37, 1).

haben viel mit den Standorten von *Orchis masculus* gemein. Erstere ist aber mehr an die Gebirge gebunden. Man findet sie hier in lichten Wäldern und auf Weiden. Die



Orchis ustulatus. - 3) Mycorrhizom, 4) Beiwurzel.

Blätter sind nicht so fleischig wie bei jener, auch fehlt der Wasserspeicher, dagegen ist die Unterseite mit Reif überzogen. Wir sehen ebenso wie die Wasserspeicherung diesen Verdunstungsschutz an Plätzen auftreten, an denen man es garnicht erwarten sollte. Der Grund dürfte sicherlich wie dort in der schlechten Versorgung durch die Wurzeln liegen. Die Wurzeln sind dick und fleischig, aber lang. Das hängt offenbar mit der hier geringeren Grösse der Knolle zusammen, die Wurzeln haben einen Teil der Reservestoffe zu speichern. Die Bündel der Wurzel sind breit, aber die einzelnen Gruppen des Hadroms nicht sehr reichgliedrig, zumal da auch das Blattwerk schlechter ist, braucht das nicht unbedingt auf grössere Mycotrophie als bei *Orchis masculus* zurückzuführen sein.

Zusammenfassung. Die Unterschiede im Bau der Wurzeln der *Androrchides*, welche wir jetzt, sofern sie unserer Flora angehören, abgehandelt haben, sind zwar vorhanden, jedoch lange nicht von so grossen Ausmassen, wie man sie bei der Verschiedenheit der Standorte erwarten sollte. Wir sehen, dass die Form der Wurzel festgelegt ist, und dass die Pflanze lieber die Wurzeln in diesem Kreise vermehrt, als sie im Innenbau verbessert.

Ebenfalls mittelfeuchte, ja sogar feuchte Standorte, besiedeln die beiden nächsten Arten, welche zu den

Militares

überleiten, nämlich:

Orchis cortophorus (Fig. 36,3) und *O. ustulatus* (Fig. 39, 3 und 4).

Sie sind auf Wiesen zuhause und gehen auch in die Nähe von Quellen, ja selbst auf die anmoorige Wiese. Die Blattentwicklung ist ungefähr gleich der von *O. globosus*. Es fehlt ihnen der Reif und die kräftig ausgebildeten Wasserspeicher. Man kann so die etwas bessere Entwicklung des Hadroms verstehen. Die Linien sind deutlich, etwa wie bei *O. sambucinus* oder *Anacamptis*.

Es ist nun aber die fast gleiche Entwicklung des Hadroms bei den anderen Gliedern dieser Reihe auffallend, den

Pflanzen trockner Orte mit Laubentfaltung im Frühjahr.

(Fig. 40, 1 - 5).

Betrachtet man die Blätter der Pflanzen dieser Gruppe, so gewahrt man dieselben Einrichtungen wie bei *Orchis masculus* auf viel feuchteren Stellen. *Orchis militaris*, *O. purpureus*, *O. Simia*, *Aceras* und *Himantoglossum* haben dieselben Wasserepidermen wie diese, aber die Bündel der Wurzeln sind den trockneren Plätzen entsprechend besser. Die Blätter haben zudem einen eigenartigen Glanz ihrer Oberseiten. Es rührt das von der Reflexion des Lichtes an den Intercellularen unter der Epidermis her. Es erscheint nicht ganz unmöglich, dass dadurch eine übermässige Erwärmung der Blätter und eine Förderung der Verdunstung vermieden wird. Die Blätter sind nur im Frühjahr vorhanden und werden ebenso wie die Beiwurzeln in der Trockenzeit im Sommer eingezogen. Erst im Herbst werden die Beiwurzeln wieder vorgetrieben, wenn der nun feuchte Boden eine Entwicklung von Pilzen und ein Verzehren derselben ermöglicht. Es wird dadurch das gleiche Aussehen der Hadrome in diesem ganzen Kreise verständlich. Dagegen ist der Unterschied gegen die Pflanzen der nächsten Gruppe auf den ersten Blick überraschend.

Pflanzen trockner und sehr trockner Orte mit Laubentfaltung im Herbst und Verdorren desselben vor der Blüte im zeitigen Frühjahr.

Diese Gruppe ist bei uns durch *Orchis Morio* und die *Ophrys*-Arten gebildet. Da wir die mediterranen *Ophrys Bertolonii* und *O. fusca* auch zur Verfügung hatten, so mögen diese ausser *Ophrys aranifera*, *O. fuciflora*, *O. apifera* und *O. muscifera*

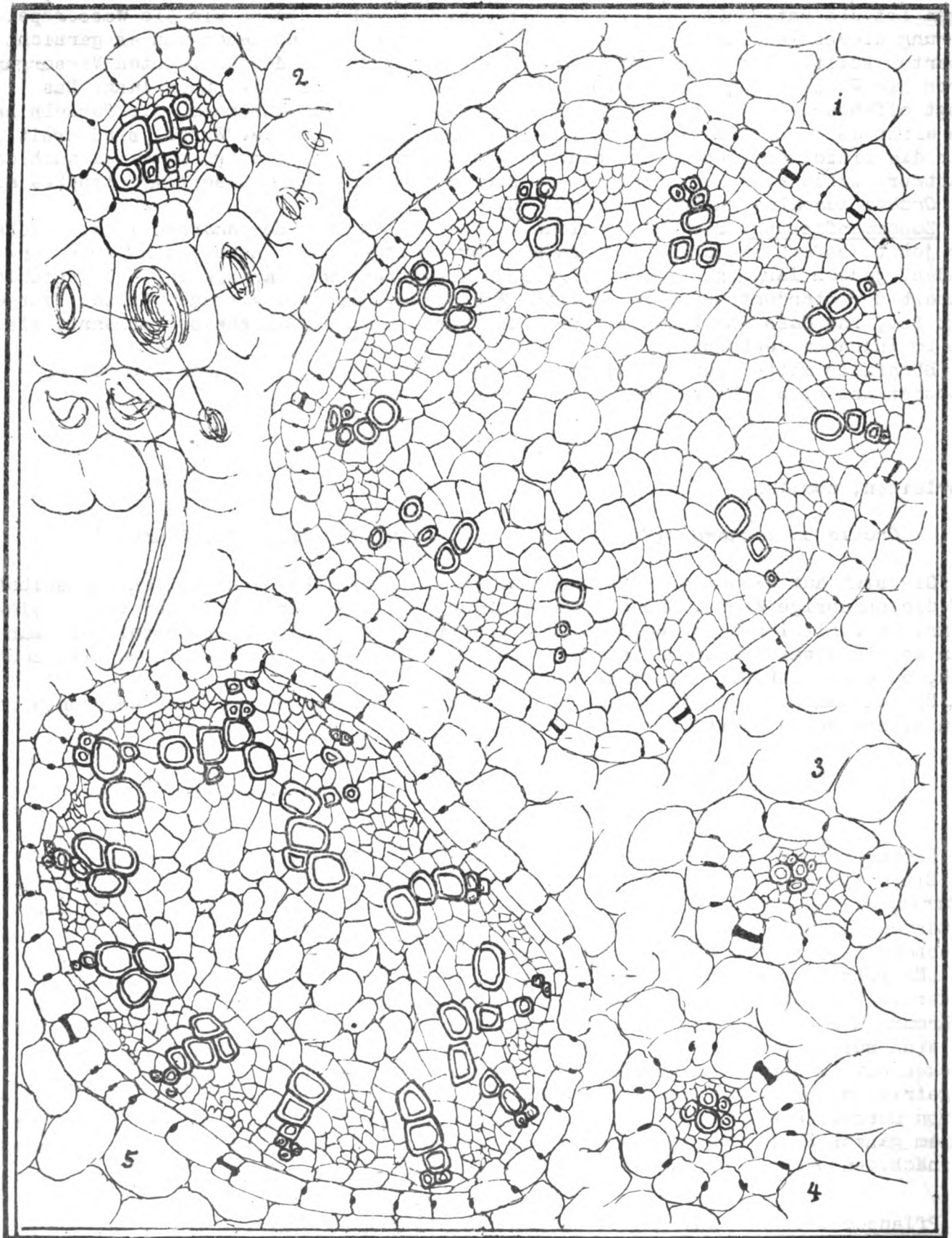


Fig. 40.

1) Beiwurzel von *Orchis militaris*, - 2) solche am Keimling, - 3) die einer Stele der Knolle des Keimlings, - 4) Stele aus der Knolle der erwachsenen Pflanze, - 5) *Orchis purpureus*, Beiwurzel.

