

Die Entwicklungsgeschichte der einheimischen  
Orchideen und der Bau ihrer Axen III.

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

DIE MALAXIDEEN.

Unter den einheimischen Orchideen gemahnt besonders diese kleine Gruppe an die tropischen Orchideen, die wir in den Gewächshäusern zu sehen gewohnt sind. Das veranlasst vornehmlich die Bulbe. Betrachtet man sie aber genauer, so findet man doch in der Lebensgeschichte Unterschiede. Dennoch dürften sich ähnliche Geschöpfe in den Tropen ebenfalls finden. Der Schlüssel zum Verständnis des Baues dieser eigenartigen Pflanzen sind ihre Standorte.

Das Leben im Moospolster ist allen mehr oder minder gemeinsam. *Achroanthus* findet sich in den dichten Moospolstern der Alpen oder sogar in Norddeutschland auf Mooren (Ostpreussen); *Liparis Loeselii* ist zwar auf dem *Hypnum*-Moor heimisch, wagt sich aber dennoch häufig auf das *Sphagnum*-reiche Übergangsmoor und selbst in ausgesprochene Sphagneten hinein.

Endlich ist *Malaxis paludosa* die einzige ausgesprochene Hochmoorpflanze unter den einheimischen Orchideen.

DIE STANDORTE.

Zuerst wollen wir uns kurz die Bedingungen derselben ins Gedächtnis zurückrufen, welche über das Wohl und Wehe dieser oft so merkwürdigen Gewächse in ihrer Besiedlung entscheiden. Das extreme Verhalten von *Malaxis* möge uns leiten; denn das hier vorliegende können wir, wenn auch weniger schroff, auf die anderen Standorte übertragen. Die eigenartigen konservierenden Moorstoffe, sowohl wie der in der Feuchtigkeit erschwerte Sauerstoffzutritt, hemmen die Zersetzung der organischen Stoffe in hohem Masse. Die Mineralisation vollzieht sich höchstens in den obersten Bodenschichten. Ein Heraufziehen von Nährstoffen aus den tieferen Erdschichten gestaltet sich sehr schwierig, da das Wasser von oben hereingezogen wird und nach den Seiten schliesst. Der Mangel an Karbonaten erschwert die restlose Aufarbeitung der an sich gar nicht so geringen Stickstoffsubstanzen, ebenso wie die Neutralisation der Säuren. In den oberen Schichten mögen diese noch weniger sein, in der Tiefe entstehen sie massenhaft durch anaerobe Umsetzungen. Es ist z.B. bekannt, dass die oberflächlichen Wasserlachen in den Hochmooren säurerärmer sind als die tieferen Schichten. Die Moorstoffe verhindern daneben noch sehr stark die Ammonisation. Auf diese Dinge kann hier nicht ausgiebig eingegangen werden; wir haben sie bereits in unserer Abhandlung über Boden und Mycorrhiza weitgehend behandelt (1).

Die Torfmoose haben nun die Eigentümlichkeit, mit jedem Jahre aufzusteigen. Wenn ihre unteren Stücke auch vermorschen, so müssen doch die mit ihnen vergesellschafteten Lebewesen Schritt halten, wenn nicht besondere Einrichtungen vorhanden sind.

Die Bodenlösungen werden von den Torfmoosen zwar etwas von unten nach oben gezogen, aber das ist nur in beschränktem Masse der Fall. Viel mehr dürfte es sich um ein Hinabsaugen von Stoffen in das Moospolster handeln. Die *Sphagna* saugen förmlich Tierexkremente und Staubteile in ihren Körper. Ähnliche Einrichtungen können wir daher auch bei den mit ihnen vergesellschafteten Malaxideen erwarten.

Die Wurzeln können aber solchen schwammartig sich ihre Nahrung aufsaugenden Pflanzen fast fehlen. Zur Festigung im Moospolster treten überall an den Organen Haare auf. Die Haarwarzen sind hier vielleicht wiederzufinden, wie wir sie bei *Goodyera* mit ähnlichem Standorte angetroffen haben (2).

Diese Pflanzen, welche sich ihren Nährboden durch einen Schwamm abgestorbener Elemente selbst sammeln, stehen im Gegensatz zu den anderen Hochmoorpflanzen,

welche ihre feinen Wurzeln weithin verzweigen und förmlich aus dem Gesammelten der anderen Pflanzen schöpfen.

Da die mineralisierten Nährstoffe nur in sehr geringer Menge vorhanden sind, so finden wir auf diesen Böden besonders häufig die Mycorrhiza.

Ein anderes Moment ist die nur geringe Menge der den Moosen entströmenden Kohlensäure. Wenn es richtig ist, dass die Pflanzen besonders aus der bodennahen Luft ihre Assimilationskohlenensäure schöpfen, so wird man auch den niedergedrückten Wuchs und auch die Mycotrophie noch mehr verstehen. Doch ist es derzeit sehr schwer, hier sich festzulegen, da die Akten über die Kohlensäurefrage noch nicht völlig geschlossen sind.

Wenn man die Orchideen auch ohne Pilze auf Fructose und anderen Stoffen künstlich ziehen kann, so ist das nicht im geringsten eine Widerlegung der Mycorrhizenfrage, da das Bedingungen sind, die in der Natur nie gegeben sind. Im Gegenteil, dieses Gedeihen bei Lieferung vorgebildeter Nahrung ist ein Zeichen für die Mycorrhiza insofern, als die Pflanzen eben nur bei Lieferung der organischen Substanz, also auch der C-N Verbindungen gedeihen können. Man wird aus dem Umstande, dass man Parasiten, wie etwa den Milzbrand, leicht auf organischen Nährmedien ziehen kann, nicht im geringsten Zweifel über dessen parasitäre Natur ziehen dürfen. Theoretisch muss es ja bei jedem Parasiten möglich sein, wenn man ihm seine besondere Nahrung nur in geeigneter Form gibt, ihn zu voller Entwicklung zu bringen. Bei den Malaxideen hat aber HUBER (3) gezeigt, dass das nicht auf die Dauer ohne Pilze geht.

Auch die lange Vereisung im Moor ist einer Wurzelbildung nicht günstig.

Nach diesen kurzen Hinweisen wollen wir uns

#### Liparis Loeselii Rehb.

zuwenden. - An den Anfang sei die

#### Entwicklungsgeschichte

gesetzt. Diese Form hat die vollständigste Entwicklung und stand uns in ausnehmend reichlichem Material zur Verfügung.

Während über die Morphologie und Anatomie dieser Pflanze sehr viel gearbeitet und bekannt ist (4 - 8), worauf noch einzugehen ist, ist bis jetzt die Entwicklungsgeschichte in völliges Dunkel gehüllt gewesen. Wir fanden von ihr die allerjüngsten Stadien bis hinauf zum vollen Entwicklungsgange. Es ist ungeheuer leicht, selbst die allerkleinsten Mycorrhizome hier durch die Gegenwart von sich mit Jod rötender Stärke zu erkennen.

Aus dem äusserst kleinem Samen keimt wie immer ein kreiselförmiges Mycorrhizom. Der Bau desselben ist völlig der aller Bodenorchideen. Die Abbildungen 1 und 2 sind zum besseren Verständnis beigegeben. Die Bezeichnungen sind die gleichen wie in der Axen-Arbeit (9) angegeben.

Gegen das Ende der Frühjahr- und Sommerperiode des Moores bildet sich das erste winzige Schuppenblättchen aus (I,S). Bereits im ersten Spätherbste schwillt der Teil unter demselben stark an (I,H). Bis zum Ende des zweiten Sommers hat sich ein grösseres, noch nicht grünes Hüllblatt gebildet (II,S) und in seinem Innern ein kleines bulbenförmiges Glied. Mit dem Austreiben desselben hört die allseitige Behaarung auf, und es erscheinen die Haarwarzen, die wir bei *Listera* so eingehend beschrieben haben (II,H). Bereits im Herbst ist das zweite Hüllblättchen erschienen.

Bis zum Ende der dritten Wachstumsperiode hat sich in dessen Innern eine regelrechte Bulbe gebildet (III,S). Die Spitze der Bulbe endet in einem schlafenden Auge. Es kann dieses aber auch zum Treiben kommen und so zur vegetativen Vermehrung, welche noch zu besprechen ist, beitragen.

Der verengte Grund ist gegen das Mycorrhizom abgeschlossen durch eine verholzte Zone. Beim Austreiben im nächsten Jahre verhindert sie das Hinausdiffundieren von "Zuckern". Dadurch könnten die Pilze von dem Reservebehälter abgehalten werden. Am Grunde der Bulbe wächst der Langtrieb hakenförmig nach oben. Er trägt nur zwei

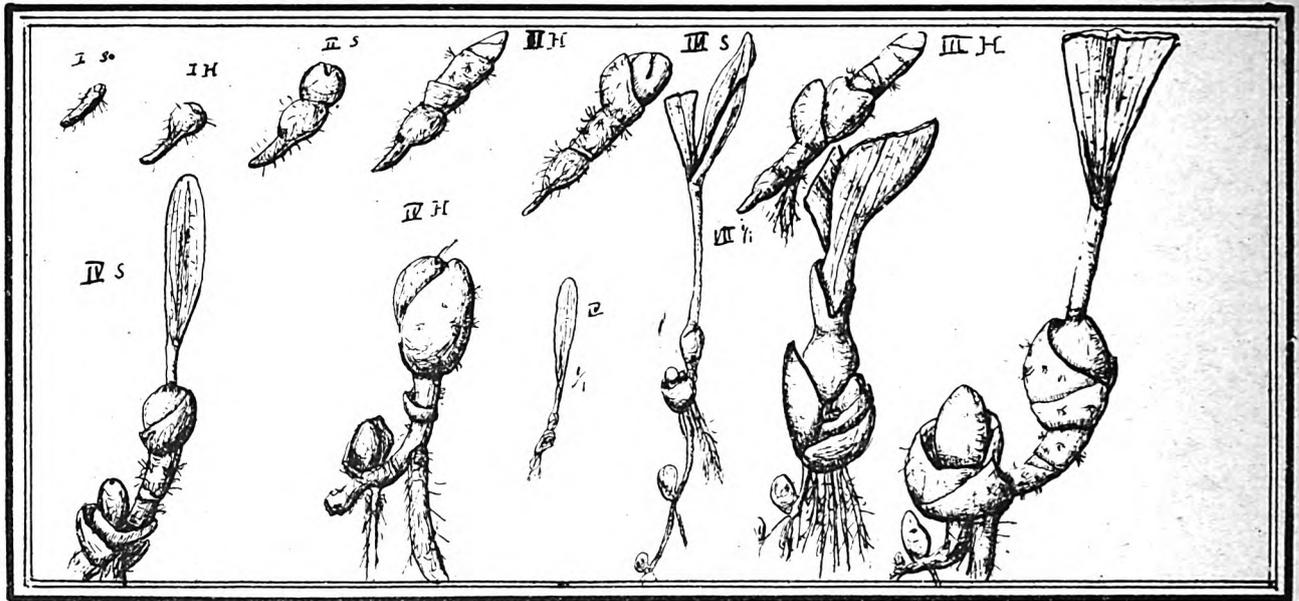


Fig 1. *Liparis Loeselii*. Entwicklung.

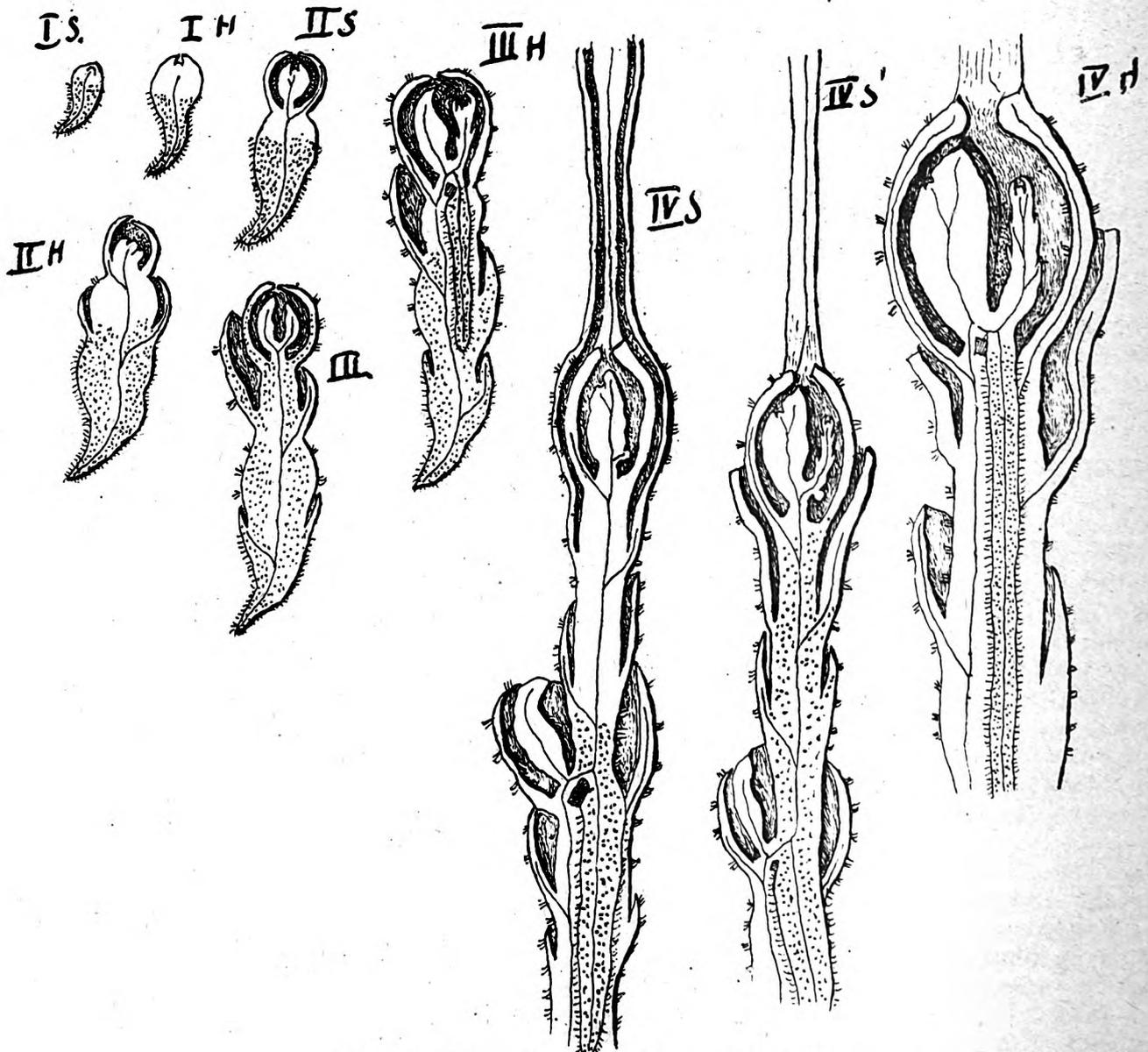


Fig. 2. *Liparis Loeselii*. Entwicklung.

Glieder und zugehörige Schuppenblätter. Im obersten ist bereits die Anlage der Bulbe für das nächste Jahr zu erkennen.

Die in dem Behälter gespeicherten Stoffe erweisen sich in der Hauptsache als Amylodextrin. Daneben findet sich ein Schleim, der sich mit Jod bräunt. Raphiden schliesst er nicht ein. Diese finden sich sonst in der ganzen Pflanze, nur nicht in der Bulbe, werden aber beim Absterben gelöst.

An der Basis des Triebes erscheint exogen eine Wurzel (im Herbst?). Wie schon IRMISCH bei der erwachsenen *Malaxis* erkannte (6), durchstösst diese neben dem engen Ansatz der Bulbe den Grund der Hülle und wächst im alten nun absterbendem Mycorrhizome weiter. Sie trägt lange Haare, welche in dem abgestorbenen Gewebe wachsen. Durch die Wurzel dringen reichlich Pilze in das neue Mycorrhizom ein (IV, S). Im Frühjahr werden die Reservestoffe der Bulbe restlos gelöst, und in den Gliedern findet bis zur Ausbildung der neuen Bulbe eine ausgiebige Pilzverdauung statt.

Der Zylinder dieses Mycorrhizomes bleibt, wie gleich genau auszuführen sein wird, ebenso wie die Aussenrinde pilzfrei. Nur unter den Haarwarzen gehen vereinzelte Verbindungshyphen durch. Zwischen beiden liegt eine im Sommer mit Ballen dicht gefüllte Zone. Die Aussenrinde führt zunächst Amylodextrin. Dieses wird beim Absterben gelöst und aus dem Material eine Verdickung und Verholzung in Leisten auf die Wände gelegt. Es entstehen so Velamen-artige Zellen. Die Pilzverdauungsschicht stirbt allein später ab und wird durch die neue Wurzel zerdrückt.

Es ist sehr interessant, dass die Pilze einerseits diese stärkehaltigen Zellen nicht befallen, noch während des Ausbaues in sie hineingelangen. Das ist ein sicherer Beweis dafür, dass die Pflanze die Pilze anlockt, und nicht die Pilze die Stärke verzuckern und in die Zellen gelangen. Das Velamen wird in gleicher Weise von dem ähnlich gebauten Grund der Hüllen unterstützt.

Im Frühsommer des V, S und S' wächst das Mycorrhizom zu 3 Gliedern aus. Das Hüllblatt des innersten Gliedes treibt ein löffelförmiges Blättchen. - Die sonstige Entwicklung verläuft nun immer analog weiter.

Am Grunde bleiben die abgestorbenen Teile jahrelang erhalten. Man kann an ihnen deutlich die Aufsteigeerscheinungen betrachten, wie das ja auch sonst bei Hochmoorpflanzen möglich ist (siehe Fig. 3). Die Wurzeln übertragen immer die Verpilzung in das neue Mycorrhizom. Setzt man die Bulben vor ihrem Austreiben aus, so kann man sich pilzfreie Kümmerlinge erziehen, die nach Verbrauch der Reservestoffe absterben (HUBER, 3).

Statt einer Wurzel spriessen nun immer mehr vor; diese gehen nun zum Teil in das Substrat hinaus. Aber in den Wurzeln werden nur in ganz untergeordnetem Masse die Pilze verdaut. Das ist mehr weniger die Aufgabe des Mycorrhizoms.

Das Mycorrhizom nimmt von Jahr zu Jahr an Umfang zu, die Blätter werden grösser, und zuletzt in Zweizahl, selten zu dreien angelegt.

Der Reservespross neben der Bulbenspitze treibt ebenfalls ein Glied aus und dient zur Erneuerung von Ablegern.

In späteren Jahren erschöpft sich der Kurztrieb nicht mehr in der Bulbe, sondern es wird vor deren Bildung der Blütenstengel angelegt.

Während die erste Wurzel immer exogen angelegt wird, obwohl keine Pilze vorhanden sind, wird dies anders bei den späteren Wurzeln desselben Triebes.

Es ist dies deshalb von Interesse, weil die späteren bei Gegenwart von Pilzen angelegt werden. Aber eine scharfe Intercutistrennung fehlt auch diesen ihre Pilze von dem Mycorrhizom erhaltenden Wurzeln.

Die Bulbe erhält ungefähr jedes Jahr ein Bündel mehr, so dass man mit Reserve das Alter abschätzen kann. Ungefähr im 15. Lebensjahre blüht die Pflanze das erste Mal (siehe hier auch die Zeichnungen, Fig. 3 und 4).

Es soll nun im folgenden unsere Aufgabe sein, den Bau der erwachsenen Pflanze etwas eingehender zu behandeln, wie er sich nach den Studien von IRMISCH, HUBER und GOEBEL und uns darstellt (3, 4 - 7).

#### Morphologischer Aufbau.

Zur Unterstützung des Nachfolgenden diene die Zeichnung. (Fig. 4.).

Das untere Ende besteht aus einem Skelette. In der Natur ist es von einem Filz von Blattresten umgeben. Aber beim Herausnehmen zerfällt alles so sehr, dass sich mit Ausnahme der festeren Bündelteile kein Zusammenhang mehr feststellen lässt. Da aber die Oberteile mit dem Skelette wie mit der Masse im Zusammenhalt bleiben, so kann alles doch mit zur Festigung im Substrat dienen. Ganz abgesehen worden ist zunächst von der Schwammwirkung dieser Teile, in welche auch die Wurzeln und mit ihnen die Pilzhyphen des Aussenmyceles gehen.

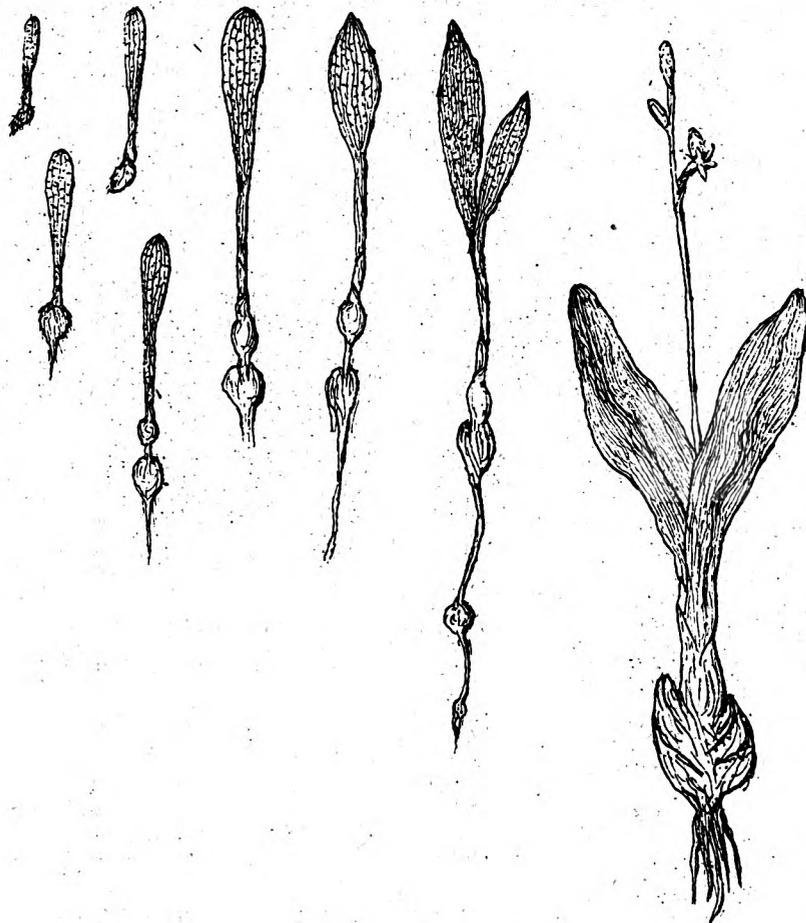


Fig. 3. *Liparis Loeselii*. Ansteigen.

Deutlich kann man an dem Skelette den Hauptstrang, der von den Rhizomen, Bulbenansätzen und der jeweils ersten Wurzel gebildet wird, erkennen. Es ist leicht, ungefähr 2 - 3 Bulbenreste zu erkennen, wie das in der verkleinerten Darstellung abgezeichnet ist. Diese Bulbenreste sind aber besonders deshalb so merkwürdig, weil man an ihnen deutlich das Aufsteigen des Horizontes des Moores und damit auch der Pflanze ersehen kann. Diese Erscheinung ist uns bei Moorpflanzen eine gewohnte Erscheinung, in besonders reichlichem Masse ist sie neuerdings von BERTSCH (10) studiert und abgebildet worden.

Wir kommen nun in die Zone der weniger vermorschten Rhizomteile und Blattbasen. Deutlich erkennt man die von den angeschwollenen Basen der Laubblätter und dem letzten Schuppenblatte umhüllte vorjährige Bulbe. Ihr Grund ist tailienartig eingeschnürt. Es muss dies auf ein späteres Wachstum des Grundes der Bulbe zurückgeführt werden, denn an dem jungen Organ ist dies nur ganz wenig angedeutet.

Auf der Seite des neuen Rhizomes ist sie eingedellt. Nach oben trägt sie den vorjährigen Blütenstiel. Sehr häufig erkennt man noch an ihm die sich nicht öffnenden sondern verwesenden Früchte. Der Ansatz des Fruchtstieles ist sehr fest und mit der Hülle verwachsen. Den Ansatz des Fruchtstieles übergipfelnd findet sich auf der Bulbe eine Knospe, die der vegetativen Vermehrung dient. Auf der Seite des im laufenden Jahr ausgebildeten Rhizomes sind die Hüllen auf die Seite gedrängt, umhüllen aber trotzdem das Rhizom wie ein Schwamm. Die Wurzeln durchstossen es. Die innerste der Hüllen, welche den Grund des obersten Laubblattes darstellt, ist unten sehr dünn, aber über dem Ansatz des Fruchtstengels verdickt sie sich. Die beiden anderen Hüllen sind sehr schwammig und saugen das Wasser auf. Der Ansatz aller drei Hüllen liegt nahe beieinander.

Aus der Bulbe zweigt hakenförmig das neue Rhizom ab. Der Grund ist nur schmal. Nahe demselben entspringt die erste Nebenwurzel. Diese ist ausgesprochen exogen angelegt und hat nicht die Manschette, wie sie HUBER zeichnet. Sie durchstösst den Grund der Hülle und geht in das alte Rhizom. Mitunter ist das nicht nur sie allein, sondern auch noch einige höhere. Sie verläuft merkwürdigerweise gerade in der nun vermulmten Pilzverdauungszone des alten Rhizomes. Ihre Wurzelhaare sendet sie in das Velamen-artige Gewebe der Aussenrinde und des Zentralzylinders der alten Sprosstteile hinein. Wie wir schon angedeutet haben, erfolgt durch diese Wurzel die Infektion des neuen Sprosses mit Pilzen.

Auf der Seite der Bulbe trägt das neue Rhizom das erste Schuppenblättchen. Der ganze Teil bis zum Ansatz des nächsten, etwa zu  $1/3$  verdrehten grösseren Schuppenblattes, ist mit Haarwarzen versehen. Ein Zeichen dafür, dass die Pilze nicht nur durch die Wurzeln zum Rhizome geleitet werden. Wie in der Wurzelarbeit (11) ausgeführt und von uns ebenso wie von HUBER (3) gefunden, werden die Pilze nur in Rhizome, nicht in den Wurzeln verdaut. Nur die Basis beherbergt bei den Wurzeln Pilze nicht die Spitze, so dass der grösste Teil pilzfrei ist (HUBER, 3, p.313).

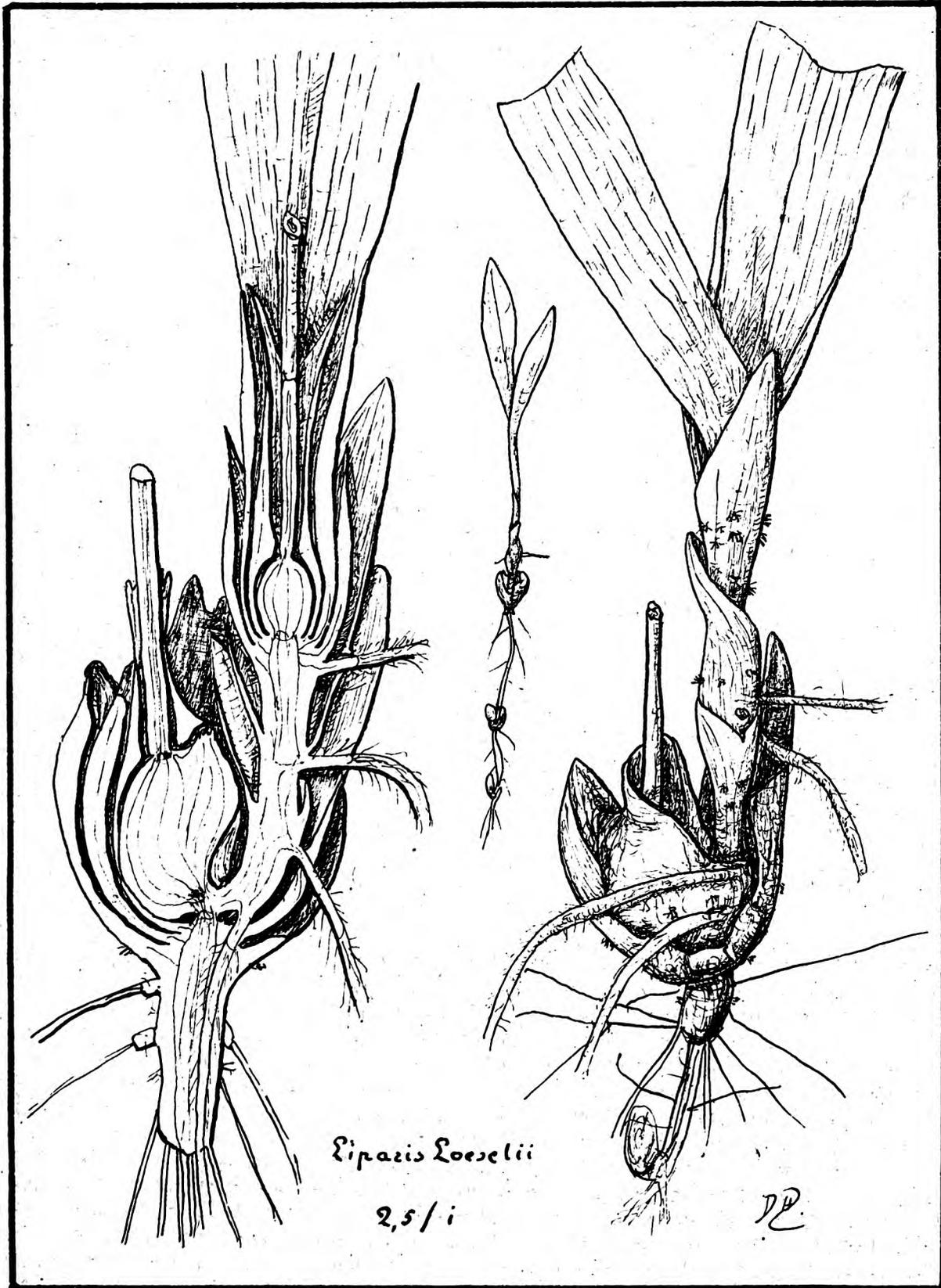


Fig. 4. *Liparis Loeselii*. Habitus.

