

Entwicklungsgeschichte der Axen der einheimischen Orchideen und ihre Physiologie und Biologie.

II. Teil. *Listera*, *Neottia*, *Goodyera*.

Von A. FUCHS (Augsburg) u. H. ZIEGENSPECK (Königsberg Pr.).

Wie bei der Beschreibung der Axenorgane der Epipactiden, wollen wir auch in der Reihe *Listera* - *Neottia* mit der am meisten selbständigen

Listera ovata.

beginnen. Die grosse Unabhängigkeit der erwachsenen Pflanze von dem organischen Humus kann am besten dadurch bewiesen werden, dass sie selbst auf drainiertem Boden auskeimte, wie PFITZER(1) in seiner Bearbeitung der Orchideen in den ENGLER-PRANTL'schen natürlichen Pflanzenfamilien angibt. Aber es dürfte das mehr ein Ausharren sein. Zur Keimung benötigt auch diese Pflanze die Pilze, wie man das bei schwachen Keimlingen ja von vorneherein erwarten kann.

Bereits bei der Bearbeitung der Wurzeln (2) haben wir auf die Haarlosigkeit der etwas späteren Teile des Keims-Mykorrhizoms hingewiesen. Es handelt sich hier wie bei den ersten an diesem stehenden Wurzeln um die für diese Gruppe so charakteristischen "Ferment-Mykorrhizie".

Auf Grund von ausgedehnten Untersuchungen zu verschiedenen Jahreszeiten und eines reichlichen Materials kommen wir zu einer Annahme einer längeren Entwicklungsdauer als das IRMISCH (3) 1853 annahm. Die Abbildungen 1 - 2 sowie die unserer Arbeit über die Wurzeln (2) mögen zur Veranschaulichung dienen. Sehr deutlich erkennt man, wo die Humus-Stoffe im Mineral-Boden ausgeflockt werden. Im Frühjahr keimt der Same zu einem nur in der ersten Anlage behaarten Keimmykorrhizom aus. Es scheint bei dieser Orchidee die Periodizität nicht so scharf ausgeprägt zu sein, wie auf den Moor- oder Heideböden. Wir neigen aber dennoch der Meinung zu, dass auch bei dieser Pflanze eine gewisse Ruhezeit im Sommer eintritt. Diesen ersten Abschnitt krönte ein winziges strangloses Schuppenblatt.

Im Herbst, der Zeit des üppigsten Gedeihens der Pilze auf dem Abfalle des Jahres, erwacht auch die Keimaxe aus ihrer Ruhe. Kennzeichnend für die Entwicklung ist das baldige Erscheinen der ersten exogenen dicken, haarlosen Dickwurzel. Aber auch das Mykorrhizom nimmt merklich an Dicke zu ohne in seinem Bau (abgesehen von erscheinender Stele) Veränderungen zu zeigen. Während es nicht sehr stark wächst, ist das bei der Dickwurzel der Fall, einem extremen Pilzverdauungsapparate. Bis zur Ruhe im zweiten Sommer ist ein nun grösseres, von einem Strange durchzogenes Schuppenblatt ausgebildet.

Ebenso wie im ersten Jahre erscheint in der neuen Herbstzeit eine gleiche Dickwurzel. Die alte wächst mächtig weiter. An ihren Spitzen sind zugleich Speicher für Stärke, wozu das verhältnismässig schwache Mykorrhizom nicht sonderlich geeignet ist. Beide ähneln den merkwürdigen Wurzeln der Nestwurz ungemein. Wenn nun zum dritten Male die magere Zeit kommt, hat die Pflanze schon so viel Kraft gewonnen, dass sich an der Spitze eine Knospe bilden kann mit vier Scheidenblättern und ein bis zwei Anlagen von Laubblättern. In der Achsel des ersten Scheidenblattes befindet sich kein Auge, wohl aber in derjenigen des zweiten und dritten.

Auch das dritte Jahr bringt im Herbst wieder eine, selten zwei Wurzeln. Diese, gewöhnlich in Einzahl vorhandene Wurzel ist zumeist im Gegensatz zu den bisherigen stark behaart. Sie wird zwar noch exogen erzeugt und erhält aus dem Mykorrhizom noch am Grunde Pilze. In die zwar dicke Spitze dringen sie aber nicht. Je nach der Tiefe des Keimbettes erfolgt im Frühjahr ein Austreiben zu kurzen oder langen

Internodien und das oder meistens die beiden kleinen Laubblättchen entfalten sich. Von nun ab ist das Rhizom unverpilzt und ebenso die Wurzeln. Die Laubblättchen sind verhältnismässig gross und die Wurzeln lang und zur Nährsalz-Aufnahme gut geeignet. Das Auge des zweiten Scheidenblattes schläft, das des dritten setzt nun das Sympodium fort. Hingegen fault der Stengel oberhalb desselben ab. Die nächste Knospe ist immer abwechselnd nach rechts oder links verschoben, sodass das Rhizom zickzackartig mit den Resten der Laubtriebe versehen ist.

Wir müssen der Meinung zuneigen, dass die von nun an nicht mehr verpilzten Wurzeln nicht mehr im Herbst entstehen, sondern erst im zeitigen Frühjahr. Mit der veränderten Lebensweise ändert sich auch die Periodizität. Die Entwicklung

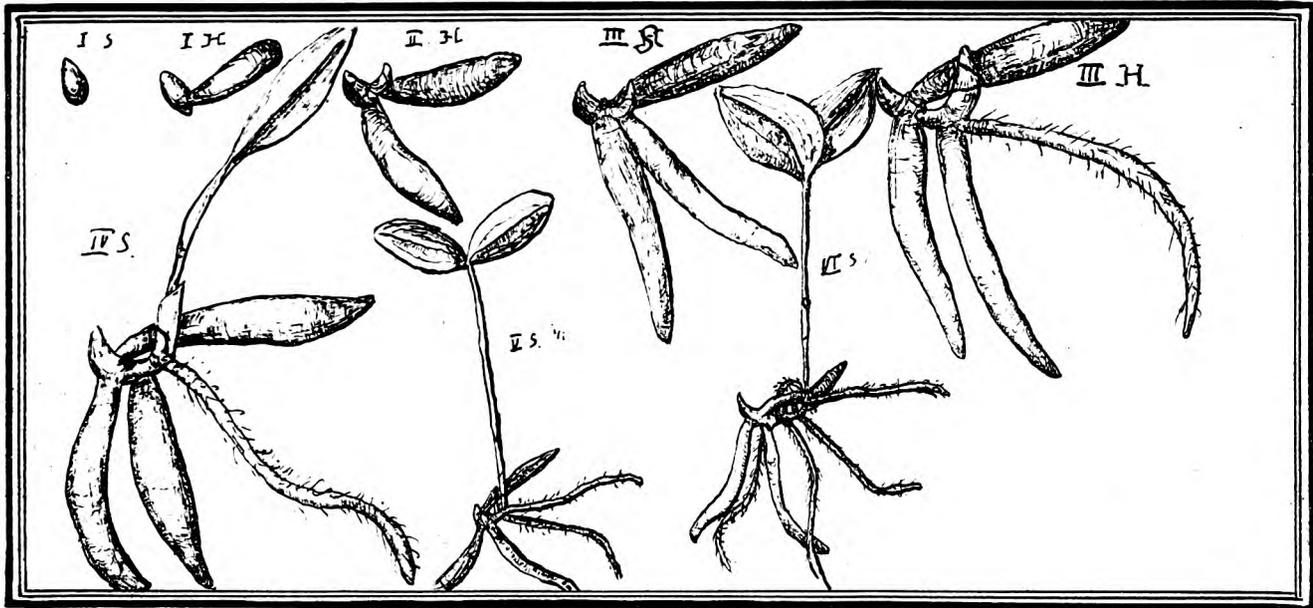


Fig. 1.

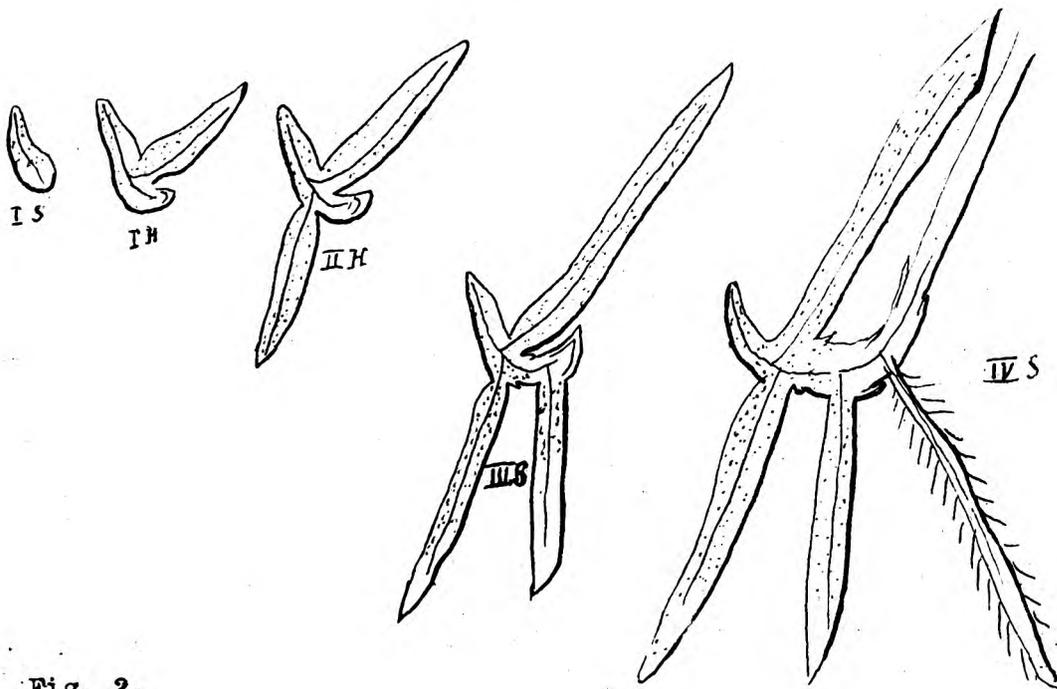


Fig. 2.

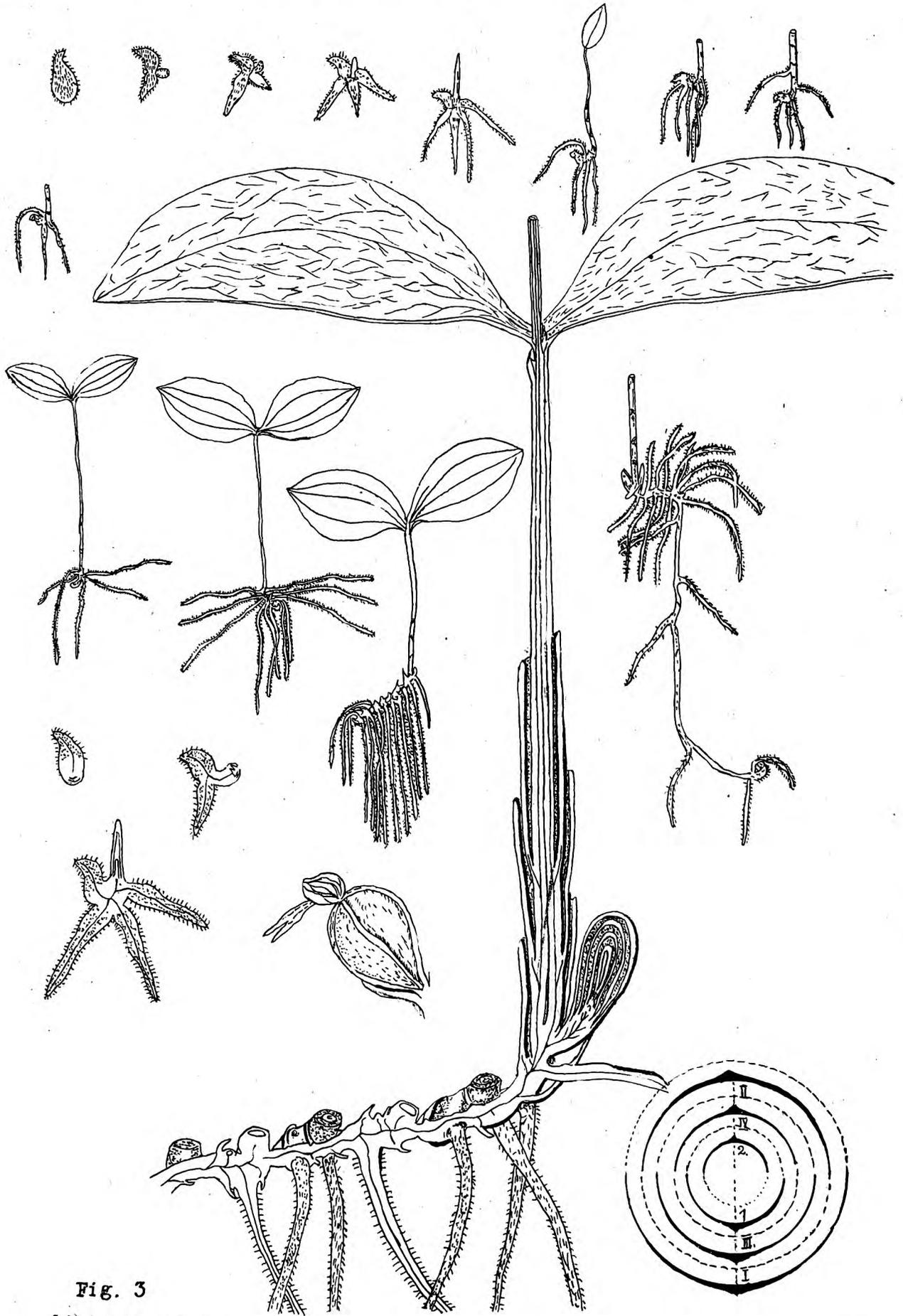


Fig. 3
Listera ovata.

verläuft nun ganz so wie im zeitigen Frühjahr. Die Blätter werden grösser und grösser. Sie scheiden Wasser aus, um die Salzdurchströmung zu vergrössern. Die Wurzeln werden zunächst in Zweizahl angelegt. Sie sind im Anfang noch etwas dicklich, wegen der geringen Speicherung im Rhizom. Später aber verschwindet das. Bis zum 12. Jahre bleibt die Paarigkeit bestehen; dann steigen sie bis zur Vierzahl.

Bereits im 4. Jahre sind 4 Schuppenblätter und 4 Internodien vorhanden. Das erste trägt kein Auge. Das Auge des zweiten ist das kleinere Reserve-Auge. Aus dem des 3. Schuppen-Blattes entwickelt sich der nächstjährige Spross. Das vierte Internodium stirbt ab und führt kein Auge. IRMISCH beschreibt diese Stücke als einjährig. Er hat keine jüngeren gefunden. Wir möchten in diesem Zusammenhange darauf hinweisen, dass hier dieselben Grössenverhältnisse bestehen wie sie BER-NARD für die Folge der Infektion hält. Aber das Rhizom von *Listera* ist nie verpilzt.

Nur ausnahmsweise entwickelt sich in der Achsel des ersten Schuppenblattes eine Knospe. Dagegen kann es bei kräftigen Stücken im Alter zur Anlage von mehr als 4 Schuppenblättern kommen. Die Augen rücken dann auch höher hinauf. Die Entwicklung bleibt auch später auf derselben Organisation stehen, nur wird alles viel mächtiger.

Die zwei Laubblätter werden immer grösser, seltener steigt ihre Zahl auf 3. An alten Stücken treibt der Spross oberhalb der Laubblätter zu einem Blütenstand aus. Es folgen zunächst ein bis zwei sehr kleine Schuppen. Auffallend ist das starke Zurücktreten der Brakteen im Blütenstande.

Die Keimaxe und die ersten Wurzeln bleiben sehr lange erhalten. Wir fanden sie noch an 14-jährigen Stücken. Etwa mit dem 15. Jahre beginnt das Blühalter. Etwa 10 Jahre lang haben alle Wurzeln die Fähigkeit zu wachsen. Sie dringen so immer tiefer ins Erdreich. Man bemerkt bei den erwachsenen Wurzeln deutlich das Bevorzugen des Mineralbodens.

Die Wurzeln verzweigen sich normal niemals. IRMISCH ist bereits das lange Wachstum aufgefallen. Wie lange das Rhizom lebt und auch seine Speicher-Funktion ausübt, das zeigen am besten Stücke mit 24 Resten von Blütenständen. Die Zahl der Wurzeln kann bis 60 steigen. Doch sind diese natürlich nur zum Teil wachstums- und wasseraufnahmefähig, ca. 25 - 30 Stück von diesen, wenn auch für eine Orchidee schlanken Wurzeln dienen dagegen der Speicherung. Vergleicht man sie aber mit den Wurzeln anderer Pflanzen, etwa den Musaceen, so wird man sie immer noch dick nennen können.

Wie bei allen Rhizomorchideen kann sich ein schlafendes Auge entfalten und zur Verzweigung des Rhizoms führen. Aber das ist meist nur selten der Fall. Es dürfte das vermutlich damit zusammenhängen, dass die langen Wurzeln im Stande sind, Wurzelschösslinge zu bilden.

Sie verdicken sich hierzu, sammeln also lokal mehr Nährstoffe, dann erfolgt meist endogen, etwas hinter der Spitze, seltener an der Spitze selbst, die Entstehung eines jungen Sprosses. Wir haben das Vorkommen nicht gerade sehr ausgiebig verfolgt, doch glauben wir, dass es häufiger ist. Einen solchen Wurzelschössling haben wir in unserer Wurzel-Arbeit, FUCHS und ZIEGENSPECK (2) abgebildet. Da diese Bildungen eine grosse Ähnlichkeit mit denen von *Listera cordata* besitzen, so wollen wir uns deren genaue Schilderung hier schenken, und diese dort genauer bekannten Dinge dortselbst betrachten.

Über die Anatomie der Rhizome ist nur wenig zu berichten. Die Gefässe sind sehr zahlreich und weitleumig, aber ihre Wandungen nur wenig verdickt. Festigungsorgane sind nicht besonders gebildet, auch nicht beim Abgang der Wurzeln. Reichlich lagen in der Rinde kleine Stärkekörner. Neben diesem Reservestoff scheint sich noch ein löslicher vorzufinden. Wenigstens deuten klumpenartige Bildungen im Alkohol-Material auf einen solchen in dieser Form dem Inulin ähnlichen Stoff hin. In kockendem Glycerin sind diese "Sphaerokristalle" unlöslich. Dagegen konnte die Betrachtung zwischen gekreuzten Nikols auch unter Zuhilfenahme des Gipsplättchens R. V. I keinerlei Doppelbrechung erkennen lassen. - Die Natur des

Stoffes wurde keiner eingehenden Bearbeitung unterworfen.

Die geringe Ausbildung der mechanischen Elemente dürfte vielleicht im Bau der Axe bis zu den Laubblättern ihre Erklärung finden. Auch hier finden wir keine starre Säulenfestigkeit, sondern eine sehr biegungsfähige Anordnung der Bündel, ohne dass bis zur Blütezeit sich ein mechanisches Holz- oder Bastfaser-Gewebe zeigte. Die Ansatzstelle an das Rhizom ist verengt. Wir verweisen auf die Abbildung Fig. 4a.

Der Stengel verdickt sich bis zu den Blättern, aber die zerstreute Anordnung der Gefässe bleibt bis hierhin erhalten. Betrachten wir die Lage der sehr grossen Blätter in der Natur, so sehen wir sie auf das Gras gestützt. Sie liegen flach diesem auf und stellen nur geringe Anforderungen an die Festigung des Stammes.

Der Blütenstand erhebt sich dagegen weiter und besitzt auch einen zwar nicht stark verdickten mechanischen Ring.

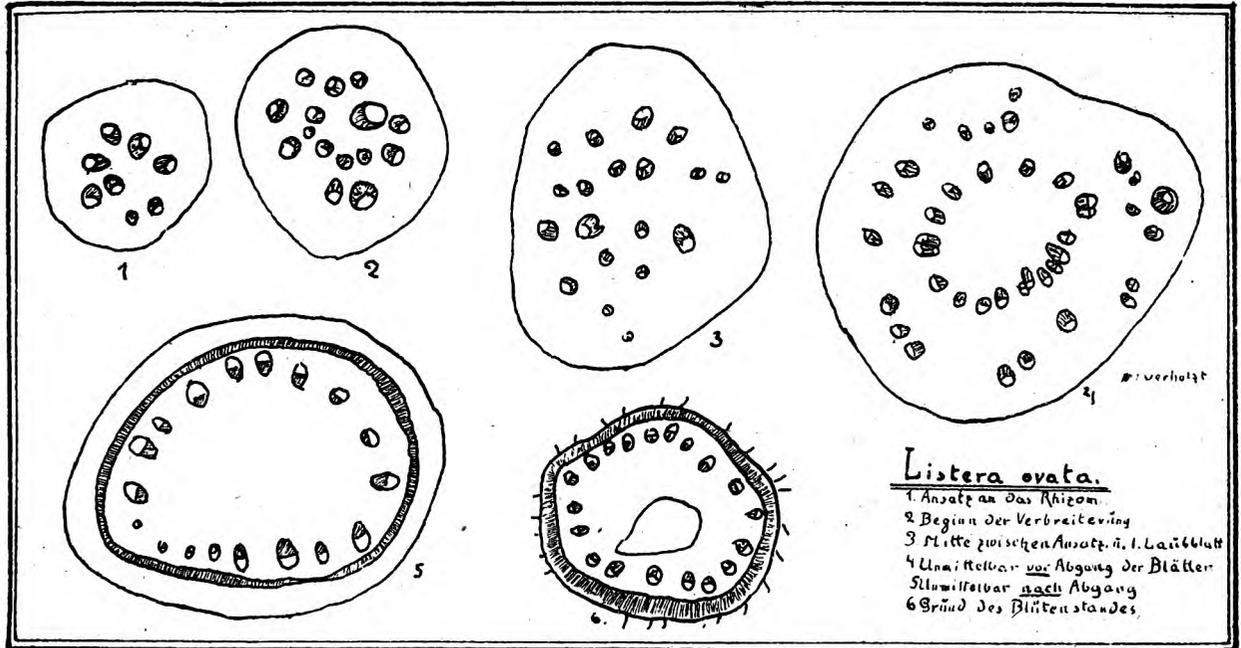


Fig. 4a.

Die Gefässe liegen im Innern dieser säulenfesten Konstruktion. Da die Blätter und Brakteen fehlen, so sind auch die Ansprüche hier nicht sehr gross. In den Fruchtständen ist dagegen eine Hohl säulen-Konstruktion bis an den Ansatz des Rhizoms hin durchgeführt. Es muss eben die Turgorfestigung durch verholzte Elemente ersetzt werden.

Der Bau der Bündel (Fig. 4a, 4b) gibt auch keine grossen Besonderheiten. Die Gefässe sind zahlreich und weitlumig. Mechanischen Wert haben ihre Wandungen nicht allzu sehr. Diese sind nämlich nicht stark verdickt. Ob das mit der guten Versorgung durch Wasser zusammenhängt, das möge dahingestellt sein. Die *Listera guttiata* bekanntlich und welkt im trockenen Sommer. Man beobachtet das häufig sogar bei Pflanzen, welche reich mit Wasser versorgt sind oder die schwach transpirieren. Man könnte versucht sein, das mit dem nicht auftretenden starken Unterdruck in den Gefässen bei diesen Pflanzen in Zusammenhang zu bringen. Natürlich ist die Sache nicht immer so einfach gelagert, weil die Gefässwand neben der Festigung für ihre eigene Funktion oft auch noch an der Festigung des ganzen Organes beteiligt ist.

Immerhin ist bei den Orchideen eine kräftige Entwicklung der Wasserleitbahnen eine Besonderheit, und wir wollen daher diese Dinge, so wie wir das bisher getan, auch hier in der Zahl der Gefässe betrachten.

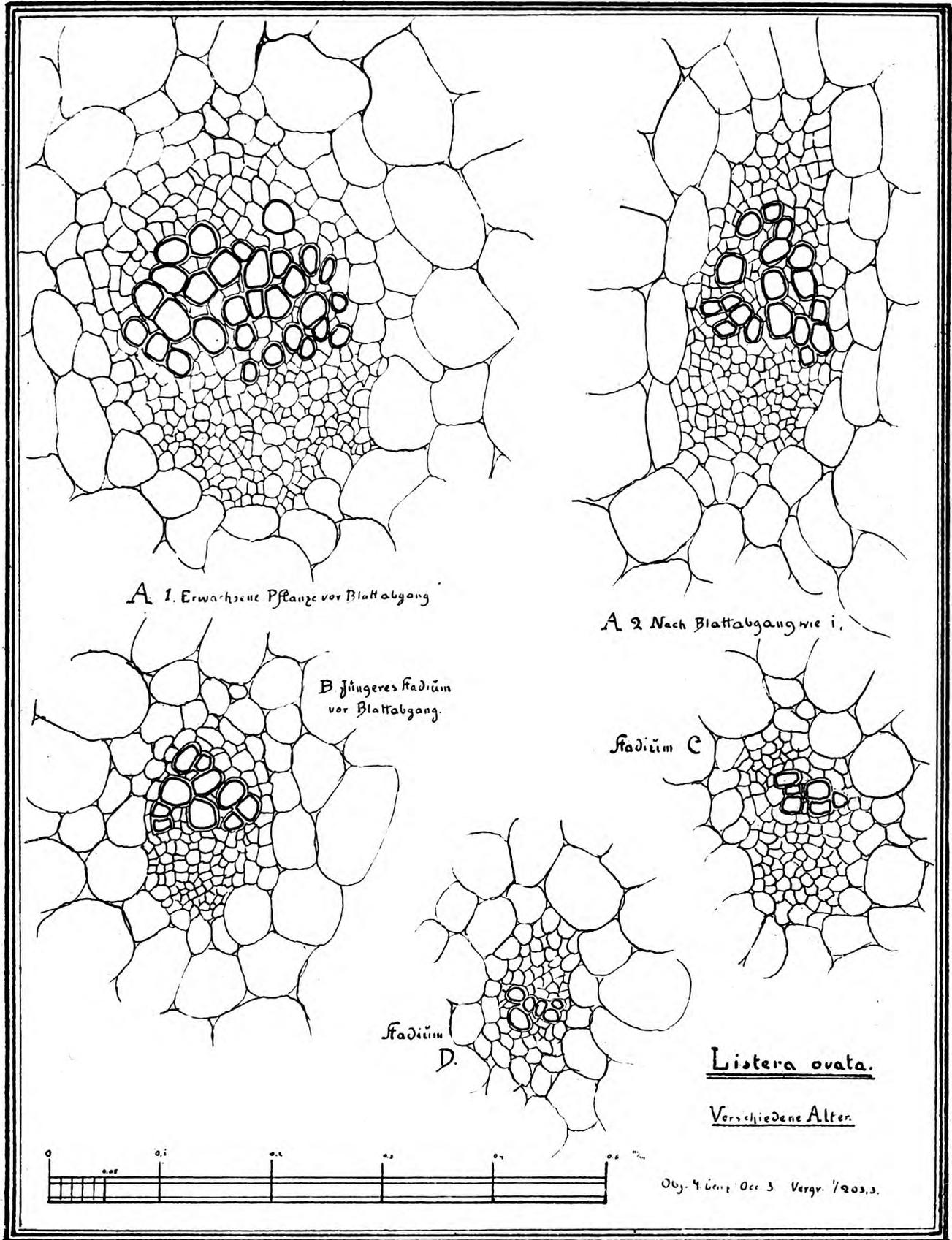


Fig. 45.

Wenn man die Zahl allein vergleicht, so ist man erstaunt. Es handelt sich zwar um eine Pflanze auf nicht zu trockenem und oft auch etwas geschütztem Boden. Aber die Guttation ist reichlich. Die Zahl der Gefässe gibt ein schiefes Bild, sie kann hier nicht allein massgebend für die Leistung sein.

Wir werden das noch besser durch den Vergleich mit jüngeren Stücken erkennen können. Die Verhältnisse sollen durch Zeichnungen von Bündelquerschnitten und Blattumrissen veranschaulicht werden (Fig. 4b).

Die Pflanze B hat 16 Wurzeln. Ihre 15,77 qcm grossen Blätter werden durch 68 Gefässe in 10 Bündeln versorgt - 4, 11, 9, 8, 9, 7, 6, 9, 9, 6.- Auf 1 qcm Blatt kommen 4,31 Gefässe.

Die nächst kleinere (C) mit 11 Wurzeln besitzt eine nur 2,72 qcm grosse Blattfläche. Demnach führen die 4 Bündel $5 + 7 + 6 + 7 = 25$ Gefässe. - Auf 1 qcm kamen 9,16 Gefässe.

Ein erst fünfjähriges Stück hat ausser seinen 2 Dickwurzeln nur 4 dünne Wurzeln. Die 3 Bündel mit $6 + 5 + 5 = 16$ Gefässen versorgen die 1,56 qcm grossen Blätter. Es kommen nur 10,26 Gefässe auf 1 qcm.

Wenn man nun zwar zugeben muss, dass kleinere Blätter verhältnismässig mehr Wasser verdunsten, so kann das in diesem Umfange nicht stimmen. Die jungen Pflänzchen sind tief im Schatten und die Wurzeln nicht recht leistungsfähig. Zudem stehen die kräftigen, langen, gut aufnehmenden Wurzeln der Erwachsenen in einem Missverhältnis zu der kleinen Gefässzahl.

Es dürfte demnach klar sein, dass die Anzahl der Gefässe keinen ganz richtigen Masstab für die Grösse der Wasserleitung sein kann.

Blickt man die Zeichnungen der Bündel an, so fällt sofort die geringe Grösse der Querschnitte bei D und die grosse bei A auf.

Die Grösse des Gefässquerschnittes und die Gefässzahl
als Masstab für das Leitvermögen des Wassers im Stamme.

Bevor wir an die Einführung dieser Grösse herangehen, müssen wir uns völlig im Klaren darüber sein, was wir messen wollen.

Gehen wir von dem Gedanken der Leitfähigkeit der Gefässe aus, so müssen wir einmal betrachten, welche Momente da massgebend sind.

Das Wasser kann erstens durch den Wurzeldruck eingepresst werden. Für die Menge des durch gleichen Druck empor gepressten Wassers ist nur der Reibungswiderstand der Leitrohre massgebend.

Erfolgt das Hinaufbefördern durch die Kohäsionskraft, so ist ebenfalls der Reibungswiderstand allein massgebend, sofern die Versorgung durch die Wurzeln genügend ist. Da wir aber die Maximal-Leistungsfähigkeit des Gefässsystems vergleichen wollen, so können wir den Wurzeldruck und die Wurzelversorgung als konstant annehmen, oder sagen wir besser, als hinreichend für die Höchstleistung.

Diese Momente spielen selbstverständlich eine grosse Rolle im Getriebe des Lebewesens, aber wir wollen ja die Maximalleistung bei hinreichender Versorgung bestimmen.

Die Capillarwirkung ist sicher nicht so sehr ins Gewicht fallend. Die Wirkung ist sicherlich bei quantitativer Betrachtung ganz anders. Es mag wohl zugegeben werden, ein enges Rohr zieht das Wasser höher als ein weiteres. Aber der Reibungswiderstand dieser Gefässwand ist eine Grösse, welche auch bei der Capillarwirkung bestimmt, wie rasch und wie viel Wasser empor steigt. Wir sehen also auch hier, dass dieser Faktor in quantitativer Hinsicht von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Sehen wir uns nun in der Physik um, welche Faktoren den Reibungswiderstand in Gefässen bestimmen, so kommen wir zum POLSENILLESchen Gesetz (4).