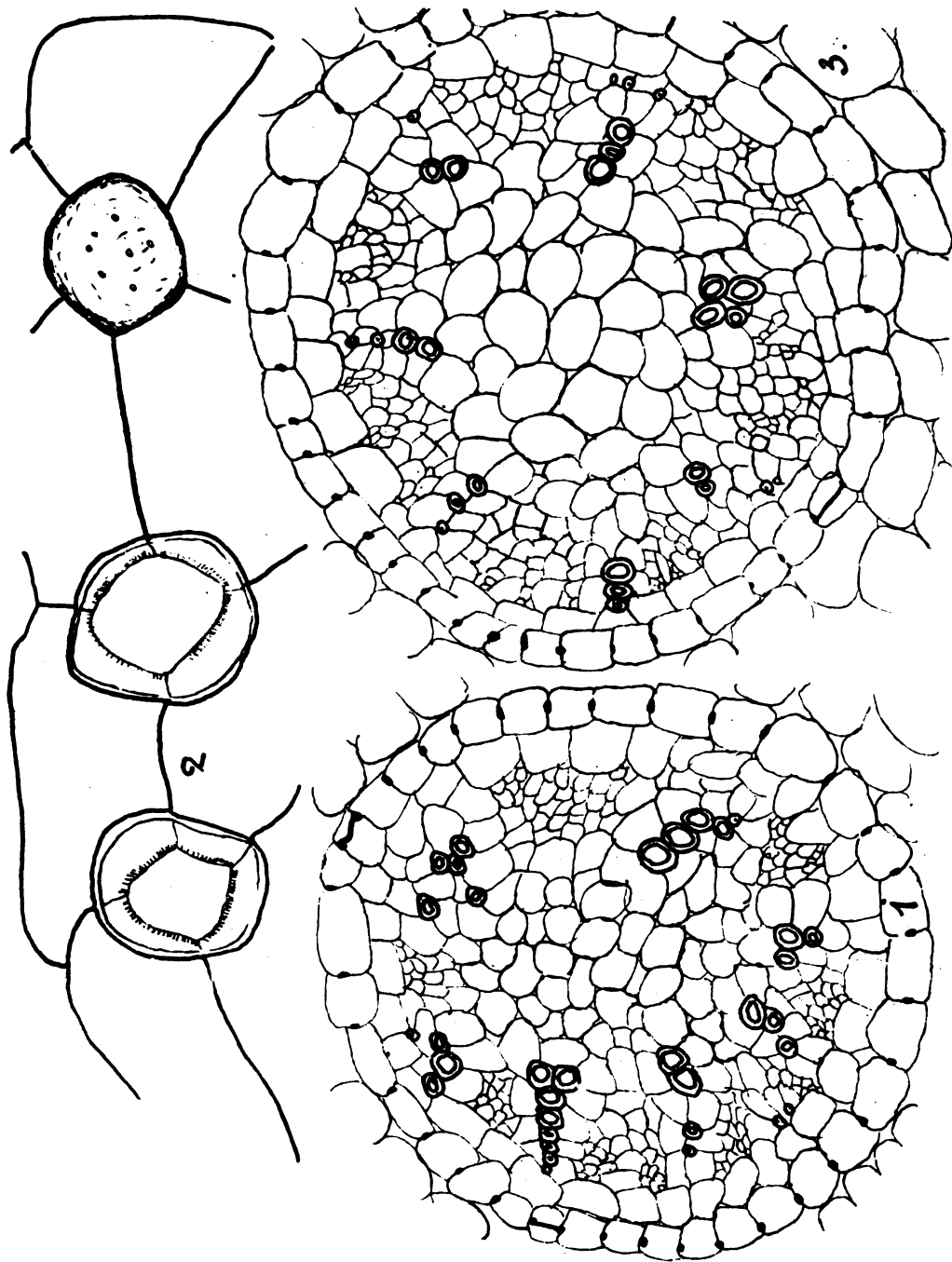


Fig. 41.

Ophrys fusca. 1) Beiwurzel, 2) Intercutis der Knolle, 3) *Ophrys Bertolonii*, Beiwurzel.

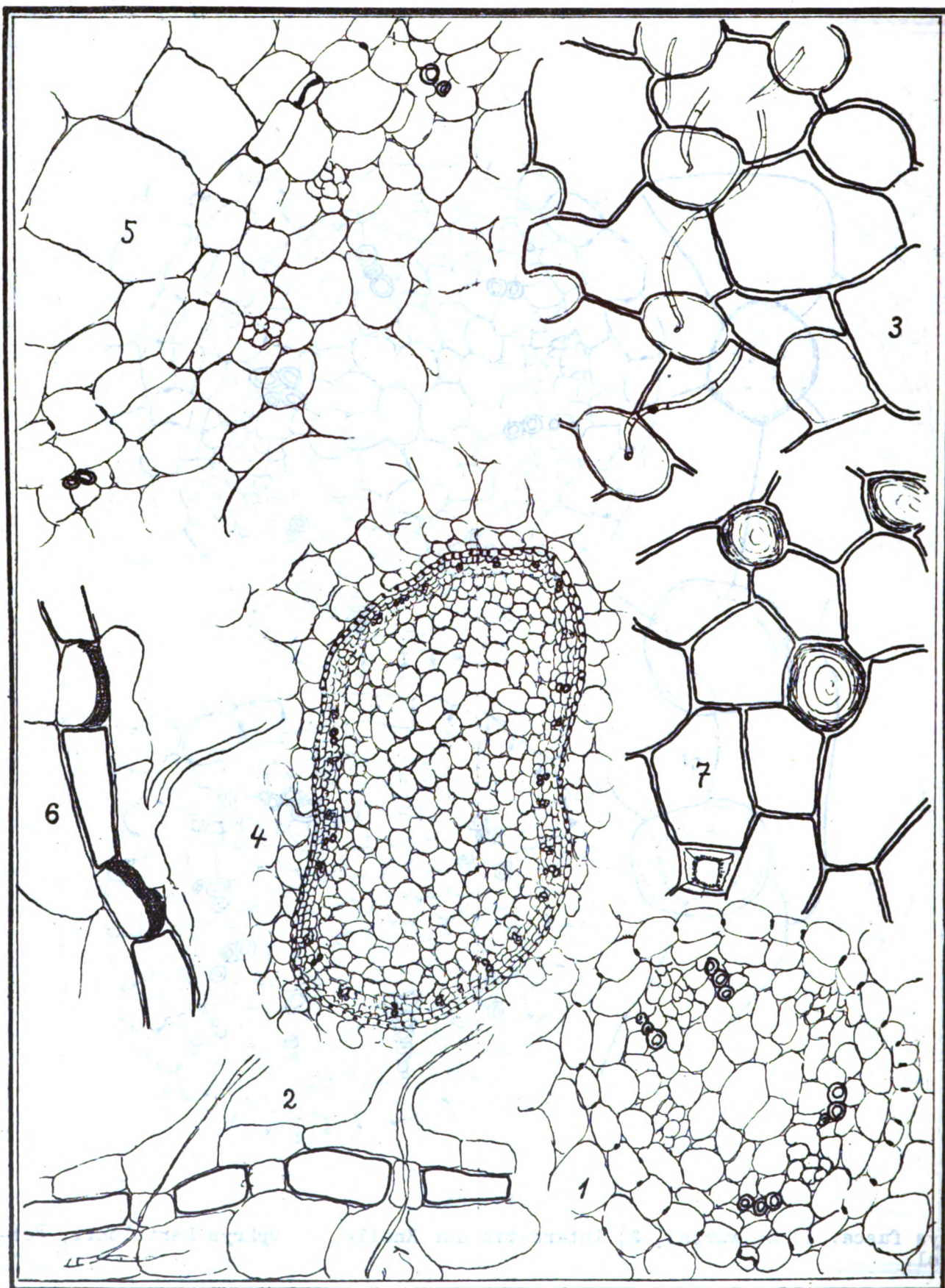


Fig. 42.

Neottianthe cucullata. - 1 - 3) Beiwurzeln, 4 - 7) Knolle.

behandelt werden, zumal ja doch die Heimat der *Ophrys*-Arten unserer Flora im Westen und Süden zu suchen sein dürfte (Fig. 41, 1 - 2).

Alle diese Pflanzen haben das Auftreten der Belaubung mit Beginn der Regenzeit gemeinsam. Zu dieser Zeit sind die Standorte zum Teil sogar, wie wir uns für die Lechheiden überzeugen konnten, sehr nass, mitunter sogar von Wasserlachen bedeckt.