Die Haarwarzen sind ein deutliches Zeichen dafür, dass die schwammartige Beschaffenheit der abgestorbenen Gewebe nicht nur dem Festhalten von Wasser dient, sondern dass die Pflanze in ihnen förmlich auch die Nährstoffe festsaugt, um ihren Endophyten so ein Substrat zu bereiten, in dem sie nahe der Pflanze gut gedeihen können. Gestauchte Pflanzen sind fast völlig von den Hüllen eingeschlossen (Fig. 3).

Diese beiden Absätze vermorschen im nächsten Jahre bald, bei ihnen ist die „Velamen-artige Umbildung“ lange nicht so deutlich, wie in dem nächsten, oben viel Haare tragendem nach der Spitze verbreitertem Gliede. Pilze finden sich bis zur Basis des dritten Schuppenblattes. Auch unterhalb desselben gehen Wurzeln in das Erdreich hinaus.

Das Schuppenblatt ist noch nicht so fleischig und hat auch noch nicht die eigenartige Umwandlung zum Velamen. Dicht an seiner Basis entspringen die beiden Laubblätter. Auch deren Basen zeigen noch den einfachen Bau; nur einige Haarwarzen finden sich vor. Dies ist ein Zeichen dafür, dass hier auch die Blätter direkt (GOEBEL l.c., 7) Wasser aufnehmen und Pilze festhalten (HUBER l.c. 312, 3). Wir möchten aber doch hervorheben, dass das nicht ihre einzige „Funktion“ ist, man muss auch an die Festigung denken. Das Moos steigt und eine Verankerung der oberen Teile ist nur „dienlich“. Von dem ersten Laubblatte an wird die Stellung gegenständig.

Über dem Grunde der Hülle steht die nächstjährige Bulbe. Sie ist noch wenig angeschwollen. In ihr findet sich zwar im Oberteile auch schon Amylodextrin, aber an der Basis ist sie deutlich kleinzelliger und inhaltsarm. Es macht den Eindruck, als ob hier eine intercalare Wachstumszone vorläge. Nach der Seite, und zwar gegen die alte Bulbe um 90 Grad verdreht, geht der nächstjährige Spross ab. In ihm sind schon alle Blätter in Anlage vorhanden, ja, zur Fruchtzeit erkennt man schon die kleine Bulbe und den Blütenstand und die übernächstjährige Knospe.

Etwas abgesetzt und fast verjüngt geht der Blütenschaft ab. Sein Grund ist von dem bereits etwas verdickten Laubblatte umschlossen und damit verwachsen.

Die Arbeit von HUBER enthält eine genaue Entwicklungsgeschichte, so dass man auch die Periodizität verfolgen kann. Ungefähr Anfang April wird die Infektionswurzel getrieben. Im Mai hat der Pilz schon die ganzen Organe durchsetzt. Im Juli beginnt die starke Verdauung der Pilze, so dass im September bereits die restlose Abtötung der Pilze in vielen Zonen erfolgt ist. Damit füllt das Welken der Blätter zusammen. Die Netzverdickung der Zellen der Blattbasen setzt ebenfalls jetzt ein. Ende September löst sich der Zellverband des alten Rhizomes auf. Über die Entwicklung im Spätherbst liegen leider keine Angaben vor. Es wäre immerhin denkbar, dass die Entwicklung analog derjenigen der anderen Orchideen fortschritte und diese Hauptpilzzeit etwas anders verlief als HUBER auf Grund seiner Kultur-exemplare fand. Wir haben diese Übertragung bei der Schilderung der Keimungsgeschichte vorgenommen.

Es ist nun unsere Aufgabe, auf einige Einzelheiten der Organographie dieser merkwürdigen Pflanze näher einzugehen. Wir wollen zunächst die von IRMISCH (5) zuerst behandelte

#### Vegetative Vermehrung

schildern: Auf der vorjährigen Knolle entwickeln sich selten und zwar meistens auf dem Scheitel derselben, also durchaus nicht in Blattachsen, kleine spitze Knöspchen (*gemmae adventivae*), die bald abfallen und selbstständige Pflänzchen bilden. IRMISCH bildet eine Pflanze mit drei solchen Ablegern ab. Die Entwicklungsgeschichte hat HUBER (3) genauer verfolgt. Wenn die normale Pflanze ausgetrieben und sich zur blühenden Pflanze entwickelt hat, bleibt in der Reserveknolle immer noch eine ansehnliche Menge Stärke zurück. Besonders an der Spitze unterhalb der Reserveaugen bleibt eine grössere Menge erhalten. Hier laufen Stränge zusammen. Im Juli erkennt man diese Stelle als feines Pünktchen. In und unter der Epidermis erfolgen Zellteilungen, wobei die Kerne deutlicher hervortreten. Wir haben also hier wieder die Erscheinung, dass die Kerne ruhender Zellen sich vergrössern, wenn sie wieder in Teilung übergehen. Als Produkt erscheinen in 1/3 gestellt drei Blätter (siehe Fig. 5). Es entwickelt sich im September ein kleines Pflänzchen (10). Dieses hängt noch mit der Bulbe zusammen. Es gleicht aber in der Gestalt

völlig der erwachsenden Bulbe an der Spitze. An dem Internodium der Basis befinden sich Haarwarzen, durch welche die Verpilzung im September erfolgt. Die Pilze werden ja durch die Blattbasen nach oben geleitet. Ob in den sich nicht öffnenden Fruchtzustand, wie wir das bei *Neottia* vermuten, ist fraglich aber durchaus möglich. Auf jeden Fall haben wir bei dieser vegetativen Vermehrung ebenfalls wieder eine der interessanten Einrichtungen zum Festhalten der Endophyten.

Wurzeln besitzt dieses Pflänzchen nicht, sondern als Absorptionssystem dienen die Netzfaserzellen. Es ist nun besonders hervorzuheben, dass diese nicht nur in der Rinde und im Blattgrund, sondern auch in der Mutterknolle auftreten. Die Zellen werden hier wieder embryonal, was sonst nicht der Fall ist. Wir möchten aber die Netzfaserzellen mehr mechanisch deuten.

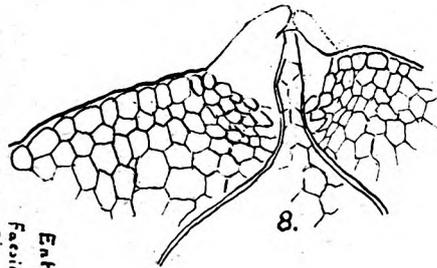
Im zweiten Jahre entwickelt sich eine verhältnismässig lange dünne Axe, die eine kleine Knolle und ein kleines Laubblatt trägt. Die ganze Axe ist in der Rinde verpilzt. Eine Angabe, ob auch hier die Übertragung durch eine Infektionswurzel stattfindet, ist nicht vorhanden, doch möchten wir das in Analogie mit den nun gerade so gestalteten Pflänzchen der Samenvermehrung annehmen. - Das nächste Kapitel handelt über die

Bulbe

Die Epidermis der jungen, noch nicht völlig ausgewachsenen Bulbe ist von einer Kutikula bedeckt, aber ihre Zellen sind klein. Das Gewebe der Mitte ist von Schleimzellen gebildet, deren Behandlung mit Jod eine Bräunung erzielt. Rhaphiden findet man in den inneren Schleimzellen keine. Dagegen ist das aussen in den kleineren Zellen der Fall. Jede von ihnen ist durch eine Lage von kleineren Zellen von der anderen getrennt. Diese Zellen sind dicht mit Jod rötender Stärke vollgepfropft. Auch ist die obere Zone dadurch deutlich von dem Grunde unterschieden; hier sind nämlich die Zellen noch kleiner und offenkundig noch wachsfähig. Die Knolle hat eben noch nicht ihre volle Grösse erreicht.

Der Abschluss der jungen Bulbe vom Rhizome ist nicht völlig. Die Gefässe sind wegsam. Auf ihrer Bahn erfolgt ja die Versorgung der Blüten. Eine Schicht kleiner niedriger Zellen mit stark verdickten und getüpfelten Wänden bezeichnet den Grund der Bulbe (Fig. 6). Auf der Unterseite ist das Grenzgewebe viel weiter ausgebildet. Die verdickten und mehr oder minder verholzten Zellen erstrecken sich zwischen den Bündeln ziemlich tief. An sie schliesst sich ein ähnliches Gewebe am Grunde der beiden Laubblätter, sowie ein gleiches auf der Innenseite des obersten Hüllblattes. Man hat den Eindruck, als ob hier schon sehr frühzeitig ein fester mechanischer Zusammenhalt vorhanden ist. Andererseits verhindert eine solche Schicht auch das Hinausdiffundieren der plastischen Stoffe, der Zucker, und verhindert so das Vordringen der Pilze, wenn sich lösliche Zucker usw. hinter der „Barriere“ anhäufen.

Die Hüllen um die junge Bulbe haben, soweit sie von den Laubblättern gebildet werden, noch sehr kleine Zellen. Die des dritten Schuppenblattes sind etwas grösser, aber nicht sehr viel. Wir haben das in Fig. 6 festgehalten. Es ist sehr interessant, dass die Zellen etwas Amylodextrin und lebendige Protoplasten führen. Auch Rhaphiden sind reichlich zugegen.



Entwicklung der Adventivknospe (30:1) bei 20 Beginn der Verpilzung.  
 Facsimile aus Brünne Hüber: Ziti Biologie der Farne, Orchideen, etc. Leipzig.  
 Loeselii Rich. 1921. Sitzb.-Ber. d. Mitt. in Wien. math.-nat. Kl. Abt. I 130. 82.  
 S. 29. 49f.

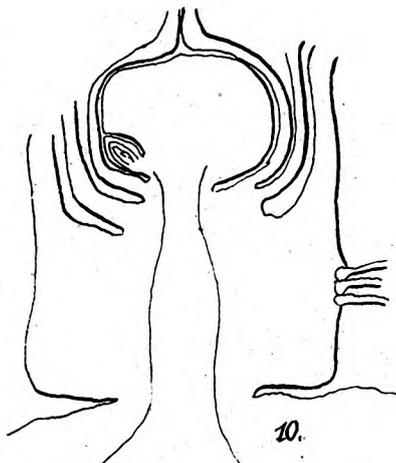
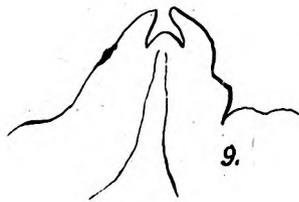


Fig. 5. *Liparis Loeselii*. Bulbenauge.

Am Grunde der Hüllen finden sich zwar schon die Anlagen der Papillen, aber Pilze konnten wir keine darin finden. Es wird angegeben, dass solche zugegen sein sollen; es mag sich nur um eine geringe Infektion handeln, verdaute Pilze sollen es aber nicht sein. Bei *Malaxis* fanden wir diese Angaben zutreffend. Es handelt sich offenbar gar nicht um eine Pilzverdauung an dieser Stelle, die Pilze sollen nur festgehalten werden.

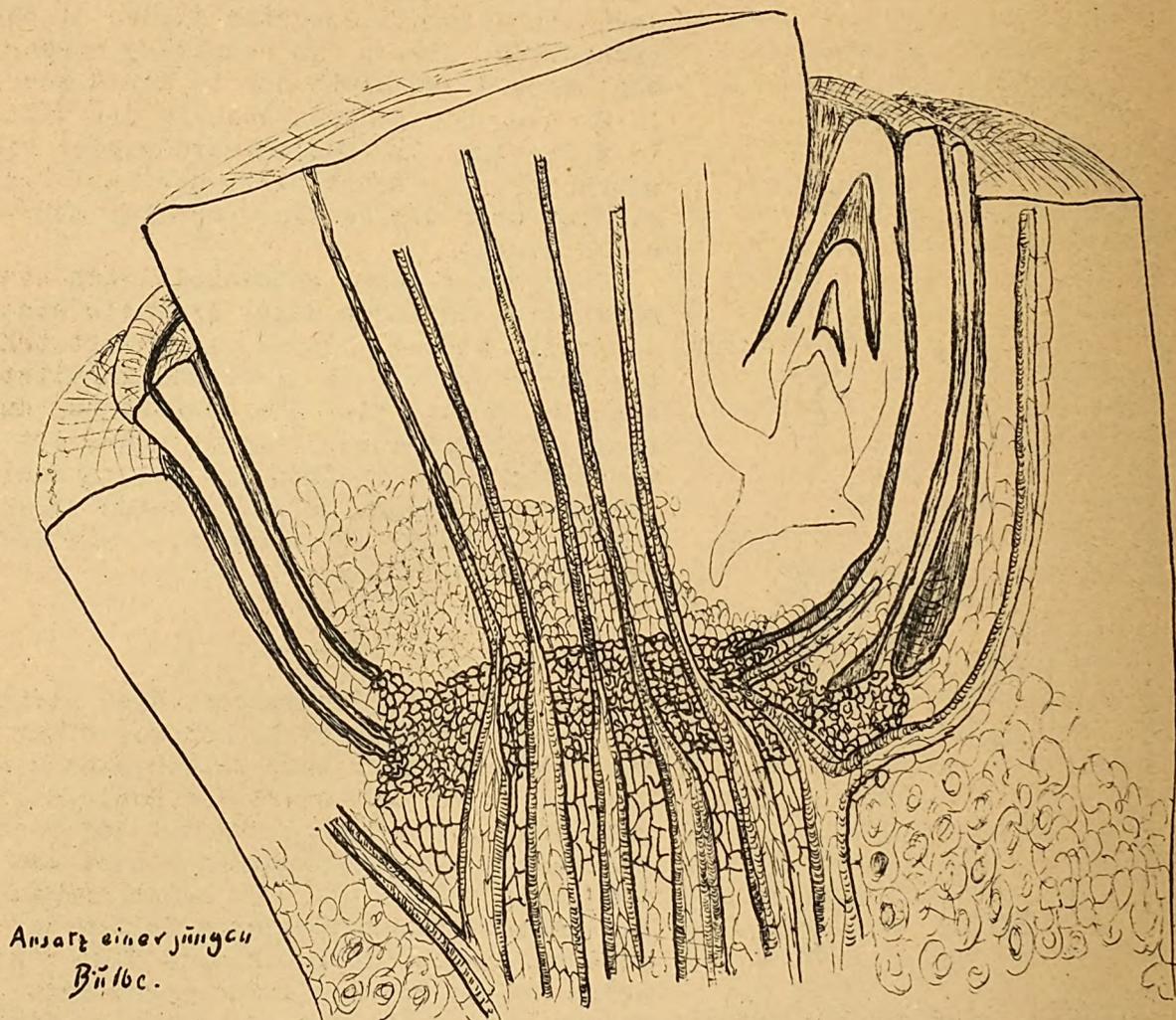


Fig. 6. *Liparis Loeselii*. Bulbengrund.

Der Abgang des jungen Triebes erfolgt, wie oben erwähnt, hakenförmig aus dem Grunde. Die Gefäße sind noch wie das ganze Gewebe embryonal.

Zur Blütezeit ist der Blütenstand noch nicht zu finden, doch dauert es nicht lange. Die erste Wurzel ist in Anlage sehr deutlich zu erkennen. Man sieht, dass das adventiv exogen erfolgt. Es ist wieder die Anlage in noch jugendlichem Gewebe, die wir auch von anderen Orchideen her kennen.

Die Epidermis und manchmal auch die Schicht darunter beteiligen sich nicht direkt an dem Aufbaue, sondern werden nach einigem Mitwachsen durchbrochen.

Es ist hervorzuheben, dass auch gegen den blattlosen Blütenstengel eine Abschlusschicht gebildet ist, die der des Grundes völlig gleicht, hier ist auch die Verwachsung der Epidermis der Hülle und des Stengels zu konstatieren (Fig.7).

Wir wenden uns nun der

#### Alten Bulbe

zu, wie sie uns zur Blütezeit entgegentritt.

Die Epidermiszellen haben sich offenbar vergrößert. Die Kutikula ist kräftig und derb. Von Spaltöffnungen ist nichts zu finden. Es wundert uns dies Verhalten nicht, wenn wir bedenken, dass die Gebilde im Winter in der oft manchmal oberfläch

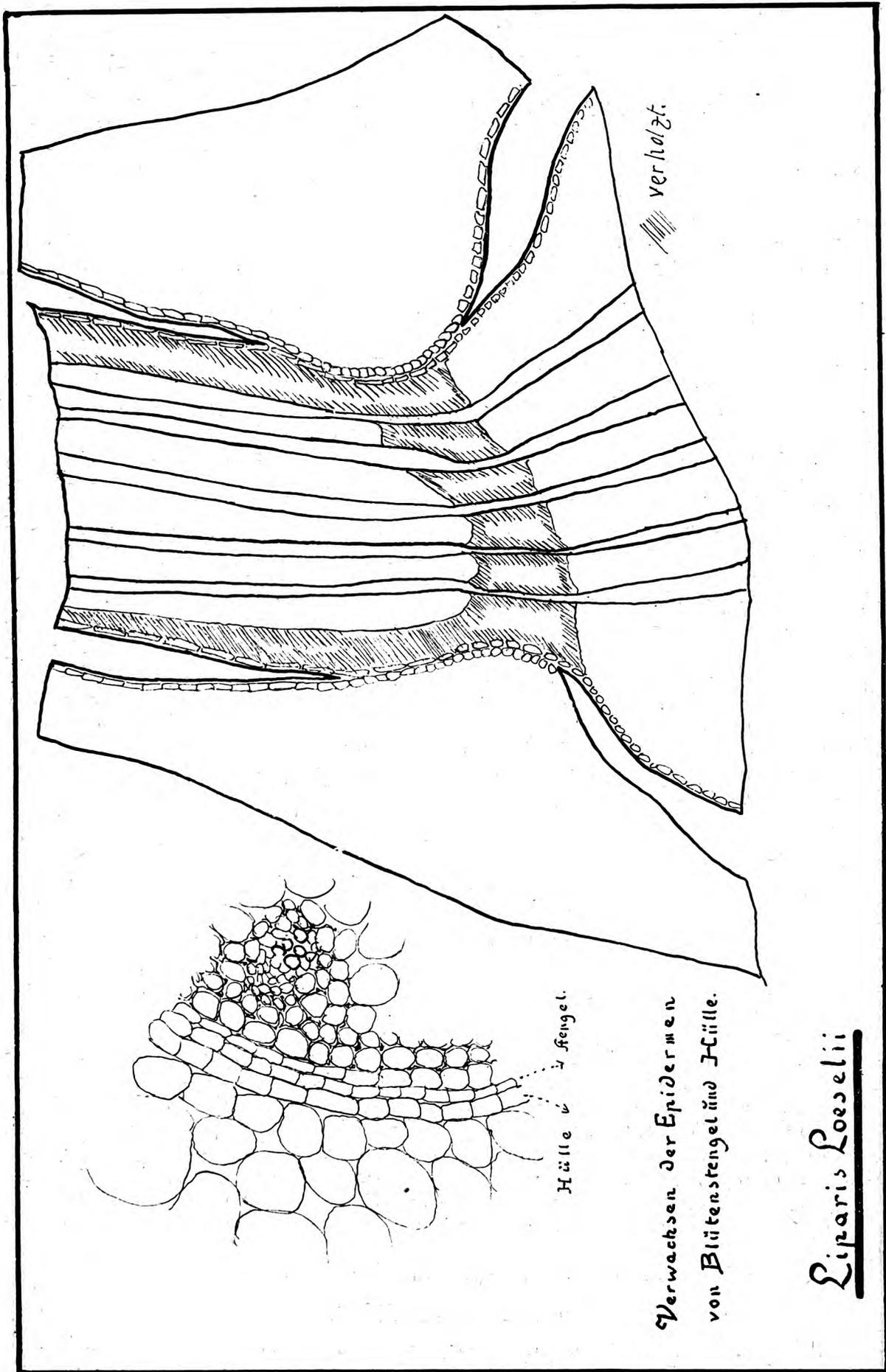


Fig. 7. *Liparis Loeselii*. Bulbenspitze.

lich eintrocknenden Oberfläche liegen.

Die Zellen in der Nähe der Epidermis sind kleiner als innen, sie führen noch reichlich Amylodextrin, auch wenn es innen schon weitgehend entleert ist. Die Rhabdiden sind zu dieser Zeit auch noch erhalten, aber sie verschwinden später. Dieses Auflösen der Rhabdiden verwundert uns nicht. Handelt es sich doch um Standorte, an denen der Kalk nicht reichlich vorhanden und noch schwerer zugänglich ist.

Das Gewebe im Innern ist weitgehend entleert. Es ist besonders merkwürdig, dass die von den Gefässbündeln entfernteren Teile zuerst ihren Inhalt einbüßen. Sie werden dann zerdrückt. Da das in einer gleichen Entfernung von jedem Bündel geschieht, so gleicht das Gewebe einem durch Verwachsen von einzelnen Strängen entstandenen. Es hat dasselbe Aussehen wie eine sich leerende Knolle einer *Orchis*. Hier wie dort kann man daraus keinen Schluss über das Verwachsen aus mehreren Teilen ziehen. Während es sich dort nach unserer Ansicht um ein kongenitales Verwachsen handelt, ist es hier sicher nicht so. Sieht man aber genau hin, so erkennt man deutlich die bei *Liparis* kollateralen Gefässbündel mit nur 6 - 8 Gefässen auf der einen Seite und dem Siebteil auf der anderen. Eine *Caspari*-Endodermis fehlt hier auch im Gegensatz zu den radiären Wurzelbündeln dort. Ebenso wie bei den Knollen kann man es auch hier deutlich erkennen, dass der leichter verarbeitbare Reservestoff die Stärke oder das Amylodextrin ist, und bereits verschwunden ist, wenn der Schleim noch ungelöst ist. In unmittelbarer Nähe der Bündel werden die Stoffe zuletzt gelöst.

Der Grund der alten Bulbe hat sich auch etwas gegen das junge Stadium geändert. Es sind mehr Zellen auf der Innen- und Aussenseite der Barriere verdickt, besonders nach unten ist das auffallend. Die Wandverdickungen erinnern hier fast an Steinzellen. Daneben erkennt man deutlich, wie die Gefässe verstopft sind. Die Zellen der mechanischen Bindschicht sind in der Mittellage gebräunt. Die Zellen enthalten eine braungelbe Masse, die sich nach HUBER in Alkohol löst und an ihrer Stelle einen feinkörnigen Niederschlag zurücklässt. Da das Rhizom darunter schon im Anfang Oktober sich auflöst, so ist das nicht verwunderlich. Ganz ähnliches begegnet uns an der Spitze bei den Abgangsstellen des Blütenstengels. Die Zellen sind hier stärker verdickt als in der Blütezeit. Gegen den alten Fruchtstand nimmt die Zellengrösse zu, aber die Verholzung ab. Es ist förmlich eine Bruchfläche an der Verengung vermieden. Auch hier sind die Bündel abgedrosselt und verstopft. Die Zellen der Epidermis der Bulbe sind unter dieser Stelle durch Tertiärlamellen stark verdickt, als ob hier ein Widerstand gegen Einrisse geschaffen wäre, wenn der Stengel abgeknickt wird.

Wir möchten die netzigen Verdickungen unter den Reserveaugen auch als ähnliche Abschlussgewebe und Haftzonen deuten.

Sehr interessant sind die Umwandlungen, welche die Hüllen um die alte Bulbe zeigen.

#### Velamen der Hülle.

Zunächst sind auch hier alle Rhabdiden verschwunden; es wundert uns dieses Haushalten mit den Kalkvorräten nicht bei dem Mangel daran an den Moorstandorten. Wie aus Fig. 8 zu ersehen ist, haben die Zellen gewaltig an Grösse zugenommen, wie ja auch das ganze Gewebe fleischig und grösser geworden ist. Das Amylodextrin wurde als eine Art Sparstoff zur Verdickung der Wände verarbeitet. Diese erfolgt erst ziemlich spät, die Verholzung ist sehr mangelhaft. Pilze finden sich zwar in dem Gewebe, aber niemals findet man verdaute Klumpen. Die Aussenseite der Stränge hat eine Stereiden-Auflage erhalten. Lebende Zellen sind natürlich nicht mehr vorhanden. Die Hülle wird nicht von den Wurzeln aufgelöst, sondern beim Durchtritt zerpresst.

Das Interessanteste an der ganzen Bulbe ist aber der

#### Übergang in das Rhizom.

Obwohl das Rhizom in unmittelbarer Nähe der Bulbe stark verpilzt ist, und hier sogar die Pilze durch die Infektionswurzel zuerst eindringen, ist die Speicherzone scharf ohne Trennungsschicht gegen das Pilzverdauungsgewebe abgegrenzt. Selbst

wenn die ganze Knolle bereits entleert ist, ist gerade in dieser Zone noch das Amylodextrin unmittelbar daran angrenzend erhalten. Es ist dies ein sicheres Zeichen dafür, dass nicht die Pilze die Stärke verzuckern, um sie zu verzehren, sondern dass umgekehrt die Pflanze die Stärke in Zucker umwandelt, um die Pilze soweit vorzulocken, als sie es „braucht“. Diese Vorkommen geben uns eine gute Illustration zu der von uns entworfenen Ansicht über die Pilzverdauung.

Die Interfektionswurzel ist nun voll zu studieren; man kann deutlich das Zersprengen der Epidermis und der Schicht darunter sehen.

Es ist nun unsere Aufgabe das

### Rhizom

zu schildern. - Wir beginnen hierzu mit dem Grunde, indem wir das Rhizom in einzelne Reihenquerschnitte zerlegen und verwenden ein gestrecktes Rhizom, da in gestauchten Stücken alles zu voll beieinander liegt, um Klarheit zu gestatten.

### Durchbruch der Wurzeln durch den Grund.

Die Infektionswurzel, oder sagen wir vielleicht bei *Liparis* besser die Infektionswurzeln des unteren Gliedes durchbrechen den Grund der Bulbenhülle. Es macht aber den Eindruck, als ob gerade da, wo die Wurzeln durchstossen, die Zellen nicht so stark verdickt würden, denn der Vorgang spielt sich etwas früher ab als z. B. HUBER (3) meint. Man kann die spätere Stelle sehr bald vorgebildet erkennen, weil

ja auch die erste Wurzel sehr frühzeitig angelegt ist. Leider war uns die Beobachtung nicht genau genug möglich, da wir es versäumt hatten, Kulturmateriale einzusetzen.

Der mechanische Zusammenhalt der alten Bulbe mit den Fasern und Rhizomresten bleibt aber gewahrt, da das Skelett durch die Wurzeln nicht zerstört wird. Die feste Verbindung der Bulbe ist so verständlich. Dagegen ist der Zusammenhalt mit den Hüllen nicht so wichtig, obwohl auch diese mit dem Grunde durch mechanische Gewebe verbunden sind. Diese haften mehr an der Bulbe und am Skelette als umgekehrt. Ihre Form begünstigt zudem das Festhaften. Inwieweit die schwammige Hülle die Bulbe auch gegen Frass schützt, muss offen gelassen werden.