Ist der Reibungs-Koeffizient η einer Flüssigkeit, so fliesst durch ein Capillarrohr von der Länge l und dem Querschnitt q unter dem Drucke p in der Zeit t ein Flüssigkeits-Volumen v aus.

$$v = \frac{1}{\eta} \cdot \frac{1}{8\pi} \cdot \frac{q^2}{L} p \cdot t$$

Im allgemeinen können wir sagen, dass in unserem Falle die Flüssigkeit annähernd gleich ist. Der Faktor η wird eine Konstante. Ebenso $\frac{1}{8r}$ ist konstant. Die Länge L dürfte in den Fällen, welche wir hier behandeln, auch nur wenig schwanken, also ebenfalls ziemlich konstant sein. Über den Druck p gilt das oben Gesagte. Es ist biologisch gesagt, die Versorgung des Systems, die Hubkraft. Auch diese müssen wir als hinreichend annehmen. Ihre Bestimmung ist leider nicht ohne weiteres möglich. Wir glauben, durch die Vernachlässigung in unserem Falle keinen grossen Fehler zu begehen.

Wenn also nach unserer Annahme für alle hier verglichenen Pflanzen der Ausdruck $\frac{1}{\eta} \cdot \frac{1}{8r} \frac{p}{L} = \text{Konstans}$ ist, so können wir schreiben $\frac{v}{j} = \text{Konst.} \cdot q^2$

Die Höchstleistung des jeweiligen Leitstammes. $\frac{v}{j}$ ist also durch das Quadrat der Querschnittfläche im wesentlichen bestimmt. Es ist diese Erkenntnis ungemein interessant.

Ein Gefäss mit $1 \text{ q } \mu$ Querschnitt übt also einen vier mal grösseren Widerstand gegen den Durchtritt von Wasser aus, als ein $2 \text{ p } \mu$ grosses.

Wir können somit die Höchstleistung eines gegebenen Stengels, falls der Wurzeldruck gleich ist, durch die Summe der Quadrate der Gefässquerschnitte ausdrücken.

Wir wollen diese Grösse in $\mu^4 \cdot 10^{-6}$ ausdrücken.

Die Zahlen haben wir nach folgendem Gange bestimmt:

Wir haben mit Objektiv 4 und Ocular 3 die Gefässe des ganzen Querschnittes genau mit dem Zeichenapparat abgezeichnet; das gibt bei völlig eingeschobenem Tubus eine Vergrösserung derart, dass 1 mm auf dem Zeichenpapier 5μ entspricht. Die Präparate werden in Glycerin mit 0,190 Anilinchlorhydrat-Zusatz aufgeköcht. Diese Aufhellung hat sich für die Orchideen sehr bewährt: alle verholzten Elemente kamen so gut in Erscheinung. Die Stärke wird beseitigt, aber die anderen Inhaltsstoffe geschont.

Die Messung durch Zeichnen haben wir mit dem Okkularnetz-Mikrometer in diesem Falle deshalb vorgezogen, weil es eine Sicherheit gegen das Vergessen gibt. Die Querschnitte werden nun mit einem transparenten Millimeter-Papier genau gemessen und die Zahlen abgeschätzt. Man addiert eine seits die Flächen und andererseits die Quadrate derselben. Die Flächensummen haben wir in $\mu^2 \cdot 10^{-3}$ ausgedrückt. Daneben zählt man die Anzahl der Gefässe.

Es ist nun möglich, die Durchschnittsfläche eines Gefässes und das Quadrat derselben zu berechnen. Die Berechnung auf die Blätter wird durch Differenz aus den Zahlen des Stengels vor dem Abgliedern der Blattspurstränge und der am Grunde des Blütenstandes vor Abgliederung der Stränge in die Schuppen und Blüten berechnet. Man bestimmt so die Anzahl der Gefässe, ihre Gesamtfläche und deren Quadrate, welche auf die gesamte Blattfläche und auf das qcm kommen.

Nur eine Vorsicht muss man gebrauchen, man darf nicht an den Halsstellen messen, auf welchen Punkt wir noch bei *Listera cordata* zurückkommen werden.

Wir wollen die Ergebnisse nun zusammenstellen.

In die Blätter der:	Gefässzahl.	$\mu^2 \cdot 10^{-3}$	$\mu^4 \cdot 10^{-6}$	Blattgrösse qcm.
Erwachsenen Pflanze A.	285	117,59	25,596	98,3)
Pflanze B.	68	17,17	4,526	15,77)
" C.	25	3,75	0,646	2,72) I
" D.	16	1,23	0,138	1,56)
	Gef. pro 1 qcm.	$\mu^2 \cdot 10^{-3}$	$\mu^4 \cdot 10^{-6}$	
Pflanze A.	2,89	1,196	0,545	- - -)
" B.	4,31	1,089	0,287) II
" C.	9,16	1,313	0,235)
" D.	10,26	0,787	0,038)

(Fortsetz.)

Auf 1 Gefäss kommt:

		$2 \cdot 10^{-2}$	$4 \cdot 10^{-4}$	
Pflanze	A	4,126	18,805) III
"	B	2,525	6,656	
"	C	1,50	2,563	
"	D	0,770	0,860	

Die letzte Zusammenstellung gibt uns einen Masstab für die Durchschnittsgrösse und die Leistung in jedem Entwicklungsstadium. Das Gefäss der Erwachsenen steht bei ca. 5-fachem Querschnitt 20 mal höher in der Leistung. Am geringsten ist die Grösse und Leistung des Einzelgefässes bei der noch aus der Mycotrophie Nutzenziehenden Pflanze.

Besieht man die Tabelle II, so erkennt man schlagend die Wertlosigkeit der Benützung der Anzahl auf den qcm, ohne Rücksicht auf die Gefässgrösse. Während man nur die Anzahl berücksichtigend die Leistung des Blattes für verhältnismässig grösser halten könnte, ist es gerade umgekehrt.

Die beiden mittleren B und C haben nahezu die gleiche Leistung. Vergleicht man die Anzahl, Durchschnitts-Querschnitt und den Durchschnitt der Quadrate der Querschnitte, so sieht man daraus, dass gleiche Leistung durch weniger Teile im einzelnen Gefässe geleistet wird, wie durch mehr kleinere Teile, die einzelne grosse eingestreut enthalten. - Die 3 Zahlen geben eine gute Darstellung der Art und Leistung eines Gefässstranges.

Die Tabelle III gibt besonders in der letzten Kolumne die ungleich höhere Wasserdurchströmung der erwachsenen Pflanze wieder. Obwohl die Blattfläche der Keimpflanze nur um das 55-fache gestiegen ist, hat die Wasserdurchströmung sich auf das 100-fache vermehrt; damit ist eine Verarbeitung der Nährsalze zu Eiweiss verständlich geworden. Schätzungsweise ist aber die Eiweissproduktion etwa auf das 40-fache gestiegen. Auch diese Zahlen erläutern die relativ grössere Leistungsfähigkeit der Mykorrhizie, welche aber nicht auf allen Böden eintreten kann. Es ist uns aber immerhin verständlich, wie viel Samen eine mykotrophe Pflanze doch auf günstigem Boden mit ihrem kleinen Wurzelwerk produzieren kann. Aber auf den normalen Standorten der *Listera ovata* wäre das nicht möglich.

Es sind in der letzten Zeit einige Arbeiten erschienen, welche mit unseren Gedankengängen verwandt sind. Es ist daher unsere Pflicht, auch unsere Ansichten mit denen der anderen zu vergleichen.

HUBER (5) berichtet über die physiologische Leistungsfähigkeit des Wasserleitzungs-Systems der Pflanze (Deutsch.bot. Ges. 1925, 52, 8, 410).

Er stellt sich völlig auf den Boden der Kohäsions-Theorie. Bei dem Vergleich der Leistung der Experimente wie sie FARMERS Schüler H.S. HOLMES (6), Ann. of Bot. 32, 1918, 553 und 33, 1919, 255. angestellt, mit der Berechnung des Radius kommt er zu einem Ergebnis, welches weit über den durch den Versuch bestimmten Werten steht. "Die Reibung an den Längswänden ist trotz der relativen Enge der pflanzlichen Wasserleitbahnen, immer noch gering gegen den Filtrations-Widerstand der Querwände der Tracheen". Er hat dabei die Verhältnisse von Bäumen im Auge. Das ist natürlich nur bedingt auf unsere Orchideen übertragbar. "Immerhin soll 9/10 des Filtrations-Widerstandes auf die Querwände, 1/10 auf die Längswände kommen". Er legt sich nun die Frage vor: "Warum bildet die Pflanze kein leitfähigeres Holz aus, wo doch die Beseitigung einiger weiterer Querwände oder eine geringfügige Steigerung des Lumens das Leitvermögen vervielfältigen konnte?" Dass diese nahe liegende Entwicklungsrichtung nicht immer eingeschlagen wurde, scheint mir ein schwerwiegender anatomischer Beweis der Kohäsions-Theorie zu sein. Von der Kohäsion wissen wir auf Grund zahlreicher experimenteller Erfahrungen (die theoretische Begründung steht noch aus), dass sie in engen Röhren viel leichter erhalten bleibt. Es scheint eben die Adhaesion an den Wänden das

entscheidende zu sein; sie wird meist überwunden, bevor wir an die Grenze der Kohäsion selbst gelangt sind. Vom Standpunkt der Kohäsions-Theorie begreifen wir auch, dass die Querwände nicht völlig aufgegeben werden. Bei gekammertem Aufbau des Leitungssystems bedeutet die Überwindung der Kohäsion in einem Element eine verhältnismässig geringe Störung, da die oberhalb und unterhalb befindlichen Teile leitfähig bleiben und nur an Stelle der Störung die Leitung von einem seitlich liegenden Element übernommen werden muss.

"Gestützt wird die Vermutung, dass die geringe Gefässweite mit der Kohäsion zusammenhängt, durch die Tatsache, dass bei xerophilen immergrünen Pflanzen gegenüber mesophilen immergrünen Verwandten ein Engerwerden der Gefässe zu beobachten ist". "Bei *Quercus illex* ist eine Verschlechterung von 60 % gegenüber *Quercus pedunculata* zu beobachten, aber dafür tritt eine Verfünffachung des relativen leitenden Querschnitts (auf gleiche Blattflächen bezogen) auf". So macht die Verschlechterung der Leitfähigkeit einen bedeutenden Mehraufwand an Material notwendig, der wohl nur verständlich ist, wenn die Kombination leitfähiges Holz - kleinere Leitfläche infolge der grossen Kohäsions-Beanspruchung - nicht möglich ist".

Den Schlüsselpunkt zur Lösung des Problems gibt hier wie in so vielen Fällen die Ausnahme. "Eine Ausnahme machen nur die Lianen, bei welchen sehr weite und lange Gefässe vorkommen"

URSPRUNG hat bei *Clematis* Kohäsionszüge nachgewiesen, indem er Quecksilber in geschlossenen Fäden bis 1,4 m in den Gefässen aufsteigen sah. Ich könnte aufgrund eigener Versuche noch hinzufügen, dass das noch nicht die höchsten Zahlen sind. Es gelang mir bei einem Verlesungsversuch Zughöhe bis 3 m bei *Celastrus* zu sehen.

Bevor wir unsern Standpunkt entwickeln können, müssen wir noch eine Arbeit von RENNERT heranziehen (7): "Porenweite der Zellhäute in ihrer Beziehung zum Saftsteigen". (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1925, 53, 207) Ausgehend von dem Gedankengange, dass bei den ASKENASYschen Versuchen die Wassersäule genau so hoch geschoben werden kann, wie das Wasser in einer Röhre steigen würde, deren Weite auf ihrer ganzen Fläche gleich der Weite der grössten Poren der Membran ist, kommt er zu dem Schlusse: "In einer allseits geschlossenen, von Luft umgebenen Zelle kann durch die Wasserdampfabgabe die Kohäsionsspannung nicht grösser werden, als es der Tragfähigkeit der Menisken in den weitesten Capillar-Räumen der Membran entspricht. Sonst stösst Luft durch die Membranporen".

Die Capillarsteighöhe errechnet sich mit der Formel $r \cdot \frac{28}{s \cdot g}$ cm. Die Capillaritätskonstante ρ ist gleich 77 Erg r der Radius der Capillaren in cm; s = das spezifische Gewicht des Wassers, also $17 z = 981$ Dynen.

Für eine Steighöhe von $h = 1033$ cm, also 1 Atmosphäre errechnet sich $r = 1,52 \mu$. Der Durchmesser der Poren darf also $3,04 \mu$ nicht überschreiten. Da die Plasmodesmen eine Weite von $0,5 \mu$ haben, so können die Markzellen noch nicht 10 Atmosphären aushalten, wenn sie tot sind. Solange sie leben verhindert das zähe Plasma der Plasmodesmen ein Eindringen von Luft in die Zellen bei solchem Kohäsionszug. Da auch die Gefässe und Fasern des Holzes das Wasser beim Sterben verlieren, so müssen die Tüpfel die Luft durchlassen bei den Kohäsions-Spannungen, die hier in Betracht kommen, wenn wir nicht die unwahrscheinliche Annahme einer "Erzeugung von Gasen" durch die absterbenden Zellen, also eine Kontinuitäts-Störung annehmen wollen. Für *Larix* und *Sequoia* ist von BAILEY nachgewiesen, dass Kohle durch die Hoftüpfel tritt, diese von $0,5 - 3 \mu$ weiten Poren durchsetzt sind. Wir möchten hier zufügen, dass nach JANSON (8) (Deutsch. bot. G. 10, 1892) die Schliesshaut der Hoftüpfel der Gefässe von Siebtüpfeln durchzogen ist. Wenn die FISCHERSchen (9) Arbeiten (Deutsch. bot. Ges., 4, 1886) richtig sind, so muss man annehmen, dass die Tüpfel der Gefässe gegen das Holzparenchym Protoplasmen aus den lebenden Zellen ihrer Umgebung eintreten lassen. Man vergleiche auch A.S. ALEXANDROV (10), Ber. d. Deutsch. Botan. Gesell. 1925, 54, 86. Somit können die Poren, wenn die Zellen absterben, einen Druck von 3 Atmosphären vielleicht gerade noch oder schon nicht mehr aushalten. Fraglos aber spielen in unserm Falle nur diejenigen Poren eine Rolle, welche die Gefässe gegen einander haben. Wir sehen also, dass die Hof-

tüpfel doch ganz gut auch das Wasser durchlassend. Immerhin ist natürlich ihr Widerstand grösser als derjenige der Lamina allein. Die Gefässe münden aber, solange sie wirken nicht an tote Zellen, sondern sind im Blatte und im Stamme immer mit lebenden Zellen umgeben, welche verstopfte Plasmodiesmen haben und die Kohäsionszüge gestatten.

Vergegenwärtigt man sich diese Verhältnisse, so erscheinen die Versuche von LINDNER (11) (Cohns Beitr. 1910, 13. 1) in einem anderen Lichte. Setzt man die Zweige fest verkittet in eine Röhre, wie das nach der alten Versuchsanordnung Brauch ist, und lässt sie Quecksilber unter Wasser hochsaugen, so verläuft der Versuch nur sehr unbefriedigend, weil ständig aus den Gefässen Luft austritt. Nimmt man aber den Versuch so vor, dass man eine U-Röhre mit dem einen nach unten stehenden Ende an das Quecksilber, mit dem anderen ebenfalls nach unten gerichteten an den Zweig anschliesst, ist der Erfolg viel besser, zumal, wenn man an die Biegung ein Gefäss anbringt, welches die Luft aufsaugt. Man kann so deutlich erkennen, dass die alten toten Gefässe die Luft durchlassen. Es ist dieser Versuch richtig im Sinne von RENNER als eine grössere Durchlässigkeit der Poren von toten Zellen umgebener Gefässe zu deuten. Mit der Wasserleitung könnte das aber nur insofern zu tun haben, als dadurch der Druck infolge des Kohäsionszuges gleichsam wie durch Ventile ausgeglichen würde.

Wir wollen uns nun einmal vergegenwärtigen, was für Folgerungen ein Kohäsionszug auf die Wasserbahnen ausüben muss.

Die Grösse dieses Zuges, welcher die Kontinuität der Gefässe wahrt, ist abhängig von der Länge der Leitbahn und ausserdem von dem Widerstande derselben gegen Eindringen von Luft, vermindert durch die Differenz von abgegebenem und geliefertem Wasser. Nur solange kann die Kontinuität gewahrt bleiben, als die Differenz von Transpirationsgrösse und Zuleitung durch die Wurzeln kleiner ist als der Widerstand gegen das Eindringen von Luft. Ist das der Fall, so muss sofort die Wassersäule durch Luft zerlegt werden.

Es fragt sich nun weiter, was ist die notwendige Folge solchen Unterdrucks in den Wasserleitbahnen? Er muss die Wandungen verändern. Die verdickten Membranen sind aber sehr widerstandsfähig. Es ist das aber nicht der Fall für die Tüpfelmembranen. Die Volumenverminderung muss ihre Membranen nach innen ziehen. Sie bestehen aus elastischer Zellulose. Das Hineinziehen dieser Membranen muss eine Deformation der die Gefässe umgebenden Zellen bedingen.

Das aber gibt uns wieder den Schlüssel zu den NORDHAUSEN'schen Versuchen (12) (1916, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 36, 3, 19 und PRINGSHEIM's Jahrbücher 1912, 58, 295).

Potetometer werden entweder durch Kerbschnitte so an den Stamm angesetzt, dass die Saugung in der Längsrichtung ermittelt wird oder so, dass sie senkrecht auf den entrindeten aber unverletzten Holzkörper direkt aufgesetzt werden. In beiden Fällen erhält man gleich grosse Saugwerte. Das wird uns bei Vergegenwärtigung der Gedankengänge voll verständlich. Dass die Versuche auch gelingen, wenn man mit BODE die untere Zone abtötet, schadet nichts.

Dass tatsächlich eine solche Spannung der Holzparenchymzellen vorhanden ist, das ist auch der bekannte "Rückstoss" (13) RENNER, 1912, Ber. Bot. Ges. 30, 756, MONTFORT, 1920, (Prgsh. Jahrb, 53, 505 und NORDHAUSEN (12) l.c.- Die Versuchsanordnung ist folgende: Unverletzte Sprossgipfel stecken im Potetometer. Sie nehmen Wasser auf und saugen das nach der Wurzel zu. Das heisst: die ausserhalb des Potetometers befindlichen Teile erzeugen einen Minderdruck in den Gefässbahnen durch ihre Transpiration. Dieser saugt hier die Zellen nach innen und täuscht ein Ansaugen von Wasser vor, was in Wirklichkeit nur eine Deformation von Zellen ist. Beim Abschneiden des im Potetometer steckenden Gipfels bewegte sich das Wasser wenigstens im Potetometer in umgekehrter Richtung. Der Rückstoss ist dadurch bedingt, dass von unten her die Luft den Zug der Leitungsbahnen unterbindet.

Die BODE'schen Versuche (14) (1923, Jahrb. f. wiss. Bot. 62, 92) ergaben denselben Rückstoss, wenn die mit Wachs verstopfte Schnittfläche im Potetometer steckte und das Wasser nur durch eine oberhalb der Schnittfläche angebrachte Ringelstelle aufgesaugt wurde

Der Holzkörper dehnte sich dabei aus, und zwar gleichgiltig, ob er abgebrüht war oder nicht. Solange die Wandungen undurchlässig sind für Luft, bildet sich in den Gefässen höchstens eine Wasserdampfblase, aber niemals eine Luftblase, und zwar dann, wenn das Vakuum die Dampftension des Wassers übersteigt. Sollte das aber der Fall sein, so bringen die im Wasser gelösten Gase eine Gefahr einer auch nur vorüber gehenden Störung mit, weil sie ja wieder beim Aufhören des Unterdruckes vom Wasser resorbiert werden.

Wir kommen also zu dem wichtigen Schluss, dass die herein gebogenen Zellwände ein sehr wesentlicher Faktor sind. Der Kohäsionszug wirkt also nicht direkt, sondern indirekt, indem er als Spannkraft in den Zellen des Gefässes sich auswirkt. Die deformierten Zellen haben das Bestreben, sich zurückzuziehen und üben dadurch eine Saugwirkung aus.

Nach diesen Gedankengängen wollen wir nun einmal genau analysieren, welche Momente uns bekanntermassen die Versorgung der oberirdischen Anteile der Pflanze regeln.

- 1) Die Versorgung durch die Wurzeln.
- 2) Die Leitfähigkeit des Holzes.
- 3) Die Grösse der Transpiration.
- 4) Die Kontinuität der Wassersäule und die Grösse der Spannung in der Umgebung der Gefässe.

Zunächst wollen wir die Versorgung betrachten; sie ist für die Beurteilung des Baues der Wasserleitbahnen von sehr grosser Bedeutung. Ausser von dem Bau der Wurzeln ist diese von dem Boden abhängig.

Bei der Behandlung der Wurzeln haben wir die Tätigkeit der Wurzeln als ein vitales osmotisches System erkannt. Wir haben zwei Möglichkeiten, die Zufuhr von Wasser zu erleichtern.

- a) Wir erhöhen den Druck in den Zellen der Wurzel, oder
- b) wir verringern den Widerstand gegen das osmotische System.

Der letzte Weg ist in den Leitbahnen begründet. Eine Verminderung des Druckes wirkt, wie uns die Wurzelarbeit gezeigt hat, nicht beschleunigend, weil das eben ein nicht so einfacher Fall ist. (CHAMBERLAINsche Versuche.) Eine Verminderung des Druckes auf die Stumpfläche verminderte den Wurzeldruck.

Dagegen ist die Leitfähigkeit der Bahnen eine Verbesserung. - Diese ist abhängig von:

- a) dem möglichst kleinen Widerstand durch möglichst lange Gefässe.
- b) durch möglichst weite Gefässe und grosse Tüpfel,
- c) durch möglichst viele Gefässe.

Diese Momente aber werden durch eine andere Sache modifiziert, das ist das Bestreben, die Kontinuität der Wassersäulen zu erhalten. Wie wir sahen, ist diese abhängig von der Grösse der Abgabe und der Zuleitung.

Wollen wir den Bau der Gefässe von diesem Standpunkt betrachten, so müssen wir zunächst den Zustand der normalen Versorgung herausgreifen.

Die Kohäsion reicht völlig aus, um das Wasser hoch zu ziehen, wenn genug unten zufließt. Allzu weite Gefässe werden aber nicht erwünscht sein, da die Spannung der umgebenden Zellen nicht gross genug ist. Es wird aber immerhin kaum zu einem so heftigen Einziehen der Wände kommen, dass Luft eintritt. Es wird sich ein gewisses Optimum des Gefässdurchmessers und der Gefässlänge herausstellen, die bei guter Versorgung durch die Wurzeln zu weiten und langen Gefässen führt.

Ganz anders aber wird der Fall, wenn man die Versorgung durch die Wurzeln als zeitweise ungenügend erkennt.

Das ist besonders bei Xerophyten der Fall. Wenn auch die Transpiration herabgesetzt ist, so wird sich bei ihnen ebenso wie bei den Immergrünen in der kalten Zeit ein Moment einstellen, wo die Wasserversorgung durch das Wurzelwerk wenn auch nicht lahmgelegt, so doch stark eingeschränkt ist. Es werden sich dann in den Gefässen starke Unterdrucke vorfinden, welche sich in grossen und langen Gefässen viel schlimmer auswirken als in dünnen und kurzen. Der hydrostatische Druck wirkt proportional der Oberfläche. Aber eine kleine Oberfläche wird bei ei-

ner Volumenverminderung mehr deformiert, als eine grosse. Nun ist aber die Oberfläche eines dünnen Gefässes im Verhältnis zum Volumen des Inhaltes viel grösser, als bei einer weiten. Die Dehnung der Fläche und damit der Poren ist daher bei einem englumigen Gefäss lange nicht so gross wie bei einem weitleumigen. Gleiche Beschaffenheit vorausgesetzt, wird die Weite der Poren bei den englumigen viel später ausgedehnt sein um Luft durchzulassen, als bei einem weitleumigen. Der Unterschied an Tracheiden und Tracheen ist eigentlich auch bei grosser Beanspruchung für Tracheiden und kurzen Gefässe günstiger als für die langen. Die Adhäsion des Wassers an den Wandungen wirkt in gleichem Sinne.

Wir werden daher bei Pflanzen, welche eine starke Beanspruchung der Leitbahnen durch zeitlich mangelnde Versorgung besitzen, enge und kurze Glieder zu erwarten haben.

Wir sehen also, dass dieses Moment der Leitfähigkeit des Einzelgefässes entgegen ist.

Da wir aber auch bei Pflanzen mit guter Wasser-Versorgung immer Zeiten oder Stunden mit unzureichender Versorgung haben, so stellen die Leitungsbahnen immer einen Kompromis guter Leitfähigkeit und guter Wahrung der Kohäsion dar.

Wir finden daher bei schlechter Beschaffenheit des Einzelgefässes deren Zahl vermehrt. Daher ist für die Beurteilung des Leitungssystems nur die Summe der Quadrate der Durchmesser und allerdings auch die Länge der Einzelgefässe ein Massstab.

Andererseits eröffnen sich durch diese Betrachtungen lichtvolle Ausblicke für die Beurteilung der Konstruktionen der Leitungsbahnen der Pflanzen.

Wir finden Konstruktionen mit weiten und langen Gefässen da, wo eine gute Leitfähigkeit bei guter Versorgung vorhanden ist.

Dort, wo während der dürrer Zeiten auf ein Aufrechterhalten der Kontinuität Wert gelegt werden muss, finden wir zahlreiche, enge und kurze Gefässe.

Die meisten Pflanzen arbeiten nach zwei Richtungen. Sie haben sowohl weite Gefässe wie enge, das heisst: sie haben ein System, das in guten Zeiten der Versorgung gut leitet, aber auch in schlechten nicht überall unterbunden ist.

Um eine Leitungsbahn daher restlos zu charakterisieren, ist es nötig anzugeben:

- 1) Die Zahl der Gefässe,
- 2) die Gesamtsumme der Quadrate ihrer Einzelflächen,
- 3) den Durchschnitt der Fläche eines Gefässes, ferner deren Maximum und Minimum,
- 4) die Durchschnittslänge des Gefässes, das Maximum und Minimum.

Wir haben in unserer Behandlung:

Die Zahl der Gefässe, die Gesamtflächen und die Flächenquadrate und den Durchschnitt der Fläche eines Gefässes herausgegriffen. - Die Grösse 4 konnten wir leider nicht ohne grosse Mühe bestimmen und haben sie deshalb vernachlässigt.

Die Kontinuität hat somit mit einer Maximalleistung wenig zu tun, wohl aber bei Pflanzen xerophytischen Lebens. Diese können aber in unseren Zahlen an der geringen Durchschnittsfläche und grossen Gefässzahl erkannt werden.

In mancher Hinsicht ein stehen gebliebenes einblättriges Zweiblatt auf dem Stadium der dritten Wurzel ist die

Listera cordata.

Die Eigenart ihres Wurzelwerkes veranschaulicht am besten die Fig. 6. Die sehr lange Behaarung und das oberflächliche Streichen der für die Grösse der Pflanze langen Wurzeln deuten auf ein Leben im Moospolster, sei es in den Moosrasen des alpinen Waldes, sei es im Torfmoor. Die Haare sind die Wege zahlreicher Hyphen ins Innere der nicht zahlreichen Wurzeln. Ein grosser Gehalt an verballten Pilzen zeugt für eine rege Mykotrophie.

Das Rhizom kann man dürftig nennen. Es ist auch nicht dick und pilzfrei. Die Speicherung reicht hier nur für sehr geringen Bedarf. Dafür treten die Wur-

zeln ein. Eine Verzweigung des Rhizoms konnte ich nie beobachten. Es scheint kein sehr grosses Alter zu erreichen. Dafür tritt die ungemein reiche Bildung von Wurzelschösslingen auf.

Die Entfaltung ist aber, wie bereits IRMISCH (3) schrieb, der *L. ovata* ungemein ähnlich. Es findet sich wie dort alljährlich auch ein Reserve-Auge. Eine Merkwürdigkeit möchte ich aber hervorheben: die Grösse der Triebe für das nächste Jahr. Die Stücke, welche unserer Behandlung zu Grunde lagen, stammen von einem ungemein reichhaltigen Platze aus der Latschenregion in Tirol. Ob das eine Folge der Höhenlage ist, das möge dahingestellt sein. Uns ist ähnliches bei *Coeloglossum viride*, *Chamorchis*, *Orchis Traunsteineri* und *Nigritella* begegnet. Man möchte zu dem Gedanken verleitet werden, als wollen die Pflanzen ihre nächstjährigen Trieb so weit wie nur irgend angängig, im Herbst schon ausbilden, damit sie gleich im Beginn der nur kurzen Vegetationszeit hervorsprossen kann. An den Blättern der Pflanze will LIPPMANN (15) (Mez, Archiv XI, 1925) eine Ausscheidung von Wasser beobachtet haben, diese kann aber nur schwach gewesen sein. Das Blattwerk ist geradezu dürftig zu nennen. Es beträgt, wie die beigelegten Umrisse zeigen, 8,81 qcm bei einem blühenden Stücke (7). Es dürfte daher nicht verwunderlich sein, dass die nur niedrigen Pflanzen keinerlei besondere mechanische Elemente im Stengel, Rhizom und selbst Blütenstand zeigt. Auch dieser ist nur niedrig, und da er keine Brakteen grosser Ausdehnung besitzt, nur wenig beansprucht. Der Ansatz an das Rhizom ist verschmälert und die Leit-

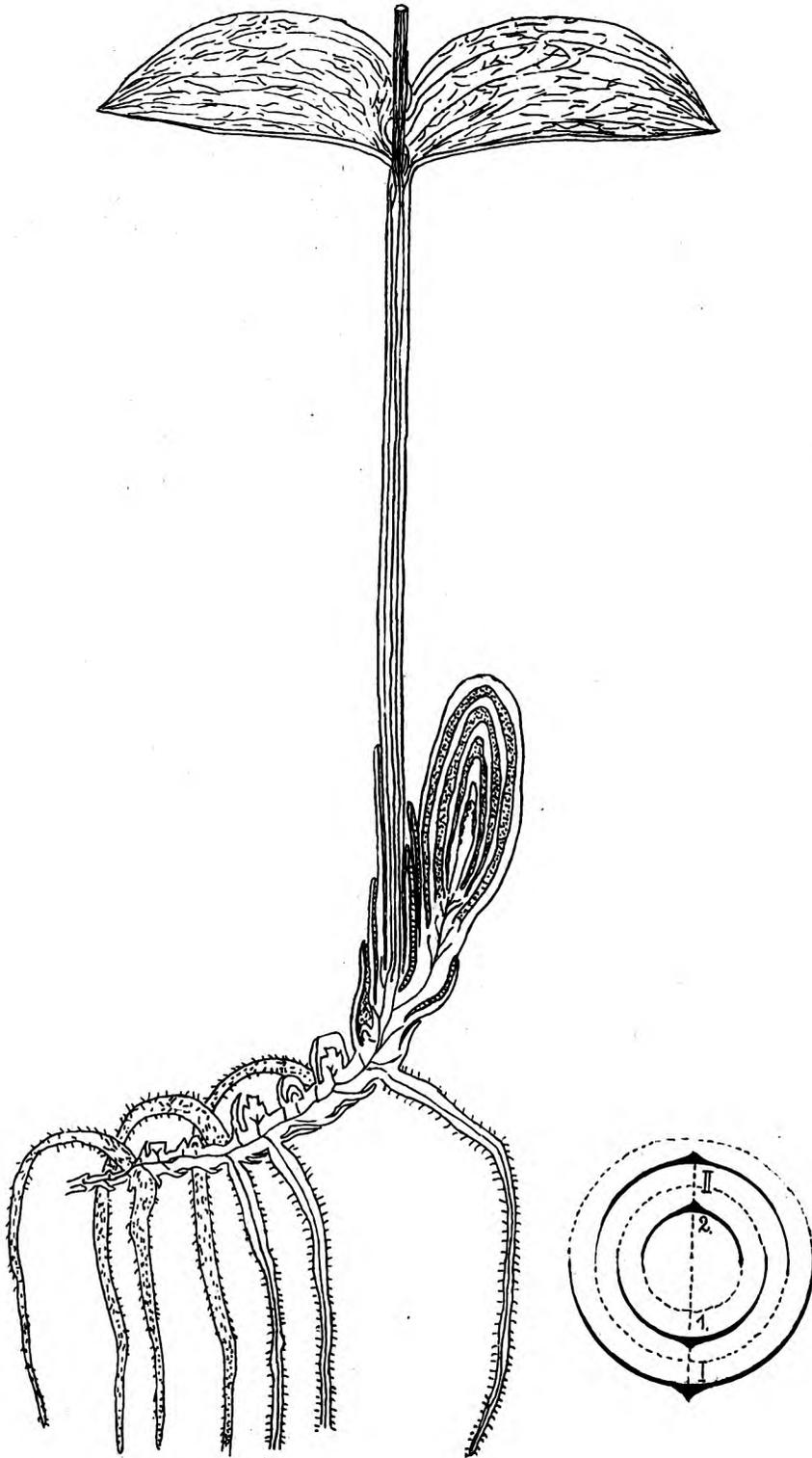


Fig. 6. *Listera cordata*.