Diese Xerophyten kann man gelegentlich auf feuchten Moorstellen und Moorheiden antreffen. Wir finden daher im Rhizom von *O. Morio* Aerenchyme, welche doch sonst für Sumpfpflanzen charakteristisch sind. In dieser Zeit ist die Transpiration nicht gross; sollte sich aber eine trocknere Zeit einstellen, so schützt die wasserspeichernde Epidermis und der Wassergehalt der Knollen die Pflanze vor einem Verschmachten. Die Blätter sämtlicher *Ophrys*-Arten besitzen jene als Erwärmungsschutz gedauteten Licht-reflektierenden Epidermen. Mit der in dieser Jahreszeit nur geringfügigen Verdunstung steht die kümmerliche Entwicklung der Hadromteile im Zusammenhang, welche fast an die Sumpfpflanze *Orchis palustris* erinnert. Die Wurzeln geben sich nicht soviel mit der Wasseraufnahme ab, sie verdauen Pilze. Nur zur Blütezeit werden die Wurzeln etwas dünner, ja, es schiessen sogar noch ein paar dünne, unverpilzt bleibende Würzelchen an, um das nötige Wasser für den enorm rasch anschwellenden Blütenspross zu liefern. Die Blätter aber sind zu dieser Zeit schon

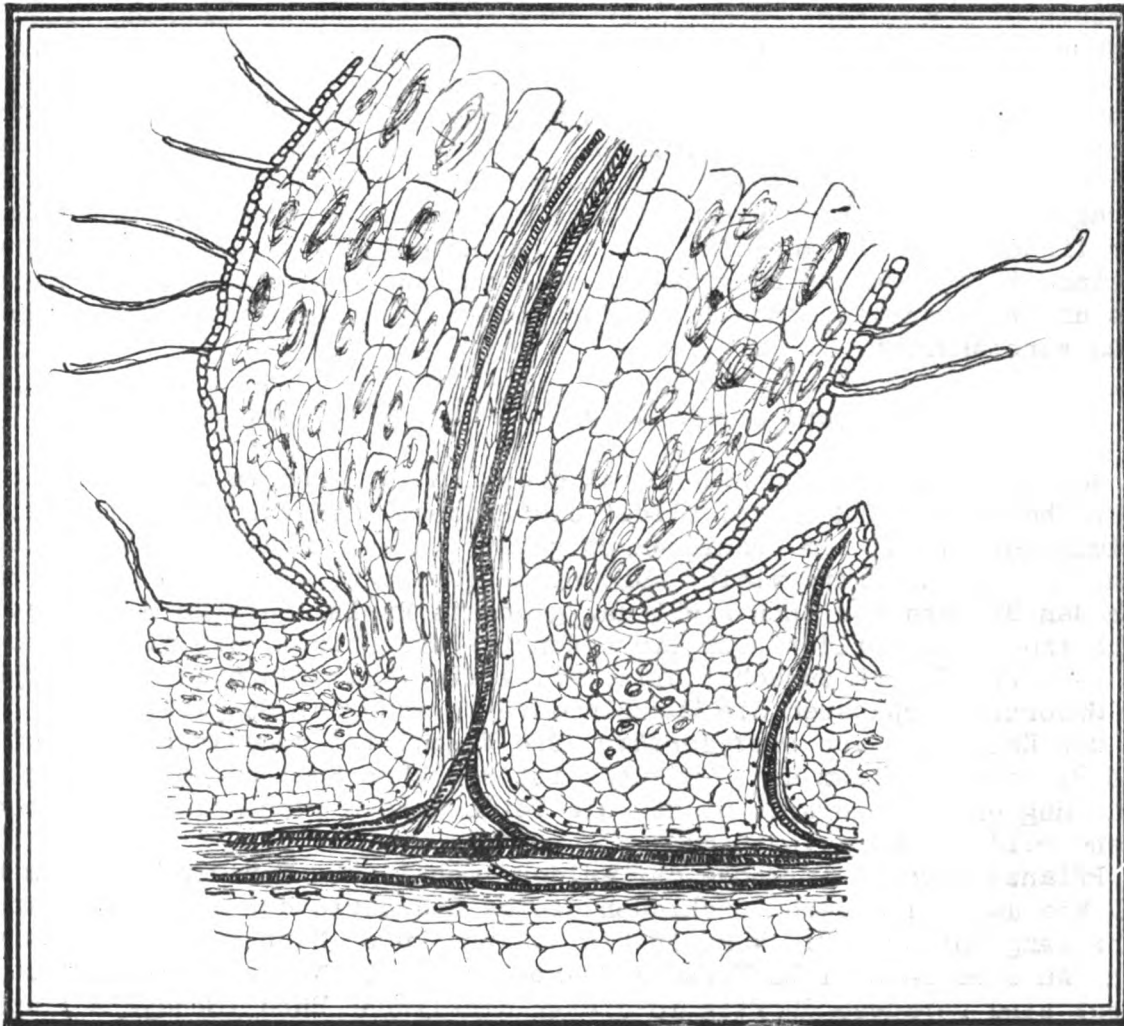


Fig. 43.

Goodyera repens. - Abgang einer Beiwurzel aus dem Mycorrhizom

im Verdorren. Den grösseren Ansprüchen an Wasserleitung sind diese Wurzeln nicht mehr gewachsen. Das erklärt die Unterschiede in der Belaubung und Gefässentwicklung dieser und der vorhergehenden Gruppe. Diese letzte Gruppe sind so die geborenen Kinder eines Klimas mit feuchtem Winter und heissem Sommer, sodass wir sie für Relikte einer trockneren Steppenzeit halten.

Unserer Ansicht nach ist nur durch das genaue Studium der Lebensgeschichte die Relictnatur eines Vorkommens zu erkennen. Es ist doch sehr wahrscheinlich, dass Pflanzen mit guten Verbreitungsmöglichkeiten auch in unserem Klima zurückgeblieben sind, ohne dass dieselben auf enge Gebiete beschränkt wären.

Überblick über die ganzknolligen Serapiadeen.

Zunächst fallen uns die doch nur geringen Unterschiede in der Ausbildung des Rhizoms dieser Pflanzen auf, obwohl doch die Standorte sehr stark verschieden sein können. Man denke nur einmal an die Wasserverhältnisse in einer Macchie und in einem Sumpfe. Aber eines haben die Böden gemeinsam, sie sind R o h h u m u s - b ö d e n . Das dürfte das Paradoxon des Vorkommens von *Orchis Morio* und auch *Ophrys* auf Mooren erklären. Früher deutete man das als physiologische Trockenheit.

Die mycotropen Pflanzen nehmen nur soviel Wasser auf als die Wurzeln neben der Mycotrophie fassen können. Es werden bei grösseren Ansprüchen höchstens ein paar Wurzeln mehr angelegt, aber im Innenbau erfolgt keine Änderung. Die Pflanzen kommen über eine gewisse Organisation nicht hinaus. Kann die Wurzel nicht genug schaffen, so werden die Blätter rückgebildet oder, was - wie wir sehen werden - richtiger ist, nicht gebildet. Doch ist die Entwicklung an den sonnigen Standorten in dieser Gruppe nicht so weit gegangen, wie in der *Listera*-Reihe. Das ist, was SCHIMPER mit seiner "physiologischen Trockenheit" zwar gefunden, aber missdeutet hat. Dagegen fällt uns hier dieses starre Festhalten an einem gewissen Bau-Schema auf. Wir finden hier die Wurzeln, welche von Anfang an für die Pilzverdauung bestimmt sind, in der ganzen Entwicklung beibehalten. Aus diesen Erfahrungen heraus wird uns die Xeromorphie mancher Sumpforchideen wie etwa *Orchis palustris* und *O. maculatus* verständlich.

Goodyera repens (Fig. 43; Fig. 47, 1 und 2)

Von den einheimischen Orchideen ist diese am längsten in ihrer Entwicklungsgeschichte bekannt. BEER (l.c.) bildet die Procormi bereits in seinem Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der Orchideen so gut ab, dass man daraus Rückschlüsse ziehen kann. Uns ist es trotz vieler Mühe nicht gelungen, die Keimpflanzen zu finden.

Nach den Bildern von BEER steht das gewohnte kreiselförmige Mycorrhizom am Anfang. Aus ihm heraus bildet sich ein verengtes Mycorrhizom, wie es die erwachsene Pflanze besitzt. Es ist zunächst pilzfrei, später aber führt es den Endophyten. Aus dem Mycorrhizom sprossen die Wurzeln adventiv-exogen. Es gleicht das Bild völlig dem des Keimlings von *Dactylorhiza*. Die Wurzel ist rübenartig geformt und erhält die Pilze vom Rhizom aus. Zunächst ist sie aber Speicherorgan. Über diese Organgliederung erhebt sie sich nicht. Die Teile werden zwar grösser, aber nicht anders (siehe Bild der Wurzelentstehung).

Die Pflanze gedeiht im Moose der Wälder, wobei ihre Wurzeln immer im Humus bleiben. Wie das bei anderen Orchideen dieser Standorte der Fall ist, sind die Wurzeln sehr lang behaart. Die Wurzeln bleiben nur kurz. Nach der Spitze zu verjüngen sie sich. An eine reichliche Wasseraufnahme durch die Wurzeln ist kaum zu denken. Die Bündel sind geradezu dürftig in dieser dicklichen Rube (*Goodyera* 1 und 2). Auch der innere Aufbau gleicht fast dem eines Mycorrhizoms. Die Verpilzung ist sehr reich und die Blätter für diesen Standort ziemlich fleischig.