Besonders wertvoll ist die Betrachtung eines Längsschnittes durch die Infektionswurzel, so dass wir es uns nicht versa-

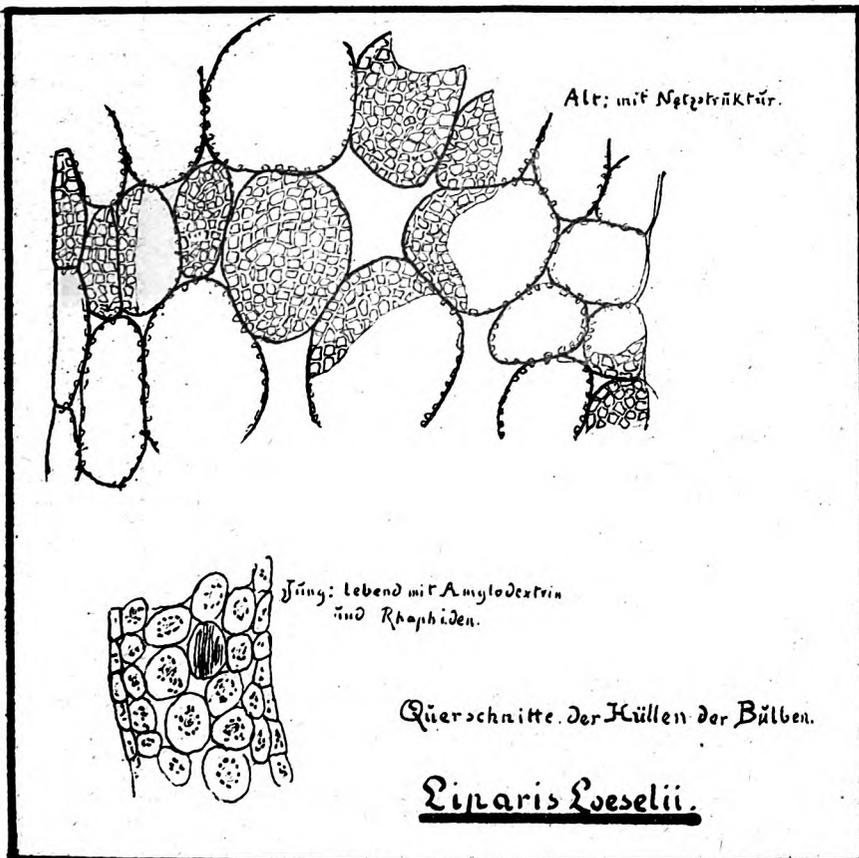


Fig. 8. *Liparis Loeselii*. "Velamen" der Hülle.

gen können, einen solchen im Bilde (Fig. 9) wiederzugeben. Man sieht deutlich den ganzen Grund des Rhizomes vorgezogen. Es ist eine breite Bohrspitze. Die gesamte Oberfläche ist nicht mit einer Epidermis, sondern mit einer Rhizodermis bedeckt. Im Alter ist die oberste Schicht allerdings durch eine Intercutis abgeschlossen. Aber man kann immer noch deutlich die Wurzelhaare gerade an der Durchbruchstelle verfolgen. Es gehen auch in diesen Grund vornehmlich die Pilze in das Rhizom. An der Spitze ist dieses eigentliche Infektionsgewebe durchbrochen, so dass die Epi-

dermis und die Hypodermis zerstört sind. Die Wurzel bricht nun durch. In der Wurzel aber sind nur wenige Pilze vorhanden. Es macht den Eindruck, als ob die Wurzel nur mechanisch wirkt, die Hülle durchbricht und das Pilzgewebe freilegt. Die Infektion aber erfolgt in die Vorwölbung des Mycorrhizomes unmittelbar hinein. Die Dichte der

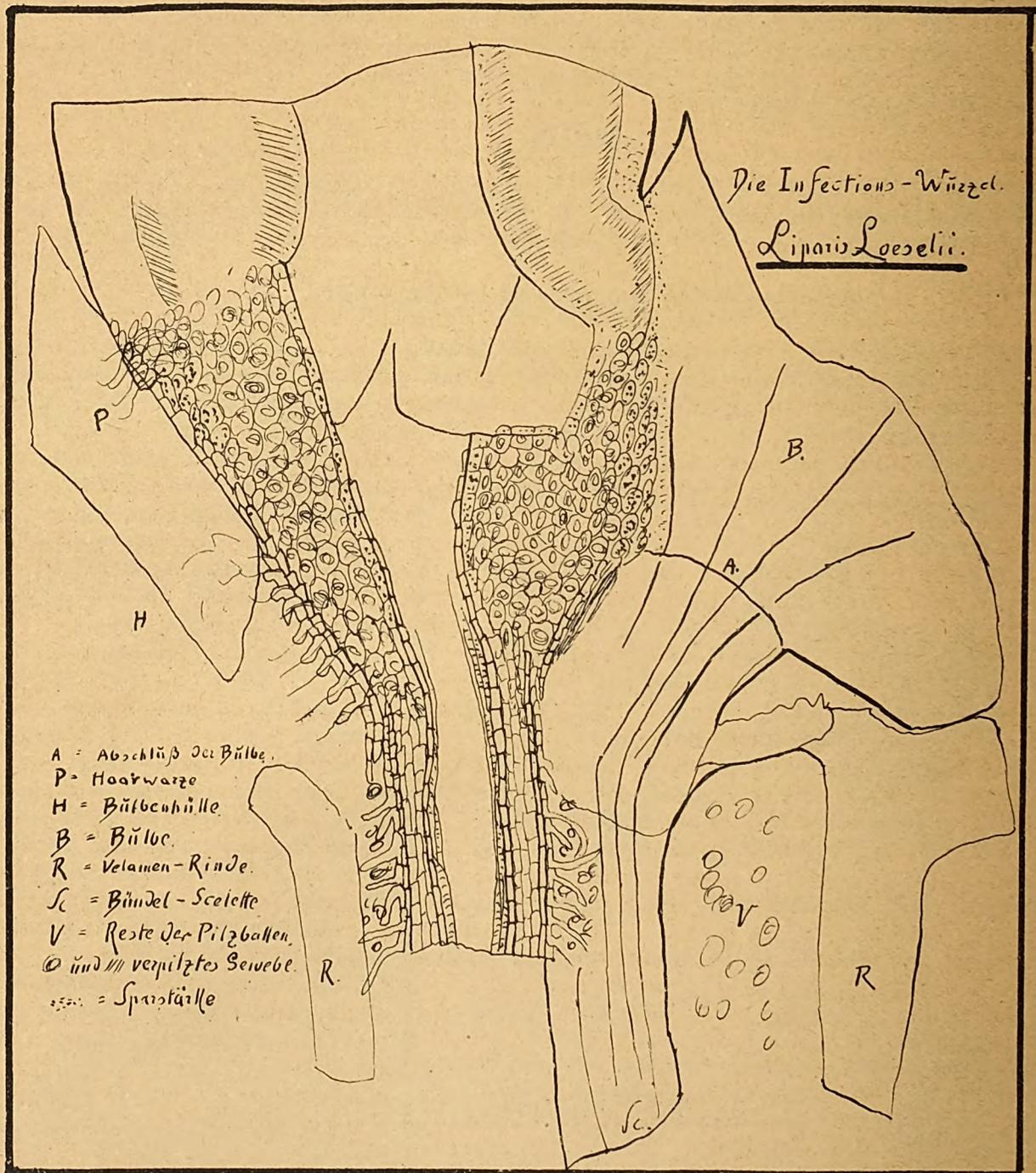


Fig. 9.

Behaarung der mechanisch gut gebauten Wurzel kann für die Verankerung der jungen Pflanze von ebenso grosser Bedeutung sein, wie für die Aufnahme von Feuchtigkeit aus dem Schwammgewebe.

Betrachtet man den Bau des Grundes genauer, so ist er sehr verwickelt. Es ist dies ja im Hinblick auf seine Funktion als Festigungsorgan an die Bulbe und an die Wurzeln ohne weiteres verständlich. Daneben erfolgt auch eine Zuleitung von Stoffen auf zwei Wegen, aus der Bulbe sowohl, wie aus den Wurzeln, welche in grösserer Zahl abgehen. Der Zentralzylinder ist in einzelne Stränge aufgelöst, wie das bei solchen zugfesten Konstruktionen immer der Fall ist. Diese umgibt eine Einzelendodermis.

Man sieht eine Unmasse von verballten Pilzen zwischen den Strängen und der schmalen Rindenzzone, welche kleine Körnchen roter Stärke führt. Es handelt sich hier weniger um grosse Mengen; denn eine Velamenbildung erfolgt hier kaum. Etwas nach oben bildet sich ein Zentralzylinder heraus. Die Bündel schliessen sich mehr zusammen. Diese umgibt eine gemeinsame Endodermis auf dem CASPARY-Stadium. Die einzelnen Bündel sind zwar dieser genähert, aber ein Anklang in ihrer Anordnung an Wurzeln findet nicht statt. Mit dieser Zone nimmt die Pflanze wohl Nährstoffe aus der Pilzverdauung, aber keine Lösungen auf, wozu eben die unten völlig unverpilzten kurzlebigen Wurzeln bestimmt sind. Da die oberirdischen Teile ziemlich ausreichend transpirieren, so ist diese Arbeitsteilung in der Wasseraufnahme durch unverpilzte und reichlich behaarte Wurzeln und Pilzverdauung im Stamme verständlich. Wir haben es hier mit einer ganz eigenartigen Entwicklungsreihe zu tun. Bei der Mycotrophie wird hier der Stamm als Träger benützt. Die Wurzeln behalten ihre Funktion als Aufnahmeorgan im gewohnten Sinne. Wir werden sehen, dass sie einfach später verkümmern.

Das Mark und das Gewebe zwischen den Bündeln sind bereits mit Verdickungen versehen, die die Einzelzellen Tracheiden ähneln lassen. Aber es handelt sich nicht um Hoftüpfel, so dass eine geregelte Wasserleitung nicht durch sie erfolgen kann. Wir möchten hier im Hinblick auf das bei der Besprechung der Wasserleitung ausgeführte Auftreten der Hoftüpfel als ein funktionsbedingtes Vorkommen auch hier betonen.

Die Mitte des Markes hat diese Umwandlung noch nicht mitgemacht. Es ist nur das Vorhandensein von Amylodextrin an dieser Stelle zu betonen. Betrachten wir diese Stellen, wenn der Spross abgestorben ist, so sind auch die Wandungen dieser Zellen netzig verdickt und mehr oder minder verholzt. Der Baureservestoff ist auch hier wie so oft gleich bei der Anlage des Gewebes hingelegt und wird erst sehr spät verbraucht, wenn die Umwandlung eingeleitet wird, zu der er das Material darstellt.

#### Haarwarzen.

Kurz über dem Grunde, wenn das Rhizom noch mit der Bulbe zusammenhängt, trägt es bereits eine regelrechte Epidermis. Diese ist aber an den reichlichen Piliphoren oder Haarwarzen durchbrochen. Diese sind in der Blütezeit nicht mehr mit den Haaren versehen, sondern nur der Grund derselben ist deutlich als metacutisiert und gebräunt zu erkennen. Dagegen haben die Intercutis und die Durchlasszellen bereits den Verschluss erzielt. Die Pilze sind in der Verdauungsschicht auch schon alle zu massigen Klumpen verballt. Ein Austausch von Stoffen ist nicht mehr nötig. Der Bau und die Umwandlungen gleichen so sehr denen von *Goodyera*, welche wir in MEZ, Archiv, XVI (1926) beschrieben haben, dass wir uns eine Abbildung und eingehende Behandlung schenken können. Ihre Gestalt weicht nur insofern etwas ab, als sie mehr oder minder rund sind. Unter den Haarwarzen gehen fünf Zellen lang, die Stränge der Pilze, ohne dass eine regelrechte Vermehrung und Verballung der Hyphen stattgefunden hätte. Sie sind aber nur die Zuleiter zu dem Verdauungsgewebe.

#### Sparstärke und Velamen der Hülle.

An den anderen Stellen sind diese fünf Zellen völlig unverpilzt und mit Amylodextrin versehen. Auch hier liegt wieder der Fall vor, dass die Pilze nicht das Amylodextrin verzuckern, sondern die Pflanze das besorgt und dadurch die Pilze dorthin schafft, wo sie sie überwältigt.

Diese Sparstoffe werden später kurz vor dem Absterben des Organes zu Verstärkungen der Membranen zu einer Art „Velamen“ verbraucht. Sind doch diese Schichten als eine Hülle neben dem Strangskelett die überdauernden Reste. Das Wort „Velamen“ ist hier im funktionalen Sinne, nicht im histologischen gebraucht.

Aussen um die Gefässbündel verläuft eine Stärkescheide mit Amylodextrin. Sie stellt eine Endodermis auf dem CASPARY-Zustand dar. Auch hier ist es geradezu auffallend, wie die Pilzballen direkt neben der Stärkescheide liegen. Betrachtet man das Skelett, so kann man deutlich die „Funktion“ dieser Stärke sehen. Die

Zellen der Stärkescheide werden netzartig verstärkt und grenzen das Skelett ab. Es möge auch hier wieder auf die Arbeit über „Sparstärke“ in MEZ, Archiv VII (1924) verwiesen werden. Die Abbildung Figur 10 verdeutlicht alles besser als Worte.

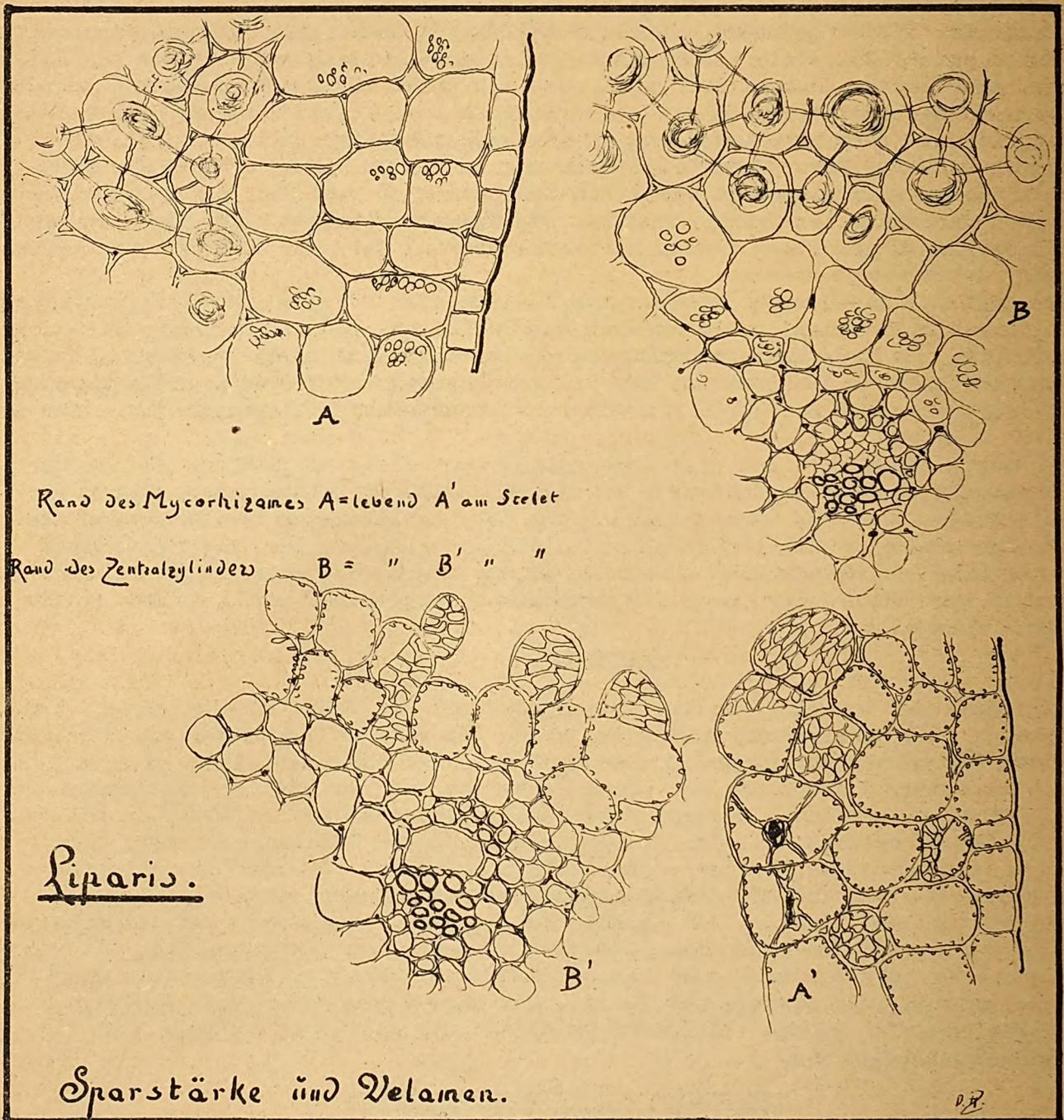


Fig. 10.

Auch gegen die Bulbe ist die Abgrenzung scharf, worauf bereits schon hingewiesen wurde.

#### Bau des oberen Mycorrhizoms.

Je weiter wir mit unseren Schnitten nach oben kommen, desto deutlicher werden die Haarwarzen. Die Pilze sind noch nicht völlig abgeschlossen und auch noch nicht völlig verdaut. Man findet noch unverbaltete Pilze in der kräftigen Pilzverdauungsschicht.

Die Wurzeln entstehen nicht mehr so frühzeitig, das Gewebe ist nicht mehr so

jugendlich. Es erscheint daher ihre Entstehung deutlicher endogen, weil eben die äusseren Schichten nicht mehr so teilungsfähig sind und nicht am Aufbau dieser Organe mitwirken. Besonders unter dem Abgang der Schuppenblätter ist die unverpilzte Randzone stärker.

Der Grund des letzten Mycorrhizomsinternodiums führt keine Haarwarzen, dagegen ist die Pilzverdauungszone besonders kräftig. Sie geht bis fast zum Rande.

Von der Mitte ab treten die Pilze wieder zurück; die ihrer Umwandlung in Schwammzellen harrende Zone wird stärker. Es erfolgt ein reichliches Auftreten von Wurzeln. Damit hängt wohl auch die kräftigere Entfaltung des Hadroms in den Gefässbündeln zusammen. Wir dürfen dabei nicht das Erscheinen der Laubblätter vergessen. Diese transpirieren nennenswert und werden durch die Wurzeln mit Flüssigkeit versorgt.

Gegen das Ende zu ist eine Verbreiterung festzustellen. Der Zentralzylinder dehnt sich ebenso aus, wie die spätere Schwammzone. Man erkennt deutlich das Absondern der schwächeren Bündel für die Bulbe und den Blütenstengel. Auch das ist bei dem Fehlen von Blättern verständlich.

In diesem Teile sind die Haarwarzen sehr zahlreich. Dennoch verarmt das Pilzgewebe allmählich. Die Pilzphore bringen zwar Pilze herein, aber diese scheinen nicht so energisch verballt zu werden. Es ist uns diese Einrichtung vom Gesichtspunkte der Pilzübertragung durch die Infektionswurzel verständlich. Es müssen lebensfähige Pilze in den oberen Teilen da sein, um auch die Infektion der Hülle zu ermöglichen.

Die nun immer breitere Randzone hat reichlich Stärke gespeichert. Sie erliegt später der Umwandlung in Schwammzellen. Die Netzverdickung wird aber hier nicht so schön, wie in den Hüllen der Bulbe.

In dieser Zone verschwindet die Endodermis, und die Gefässe treten in die Blätter und in die Bulbe, wie das ja bereits geschildert und abgebildet ist. Es ist vielleicht nicht ganz von der Hand zu weisen, diesem Abschlussgewebe, das sich am Grunde der Bulbe und der Laubblätter breit macht, neben seinen mechanischen Funktionen auch eine Art CASPARY-Wirkung zuzuteilen. Wir sehen ähnliche Dinge später bei *Epipogon*.

Zum Schluss möge noch hervorgehoben werden, dass hier den beiden kräftig entwickelten Blättern auch ein leidlicher Bau der Wasserleitungsbahnen entspricht. - An das Ende setzen wir noch einige Worte über den

#### Blüten- und Fruchtstengel.

Der Grund desselben ist durch eine Schicht derbwandiger Zellen mit der Bulbe verknüpft. Deutlich erkennt man die Verstärkung dieses Gewebes sowohl auf Seiten der Bulbe wie auf der des Stengels. Es ist damit ein solider Zusammenhalt erreicht. Da auch das mechanische Gewebe des Stengels bereits zur Blütezeit sehr kräftig entwickelt ist, so muss der Fruchtstand lange aufrecht stehen. In der Kultur wird er nicht umgeknickt. Selbst im Freien findet man ihn sehr häufig noch von vorherigem Jahre aufrecht stehend. Das Eigenartigste aber ist die feste Verwachsung der Hülle aus dem oberen Laubblatt mit demselben. Wir haben das im Bilde (Fig. 7) festgehalten. Die Epidermis der Hülle und die des Stengels legen sich aneinander, sie haben keine Kuticula ausgebildet, und es macht den Eindruck, als ob in das Dazwischenliegende ein Erguss von Membraninen erfolge, welche beide Teile fest verkitten. Leider war unser Material nicht ausreichend, um die Entwicklungsgeschichte zu studieren. Es dürfte diese vom Standpunkt des Amyloides nicht uninteressant sein: In der blühenden Pflanze ist die Verschmelzung bereits vollzogen.

Die Verkettung könnte nun nicht nur der Festigung der Hülle an der Bulbe und am Stengel dienen, sondern es wären da auch noch hinsichtlich der Übertragung der Pilze auf die Samen beachtenswerte Schlüsse zu ziehen. Erstens ist es eine bekannte Tatsache, dass die Hüllen von Pilzen dicht durchsetzt sind. Bereits HUBER hat das als eine Erleichterung der Übertragung der Endophyten auf das neue Rhizom gedeutet. Auch für die vegetativen Sprosse ist das von Bedeutung.

Wie bei *Neottia* öffnen sich die Fruchtkapseln der *Liparis* nicht von selbst: (HUBER l.c. p.321) „Die Samen können erst durch die Schneebedeckung in den Boden

kommen und daher frühestens im Frühjahr keimen."

Es ist nun ein Vorwachsen von Pilzen entlang dem Stengel sehr leicht möglich, wie das ja auch BERNARD (siehe FUCHS und ZIEGENSPECK in MEZ, Archiv XVI 1926) bei *Neottia* fand. Die Placenten der vertrockneten Kapseln enthalten immer noch Amylodextrin, das kann den Pilzen ein willkommener Nährboden sein. Es ist daher sehr wahrscheinlich, dass auch bei der *Liparis* ein Übertragen von Pilzen direkt von der Mutterpflanze auf die Keimlinge erfolgt. Die Kapseln im Erdreich zerfallen, und die kleinen schwer benetzbaren Samen werden sehr leicht im Frühjahr durch das Schmelzwasser verschleppt. Leider sind wir auf diese Einrichtung erst sehr spät aufmerksam geworden. Es soll die Beobachtung in der Natur nachgeholt werden, sobald sich die Gelegenheit dazu bietet.

Mit diesem Hinweise wollen wir die *Liparis* verlassen und uns der nächsten sehr ähnlich gebauten Malaxidee

#### Achroanthus

zuwenden, die, wie schon hervorgehoben, in Ostpreussen allerdings in der seltenen zweiblättrigen Form auch auf dem gleichen Standorte vorkommt. In den Alpen findet man sie an dicht berieselten Felsen oder auch sonst im dichten Moospolster. Es finden sich alle Einrichtungen wieder, die uns *Liparis* so eigen erscheinen liessen. - Die

#### Entwicklungsgeschichte

weicht nur in wenigen Punkten ab, so dass wir nur diese hervorhebend uns ziemlich kurz fassen können. Die beigegebenen Zeichnungen (Fig. 11 - 12) sprechen zudem mehr als viele Worte.

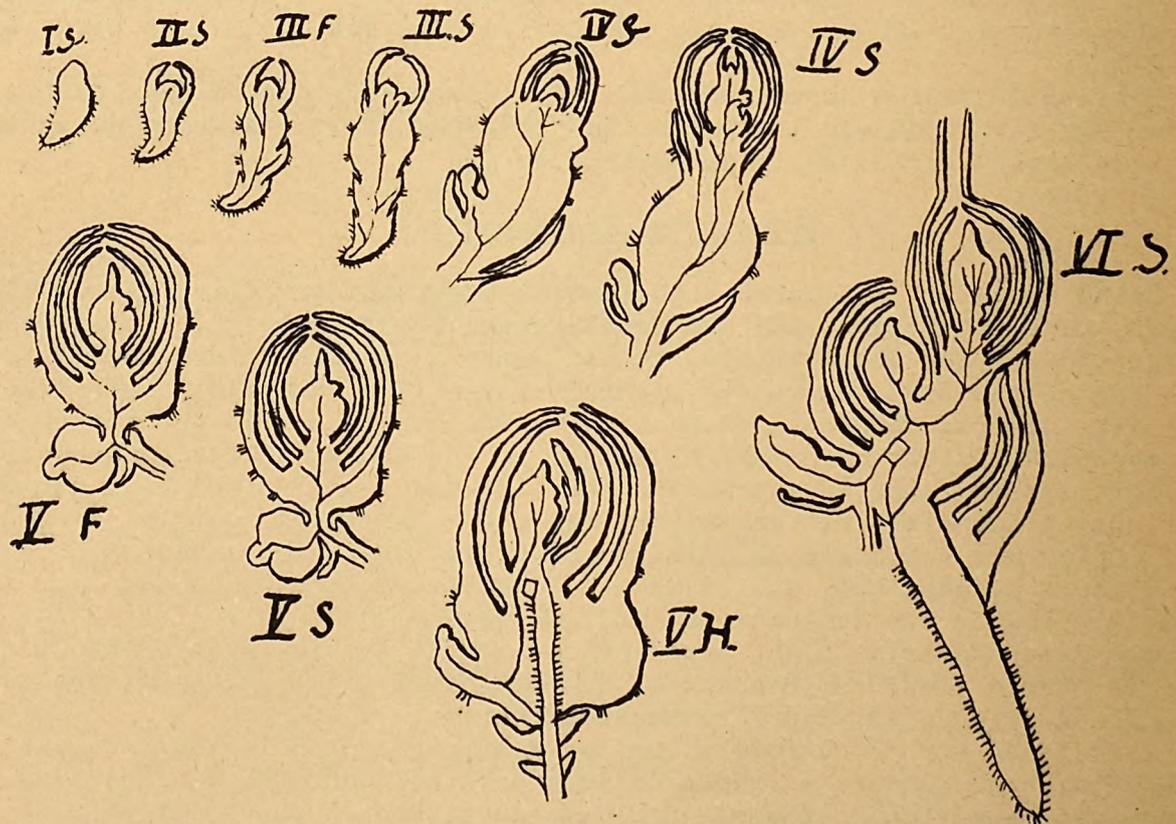


Fig. 11. *Achroanthus*. Entwicklung aus Samen und Auge.

Während die Entwicklung der ersten Zeit von *Liparis* garnicht abweicht gabelt sich der Trieb im dritten Jahre (III,F). Die eine Hälfte stellt eine Art Knöll-

chen dar, sie kann aber auch als Reservespross aufgefasst werden.

In nächster Zeit wird es auf die Seite geschoben, und es bildet sich ein dickes Internodium mit drei Hüllblättern an der Spitze (IV,S). Es ist aber noch keine regelrechte Bulbe, weil der Grund noch kein Abschlussgewebe hat, sondern die Pilze unmittelbar in das Mycorrhizom eindringen (V,F u.S). Erst vom Herbste des fünften Jahres ab erscheint eine Bulbe mit Abschluss und Infektionswurzel.

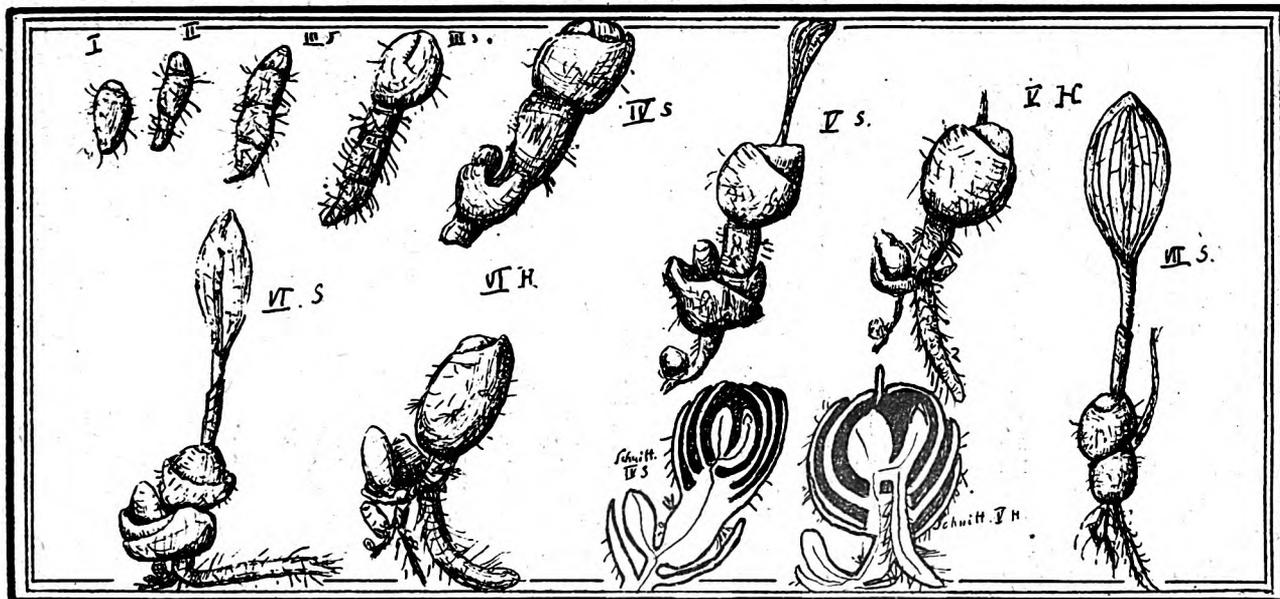


Fig. 12. *Achroanthus*. Entwicklung aus Samen und Auge.

Von nun ab ist gar kein Unterschied mehr gegen *Liparis*, der sich nicht auch bei der erwachsenen Pflanze geltend machte. Es werden die Stellen der Bulbe zahlreicher, das zuerst im fünften Jahre auftauchende Blättchen vergrößert sich mehr und mehr. Die Grösse von *Liparis* allerdings wird nie erreicht. Auch kommt es nur

ausnahmsweise zur Entfaltung eines zweiten Blattes. Bei den Moorformen Ostpreussens, die auch sonst kräftiger und *Liparis* ähnlicher sind, wird es allerdings gebildet. Die Wurzeln werden zahlreicher, aber nie so viel wie dort. Das ist uns durch die kleineren Blätter verständlich.