Elemente (wie die Abbildung Fig. 8 zeigt) eng zusammengedrückt. Es sind zwar auffallend wenig Gefässe im Wurzelhalse zu sehen.

Es missen nun einige Worte über die relative Weitlumigkeit dieser Leitbahnen in der Halsstelle verloren werden. Bestimmt man nämlich das Quadrat des Lumens an dieser Stelle, so kommt man zu dem auf den ersten Blick frappierenden Resultat, dass es das 1,7-fache desselben weiter oben ist. Dort sind die Gefässe zwar zahlreicher, aber doch nicht reichlich genug, um das enge Lumen auszugleichen.

Betrachten wir uns nun gerade diese Stelle, aber in ihrem Leben.

Erstens muss im Frühjahr beim Vortreiben viel Wasser heraufgeschafft werden, um das Vorscheissen zu ermöglichen. Diese Pforte leistet dann kurze Zeit sehr viel.

Zweitens dürfen wir nicht vergessen, dass gerade diese Stelle als der Drehpunkt des ganzen Stengels ungemein leicht Verbiegungen und Zerrungen ausgesetzt ist. Wenn nun durch einen solchen Vorgang die eine Seite irgendwie ausgeschaltet ist, so genügt immer noch die andere. Solche "Sicherheiten" finden wir in den Konstruktionen der Ingenieure ebenso häufig, wie in der Natur. Man muss nur auf dieselben aufmerksam sein. Das mechanische Gewebe leistet in der Pflanze viel mehr als die Beanspruchung in der Natur beträgt, genau so wie eine gute Brückenkonstruktion auch immer eine grössere Last trägt als die, auf welche sie gebaut wurde.

Aus dem Auftreten dieser Sicherheit kann man die Lehre ziehen, dass man zur Beurteilung der Leistung einer Wasserleitbahn nicht die weite Einmündung, sondern den "Eichhahn" betrachten muss, wie wir bildlich sagen können.

Die Versorgung eines Stengels darf man daher nicht von der Halszone aus kennen lernen wollen, sondern muss darüber messen.

In den Stengel geht ein Ring von 5 Bündeln, davon eines in der Abbildung Fig. 8 abgezeichnet ist.

Die Summe der Gefässe der Bündel ist $15 + 18 + 17 + 18 + 16 = 82$. Diese entsprechen einer Gesamtfläche von $18,75 \mu^2 \cdot 10^{-3}$.

Die Summe der Einzelquadrate ist $2,528 \mu^4 \cdot 10^{-6}$. Ein Gefäss umfasst eine Fläche von $228,5 \mu^2$.

In die 10 Blüten führende Ähre gehen 6 in einem Ring vereinigte Bündel. Die Anzahl der Gefässe ist $9 + 10 + 12 + 11 + 11 + 10 = 64$. Aber dieser verhältnismässig grossen Zahl steht eine kleine Durchschnittsfläche von $174 \mu^2$ gegenüber. Während nun aber die Gesamtfläche sich auf $11,125 \mu^2 \cdot 10^{-3}$ beläuft, erreicht die POISENILLEsche Zahl, wie wir der Einfachheit halber in Zukunft sagen wollen, $1,061 \mu^4 \cdot 10^{-6}$.

In die 8,81 qcm fassenden Blätter gehen zwar nur 18 Gefässe; dagegen ist die Fläche des Einzelgefässes $= 427 \mu^2$ und seine POISENILLEsche Zahl $= 8,149 \mu^4 \cdot 10^{-4}$. Für die ganzen Blätter sind die Wertmesser $= 7,625 \mu^2 \cdot 10^{-3}$ und $1,467 \mu^4 \cdot 10^{-6}$.

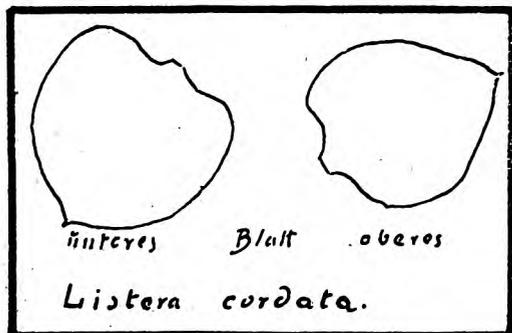


Fig. 7.

Auf 1 qcm Blatt gehen nur 2,04 Gefässe. Doch würde diese Grösse allein ein schiefes Bild geben. Dennoch aber sind die Zahlen an junge *Listera ovata* gemessen immer noch niedrig:

$8,655 \mu^2 \cdot 10^{-2}$ und $16,66 \mu^4 \cdot 10^{-4}$.

Dieses Beispiel zeigt uns die Überlegenheit der Beurteilung der Leistung aus der Reibung gegenüber der Gefässzahl.

Andererseits aber erkennen wir deutlich die grössere Wasserdurchströmung in autotrophen Pflanzen als in mykotrophen.

Um das nochmals ganz offenkundig zu machen, setzen wir die Zahlen von *Listera ovata* und *L. cordata* mit einander in Vergleich:

	$\mu^4 \cdot 10^{-6}$.	$\mu^4 \cdot 10^{-6}$	
	Gesamtleistung auf die Blätter.	Auf den qcm Blatt.	Blattfläche qcm.
1) <i>Listera ovata</i> . Erwachsen.	52,596	0,545	98,3
2) Jüngerer Stadium	4,526	0,287	15,77
3) Noch kleiner, aber in seinen Wurzeln nicht mykotroph	0,646	0,167	8,81
4) <i>Listera cordata</i> , mykotroph	1,467	0,167	8,81
5) <i>L. ovata</i> , z. Teil noch mycotr.	0,138	0,088	1,56

Fig. 8.

Listera cordata

Stela des Halbes. A

Summe der Gefäßquerschnitte $q = 3920 \mu^2$

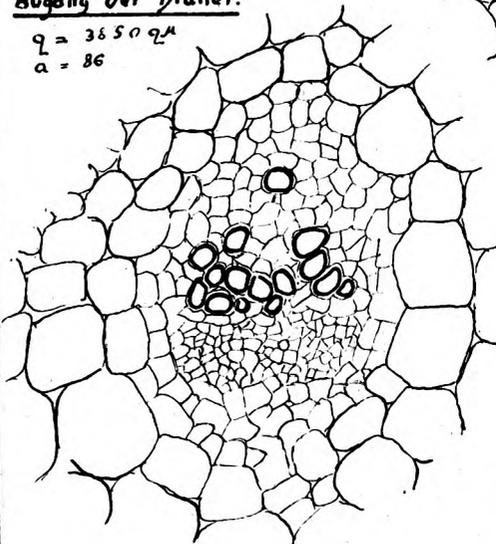
Anzahl derselben 52. = a

Verhältnis: von $\frac{q^2}{a^2}$ zur gleichen
Größe von unter B $1,2 : 1$.

Eines der 5 Bündel vordem B

Abgang der Blätter.

$q = 3650 \mu^2$
 $a = 86$



Eines der 2 Bündel nach

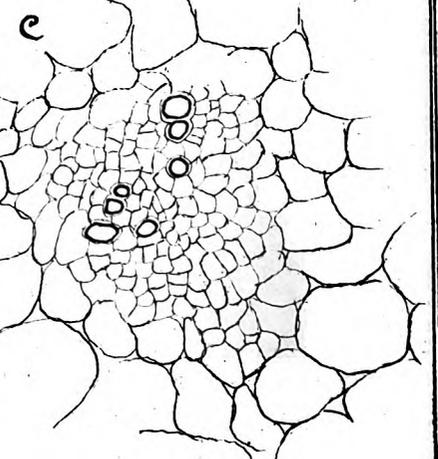
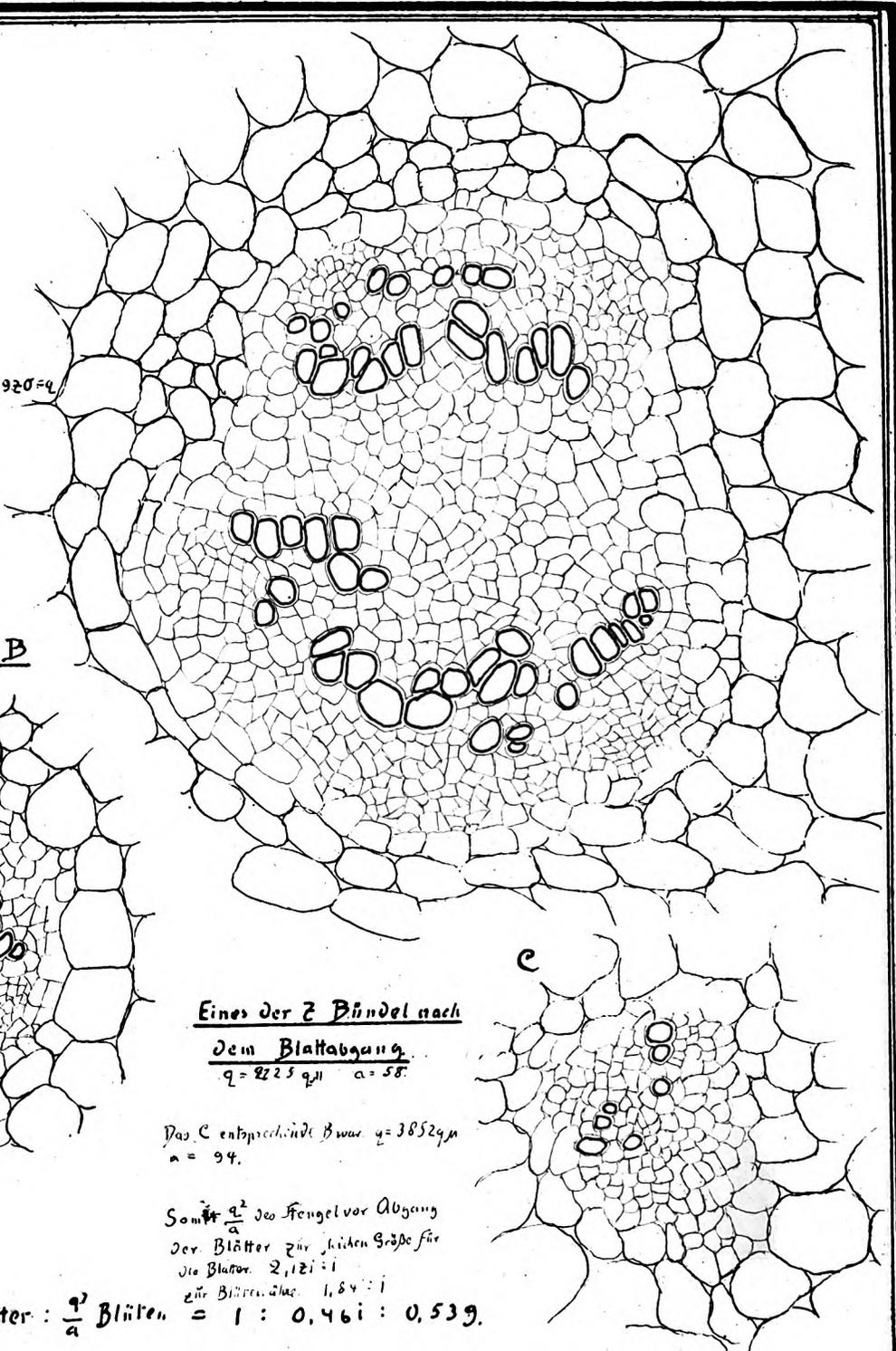
dem Blattabgang.

$q = 2225 \mu^2$ $a = 58$

Das C entsprechende B war $q = 3852 \mu^2$
 $a = 94$.

Summe $\frac{q^2}{a^2}$ des Kegel vor Abgang
der Blätter zur gleichen Größe für
die Blätter $2,121 : 1$
zur Blütezeit $1,84 : 1$

$\frac{q^2}{a^2}$ Gesamt : $\frac{q^2}{a^2}$ Blätter : $\frac{q^2}{a^2}$ Blüten = $1 : 0,461 : 0,539$.



Wir sehen also, besonders durch Vergleich der Kolumne $\mu \cdot 10^{-6}$ pro qcm, dass *Listera cordata* in ihrer "Leistung" auf die Einheit der Blattfläche um 1/3 bis fast die Hälfte gegen eine gleichgrosse Pflanze zurücksteht. Die Beurteilung aus der Gefässzahl würde zu ganz falschen Schlüssen führen.

Das Auffinden von Entwicklungsstadien gelang uns nicht. Auch glauben wir, dass sich IRMISCH darin getäuscht hat, wenn er glaubt, an einem getrockneten Blüten-Exemplar mit noch kurzer Grundaxe die Embryo-Axe zu erkennen. Das könnte nur eine Untersuchung auf Pilzballen erweisen. Dagegen ist seine Angabe richtig: "An einem Exemplar schien sogar auf der Mitte einer Nebenwurzel sich eine neue Pflanze aus einer Adventivknospe gebildet zu haben". (IRMISCH l.c., p.22.)

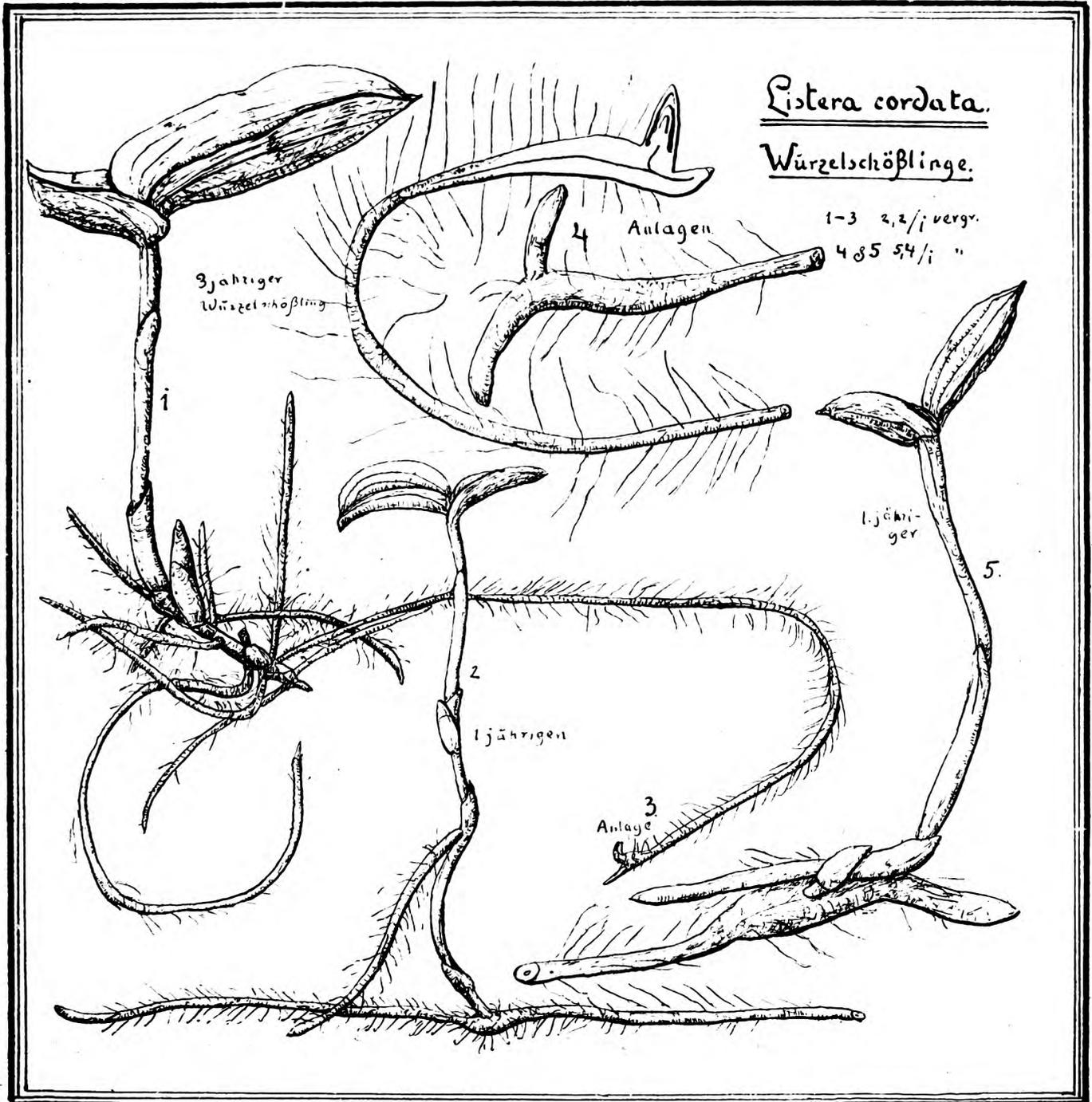


Fig. 9.

Es waren ihm also bereits im Jahre 1850

Die Wurzelschösslinge

aufgefallen. Des öfteren sind sie schon in morphologischer Hinsicht abgehandelt worden, so unter anderem von (16) BRUNDIN, Über Wurzelsprosse bei *Listera cordata* in Bihang till. Svenska Vet. Akad. Handlingar, 21. Band, Sv. IV; RAUHKLÄGER, De danske blomster planters naturhistorie, Bd. I, p. 313.)

Nach GÖBEL (17) (Organographie III) soll es sich um eine Umbildung der Wurzelspitze in eine Sprossspitze handeln. Um die Sache etwas anschaulicher zu machen, haben wir Abbildungen beigelegt (Fig. 9).

Betrachtet man ein ganz junges Stadium genauer, so kann man diese Neubildung etwa folgendermassen beschreiben:

Die Wurzel, welche sich durch Länge auszeichnet, ist an der Spitze angeschwollen. Bereits im Laufe des Herbstes erfolgt ganz am Meristem eine Adventiv-Knospenbildung. Das Gewebe, in welchem dies stattfindet, ist aber noch völlig embryonal. Die Spitze der Wurzel wächst weiter und der Spross gliedert sich ebenfalls. Er erhält bereits ein Gefäss, das ihn mit dem jugendlichen Ende der Wurzel verbindet. Es ist auf diese zugebogen. Dieser Umstand ist insofern merkwürdig, als zunächst wohl die Hauptnährstoffe aus dem alten Teil der Tragwurzel bezogen werden. Nach Entfaltung von seinem Schuppenblättchen wächst das nächste Internodium kürzer oder länger, je nach der Tiefenlage. Dieses 2. Internodium trägt eine normale verpilzte Nebenwurzel. Das Rhizom sowie der verdickte Teil der Jungwurzel bleibt unverpilzt. Das 3. Schuppenblatt trägt in seiner Achsel das nächstjährige Auge. Nach Abgliederung von noch 2 Schuppenblättern kommen 2 kleine Blättchen zum Vorschein. Einen solchen 3-jährigen, bereits blühenden Wurzelschössling zeigt Fig. 9, Bild 3. Der Blütenstand ist abgeschnitten. Das dünne Ende ist im Abfaulen begriffen und kann so ungemein leicht ein Keim-Mykorrhizom vortäuschen. Aber alle genaueren Untersuchungen des Hinterrandes ergeben keine Pilzballen, sind bereits grosse durchlaufende Stränge. Sehr häufig waren noch die Reste der Jungwurzeln vorhanden.

Wie ungemein ausgiebig diese vegetative Vermehrung ist, das zeigt auch dieses dreijährige Stück, dessen letzte lang wachsende Wurzel auch bereits einen Wurzelschössling erzeugte.

In histologischer Hinsicht ist an der ganzen Bildung nichts besonderes zu beobachten. Wir heben nur besonders hervor, dass auch im ausgewachsenen Wurzelschössling keine scharfe Gliederung erkennbar ist, welche auf eine adventiv endogene Bildung schliessen liesse.

Wenn diese aber in so noch völlig embryonalem Gewebe erfolgte, wie das hier der Fall ist, so kann sich nicht, wie etwa bei Wurzelbildungen das neu erstandene embryonale Gewebe von dem schon in Dauergewebe übergegangenen scharf abheben. Da eben noch alle Zellen entwicklungsbereit sind, so erfolgt eine Bildung mehr oder minder aus einem Gusse, wir pflegen dann zu sagen "exogen". Der ganze Unterschied von exogener und endogener Entstehung dürfte häufig nur auf den Zustand des Gewebes des Tragorgans zurückzuführen sein. Eine vom Innern ausgehende Neubildung lässt sich von einer aussen entstehenden Verzweigung dann nicht unterscheiden, wenn beide an Organen ihren Ursprung nehmen, deren Gewebe noch nicht im Dauerzustand sich befinden.

Wir möchten nun noch die physiologische Seite dieser Bildungen mehr hervorheben, da sie uns auch den einen oder anderen Gesichtspunkt vielleicht hervorzuheben gestattet.

Wir haben es bereits gestreift, dass das herzblättrige Zweiblatt die Verzweigung des Rhizoms durch die Wurzelschösslinge ersetzt. Wenn wir das nur geringe Längenwachstum des Wurzelstockes mit der nicht zu unterschätzenden Ausdehnung der Wurzeln vergleichen, so wird uns dieser Umstand noch verständlicher.

Die Tragwurzeln streichen sehr oberflächlich und folgen mehr oder minder der Gunst des Bodens. Sie sind in hohem Grade von den oberirdischen Organen unabhängig. Das Mykorrhizom kann ihnen sowohl Kohlenhydrate wie Stickstoffverbindungen

liefern. Da das Rhizom nur ein beschränktes Fassungsvermögen für Reservestoffe hat; so werden die unverpilzten Spitzen der Wurzeln zur Speicherung herangezogen. Die Wurzeln benötigen zudem immer ein gewisses "Betriebskapital", um die Pilze anzulocken. Mit ihrem jahrelangen Längenwachstum kommen die sehr selbständigen Wurzeln mehr und mehr aus der "Gewalt der Korrelation" des Rhizoms. Die zuletzt ziemlich entfernte Spitze häuft immer mehr Reservestoffe an; denn die Pilzverdauung erzeugt solche an immer mehr Stellen. Die dem Rhizom genäherten Teile der Wurzel haben "abgewirtschaftet", ihre Zellen sind mit Pilzen bis zur Grenze des Fassungsvermögens vollgepropft. Die Wege zum Ableiten der Reservestoffe ins Rhizom sind zudem recht dürftig. Es beginnt sich nun die Spitze der Wurzel zu verdicken. An dieser angeschwollenen Stelle findet keine Aufnahme von Pilzen mehr statt.

Die angeschwollene Stelle hat eine gewisse Ähnlichkeit mit den Knollen der Ophrydineen. Während in den dem Rhizom genäherten Teilen der Wurzel und auch später in deren Verlängerung über den angeschwollenen Teil hinaus reichlichst Pilze durch die langen Haare in die Rinde eindringen und dabei nicht im geringsten durch die unvollkommene Interkutis aufgehalten werden, ist das an diesen Stellen ganz anders. Zum Teil sind die Haare zwar ebenfalls verpilzt, ja, sie führen bis zu 10 Hyphen, aber der Grund der Haare wird sehr frühzeitig durch Kappenzellen verschlossen. Man kann es häufig ganz klar sehen, wie die Pilzhyphen schnurstraks auf diese zugewachsen sind, aber nicht in diese eindringen. An anderen nur vereinzelt Stellen dringen sie noch ein, kommen aber kaum drei Zellen weit. Sie sind gar bald verballt. Diese Ballen bleiben aber ganz klein, eine Neubesiedlung erfolgt nicht. An den Pilz-verdauenden Zonen der Wurzeln sind zwar auch Kappenzellen vorhanden, diese funktionieren aber wie die von *Spiranthes*. Wir haben hier also eine ganz unvollkommene Andeutung der bei Ophrydineen so klaren Differenziation in Speicherwurzeln und Pilzwurzeln.

Zum Schlusse möchten wir unsere Beobachtung in den Gedanken zusammenfassen:

Mykotrophe Wurzeln haben eine gewisse Neigung, sich selbständig zu machen und wenn das Rhizom abstirbt, oder durch langes Vorwachsen zu weit entfernt ist, Wurzelschösslinge zu bilden. Die Neigung zur Bildung solcher Triebe sehen wir bereits bei der *Listera ovata* auftreten; aber sie wirkt sich bei der *L. cordata* in viel höherem Masse aus. In mindestens ebenso starker Weise werden wir diese Bildung bei *Neottia* erscheinen sehen. Diese Gruppe steht also auch in diesem Punkte in Parallele zu *Cephalanthera-Limodorum*.

Neottia nidus avis.

Vegetative Vermehrung.

Wurzelschösslinge.

Wenn wir diese an die Spitze unserer Betrachtungen stellen, so tun wir das in der Überzeugung, dass sie für die Vermehrung der Nestwurz an ihrem Standorte von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Das Austreiben der Wurzelspitzen ist schon sehr früh aufgefallen. Der erste, welcher sie gefunden hat, dürfte wohl nach den Angaben von IRMISCH (18), REICHENBACH (de pollinis Orchidearum structura) gewesen sein. IRMISCH (3) selbst bezeichnet sie in seinen Beiträgen zur Biologie und Morphologie d. Orch. 1853 auf Grund eigener Ansicht sehr treffend als "ein Treiben von Adventivknospen an der Spitze von Nebenwurzeln". Von neueren Untersuchern möchten wir besonders die gründliche Arbeit von WARMING (19) hervorheben: Om rødderne hos *Neottia nidus avis* L. Medd. f.d. athist. For. 1, Köbenhavn 1874. GÖBEL (17) gebraucht die auf den ersten Blick ebenfalls treffende Bezeichnung "Umbildung der Wurzelspitze in eine Sprossspitze". Wir werden aber sehen, dass das doch nicht so richtig sein dürfte, wenn man nicht die Pflanze allein, sondern die ganze Gruppe betrachtet. Dann wird diese Umbildung uns als ein Endglied eines "Hinaufrutschen eines Adventivsprosses auf die Spitze einer "Wurzel" erscheinen, wie GÖBEL selbst derlei Vorgänge zu bezeichnen pflegt.

Die Gestalt derartiger Wurzelsprosse kann man mit den von GÖBEL allerdings nicht für *Neottia*, sondern für *Taeniosphyllum proliferum* gebrauchten Ausdruck wiedergeben: "An der Wurzelspitze entsteht ein Pflänzchen, das ganz der Gestaltung der Keimpflanze entspricht, also ein "Hypokotyl" und an dessen Enden einen "Kotyledon" besitzt". Er nennt das Keimkorhizom ein Hypokotyl und dessen Schuppenblätter "Kotyledonen". Über "die Organisation, wie sie bei der Keimung auftritt", kommt die Pflanze sozusagen nicht mehr hinaus.

Auch wir haben uns über die Wurzelspross-Bildung ausgelassen. Wir hatten damals ohne jeglichen weiteren Einblick in alle Literatur den Vorgang nur ganz kurz geschildert. Da aber eine eingehendere Zusammenfassung unserer Beobachtungen und derer unserer Vorgänger nicht ohne jegliches Interesse sein dürfte, so wollen wir uns doch noch einmal an dieser Stelle zu einer Schilderung entschliessen.

Des weiteren mögen die Vorgänge dieses Mal nicht schematisch, sondern mit Zeichnungen (Fig. 10, 11) bildlich dargestellt werden.