Nachdem wir bisher Typen kennen gelernt haben, bei denen man ein mehr oder minder ausgesprochenes Stehenbleiben auf einem "ursprünglicheren" Stadium annehmen konnte, werden wir in den nun folgenden solche kennen lernen, welche wirkliche Fortbildungen darstellen.

Die erste Gruppe zeichnet sich durch eine eigenartige Kurzzellen-Intercutis aus.

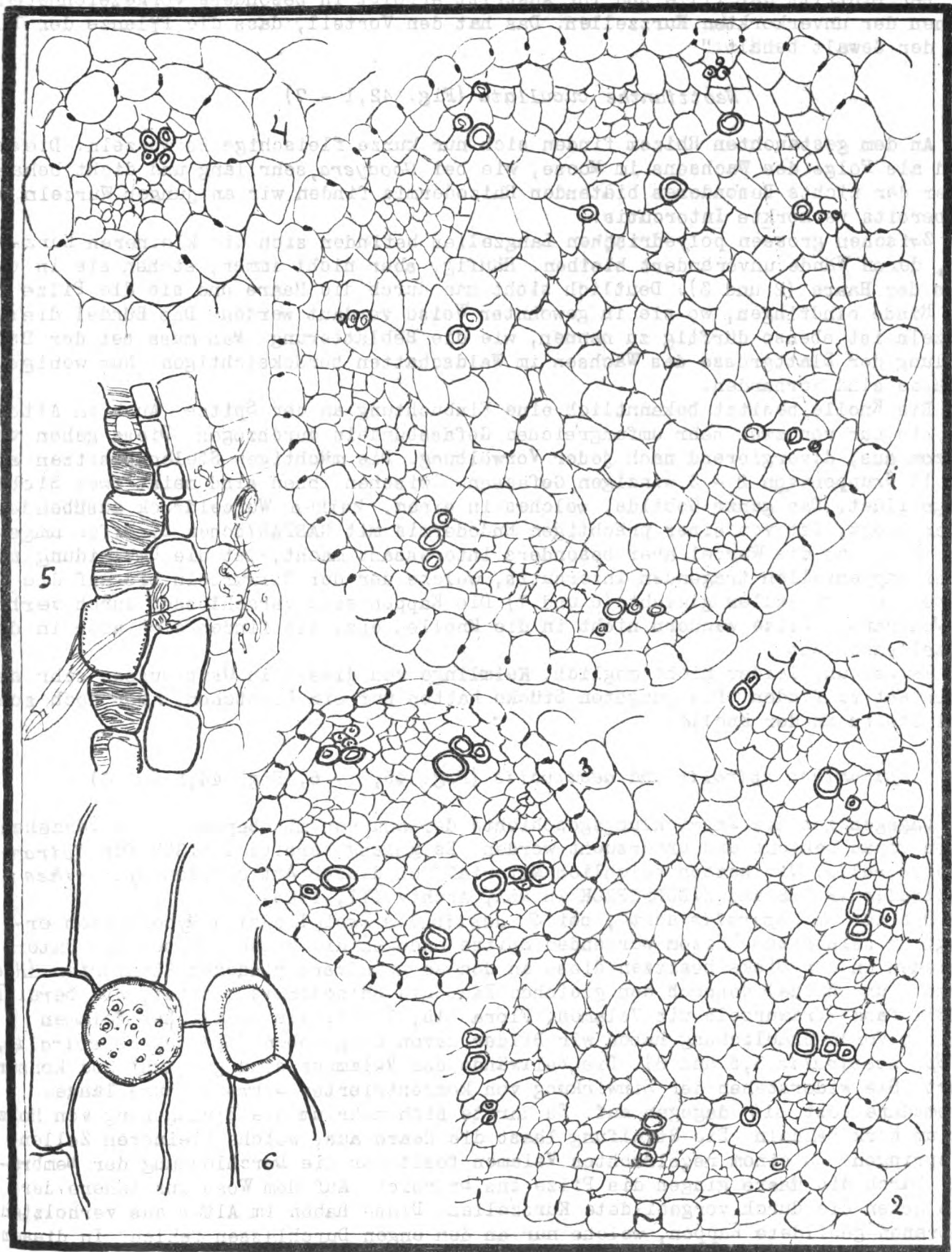


Fig 44.

Ophrys muscifera. - 1) Beiwurzel. - *Ophrys fuciflora*. - 2) dünne und 3) dicke Beiwurzel; 4) Stele der Knolle. - *Spiranthes aestivalis*. - 5) Velamen; 6) Kappenzellen-Intercutis.

Der Eintritt der Pilze und ihr Austritt erfolgt in besonders vorgezeichneten Bahnen der unverkorkten Kurzzellen. Das hat den Vorteil, dass die Pflanze der Pilz "in der Gewalt behält."

Neottianthe cucullata (Fig. 42, 1 - 7)

An dem gestauchten Rhizom finden sich nur kurze fleischige Beiwurzeln. Diese sind als Folge des Wachstums im Moose, wie bei *Goodyera*, sehr lang und dicht behaart. Unter der nichts Besonderes bietenden Rhizodermis finden wir an jungen Wurzeln eine bereits verkorkte Intercutis.

Zwischen grossen polyedrischen Langzellen befinden sich die kleineren Kurzzellen, deren Wände unverändert bleiben. Häufig, aber nicht immer, stehen sie in der Nähe der Haare (2 und 3). Deutlich sieht man durch die Haare und sie die Pilze in die Rinde eindringen, wo sie in gewohnter Weise verdaut werden. Das Bündel diesen Wurzeln ist ebenso dürftig zu nennen, wie die Beblätterung. Man muss bei der Beurteilung der Blattgrösse das Wachsen im Waldschatten berücksichtigen. Nur wenige Gefässe sind vorhanden.

Die Knolle besitzt bekanntlich eine Einbuchtung an der Spitze. Auch im Alter ist sie nur von zwei sehr umfangreichen Gefässbündeln durchzogen. Diese gehen vom Rhizom aus, divergierend nach jeder Vorwölbung. Die mächtigen Stelen besitzen aber nur 11 Gruppen von 2 - 3 winzigen Gefässen. Zwischen ihnen sind meist zwei Siebteile gebildet. Das ganze Gebilde, welches in einem, keinen Wurzeldruck ausübenden Organ liegt, ist von einer prächtigen Endodermis mit CASPARYschen Streifen umgeben. Das, was die Wurzel aber besonders interessant macht, ist die Umkleidung mit einer Kappenzellen tragenden Intercutis, welche der der Beiwurzeln bis auf die Kappen der Kurzzellen gleicht (6 und 7). Die Kappen sind verschlossen durch verholzte Membranen. Pilze wandern nicht in die Knollen ein, sie finden sich aber in der Aufzellschicht.

Es war uns leider nicht möglich, Keimlinge von dieser in Ostpreussen sehr seltenen Art zu finden. Die jüngsten Stücke hatten nur ein Blättchen, aber doch schon zwei Stelen in der Knolle.

Spiranthes spiralis und *aestivalis* (Fig. 45, 1 - 6, Fig. 44, 5 und 6).

Dagegen ist die Entwicklungsgeschichte der anderen mit Kappenzellen versehenen Arten genau bekannt und untersucht worden. Es gelang bereits IRMISCH für *Spiranthes spiralis*. Wir hatten reichlich Material von dieser Art und von *Spiranthes aestivalis* (FUCHS und ZIEGENSPECK in MEZ, Archiv III, 1923).

Das bei *Sp. spiralis* acht-, bei *S. aestivalis* zweigliedrige Mycorrhizom erzeugt an seiner zum Rhizom werdenden Spitze endogen die Rüben. Ausser den Unterschieden in der Dicke besitzen diese an den so grundverschiedenen Standorten (Niedermoor und Heide) dennoch den gleichen Bau. Die Rhizodermis besitzt, wie bereits GOEBEL fand (Erdwurzeln mit Velamen, Flora 115, 1921), ein deutliches Velamen.