Die vegetative Vermehrung aus den Bulbenaugen ist bei *Achroanthus* gerade so häufig, wie bei *Liparis* und so ähnlich, dass man sich eine Beschreibung schenken kann (Fig. 13).

Auch hier entleert sich die alte Bulbe nicht unter dem Auge. Die Einschnürung ist sehr eng, in dem Rhizomteil am Grunde sieht man deutlich die Haarwarzen. Wir könnten besonders hübsch die Verpilzung studieren. An der Verpilzung ist besonders das Auftreten von Glycogenhyphen hervorzuheben. Es ist dabei die Folge sehr schön zu sehen, wie wir sie ja bei den Orchideen des Eingehendsten studiert und veröffentlicht haben. Wenn die Pflanze blüht, dann ist das Auge bereits in diesem Stadium. An der Spitze stehen drei Hüllblättchen und eine kleine Bulbe mit Taille (Fig. 14).

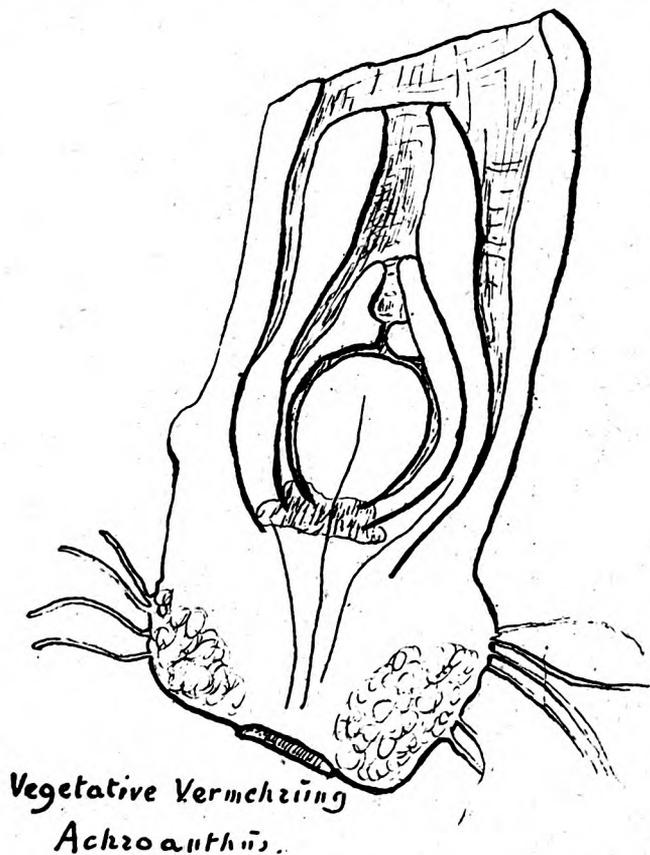


Fig. 13.

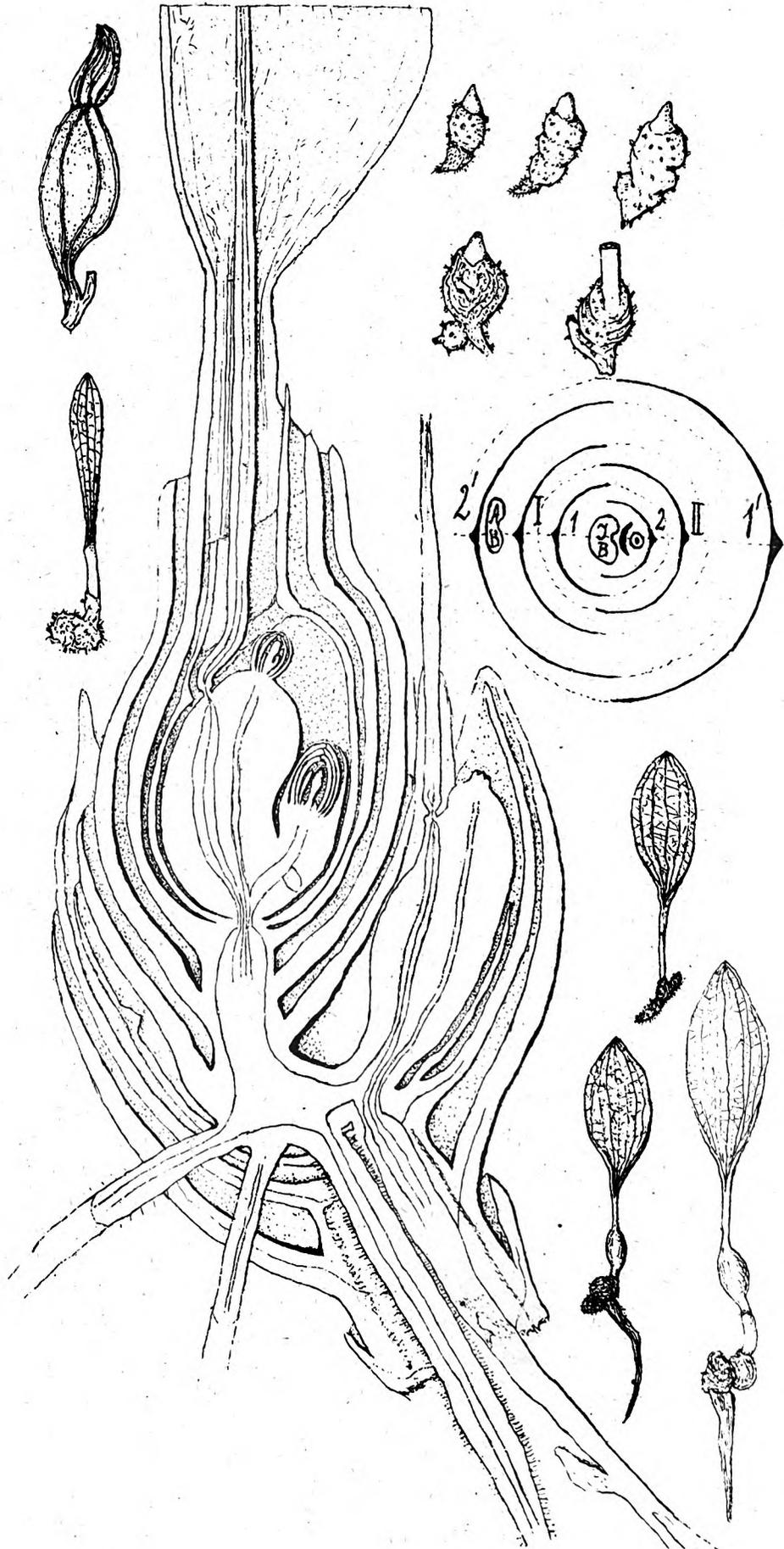


Fig. 14. *Achroanthus*. Habitus und Morphologie.

Sonstiger Aufbau.

Auch der sonstige Aufbau zeigt soviel Ähnlichkeit mit *Liparis*, dass er nicht im Einzelnen beschrieben werden soll. Es wären immer nur die gleichen Worte, ohne irgend welche Besonderheiten herausheben zu können.

Während bei *Liparis* die Stücke mit verlängertem Rhizome die Regel sind, ist das bei *Achroanthus* gerade umgekehrt. Hier sind die Stücke mit gestauchtem und dickem Mycorrhizome die Regel. Die Hüllblätter werden hier zwar auch netzig verdickt, aber die Haltbarkeit ist auf diesen Standorten nicht so gross. Von den alten Hüllen findet man auch hier die Reste, aber das Schwammgewebe ist nur bei den jungen zu finden. Die Stränge und Epidermen halten sich aber länger. Da der Stengel gestaucht ist, so sieht alles wie eine Zwiebel aus (Fig. 15). In jedem

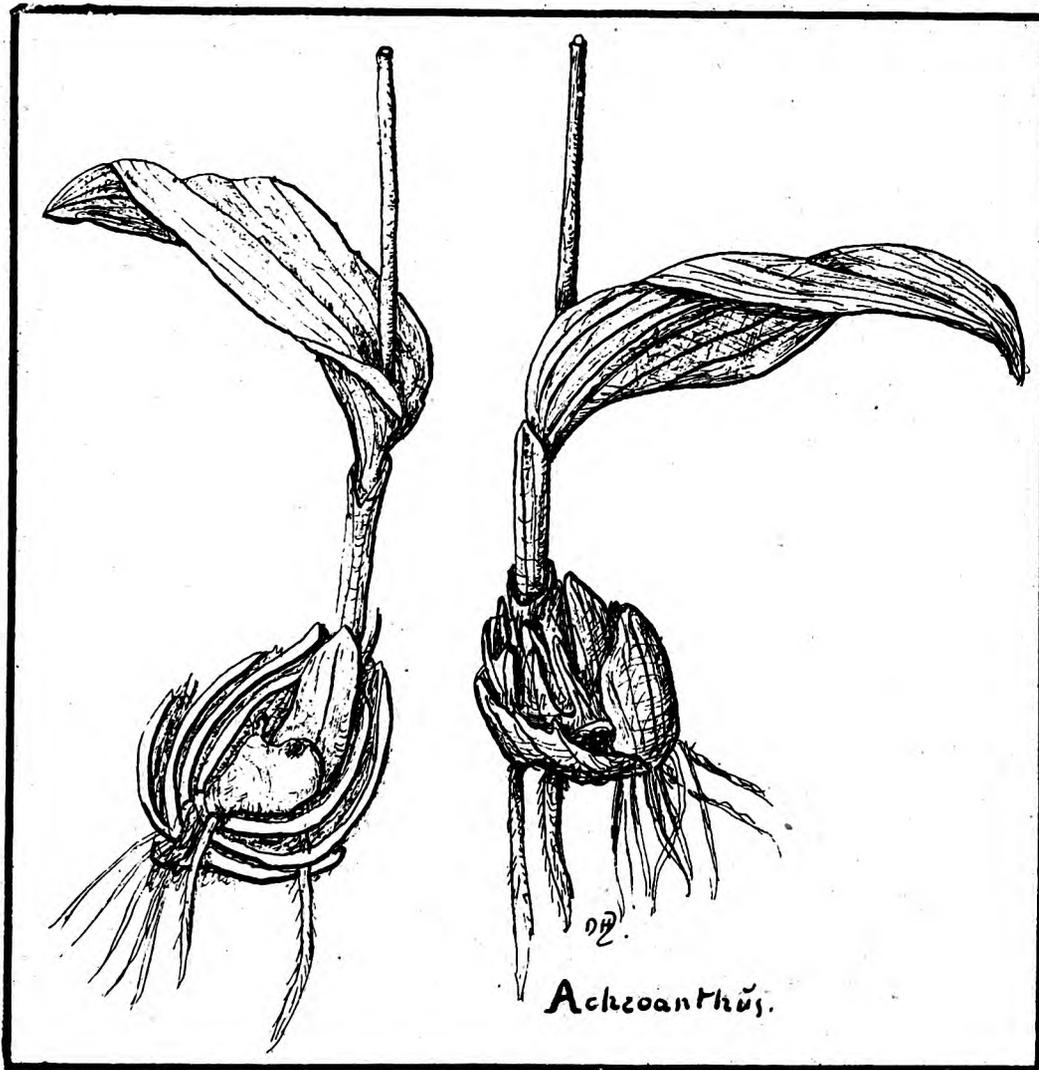


Fig. 15. *Achroanthus*. Habitus und Morphologie.

Jahre werden nur zwei Hüllen gebildet, denn das oberste Blatt verkümmert. Es trägt nur eine kurze Granne. Die Verdickung an der Abgangsstelle des Blütenstengels ist nur angedeutet. Es erfolgt kein Verwachsen mit dem Blütenstande. An eine Pilzübertragung ist nicht zu denken. Die Fruchtsände entlassen ihre Samen. Wenn die Pflanze zweiblättrig ist, so entfaltet sich das oberste Blatt, aber es kann sogar das Hüllblatt der Bulbe noch eine Spreite tragen.

Die Bulbe ist zur Blütezeit weiter entwickelt, ihre Einschnürung ist enger, aber sonst der *Liparis* völlig gleich gestaltet. Der Blüten- und Fruchtsengel ist etwas seitlich von der Spitze angelegt, oder richtiger gesagt, durch einseitig verstärktes Wachstum zur Seite geschoben. Er gleicht das durch eine

S-förmige Drehung aus (Fig. 14), die wieder mechanisch federnd wirken kann. Die Bulbe enthält ebenso Schleim und Amylodextrin wie die von *Liparis*.

Hinsichtlich der Infektionswurzel ist die Durchbruchsstelle sehr instruktiv. Wir haben alles daher in einer Umrisszeichnung (Fig. 16) festgehalten.

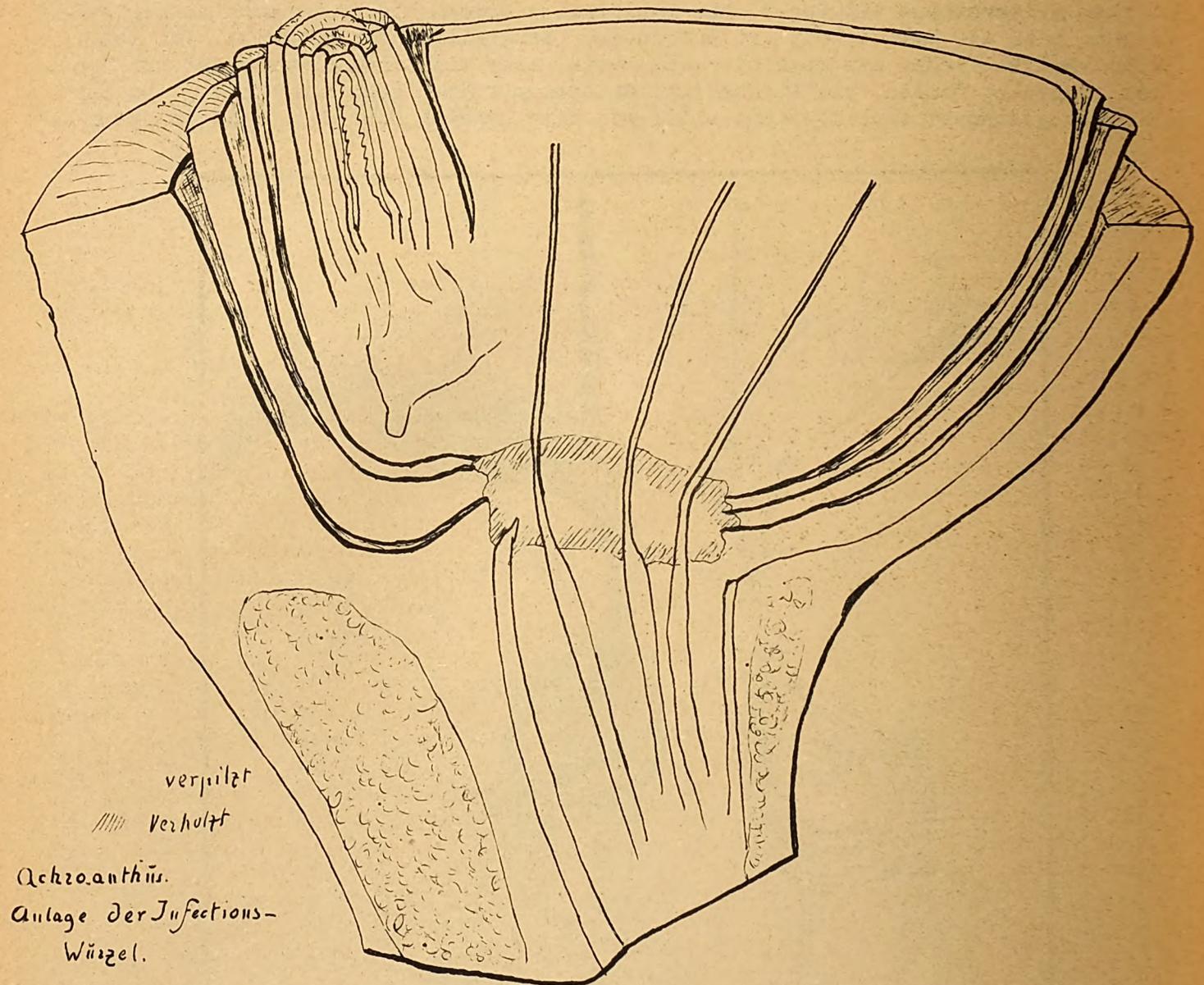


Fig. 16. *Achroanthus*. Bulbengrund.

Die Anlage ist bereits zur Blütezeit deutlich zu erkennen. Auf dieser Seite sind die Hüllen nach unten ausgebaucht. Die Axe ist auf dieser Seite ebenfalls dicker und führt reichlicher Pilze als auf der anderen.

Die Rhaphiden werden hier nicht gelöst, sondern bleiben wenigstens bei unseren dem Dolomitgebiete entstammenden Pflanzen ungelöst. Hier gibt es mehr Kalk.

Wenn wir noch hervorheben, dass in der blühenden Pflanze der nächstjährige Trieb bereits einschliesslich der Blüte angelegt war, so kann dies auch eine Folge des Standortes sein. Alpenpflanzen verhalten sich bekanntlich häufig so.

Die Ausmasse sind in allem kleiner, die Gefässe weniger entwickelt als bei

*Liparis*. Sonst fanden wir keine Unterschiede.

#### Velamen und Bulbe.

Da in der Bearbeitung von *Achroanthus* GOEBEL (7) eingehend auf die Wasseraufnahme dieser Pflanzen eingeht und dabei eine besondere Theorie entwickelt, so ist es unsere Aufgabe, auf dieselbe einzugehen.

Wenn man die durch die eigentümlich gebauten Blattreste gebildete Knollenhülle austrocknen lässt, nimmt sie eine weissliche Farbe an, die verschwindet, wenn man sie benetzt. Auch bei mikroskopischer Betrachtung überzeugt man sich leicht, dass die Zellen der Hülle sich rasch mit Wasser vollsaugen. Die äusseren Zellmembranen fanden wir bei *Achroanthus* im leeren Zustande etwas eingefallen, im gefüllten mehr nach aussen gewölbt. Öffnungen waren in einzelnen Fällen in den zwischen den Verdickungen liegenden Teilen der Zellhülle nachweisbar, und ihr Vorhandensein geht auch aus dem Auftreten von Cyanophyceen und anderen angewanderten Organismen im Innern der Zellen hervor. Aber die Löcher fehlen oft. Da es nun bei den Velamina der Orchideen und in den Blättern von *Dieranum albidum* Gebilde gibt, welche, auch ohne dass Löcher vorhanden sind, Wasser aufsaugen, so hält GOEBEL dies für garnicht so wesentlich. - Wenn das Eintrocknen auch an den Standorten nicht gerade häufig auftritt, so kann es doch in Ausnahmefällen möglich sein.

„Nicht nur die Zellen der Blattbasen aber erfahren eine Veränderung des Baues und der Funktion, sondern auch die Sprossaxe. Hierauf ist noch kurz einzugehen, da dies für die Frage nach der Wasseraufnahme durch die Blätter von Bedeutung ist.“ Es handelt sich im weiteren um die „Gewebebildung der Sprossaxe am oberen und unteren Teile der Knolle. Eine genauere Betrachtung zeigt, dass hier eine ähnliche Umänderung vor sich gegangen ist, wie bei den Blattbasen. Die Zellen, sowohl der Epidermis als des Grundgewebes, verlieren ihren lebendigen Inhalt, ihre Wand erhält netzförmige Verdickungen, welche an die Zellen der Blattbasen erinnern und sie verholzt. Dieses Gewebe steht mit den Leitbündeln in Verbindung, diese tauchen sozusagen in dasselbe ein.“ In der Nähe der Gefässbündel haben sie noch Tracheiden-Gestalt.

„Mit diesem Gewebe stehen auch die Blattbasen in Verbindung, und es ist wohl keine allzu kühne Vermutung, wenn wir annehmen, dass dieses Gewebe der Sprossaxe der Wasseraufnahme resp. dem Wassertransport gleichfalls dient, um so mehr, wie Beobachtungen an dicken Schnitten schliessen lassen, die Zellen, wenn sie leer geworden sind, sich bei Benetzung mit Wasser füllen. Da auch die Leitbündel des diesjährigen Sprosses mit denen der alten Knolle in Verbindung stehen, so ist ein Übertritt des durch die „Hülle“ aufgenommenen Wassers, auch wenn man von dem langsamen Transport durch lebende Parenchymzellen absehen will, anatomisch leicht verständlich.“

Es handelt sich bei diesen Einrichtungen nicht um eine Versorgung mit Wasser, sondern mit Nährsalzen. „Es liegt das Bedürfnis vor, Wasser in grösserer Menge zu verarbeiten, als das, wenn nur die Wasserversorgung in Betracht käme, notwendig wäre.“

Gegen diese Beweisführung ist nun Verschiedenes einzuwenden. Den ersten Einwand bringt GOEBEL selbst: Wassermangel herrscht an den Standorten der Pflanze garnicht. Der weitere Einwand sind die verhältnismässig kleinen transpirierenden Flächen. Besonders ist garnicht einzusehen, weshalb gerade der doch völlig blattlose Blütenstengel besonders viel Rohsaft verarbeiten soll, zumal er doch aus der Bulbe Wasser zieht, und die Bündel oben und unterhalb gleich gebaut sind. Die Verknüpfung der Bündel mit dem Anschlussgewebe ist gar nicht so, wie es GOEBEL schildert. Im Gegenteil, oberhalb des unteren Abschlussgewebes sind die Gefässe in der Bulbe viel kleiner als unterhalb wo die Blätter abgehen. Des weiteren ist es gar nicht ersichtlich, weshalb diese Aufnahmezone schon vorhanden sein soll, so lange die Bulbe noch gar nicht mit einem velamenartigen Gewebe in Verbindung steht. Das ist aber die Zeit, in der die Blätter besonders transpirieren. Zwischen den Velamenzellen der Hülle und den netzig verdickten Zellen des Abschlussgewebes ist ein sehr grosser Unterschied. Bereits oben haben wir darauf hingewiesen, dass diese nur auf den ersten Blick den Tracheiden ähneln. Es fehlen vor allen Dingen die

Hoftüpfel, die ja das Hauptcharakteristikum der Leitbahnen sind. Die in der Grenzfläche tafelförmige Gestalt sieht auch gar nicht nach Leitung aus. Die Nährsalzversorgung kann gar nicht durch das Velamen erfolgen, weil die Bahnen, die in die Blätter führen, gar nicht gross genug sind. Wir möchten glauben, dass die Wurzeln und die Rhizoiden, soweit sie unverpilzt sind, völlig genügen, um in dieser wassergesättigten Luft die Transpiration zu versorgen. Diese ist zwar grösser als bei Orchideen an trockenen Standorten, aber das kann man bekanntlich nicht mit einander vergleichen.

Die Mycotrophie liefert die Nährstoffe reichlich und genügend, so dass auch dieser Grund gegen die Aufnahme durch die Abschlusschicht spricht. Die Wirkung der Velamenhülle möchten wir auch weniger als Wassermantel in diesem Falle betrachten, als ihre Aufgabe in dem Aufsaugen von unverarbeiteten Nährstoffen sehen, welche durch die Pilze oder auch sonstige Endophyten für die Pflanze erst resorptionsfähig gemacht werden. Beim Wurzelvelamen ist es förmlich ein Stück Erde, das sich die Pflanze um das Velamen anhäuft. Bekanntlich sind diese in der Natur mit Moosen umspinnen und nie so freiliegend, wie wir sie in unseren Gewächshäusern zu sehen gewöhnt sind. Bei den Gewächsen der Moore ist hervorzuheben, dass das Einsaugen von unten wie von oben die Stoffe mit der Luft in Berührung bringt, welche im Boden unten bekanntlich mangeln, und dass dadurch die Umsätze in unmittelbarer Nähe der Pflanze erfolgen. Das sehr reichliche Vorkommen der Pilze in der Velamenhülle bei *Liparis* gibt da zu denken.

Zwischen den Tracheiden einerseits und den Speichertracheiden und Velamenzellen andererseits besteht nun ein grosser Unterschied. Bei den ersteren ist im Funktionsstadium die unverdickte Wand in kleiner Fläche frei. Es ist eine Art Hoftüpfel immer vorhanden. Bei den anderen, welche viel Gemeinsames haben, ist dagegen die unverdickte Wandpartie gross.

Es soll nun im nachfolgenden der Versuch unternommen werden, die Funktion der Velamenzellen beim Aufsaugen von Wasser zu entwickeln. Von Anfang an müssen wir drei Fälle unterscheiden:

Erstens die „Velamen“-Zellen sind in lebendiges Gewebe eingebettet (*Sphagna*).  
- Zweitens: Sie besitzen offene Löcher. - Drittens: Sie haben keine Löcher.

Der dritte Fall ist der eigenartigste und dürfte wohl zum grossen Teil für unsere Hüllen vorliegen. Wir wollen ihn daher zuerst vornehmen.

Es drängt sich da sofort der Vergleich mit den Moos-Elateren auf. Hier wie dort haben wir das Gegenspiel zweier Membranen, einer dehnbaren aber sehr elastischen Zellulosewand, und einer wenig dehnbaren, starren, verholzten Spirale oder eines ebensolchen Netzes. Die treibende Kraft ist der Kohäsionszug oder der Druck der Aussenluft. Vorbedingung für ein richtiges Funktionieren ist die geringe Wegsamkeit oder Durchlässigkeit für Luft in den Zellwänden.

Sind die Zellen mit Wasser gefüllt, so ist eine Stabilität insofern erreicht, als die Verdickung ungespannt ist. Das ändert sich mit dem Verdunsten des Wasserinhaltes. Das Volumen der Zelle sinkt. Eine Verkleinerung kann wegen des Widerstandes der Verdickungen nur durch Einbuchten und Spannen der Zellulosewände und Spannen des Netzes erzielt werden. Diese Spannung ist die potentielle Energie, mit welcher die Zelle beim Zutritt von Wasser wieder sich füllt. Sobald die Spannung so gross ist, dass die Dampftension des Wassers nicht mehr durch den Luftdruck überschritten wird, wird sich die Zelle mit verdünntem Wasserdampf füllen. Damit hat die Verdunstung ihr Ende erreicht. Voraussetzung ist aber die mangelnde oder geringe Durchlässigkeit der Membran für Luft.

Diese Gestaltveränderung der Einzelzellen wirkt sich aber auch im Gesamtgewebe aus. Die Zellen müssen ihre Abrundung verlieren, die Interzellularen werden verengt. Damit alles stark saugend wirken kann, muss noch ein Zusammenhalt des Gewebes vorhanden sein. Wenn nun noch besonders durch eingelagerte Stränge oder durch Befestigung an einem festen Gewebe eine gewisse Richtung festgelegt ist, so muss sich diese Bewegung nur in einer oder wenigen Richtungen auswirken. Das ist bei unseren Hüllen auch tatsächlich der Fall. GOEBEL, der ausdrücklich sagt, dass er sich gar keine Gedanken über die Wirkung gemacht hat, hat beobachtet: „Die äusseren Zellmembranen sind im leeren Zustande eingefallen, im gefüllten mehr nach aussen gekrümmt.“

Diese Verhältnisse lassen sich ohne weiteres auf die Speichertracheiden vieler Hydathoden, Apikalöffnungen und Wasserspeichergewebe übertragen. Auch hier kann auf Grund von Cohäsionsmechanismen eine Saugwirkung durch tote Zellen ausgeübt werden.

Beim Gewebe der Hüllen wird daneben noch eine direkte Pumpwirkung erzielt werden, weil die Formänderung zugleich eine Erweiterung der Interzellularen erzielt.

Wir sehen also, dass das Velamen der Hülle sehr wohl imstande ist, bei trockenem Wetter oder bei Begünstigung der Transpiration das Wasser von unten in die Höhe zu saugen, und hier ein Konzentrieren der Lösung durch Verdunsten vorzunehmen. Damit wird für die Pilze ein besonders reiches Substrat erzeugt, in dem sie gute Stoffe erwerben und den Hyphen im Innern der Pflanze zuführen können. Die Einrichtung läuft also vielleicht auf eine Konzentrierung der Bodenlösung hinaus, aber nicht um diese nur schwer durch lebende Zellen gehende Lösung den Blätter direkt zuzuführen, wie sich das GOEBEL vorstellt, sondern um indirekt durch die Pilze nach Verarbeitung unter Luftzutritt der Pflanze zugute zu kommen.

Um den Vorgang etwas klarer darzustellen, setzen wir noch ein Schema der Wirkung hierher (Fig. 17).