Auch hier wollen wir uns mehr auf die physiologische Interpretation werfen,

um die rein morphologisch-anatomischen Betrachtungen etwas zu würzen. Die Wurzeln einer so voll-mykotrophen Pflanze sind in ihrer Ernährung völlig unabhängig vom Stamme. Sie können sich den Kohlenstoff und den Stickstoff restlos selbst erwerben. Da zudem das Rhizom sich ebenfalls als typisches Mykorhizom mit dem Erwerb dieser Stoffe abgibt, so ist es der Wurzel ungewöhnlich ähnlich und auch nur an wenigen Stellen zu einem Speicherorgan geeignet. Somit ist auch diese dezentralisiert, und jede Einzelwurzel hat ihr "Reservdepôt", das sie für die Mykotrophie als "im Geschäft steckendes Betriebskapital" und für ihr Fortwachsen und Bildung von Wundgeweben benötigt. Der Umstand, dass das Rhizom nur sehr kurzlebig ist, was noch zu erläutern sein wird, begünstigt diese Emanzipation der Wurzeln noch in hervorragendem Masse. Die letzte Beeinflussung durch den Spross fällt nun weg. Bezeichnender Weise stirbt nämlich nicht, wie bei anderen Pflanzen, die Wurzel vor dem Rhizom ab, sondern umgekehrt dieses und die Verbindung zur Wurzel. Die Spitze bleibt am Leben und hat noch dazu einen gewissen Schatz von Bil-

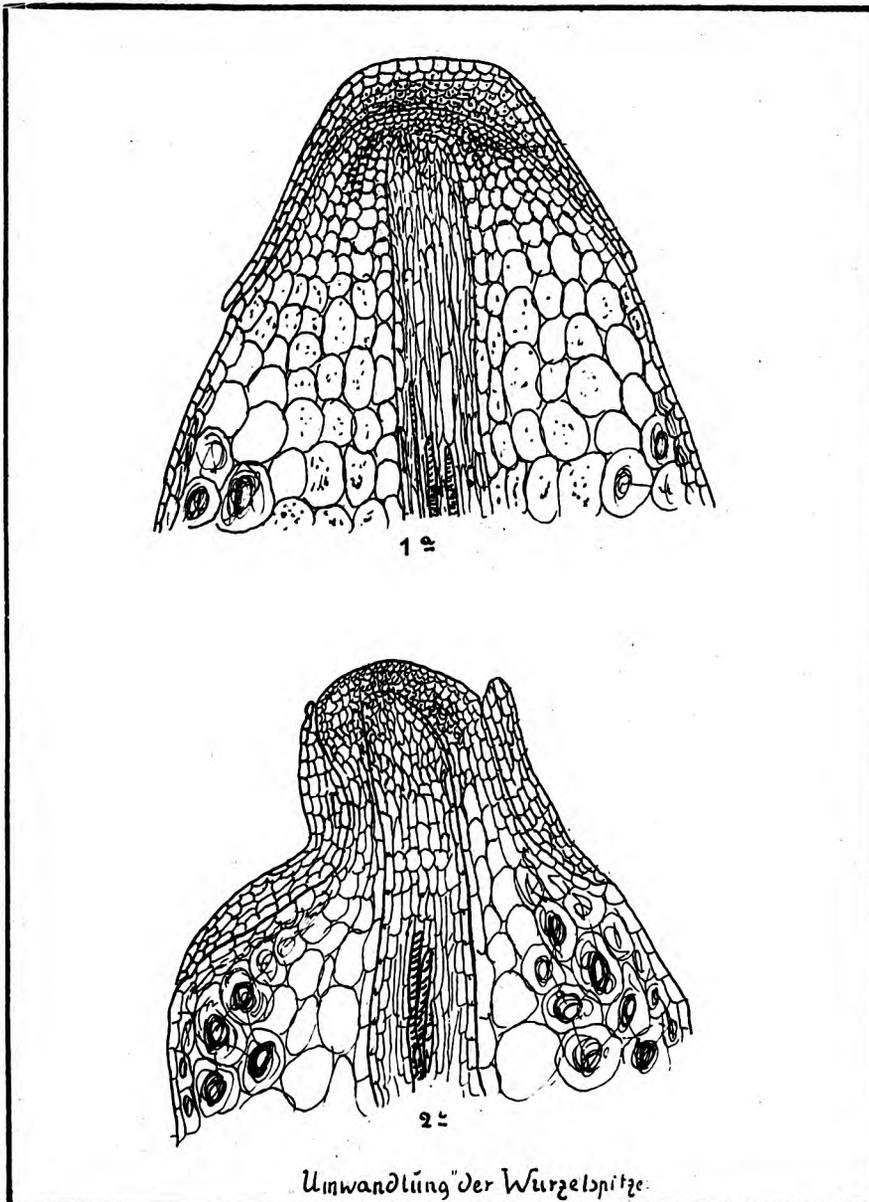


Fig. 10.

dungsstoffen. Künstlich lässt sich der Vorgang sehr leicht durch Verletzen und Loslösen der Wurzeln einleiten. Wir fanden daher die Sprossbildungs-Stadien ganz wunderbar an alten Grabstellen, die wir im Vorjahre angelegt hatten.

Es ist nun nötig, sich die Spitze einer alten Wurzel, welche nicht mehr vorwächst, etwas genauer zu betrachten. Die Abbildung 1a, Fig. 10 und 1, Fig. 11 wird uns darin unterstützen.

Auf der walzenförmigen Wurzel ist die Spitze als ein stumpfer Kegel aufgesetzt. Eine aus gebräunten Zellen bestehende Wurzelhaube bedeckt diese nach unten. Die inneren Zellen derselben sind ebenso wie die Spitze selbst mit Stärke versehen. Die Hauptmasse der Reservestoffe liegt aber etwas weiter hinten und um den Strang herum.

Bereits NOEL BERNARD ist dieses Liegenbleiben der Stücke beim Absterben des Rhizoms aufgefallen. Er schreibt in seinen "Etudes sur la tubérisation, Revue générale de Bot. XIV, 1902 (21):

On moins, en majeure partie l'amidon accumulé n'est jamais consommé par la plante". Bei der Frucht reife z.B. vermindert sich wohl die Stärke im Innern des Rhizoms, im parenchymatischen Marke des Zentralcyinders, nicht aber in der Rindenzone, sowohl des Rhizoms, wie der Wurzeln in der Nähe der Pilzzellen von einem

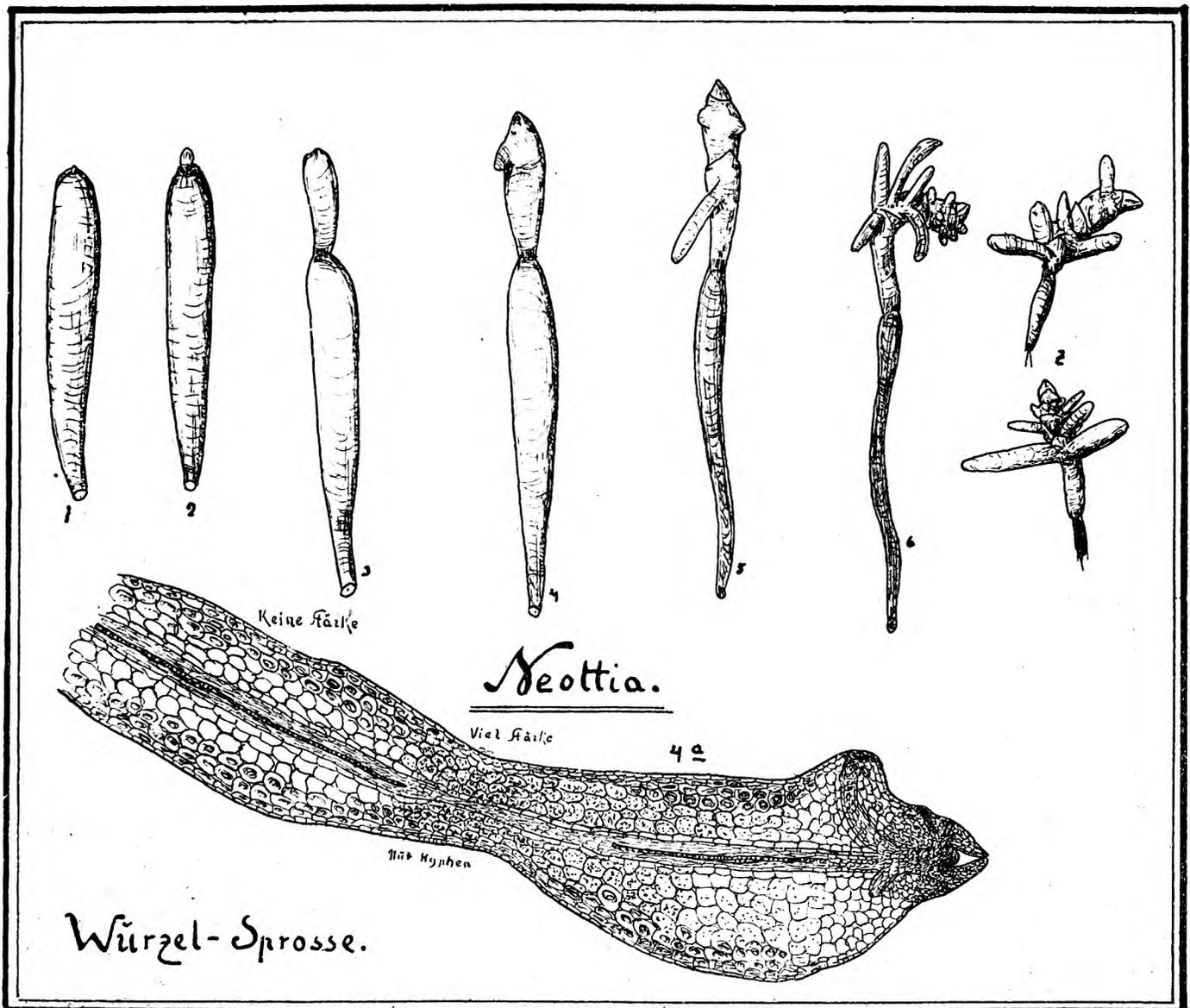


Fig. 11.

Ende zum andern. Wir haben es hier mit einer "Sparstärke" (ZIEGENSPECK in Mez, Archiv VII, 1924) zu tun.

Das innere Gewebe des Spitzenkegels ist kleinzellig. Die Wandungen sind dünn, aber die Kerne sind verhältnismässig gross, wie wir das bei embryonalen Zellen gewöhnt sind. Im Sinne moderner Cytologie konnte man sagen: Die Kern-Plasma-Relation dieser Zellen ist die noch wachstumsfähiger Zellen. Dennoch aber sind diese im normalen Leben nicht im Wachsen begriffen. Die Hauptmasse der durch die Wurzeln erzeugten plastischen Stoffe wandert ins Rhizom und die diese Korrelation vielleicht bedingenden Hormone sind vom Rhizom aus in Tätigkeit. Oder es fehlen vielleicht die Wuchshormone.

Das ändert sich sofort mit der Abtrennung. Sei es, dass hemmende Stoffe fehlen, sei es, dass Wundhormone oder Nekrohormone auftreten. Die embryonalen Zellen der Wurzelspitze sind nicht mehr der Korrelation unterworfen. Sie beginnen wieder zu erwachen. Zudem liefert ihnen die weiter laufende Pilzverdauung die nötigen Betriebsstoffe, welche sie nach Verbrauch der Baureserve an sich ziehen.

Besonders die Zellen des Plerons, aber auch die des Periblems und Dermatogens beginnen sich zu strecken. Aber es entsteht keine Wurzel. Sie haben sämtlich das Bestreben, sich von dem alten Gewebe zu isolieren. Es ist nur ein ganz eng begrenzter Teil an der Spitze, auf den das Wachstum beschränkt bleibt. Die Wurzelhaube wird, wie das Bild, Fig. 10, 11 2a und 2 zeigt, gesprengt.

Betrachtet man das Bild allein, so könnte man sehr gut von einer Umwandlung der Wurzelspitze in ein Meristem des Mykorrhizoms, also eines Sprosses reden. Andererseits aber gibt das Wiedererwachen bereits ruhender Zellen der ganzen Bildung doch den Charakter von etwas "Adventivem". Erinnerung man sich aber noch gar der verwandten *Listera cordata*, welche eine höhere Stufe der Organisation erreicht hat, so wird man doch richtiger "von einem Hinaufrutschen eines adventiven Wurzelschösslings auf die Wurzelspitze" reden können, zumal sich offenkundig nicht die Wurzelhaube daran beteiligt, also nur ein Teil des Gewebes. Da aber auch die Rinde sich mit beteiligt, so ist anatomisch die Bildung nicht aus sich selbst heraus genau zu erkennen. Es bedarf des Vergleiches mit Verwandten. Auch hier könnte man das vom Entstehen adventiver Bildungen unter Beteiligung aller noch embryonalen Zellen Gesagte wiederholen.

Die Bildung beginnt sich nun vorzuwölben und nach der Spitze zu zu verbreitern (Fig. 11). Ein angelegtes Schuppenblättchen lässt die Sprossnatur erkennen. Sonst aber besitzt das Organ ganz den Bau einer Wurzel. Es ist somit ein Mykorrhizom.

Mit der Weiterentfaltung beginnt die Tragwurzel an plastischen Stoffen zu verarmen. Die Betriebsstoffe wandern nun doch aus und in das neue Glied. Auch die Pilze werden restlos verballt. Dafür aber zwingen sie sich durch die enge Stelle in das neue Mykorrhizom vor.

Bevor wir auf die weitere Schilderung des Mykorrhizoms eingehen, ist es nötig, die Verengung am Übergange zu betrachten. Besonders Fig. 11, 4a wird uns mancherlei Einzelheiten verdeutlichen.

Im Verlaufe der Verengung bleibt der Strang auf einer sehr wenig ausgegliederten Stufe stehen. Die Zellen verlängern sich zwar etwas, aber sie nehmen nicht in den Querrichtungen zum Verlaufe an Zahl und Durchmesser zu. Eine Differenziation von Tracheen oder Tracheiden findet sich nicht im geringsten. Es sind nur Leit-zellen.

Auch die Zellen der Rinde bleiben klein, sie führen dagegen auch noch in späterer Zeit Stärke, solange die Verbindung zur Tragwurzel nicht unterbunden ist. In den beiden äussersten Lagen sind die Zellen von Langhyphen durchzogen. Eine üppige Entwicklung der Pilze findet aber trotz der Stärke-Nähe nicht statt. Dieser Umstand ist wegen unserer Deutung des Vorlockens der Pilze hervorzuheben. Also nicht die Pilze verzuckern die Stärke, sondern die Pflanze tut dies auf Anreiz der Pilze in bestimmten Zellen. Es steht dieses Verhalten in schroffem Gegensatz zu dem vorderen Teile des Mykorrhizoms.

Wenn nun im Verlaufe der Entwicklung die Tragwurzel völlig entleert und die Pilze darinnen völlig verballt sind, dann ergreift das Gewebe dieser Verengung

eine Umwandlung. Zunächst wird die hier lagernde Stärke verarbeitet, und ihre Zellen beginnen sich zu bräunen und "konservierende Stoffe" abzulegen. Auch hier sehen wir wieder eine "Sparstärke" als "Baureserve". Die ganze Ausbildung des Gewebes deutet schon frühzeitig auf eine Abschlussstelle hin:

In einiger Entfernung von der Verengung hat sich das Mykorrhizom soweit verdickt wie die Spitze der Tragwurzel. Ganz ebenso wie in dieser ist das Bündel gebaut. Es ist zunächst von einer 3 bis 4-zelligen Schicht mit Stärkegehalt umgeben. Nach aussen schliessen sich die Pilze-beherbergenden Schichten an. Diese haben zunächst völlig den Bau, wie ihn MAGNUS für die Wurzeln schildert.

Sehr frühzeitig bildet sich kurz hinter der kleinzelligen Spitze die erste oder die ersten beiden Nebenwurzeln aus. Es geschieht dies "adventiv exogen". Wir werden auf dieses Moment noch zurückzukommen haben, da es bereits hier in gleicher Weise sich abspielt wie an der ausgewachsenen Pflanze. Diese Würzelchen sind noch klein, wie Fig. 11, Bild 5 zeigt. Aber im Innenbau und in der Funktion gleichen sie völlig den späteren.

Wenn das erste Glied sich gestreckt hat und das zweite sich anschickt, die Wurzeln nun in Fünffzahl auszustrecken, dann ist die Tragwurzel erledigt und der Abschluss tritt ein. Nachdem wird das Mykorrhizom etwas dicker und treibt im dritten Gliede nochmals eine grössere Zahl Wurzeln vor. Diese sind dann besonders im Herbst und Winter tätig. An der Spitze steht nun ein kräftiges Auge. Da die Weiterentwicklung im nächsten Jahre offenkundig so verläuft, wie bei den Keimpflanzen, von denen nun gleich zu berichten ist, so möge die Schilderung hier erspart bleiben. Zudem dürfte es nicht möglich sein, die Abstammung beider Stücke auseinander zu halten.

Gerade so wie bei *Limodorum* sehen wir auch bei der vegetativen Vermehrung im Grunde genommen ein Gebilde entstehen, das sich kaum von den aus den Samen entstandenen unterscheiden lässt (23).

Dieses Vorwalten der Wurzelschösslinge ist aber erst dann völlig verständlich, wenn man vom biologischen Standpunkt an die Fragestellung herantritt. Durch die Nestwurz wird der Boden in enzymatischer Weise durch in ihrem Innern lebende Pilze ausgebeutet. Es ist der Ort, an dem gewisse Humussubstanzen gerade von dem Mineralgrund ausgeflockt werden. Über diese Dinge bitten wir Näheres in unserer Wurzel-Arbeit nachzulesen. Das Nest ist imstande, einen beschränkten Bodenraum intensiv auszubeuten. Die Abscheidungen von Jahren sind im Laufe eines Jahres ausgesogen. An der alten Stelle ist nichts mehr zu holen. Bedenkt man nun die Schwierigkeiten, welche eine Keimung am richtigen Orte in der richtigen Tiefe hat, so wird man sehr leicht diese Vermehrung an der richtigen Stelle beurteilen können. Die Neottien sind immer nesterweise bei einander. Die Spitzen der Wurzeln stehen nun an der Grenze des noch nicht ausgenützten Bodens. Hier also ist die junge Pflanze gleich an der richtigen Stelle. Die Augen am Rhizom selbst stehen nicht so günstig. Doch wollen wir an hand der Angaben von NOEL BERNARD auch diese näher betrachten.

Augenvermehrung nach BERNARD (21).

Der Autor ist der Meinung, die Axe einer blühenden Pflanze beginne mit der Keimaxe. Das Mykorrhizom sei ziemlich alt. Doch sind die Ansichten über die Entwicklung nicht ohne Interesse.

Die Augen sitzen nach ihm in den Achseln von Schuppenblättern, die hinteren Schuppenblätter aber führen keine. Sie entstehen im gleichen Jahre nach unseren Ergebnissen dicht an einander gedrängt. Erst dann strecken sich die sie trennenden Internodien durch interkalares Wachstum und werden zu "Stubercules", das heisst sie schwellen an und nehmen zuerst "Speicherstärke" auf. Erst später werden diese tubercules infiziert. In der Folge der Entwicklung isolieren sich nun die Augen und werden nach einander von den Pilzen erreicht. Es werden die scheidewärts gelegenen Augen später von den Pilzen erreicht als die nach dem Hinterende zu gelegenen. Er glaubt nun die verschiedene Ausbildung der Augen auf die

frühere oder spätere Ansteckung durch die Pilze zurückführen zu müssen. Die zwischen den Augen und dem verpilzten Teile des Rhizoms liegenden Internodien (tubercules) üben eine gewisse Schutzfunktion aus. Sind die Pilze zu nahe, wie bei den ersten Schuppenblättern, so kommt es zu keiner Ausgliederung, ja, es kann das

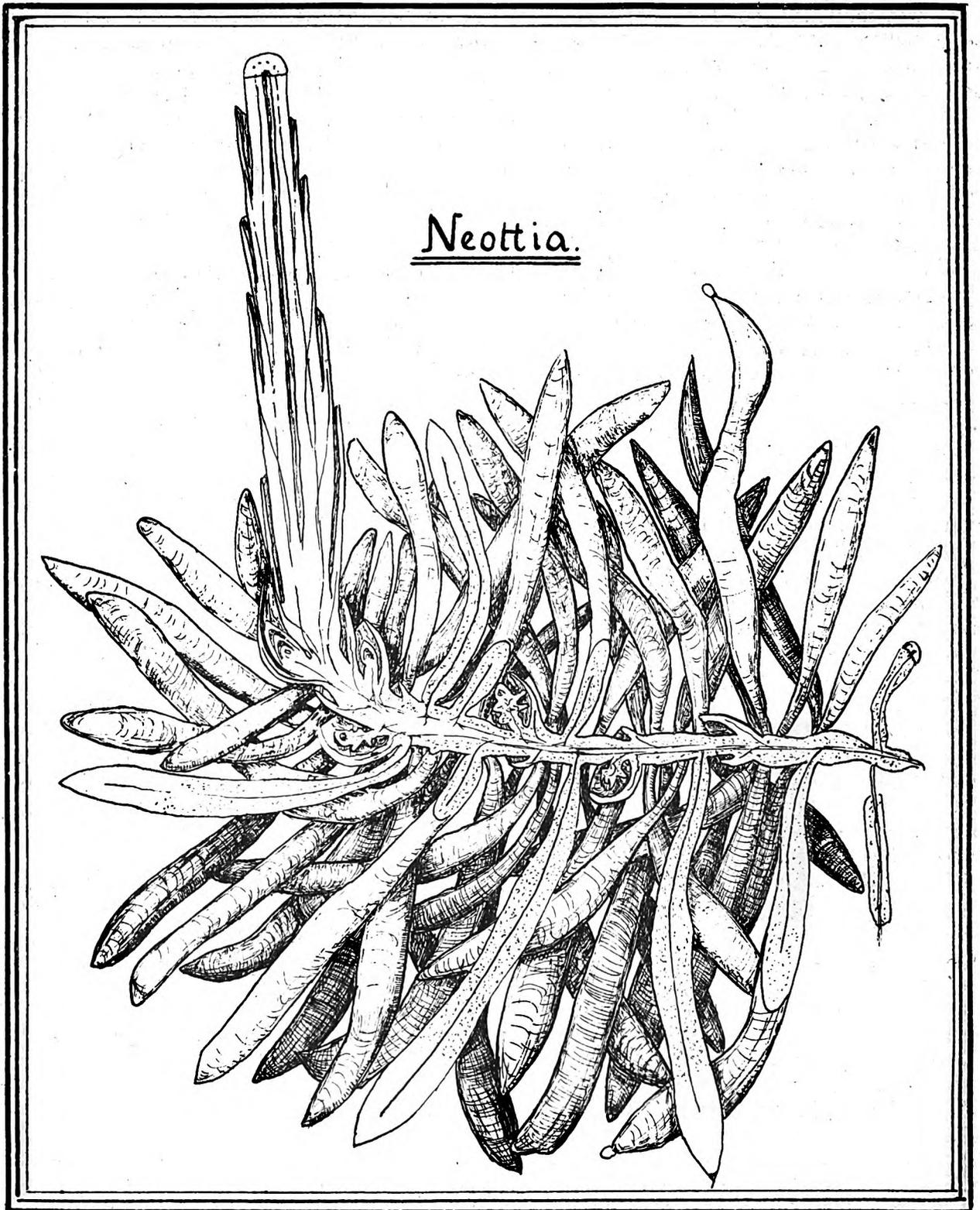


Fig. 12.

Auge selbst wie beim ersten Gliede des Jahres fehlen. Zur Veranschaulichung diene die Zeichnung eines blühenden Stückes (Fig. 12), dessen Wurzelstock halbiert ist. Das erste Schuppenblatt ist (da zum vorjährigen Triebe gehörig) weggefault. Das hinterste der Zeichnung trägt kein Auge.

Erfolgt das Erreichen durch den Pilz etwas langsam, so hat das Auge Zeit, Internodien abzugliedern, welche es vor der Infektion schützen. Das nächste Auge ist aber doch nach seiner Ansicht zu früh erreicht worden, als dass es zu seiner Ausbildung die nötige Zeit gehabt hätte, "tubercules" abzugliedern. Es bleibt daher auf einem wenig fortgeschrittenem Stadium stehen.

Die beiden nächsten Glieder haben endlich bereits mehr Zeit gehabt, sich durch "tubercules" zu schützen; sie sind daher bedeutend weiter gekommen. Sie haben aber doch noch mit dem Endophyten zu kämpfen und können sich erst durch mehrere Internodien, die Pilze abwehrend, zu einer kräftigen Pflanze entwickeln.

Die am weitesten vorne stehenden Augen dagegen sind durch die Glieder des Wurzelstocks selbst geschützt; der Einwirkung der Pilze entzogen, gliedern sie sich normal aus. Ja, das Triebende hat sich sogar zu einem Blütenstande entwickelt. BERNARD kommt dann zum Schlusssatze: "La tuberisation et la lenteur de leur différenciation sont les conséquences de l'infection".

Die Sache wäre an sich sehr schön, doch ist es eine allgemein beobachtete Tatsache, dass sich die Augen am Ende mehr der Blüte anpassen als die hinteren. Das Gleiche tritt zum Beispiel bei *Helleborine microphylla* und anderen Orchideen ein, deren Rhizom immer unverpilzt ist. Es handelt sich hier um Korrelations-Erscheinungen, welche nicht das geringste in ihrer Ursache mit den Pilzen und den durch sie verursachten "maladie bien faisante" zu tun haben.

Die Triebe in der Nähe des Blütenstandes sind eben gebaut, um einen solchen beim Verletzen zu erzeugen oder das Rhizom als Sympodien fortzusetzen. Als solche sind sie noch nicht spezialisiert. Die weiter hinten gelegenen Augen sind dagegen dazu bestimmt, das Rhizom vegetativ zu vermehren. Sie sind mit Pilzen bereits versehen und hierzu geeignet. Die Pilze wachsen (wie wir das z.B. erst oben bei dem Verengungsabschluss gesehen haben) nicht dahin, wo sie können, sondern ihr Vorwachsen wird von der Pflanze geregelt und dahin geleitet, wo die für ihre Verteilung und Ausbeutung und Ausbreitung vorgesehenen Zellen sind.

Dennoch aber entfalten sich die Augen (abgesehen von End-Auge oder dem verletzten Auge) nur selten. Wir möchten sie eher als Reserve-Augen deuten. Den Wurzelschösslingen sind bedeutend günstigere Ernährungsbedingungen gegeben. Wir sahen desgleichen ja schon bei *Listera cordata*, selbst bei *L. ovata* erscheinen. Doch können sie sich gelegentlich auch entfalten, besonders, wenn durch Verletzungen oder Störungen die Korrelations-Erscheinungen gestört sind.

Nachdem wir so die Untersuchungs-Schwierigkeiten kennen gelernt haben, wollen wir uns an di

Keimungsgeschichte

heranwagen (Fig. 15, 14). Der erste, welcher Keimungsstadien der Nestwurz gefunden haben wollte, war IRMISCH (3). Er hatte jedoch bereits ziemlich alte Stadien, bei denen man (nach seinen Abbildungen zu schliessen) nicht unterscheiden kann, ob es Stücke aus vegetativer Vermehrung oder Samenkeimung sind.

Dagegen hat NOEL BERNARD (21) die ganz jungen Keimmykorhizome in Händen gehabt. Es waren ja die ersten jungen Keimlinge, welche man überhaupt gesehen hat. Gewissermassen ein Zufall führte diese ihm in seine Hände: "Des pieds en hampe souterraine." "Manche Stengel der Nestwurz blühen und fruchten, ohne die Erde zu verlassen. Ihre Samen keimen in denselben Früchten, wo sie sich gebildet haben". (Certains pieds de *Néottia* fleurissent et fructifient sans sortir de terre. Leurs grains germent dans les fruits mêmes où elles se sont formées). Wir wollen im folgenden auf die denkwürdige Schilderung der Keiminfection nicht eingehen, da sie der Beschreibung der Keimung vorbehalten sein soll.

Wie dieser ganzen Gruppe fehlt dem Samen der "Suspensor-Pol". Wenn die Pilze

am Ende in die Samen gelangt sind, dann wandelt sich das Öl in Stärke um. Während der Hinterpol bleibt, wie er ist, schwillt fast nur der vegetative Pol an. Als Spezialität unserer Gruppe fehlt den sich nun bildenden kleinen Keimungsmykorrhizen die Behaarung. Auch unsere Stücke zeigten das gleiche Verhalten. " La surface est parfaitement lisse. On n'y distingue ni poils ni papilles d'aucune

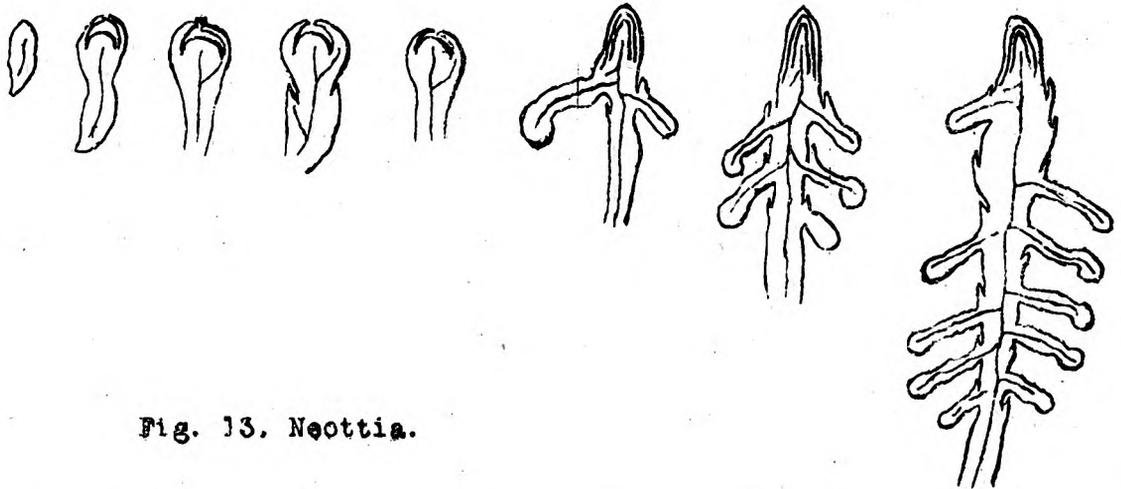


Fig. 13. Neottia.

sorte". Nur am Hinterrande gehen die Pilze an die Oberfläche. Es ist also das gleiche Verhalten, das wir bei *Listera ovata*-Keimlingen gesehen haben.

Bis dahin ist die Schilderung richtig. Nun aber hat BERNARD wie IRMISCH das rasche Absterben der Glieder verkannt, weil er nur im Frühjahr gesucht hat. Die Nestwurz besitzt, wie wir das bei den "Saprophyten" des immer feuchten und immer Nährstoff-reichen Waldhumus gesehen haben, keine so ausgesprochene Periodizität, wie etwa die Orchideen des Heidehumus. Dennoch aber ist eine gewisse Gliederung durch das Absterben des letzten Gliedes der Sprosskette gegeben.

Nach BERNARD sollen gleich nach der ersten Einschnürung die ersten Wurzeln kommen. Es handelt sich um ein Stück, das im Frühling des zweiten Jahres gesammelt ist (Fig. 15). Es handelt sich aber bei solchen Stücken um Anschwellungen. Im Juni oder Juli soll erst die Keimung stattfinden. Im zweiten Jahre sollen die ersten

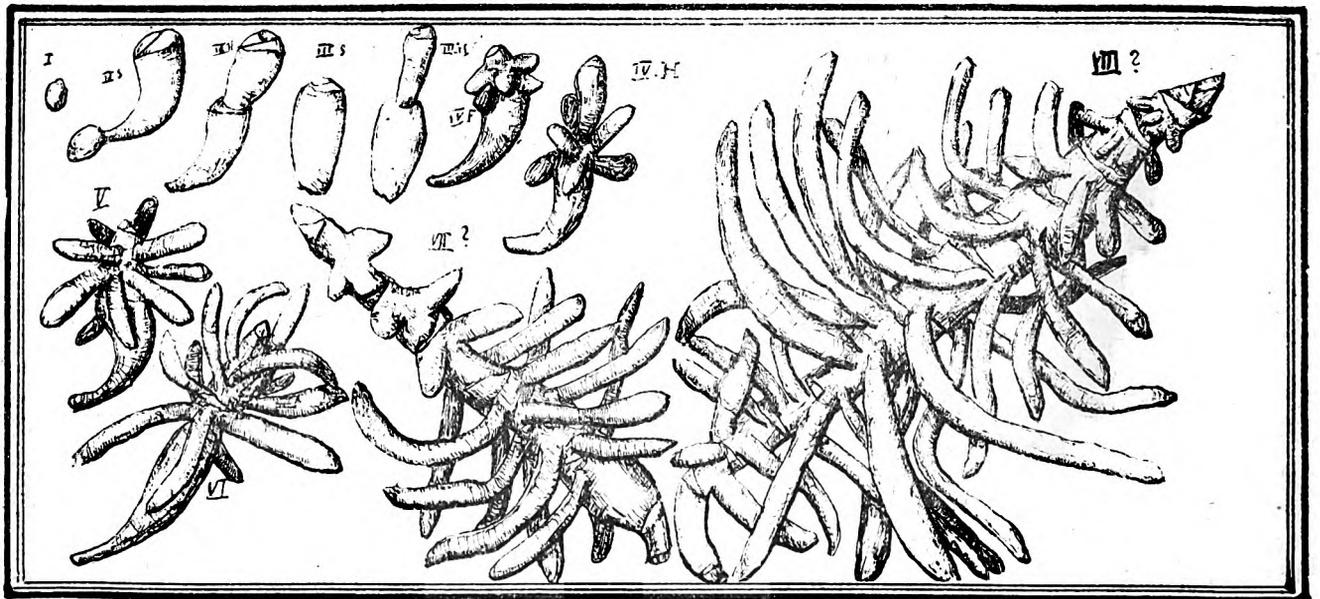


Fig. 14.