Zur Veranschaulichung haben wir Bilder davon beigegeben (*Spiranthes spiralis*, 4; *Sp. aestivalis* 3, 5 und 6). Die Zellwände des Velamens sind gebräunt und konserviert. Sie widerstehen der Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure lange. Chromsäure löst sie dagegen auf. Es dürfte sich mehr um die Einlagerung von Holz als um Kork handeln. Die Streifung lässt die Haare aus, welche kleineren Zellen entspringen. Zu einem regelrechten Velamen fehlt nur die Durchlochung der Membranen. Durch die Haare gingen die Pilze ins Erdreich. Auf dem Wege ins Innere der Rübe gehen sie durch vorgebildete Kurzzellen. Diese haben im Alter aus verholzten Membranen gebildete Kappen, welche nur an den engen Durchlässen fehlen. In diesem Falle kann es sich sicherlich nicht um eine Enzymwirkung auf den Boden handeln, wie wir ihn bei *Neottia* annehmen. Es finden sich in den Schnitten oft geradezu ideale Fälle, in denen man die Ausbreitung der Verpilzung von einer Kurzzelle aus deutlich erkennen kann. In den Anssenlagen sind die zuerst Amylodextrin-haltigen Zellen völlig mit Ballen vollgepfropft. Im Querschnitt glaubt man fast einen "Procormus" vor

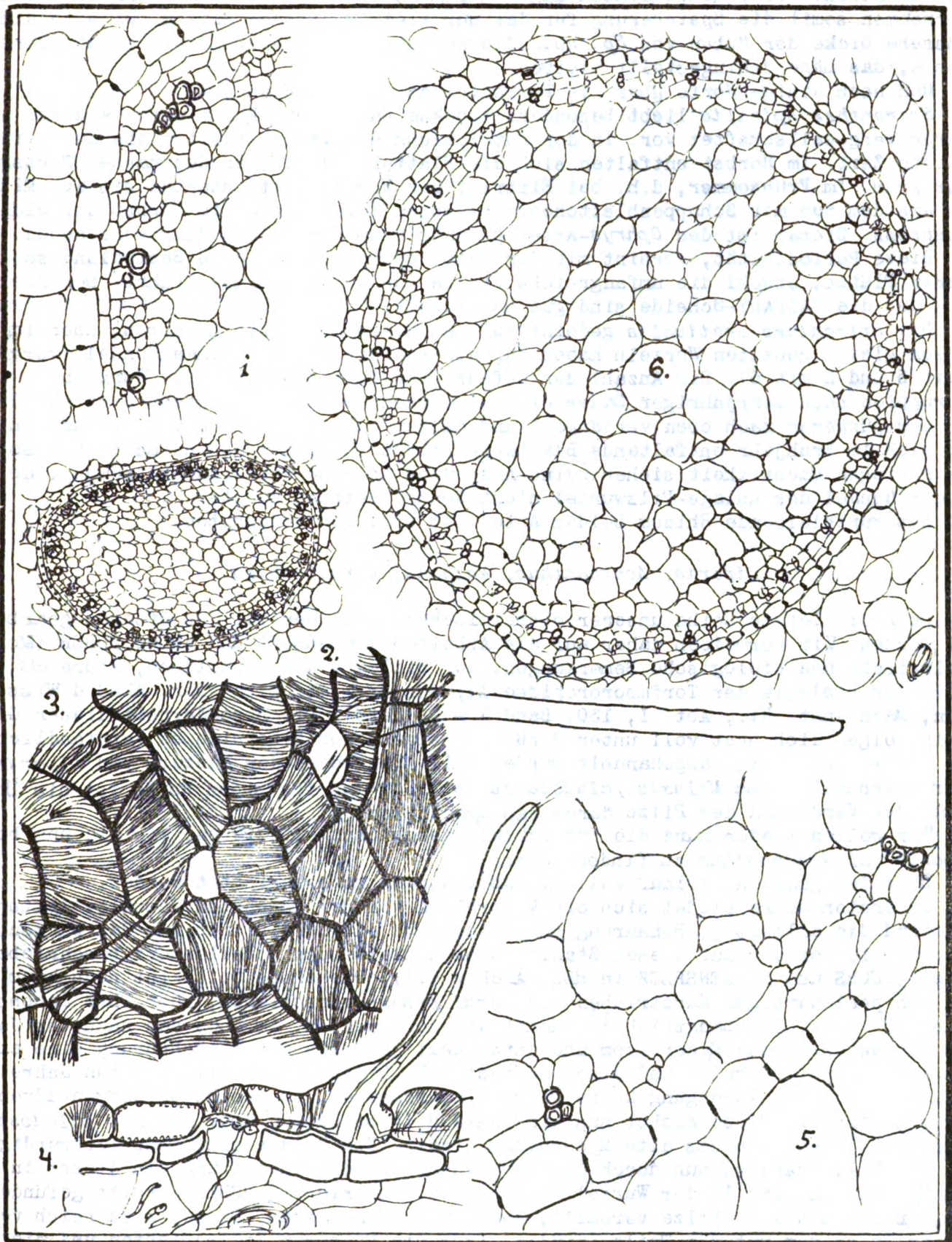


Fig. 45.

Spiranthus aestivalis. - 1 und 2) Bündel, 3) Velamen von der Fläche; *Spiranthus spiralis*, 4) Velamen, 5 und 6) Bündel.

sich zu haben. Die Innenschichten dagegen führen auch späterhin noch Amylodextrin übernehmen somit die Speicherung für das nur klein bleibende Rhizom. Ob sich die grössere Dicke der Rüben von *Sp. spiralis* auf eine Wasserspeicherung zurückführen liesse, das möge dahingestellt bleiben.

Nun noch einige Worte über die Periodicität und die Standorte.

Spiranthes spiralis liebt besonders trockne Halden und kommt unter anderen mit *Ophrys* vergesellschaftet vor. In der Entwicklung des Laubes besitzt sie auch die gleiche Zeit. Im Herbst entfalten sich die Blätter und bleiben den nassen Winter über grün. Im Frühsommer, d.h. bei Eintritt der Trockenheit, sterben sie ab. Mit den aus dem nun mit Schuppenblättchen versehenen Triebe kommt im Herbst der Blütenpress. Dieser ist den *Ophrys*-Arten gegenüber um ein halbes Jahr verschoben.

Diese Periodicität, vereint mit der Mycotrophie erlaubt eine Besiedlung so dürer Plätze, obwohl die umfangreiche Stelle nur wenige Gefässe führt. Der Siebteil und die CASPARY-Scheide sind gut entwickelt.

Die *Spiranthes aestivalis* gedeiht auf dem Niedermoor. Die dünneren, aber im Ganzen gleich gebauten Wurzeln haben nur ein weniger umfangreiches Bündel (vergl. 1 mit 5 und 2 mit 6). Die Anzahl der Gefässe ist fast dieselbe. Die Wurzeln schrumpfen nach mehrjähriger Dauer ein und werden durch die schwache Kontraktilität der jüngeren nach oben verlängert und machen so den Eindruck von Beiwurzeln. Das sich im Frühjahr entfaltende Blattwerk stirbt im Sommer ab und macht bei seiner geringen Mächtigkeit sicher keine Ansprüche an eine Wasserdurchströmung, der ja das Bündel der Anlage-Pilzwurzel nicht Genüge leisten könnte.

Das kurzbleibende Rhizom beider Arten ist frei von Endophyten.

Liparis, Achroanthus, Malaxis, Corallorhiza.

Über die letzte Reihe unserer einheimischen Orchideen ist des öfteren gearbeitet worden. Wir verweisen daher auf die Arbeiten von GOEBEL und BRUNO HUBER (Morphologische und biologische Bemerkungen. Zur Biologie der Malaxideen, Flora 88, 1901. Zur Biologie der Torfmoororchidee *Liparis Löselii*, Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Abt. I, 130. Band 8.-9. Heft). Die Besonderheit dieser Gruppe ist eigentlich erst voll unter Berücksichtigung des Mycorrhizomes verständlich, das aber gesondert abgehandelt werden soll. Das Wesen der ganzen, von *Liparis* über *Achroanthus* und *Malaxis paludosa* zu *Corallorhiza* führenden Reihe ist die Übernahme der Verdauung der Pilze durch das Mycorrhizom.

Wir wollen wieder kurz die Entwicklungsgeschichte skizzieren, wie sie uns bei *Liparis* und *Achroanthus* zu finden gelang.

Über den genauen Verlauf soll mit Abbildungen noch berichtet werden.

Im ersten Jahre bildet sich ein Mycorrhizom von der gewohnten Gestalt. Späterhin wird die allseitige Behaarung aufgegeben. Es entwickeln sich nur Haarwarzen, wie wir sie bei der auf diesem Stadium stehen bleibenden Korallenwurz beschrieben haben (FUCHS und ZIEGENSPECK in MEZ, Archiv III). Die erste Bulbe ist noch kaum von den perlenartigen Kurztrieben der *Corallorhiza* verschieden, aber ihre Lebensdauer ist kurz, der Langtrieb ¹⁾ wächst wie dort weiter. Am Ende des nächsten Jahres verengt sich das Mycorrhizom und entwickelt jenseits der Einschnürung eine angeschwollene Speicherbulbe und einen Seitentrieb. Dieser treibt im nächsten Jahre aus. Da durch die Verengung keine Pilze hindurchgehen, so treibt er exogen-adventiv eine Wurzel. Diese wächst nun wie IRMISCH (Bemerkungen über *Malaxis paludosa*, Flora 1854) fand, in das alte Mycorrhizom hinein. Die Bilder sind ganz merkwürdig.