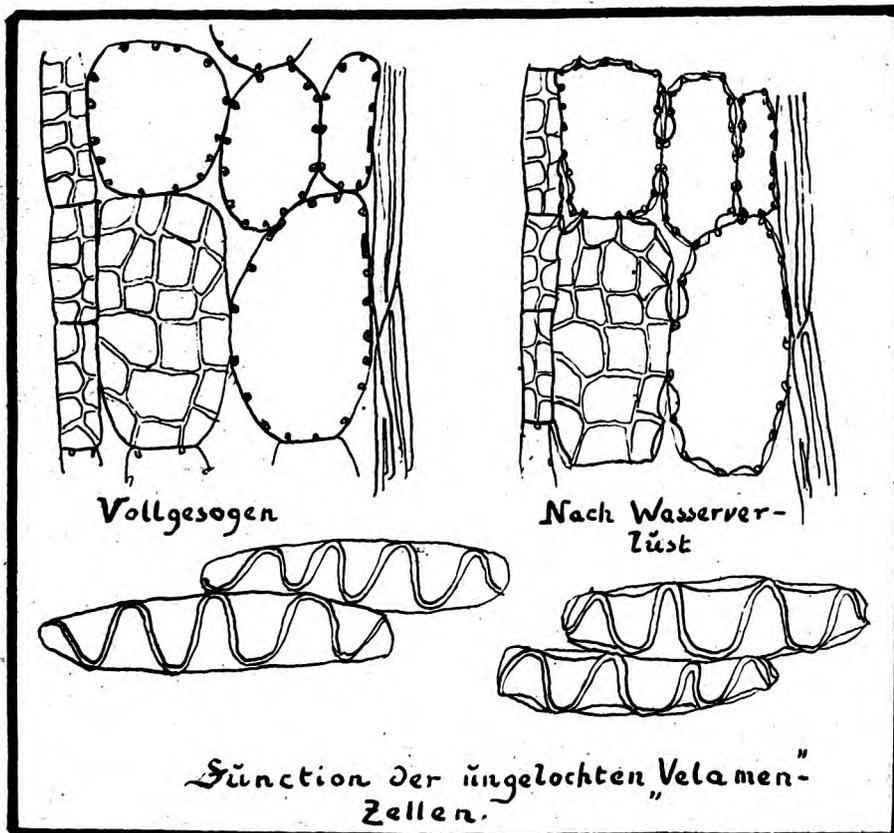


Fig. 17.

Für phylogenetische Rückschlüsse ist vielleicht die Angabe von P. KRÜGER wertvoll (Flora 1883, p. 435). Bei verschiedenen epiphytischen Orchideen (*Liparis filipes*, *Oncidium*-Arten) hat er im Blattmesophyll und in den Knollen teils schlauchförmig gestreckte, teils isodiametrische Speichertracheiden mit meist spiralfasriger Wandverdickung beobachtet.

Ganz anders geartet ist die Wirkung, sobald Luftlöcher in den Zellen vorhanden sind. Wir müssen nämlich da von Anfang an bedenken, dass das Luftwurzel-Velamen etwas anderes ist als bei den Hüllen der Bulben. Hier kann ausser Membranquellung, da die Cohäsion bei Gegenwart von Löchern wegfällt, einzig die Kapillarität wirken. Es handelt sich hier aber nicht um einen Wassertransport, sondern nur um ein Festhalten von Wasser und um eine Ansiedlungsmöglichkeit für Moose, Pilze und Bakterien. Wenn ein Moosmantel die Luftwurzeln umgibt, wie das ja allgemein die Regel

Das Aussaugen durch solche Cohäsionsmechanismen, selbst unter Beteiligung von Interzellularen, findet sich auch sonst noch. Es gibt da HEINRICHER (zitiert nach HABERLANDT, Phys. Anatomie 1909 p. 375) für *Adlumia cirrhosa* an, dass die innere Epidermis der Kapselwand zu einem grossmaschigen Gitterwerk umgewandelt ist. Die Wandungen der Zellen sind verholzt und mit zahlreichen Tüpfeln versehen. Bei Wasserzutritt füllen sich sämtliche Areolen d. h. die grossen Interzellularen des Gitterwerkes, sowie auch die Zelllumina mit Wasser.

Die im Blatt von *Nepenthes*-Arten vorhandenen Spiralzellen sind nach starker Transpiration mit sehr verdünnter Luft resp. Wasserdampf gefüllt. Nach KNY und ZIMMERMANN (zit. nach HABERLANDT, l. c.) nehmen sie dann das Wasser auf.

bei den tropischen Araceen und vielen Orchideen ist, ist es viel wertvoller, diesen gute Haftgelegenheit zu geben. Die Besiedlung mit Pilzen, Bakterien und Moosrhizoiden ist durch die Löcher gegeben. Der „Nutzen“ für die Pflanze liegt in dieser Ansammlung von humösen Nährstoffen und von stickstoffreichem Vogelgedung.

Die Nischenblätter und die Velamina, sowie die Nestwurzeln der Epiphyten sind im Grunde genommen analoge Organe. Dabei ist es einerlei, ob die Stoffe nur im verarbeiteten mineralisierten Zustande von der Pflanze aufgenommen werden, oder ob eine Mycorrhiza auch die Ausbeutung der nicht permeierenden Stoffe ermöglicht.

Mit anderen Mitteln erreichen die Ansammlung dieser Stoffe die Kanisterpflanzen unter den Bromelien. Diese sammeln in ihren Behältern das Regenwasser und den Vogelkot.

Dagegen werden die Schuppen auf den Blättern der extrem atmosphärischen Tillandsien wesentlich die löslichen Stoffe aus dem Kote der Vögel aufnehmen können. Diese sind aber wenigstens zum Teil, wie der wenn auch in geringerer Menge vorhandene Harnstoff, permeabel. Die anderen Stoffe wie Harnsäure usw. sind aber auch leicht Umsetzungen zugänglich, so dass einmal die Untersuchung der Bakterienflora der Schuppen nicht uninteressant sein dürfte.

Die Luftwurzeln ohne Löcher im Velamen, wie sie ja doch einigen Orchideen eigen sind, könnten ebenso direkt als Aufnahmeorgan löslicher Stoffe wirken, wenn sie nackt sind. Aber die Aufnahme wäre dann durch Kohäsion bedingt und durch Erweitern der Lücken zwischen den Zellen durch Formänderung.

Bezüglich der Velamina möchten wir uns der von DUCHATRE (14), SCHIMPER (13) und GOEBEL (12) vertretenen Ansicht des Aufsaugens von Regenwasser und Tau anschließen. Wir möchten aber auch hier die Kohäsionsmechanismen neben der Kapillarität hervorheben. Besonders aber sei darauf aufmerksam gemacht, dass das erste Regenwasser besonders reiche Lösungen führen muss. Dieses wird auch aufgesogen, der nachkommende Rest ist viel ärmer und kann ruhig darüber hinweglaufen.

Es wären da Untersuchungen über den Velamenbau und Bewuchs der Luftwurzeln erwünscht, die nur an Ort und Stelle vorgenommen werden können. Wenn also der Bau der Velamenzellen in den Hüllen der Bulben der einheimischen Malaxideen ebenso wie häufig die Art der Wirkung gleich ist, so ist doch das biologische Geschehen verschieden. Einmal handelt es sich um ein Aufsaugen von herabfließenden Lösungen, andermal um ein Hinaufsaugen und Konzentrieren einer ständig vorhandenen Nährlösung.

Die *Sphagna* endlich haben die lebenden Zellen in das Velamen selbst eingebettet. Da sich hier Öffnungen vorfinden, kann nur eine Kapillarität oder Quellung und Turgescenz des Netzes der lebenden Zellen mit beteiligt sein. Die Kapillarität ist aber hier allein zum Hub befähigt, das zeigt die Wirkung des toten Torfmosses. Immerhin werden die sich bei Wasseraufnahme durch Turgor ausdehnenden lebendigen Zellen etwas die Maschen mit erweitern helfen. Den „Wert“ für die Pflanze möchten wir auch hier in der Erleichterung der Stoffwandlungen durch Luftzufuhr erblicken. Des weiteren können sich die Lösungen durch Verdampfen etwas konzentrieren, aber ein so hohes Heben wie bei *Malaxis* ist nicht möglich. Daneben darf aber nicht aus dem Auge verloren werden, dass auf einem Torfmoose auch der angewehte Staub nicht wertlos ist. Die Torfmoose werden bei Feuchtigkeit wie ein Filter wirken. Das Wasser sinkt nach unten und entströmt dem Moore auf den Seiten, das durch den Staub und den Regen Herbeigeführte wird förmlich in dem Filter zurückgehalten. Das Versorgen mit Nährsalzen wie Kali, Phosphorsäure und Calcium wird unserer Meinung nach sich viel mehr auf dem Wege des Einwehens und Einsaugens vollziehen. Dagegen glauben wir, dass der Stickstoff sich durch Konzentrieren der Bodenlösung anhäufen kann.

Nach diesen Gedankengängen kehren wir nun wieder zu unseren Malaxideen zurück, von denen wir *Malaxis* besonders vornehmen wollen.

#### *Malaxis paludosa* Sw.

Es ist uns leider nicht gelungen, die Samenkeimung zu finden. Das dürfte auch in der Natur sehr schwer sein, da die vegetative Vermehrung ungemein häufig ist

und auch gestaltlich einer Samenkeimung sehr ähnlich sieht, so dass man im Zweifel ist und bleiben muss, ob ein älteres Stück in die Samenkeimung gehört oder nicht. Es wird wohl hier auch so sein, dass beide sich in einem gewissen Stadium völlig gleichen.

#### Die Entwicklung aus den blinden Augen der Bulbe.

Wie alle Malaxideen unserer Heimat, so besitzt auch die Sumpfstendel auf den Bulben Reserveaugen. Diese treiben aus. Die Ähnlichkeit ihrer Gestalt ist so gross, dass sie nur schwer von denen der anderen Arten unterschieden werden kann. Ein solches Stück ist in Fig. 18 festgehalten. Eine Eigenheit ist die verhältnismässig

starke Entfaltung der Blattorgane. Man sieht, dass auch hier das Schuppenblatt nicht so stark gehemmt ist, wie die beiden anderen Arten. Die beiden Laubblätter haben schon ganz gute Spreiten.

Für *Malaxis* besonders charakteristisch sind aber die winzigen Vermehrungsknöllchen, welche selbst an diesen so kleinen Stücken erscheinen.

#### Blattaugen und ihre Entwicklung.

Es soll nun unsere nächste Aufgabe sein, diese Blattaugen, die so ungemein häufig an allen Blattorganen erscheinen, zu besprechen. Sie waren schon IRMISCH bekannt (5). Er schreibt ganz kennzeichnend: „Bekanntlich kommen solche ungemein häufig auf den Blättern vor, so dass also hinreichend für die Vermehrung der Pflanze gesorgt ist.“ Auch die Bulbenaugen waren ihm bekannt.

Die Entwicklungsgeschichte ist aber, soweit uns bekannt, nicht untersucht worden.

Auf der Spitze der Blätter (Fig. 19) stehen sie so, dass die am weitesten entfaltete an der Spitze steht, nach beiden Seiten fallen sie in der Entwicklung ab. Meist sind es sechs, doch fanden wir auch weniger und mehr.

Die Entwicklung ist in Fig. 20 festgehalten. Es sind von Anfang an jugendliche Zellen, d.h., sie sind klein und haben einen verhältnismässig grossen Kern. Die Zellen erzeugen einen Hügel, der sich auf der etwas eingezogenen Spitze nach innen vorwölbt. Bald beginnt von unten ein Wulst vorzuwachsen, so dass das Gebilde morphologisch

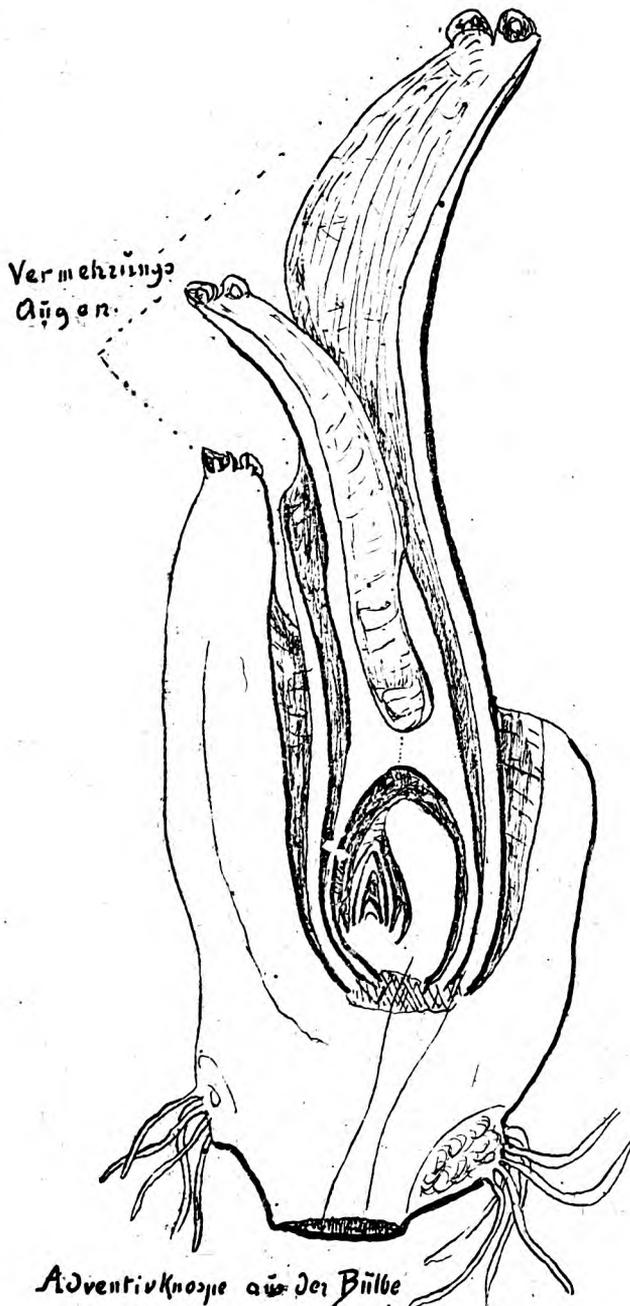


Fig. 18. *Malaxis paludosa*. Bulbenaugen.

einem sich bildenden Eichen ähnelt. Aber das Auge ist von Anfang an chlorophyllhaltig. Der Wulst umgibt bald den im Wachsen stark zurückbleibenden, kleinzelligen,

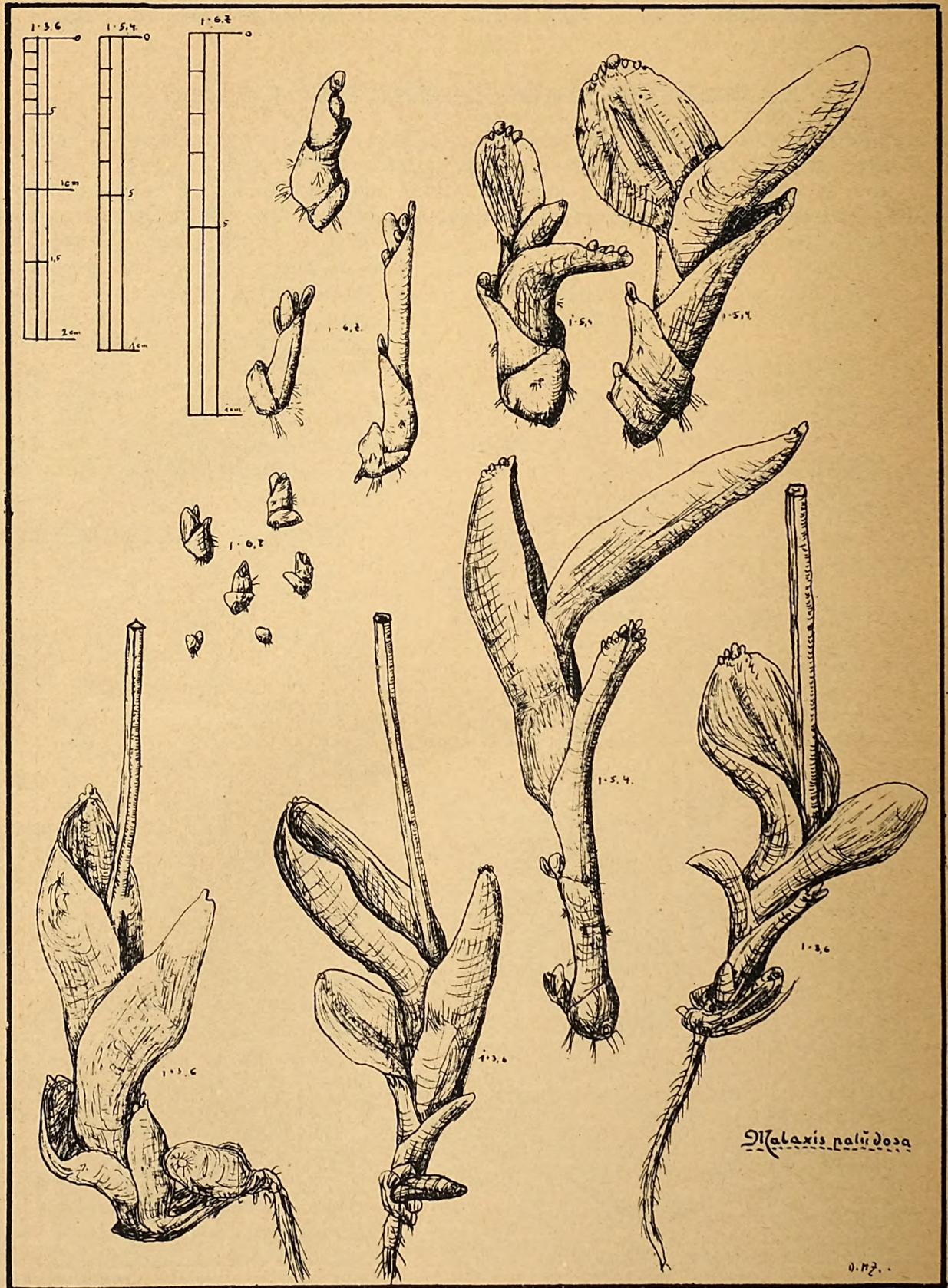


Fig. 19. *Malaxis paludosa*. Habitus und Blattaugenvermehrung.

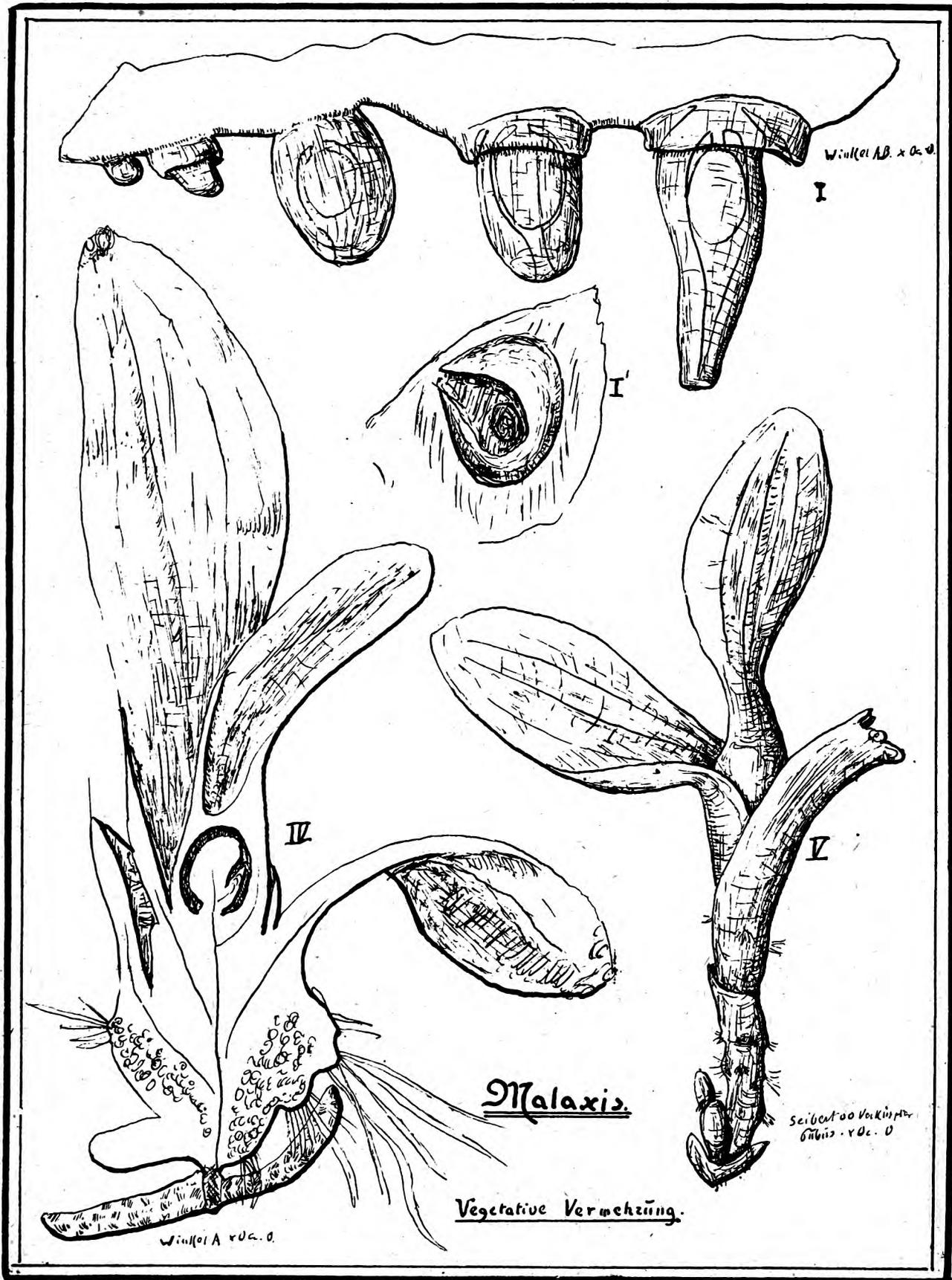


Fig. 20. *Malaxis paludosa*. Keimung der Blattaugen

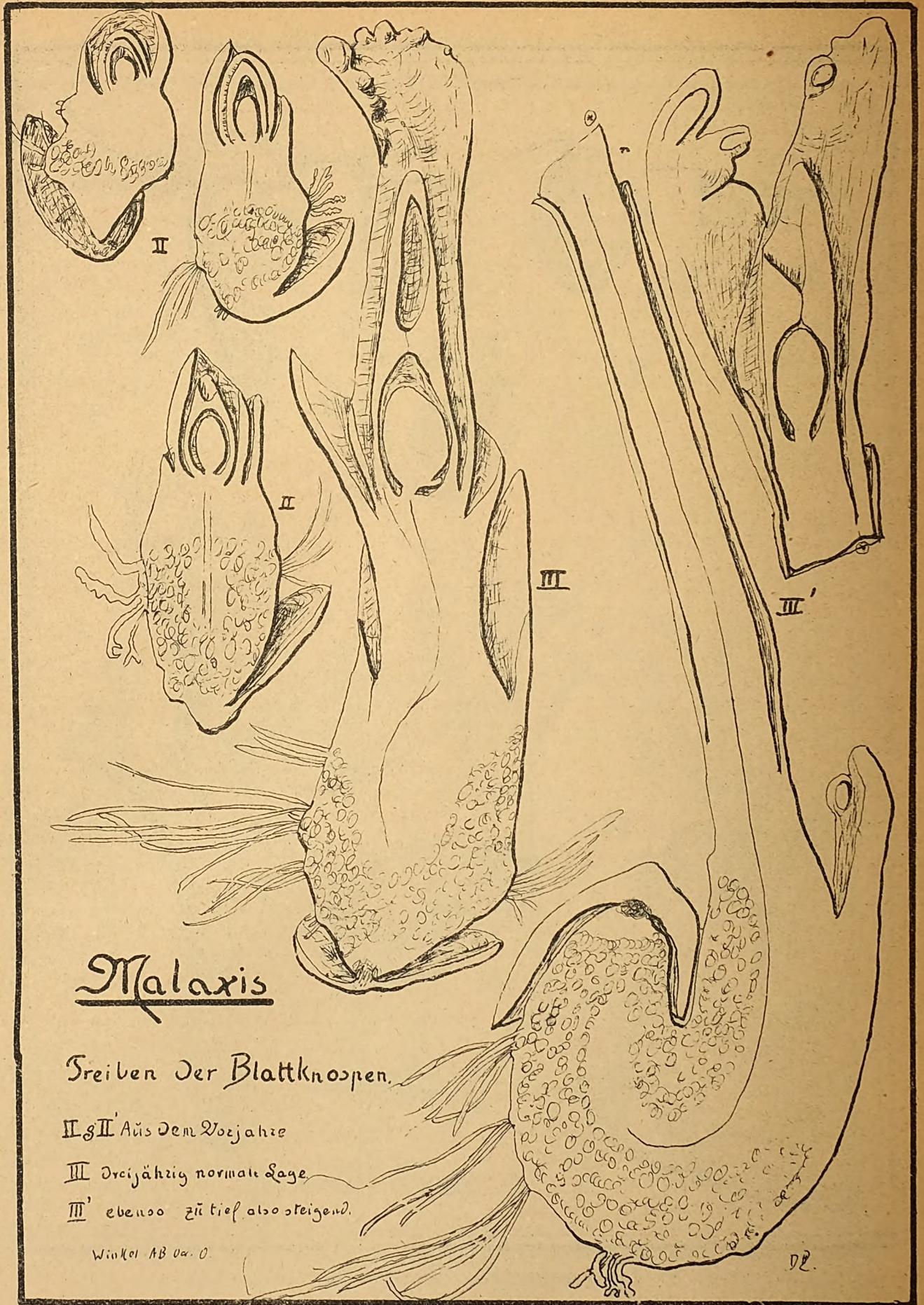


Fig. 21. *Malaxis paludosa*. Keimung der Blattaugen

eiförmigen Kern. An der Spitze ist er nur eng geöffnet. Die Spitze zieht sich nun flaschenhalsartig vor. Zugleich wölbt sich der Ansatz etwas vor, die Anheftestelle wird immer schmaler. In diesem Zustande fällt das Auge ab. Oberflächlich betrachtet ist eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Samen der Orchideen nicht zu leugnen. Die Augen sind schwimmfähig und können durch den Wind und auf dem Wasser verbreitet werden. Trotz genauem Suchen konnten wir keine Pilze in ihnen vorfinden. Die enge Öffnung an der Spitze ist wohl eine Einrichtung, welche die Luft am Eindringen hindert.

Die Keimung scheint sehr bald zu erfolgen (Fig. 21). Die Hülle wird gesprengt. Das Knöllchen verbreitet sich kreiselartig. Nahe an der Basis treibt das erste Piliophor vor. Durch seine Haare scheint die erste Infektion mit Pilzen zu erfolgen. Ob nicht schon früher dieselben eingedrungen sind, und so ebenso, wie bei den Samen, die Reizstoffe (Fructose) die Keimung vermitteln, konnten wir nicht entscheiden.

Es bildet sich eine starke Verpilzung heraus. An der Spitze erscheinen drei Schuppenblätter und gegen Ende der Vegetationsperiode ein Hüllchen. Auch dieses hat noch keinen ausgesprochenen Vegetationspunkt. Von einer Samenkeimung sind diese Bulbenstücke sofort durch die Reste der gesprengten mehrschichtigen Hülle zu unterscheiden. Nach oben zu tragen sie noch einige Haarwarzen mit zum Teil sehr langen Wurzelhaaren. Die Anpassung an das Moosleben spricht sich schon sehr bald aus. Daneben aber kommt, besonders wenn die Haarwarze in der Nähe eines festen Körpers entfaltet wird, eine andere Haarform vor. Die Haare werden knotig und können sich sogar gabeln. Dann erinnert das Bild mit den kurzen Haaren so sehr an die von BURGEFF (8) abgebildeten Keimlinge tropischer Orchideen, dass man eine solche in der Hand zu haben meint.

Charakteristisch ist nun der Verschluss an der Spitze über der Bulbe, der hier bereits wie bei *Sturmita* durch sekundäre Verwachsung erfolgt (Fig. 21).

Im nächsten Herbst (?) treibt die Bulbe wieder ganz genau so aus. Nach unten entsteht sofort eine Haarwarze, die die Pilze wieder in das Mycorrhizom bringt. Die Ausmasse werden grösser. Es treten bereits vier Blätter auf. Das dritte oder auch noch das zweite werden spreitenartig. An den Spitzen erscheinen die Blattaugen. Die Bulbe dieses Jahres hat am Grunde eine Triebanlage. Wenn das Stück zu tief im Boden lag, so verlängert sich das Rhizom.

Im nächsten Jahre wird das Knöllchen ausgesogen und nicht mehr wie bisher zum Aufbau des Mycorrhizoms verwendet (Fig. 20). Die Hülle des vergangenen Jahres hatte bereits velamenartigen Bau, also die feinen Spiralbänder. Es ist nun merkwürdig, wie die Haare der ersten Haarwarze in die Hülle eindringen. Der Grund der Bulbe ist nun bereits mit den Verdickungen deutlich versehen gewesen, während das früher noch nicht so ausgesprochen der Fall war. Die Pflanze hat nun bereits drei kleine Laubblätter. Die neue Bulbe trägt an der Spitze das erste schlafende Auge. Aus ihrem Grund geht bereits, wie bei der erwachsenen Pflanze, der hakenförmige Spross hervor, aber die Infektionswurzel wird auch im nächsten Jahre noch nicht angelegt (Fig. 20, V). Auch jetzt ist noch nicht die Organisation der erwachsenen Pflanze erreicht, es sind noch vier Blätter da.

Wir möchten glauben, dass nun bald die Gliederung der Erwachsenen erreicht wird, aber es fehlten uns die Übergangsstücke, um das völlig erhellen zu können.