Wurzeln erscheinen. Das ist ein Schluss, der aus der Deutung des Hinter-Endes des Rhizoms als "Procormus" gezogen wurde. Er glaubt nämlich ebenso wie IRMISCH an eine lange Lebensdauer des Rhizoms und kommt durch seine nur zur Blütezeit vorgenommene Untersuchung und durch die fehlende anatomische Betrachtung zu diesem Fehlschlusse.

Wir haben zu verschiedenen Jahreszeiten Stücke aufgesammelt und kommen auch durch ein genaues anatomisches Studium zu folgender Keimungsgeschichte. Dieses ist schon einmal (FUCHS und ZIEGENSPECK in Mez, Archiv XII, 1925) veröffentlicht worden. Dennoch sei sie an dieser Stelle ein zweites Mal vorgenommen, um die Axen-Bildungen der *Neottia* möglichst vollständig zu schildern.



Fig. 15.

Bis zum Herbst des Keimjahres bringt es die Pflanze nur zu einem recht kümmerlichen Keimling, wie ihn BURGEFF beschreibt. Unsere Figuren 13 und 14 sollen den Gang veranschaulichen.

In der nun folgenden Zeit verlängert sich die Spitze zu einem schlanken Stiel, der sich an der Spitze verbreitert und ein kleines Scheidenblättchen trägt. Das Hinterende fällt bereits dem Absterben anheim. Im dritten Jahre treibt ein etwas dickeres Internodium. Auch dieses Mal stirbt der vereinzelte Teil bald ab. Dieses kurze Leben der Teile wird uns sofort verständlich,

wenn wir uns vergegenwärtigen, dass nur auf kurze Entfernung hier eine fermentative Wirkung erzielt wird. Wenn der Boden ausgesaugt ist, sind die alten Enden wertlos. Sie werden daher bald abgestossen, im Gegensatz zu der wesentlich anders gearteten "koralloiden Mykorrhiza", wie sie BURGEFF nennt. Die Emissionshyphen ziehen aus grösserer Weite die Stoffe heran. Dafür hat aber die neottide Mykorrhiza den Vorteil einer restlosen "Beherrschung des Pilzes".

Für die Erforschung der Entwicklungsgeschichte ist das aber eine schwer vermeidliche Klippe. Wir hoffen, diese im folgenden sicher umschiffen zu haben.

Nunmehr erscheint in jedem Jahre ein schlanker Stiel als erstes Produkt der Entwicklung. Dieser ist im Prinzip genau so gestaltet, wie die bei der vegetativen Vermehrung. Es ist dasselbe Trennungsgewebe vorhanden, und es erfolgt auch der gleiche Modus der Pilz-Einwanderung und Metadermatisierung wie dort.

Im vierten Jahre werden in noch zu schildernder "adventiv exogener" Art die ersten, noch sehr kurzen und dünnen Würzelchen gebildet. Es werden bereits zwei Glieder gebildet. Ein schlankes hinteres, das häufig noch den Rest des Vorderendes des Vorjahrs wie einen "Procormus" trägt, und ein dickeres Vorderglied. Dieses ist an seiner Spitze mit der Knospe gekrönt, welche nun schon grössere Schuppenblätter besitzt.

Im 5. Jahre kommt es bereits zur Entfaltung von 3 Gliedern, welche ebenfalls Schuppenblätter und nun schon etwas längere Wurzeln tragen. Die Wurzeln haben aber auch hier (wie bei der erwachsenen Pflanze) ein sehr beschränktes Wachstum, an dessen Ende sie bereits zu ganz winzigen vegetativen Schösslingen sich entwickeln können. Diese ähneln in Gestalt und Grösse noch mehr dem Frühstadium der Keimgeschichte, wie die der Erwachsenen. Im nächsten Jahre bereits sind sie von den zweijährigen Keimstücken nicht zu unterscheiden.

Diese Stücke im fünften Jahre ähneln, wenn das vorjährige abgegliedert ist, dermassen den Stücken der vegetativen Vermehrung aus den Wurzeln der erwachsenen Pflanze, dass es unmöglich ist, sie von diesen mehr zu unterscheiden. Das war auch schon BERNARD aufgefallen als er schrieb "Il n'est pas facile de savoir si les plantes, que l'on trouve à des stades avancés de développement, proviennent de graines ou des semblables tubercules radicaux. Le développement doit se poursuivre de la même manière". Auch wir wollen in der weiteren Schilderung uns nicht darum kümmern, was der Ursprung der Stücke ist.

"J'étudierai la suite des phénomènes qu'il présente, sans me préoccuper de l'origine des plantes, que j'ai récoltées. Elles étaient pour les suites généraux

que j'ai à indiquer comparables les unes aux autres". Wir waren, ohne Einblick in die Literatur gehabt zu haben, zu genau dem gleichen Schlusse gekommen.

Im sechsten Jahre entstehen schon 4 bis 5 Internodien. In der Achsel des fünften Internodiums erscheint ein Auge. Dieses ist aber sehr klein und entwickelt sich nicht mehr weiter.

Die Grösse der Wurzeln nimmt von hinten nach vorne zu. Die Organisation nähert sich schon mehr und mehr der der erwachsenen.

Im siebenten Jahre sind schon 6 bis 7 Glieder da. Jedes Schuppenblatt am 5.-6. und 7. Gliede trägt ein Auge. Diese entwickeln sich immer mehr, je weiter sie nach vorne kommen. Der Trieb an der Spitze ist nun sehr gross geworden. Er ist konisch.

Die Augen beginnen häufig mit einer vegetativen Vermehrung.

Etwa in acht Jahren erstarkt die Pflanze so, dass sich bereits am 3. Gliede Augen bilden. Im ganzen sind 5 Augen an den 7 Gliedern vorhanden. Bis zum Herbst hat im Innern der nun sehr grossen Spitzenknospe sich ein Blütenstand gebildet. Die Pflanze hat dafür an der Spitze viele Reservestoffe angesammelt.

Nun etwa im neunten Jahre treibt der Blütenstand hoch.

Bis jetzt war die Pflanze monopodial gewachsen, nun aber stirbt ihre Spitze in den meisten Fällen ab. Das vorderste Auge kann nun die mitunter nicht für die Blütenbildung verbrauchten Reservestoffe an sich ziehen und einen neuen Trieb bilden, der besonders kräftig ist. Man kann das Verhalten natürlich auch ein Sympodium nennen, dessen alte Teile absterben. Das ist im Grunde genommen Geschmackssache. Es klärt sich also der Streit, ob die *Neottia* nach der Blüte weiter wächst oder abstirbt, auf diese sehr einfache Weise.

Unter Umständen, d.h. wenn die Reservestoffe nicht völlig durch den Blütenstand verbraucht sind, entwickelt sich das vorderste Auge zu einem besonders kräftigen Mykorrhizom, das sogar im nächsten Jahre blüht. Gräbt man ein solches Stück im Winter heraus, so hat es oft ein ganz merkwürdiges Aussehen, da natürlich auch eine Vermehrung durch Wurzelschösslinge und Augen erfolgt. Wir geben eine Abbildung davon bei Fig. 16. Es machen solche Stücke nicht im mindesten den Eindruck des normalen. Sie haben etwas "Charakteristisches" an sich. An dem Stücke sind nur die Augen gezeichnet, nicht die bereits völlig losgelösten Wurzelschösslinge.

Um uns nicht dem Vorwurfe einer nicht gründlichen Behandlung auszusetzen, mögen die hauptsächlichsten Ergebnisse der Literatur zu den Fragen der wiederholten Blühfähigkeit herangezogen werde.

Blühfähigkeit.

Wie so häufig hat auch hier IRMISCH (3) das Richtige getroffen: "Wenn uns auch aus dem bisherigen erhellt, dass unsere Pflanze eine ähnliche Ausrüstung zu perennieren hat wie *Listera ovata*, so muss ich doch entschieden in Abrede stellen, dass ihr in Wirklichkeit eine solche fast säkuläre Dauer wie der letzt genannten Pflanze zukommt. Wie sie früher zur Blüte gelangt, erschöpft sie sich früher. Unter den zahlreichen Stücken,



Fig. 16.

die ich ausgrub, fand ich allerdings viele, wo neben dem diesjährigen Blütenstengel noch der vorjährige abgedorrte stand, auch noch solche mit einem Reste des zweit-vorjährigen. An dieser hatte sich zugleich eine Knospe fürs nächste Jahr kräftig entwickelt. (Es hat sich also jedes Jahr das vorderste Auge zu einem neuen blühfähigen Mykorrhizom entwickelt.) Aber sehr häufig, weit häufiger in jedem Falle, als bei irgend einer anderen einheimischen Ophrydee oder Neottiacee (*Epipogon!*) sterben die Exemplare nach der Fruchtreife gänzlich ab, wobei die Wurzeln noch die längste Lebensfähigkeit behaupten (Wurzelschösslinge!). Viele Exemplare, die im Frühjahr geblüht und in den holzigen Kapseln noch die Samen hatten, waren mit ihren unterirdischen Axeteilen schon im September abgestorben. Die Wurzeln waren hier zum Teil noch erhalten. Bei vielen vom vorigen Jahre stehen gebliebenen abgestorbenen Stengeln fand ich also, wenn ich nachgrub, nur vermoderte Wurzeln".

Wie drei Blütenstände zusammenkommen, beschreibt unter anderem bereits IRMISCH: "Nicht selten geschieht es, dass ein Trieb, der seiner Anlage nach dieses Jahr zu einem Blütenstengel hätte ausgewachsen sollen, als starke Knospe unter dem Boden bleibt; dann pflegen eine oder zwei Knospen an seinem Grunde im Laufe des Sommers sich fast ebenso stark wie jener Muttertrieb zu entwickeln und sich zu bewurzeln, und mit ihm zugleich im nächsten Frühling ihre Blütenstände über den Boden zu erheben". Das sind also verzweigte Rhizome.

Während nun also IRMISCH in manchen Fällen ein alljährliches Blühen annimmt, und sich DRUDE ihm anschliesst (Die Biologie von *Monotropa Hypopitys* und *Neottia nidus avis*, Göttingen 1873), verneint das PRILLEUX (Etude du mode des végétations des Orchidées, Ann. sc. nat. Bot. 5 série 7, 1862). - Es ist aber nicht so wie BERNARD schreibt, dass IRMISCH ein immer alljährliches Blühen annimmt. BERNARD fand auch nur selten am Fusse des verdorrten Fruchtstandes im April neue Blütentriebe. "Meist überstürzt sich das Rhizom", schreibt er, "in der Entwicklung der Axen so, dass 2 - 3 zugleich blühen. Diese erschöpfen sich und das Sympodium stirbt. Man findet zwar oft an der Spitze einen weit ausgebildeten Trieb zur Blütezeit, aber die meisten sterben im Herbst, bevor sie zur Blüte (und Entwicklung) kommen". BERNARD glaubt, dass daran das "Vorschieben der Infektion schuld ist". Das ist sicherlich nicht der Fall. Die "Doppelköpfigkeit" eines Rhizoms, wie sie der Florist nennt, ist hier aber sehr selten, wenigstens in unseren Gegenden. Diese Erscheinung finden wir ja auch bei anderen Orchideen wieder.

Wir können also unsere Ansicht folgendermassen mit der von BERNARD (und wir müssen sogar sagen IRMISCH) zusammenfassen:

Der Blüten- und Fruchtstand zieht eine ungeheure Menge von durch jahrelange Mykotropie aufgespeicherten Reservestoffen an sich. Zunächst werden die ihm nächsten Axenorgane ausgesogen. Meist aber genügt das hier vorhandene nicht und es kommen auch entferntere Zonen daran, dadurch werden dem Auge an der Spitze in der Mehrzahl der Fälle die Mittel zur Weiterentwicklung genommen. Nur bei ganz günstiger Ernährungszustande bleibt für dieses genug übrig, um auszutreiben. Aber, wie unsere Beobachtungen mit PRILLEUX übereinstimmend ergeben, - das in dem einen Jahre erworbene reicht oft nicht aus, um im nächsten Jahre eine Blüte zu bilden. Die Grösse der Blüten und auch die "Rasse" scheint dabei aber eine gewisse Rolle zu spielen. Mitunter kommt es aber vor, dass sich auch noch andere Augen entwickeln können.

An die Wurzeln gehen die Forderungen nur dann, wenn die Blütenstände oder die Augen der Stoffe bedürfen. Das ist aber, ausser bei den Augen nur sehr selten der Fall. Wir wissen, dass Bau-Sparstoffe nur bei sehr grossem Bedarf angegriffen werden, um abtransportiert zu werden.

Meistens haben die Wurzeln die Möglichkeit, an ihren Spitzen Schösslinge zu treiben wenn sie nicht "korrelativ" durch die Augen gehindert sind. Aber es kommt auch vor, dass die Pflanze restlos abstirbt.

Wie schon angedeutet, macht dabei der Standort ungeheuer viel aus. Es dürfte aber daneben auch eingewisser Unterschied in der "Rasse" vorliegen. Einige von unseren Beobachtungen deuten auf etwas ähnliches hin.

Wir kommen nun zu den schon im ersten Teile gestreiften Kapitel:

Unterirdische Blüten und Fruchtstände.

Über diese wahrscheinlich von IRMISCH schon gefundenen, aber verkannten "kleistogamen Blüten" möchten wir etwas eingehender schreiben, weil sie gerade hier in mehr als einer Richtung Interesse erheischen.

Man findet, dass ein Blütenstand sich nicht völlig entwickeln sondern unterirdisch bleiben und völlig übersprungen werden kann. Erst der Blütenstand des nächsten "Jahres" kommt zur Blüte. Wir müssen bedenken, dass IRMISCH des Glaubens ist, dass ein Rhizom Jahre alt sei, also jedes Glied einen Jahrestrieb oder die Hälfte eines solchen darstelle. Wir sehen also, dass von den mitunter in Zwei- bis Dreizahl angelegten Blütenständen der eine (ältere) korrelativ gehemmt sein kann, sodass er sich nicht entwickelt. Diese Hemmung braucht nun nicht so ganz völlig zu sein. Der Spross entwickelt sich wohl, bleibt aber unterirdisch (Fig. 17). Es kann das auch bei dem Hauptsprosse eintreten. Irgend ein Stein oder dergleichen kann auch das Vorbrechen hindern. Dennoch entfaltet sich die Blüte und es erfolgt Selbstbefruchtung. - Die Samen können auch unterirdisch reifen. Solche durch irgend einen "inneren Umstand" erzeugten Bildungen können durch eine sprunghafte oder auch allmähliche Änderung des Erbplasmas erzeugt sein. Sie stellen dann unterirdische Fruchtstände als Mutation oder "Anpassung" entstanden, dar. Da die Pilze im Rhizom bei der Reife auch weiter vorne hineinwachsen, so ist ein Vorwachsen in den Fruchtknoten keine Unmöglichkeit. Es entstünde auf diese Weise eine Blütenpflanze mit völlig unterirdischen Organen. Die Entstehung birgt an sich keine Zweckmäßigkeit, sie wäre rein durch Zufall entstanden, aber, es könnte diese Einrichtung dennoch einmal Selektionswert bekommen, sodass derartige Rassen entstehen könnten. Soweit ist der Prozess nicht gegangen. Immerhin haben wir offenbar den Anfang davon in den Händen.

Wir wollen NOEL BERNARD darüber berichten lassen. Gleichzeitig wollen wir die Kopie seiner Abbildung (Fig. 17) zusetzen.

"Die Blütenstände dieser Art sind in der Regel nicht an tiefer gelegenen Rhizomen, als die normalen".

Es ist also kein "nicht durchbrechen können", sondern eine Hemmungsbildung, möchten wir hinzufügen. "Sie krümmen sich und rollen sich spiralförmig ein, sodass die Früchte unter das Rhizom zu liegen kommen. Schon im April" (also vor der Entfaltung) "sind sie an der Durchkrümmung der Sprosse kenntlich, während die normalen senkrecht stehen. Die Blüten öffnen sich wie die der Luftstän-

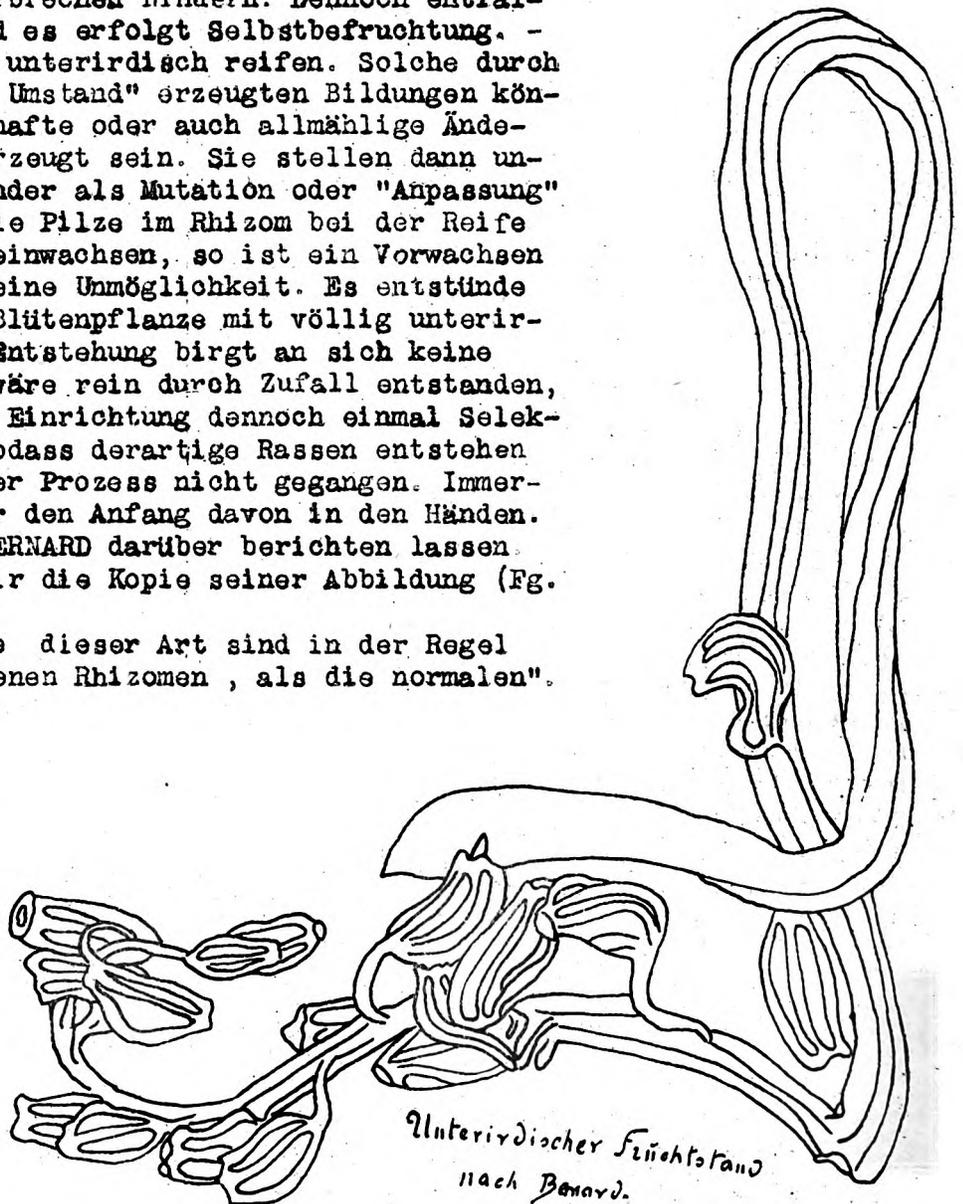


Fig. 17.

de, auch hat der Pollen dieselbe Gestalt. Da der Boden des Standortes mirbe war, so können Widerstände nicht an der Sache "schuld sein".

"Elle est attribuable à un état particulier des pieds, qui s'enterrent et non à circonstances accidentelles extérieures".

Die Verpilzung geht schon früh weiter hinauf, ja erreicht bereits im April die ersten Blättchen. In der Blütezeit ist der Unterschied nicht mehr so deutlich. Er betrachtet diese Bildungen als Zwischenglieder zu den durch Verpilzung absterbenden. Der Stamm solcher unterirdischen Fruchtstände ist von Pilzen durchsetzt. Die Bedingungen zur Keimung mit Pilzen sind also hier sehr günstig.

Wenn man diese Dinge sieht, möchte man schier glauben: es gibt Blütenpflanzen, die auch völlig Hypogäe sind. - Ob sich noch anderwärts solche finden, kann man nicht wissen.

Aufbau der Rhizome.

Betrachten wir ein blühendes Exemplar der Pflanze, so finden wir am Hinterende einen dünnen Ansatz. Das ist aber keine Keimaxe, sondern das Ansatzstück an das vorjährige Rhizom.

Schneidet man die Wurzeln weg, so findet man etwa 7 Internodien. Es kann deren Zahl aber auch auf 10 steigen, wie die beigegebene, nach



Fig. 18.

IRMISCH gezeichnete Abbildung (Fig. 18) veranschaulicht. Die 3 oder 2 letzten tragen keine Augen in den Achseln ihrer Schuppenblätter. Diese sind breit und stehen gegenständig. Das vorderste Glied pflegt keine Wurzeln zu besitzen und die grösste Knospe zu tragen. Über die Ausbil-

dung der Knospen gilt das bei deren Austreiben gesagte. Es möge hier nur beigelegt werden, dass sie hinten am wenigsten gegliedert sind, dann bereits die Anlagen von Wurzeln und Pilzen an ihrer Basis tragen, nach vorne zu aber bis tief hinunter auf einem embryonalen Zustande verharren und sehr entwicklungsfähig sind. Die vorderste ist später mit einem kleinen Blütenstande bereits im August oder Herbst versehen, nachdem sie zu einem Rhizom ausgewachsen ist. Die nun an dem Blütenstande stehenden Scheidenblätter sind wie Stiefelschäfte gestaltet und ohne Knospen. Bevor das Rhizom in den Blütenstand übergeht, ist es etwas eingeschnitten. Die Grundaxe ist hier nie eine Verschmelzung von Axen mehrerer Ordnung, sondern ein Monopodium, wenn man nicht die eigenartige Entwicklung des vordersten Auges als eine sympodiale Verzweigung ansehen will. Das bei den anderen Rhizom-Orchideen auch in dieser Gruppe bald erreichte sympodiale Wachstum tritt hier erst kurz vor dem Absterben des Blütenstandes oder vielleicht richtiger gesagt, nie ein. Die Schuppenblätter sind meist unregelmässig gespalten. Es wird das ohne weiteres verständlich, wenn man bedenkt, eine wie grosse Anzahl Nebenwurzeln jedes Internodium trägt.

Der Blütenstengel trägt zwischen der Hauptknospe und den ersten Brakteen fünf Scheidenblätter. Die oberen Blätter zeigen kleine Divergenzwinkel.

Anatomischer Aufbau des Rhizoms.

Diesen kann man am besten dahin charakterisieren, dass man ihn ein besonders kräftiges und mit Wurzeln dicht besetztes Mykorhizom nennt.

Das Hauptcharakteristikum ist das reichliche Vorhandensein von Pilzen in den drei bis vier äusseren Schichten. Die Epidermis bleibt aber frei davon. Sie führt keine Kutikula, ist also durchlässig für Wasser und darin gelöste Stoffe. Die nächsten 6 - 7 Zellagen der Rinde sind dicht mit Stärke vollgepropt. Es folgt nun die Endodermis auf primärem Stadium. Die Ausbildung der Gefässe im Rhizom

weicht nicht in ihrer Anordnung von dem früher gegebenen Schema ab. Nur sind die Gefäße verhältnismässig klein, dünnwandig und gering an Zahl. Irgend welche mechanischen Elemente fehlen sowohl im Rhizom, wie an Abgangsstellen der Wurzeln. Das Innere des Zentralzylinders füllt ein kräftiges Stärke führendes Mark.

Es ist nun unsere Aufgabe, auf die merkwürdige

Abzweigung der Wurzeln

einzugehen. Diese ist auch bereits IRMISCH (2) aufgefallen. Er will sich zwar nicht entscheidend darüber aussprechen. "Man könnte aber geneigt sein, die Wurzeln von *Neottia* als blosse Auswüchse der Rinde zu betrachten. Die jüngsten von ihnen stellen kleine, stumpf-kegelförmige Buckel dar. Sie bilden sich keineswegs unterhalb der Axe in der Weise, dass sie diese durchbohren müssen. Vielmehr erhebt sich die Oberhaut der Axe an der Stelle, wo eine Wurzel sich bildet. Mit dieser bleibt sie in Verbindung und überkleidet sie organisch. Man findet daher an Grunde der Wurzel keinen häutigen manschettenartigen Ring.

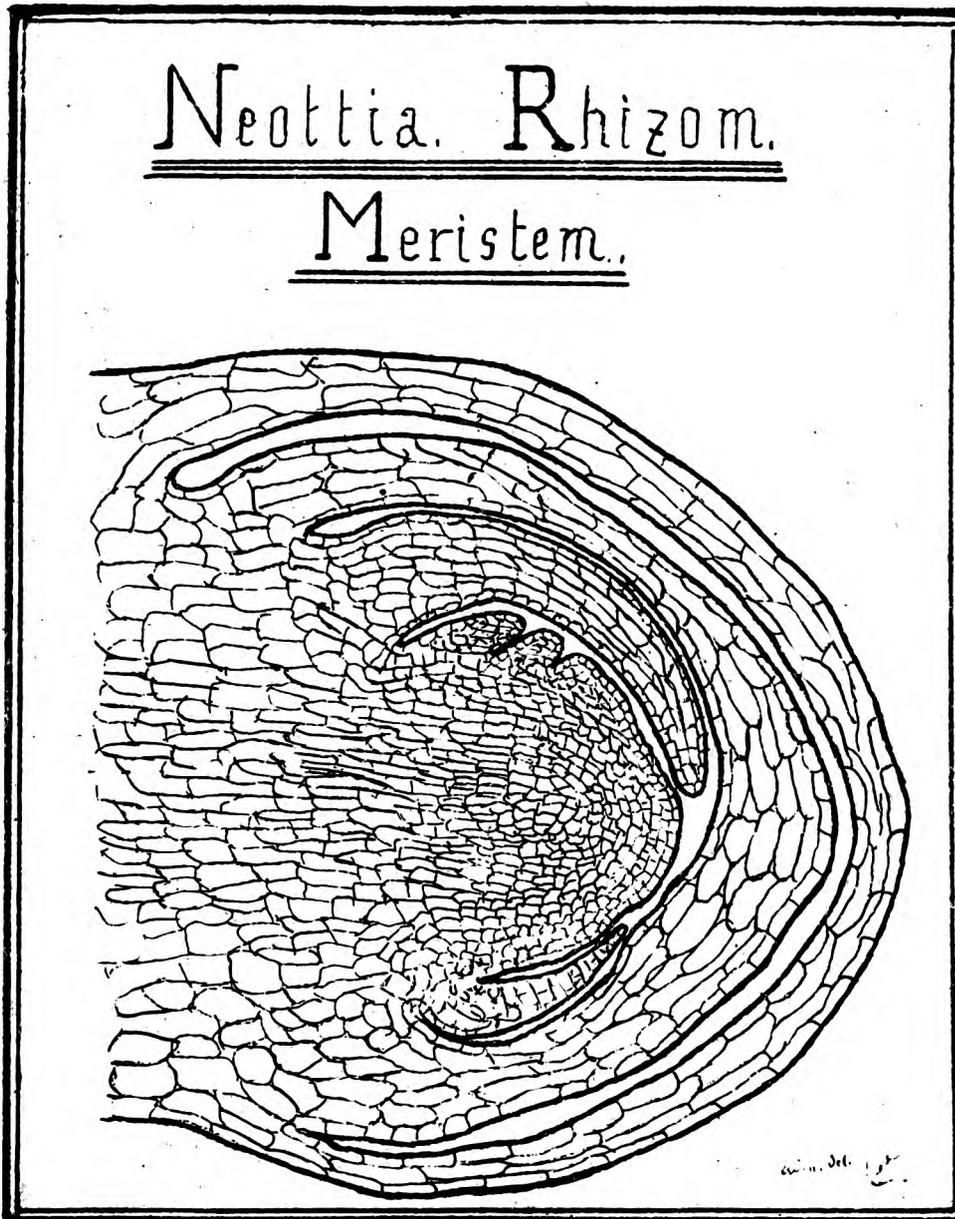
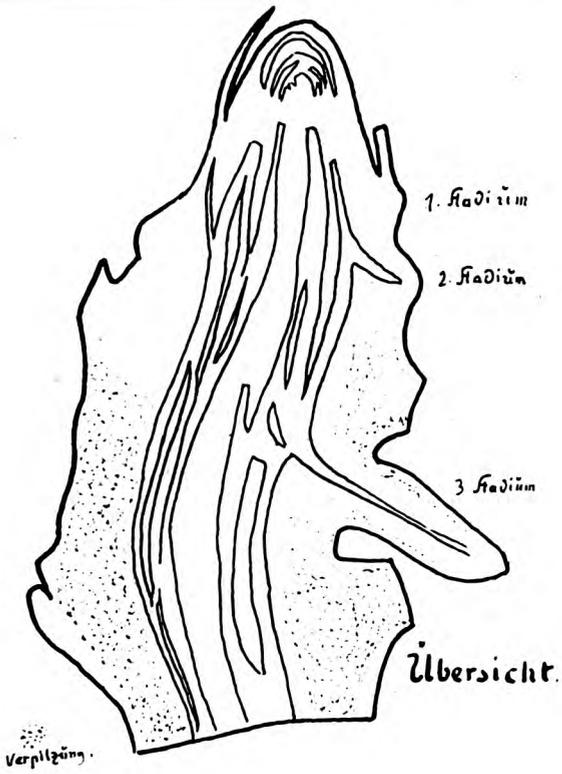


Fig. 19.