Die Pilze wandern nun durch die Wurzelhaare in die Wurzel und von dieser in das Mycorrhizom ein. In der Wurzel werden, wie sehr richtig HUBER bereits gefunden hat, *n i e m a l s* Pilze verballt, sondern nur im Rhizom. Dieses wird reich von Pilzen in seinem unteren Teile erfüllt. Aber die äusseren Zellschichten und die oberen unterhalb der neuen Einschnürung gelegenen bleiben unverpilzt und führen zunächst Amylodextrin. Später jedoch lagern diese Zellen die Velamen-artigen Verdik-

1) Die Auffassung von Lang- und Kurztrieb soll nicht etwa als eine Verneinung des sympodialen Charakters betrachtet werden.

kungen auf. Das beschreiben GOEBEL und HUBER eingehend. Wir haben es hier mit einem Umbau-Sparstoff zu tun.

Die Pilze gehen ausser durch die Wurzel durch Haarwarzen am Mycorrhizom in das Substrat. Auch die Blätter selbst haben Haarwarzen am Grunde, und diese führen sogar mitunter Pilze. Erst beim Erstarken bilden sich noch mehr Wurzeln in jedem Jahre. Aber auch diese verdauen keine Pilze, sondern dienen nur der Festigung im Substrat. Sie haben die bei Pflanzen moosiger Plätze üblichen sehr langen Haare. Aber auch in der Folge bleibt die erste Wurzel die Infektionswurzel, wie HUBER richtig erkannte. Er konnte daher die Pflanze pilzfrei machen bei *Liparis*, wenn er die Bulbe getrennt vom alten Mycorrhizom kultivierte. Aber die Gewächse gingen zugrunde, nachdem sie die Vorräte der Bulbe aufgezehrt hatten. Es ist dabei von

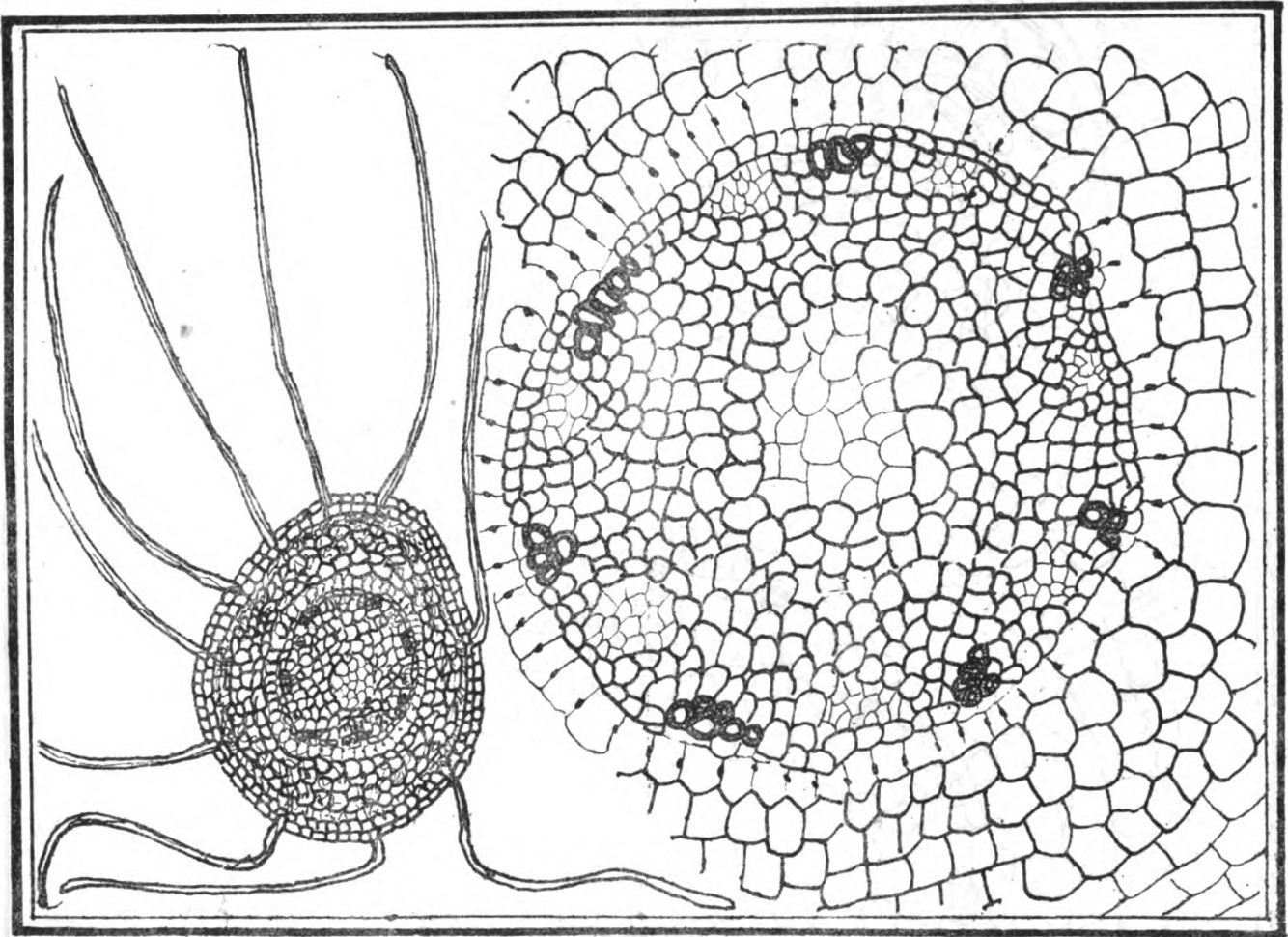


Fig. 46. *Achroanthus monophyllus*.

Interesse, dass ein Etiollement eintrat, wie wir das ja auch sonst bei Stickstoffmangel finden. Die scheinbar starke Transpiration der Pflanze war eben nicht hinreichend, um aus einem so unresorbierbaren stickstoffarmen Boden das Nötige herbeizuschaffen.

Wir wollen nach diesen Betrachtungen die einzelnen Arten dieser Reihe verfolgen; *Corallorhiza innata* hat gar keine Wurzeln mehr und lebt den grössten Teil ihres Lebens unterirdisch wie ein junges Mycorrhizom. Es kommt über dessen Organisationshöhe nicht hinaus. (Interessant ist die Convenzens von *Epipogon*).

Malaxis paludosa (Fig. 47, 3 und 4).

bleibt auf dem Stadium des Mycorrhizomes mit nur einer Infektionswurzel Zeit ihrer

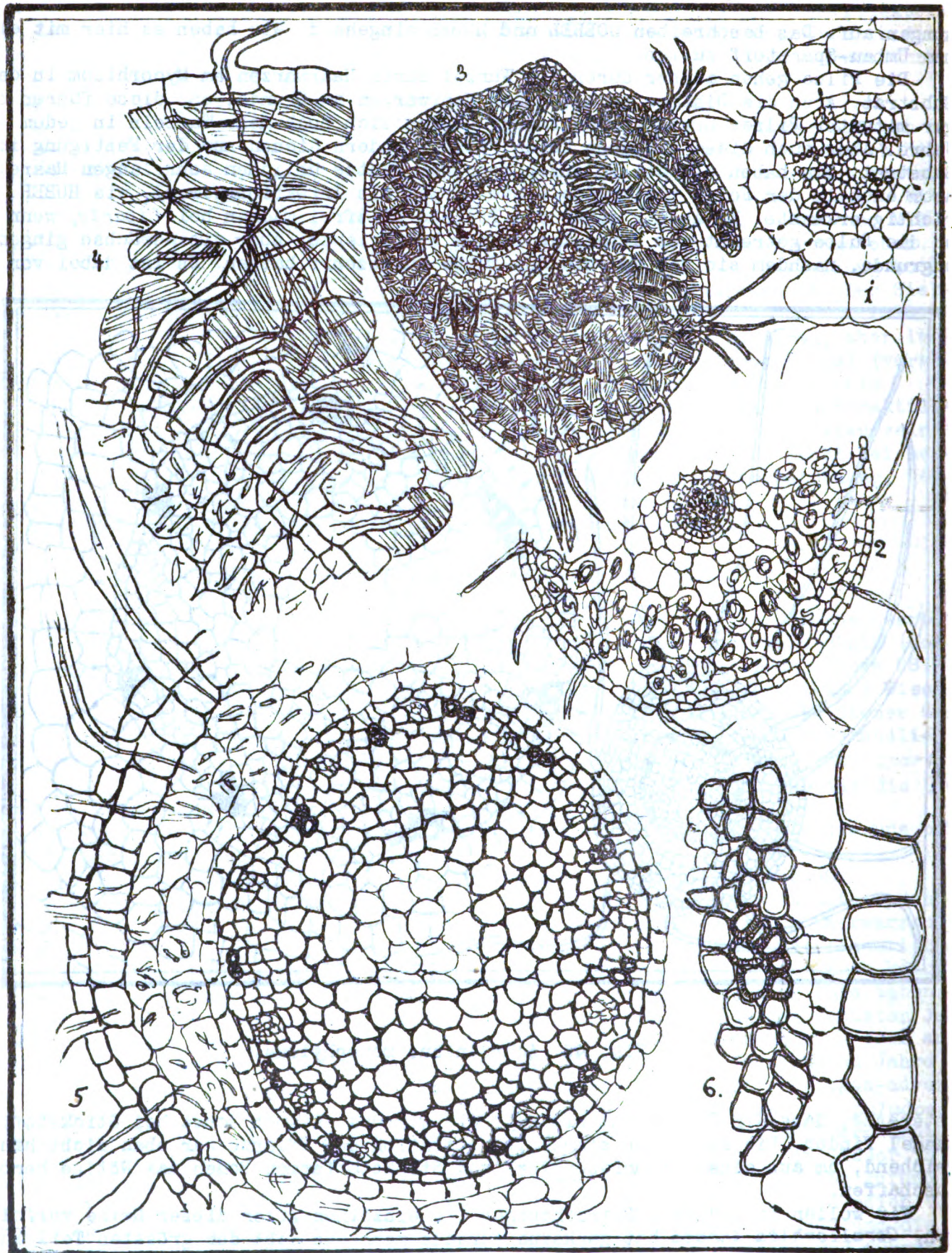


Fig. 47.