#### Die Organographie der erwachsenen Pflanze

ist oft schon besprochen worden (IRMISCH, GOEBEL usw.). Doch ist das nicht ganz ins Einzelne gehend geschehen, woran wohl Materialmangel Schuld war. Wir möchten an dieser Stelle nicht vergessen, dass uns von Herrn Oberlehrer BERTSCH und Herrn Professor ABROMEIT so reichlich Material verschafft wurde, wie es nötig war.

Die Abbildungen (Fig. 22 und 23) mögen uns bei der Beschreibung unterstützen.

Von den bisher besprochenen Arten unterscheidet sich *Malaxis* auf den ersten Blick dadurch, dass die Internodien zwischen den Laubblättern gestreckt sind. Es ist dies bei einer *Sphagnetum*-Pflanze auch sehr verständlich, da sich der Boden von Jahr zu Jahr im Aufsteigen befindet. Es pflegen die drei obersten Blätter als Laubblätter mehr oder minder stark entwickelt zu sein. Das Blattwerk ist aber nicht ge-

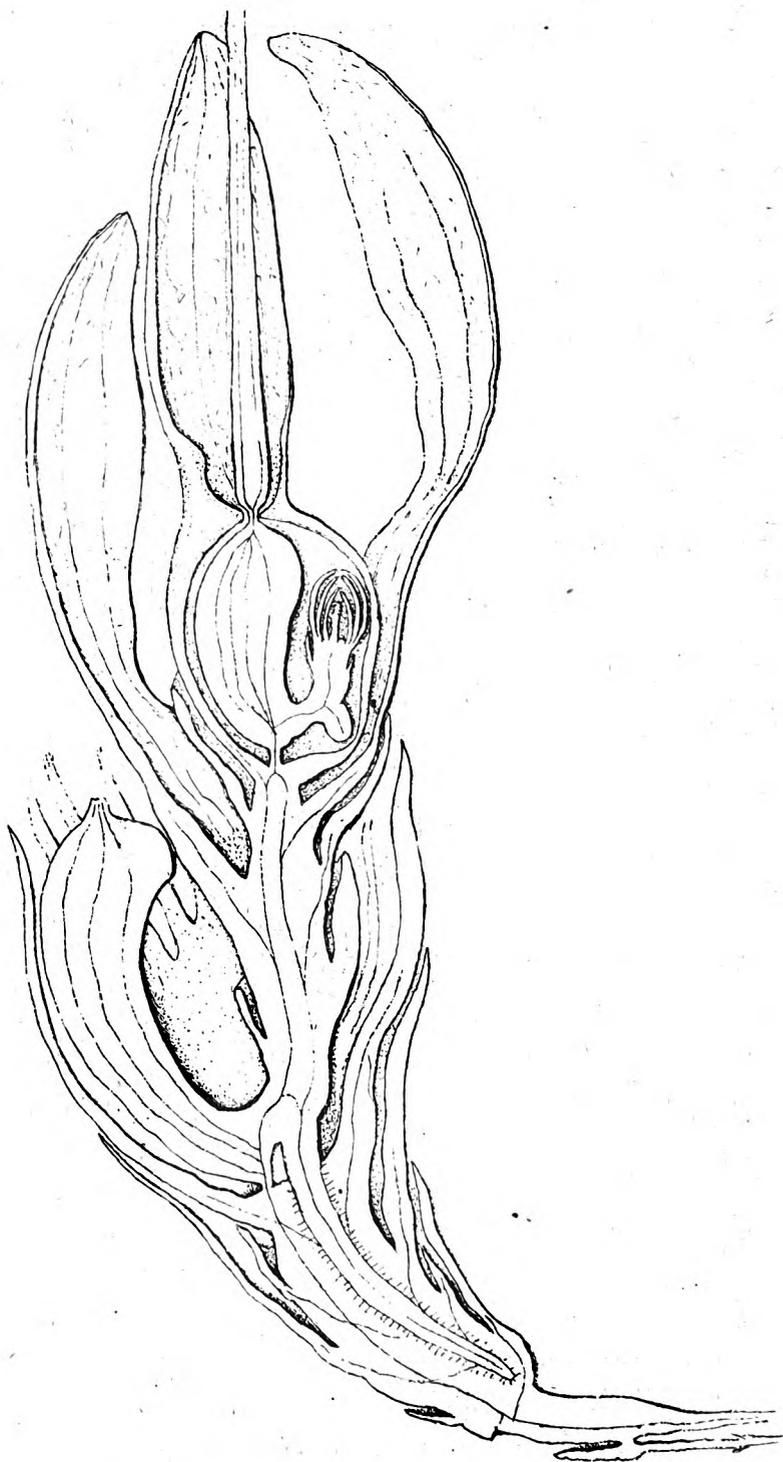


Fig. 22. *Malaxis paludosa*. Morphologie.

rade sehr mächtig. Unter jeder Knolle sind fünf oder seltener (Fig. 23) nur vier Blätter, die letzten zwei oder das unterste sind Schuppenblätter.

Abweichend von den anderen Gattungen ist daher die Bulbe nur von einem Blatte eingehüllt. Wir möchten da besonders im Hinblick auf die GOEBELschen Gedankengänge (7) die von dem Grunde der Bulbe und Blätter aus „Tracheiden“-artigen Zellen hervorheben, dass dieser Grund bei *Malaxis* nur unterhalb der Bulbe vorhanden ist.

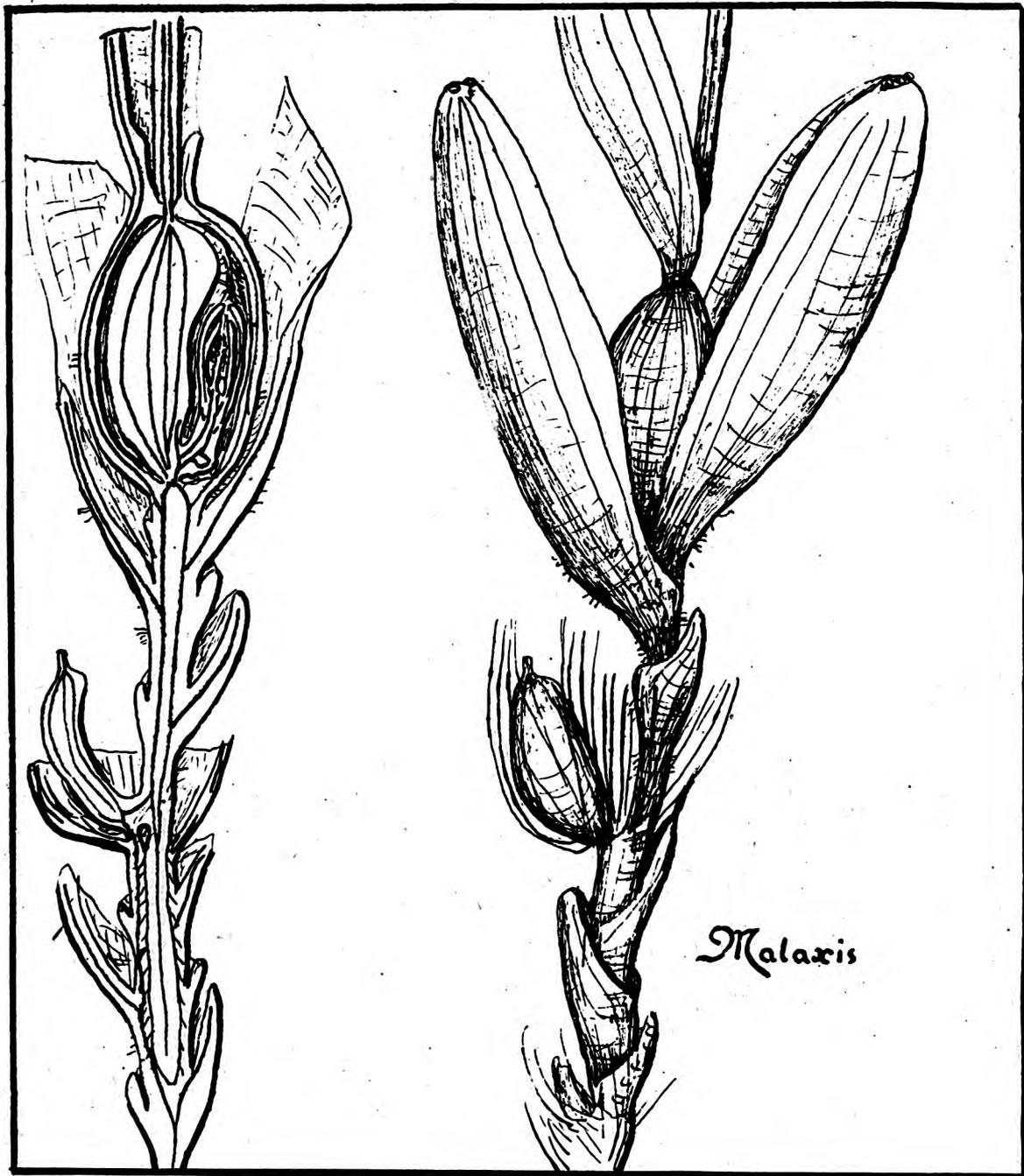


Fig. 23. *Malaxis paludosa*. Habitus.

Er ist daher auch nicht so umfangreich wie dort, aber immerhin geeignet, um die Pflanze an den hier ebenfalls stark skelettierten Rest anzuheften.

#### Infektionswurzel.

Sehr gut erkennt man in diesem Falle die Einwölbung in der Hülle, durch welche die einzige Wurzel, die Infektionswurzel, eindringt. Es war bereits IRMISCH, der

diese sonderbare Bewurzelung beschrieb.

Auch hier ist es wieder der vorgezogene Grund des Mycorrhizoms, welcher die Verpilzung vermittelt (Fig. 24). Die Wurzelhaare sind hier kurz und derb und dringen in das Gewebe der Hülle ein. Die Hülle selbst hat Velamenbau und beherbergt Pilze.

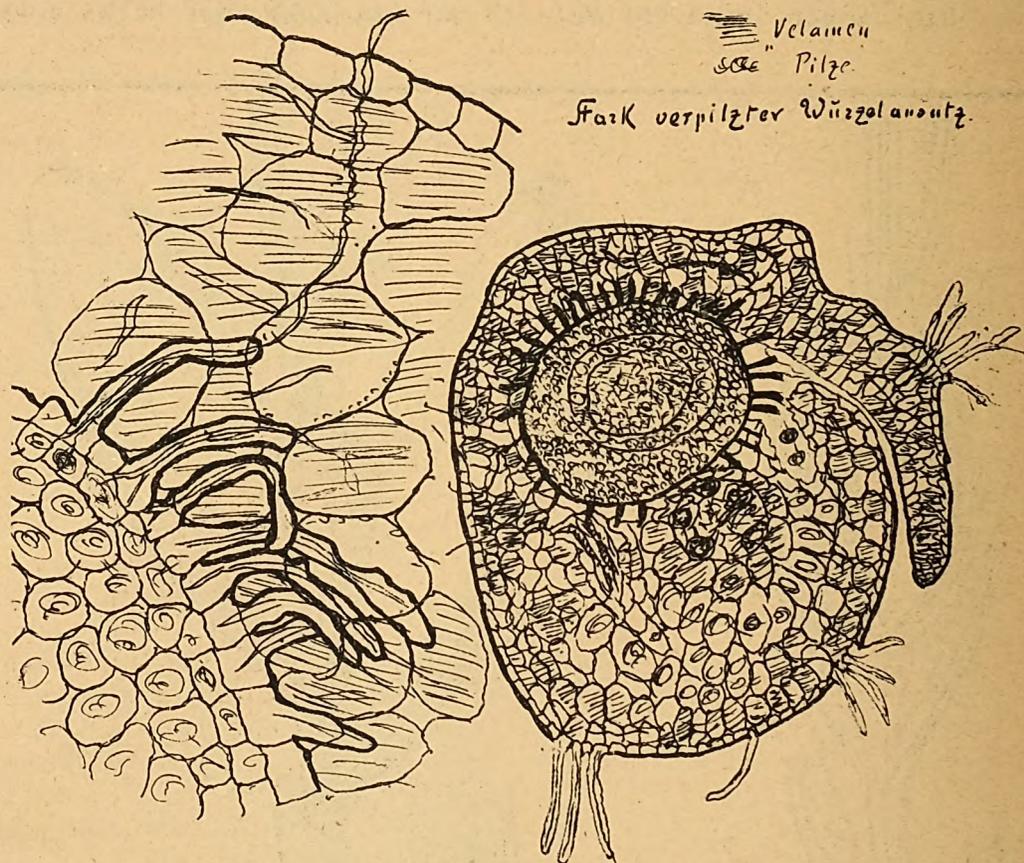


Fig. 24. *Malaxis paludosa*. Wurzelansatz.

Sie selbst trägt auf ihrer Aussenseite sehr lange Haare an den Haarwarzen. Die ganze Rinde dieses Grundes ist ungemein reich an Pilzbällen. Dieses Bild mit der innerhalb des abgestorbenen Gewebes derselben Pflanze verlaufenden Wurzel und deren Haare gehört zu den merkwürdigsten, die wir bei Orchideen gesehen haben. Auch auf die Seite des abgestorbenen Mycorrhizoms dringen die Haare in das ebenfalls Velamen-artig gewordene Gewebe.

Ganz anders wird das Bild beim Betrachten der Hauptmasse der Wurzel. Wir haben auch das in einer Zeichnung festgehalten (Fig. 25). Die Behaarung dieses Teiles der Wurzel ist erstens sehr lang, zweitens ungemein dicht. Fast jede Zelle der später metacutisierten Rhizodermis ist in ein ebenso langes Haar ausgewachsen, als die Wurzel breit ist. Die Haare sind dabei ziemlich derb. Ein Zeichen dafür, dass sie besonders mechanische Aufgaben besitzen. Immerhin ist auch eine für die Wurzel nennenswerte Wasseraufnahme vorhanden. Nur aus dieser einen Wurzel saugt die Pflanze ihr Wasser. Die Haarwarzen des Mycorrhizomes fallen dabei sicher weg; denn sie sind sehr bald verpilzt und damit zur Wasseraufnahme von vornherein ungeeignet. Daneben werden die Blattbasen etwas Wasser aufnehmen. Pilze finden sich nun in dem Teile gar nicht, oder es wird vielleicht einmal eine Hyphe in ein Haar wie versuchsweise hineingesandt, aber in der Pflanze kommt es hier nie zu einer Entwicklung des Pilzes. Es ist ja gar nicht ausgemacht, dass diese vereinzelt Hyphen den Wurzelpilzen, die in der Mykotrophie verzehrt werden, angehören.

Diese Einteilung in pilzverzehrendes Mycorrhizom und Wasser resorbierende Wurzel ist etwas ganz eigenartiges. Es zeigt sich aber auch, was für eine geringe Menge Wasser für die Assimilation und Transpiration eigentlich „gebraucht“ wird.

Die mechanische Festheftung am Skelett ist auch eine Merkwürdigkeit. Das mechani-

sche Gewebe der Wurzel ist verhältnismässig gut entwickelt. Die Pflanze ist so förmlich nur mit einem dünnen biegsamen Faden in den Moorboden eingehftet. Das ist bei dem Aufsteigen des Torfmoores eine nicht ungeeignete Verknüpfung. Man kann daher die Pflanze sehr leicht herausziehen.

Weitere Wurzeln werden nicht gebildet. Bei der geringen Transpiration im Moore bei tiefer Lage der Blätter reicht das durch sie gelieferte Nass aus. Eine Steigerung derselben, um viele Salze zu erhalten, ist unnötig, da die sehr ausgiebige Verpilzung völlig genügt.

Der Bau des lebensfähigen Mycorrhizoms mit seinen gestreckten Gliedern ist in Fig. 26 festgehalten. Die ganze Innenrinde ist dichtestens mit Pilzballen erfüllt. Die Pilzwirtszellen senden die Verbindungshyphen auf die reichlichen Haarwarzen zu. Diese haben im wesentlichen den Bau, wie er bei *Goodyera* beschrieben wurde. Die Haare derselben dringen, wenn sie innerhalb der Hülle liegen, nicht in diese ein. Sie verkorkt und metadermatisiert einige Zelllagen.

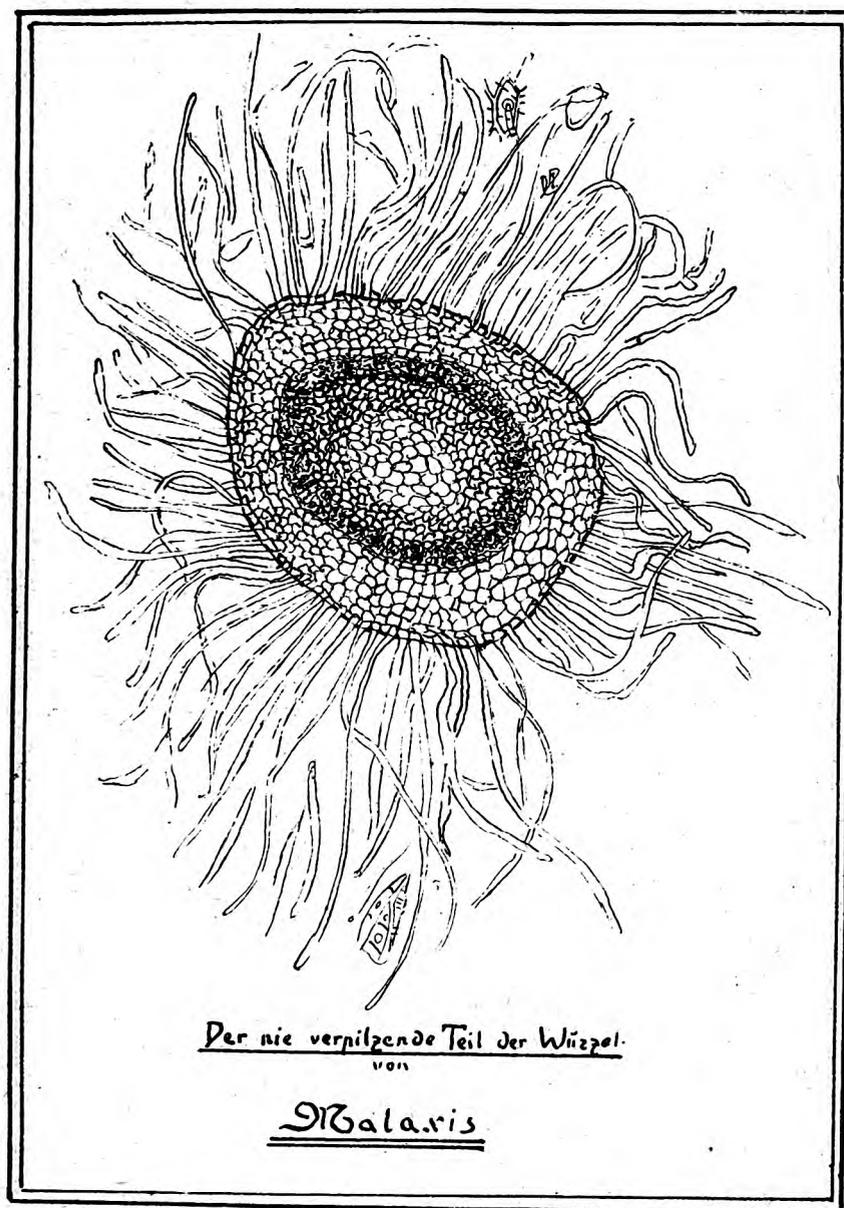
Der andere Teil der Aussenrinde führt im jungen Zustande Amylodextrin. Wenn das Rhizom altert, und das ist bereits an der blühenden Pflanze am Grunde der Fall, dann verwandelt sich die Rinde in eine Art Velamen. Wie aus Fig. 28 hervorgeht, erfolgt zuerst aussen eine Auflagerung von zarten Spiralbändern (GOEBEL l.c., 7). In gleichem Masse werden damit die Körner der Stärke verbraucht. Es ist nun sehr interessant, dass dabei die Pilze nicht in die Zellen eindringen, ja dass das auch in Zellen erfolgt, die Pilze

führen. Wir konnten sehen, wie diese dann durch Zellulosehüllen umgeben wurden. Eine gleiche Erscheinung hatten wir bei *Cephalanthera alba* (11) gesehen. Genau die gleiche Umwandlung vollzieht sich auch im Marke des Bündels der Wurzel und des Mycorrhizoms.

Die bis zuletzt in der Bulbe Stärke behaltenden Zellen in unmittelbarer Nähe des Mycorrhizoms werden in der gleichen Zeit mit Spiralverdickungen versehen. Es handelt sich also auch hier um einen Baureservestoff. - Wir haben das in Fig. 27 festgehalten.

#### Velamen der Hülle.

Wie bereits bei den besprochenen Fällen diese Art keine Netzleisten, sondern Spiralleisten auflagert, so ist das noch viel deutlicher kenntlich bei den Hüllen.



Der nie verpilzende Teil der Wurzel.  
von

Malaxis

Fig. 25. *Malaxis paludosa*. Wurzel.

Diese sind allerdings ab und zu gegabelt. Die unverdickten Anteile der Wand sind hier um ein vielfaches grösser. Wenn man diese Dinge zeichnet, so muss man die Wände an den Leisten immer breiter wiedergeben. Da auch hier die Löcher ziemlich selten sind, und die Pilze die Wände dicht durchbohren, so sind die Bedingungen für einen Kohäsionsmechanismus gegeben.

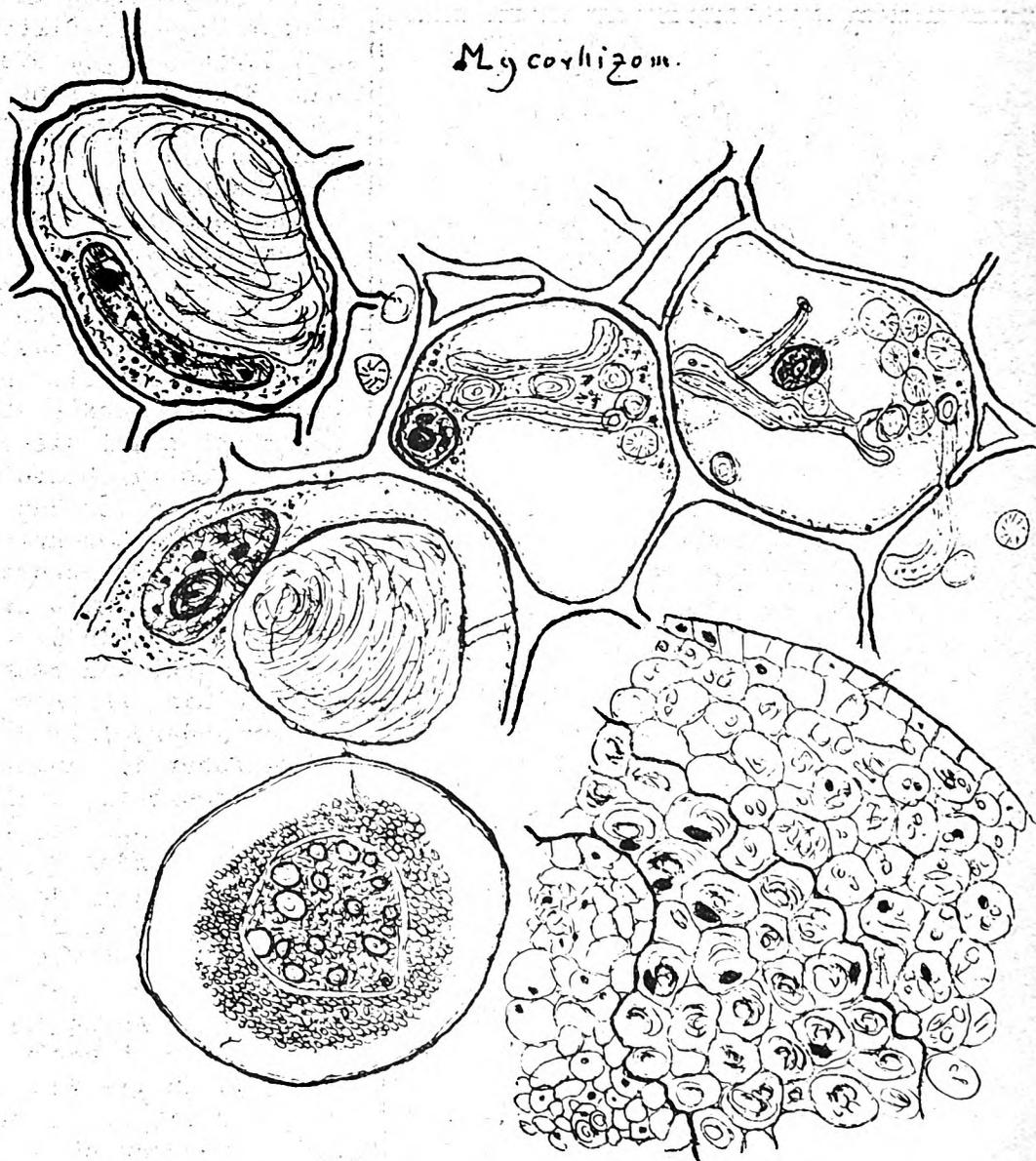


Fig. 26. *Malaxis paludosa*. Mycorrhizom.

Die Verpilzung des Blattgrundes ist, so lange sie leben, nicht sehr reich; es handelt sich mehr um das Festhalten der Pilze als um eine Mycotrophie. Ballen von irgend nennenswerter Grösse haben wir nicht gesehen.

Die Wasserleitungsbahnen sind der geringen Durchströmung angemessen. Die Verwachsung der Hülle mit dem Blütenstand ist hier ebenfalls vorhanden. An eine Übertragung von Pilzen auf die Samen kann man also denken. - Die Knospe ist zur Blütezeit sehr weit differenziert.

Die Wiederlösung der Rhabdiden konnten wir auch hier feststellen. Irgendwelche sonstigen Besonderheiten den anderen Malaxideen gegenüber liegen nicht vor.

Wir können unsere Ansicht etwa in dem Satze zusammenfassen: In vieler Hinsicht ist die *Malaxis* eine auf dem Ein-Wurzelstadium verharrende *Liparis*. Ob das ein Grund dafür ist, dass die Pflanze sich kaum auf das Niedermoor wagt, und dabei die kleinen niedrigen Blätter mitwirken, das möge dahingestellt sein.

Die Verbreitung durch Blattaugen ist bei dem ansteigenden Sphagnetum und dessen Filtration des Oberflächenwassers viel günstiger als beim Niedermoor.

Zu den *Malaxideae* rechnet ACHERSON (15) auch

*Corallorhiza innata* R. BROWN.

Ihn veranlasst besonders der Blütenbau hierzu, obwohl doch der Bau der vegetativen Teile so auffällig aus dem Rahmen fällt.

Wir werden aber sehen, dass das kein unüberbrückbarer Unterschied ist, weil tatsächlich auch bei genauer Betrachtung gewisse Ähnlichkeiten zwischen den Jugendstadien der Malaxideen und dem Mycorrhizom von *Corralorhiza* bestehen. Wir können es uns sehr leicht vorstellen, dass am Ende einer Entwicklungsreihe, welche die Wurzeln mit der Mycetrophie verschont und diese einzig und allein auf das Mycorrhizom beschränkt, eine Form wie *Corralorhiza* steht. Die Haarwarzen und die perlenartige Gestalt der Gabelungen sind doch zu ähnlich. Man denke da besonders an die Entwicklung von *Achroanthus*. In einer Hinsicht fällt aber die Korallenwurzel aus dem Rahmen der Malaxideen; sie führt echte, Jod bläuende Stärke.

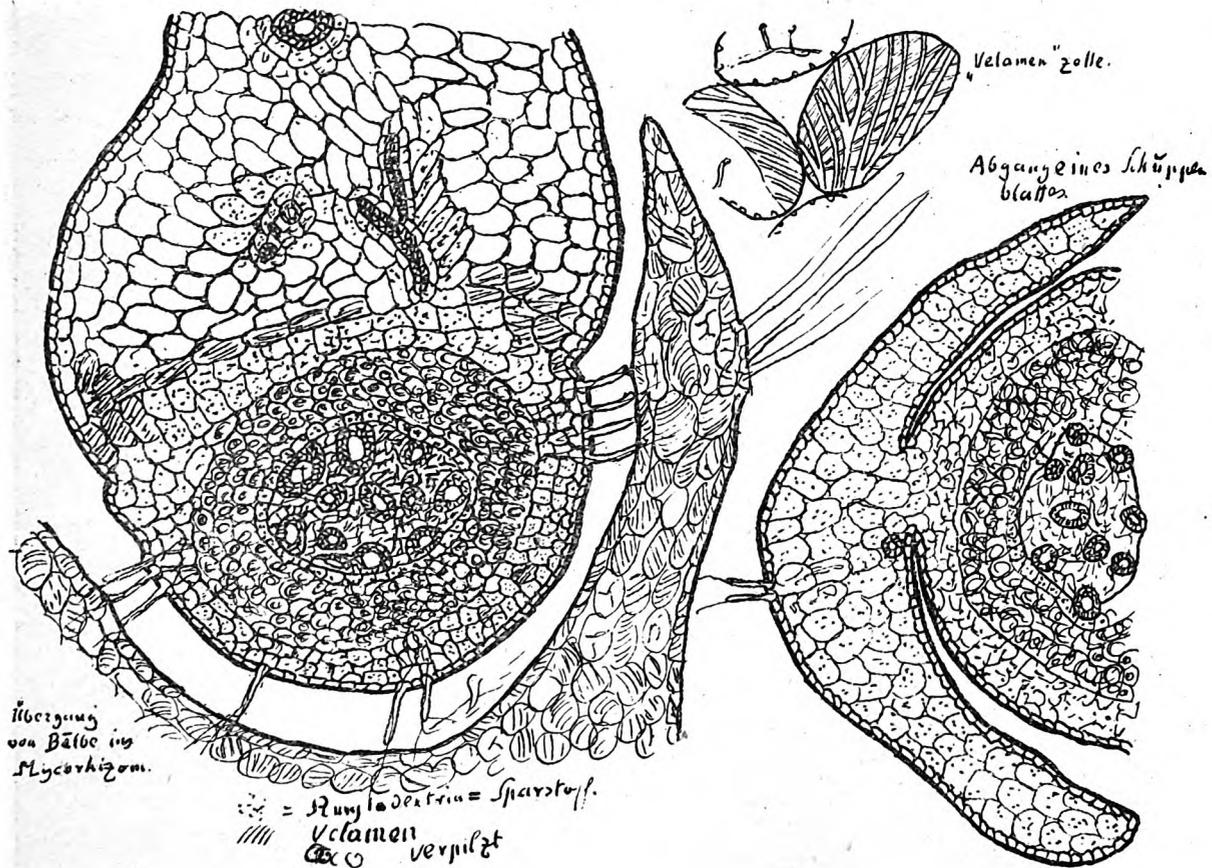


Fig. 27. *Malaxis paludosa*. Übergang vom Mycorrhizom in die Bulbe.