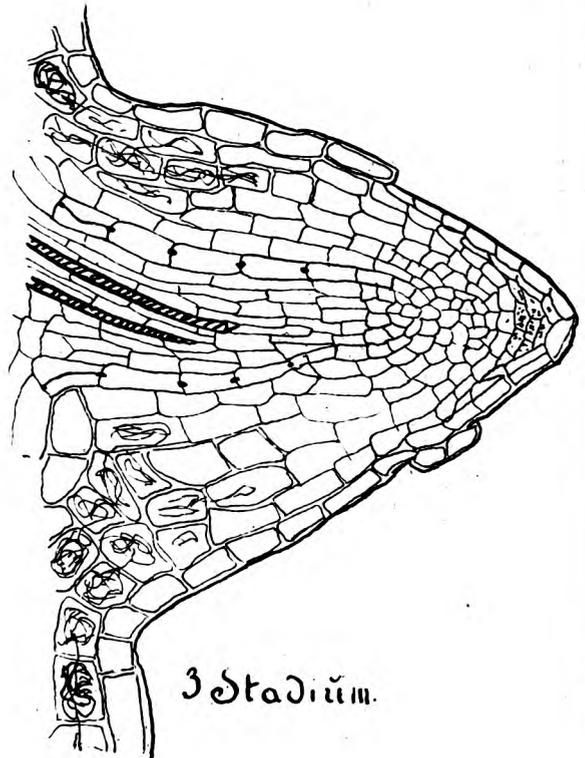
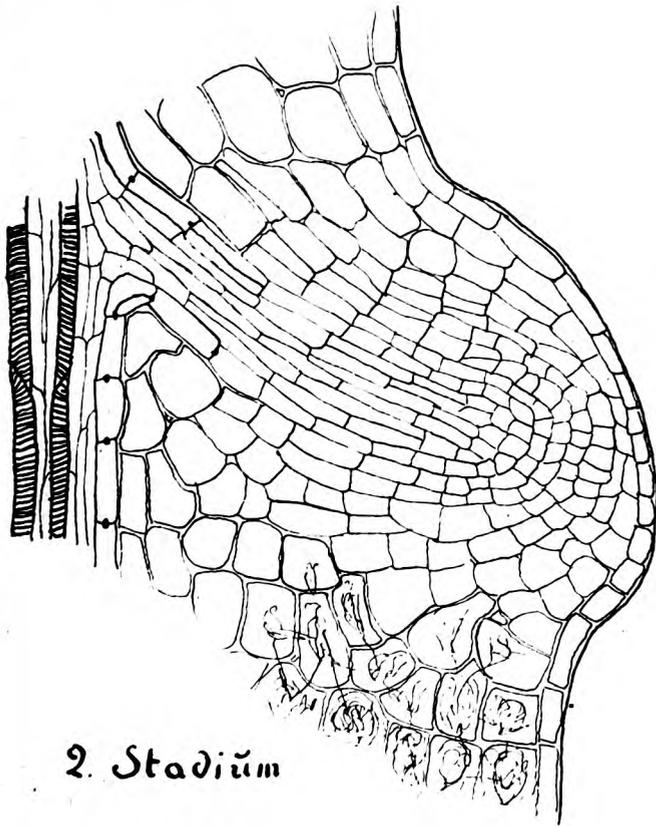
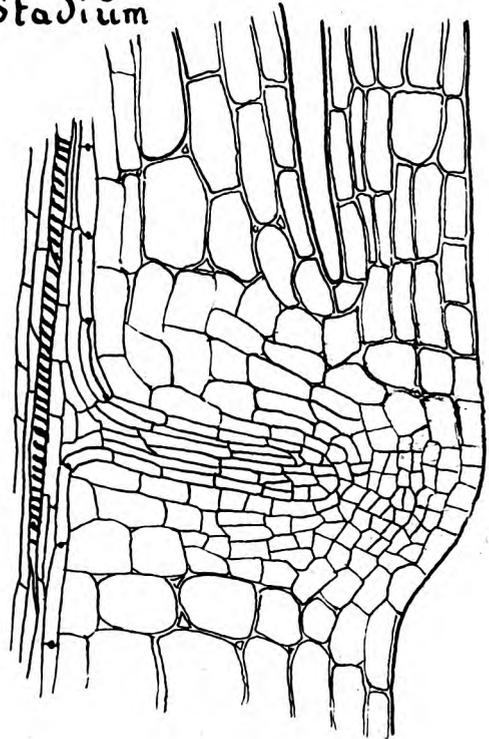
Die Wurzeln jedes Gliedes entwickeln sich gegenseitig drängend. gleichzeitig, wie DRUDE (24) aussprach, exogen.

Im Hinblick auf die Knolle der Ophrydieen sagt BERNARD: "Un bourgeon de *Neottia* produisant un paquet des racines est exactement comparable an bourgeon d'une Ophrydée, qui produit un tubercule".

Eine eingehende Bearbeitung hat diese Bildung durch WARMING (l.c.) erfahren: Die Nebenwurzeln werden in der dritten und vierten Periblemlage angelegt, während aus der ersten und zweiten eine Wurzelhaube hervorgeht. Die Epidermis fungiert eine Zeit lang als deren äusserste Schicht und stirbt dann ab. GÖBEL (17) (Organographie II, pag. 1266, Anmerk.) schreibt dazu: "Es erfolgt dieses Absterben so früh zu einer Zeit, wo die Wurzel noch ein kleiner Höcker ist, dass man aus diesem Grunde hier die endogene Entstehung der Wurzel durch die Annahme retten könnte, die Epidermis nähme an der



1 Stadium



Neottia.

Anlage der Wurzel

Fig. 20.

Wurzelbildung keinen Anteil, sondern würde von der Wurzelanlage ausgedehnt, bis sie abstirbt, also sehr allmählig durchbrochen".

Wir haben den Vorgang noch einmal nachuntersucht. Zum Zwecke der Schilderung haben wir Abbildungen beigegeben (Fig. 19, 20).

Obwohl wir den Vorgang auch bei ganz jungen Wurzelschösslingen und Keimpflanzen verfolgen konnten, sei er für die erwachsene Pflanze geschildert, da er in beiden Fällen ganz genau gleich verläuft.

Betrachten wir etwa das Meristem eines Sprosses im Stadium des Treibens, so sehen wir es langsam Scheidenblätter und Augen abgliedernd. Die noch kurzen Internodien strecken sich erst später. In so jungen Stadien ist auch von den Wurzeln nichts zu sehen. Erst, wenn sich weiter hinten die ersten Gefäße gebildet haben, und die Epidermis sich schon nicht mehr ganz auf embryonalem Zustande befindet und sich mehr streckt als dass sie sich teilt, treten die Wurzeln auf.

Wie wir durch Beobachtung der Amyloid-Arbeit (ZIEGENSPECK in Mez, Archiv IX, 1925) her wissen, eilt bekanntlich bei Wurzeln und Stämmen die Epidermis dem anderen Gewebe in der Ausbildung voraus.

Man kann das auch bereits daran erkennen, dass (mit Ausnahme der Wurzelhaarzellen, welche sich erst später vorwölben) die Zellkern-Plasmarelation schon nicht mehr die der embryonalen oder fast embryonalen Zellen der Staude mehr ist.

Das gesamte Gewebe im Innern ist zu diesem Zeitpunkt noch auf embryonalem Stadium und kann somit durch eine adventive Neubildung beeinflusst werden, wie wir das ja auch bei Betrachtung des Stadiums I (Fig. 20) erkennen können.

Die Epidermis dagegen ist nicht mehr imstande, in den Zellteilungen so richtig zu folgen. Sie wird daher zerdehnt und im Stadium 3 zerrissen.

Von Interesse dürfte es auch sein, dass bereits in einem so jungen Stadium von 2 die Pilze als Langhyphen in den äußersten Zellen des gedehnten Internodiums vorgedrungen sind, dass sie die Wurzel bald infizieren können.

Vom Bündel der Wurzel wird zunächst die Endodermis angelegt; die weitere Entwicklung bietet keinerlei Besonderheiten.

Wir sehen auch hier wieder, dass die adventiv exogene Anlage im Grunde genommen nur dadurch veranlasst wird, dass die Anlage noch inmitten von teilungsfähigem embryonalem Gewebe erfolgt. Eine Interkutis oder ein Abschluss der Wundstelle durch eine Metakutis besitzende Interkutis-Manschette ist in solchen Fällen nicht vorhanden.

Die aus dünnem Grunde sich verbreitenden Wurzeln erhalten ihre Pilze vom Rhizom aus.

Wir verlassen nun das Rhizom und wenden uns dem

Blütenstengel

zu. Am Anfang seien dessen mechanische Gewebe betrachtet (Fig. 21). Am Grunde findet sich auch bei dieser Pflanze eine Verjüngung. Sie ist aber bei weitem nicht so ausgeprägt, wie wir sie andern Ortes gesehen haben. Es dürfte das vielleicht mit der geringen Lebensdauer der Wurzelstöcke zusammenhängen. Zudem ist der Stengel ziemlich tief in den Boden eingesetzt. Das zur Blütezeit nur ganz geringe mechanisch wirkende Röhrenbündel ist wie gewohnt verteilt. Der Stengel macht eine rasche Streckung durch. Er ist von den fleischigen Schuppenblättern wie in einem Stiefelschaft eingeschlossen. Nach oben zu rücken die Gefäße auf den Rand zu. Sie sind aussen mit mechanischen Bastisicheln bedeckt. Aber eine sehr starke Verholzung der Prosenchymzellen ist nicht vorhanden.

Wenn sich der Stengel ausgestreckt hat, entwickelt sich ein mechanischer Strang, dem die Gefäße anliegen.

Zur Blütezeit pflegt er, wie die Figur 21 zeigt, noch schwach zu sein. Die Innenfläche ist kaum mehr als die Bastisichel des Bündels. Die Festigung wird eben doch noch durch die fleischige Rinde und die Schuppen übernommen. Das wird anders mit der Fruchtreife; es fällt dann die Festigung durch Turgeszenz weg und die ganzen, vorher unverdickten Zellen legen mächtige Holzlamellen auf. Es konnte das

nicht besser als durch das Gegenüberstellen analoger Stellen gekennzeichnet werden. Man kann es so verstehen, dass die Fruchtstengel so ausdauernd sind.

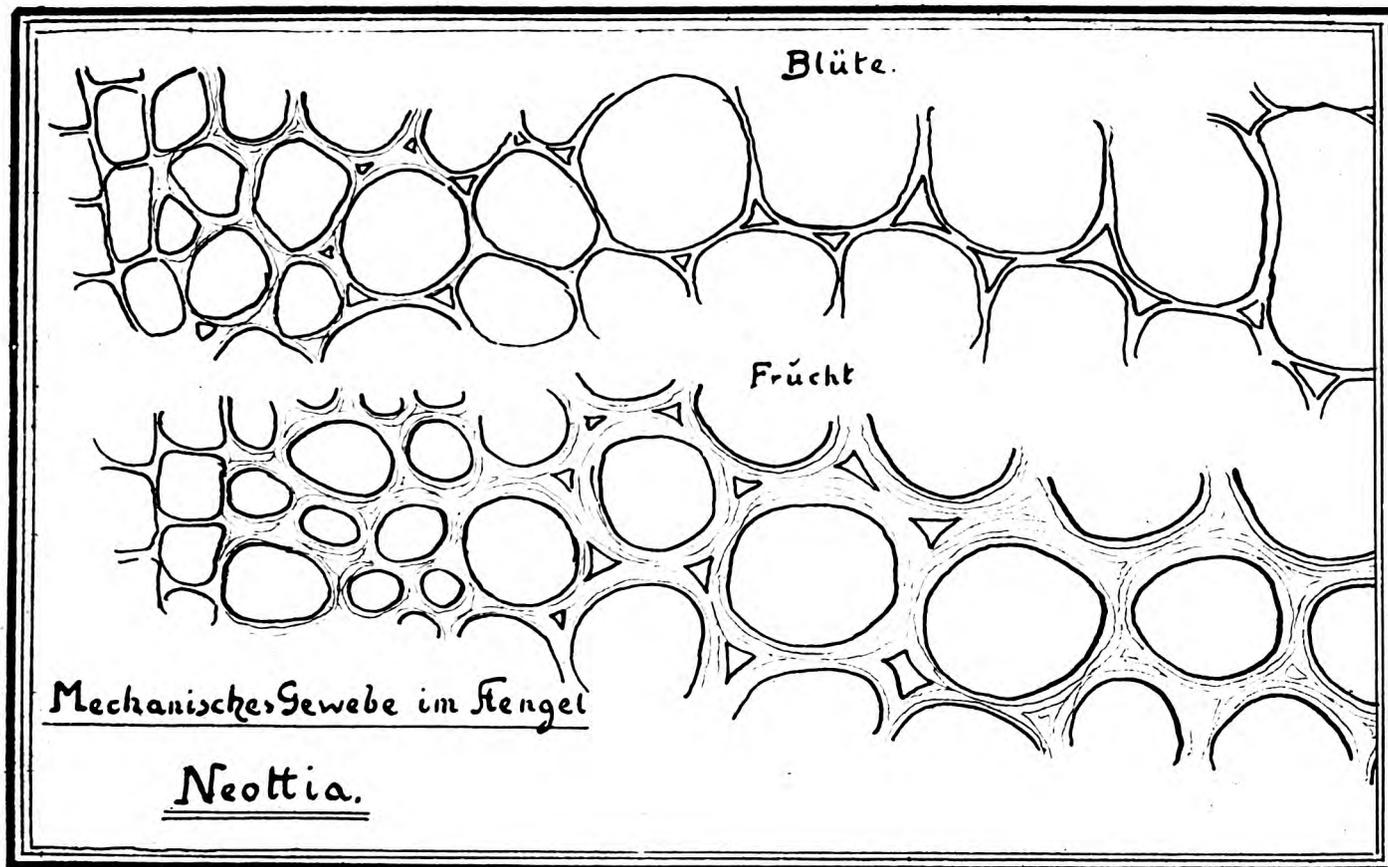


Fig. 21.

Es bleibt uns noch übrig, einige Worte über die Entstehungsgeschichte der Bündel zu verlieren, zumal diese durch die hier entwickelten Ansichten über den Kohäsionszug manches in neuem Lichte zeigen dürfte.

Bündelentstehung.

Das sich noch tüchtig streckende Bündel hat, wie wir das ja eigentlich überall antreffen, einen anderen Bau als später.

Die jüngsten Gefäße sind Ringgefäße, es folgen dann Spiral- und Netzgefäße. Die ersten Gefäße werden zerrissen und der sich nun ausdifferenzierende Prokambium-Strang bildet neue Gefäße. Da durch die hier mächtige Streckung die beiden Stadien: Primär- und Sekundärstadien ziemlich weit auseinander liegen, so täuscht das Verhalten ein sekundäres Dickenwachstum vor. Die Primanen haben, da die Streckungen unterhalb eines weit differenzierten Anteiles stattfinden, noch dazu eine sehr kräftige Ausbildung; sie sind sehr zahlreich.

Wenn wir diesen Wechsel von Ring- und Spiralgefäßen recht verstehen wollen, dürfen wir nicht bei unseren Orchideen bleiben, sondern müssen diese Frage allgemeiner behandeln.

Wir wollen uns daher einmal kurz über den Gefäßbau orientieren und gleichzeitig die neuen Gedankengänge des Kohäsionszuges auf die Tipfelmembran mit verarbeiten. Am besten können wir das etwa an Hand der Zusammenstellung von ROTHERT (26) (Handbuch der Naturwissenschaften, IV. Band, S. 1176 ff.) vornehmen.

"Der allen Leitgeweben gemeinsame Mangel an Interzellularen hat für die Gefässe als Wasserleitungsbahnen noch eine besondere Bedeutung".- "Die Luft kann nur äusserst langsam durch Diffusion in gelöstem Zustande eindringen, sodass die in den Gefässen herrschende starke Luftverdünnung lange erhalten bleiben kann". Wir haben oben gesehen, dass das gar nicht die Luftverdünnung ist, sondern dass der Kohäsionszug die Tüpfelschliesshäute anzieht und ein Eindringen von ungelöster Luft sicherlich eine Störung der Kontinuität hervorruft. Es möge in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen werden, dass Pflanzen feuchter Standorte und solche mit überreicher Wasserversorgung durch die Wurzeln (Gramineen, Equisetum u.s.w.) doch ziemlich ausgedehnte Interzellularräume im Bündel haben. Immerhin führen keine Interzellulargänge in die Nachbarschaft der Gefässe.

Wir müssen uns nun einmal mit ROTHERT genau die verschiedenen Typen von Gefässen in dem Zustande betrachten, in dem sie wirklich funktionieren.

Im allgemeinen sehen wir die Ring- und Spiralgefässe erst dann, wenn sie sich in ihrer Funktion befinden oder gar funktionslos sind. Es muss da vor allem hervorgehoben werden, dass das Bauprinzip aller Gefässe eigentlich der Hoftüpfel ist. Die Ringe oder Spirale, ja Netzmaschen, liegen nämlich so dicht, dass man auf einem Längsschnitt der Wand, der nur fein genug ist, die Wand wie von Hoftüpfeln besetzt ansehen muss. Die Ringleisten sitzen mit schmalen Füßen auf den Primärlamellen auf. Sie verbreitern sich nach oben. Da zwei solcher Leisten immer zusammenstossen, wenn das Ring- oder Spiralgefäss funktioniert, so ist eigentlich gar kein Unterschied gegen ein Hoftüpfel-Gefäss vorhanden. Wir sehen nun an den Längswänden aller Gefässe verdickte und verholzte Partien, welche die Membran gegen seitlichen Druck festigen, mit dünnen, unverholzten Tüpfelschliesshäuten abwechseln. Die Form beider ist so, dass bei dieser Stellung der Tüpfel die Primärmembran fast auf ihrer ganzen Fläche dünn und unverholzt ist". Da wir gesehen haben, dass diese Tüpfelschliesshaut der Volumenveränderung beim Spannen der Tüpfelschliesshaut nachgeben muss, so sehen wir diese Konstruktion geradezu glänzend gelöst. Daneben darf man nie vergessen, dass eine Abgabe von Wasser von Zelle zu Zelle natürlich hierdurch auch begünstigt wird. Wir möchten aber von vorneherein darauf hinweisen, dass diese z.B. zwischen dem Holzparenchym und den Gefässen durchaus nicht stattfindet.

Die beste Konstruktion, weil sie die grössten Austausch-Flächen hat, ist die Ring- oder Spiral-Konstruktion. Es wird uns nun mit einem Male klar, dass auch in dieser Hinsicht deren Vorhandensein in sich streckenden (also Wasser bedürftenden) Organen gut ist. Auf die mechanische Seite des Problems werden wir natürlich noch zurückzukommen haben. - In Blättern der Angiospermen und Farne fanden wir sie auch an den Endorganen der Stämme. Dagegen werden diese Konstruktionen nicht so geeignet sein in Organen, welche kein Wasser selbst brauchen, sondern dieses nur leiten. Wir finden daher hier, wenn die geringe Beanspruchung durch Kohäsionszüge infolge reichlicher Versorgung es gestattet, andere, weniger Tüpfelwände zeigende Konstruktionen.

Trotzdem aber ist bei dichter Stellung der Tüpfel oder Stränge die Membran fast auf ihrer ganzen Fläche durch eine verholzte Verdickungsschicht bedeckt. - Ein scheinbar unlösliches Problem ist in glänzender Weise gelöst.

"Die Schlusshäute der Tüpfel haben nun eine verschiedene Gestalt, je nachdem sie an lebende Zellen grenzen, also an einseitigen Hoftüpfeln stehen, oder nur zwischen toten Gefässen liegenden zweiseitigen Hoftüpfeln".

Bleiben wir zunächst bei den einseitigen, welche die jugendlichen Ring- und Spiralgefässe allein kennzeichnen. Sie sind gleichmässig dünn. Durch den einseitigen Druck der lebenden Zellen sind sie meist nach der Seite des Gefässes gepresst. Die Tüpfelmündung ist breiter als bei den zweiseitigen, weil die Hofwölbung schwächer ausgebildet ist.

Auch das ist uns verständlich: die lebende Zelle bietet einem Eindringen von Luft einen erheblichen Widerstand. Zudem mussten wir auch bedenken, dass die lebenden Zellen auch Stoffe in die Gefässe pressen. Das findet nicht nur in den Wurzeln, sondern auch, wie wir später noch zu behandeln haben, anderweitig statt.

Das Plasma hat bis zu einem gewissen Grade die Fähigkeit, die Plasmodesmen zu verstopfen oder sie offen zu lassen. Hier also wäre eine Verminderung der gedehnten Oberfläche bei starkem Zuge nicht "nötig" und sogar undienlich. Wir finden daher auch die Zellen mit der grössten Tüpfel-Oberfläche in der Wurzel nach aussen auf die Wasser-abgebende Zone zugedrückt.

Ganz anders sind die zweiseitigen Tüpfel gebaut, welche nur zwischen Gefäss zu Gefäss gehen. Die Hoftüpfel verengen sich nach innen. Wenn also in ein Gefäss auf der einen Seite Luft eindringt, so wird die Tüpfel-Oberfläche gegen das andere hin verengt. Beim Kohäsionszug aber wird normal der Tüpfel garnicht beansprucht.

Wir müssen uns nun noch dem Torus der Schliesshäute zuwenden. Es liegt in ihm nicht nur eine Verdickung, sondern sogar eine andere chemische Zusammensetzung vor. Es ist mir ganz klar, dass diese Einrichtung einen guten Abschluss ergeben muss.

Man nimmt daher an, dass die zweiseitigen Hoftüpfel kleine Klappenventile sind, welche die Kommunikation zwischen benachbarten Gefässen, je nach den lokalen Druckverhältnissen, regeln. Bei den Coniferen sind sie sehr gut ausgebildet. Ob auch bei anderen Pflanzen die Schliesshaut der zweiseitigen Hoftüpfel immer einen solchen Bau aufweist, ist nicht sicher. Es ist hier meist schwer, diese sichtbar zu machen, obwohl ihre durchgängige Anwesenheit nicht zweifelhaft ist". Diese also mehr oder minder vollständige Abschluss-Funktion der zweiseitigen Hoftüpfel kommt ebenso wie die Thyllenbildung und das Verstopfen der Gefässe durch Harz, Gummi und dergleichen nur dann in Tätigkeit, wenn eine Verletzung oder Absterben des Kernholzes erfolgt, wodurch bekanntlich Luft in die Bahnen tritt. Diese wird durch diese Einrichtung von den tätigen Holzelementen abgehalten.

Das Absterben der Ring- und Spiralgefässe verläuft aber auf eine ganz andere Weise; hier sorgen die in das enge Lumen herein drängenden Wandungen der Nachbarzellen für einen Verschluss. - Die

mechanische Seite des Problems

gibt uns nun die völlige Klärung:

Solange die Ring- und Spiralgefässe funktionieren, sind die Ringe dicht bei einanderliegend. Das ändert sich, wenn sich das Organ streckt.

Die Ringgefässe treffen wir besonders in sich stark streckenden Organen. Die Wände der Tüpfel besitzen eine grosse Dehnbarkeit. Sie sind von Cellulose, ja sogar häufig durch die noch dehnbareren Callosen oder gar Amyloide gebildet. Sie stellen daher der Streckung keinen Widerstand gegenüber, da die mechanisch wirkenden Ringe zusammenhanglos sind. Solange die Ringe noch nicht zu weit auseinandergezogen sind, sind sie völlig genügend, um den Druck der umgebenden wachsenden Zellen auszuhalten. Dagegen sind die für den Stoffaustausch nötigen, unverdickten Wandstellen eher verbreitert. Da das Wachstum immer zu Zeiten guter Wasserversorgung stattfindet, kommen keine übermässig hohen Kohäsionszüge in Betracht. Die Transpiration ist auch zu diesen Zeiten nicht stark. Sind durch die Streckung aber die Ringe zu weit auseinander gezogen, so muss ein Moment eintreten, wo die Wände zerreißen oder eingedrückt werden. Die Pflanze könnte es sehr leicht bewerkstelligen, dabei Gefässe, z.B. durch neue Zelluloseeinlagerungen, zu stützen. Alle Gefässe mit solchen auseinander gezogenen Ringen sind nicht geeignet, die durch das Anwachsen von Wassermangel auftretenden Kohäsionszüge auszuhalten; sie fallen daher der Vernichtung anheim.

In der Zwischenzeit ist für Ersatz gesorgt worden durch

Spiralgefässe.

Da auch die Membran der Tüpfelschliesshaut, wie KOERNICKE (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1925, XLIII, 34) zeigte, sehr dehnbar ist, so sind sie auch für wachsende Organe geeignet. Die zunächst ebenfalls eng aufgewickelte Spirale wird auseinander gezogen. Dadurch muss sich eine eigenartige Spannung in der Membran geltend machen. Diese wirkt aber nicht so einseitig in einer Richtung. Die Membran dürfte

daher widerstandsfähiger sein. Wenn sie sich auch nicht in dem Masse in die Länge ausziehen lässt, so könnte sie dennoch ziemlich gestreckt werden.

Aber auch hier gilt das bei den Ringgefässen Gesagte. Wenn die Spirale zu weit aufgerollt ist, dann ist die Aussteifung verschwunden. Wenn die Wand überdehnt ist, kommt es zu einem Reißen. Die Spirale wird etwas zusammensinken. Eine normale Funktion, zumal bei dem nun doch bald erscheinenden Kohäsionszug, ist nicht wieder herzustellen. Das Gefäss leistet nichts mehr und wird seinem Schicksal überlassen.

Ja, eine besondere Nachgiebigkeit der auf sie zugerichteten Zellwände, setzt dem Ausdehnungsbestreben der Zellen in dieser Richtung einen geringen Widerstand entgegen. Es finden sich somit Einrichtungen, welche zum Zerdrücken oder sogar zum Auseinanderreißen der Zellen und auch einer Zerdehnung in der Querrichtung führen.

Es hat sich ja eine neue Art von Gefässen an ihre Stelle gesetzt: die

Netzgefässe.

Es ist uns bekannt, dass es Übergangsbildungen gibt. Wir wollen aber hier nur den Typ behandeln. Die zunächst dicht auf einander liegenden Verstärkungen stellen schmale Maschen her. Durch das Dehnen der Maschen ist eine geringe Streckung möglich. Wenn die Tüpfel zu sehr gezogen werden, dann werden auch die Gefässe ausser Funktion gesetzt. Man muss bedenken, dass diese eine geringere Dehnungsfähigkeit mitbringen und die Poren der Plasmodesmen auch ausgeweitet werden. Bei grossen Hubleistungen und Zufuhrschwankungen sind auch diese Gefässe nicht leistungsfähig und werden durch Absterben der Parenchymzellen ausser Betrieb gesetzt.

Wir kommen nun zu dem letzten, am wenigsten dehnbaren, aber auch den Kohäsionsspannungen am besten widerstehenden Typ:

Hoftüpfelgefässe.

Zu ihrer Bildung kommt es erst, wenn das Organ in seiner Länge festgelegt ist. Die Wandung wird stark gefestigt, je trockener der Standort, desto mehr. Die Zone des Hoftüpfels gestattet eine Dehnbarkeit der Tüpfel in weitem Masse, ohne dass (bis die Schliesshaut sich nicht in die Öffnung angelegt hat) eine Einengung der Diffusion einträte. Dieser Vorgang geht durch die Membran so langsam, dass die engere Öffnung genug leisten kann. Für die Kohäsionsspannung kommen nur die Wände gegen die lebenden Zellen in Betracht. Diese stellen aber an sich einen grossen Widerstand gegen ein Eindringen von Luft vor, sodass sie nicht gefährdet sind wie Membranen gegen einen ebenfalls toten Körper. Der Torus ist nur hier entwickelt, nicht bei den lebenden Zellen. Zudem ist es auch in Hinsicht der Erzeugung von Blutungsdrücken nach ausserhalb des Wurzelsystems von Wichtigkeit, die Membranen hier breiter zu lassen. Wenn Kohäsionszug auf die Protoplasten wirkt, so sind sie nicht gedehnt, weil die andere Seite unter Minderdruck steht. Wenn aber der Protoplast sich selber aufbläst, so wird die Membran zwar gerade so in das Gefässlumen gepresst, aber der Protoplast ebenso. Die ausgedehnten Poren können leichter Lösungen abgeben. Es handelt sich hier ja immer um Lösungen, nie um reines Wasser. Man kann also auch diese Erscheinungen, welche von MOLISCH (1902, Bot. Ztg. 60, 45) (27) und BOLTEN (1892, Ber. Bot. Ges. 10, 559) (28) beobachtet sind, leicht aus dem Bau des Gefässsystems verstehen. Die Gefässe, welche dieses lokale Bluten hätten, stünden dann unter Überdruck. Sie können sich durch die Ventilwirkung gegen die Gefässe mit Minderdruck abriegeln. Es ist so völlig verständlich, dass ein "lokales Bluten" mit benachbartem Wassermangel, also Kohäsionszug, verknüpft sein kann. Wucherungen in den Gefässbahnen wirken natürlich noch besser. Wir möchten aber der Meinung zuneigen, dass diese Art von Wasserleitung nur ausnahmsweise stattfindet, sei es bei der Versorgung von Früchten und Blüten, sei es auf Reize hin. Es handelt sich ja hier auch nicht um Rohsaft, sondern, wie man aus unserer Arbeit in Mez, Archiv XII (1925) ersehen kann, um Lösungen von Zucker und sonstigen Substanzen. Diese wandern aber nur in besonders gelagerten Fällen zu Bildungs-herden auf der Wasserbahn.

Haben wir im Vorstehenden die Verschiedenartigkeit der Leistungsfähigkeit vor

uns vorbeiziehen lassen, so werden wir die entwicklungs-geschichtliche Aufeinanderfolge haben verstehen können.

Andererseits wird es uns klar sein, dass die Pflanze solche Konstruktionen da anwendet, wo sie am Platze sind. Eine Pflanze, welche nur wenig Wasser in ihren Leitungsbahnen führt, kann auf der niedrigen Entwicklung stehen bleiben, oder aber Formenkreise, welche aus irgend einem inneren Anlasse keine gute Differenziation des Gefässbündels zeigen, können nicht Formen entstehen lassen, welche Xerophyten sind, die ein Wasserleitungs-System haben, dass auf grosse Kohäsionsspannungen eingerichtet ist.

Solche Formenkreise müssen demnach, wenn sie Xerophyten werden wollen, Xerophyte mit Wasserspeicher-Geweben bilden. Das finden wir bei den Orchideen. Damit geht aber leicht die Mykotrophie Hand in Hand.

Wir sehen also auch hier, wie bei den Wurzeln, dass die Entfaltungsmöglichkeit einer Familie diese in bestimmte Biotype drängen kann.

Es möge kurz noch erwähnt werden, dass Spiralgefäss-artige Bildungen mit weit auseinander gezogenen Spiralen an Stellen grösste Verwendung finden, wo die Membranen sich anders verhalten und dann Kohäsionszügen leicht nachgeben sollen, z.B. in den Speichertracheiden und den Elateren. Wir dürfen aber nicht vergessen, dass hier nur eine Ähnlichkeit mit funktionsuntüchtigen Spiralgefässen vorliegt.

Nachdem wir die Entwicklungsgeschichte des Gefässbündels im allgemeinen und von *Neottia* im besonderen betrachtet haben, wollen wir uns die Bündel selbst ansehen.

Da die Schuppenblätter und der Stengel wegen der nur spärlichen Stomata nicht als Transpirations-Organe in Betracht kommen, kann es sich nur um die Versorgung des Frucht- und Blütenstandes handeln.

Der Blütenstand hat nun aber kurze Brakteen. Wo wird nun das Wasser, das hier wahrscheinlich als Transportmittel für Bildungstoffe dient, verdunstet? Dafür gibt uns PORSCH (29) (Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie, 1905, Jena) eine Antwort:

"Ich fand dieselben sehr zerstreut am Blütenschaft, etwas häufiger am Fruchtknoten. Sowohl in qualitativer als in numerischer Beziehung ist ihr Verhalten bei verschiedenen Individuen verschieden, eine glänzende Bestätigung nicht nur ihres Charakters als reduzierte, sondern auch funktionslose (?) Organe". "Ihre Form ist gewöhnlich verzerrt, und zwar so, dass entweder beide Schliesszellen parallel zur Längsaxe gegen einander verschoben sind oder die beiden Schliesszellen auffallend stark halbkreisförmig bis fast S-förmig gekrümmt sind. Dazu kommt, dass die Spalten, und zwar Eisodialöffnung als Zentralspalte meist weit geöffnet sind". Diese unbeweglichen Spaltöffnungen sind aber nicht etwa, wie PORSCH gern annahm, funktionslos, sondern ersetzen hier offenbar die fehlenden Brakteen. Es sind eben stark transpirierende Spaltöffnungen. Damit steht es dann auch in Einklang, dass die Versorgung des Blütenschaftes mit Wasserleitbahnen garnicht so schlecht ist. Wir wollen daher kurz die Zusammenstellung für die Blütenstände betrachten (vgl. die Abbildung Fig. 22).