Goodyera repens. - 1 und 2) Beiwurzel. - *Malaxis paludosa* 3^a und 3); - *Liparis Loeselii*; 6) *Achroanthus*, Detail aus dem Bündel, 385-fach.

ganzen Entwicklung. Das Bündel dieser Wurzel (Bild 3 und 4) hat nur ganz wenig Gefässe. Dagegen sind die Schichten innerhalb der Endodermis schwach verholzt. Die Wurzel heftet die Pflanze damit am Untergrunde fest.

Ich möchte besonders hervorheben, dass in dieser Reihe in den Wurzeln auch der Siebteil kümmerlich ist. Die Wurzel verdaut keine Pilze und "braucht" keine Vergrösserung der Ableit-Bahnen für die Produkte der Pilzverdauung, aber auch keine grossen Zuleitungs-Bahnen für die Stoffe, welche die osmotischen Kräfte der Wurzeln liefern. Dennoch ist ein deutlicher CASPARY-Streifen in der Endodermis zu sehen. Es finden sich eben doch noch tote Leitorgane.

Im Prinzip sind *Achroanthus* und *Liparis Löselii* (Fig. 46; Fig. 47, 5 und 6) gleich gebaut in der Bewurzelung. Beide haben die reichliche Behaarung der Rhizome und Blattscheiden. Die Gefässe sind nur undeutlich. Man könnte versucht sein, die Hadromentwicklung bei *Achroanthus monophyllus* für etwas besser zu halten. Das Grundgewebe des Bündels ist fast bis zur Mitte verholzt. Bei *Achroanthus* befindet sich ausserhalb der Endodermis nochmals ein Ring verholzter Zellen. Dann folgen wie bei *Liparis* gleich zwei bis drei Lagen unveränderter Zellen mit reichlichem Gehalt an Pilzen. Hier haben wir es mit richtigen Pilzwirtszellen zu tun, denn Ballen findet man nie.

HUBER hat nur das Rhizom betrachtet, als er schrieb, eine Differenciation in Pilzwirts- und Pilzverdauungszellen sei nicht vorhanden. Man kann vielmehr in diesem Falle von Pilzleit-Organen und Pilzverdauungs-Organen reden. Das Pilzleit- und Wirts-Organ (sit venia verbo) waren die Wurzeln. Die Stelle der Verdauung dagegen das Rhizom. Die Intercuten sind hier nur verholzt, dann kommt eine ebenfalls verholzte Rhizodermis mit sehr langen, ebenfalls gleich veränderten Haaren.

Damit wären wir am Ende der vergleichenden Betrachtung der Organisationshöhe der Wurzeln der einheimischen Orchideen. Wir sahen überall, wo wir Reihen aufstellen konnten, eine Metamorphose der Pflanzen, ausgehend vom verpilzten Mycorrhizom ohne Gliederung in Stamm und Wurzel. Nach und nach bilden sich bei den Arten mit "vollkommener Metamorphose" die Wurzeln und der Stamm heraus. Ja, die Pflanze ging sogar zum autotrophen Leben über. Beim Eintreten ungünstiger Verhältnisse können die selbständigen Pflanzen wieder in die Gestaltungsart und Ernährung der Jugendform zurückgehen oder auf ihm stehen bleiben. Dasselbe Verhalten finden wir im Tier- und Pflanzenreich auch anderswo; wir möchten nur an die Moose erinnern, welche bei Lichtmangel oder untergetauchtem Leben auf dem "Larvenstadium" des Protonemas stehen bleiben oder auf es zurückgehen¹⁾. Von Beispielen aus dem Tierreich sei auf den Axolotl verwiesen.

WELCHE FOLGERUNGEN KÖNNEN WIR AUS DIESER METAMORPHOSE AUF DIE ENTSTEHUNG DER MYCOTROPHIE DER ORCHIDEEN ZIEHEN?

Als einziger hat NOEL BERNARD eine Hypothese über die Entwicklung der Mycotrophie angestellt. Sie ist in die gesamte Literatur übernommen worden, so unter anderen von BURGEFF (Orchideen und Orchideenpilze, oder vielleicht am besten zugänglich: Symbiose der Pflanzen im Handwörterbuch der Naturwissenschaften). Es soll daher der Gedankengang hier nur ganz kurz wiederholt werden. Der Ausgang für die Mycotrophie ist eine Erkrankung der Pflanzenwurzeln, vielleicht (möchten wir hinzufügen) der Keimwurzeln. Die Pflanze überwand die Erkrankung. Die Erkrankung erfolgte regelmässig, und nur diejenigen Individuen konnten zur Fortpflanzung kommen, welche sich als besonders widerstandsfähig erwiesen. Durch Selektion oder, selbst zugegeben, durch direkte "Anpassung" wurden widerstandsfähige Rassen herausgezüchtet. Ja, der Stiel drehte sich allmählig um; die Pflanzen wurden garnicht mehr durch die Erkrankung geschädigt. Endlich erlangte die Pflanze sogar die Fähigkeit, die Pilze auszubeuten. Die Erscheinungen der Gallenbildung wurden zu Abwehrmassregeln und zuletzt zu Lockmitteln für den Pilz und zu Einrichtungen, ihn zu überwinden und auszubeuten.

1) GOEBEL, Organographie I, 1913, p. 362.

Der wunde Punkt dieser Hypothese liegt unseres Erachtens in dem Umstande, dass die Mycotrophie der Orchideen im fortgeschrittenen Stadium erworben sein soll und sich doch bereits vor der Keimung auswirkt.

Eine Entstehung einer Mycotrophie von erwachsenen Wurzeln bei Keimung ohne Pilze, das kann unseres Erachtens diese Theorie der "maladie bienfaisante" erklären, nicht aber die Keimungs-Mycotrophie der Orchideen.

Wenn wir es daher im Nachfolgenden wagen, eine Hypothese der Entstehung der Mycotrophie der Orchideen aufzustellen, so sind wir uns bewusst, dass sie nur für diese gelten und auch nur für jeden Fall gesondert aufgestellt werden muss, denn die Mycotrophie ist durchaus nicht überall gleich. Sie ist an verschiedenen Stellen des Stammbaums der Pflanzenwelt aufgetreten. Wir können uns daher vielleicht einmal die Samen der nächsten verwandten Familie der Orchideen ansehen, ob sich nicht Eigenschaften finden liessen, welche uns eine Mycotrophie erklärlich machen. Da alle Orchideen in der Jugend einer Pilznahrung oder künstlicher Ernährung durch Zucker etc. bedürfen, so müssen wir vom Samen ausgehen.

Wir wollen uns zu diesem Zwecke die Samen von der Zingiberaceae *Elettaria Cardamomum* ansehen, nicht etwa, weil wir des Glaubens wären, dass diese Pflanze den Orchideen besonders nahe stünde, sondern weil diese als Gewürzdroge besonders gut bekannt sind. Die Betrachtung des Arillus und der Samenschale hat keinen Wert, wohl aber die der Speichergewebe. Führen wir einen Schnitt so durch, dass er die Rhamphen-Rinne aufnimmt, so finden wir einen kleinen, ölführenden Embryo eingebettet in ein Öl-Endosperm und umgeben von einem Stärke-Perisperm. Eine der ersten Erscheinungen seiner Keimung ist nun die Umwandlung des Öles des Embryos, dann des Endosperms in Zucker; erst dann löst er die Stärke auf.