Die Entwicklungsgeschichte

ist bereits, wenn auch nicht ganz richtig, sondern in den Zeiträumen zu kurz, IRMISCH bekannt gewesen. Auch wir haben ausführlich über sie berichtet. IRMISCH (16), FUCHS und ZIEGENSPECK (7).

Der Vollständigkeit halber sei sie kurz an dieser Stelle mit den Abbildungen (Fig. 29, 30 und 31) widergegeben. IRMISCH hat nur ein Stück mit Keimaxe gehabt, das zwar nicht blühte, aber doch 6-jährig war.

Vermutlich im gleichen Herbste wird ein Kreis-Mycorrhizom gebildet. Dieses ist allseitig behaart. Bereits der Frühjahrstrieb führt ein Bündelchen und hat die Haare auf die Haarwarzen konzentriert. (I).

Das Internodium unter dem im ersten Jahre angelegten Schuppenblatte streckt und verbreitet sich. In der Achsel desselben erfolgt die erste Augenanlage (II, H). Im Laufe des dritten Jahres hat sich eine falsche Fiederteilung vollzogen. Das eine Auge ist noch klein und hat unter sich nur ein sehr kurzes Internodium gebildet

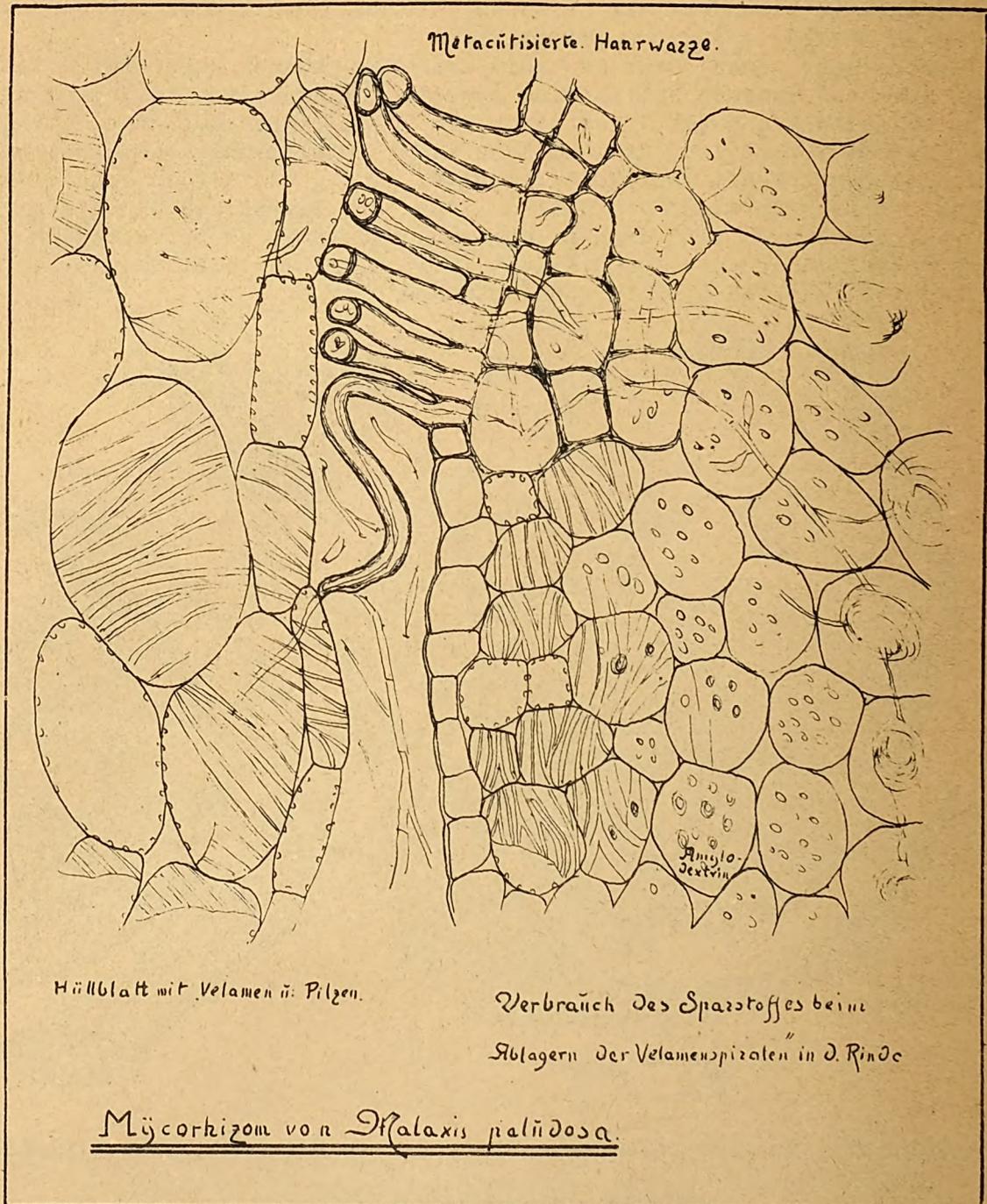


Fig. 28. *Malaxis paludosa*. Velamen und Sparstärke.

Das Hauptauge ist sehr kräftig und trägt ein bis zwei Schuppenblätter. Das Auge an der Spitze hat sich wieder gegabelt. Betrachtet man das Bild nicht im Querschnitt, sondern von aussen, so hat man den Eindruck eines Triebes, der auf der Seite eine Bulbe hat. Das kann man auch ganz gut mit den Anfangsknöllchen des *Achroanthus* homologisieren. Es besteht nur ein Unterschied darin, dass erstens das Auge der Bulbe sich im Zusammenhang mit der Mutterpflanze weiter entwickelt, zweitens die

„Bulbe“ auch verpilzt und Haarwarzen trägt. Im vierten Jahre hat sich die gleiche Sache wiederholt am Haupttriebe, der erste Wurztrieb beginnt sich sehr zu gabeln. Im fünften Jahre geht das Wachsen etwas rascher, es entstehen zwei Augen. Der erste Kurztrieb hat nun zwei Perlen an seiner Spitze entwickelt.

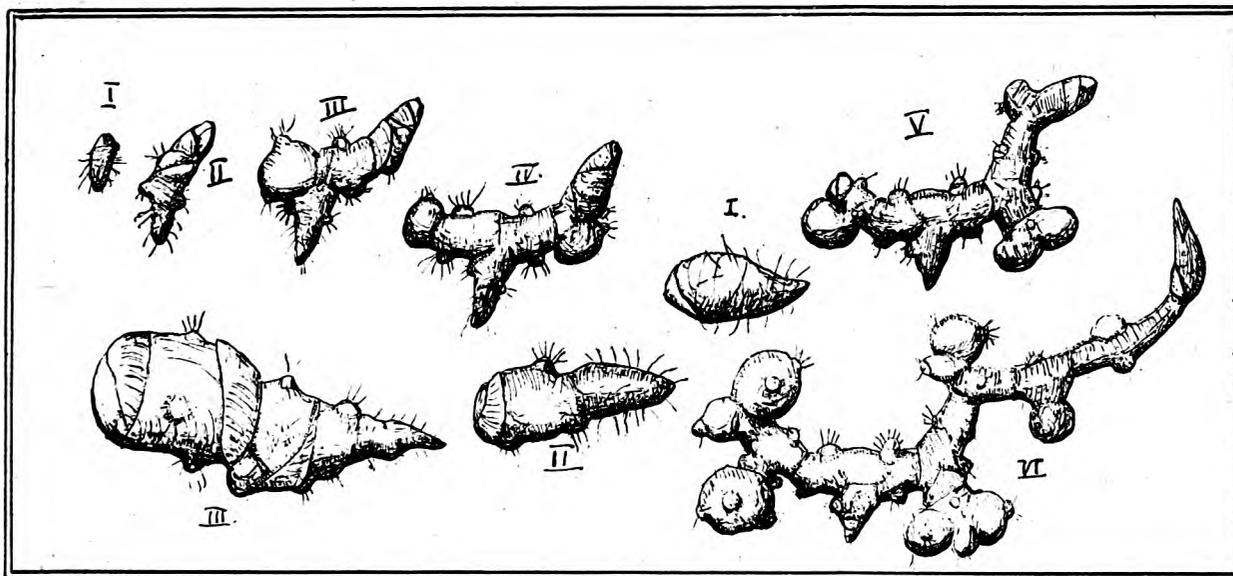


Fig. 29. *Corallorhiza*. Entwicklung.

Wir haben bei den Kurztrieben immer ein Internodium ohne Teilung, das wie ein Stiel aussieht, dann erfolgt Gabelung, nun wieder Stielbildung und wieder Gabelung. Diese Triebe sind es, welche den geweihartigen Aufbau hervorrufen. Der Haupttrieb dagegen streckt sich vielmehr in die Länge und schiebt, sich etwas abbiegend, seine Augen auf die Seite.

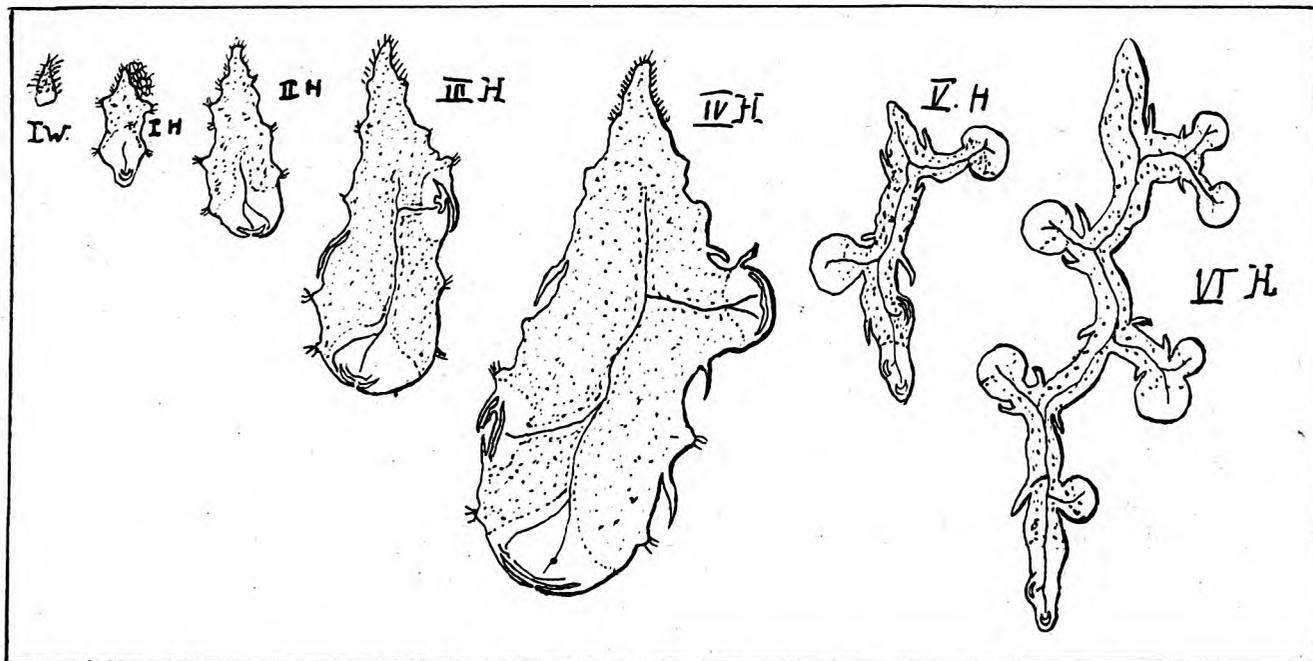


Fig. 30. *Corallorhiza*. Entwicklung.

Im sechsten Jahre beginnt der flach auf dem Boden in einer Ebene liegende Spross sich aufzurichten und in seinem Innern den Blütenstand anzulegen (VI).

Im siebenten Jahre endlich kommt der Spross zur Blüte. Dieser Abschnitt hatte bereits im Herbste an seinem Grunde zwei bis drei Augen angelegt (Fig. 32).

Das oberste wächst nur wenig und bildet ein kürzeres Rhizomstück aus. In seinem

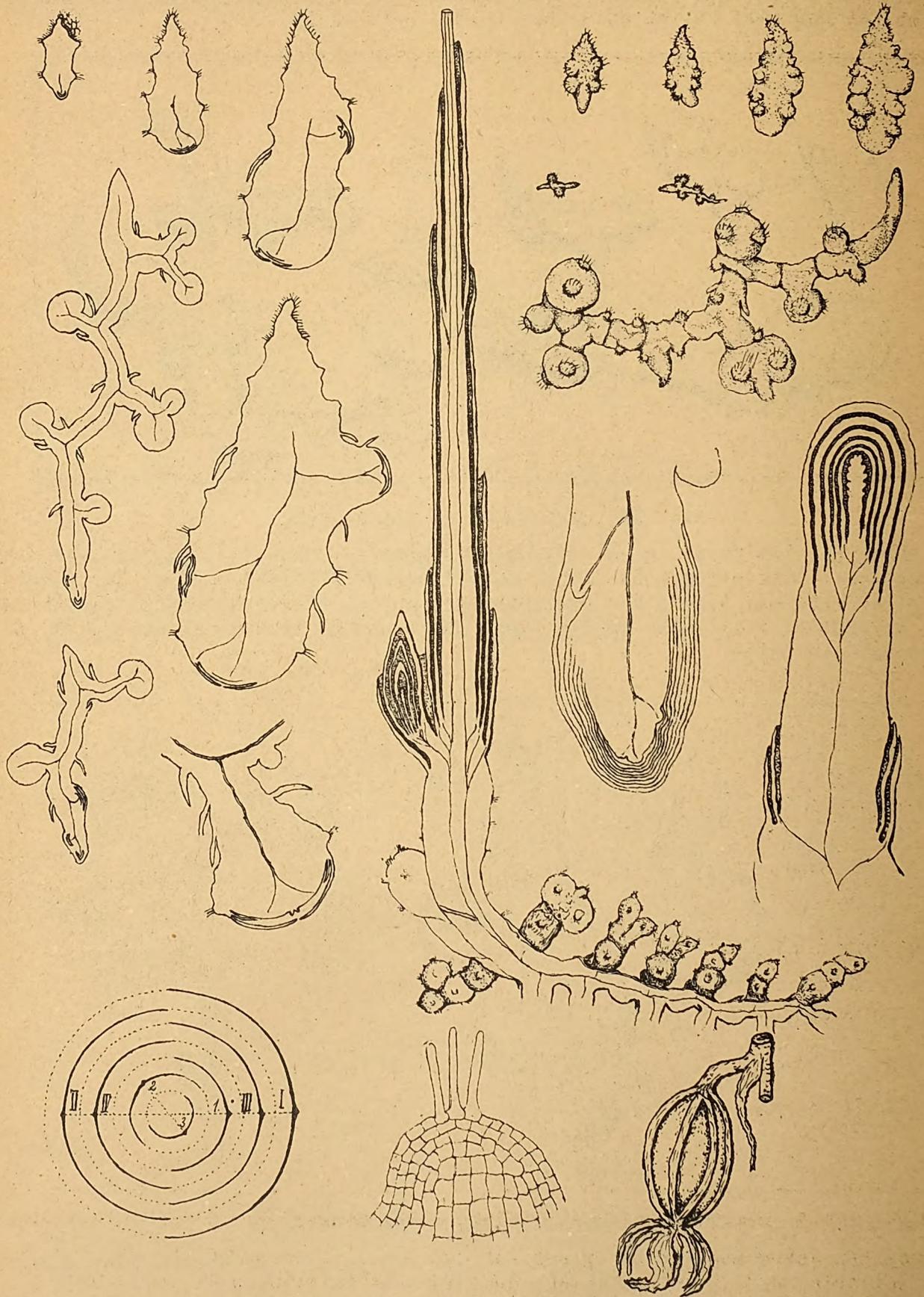


Fig. 32. *Corallorhiza*. Habitus.

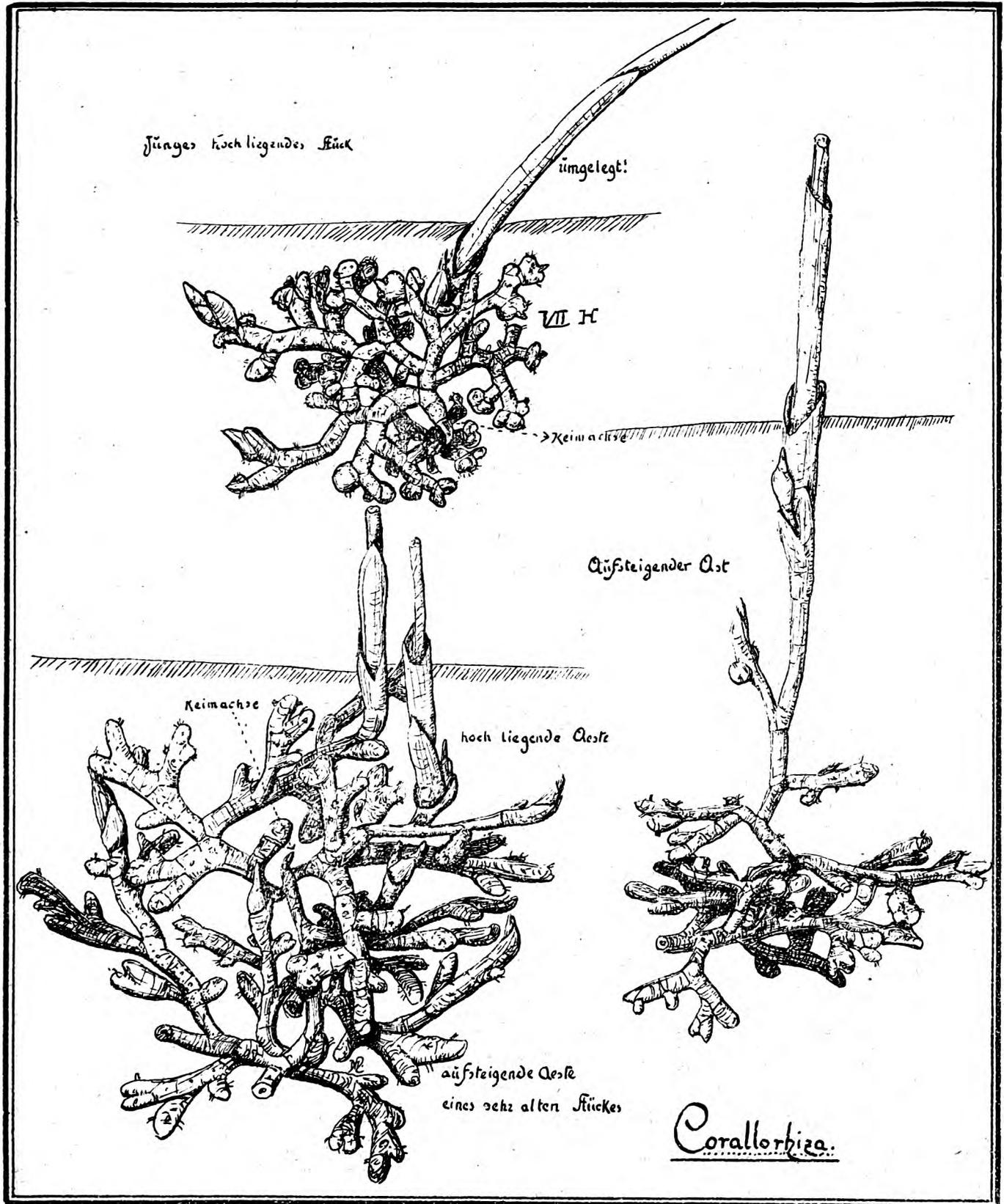


Fig. 31. *Corallorhiza*. Entwicklung.

Innern legt es einen Blütrieb an. Dieser kommt aber nur selten zur Blüte. Das Auge darunter, also das vorletzte Stück des Mycorrhizoms, ist den Winter und den Frühsommer über gewachsen und hat seinerseits zwei Augen entwickelt. Die Spitze ist eine ziemlich grosse Knospe. Es kann vorkommen, dass dieses Auge sich zum Rhizome weiter bildet, ja es kann sogar zum Blühen kommen. Meistens aber stirbt es ebenso wie das obere Auge infolge Erschöpfung durch das Blühen und die Fruchtbildung ab.

Die Möglichkeit der Lebensfähigkeit ist für das dritte Auge schon grösser, es entwickelt sich aber eine Anzahl von Jahren zum Kurztriebe und dann erst gelangt es zur Blüte.

#### Organographie der erwachsenen Pflanze.

Neben dieser Art der Entwicklung läuft aber auch noch eine andere. Dafür hat IRMISCH eine gute Abbildung gegeben. Es ist das das zweitjüngste Stück, das er in Händen hatte. Es ist ein achtjähriges Exemplar. Wir haben dieses Stück in Fig. 33 nachgezeichnet, aber dabei dem Verfahren des Archives gemäss eine andere Art des Zeichnens anwenden müssen, daneben sind die fehlenden Haarwarzen nachgetragen worden, wie sie sich an solchen Stücken in der Natur vorfinden. Das Stück gelangte

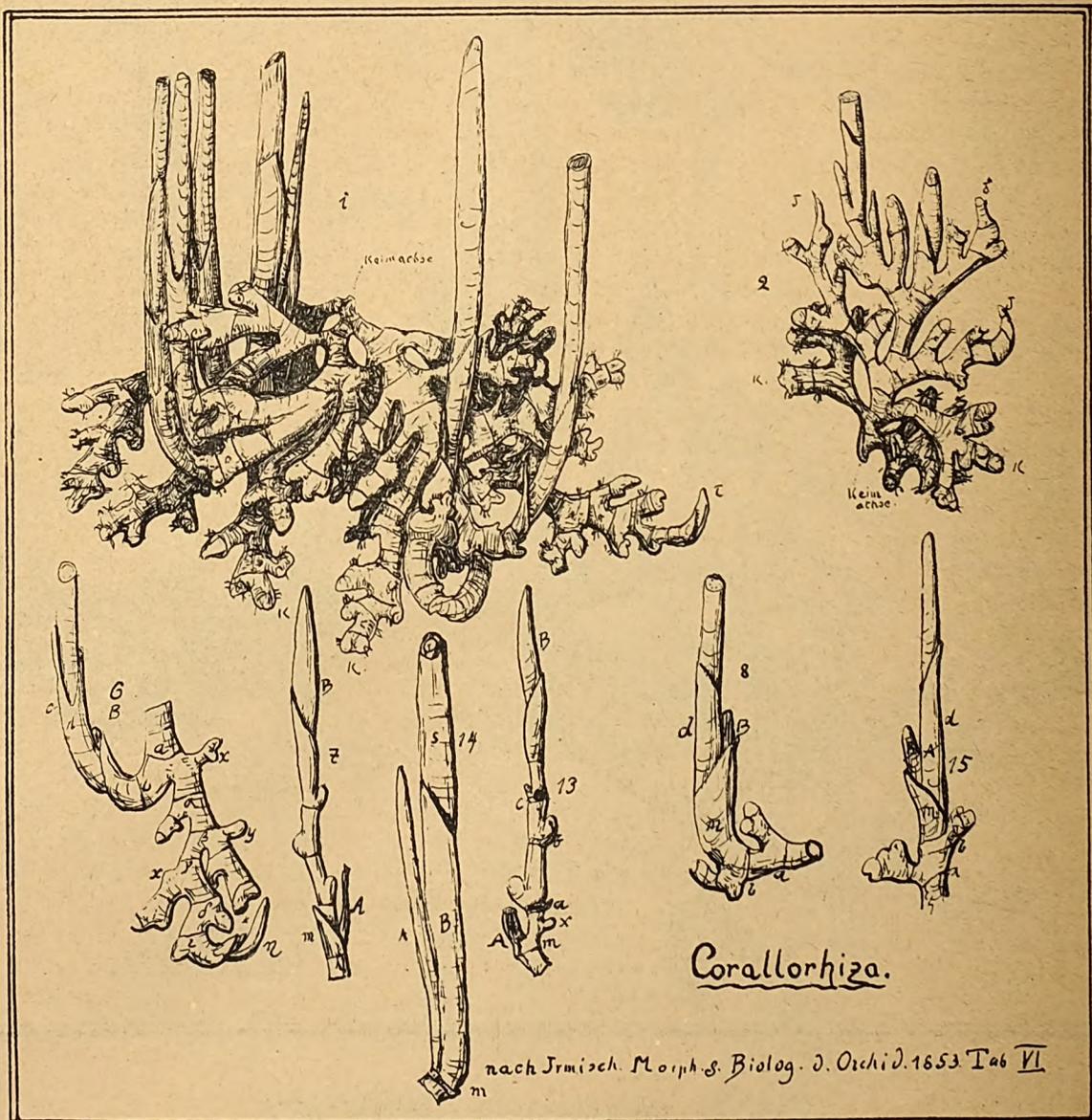


Fig. 33. *Corallorhiza*. Morphologie.

im siebenten Jahre nicht zur Blüte. Die Blütenanlage verkümmerte unentwickelt, und das schlafende Auge an seiner Seite hat sich im siebenten Jahre zur Blüte entwickelt. Da die Korrelation gestört war, so hat sich auch das zweitletzte Auge zu einer Blüte entwickelt. Beide Blüten traten nun auf einmal im achten Jahre heraus. In der Achsel eines der Deckblätter des unterdrückten Blütenstengels stand ebenfalls noch ein Auge. Dieses hat sich zu einem Kurztrieb mit Langtriebsspitze entwickelt. Die Spitze dieses Triebes hat nun ebenfalls wie die der zwei nächsten Kurztriebe einen Blütenstand für das nächste Jahr vorbereitet. In der Zeichnung sind sie mit J bezeichnet. Die anderen drei Kurztriebe führen noch runde Spitzen, wachsen also das nächste Jahr als Kurztriebe fort. Doch ist es noch sehr die Frage, ob alle diese Blüten im neunten Jahre sich entfalten. Es ist sehr leicht möglich, dass sich die Blütenstände zu sehr verbrauchen. Dann sterben die Blüten ab, und die Triebe bilden das nächste Jahr wieder Blüten, um im zehnten gleich mit drei oder vier Blüten zu erscheinen. Das kann auch später wieder eintreten; Fig. 33, 6, von IRMISCH gibt es wieder.

An älteren Stücken entfalten sich meist unter jedem Blütenstande zwei bis drei perlenförmige Triebe mit kurztriebartigem Wuchse und ein Blütrieb. Es finden sich verhältnismässig selten Stücke, wo neben einem alten Fruchstandreste ein neuer Blütenstand steht. Die Blütenstände finden sich meist an der Spitze eines Astes, ohne dass ein Rest eines abgeblühten Stückes vorhanden wäre. Daneben gibt es aber nicht gerade selten Stücke, die noch einen oft ziemlich entwickelten zweiten Stängel führen. Sieht man genauer nach, so ist der zurückgebliebene der ältere. IRMISCH erkannte das und beschrieb es: „Manchmal bleibt eine Knospe, die einen Blütenstand ausbilden sollte und oft schon weit fortgeschritten ist, sitzen, und erst die aus seinem Grunde entsprossene Seitenaxe wächst zum Blütenstengel, der mit einigen Scheidenblättern besetzt ist, aus (Fig. 33, 14, B). Ähnlich war es in Fig. 33, 15, A, wo ein Trieb, der mit seinen hohen Scheidenblättern einen verkümmerten Blütenstengel umschloss, in der Achsel von m, das mit b und d alternierte, stand eine neue Knospe B für den nächstjährigen Blütenstengel.“ Auch in Stück 1 ist das Sitzenbleiben zu sehen. Wir haben die Figuren abgezeichnet (Fig. 33).