	Gefässe.	$\mu^2 \cdot 10^{-3}$.	$\mu^4 \cdot 10^{-6}$.
Auf 55 Blüten von <i>Listera ovata</i>	199	46,71	13,061
" 1 Blüte " " "	3,5	0,849	0,328
Auf 10 Blüten " <i>Listera cordata</i>	6,4	11,125	1,061
" 1 Blüte " " "	6,4	1,112	0,106
" 29 Blüten " <i>Neottia</i>	36,4	37,175	6,332
" 1 Blüte " " "	12,6	1,282	0,245

Wir sehen also bei *Neottia* die Versorgung der Fruchtknoten, durch die POISSENILLESche Zahl ausgedrückt, so gut wie bei *Listera ovata*. - *Listera cordata* hat viel kleinere Fruchtknoten.

Bei den beiden myketrophen Pflanzen sehen wir zahlreiche, aber enge Gefässe, ein Zeichen für den Schutz gegen Kontinuitäts-Störungen. Diese sind ja auch bei

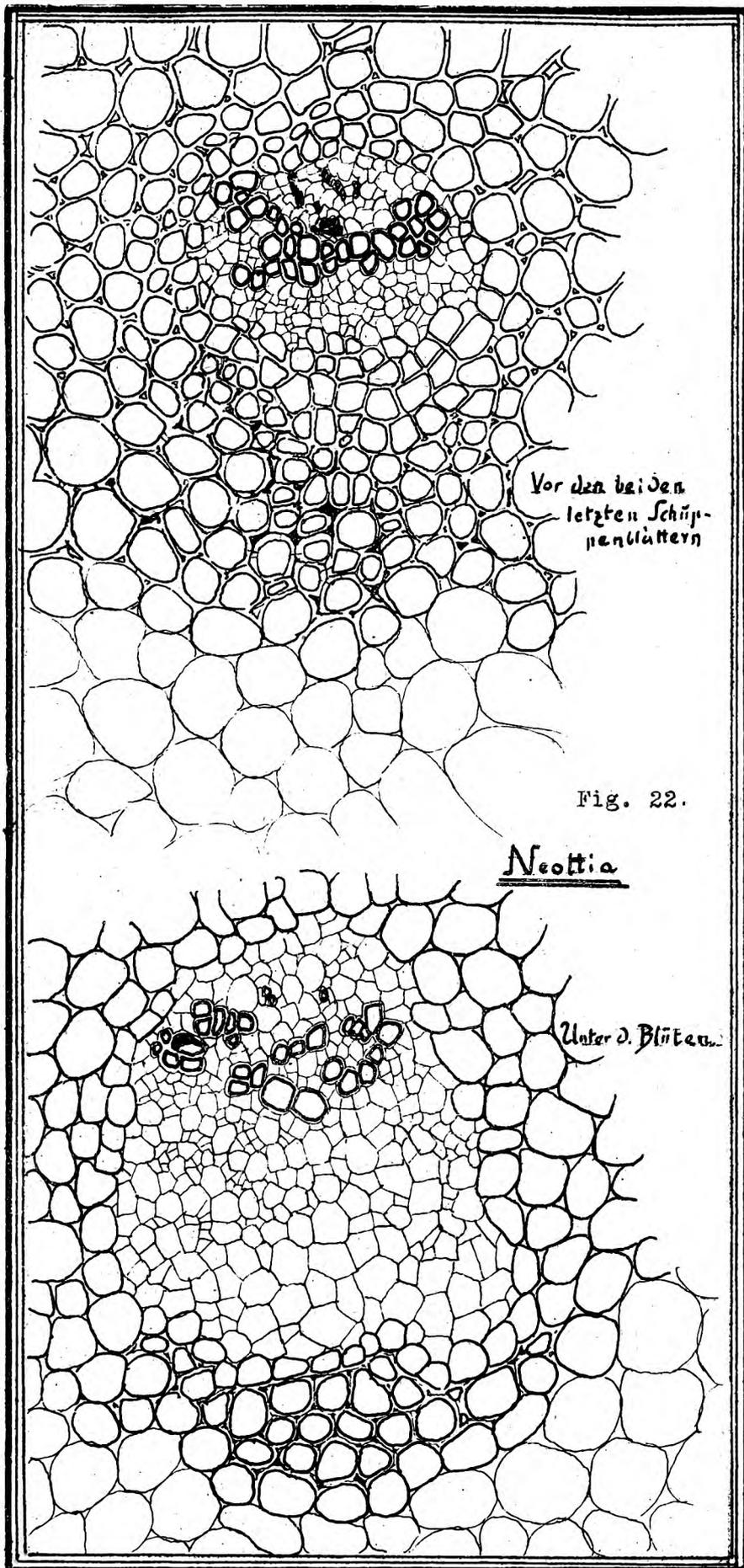


Fig. 22.

den beiden gemeinsamen Wurzeln selbst in verhältnismässig feuchtem Boden zu befürchten.

Nebenbei sei nur bemerkt, dass die weiten offenen Stomaten die Austrocknung der Fruchtknoten begünstigen, wenn die Verbindung mit dem Rhizom unterbunden ist. Von einer Anlage funktionslos untüchtiger Stomaten aus "atavistischen" Gründen kann daher bei der *Neottia* und anderen "Saprophyten und Parasiten" an Fruchtknoten keine Rede sein. Es sind eben nicht schliessbare Stomata, welche eine erhöhte Transpiration anzeigen. Das Verfolgen des Schicksals der Stomata während der Fruchtreife gehört nicht in dieses Kapitel.

Goodyera repens.

Von dieser Pflanze hat BEER (30) (Beitr. z. Biologie und Morph. der Orchideen, Leipzig 1863) die Keimpflanzen gefunden. Trotz mehrmaligem Suchen waren wir leider nicht so glücklich, die Keimkorhizome zu finden. BEER bildet die Keimaxen auch ab. Nach diesen Bildern möchten uns einige Zweifel an der Richtigkeit auftauchen. Es wäre nicht völlig ausgeschlossen, dass BEER eine kurze Wurzel gefunden haben könnte. Demnach sind wir nicht in der Lage, irgend welche halbwegs gesicherte Behauptungen aufzustellen und wollen mit Vorbehalt die Bilder wiedergeben (Fig. 23).

Die späteren Stücke können gerade so gut aus einem vegetativen Vermehrungsgange stammen. Dieser scheint zur Verbreitung der Pflanze am Standorte selbst die Regel zu sein, und wir wollen ihn daher mit seiner Schilderung beginnen.

Über diese Pflanze hat MAC DOUGAL (31) (1899, Ann. of Bot. VIII) eine eingehende anatomische Studie verfasst. Wir weisen hiermit auf diese hin.

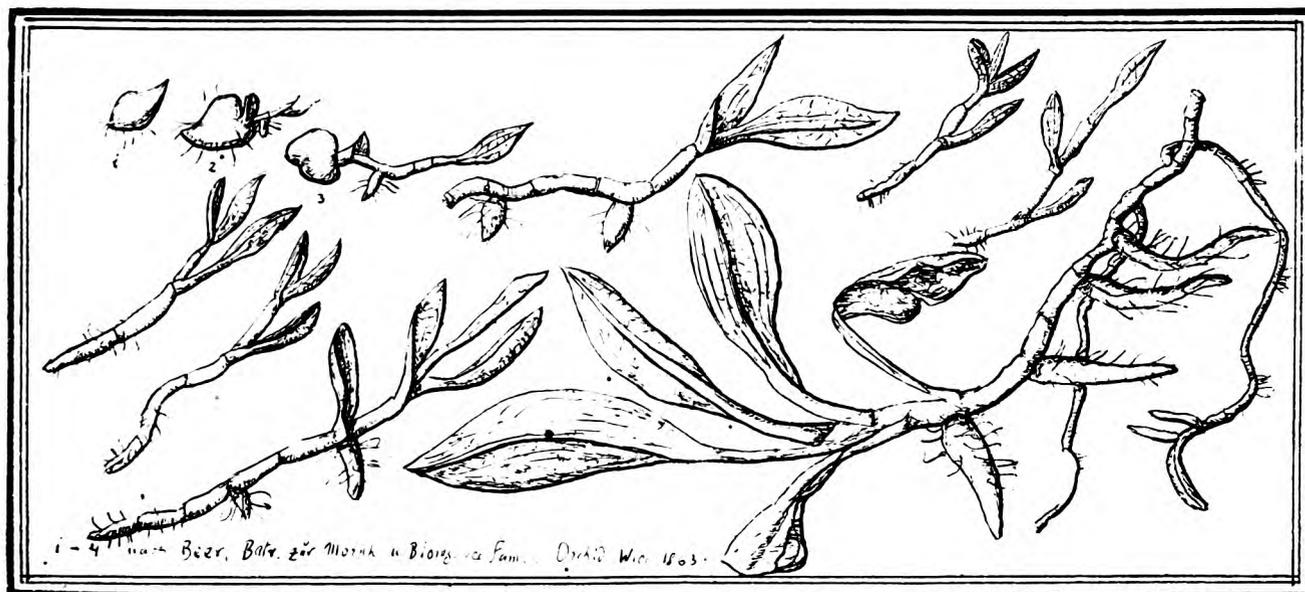


Fig. 23.

Vegetative Vermehrung.

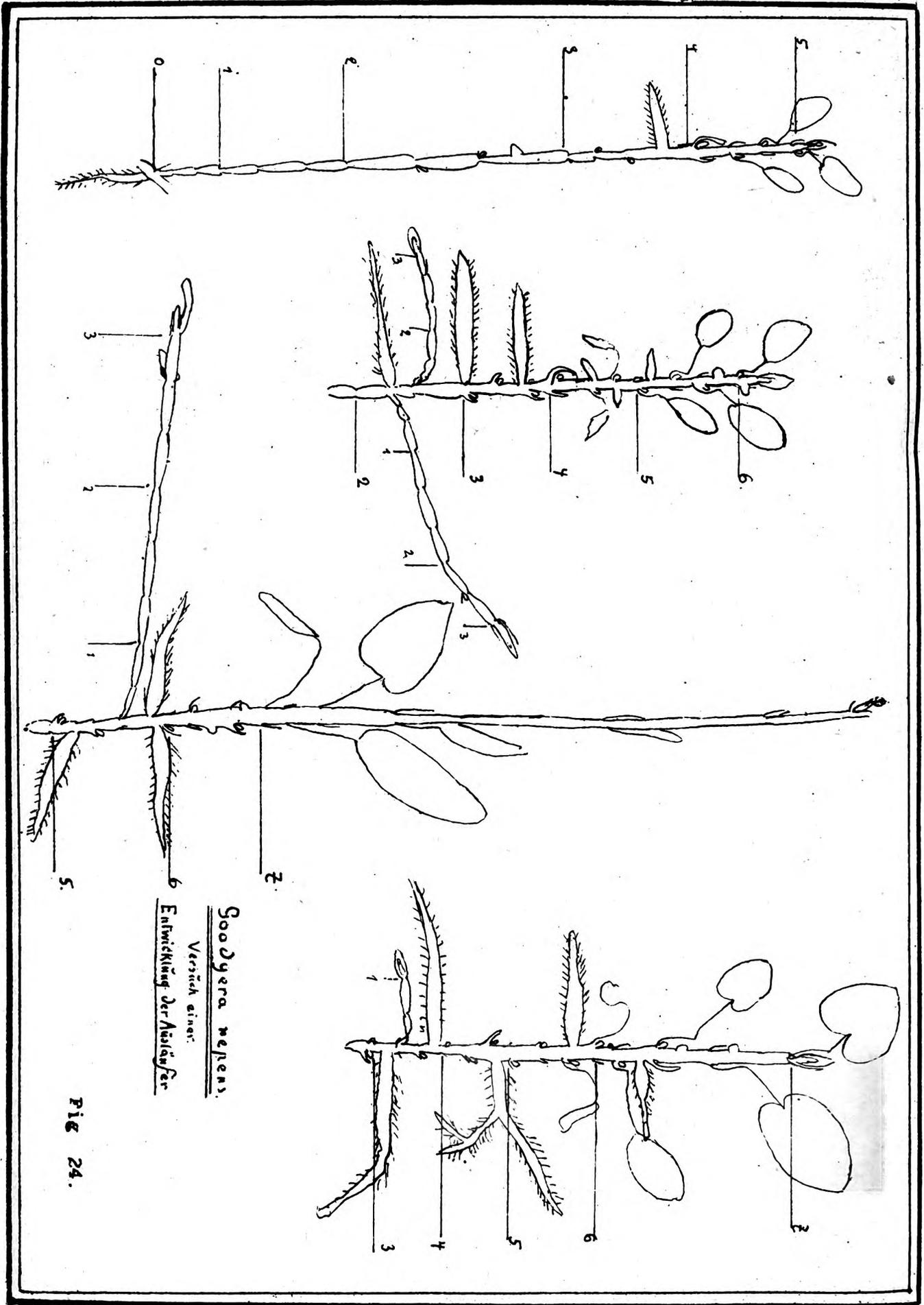
Auch in diesem Punkte können wir kein unbedingt abgeschlossenes Bild geben. Es kommen da mancherlei Abänderungen vor. Immerhin könnte der Gang eine gewisse Berechtigung haben. Zum besseren Verständnis haben wir ihn schematisch festgehalten (Fig. 24).

In der Achsel eines jeden Schuppenblättchens und sehr vieler Blätter stehen die Augen. Sie sind zumeist sehr klein und nur durch eine Gruppe von Zellen auf embryonalem Zustande gekennzeichnet. Die Entstehung erfolgt mit der Anlage der Blätter.

Manche dieser Augen zeichnen sich durch Grösse aus. Sie haben einen dicken basalen Ansatz. In diesem ist viel Stärke, aber kein Pilz. Ein Zusammenhang zwischen der Nähe der Pilze und der Grösse wie sie BERNARD vermutet, ist nicht festzustellen. Es scheint im Gegenteil die Entwicklung derjenigen Augen begünstigt zu sein, welche sich in der Nähe einer Wurzel befinden, deren Versorgung mit Nährstoffen besser ist. Die Augen treiben nicht unmittelbar aus, sondern erst nach einer Ruhezeit. Da das Rhizom, wie wir später sehen werden, reichlichst Pilze verdaut, so könnte man von einer gewissen Selbständigkeit alter Rhizomteile reden. Diese kommen aus der Gewalt der wachsenden Pilze und treiben ihre Augen vor.

Im ersten Jahre der Entwicklung sind es drei Glieder. An der Spitze eines jeden derselben steht ein kleines Schuppenblättchen. Die Pilze wandern vom Mykorhizom aus ein, können aber auch von aussen hineingelangen. Zunächst ist das Rhizom mit einer regelrechten Epidermis bedeckt, welche auch hier und da ein Stomata trägt. Aber schon in der Entwicklung sind gewisse Zellen vorhanden, die die Herde eines späteren Umbaues werden. Aus ihnen entwickeln sich mit langen Haaren besetzte Borsten. Man kann sie Papillen nennen. Wir aber wollen lieber den bezeichnenden guten deutschen Ausdruck "Haarleisten" nehmen.

An diesen erst später erzeugten Stellen erhält das Rhizom, wie wir noch genauer behandeln wollen, vollständig den Bau einer Wurzel. Wir können daher genau so, wie wir von einer Anlage- und Umbau-Pilzwurzel sprechen, von einem Mykorhizom



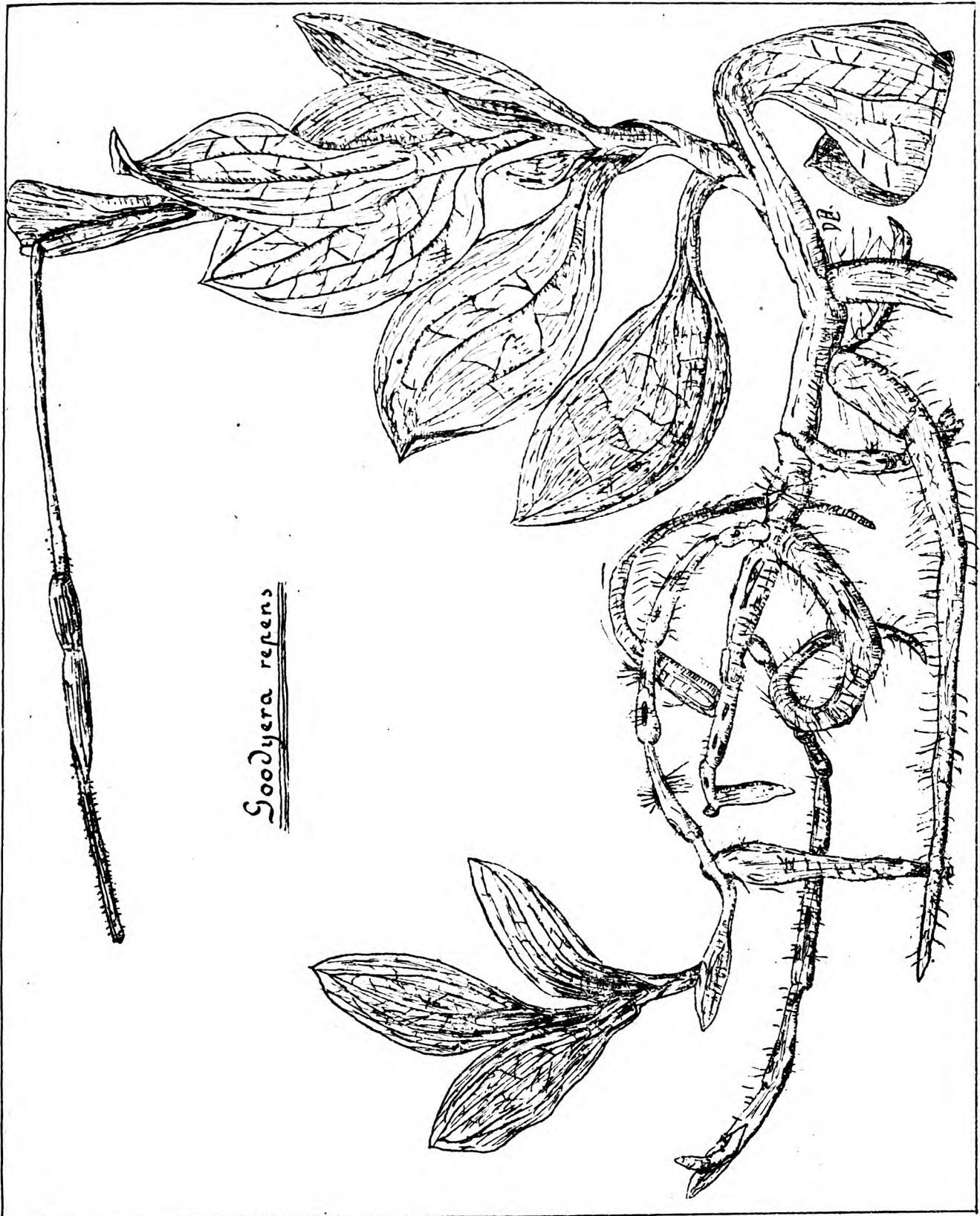


Fig. 25.

durch Anlage und durch Umbau reden. Die Reservestoffe wandern in die Spitze. Es handelt sich vor allem um rote Stärke oder Amylodextrin. Der Innenaufbau der Glieder ist eigentlich nur eine schwache Ausbildung des späteren Mykorrhizoms. Es sind nur wenige Bündel vorhanden mit geradezu winzigen Gefässen. Die Rinde grenzt gegen den Centralzylinder durch eine CASPARY-Endodermis ab.

Die nächsten 2 - 3 Zellreihen führen viel Amylodextrin. Dann kommt die Zone reichlichster Verpilzung. Ausser unter den Haarleisten bleiben die zwei Schichten unter der Epidermis völlig pilzfrei. Die Epidermis hat an diesen Stellen normal Kutikula und Spaltöffnungen. Dagegen ziehen durch diese Zellen unter den Haarleisten die Pilze und gehen durch Kurzzellen in die ungemein langen Haare und in den Boden. Es liegt in diesem Falle ein sicheres Fehlen von Ferment-Mykorrhiza vor.

Auch im nächsten Jahre erfolgt die Anlage von drei gleichen, nur meist längeren Internodien.

An den noch kräftigeren Gliedern des 3. Jahres sehen wir bereits die ersten Augen und Wurzelknospen erscheinen. Diese werden sehr frühzeitig angelegt. Daher ist ihre Entstehung "adventiv exogen", wie wir das bei *Neottia* so genau geschildert haben. Auch hier erfolgt die Anlage im fast embryonalen Gewebe. Es beteiligt sich alles an ihrer Bildung mit Ausnahme der Epidermis.

Während sich nun aber diese Anlagen bei der Nestwurz immer zu Wurzeln ausbilden, können sie hier auf der Anlage stehen bleiben und wie Knospen auf den Zeitpunkt des Vortreibens warten. Solche Wurzelknospen gehören im allgemeinen nicht zu den häufigen Erscheinungen.

Wir haben bisher das Schicksal eines Ausläufers im 3. Jahre geschildert, der im Boden verlief. Bei ihm entfalten sich die Blättchen nur zu Schuppen. Das Rhizom ist reichlich verpilzt und die Wurzeln unterdrückt.

Anders ist das aber, wenn der Ausläufer an einer kräftig ernährten Pflanze entsteht. Diesen Fall haben wir auf dem Habitus-Bild (Fig. 25) festgehalten. Das Wurzelauge treibt vor. Es kann das schon im zweiten Jahre der Fall sein. Die Blätter werden grösser und dasjenige des letzten Internodiums bereits laubblattartig.

Man sieht häufig diese Art der Entwicklung an dem der Spitze des Tragsprosses zugewandten Auge eingeschlagen; das basalwärts gelegene bleibt Ausläufer-artig und ohne Wurzel.

Die Entwicklung lässt sich nicht in ein straffes Schema pressen. Meistens erfolgt die Entwicklung im vierten Jahre, wie es im Schema geschildert ist. Es bilden sich zwei kürzere, regellose Glieder. Das vorderste hat eine Wurzel getrieben und vorne ist ein grosses Schuppenblatt.

Bleiben wir bei diesem Gange, so finden wir im fünften Jahre drei kleine Laubblättchen an den etwas dickeren Gliedern. Die Entstehung der Haarleisten ist etwas verzögert, und die Verpilzung erfolgt später, meist wohl durch Neuinfektion im Herbst. Auch zu dieser Zeit treibt die rübenartige Wurzel vor.

Das zweite Bild von rechts auf dem Schema entstammt einem sehr kräftigen Stück. Der Ansatz des ersten Jahres ist im sechsten abgefault. Es ist bereits eine Knospe in drei Jahren ausgetrieben und eine zweite im zweiten Jahre.

Diese erzeugen einen neuen Spross. Der Trieb des sechsten Jahres nähert sich noch mehr dem Aussehen der erwachsenen Pflanze. Die Blätter werden grösser, die Wurzeln zahlreicher. Das oberste Blatt des fünften Jahres ist meist noch grün erhalten.

Im siebenten Jahre ist das Rhizom bereits nicht mehr verpilzt. Es kann bereits zur Bildung von vier Gliedern und Blättern kommen.

Die Wurzeln dieses Gliedes treiben nicht immer aus, doch kann das der Fall sein.

Im achten Jahre bereits erscheinen zwei bis drei Blätter an einem Rhizom-artigen Stücke. Haarleisten fehlen. Die Glieder richten sich auf. Aus ihrer Mitte entsprosst der Blütenstand, ein Laubblatt an dem noch dicken, fleischigen einen festen Stengel tragend. Darüber verengt sich der nun starre Stengel und hat noch zwei Hochblätter, bevor der Blütenstand erscheint.

Es muss an dieser Stelle hervorgehoben werden, dass die Entwicklung sich nicht immer starr an diese Schilderung hält. Die Pflanze kommt auch eher zum Blühen.

Besonders bemerkenswert ist aber, dass diese Pflanze sich bis zur Blüte rein monopodial entwickelt.

Das Rhizom blüht nur ein einziges Mal: es ist hier kein Sympodium entwickelt, wie wir das bei den anderen Orchideen gewohnt sind. - Nur sind die Ausläufer mit dem Mutter-Rhizom verbunden.

Das Verhalten dieser Pflanze könnte in mancher Hinsicht das Bestehen des Sympodiums verständlich machen. Der Langtrieb wächst hier jahrelang fort und gliedert von Zeit zu Zeit Langtriebe ab. Nach einigen Jahren erschöpft er sich in einem Blütenstande, geht also in einen Kurztrieb über.

In mechanischer Hinsicht bietet uns das Rhizom wenig Interessantes. Die unterirdischen Anfangsglieder sind zugfest gebaut. Die Verfilzung mit dem umgebenden Moose wird nicht allein durch die Wurzeln ausgeübt. Diese sind dazu auch nicht sonderlich geeignet. Die an allen diesen Teilen stehenden verfilzten Haare der Haarleisten vermitteln eine direkte Anheftung. Daneben wirken auch die Ausläufer mit ihren Haarleisten ebenfalls gleich. Bis zum sechsten Jahrestriebe unseres Schemas etwa erstreckt sich die Bildung der Haare. Dann wendet sich der mit sehr starker, fleischiger Rinde versehene Stengel (wie das Habitusbild zeigt) nach oben.

Wir haben nun eine sehr biegsame Konstruktion. Diese wird bis zum vorletzten Laubblatte beibehalten. Dann ist innerhalb der weichen, dicken Rinde ein mechanischer Ring entwickelt, wie er in der starren Blütenstand-Region sich wiederfindet. Da die Gefässbündel hier dürrig sind, so hat er die Festigung allein zu versehen.

Unterhalb des letzten Hochblattes ohne Blüte beginnt die Behaarung des Stengels. Über diese Haare selbst wird bei der Behandlung der Ähre selber zu reden sein.

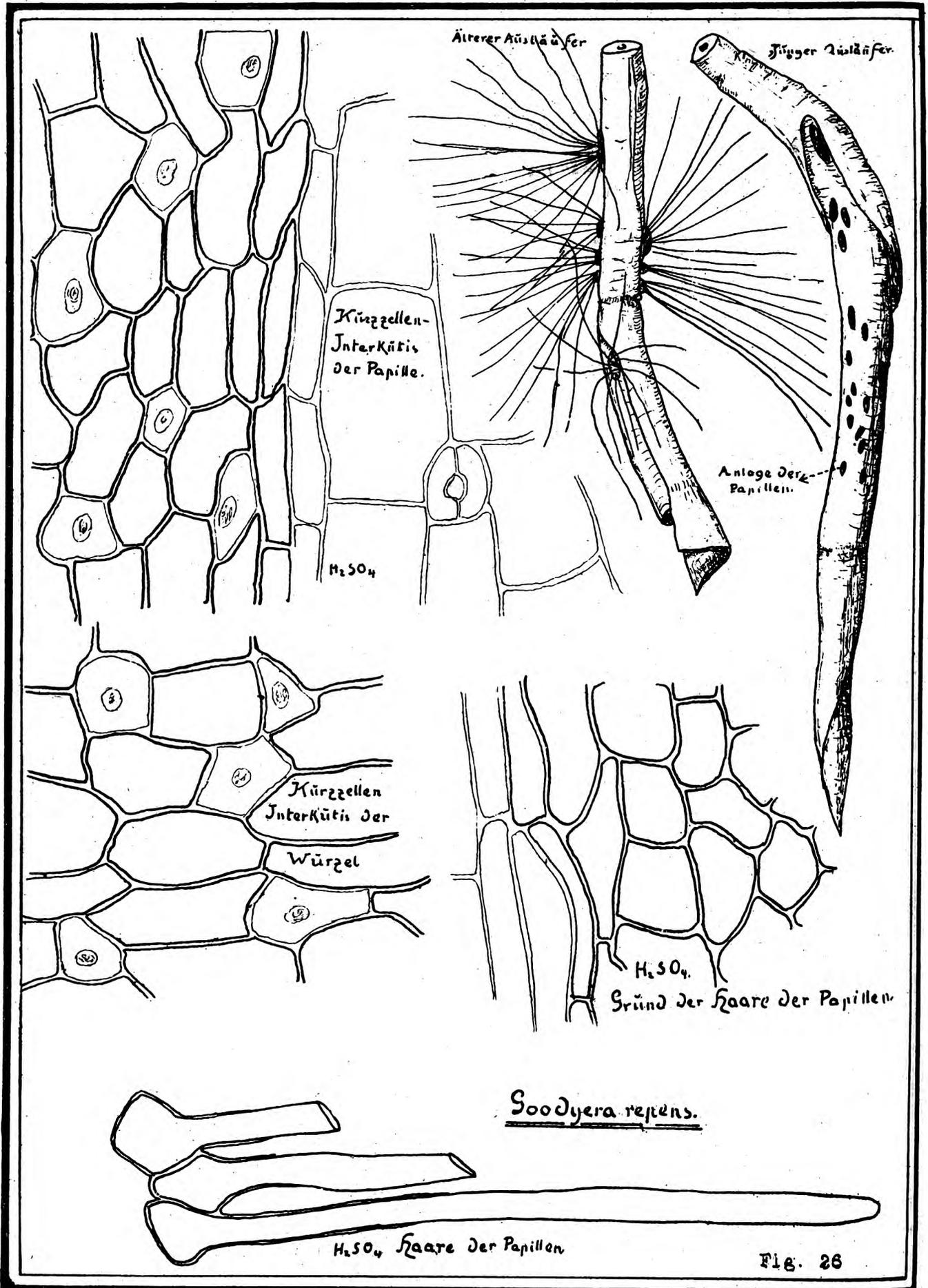
Es möge hier einer Beobachtung gedacht werden, welche vielleicht von einigen Werte sein dürfte. Sobald man im Herbst die Sprosse von *Goodyera* einige Zeit im Dunkeln belässt, so werden die grünen Blätter farblos. Aus dem Gipfel der Knospe beginnt ein neuer schlanker Trieb zu schießen. Dieser ist nun auch dann mit Haarleisten besetzt, wenn das die Lichttriebe nicht mehr waren.