Wir wissen nun, dass die Stärke-speichernden Nährgewebe der Samen sehr häufig tot sind (WEISFLOG in MEZ, Archiv V, 1925). Es ist daher gar keine Schwierigkeit anzunehmen, dass ein harmloser saphrophytischer Pilz in dem Perisperm sich breit gemacht hat. Des weiteres ist uns bekannt, dass ein Wechsel des osmotischen Drucks ruhende Knospen und Samen erwecken kann. Da nun der erwachende Keimling Zucker in seinen Zellen erzeugt, so kann er anlockend auf den Pilz gewirkt haben. Es entspinnt sich nun ein Kampf um die Reservestoffe zwischen dem Keimling und dem Pilz, ja, dieser kann sogar in die Zellen des Embryos hineingelockt werden. Dieser aber ist, da es sich um einen ziemlich harmlosen Saprophyten handelt, im Stande, den Pilz zu überwältigen. Wenn der Embryo auch geschwächt ist, so wird er zwar langsamer, aber doch noch keimen können. Wir wissen nun, dass eine Schädigung so auf die Ausgestaltung einer Pflanze einwirkt, dass ein Stadium tieferer Organisation beibehalten bleibt. Durch das Eindringen der Pilze werden die Samen aber zur Keimung angeregt. Die Pflanze erhält nun nach und nach die Eigenschaft, den Pilz bei der Keimung immer leichter zu überwinden, ja, allmählig kann sie ihn sogar ausnützen. Als Nachwehen ihrer Kinderkrankheit braucht sie immer länger, bis sie die Organisationshöhe erreicht, welche sie zu selbständigem Leben nötig hat. Dafür kann das Nährgewebe immer mehr verkümmern.

Es können zunächst Samen mit verkümmertem Perisperm keimen. Der Perisperm verschwindet, die Pflanze kann immer noch keimen. Das Endosperm erleidet das gleiche Schicksal, ja, es verkümmert selbst der Öl-führende Embryo.

Diese Eigenschaft, die Pilze zu verzehren und dadurch, wenn auch verzögert, sich aber doch zur Vollenwicklung durchzurufen, ermöglicht zufällig in grosser Zahl entstandenen Samenanlagen, obwohl sie nur kümmerliche Embryonen zur Welt bringen, die Lebensfähigkeit, denn das Auslösen der Keimung besorgt der Ammenpilz.

Das gäbe auch die natürliche Erklärung für den BURGEFFschen Satz: "Die Verbreitungsmöglichkeit wird durch die Erschwerung der Entwicklungsmöglichkeit gesteigert." Es kommt also zu dem Bilde einer Orchidee, etwa vom Bau einer *Listera* oder eines *Cypripedium*. Die Umbau-Pilzwurzeln der letzteren wären die Nachwirkung einer Art Gallenbildung. Mit der Keimsymbiose, die bei diesen Pflanzen doch eigentlich wenig "Nutzen" für die Pflanze bringt, kommt nun die Umgestaltung zum Mycotrophen. Dadurch, dass die Pilze in der Jugend gefressen werden, ist es den Pflanzen möglich geworden, auf schlechten Böden sich zwar langsamer zu entwickeln, aber doch noch durchzukommen. Immer lichtärmere und immer an aufnehmbarem Stickstoff dürfti-

gere Böden wurden besiedelbar. Die Pflanze durchlief dann das selbständige Stadium immer rascher. Die Blüte kam immer früher. Wir erhalten so das Stehenbleiben auf einer Organisationshöhe des Embryo. Damit erhalten wir den Voll-Mycotrophen.

Wir sind uns des hypothetischen Charakters solcher Gedankengänge klar, aber sie vermögen uns ein Bild von der Zweckmäßigkeit solcher Einrichtungen zu geben.

Wir könnten das Gleiche z.B. für die Parasiten der Scrophularineen-Reihe durchführen. Ich möchte nur darauf aufmerksam machen, dass die größeren Samen von Scrophularineen, welche keine Salsparasiten sind, Haustorien an den sich entwickelnden Samen besitzen. Die Eigenschaft zum Schmarotzen haben die Pflanzen im Jugendstadium; und ist der Körper einer *Orobanche* nicht auch einer Scrophularinee vergleichbar, welche auf dem Jugendstadium die meiste Zeit ihres Lebens stehen bleibt?

Man könnte einwenden, die Orchideen-Samen haben ja auch ein Haustorium und sind doch keine Parasiten geworden. Dem kann man aber erwidern: nicht alle haben das: *Orchis*-Arten und ihre Verwandten, wohl nicht aber die *Epipactis*-Arten, *Neottia* und andere mehr. Das, was hier und bei den Insectivoren und Epiphyten die Kleinheit der Samen erzeugt hat, das ist dort bei schon grossen Samen vorhanden gewesen. Die Kleinheit der Samen bedingt die Ähnlichkeit der Keimung und so weiter.

Zum Schluss unserer Betrachtungen möchten wir hervorheben:

Die zweckmässige Gestalt eines Naturkörpers kann sehr wohl ohne ein zweckmässiges Wollen entstanden sein. Den Zweckgedanken tragen wir in die Natur hinein, weil wir das Spiegelbild der Natur in unserem Gehirn uns nicht anders als zweckmässig vorstellen können. Das liegt an unserer Denk-Organisation.

LITERATUR.

- (1) ANTEROPFF, Ztschr. für physiol. Chemie 1917, 36. - (2) BENECKE-JOST, Pflanzenphysiologie. - (3) BERNARD NOEL, Rev. Gén. de Bot. 1905, 17. - (4) BERNARD NOEL, An. sc. nat. 9. sér. Bot. 1909. - (5) BRUNDING, Bih. till. k. Svenska Vet. Akad. Handlingar, 21. Bd. Afd. V. - (6) BURGEFF, Wurzelpilze der Orchideen, Jena 1909. - (7) BURGEFF, Die Aufzucht der trop. Orchideen aus Samen, Jena 1911. - (8) BURGEFF, Handwörter-Buch d. Naturwiss., Artik. Symbiose der Pflanzen, daselbst auch weitere Literatur. - (9) CHAMBERLIN, la sève ascendante, Bull. de Lab. de Bot. Génév. de l' université Genève 1897. - (10) Docteurs van Leeuwen in Ann. jard. de Buitenzorg 1920, 31. - (11) FUCHS und ZIEGENSPECK in MEZ Archiv, Bd. II, III, V und VI, Monographie von *Orchis Traunsteineri*, Ber. d. Nat. Vereins Augsburg 1924. - (12) GOEBEL, Organographie der Pflanzen 1913 - 23; darin auch weitere Literatur; Flora 1921, 1901. - (13) HABERLANDT, Pflanzenanatomie 1909. - (14) HUBER, Akad. d. Wiss., Wien, Math.-nat. Kl. Abt. I, 130. - (15) ICONES REICHENBACH, Bd. 13 - 14. - (16) IRMISCH, Biologie und Morphologie der Orchideen, 1848. - (17) IRMISCH, Flora 1854. - (18) KAPPEDER, Flora 1898. - (19) KERNER VON MARILAUN, Pflanzenleben 1891. - (20) KRÖMER, Bibl. bot. 1903, 59. - (21) LEPESCHKIN, Beih. bot. Ctrbl. 1906. - (22) LEPESCHKIN, Flora 1902. - (23) LOTSY, Stammesgeschichte. - (24) MÜLLER, Bot. Ztg. 1906. - (25) MYLIUS, Polyderm, Bibl. bot. 1919 u. 18. - (26) PLAUT, Festschr. Hohenheim 1919. - (27) PLAUT MENKO, Pringsh. Jhrb. 1916. - (28) PRIESTLEY, New Phytologist 1920/22. - (29) RAUNKIAER, de danske blomster planters naturhistorie Bd. I. - (30) RENNER, Handw. Bch. der Naturwiss. Artikel Wasserlgt. d. Pflanz.; darin auch weit. Lit. - (31) RIMBACH, Beitr. z. wiss. Bot. Stuttg. II. 1898. - (32) RUDOLPH, in Mez, Archiv IX. - (34) RUFZ de LAVISON et COLIN, Rev. gén. de bot. 1910, 22. - (35) SCHENK, Flora 1918, 111/12. - (36) SCHLECHTER, FEDDE Rep. I. - (36) SCHMIDT, ALEX., in Mez, Archiv VIII. - (37) STAHL, Sinn der Mycorrhizenbildung, Pringsh. Jhrb. 1900. - (38) STAHL, Biologie und Physiologie der Exorete. Flora 1919. - (39) STOJANOW, Flora 1917. - (40) URSPRUNG und BLUM, Ber. d. Dtsch. bot. Ges. 1916, 1918, 1919, 1921, 1923. Pringsh. Jhrb. 63. - (41) WARMING, Vidensk. Medd. f. d. naturh. Fot. in Kopenhagen 1874. - (42) WETTSTEIN, Österr. bot. Ztschr. - (43) Pringsh. Jhrbch. 1912. - (44) WORSSECK, in MEZ, Archiv II. - (45) ZIEGENSPECK, MEZ Archiv VII, IX. (46) ZIEGENSPECK, Ber. der Dtsch. bot. Gesellschaft, 1921.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Fuchs Alfred, Ziegenspeck Hermann

Artikel/Article: [Bau und Form der Wurzeln der einheimischen Orchideen in Hinblick auf ihre Aufgaben 290-379](#)