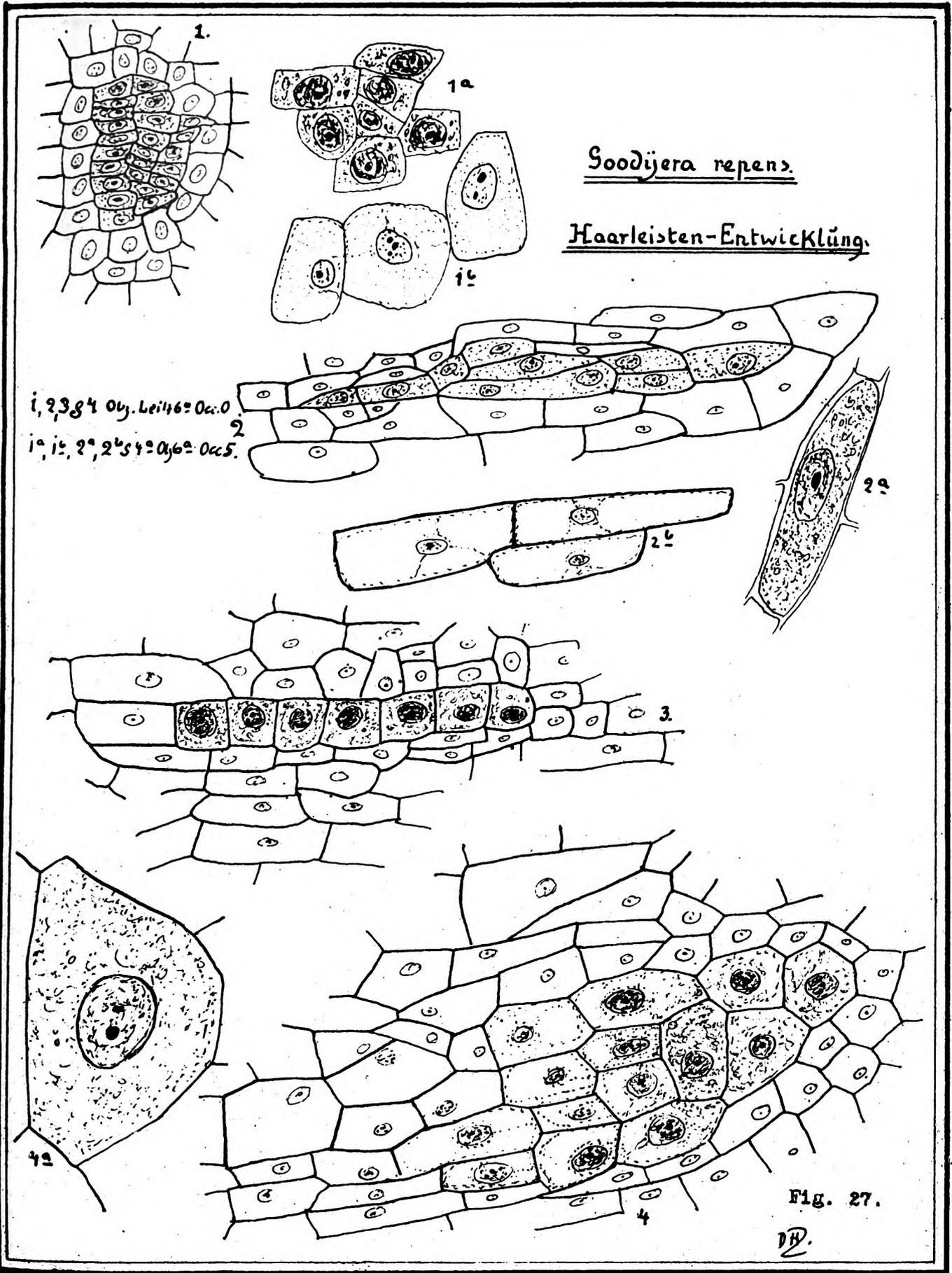
Wir sehen also, dass der Dunkeltrieb in der Natur sich wieder der mykotrophen Lebensweise zuwendet. Der formative Reiz, eine solche Organisation zu erzeugen, hat aber nicht direkt mit der Mykotrophie zu tun. Aber in der Natur wird ein Überdecken der Pflanzen eben auch wieder für ihn günstige Bedingungen für die Verpilzung schaffen. - Über die

Haarleisten

müssen wir noch einige Worte verlieren. Zunächst sei das über die Papillen von *Laelia Kattleya* von BURGEFF (32) (Wurzelpilze der Orchideen, Fischer, 1909, Jena) Gesagte hier angeführt. Diese Bildungen haben eine gewisse Ähnlichkeit mit den Haarleisten unserer Pflanzen.

"Der Keimling hat sich während dieser aufregenden Begebenheiten (der Pilzverdauung) weiter differenziert. Zunächst werden die haartragenden Papillen gebildet. Eine Zelle unter der Epidermis wächst zu einer bedeutenderen Grösse heran, als ihre Schwesterzellen. Ihr Kern fällt auf durch seine Grösse, ihr Plasma durch starke Tinktionsfähigkeit. Sie verhält sich analog wie die Einlasszelle über dem Suspensor des Embryos. Eine der ausgestülpten Epidermiszellen lässt das erste Haar entstehen. Die Weiterentwicklung erfolgt mit der Teilung der basalen Zelle durch Antiklinalen in vier; diese teilen sich wiederum, und alle Tochterzellen behalten die Eigenschaften der ursprünglichen Basalzelle bei, bis die Hyphen sie durchdringen. Die Epidermiszellen über ihnen wachsen zu absorbierenden Haaren aus, deren Kerne ebenfalls eine bedeutende Grösse aufweisen. In der Folge an älteren, 3 - 4 Monate alten Keimlingen, findet man weitläufige Gewebekomplexe mit zahlreichen Haaren". - In den Durchlasszellen der jüngeren Wurzeln werden die Stellen geschaffen, die dem Pilze eine neue Infektion gestatten und ihm den Zugang zu den inneren Geweben der Wurzel erlauben. Die Durchlasszellen der Wurzel aber, die wir von allen mit Velamen versehenen Orchideenwurzeln kennen, sind wieder genau so organisiert wie die Basalzellen der Papillen und die Einlasszellen





des Embryo; wir dürfen alle drei als analoge Gebilde betrachten, die ausser direkter Absorption auch die Durchleitung des Pilzes zu besorgen haben".

Nach diesen Schilderungen ähnlicher Verhältnisse wollen wir uns zunächst der Bildung der Haarleisten von *Goodyera* im besonderen zuwenden.

Wie aus der Abbildung (Fig. 26) ersichtlich ist, kann man mit dem blossen Auge oder bei Lupenvergrösserung die späteren Gebilde schon als braune Flecken im Alkoholmaterial an gerade gestreckten oder sich erst streckenden Gliedern der Ausläufer oder Triebspitze erkennen. Wenn die Internodien sich gestreckt haben, so erheben sie sich und entsenden sehr lange Haare in die Umgebung.

Wir haben diese langen, derben Haare schon als eine Verfilzung mit den Moosen der Umgebung an den Wurzeln vieler solche Standorte bewohnender Orchideen hervorgehoben, hier können wir das Gleiche für die Stammorgane tun.

Noch viel Rhizom-artiger wird aber alles, wenn wir in die Entstehung dieser Neubildungen hineinschauen, welche einen normalen Stamm zu einem Mykorrhizom umbauen.

Heben wir die Epidermis noch nicht gestreckter, von Schuppenblättern bedeckter Glieder ab, so finden wir innerhalb der an sich noch kleinzelligen Epidermis Gruppen noch viel kleinerer Zellen liegen, wie das in der Abbildung (Fig. 27,1) wiedergegeben ist. Diese Zellen besitzen einen sehr grossen Zellkern und ein sehr dichtes Plasma.

Die Kern-Plasma-Relation kennzeichnet sie als noch viel jugendlichere Zellen innerhalb eines noch nicht gestreckten Gewebes. Die Detailbilder (Fig. 27, 1 a und 1 b) zeigen dies besser als Zahlen. Die Zellen sind somit zu bedeutenden Umwandlungen (und Erzeugung von Fermenten?) praedisponiert. Die Längsdehnung ihrer Umgebung machen sie zwar mit, aber sie werden mehr gezogen, als dass sie aktiv sich an der Streckung beteiligten (Fig. 27,2). Auch hier bleibt das Verhältnis ihrer Zellkerne und ihres Inhalts zu dem ihrer Umgebung gleich. Die Zellen bleiben entwicklungsfähig in den sich mehr und mehr auswachsenden Geweben.

Während nun die Epidermis der Umgebung mit dem Aufhören der Streckung des Organs ihre endgiltige Gestalt erreicht hat, beginnen nun die Anlagen der Haarleisten sich zu teilen und abzurunden (Fig. 27,3). Zunächst geben sie eine Anzahl kleiner Zellen an ihre Umgebung ab. Da sich auch unter ihnen Zellen vorfinden, welche das gleiche Verhalten zeigen, so wird die Haarleiste emporgehoben. Die Kernplasmarelation bleibt aber in den Zellen auf der Höhe fest stehen (Fig. 27,4, 4 a). Die Zellen bleiben isodiametrisch und heben sich gut von ihrer Umgebung ab.

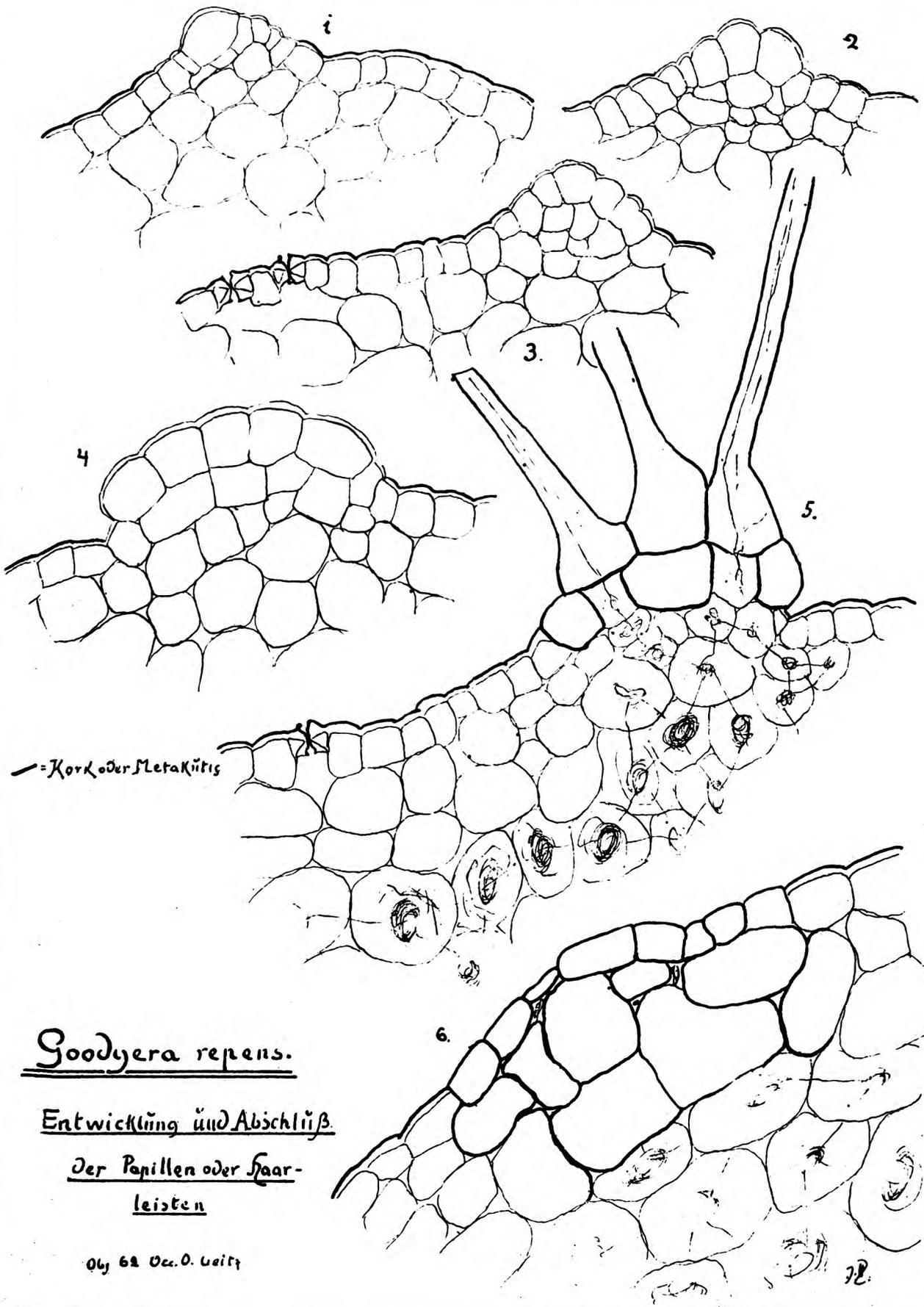
In der umgebenden Epidermis finden sich Spaltöffnungen, wie sich das für eine regelrechte Haut eines Stammgebildes gehört.

Da sich die weiteren Umwandlungen nicht mehr in der Fläche der Stengel, sondern senkrecht zu ihr abspielen, so kommen wir mit Querschnitten weiter. Diese sind in der Fig. 28 zusammengestellt.

Während die Zellen der Epidermis der Umgebung mit einer normalen Kutikula überzogen sind, führen diese Zellen nur die Schleimschicht. Sie sind somit als Rhizodermis charakterisiert. Die Zellen am Scheitel bleiben am grössten; sie teilen sich zwar auch, aber nicht so weit, dass eine Verkleinerung des Inhaltes nötig wäre (Fig. 28, 1, 2, 3, 4). Die von ihnen gegen den Rand abgegebenen kleineren Zellen vereinigen sich mit den obersten Zellen der darunter liegenden Rinde zu einer geschlossenen Lage (Fig. 28,4).

In der Folge strecken sich nun die gross gebliebenen Scheitelzellen und bilden ungemein lange Haare aus. Ihr Kern ist zwar noch gross, aber das Verhältnis des Kernes zum Volumen der Zelle ist nun soweit verkleinert, dass es nicht mehr den Zahlen embryonaler Regionen gleicht. Die Wand der Haare (Fig. 28,1) erleidet eine Metakutisierung. Damit sind die Haare einerseits konserviert, andererseits gefestigt. Durch die Haare geht eine reiche Verpilzung. Sie sind die Vermittler mit der Umgebung. Bald aber sterben die Haare ab. Die Pilzhyphen vermitteln immerhin eine mechanisch nicht zu unterschätzende Verfilzung des Stengels mit der Umgebung.

Die interessantesten Umwandlungen hat aber die geschlossene Lage unter den Haaren erlitten. Es hat sich sehr bald eine Arbeitsteilung geltend gemacht. Die einen Zellen, die Kurzzellen, behalten ihre Grösse, ihren Plasmareichtum und ihre



Goodyera repens.

Entwicklung und Abschluß

Der Papillen oder Haar-
leisten

06, 62 U. u. O. U. u. T.

mächtigen Kerne. Es sind dies die Durchlasszellen. Die anderen Zellen strecken sich etwas und verkörnen ihre Wände. Es bildet sich unter den Haaren eine regelmässige Kurzzellen-Interkutis aus, deren Durchlasszellen die Leiter der Pilze sind. Besonders die Betrachtung der Oberflächenbilder eines Stückchens in konzentrierter Schwefelsäure betrachtet, ist da instruktiv (Fig. 26). Merkwürdig ist da das Liegen einer solchen Bildung neben einer normalen Epidermis mit Stoma. Die Haare und ihr Grund stehen zunächst noch über der Interkutis; auch sie sind wegen der Metakutisierung widerstandsfähig gegen Schwefelsäure. Nebenbei möchten wir erwähnen, dass diese Stärkung der Festigkeit sich auch insofern "von Nutzen" begleitet erweisen kann, als die Kohäsion des Inhalts beim Austrocknen die Wände wohl einbiegen, aber nicht zusammendrücken kann. An den Standorten kommt es in oberflächlichen Lagen immerhin zu einem gewissen Austrocknen des Bodens. Es ist nun in mehrfacher Hinsicht von Wert, dass sich eine genau so gebaute Interkutis auch in den Wurzeln der *Goodyera* wiederfindet. Wir haben diese Kurzzellen-Interkutis nicht für diese Pflanze in unserer Wurzelarbeit (Mez, Archiv XII, 1925) erwähnt, wollen das aber hiermit nachholen und abbilden (Fig. 26).

Besonders reizvoll ist die Betrachtung eines Querschnittes einer Haarleiste (Fig. 28, 5) in Jodjodkali. Wir sehen die Zellen mit Amylo-Dextrin versehen, mit verpilzten teilweise ebenso wie die unverpilzten. Trotzdem nun die ein bis zwei Lagen unter der normalen Epidermis mit Amylo-Dextrin (also einem noch leichter löslichen Kohlenhydrat als Stärke) versehen sind, bleiben sie in unmittelbarer Nähe der Pilze frei von diesen. Diese Beziehung zeugt von der Unrichtigkeit der Behauptung, die Pilze verzuckerten die Stärke. Es ist eben umgekehrt: die Pflanze verzuckert die Stärke und lockt die Pilze an, wie wir in unserer Arbeit in Mez, Archiv VI, 1924 ausgeführt haben.

Mit dem Alter nun ist die Pflanze an den Pilze-verdauenden Stellen völlig gefüllt. Die Zellen mögen auch gealtert sein und ihre Fähigkeit, ungeschwächte Pilze zu überwältigen, etwas eingebüsst haben. Wir sehen nun Einrichtungen, welche die Papillen völlig verschliessen. Auch unterhalb der Interkutis blieben immer einige Zellen zwar Amylo-Dextrin führend, aber ohne Pilze. Diese und solche der umgebenden Hypodermis beginnen sich zu vergrössern. Die Verbindung der Pilze mit dem Erdreiche wird unterbunden. Die Zellen metakutisieren und erzielen einen ziemlich dichten Abschluss (Fig. 28, 6).

Zum Schlusse dieser Betrachtungen möchten wir aber besonders die frühe Auszeichnung gewisser Zellen zu Sonderfunktionen durch die Kern-Plasma-Relation und Dichte des Plasmas hervorheben.

Haben wir nun diese eigenartige Pilzverdauung in Umbau-Mykorrhizomen hervor gehoben, so möchten wir schon jetzt hervorheben, dass sich völlig gleiche Verhältnisse bei *Epipogon*, *Corallorhiza*, *Malaxis*, *Microstylis* und *Liparis* wiederfinden. Wir wollen nun noch die

Beschaffenheit der verschiedenen Regionen einer blühenden Pflanze.

in einer Folge von Querschnitten schildern.

Am Hinterende sind die Pilze restlos verballt. Die Haarleisten sind abgeschlossen. Nur im Bündel und den beiden Schichten normalen Gestalt unter der Epidermis fehlen die Pilze; hier ist viel Amylo-Dextrin erhalten. Ob es sich um einen Bau-Reservestoff für das Austreiben der Augen handelt, möge dahin gestellt bleiben.

Die Gefässe der 6 Bündel sind ausserordentlich klein. Ihre Anzahl garnicht so gross: $10 + 11 + 14 + 15 + 18 + 15 = 83$.

Ein Längsschnitt wurde durch das letzte Auge geführt. Es steht deutlich in den Achseln eines Blattes, mit dessen Strang derjenige des Auges vorschmilzt. Obwohl sein Gewebe von Reservestoffen strutzt, ist kein Pilz in es eingedrungen. Auch in der Rinde, in der Nähe des Auges mangeln die langgedehnten Pilzballen. Das erste Internodium des Auges ist etwas grösser.

Das zweite Internodium ergibt fast dasselbe Bild wie das erste. Die Papillen

sind völlig mit Pilzballen erfüllt, die unbesetzten Zellen beginnen erst mit dem Verschlusse.

Das nächste Glied führt noch vereinzelt unverballte Pilze. Die Haarleisten sind noch nicht verschlossen. Die Interkutis kann nicht mehr richtig funktionieren. Die Leisten selbst heben sich nicht mehr über die Oberfläche des Stengels. In der dritten und vierten Zelllage wird eine "Folge-Interkutis" erzeugt. Die 8 Bündel zu $13 + 18 + 12 + 19 + 21 + 8 + 12 + 15 = 118$ Gefässe sind zwar etwas stärker, aber die Gefässe sind noch sehr englumig, sodass die Erhöhung der Zahl nicht allzu viel zu bedeuten hat.

Die an diesem Gliede stehende Wurzel ist dicht mit Pilzen erfüllt, nur die Schicht unter der Interkutis ist fast verschont geblieben, und völlig ist dies der Fall bei beiden Zonen um die Endodermis des 5-gliedrigen Gefässbündels. Die Einzelgefässe sind schwach.

In das 4. Internodium gelangen keine Pilze mehr. Der Abgang der Wurzel erfolgt noch deutlich adventiv exogen ohne Beteiligung der Endodermis. Die Haarleisten werden zwar noch angelegt, aber sie sind frühzeitig verschlossen.

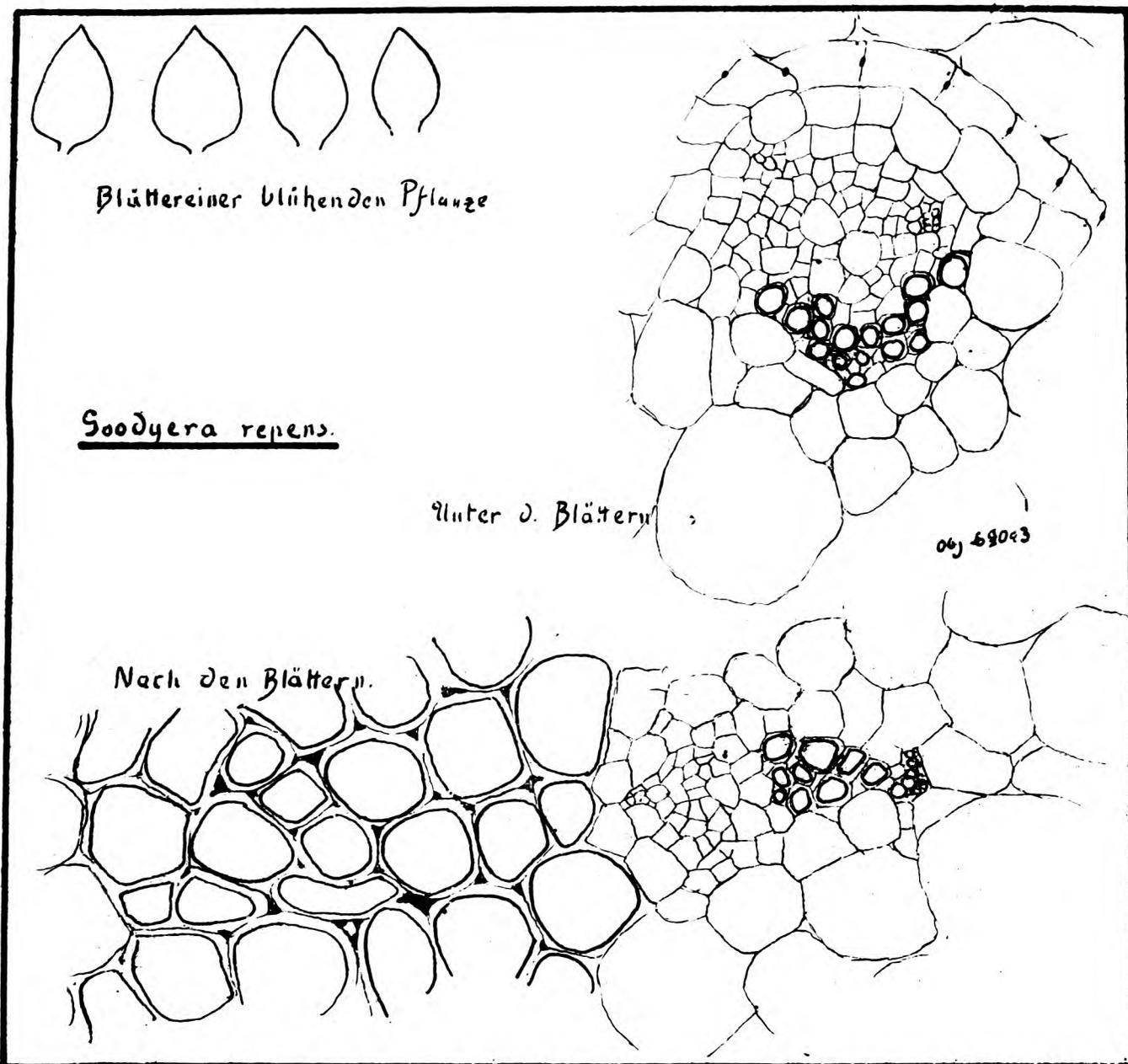


Fig. 29.

Dagegen macht es den Eindruck, als ob im nächsten Gliede beim Wurzelabgange ausser der Epidermis auch noch die Hypodermis unbeteiligt bliebe. Die Epidermis muss sehr frühzeitig gesprengt werden, ihre Zellen schwellen tonnenförmig an und metakutisieren. Das Gefässbündel des Internodiums erstarkt nun etwas. Die 15 Bündel besitzen je 8 - 13 Gefässe. Deren Lumen hat aber nur sehr wenig zugenommen.

Von sonstigen Dingen sei noch hervorgehoben, dass das Glied unter dem ersten lebenden Blatte noch eine Wurzelanlage besitzt, und das Bündel von einer Endodermis umschlossen ist.

Der Bau eines Bündels aus dieser Zone ist in Fig. 27 beigegeben. Es muss hervorgehoben werden, dass die Bündel mit einer stärkeren Vergrösserung gezeichnet sind ($1 \text{ mm} = 2 \mu$). Sonst hätte man keine Messungen noch Einzelheiten wiedergeben können. Die Bündel sind sehr schlecht entwickelt, genau so im Blütenstand. Betrachtet man auch die kleinen Blätter, so wird das sofort begreiflich, wenn man deren verhältnismässig fleischige Beschaffenheit und das Vorkommen im Waldesschatten bedenkt.

In den Stengel mit 4 Blättchen, wie sie abgebildet sind, gingen nur 116 Gefässe, davon Fläche = $3,852 \mu^2 \cdot 10^{-3}$ und davon POISSENILLsche Zahl = $0,1310 \mu^4 \cdot 10^{-6}$ betrug. Von diesen treten 89 Gefässe in den Blütenstand. Deren Gesamtfläche mass $2,640 \mu^2 \cdot 10^{-3}$ und das Quadrat der Einzelfläche $0,1279 \mu^4 \cdot 10^{-6}$.

Die 7.13 qcm grossen 4 Blätter erhielten eine Versorgung durch die Wirkung von 27 Gefässen mit einer Fläche von $1,212 \mu^2 \cdot 10^{-3}$, aber nur einem POISSENILLschen Wert von $0,0032 \mu^4 \cdot 10^{-6}$.

Auf 1 qcm Blattfläche treffen 3,8 Gefässe mit $1,702 \mu^2 \cdot 10^{-2}$ und $0,0453 \mu^4 \cdot 10^{-4}$. Ein Gefäss versorgte somit 0,263 qcm und hätte im Durchschnitt $0,447 \mu^2 \cdot 10^{-2}$ und $0,0119 \mu^4 \cdot 10^{-10}$.

Diese Zahlen bedürfen keiner weiteren Erläuterung, als dass die Blätter wohl geeignet sind zu assimilieren, aber irgend welche erhebliche Transpiration ist trotz der Behaarung des niederliegenden Stengels, welcher die Wurzel zum grossen Teile ersetzt, nicht möglich.

Mit der *Goodyera* wallen wir diesen Abschnitt unserer Bearbeitung des Stengels schliessen.

In der nächsten Arbeit sollten die Malaxideen behandelt werden.

LITERATUR

Ausser der in der Arbeit besonders hervorgehobenen und bereits in früheren Arbeiten citierten Literatur benutzen wir noch die nachstehende:

1. PFITZER in Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, Orchideen II, 6 (1889).
2. FUCHS und ZIEGENSPECK, Bau und Form der Wurzeln der einheimischen Orchideen in Mez, Archiv XII (1925) 290 - 379.
3. IRMISCH, Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen (1853).
4. JOST, Physiologie der Pflanzen in Handwörterbuch der Naturwissenschaften. BENECKE-JOST, Pflanzenphysiologie.
5. HUBER, in Berichte Deutsch. Bot. Ges. XLIII (1925), 410.
6. HOLMES in Ann. of Bot. XXXII (1918) 553 und XXXIII (1919) 255.
7. RENNER in Deutsch. Botan. Ges. XLIII (1925) 207.
8. JONSSON in Ber. Deutsch. Bot. Ges. X (1892).
9. FISCHER in Ber. Deutsch. Bot. Ges. IV (1886).
10. ALEXANDROV in Ber. Deutsch. Bot. Ges. XLIV (1925) 86.

11. LINDNER in Cohns Beiträgen XIII (1916), 1.
12. NORDHAUSEN in Ber. Deutsch. Bot. Ges. XXVI (1916), 619 und in Pringsheims Jahrb. LVIII (1912), 295.
13. RENNER in Ber. Deutsch. Bot. Ges. XXX (1912), 756.
MONTFORT in Pringsheims Jahrb. LXII (1923), 92.
14. BODE in Pringsheims Jahrb. LXII (1923), 92.
15. LIPPMANN in Mez, Archiv XI (1925), 361 - 464.
16. BRUNDIN in Bih. Svensk. Vet. Akad. III, 21; Raunkjar, Danske blumster planters I, 313.
17. GÖBEL, Organographie I (1913), III (1923).
18. REICHENBACH, De pollinis Orchidearum genesi ac structura, Leipzig 1852.
19. WARMING in Med. nat. For. Kjöbenhavn 1874.
20. FUCHS und ZIEGENSPECK in Mez, Archiv XIV (1926), 165 - 260.
21. NOEL BERNARD in Rev. gen. Bot. XIV (1902).
22. ZIEGENSPECK in Mez, Archiv VII (1924), 251 - 273.
- 23, Verh. nat. hist. Verein in Rheinland und Westfalen, Bonn 1875, 35.
24. DRUDE, Preisschrift in Flora 1873, 56.
25. ZIEGENSPECK in Mez, Archiv IX (1925), 297 - 376.
26. ROTHERT, Anatomie der Pflanzen in Handwörterbuch der Naturwiss. IV, 1176.
27. MOLISCH in Bot. Zeit. LX (1902), 45.
28. BÖHM in Ber. Deutsch. Bot. Ges. X (1892), 539.
29. PORSCHE, Spaltöffnungs-Apparat im Lichte der Phylogenie, Jena 1905.
30. BEER, Beitr. zur Biologie und Morphologie der Orchideen, Leipzig 1863.
31. MAC DOUGAL in Ann. of Bot. VIII, 1899.
32. BURGEFF, Wurzelpilze der Orchideen, Jena 1909 und anderen Ortes.

MITTEILUNG DES HERAUSGEBERS.

Das Botanische Archiv nimmt dauernd Manuskripte aus allen Gebieten der Botanik zu baldiger Veröffentlichung entgegen. Es zeichnet sich durch besondere Liberalität in der Gewährung von Abbildungen aus, wenn diese in der vorgeschriebenen Art (Zeichnung genau in der Grösse der Reproduktion mit Tusche auf durchscheinendem Papier, am besten BAYER, München, Theresienstrasse 19, Marke Bavaria) geliefert werden. - 30 Separat-Abzüge werden kostenfrei gegeben. Die Lieferung weiterer Exemplare findet nur bei Dissertationen statt und geschieht zu billigen Selbstkostenpreisen. - Die weite Verbreitung unserer Zeitschrift sichert wirkungsvollste Veröffentlichung aller Arbeiten; die Billigkeit der Herstellung und des Verkaufspreises lässt den Autoren die Möglichkeit, die Darstellung ihrer Ergebnisse ausführlicher zu werden, als dies anderswo gern gesehen wird.

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: 1926

Band/Volume: [16](#)

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

Artikel/Article: [Entwicklungsgeschichte der Axen der einheimischen Orchideen und ihre Physiologie und Biologie. II. Teil, Listera, Neottia, Goodyera 360-413](#)