Es kann eine ungeheure Mannigfaltigkeit herrschen; so kann sich der an einen Blütenstengel anstossende Trieb zunächst in drei Gliedern mit Kurztriebaugen und Verpilzung entwickeln, bevor ein Blütenstand angelegt wird (Fig. 33, 7 und 13). Solche Fälle zeigen, dass die Nährstoffmenge eben auf die Korrelation einwirkt, und bei geringer Menge ein Kurztrieb entsteht, der Nahrung herbeischafft, auch wenn der Trieb an der Spitze steht und zum Blütenstand eigentlich determiniert sein sollte.

Meistens aber stirbt der oberste Trieb ab, und selbst die bei ihm stehenden Kurztriebaugen sind dermassen durch die Fruchtbildung erschöpft, dass sie die Reservestoffe ihrer Spitzen hergegeben haben und vergehen. Es wird uns dadurch das Vorkommen von Stärke, besonders im Scheitel jeden Triebes, verständlich. Bleibt dieselbe nach dem Blühen des Haupttriebes in geringer Menge zurück, so geht das Wachsen als Kurztrieb weiter, der allmählich erstarkend seine Blüte bilden kann. Sind die Stoffe reichlicher, so nähert er sich mehr und mehr dem Langtrieb oder gar einem Blütenstande an. Wenn aber die Stoffe zu dessen Ausbildung vorher ausgehen, so bleibt er stehen, verkümmert oder kann vielleicht auch einen unterirdischen Blütenstand ausbilden, wie es BERNARD bei der *Neottia* fand.

Die Triebe, welche zur Blüte gelangen, sehen nun ganz verschieden aus, je nachdem sie hoch oder tief liegen. Wir haben das in Fig. 31 festgehalten. Das Strecken der Internodien zur Blütenbildung ist sehr gut zu sehen. Es ist aber auch ganz klar, dass dieses Aufsteigen die Rhizome sehr weit vom Nährhorizonte wegführen muss, so dass sie eingezogen werden. Ein Kurztrieb nach dem anderen kommt so zur Blüte. Besonders merkwürdig ist da das alte Stück. Es ist bei ihm noch die Keimaxe sichtbar, der erste Kurztrieb ist hier zur Blüte gelangt. Auch der vorletzte blüht.

#### Kurztriebentwicklung.

Das ganze Verhalten ähnelt gewissermassen der Entwicklung aus dem Samen, der Kurztrieb bleibt zunächst unverzweigt, dann gabelt er sich. Der erste Ast bleibt

unverzweigt und gabelt sich erst in dem Jahre; der andere dagegen gabelt sich, so dass der eine Ast mehr median steht; seine Spitzenglieder sind verlängert, und die Knospe wird lang und gross; sie bildet nun zwei Seitentriebe, und in der nächsten Entwicklung kann der Zweig so weit sein wie ein Procormus im sechsten Jahre. Es dauert also ca vier bis fünf Jahre, bis der Kurztrieb zur Blüte kommt.

Dieses Verhalten haben wir im Schema (Fig. 34) festgehalten. Da nun alle Kurztriebe sehr lang mit der Hauptaxe in Verbindung bleiben, so ist der Stock immer

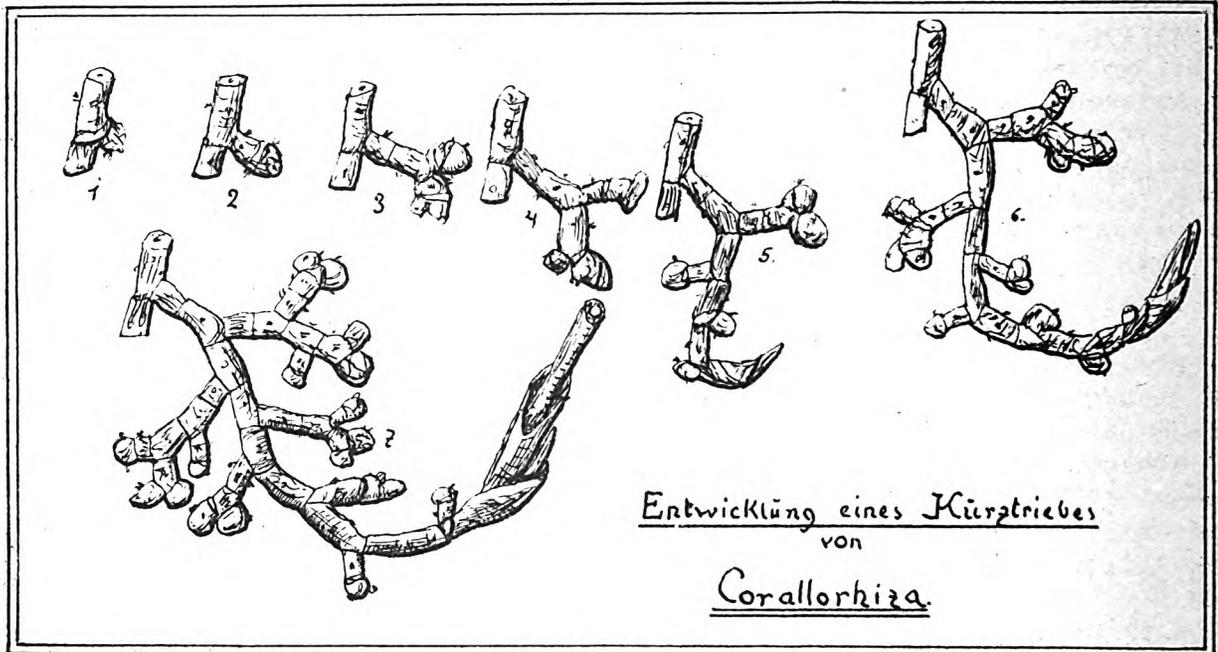


Fig. 34.

mit einer grossen Anzahl von Blüten versehen. Dabei darf aber nicht vergessen werden, dass ein allzu reiches Blühen der Hauptaxen die Entwicklung verzögern kann. Betrachtet man alles, so macht es den Eindruck, als ob zunächst der Haupttrieb alle Nahrung an sich risse, später aber mit weiterer Entfernung der Kurztrieb sich seine Stoffe mehr und mehr zurückbehalte und selber zum Haupttrieb würde.

Diese Erscheinung könnte man wieder völlig mit der weiten oder fernen Verpflanzung nach BERNARD (siehe MEZ Archiv XVI, 192, *Neottia* (2) in Bezug bringen. Das ist aber nicht richtig. Es handelt sich hier fraglos wie dort um Korrelationserscheinungen. Wenn ein Haupttrieb in der Nähe ist, so zieht er alle Nährstoffe an und giebt nach hinten seine Hemmungsstoffe, weshalb der Trieb zum Kurztrieb determiniert wird. Wird aber der Weg zu lang, und beginnen die Zwischenstücke zu degenerieren, so kommt der Trieb aus der Reichweite und entfaltet sich nach der Menge seiner Stoffe, indem er sich mehr und mehr selbst zum Haupttrieb umwandelt. Man könnte dabei fast im Hinblick auf die Rübenversuche von VÖCHTING glauben, dass es sich förmlich um eine Anhäufung von Stoffen handelt, die die Blühkraft bedingen. Dass die Stärkespeicherung am Haupttrieb im Laufe der Entwicklung immer grösser wird, das kann man hier direkt sehen; daneben können vielleicht auch Stoffe von hormonartiger Beschaffenheit mit beteiligt sein.

Dieses Sichselbstständigmachen der Triebe ist die Ursache einer ungemein starken Verbreitung am Standorte. Beginnt man ein Rhizom auszugraben, so kann man die ungemeine Dichte der Besiedlung erkennen. Das ist aber nur möglich, weil die *Corallorhiza* besonders an Stellen gedeiht, wo das Regen- und Schmelzwasser versinkt. Die Stellen ähneln ungemein dem Vorkommen von *Neottia*.

Dass sich bei dieser Pflanze niemals Wurzeln entwickeln, brauchen wir nicht besonders hervorzuheben, wohl aber, dass hier nicht einmal im Keimling eine solche vorliegt. Wir möchten nur betonen, dass die vegetativen Vermehrungsstücke von *Malaxis* und die Samenkeimlinge von *Achroanthus* eine Zeitlang ohne Wurzeln gedeihen können. Der geringe Bedarf an Wasser kann durch die noch nicht verpilzten Haarwarzen an der Spitze geliefert werden. In dieser Hinsicht ähnelt die Pflanze ebenfalls den Jugendstadien der Malaxideen. Man könnte das Zurückbleiben der Bulbenaugen jener unmittelbar mit der Organisation der *Corallorhiza* vergleichen: Während sie hier zusammenbleiben, trennen sie sich dort.

Die anfänglichen Blättchen sind wie bei allen Mycorrhizomen klein und vergänglich. Da, wo die Umbildung zur oberirdischen Axe einsetzt, werden sie grösser.

Von anderen Standorten kommen die Moore noch in Betracht. Auch hier sind organische Stoffe in garnicht geringer Menge vorhanden, die Stickstoffverbindungen des Humus sind eben solchen mycotropischen Gewächsen zugänglich. Wir hatten bisher noch keine Gelegenheit, die Korallenwurz von einem solchen Standorte zu untersuchen, werden das aber nachholen, so bald sich uns dazu Gelegenheit bietet.

#### Anatomie.

Es seien einige Angaben über die Tiefenlage angeführt, wie sie IRMISCH gibt: „Die Exemplare stehen meist flach im Boden, oft stehen die Axen mehr wagerecht, oft stehen sie mehr senkrecht. Der Endpunkt der ganzen unterirdischen Axe (Fig.1) liegt zuweilen ganz dicht unter der Oberfläche.“ Die Organe gehen nun nach unten, zum Blühen aber erfolgt das Emporsteigen wie oben beschrieben.

Eine besondere Behandlung verdienen da

die Epidermis und Hypodermis und ihre Anhangsorgane. - Bereits PORSCH (18) und JOHOW (19) war das Auftreten von vereinzelt und verkümmerten Spaltöffnungen bekannt. Man ersieht daraus deutlich den „Atavismus“, der auch noch solche ziemlich bedeutungslose Organe anlegt. Oder sollten die dicken Organe doch die Stomata für die Atmung brauchen?

Nicht nur diese Stomata sind eigentlich eine „zweckwidrige“ Einrichtung bei einem unterirdischen Rhizome, sondern die ganze Epidermis mit Kutikula schlechthin. Dennoch ist diese Hülle am Gipfel deutlich bei der Korallenwurz vorhanden. Es hat den Anschein, als ob die jugendlichen Organe genau nach Stammart sich mit einer Epidermis gegen die Aussenwelt abgrenzten. Damit ein geregelter Verkehr mit dem Boden ermöglicht wird, werden die Haarwarzen angelegt. Die Hypodermis teilt sich in zwei Zellen und diese strecken sich, die Epidermis heraushebend. Die Zellen dieser wachsen zu langen Haaren aus.

Sehr frühzeitig lagern die Haare holzartige Stoffe ein. Legt man nun die Haare, bevor noch die Pilze in ihnen erscheinen, in Schwefelsäure, so sieht man in der meist etwas gebräunten unlöslichen Wand vereinzelt Stellen quellen, wie das in Fig. 35 widergegeben ist. Diese quellenden Stellen erweitern sich zunächst, dann aber ist ihr Wandstoff gelöst, und es bleibt nur noch eine sehr kleine Durchlöcherung erhalten.

Sucht man nun etwas ältere Haare, so sieht man diese Stellen von Pilzhyphen durchstossen. Man ist versucht, in ihnen von der Pflanze vorgebildete Poren aus einem leichter zerstörbaren Stoff zu erblicken. Diese Poren sind vornehmlich an der Spitze, doch kommen auch an der sonstigen Wand solche vor.

Wenn die Pilze eingewandert sind, so verholzt die Verkittungsstelle. Hierdurch wird ein fester Verschluss erzielt. An sehr alten Haaren konnten wir die Poren nicht mehr beobachten. Es waren uns, wenn auch weniger deutlich, dergleichen Dinge schon bei anderen Orchideen aufgefallen. Doch da die Bilder nicht so deutlich waren, wagten wir nicht den Schluss zu ziehen, dass es sich hier um Poren handelt, welche vorgebildet sind und den Pilzen als Pforte dienen, sei es, dass sie hinausgehen, sei es, dass sie einwandern. Man findet nämlich die Pilze sehr häufig die seitlichen Pforten benützend. BURGEFF (8) bildet das ab.

Sehr bald, nachdem die Pilze vom Rhizom aus durch die Haare ausgewandert oder noch neue eingewandert sind, was seltener ist, beginnen die Zellen unter den Haaren zu verkorken. Es bleiben dabei Durchlasszellen erhalten, wie wir das

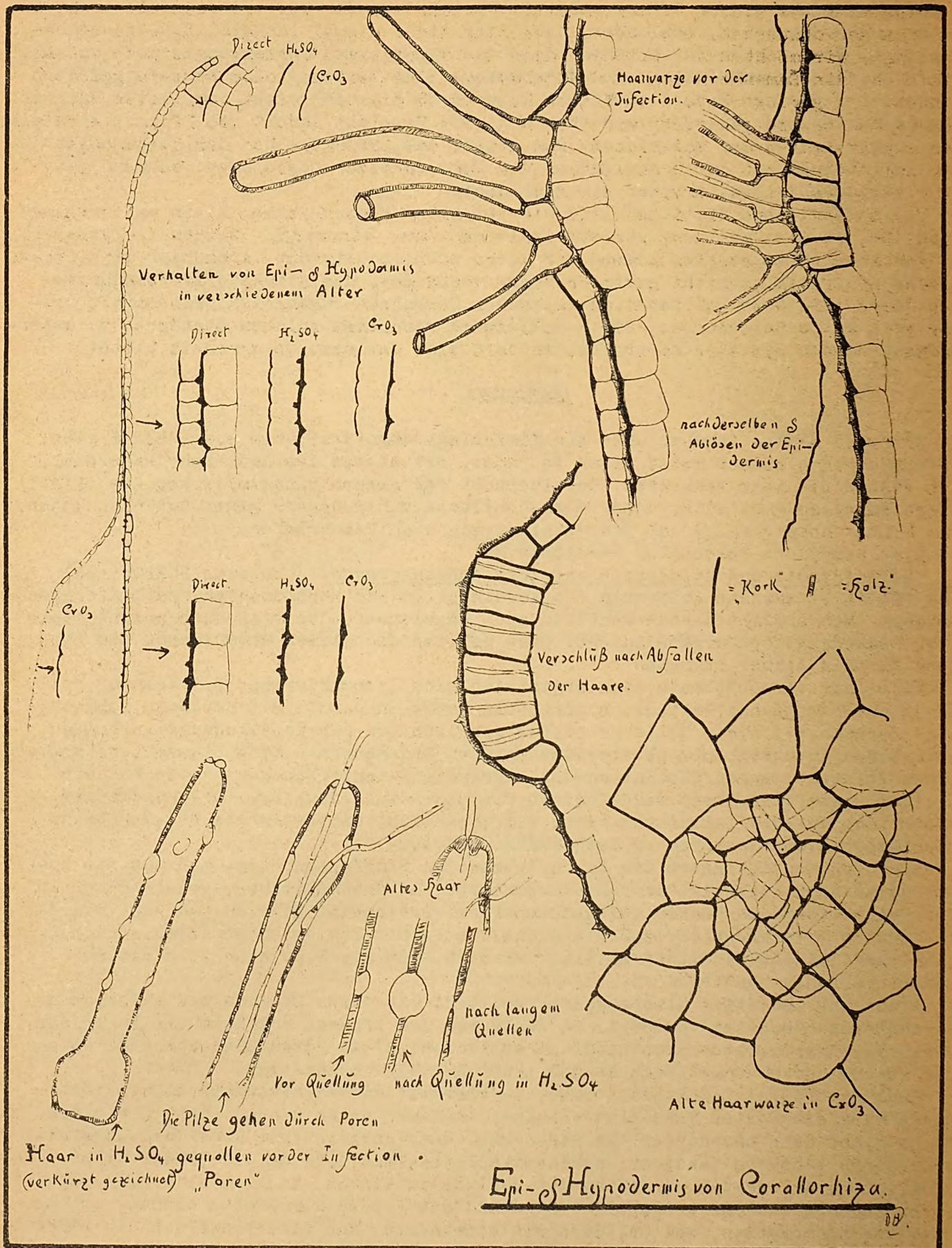


Fig. 35.

ja bei *Goodyera* eingehendst geschildert haben. Hier jedoch sind diese sehr schwer zu erkennen.

Die anderen Hypodermiszellen lagern auf ihre Aussenwand Korkschichten auf. Das zeigt der Widerstand gegen Chromsäure. Die Epidermiszellen haben nach innen noch Holzlamellen in sehr schwacher Ausbildung angesetzt. Es ist nun sehr merkwürdig, zu sehen, wie die Epidermiszellen in der Mitte durchreissen und nur ihr Grund an der Hypodermis haften bleibt.

An den Haarwarzen dagegen löst sich beim Herausnehmen die verholzte Basis der Haare nicht ab. Es macht nun das Haften der Kutikula an den Haarwarzen einen ganz merkwürdigen Eindruck.

In noch höherem Alter verfallen die Haare, und die Epidermis löst sich ganz glatt ab. Es mag diese Art des AblöSENS der Epidermis wohl häufig die Ursache der Angabe völliger Haarlosigkeit anderer „Saprophyten“ gewesen sein (JOHOW). Bei den Wurzeln ist der Vorgang ja gerade so, nur hinterlässt die nicht in allen Fällen wie bei den Orchideen verholzte oder metacutisierte Epidermis und die Haarbasen ihre Reste. Das konnte z.B. bei *Limodorum*-Wurzeln die Angabe der Haarlosigkeit hervorrufen, obwohl diese allerdings an sehr jungen Enden noch zu finden sind. Dagegen ist das nicht der Fall bei *Neottia*, wo das Loslösen der Haare schon bei der endogenen Anlage der Wurzel erfolgt. Man könnte das Absterben der Epidermis wenigstens so deuten. Dasselbe geschieht an Samenkeimlingen.

Bereits im Beginn des zweiten Jahres löst sich die Epidermis genau so ab. Es zeigt das, auf welcher niedriger Stufe das Mycorrhizom stehen bleibt. Man könnte es bis auf die Rhizomregion unter der Blüte als ein ausdauerndes etwas modifiziertes Keimmycorrhizom bezeichnen. - Unter der Hypodermis beginnt bald das

#### Pilzgewebe.

Dieses ist der Gegenstand einiger Abhandlungen gewesen und soll uns daher zunächst im Lichte BURGEFFs vorgeführt werden: „Wir können die *Corallorhiza* als den Ausgangspunkt der Betrachtung einer anderen Reihe von Verpilzungstypen wählen.“ *Neottia* war der eine. Über die älteren Untersuchungen von REINKE (20) und JENNINGS und HANNA (21) berichtet er nichts. Sie sind überholt. Dagegen geht er auf MAC DOUGAL (22) ein. Dieser hat allerdings *C. arizona* beschrieben.

Es lassen sich in der Rinde drei Zonen unterscheiden. Unter der Epidermis liegt die Aussenrinde aus 3 - 5 flachen Zellschichten. Die Mittelrinde besteht aus 15 - 20 in radialer Richtung gestreckten Zellen. Endlich in unmittelbarer Nähe des Bündels lagert die gerade so starke stärkereiche Innenrinde.

Der Pilz folgt dem Scheitel des Sprosses in kurzer aber gemessener Entfernung nach. Das Mycel der Aussenrinde wird selbst in alten Teilen nicht vermehrt. Diese Schicht ist das „permanente Mycelium“, die Pilzwirtszellschicht nach BURGEFF. Aus ihr regeneriert sich immer wieder das Mycel der Pilzverdauungszone der Mittelrinde. Bald werden die Pilze hier verballt, von der Pilzwirtszellschicht gehen die Pilze vornehmlich nach aussen durch die Trichome.

„Der Pilz bezieht seine Nahrung aus dem Humus. Er verwendet aber auch die Kohlenhydrate aus dem Rindengewebe der Pflanze. Vermittelt des gewonnenen Materiales füllt er die Rindenzellen mit Hyphenknäueln an, deren innere Partie die Pflanze verdaut. Die gewonnene Substanz führt die Pflanze nach zwei Seiten ab, nach dem Vorderende des Rhizomes und nach den koralloiden hinteren Teilen. An beiden Stellen werden die Kohlenhydrate in Stärke verwandelt und diese dient auf der einen Seite zum Aufbau der reproduktiven, auf der anderen der vegetativen Sprosse; in dem mittleren Teile der letzteren bleibt genügend Stärke zurück, um dem weiter fortwachsenden Pilze eine vorteilhafte Nahrung zu sein.“

Der Autor nimmt dabei natürlich an, dass die Menge der aus dem Boden gewonnenen Assimilate des Pilzes eine weit beträchtlichere sei als die in dem Rindengewebe der Pflanze lagernde, setzt also die Möglichkeit des Transportes der Stoffe durch die in den Trichomen verlaufenden Hyphen voraus.

„Die histologischen und cytologischen Vorgänge in Pilzwirts- und Verdauungszellen sind noch nicht genauer untersucht. Einige Serienschritte zeigten ausser einigen Verschiedenheiten in dem Bau der Zellen gegen die von *Neottia* und die Ophrydieneen etwas abweichende Kernverhältnisse, die eine eingehende Untersuchung verdien-

ten."

Wir möchten auf Grund unserer Erfahrungen (23) hervorheben, dass diese Gliederung in Pilzwirtsstellen und Verdauungszellen besonders da längere Zeit scharf erhalten bleibt, wo die Pilzverdauung sich auf lange Zeit hinzieht. Wir fanden ganz gleiche Einrichtungen in den lange lebenden Procormi, in den lange verdauenden Wurzeln von *Helleborine palustris*, *H. latifolia*, vor allem *H. microphylla* sowie *Cephalanthera rubra*, *C. ensifolia*. Am besten zeigten es die Wurzeln von *Limodorum* und das dicke Mycorrhizom der Keimlinge von *Ochris ustulatus*. Kaum ausgeprägt ist das in den vergänglichen Organen, den Wurzeln der *Ochris*-Arten, dem Mycorrhizom von Malaxideen, und in kurzlebigen Procormi, wie etwa *Ochris Morio*. Die Wurzeln von *Platanthera* lassen nur eine bestimmte Zeit die Gliederung erkennen.

Das ist uns von Anfang an leicht verständlich. Die ausdauernden Organe pflropfen sich mit Pilzen viel mehr voll als die anderen. Es muss daher der Pilz länger erhalten bleiben. Das endgültige Verballen in der äusseren Zone, das selbst bei den vergänglichen Organen zuletzt stattfindet, wird weit hinausgeschoben. Doch findet es im hohen Alter in mehr oder minder vollkommener Weise auch bei den ausdauernden Organen statt. In der Zwischenzeit haben sich die Pilzhyphen der Wirtszone sehr verändert. Waren ihre Wände im Anfang weiss und zart, ihr Lumen eng, so hatten sie nun die Wände kräftig gebildet. Die Wand wurde derb und oft braun <sup>1)</sup>. Am wichtigsten ist die Umwandlung der Hyphen in weite Stranghyphen. Das ist sehr verständlich. Überall da, wo die Mycele der Basidiomyceten lange Zeit kräftig zu leiten haben, bilden sich diese Stranghyphen aus. Eine Mycorrhizapflanze sitzt förmlich wie ein Fruchtkörper auf dem Aussenmycel. Es erfolgt eine Leitung von Stoffen in der Aussenrinde. Diese versorgt die immer und immer wieder entleerten Enden und damit die Pflanze. Wenn nun das Abtöten auch dieser Zonen erfolgt - und das tritt erst sehr spät ein - dann können die Stranghyphen nicht mehr zerpresst werden; sie werden dann meistens mit Zellulosehüllen umgeben.

Man wird nun sagen, wie kommt es, dass die Verdauungszonen hinten gar keine Pilze mehr verarbeiten können? Das ist ohne Zweifel eine sehr günstige Einrichtung. Man darf nicht vergessen, dass die Stranghyphen nach vorne in der Aussenrinde laufen. Die Spitze wird daher in ihrer Nahrungsversorgung durch die Pforten am älteren Ende unterstützt.

Man muss nur die Hyphen der Pilzwirtszellen von hinten und vorne in gleicher Vergrösserung festhalten, dann wird das über die Stranghyphen Gesagte klarer werden.

Es soll übrigens hervorgehoben werden, dass schon BURGEFF das Verdautwerden der Pilzwirtszellenhyphen fand, wenn die Stücke recht alt waren. Wir sind überzeugt, das Gleiche liesse sich selbst bei *C. arizona* finden, sobald man nur genügend alte Stücke ansieht.

Da das Verhalten der Kerne uns etwas versprach, haben wir wie bei vielen anderen Orchideen das Studium der Veränderungen am fixierten Materiale vorgenommen. Wir müssen aber gestehen, dass die Ergebnisse recht bescheiden sind und die Mühe wenig lohnen; es sind fast immer die gleichen Bilder.

#### Verhalten der Pilze.

Der Vorstoss der Pilze im Mycorrhizom erfolgt in der innersten Zone der Pilzwirtszellenschicht. Hier sind die Zellen länger als weiter aussen. Unter den Haarwarzen sind die Pilzwirtszellen viel grösser. Hier sieht man deutlich die Pilze auf die Haare zugehen. Die Besiedlung der anderen Pilzwirtszellen an Stellen ohne Haarwarzen erfolgt herzlich spät, oft garnicht. Die Schicht unter der Hypodermis bleibt meistens frei von Endophyten.

Je älter die Schicht ist, desto mehr Pilze verlaufen in ihr. Man kann in diesen Stranghyphen deutlich die Kerne und die „Tüpfel“ der Hyphen an ihrer Hämatoxylinfärbung erkennen. Die derben Stranghyphen sieht man in den Haarwarzen nach aussen gehen. Der Verschluss dieser erfolgt ziemlich spät, dann setzt die Umklei-

1) Es ist bekannt, dass sich das Bräunen nach der Art des Endophyten richtet. Bei *Corallorhiza* scheinen mehrere Pilze Mycorrhizen zu sein.

dung und Zerstörung der Stranghyphen ein.

#### Die Kerne der Pilzwirtszellen.

Wie BURGEFF (8) für *Platanthera* in den noch vorhandenen Pilzwirtszellen fand, sind die Kerne dieser Zellen etwas grösser als die kleinen der Hypodermis. Es ist sehr kennzeichnend, dass grössere Kerne in den zuerst besiedelten Zellen der Schicht wie unter den Haarwarzen zu sehen sind. Die Kerne zeigen in Ruhe nicht die einseitige Anhäufung des Chromatins nach ihrer Anlage im Meristem, wie sie BURGEFF für *Platanthera* angibt. Das Chromatin ist zunächst wie noch in Chromosomen abgeteilt. Dann füllt es die Kerne gleichmässig, um sich dann in einzelne Klumpen abzusetzen. Deutlich kann man das Verlassen der Ruhe daran erkennen, dass die Kerne sich etwas blähen. Die färbare Substanz scheint geringer zu werden. Mit dieser Erscheinung fällt die Verzuckerung der Stärke zusammen. Nun kommen die Pilze in die Zelle. Der Kern wird lappig mit spitzen „Pseudopodien“. Sein Inhalt vergrössert sich ebenso wenig, wie sich Chromatin löst. Der längsgestreckten Gestalt entsprechend ist der Kern langgezogen. So lange die Stranghyphen nicht verdaut werden, bleibt diese Gestalt erhalten. Die Veränderungen bei diesem Vorgange haben wir nicht studiert.

#### Die Kerne der Verdauungszellen.

Sie sind von Anfang an am grössten. Die einseitige Lagerung der färbaren Substanz in der Meristemzone fanden wir nicht. Dagegen war wie oben eine Art „Prochromosomen“ zu finden. Das Chromatin zerteilte sich und war zuletzt in Körnern verteilt. Die Grösse der Kernkörperchen ist ebenso auffallend, wie die Vakuole um diese. Eine Vielzahl von solchen im Kerne konnten wir weder jetzt noch später sehen. Das Kernkörperchen bleibt immer gross. Wenn vermehrte fermentative Tätigkeit einsetzt, dann nimmt die Färbbarkeit etwas ab. Man möchte da im Sinne von TISCHLER daran denken, ob nicht der Gehalt an färbbarer Substanz eine Art Reservestoff für die Fermentbereitung darstellt.

Es ist die geringe Abnahme der Färbbarkeit des Kernes bei der Verzuckerung der Stärke, die hier ebenfalls vor dem Erscheinen der Pilze stattfindet, hervorzuheben. Gleichzeitig schwillt der ganze Kern an.

Sobald die Zelle infiziert wird, nimmt die Färbbarkeit stark ab, und die Nukleoli verblassen. Der Kern wird nun sehr gross. Sobald die Verdauung oder das Verblassen der Pilzhyphen eintritt, setzen die amöboiden Formänderungen ganz gewaltig ein. Diese sind hier ungemein stark zu sehen. Dagegen wird der Kern einer jungen Verdauungszelle nicht eingeschnürt und zerteilt. Das ereignet sich erst in alten stark mit Pilzballen besetzten Schichten.

Das Verschwinden des Chromatins auf Seiten des Pilzes dürfte weniger durch sein Abwandern als durch die Lösung unter Fermentbildung auf dieser Seite zu erklären sein.

Sobald die Ballung der Pilze einsetzt, regeneriert sich die Stärke wieder. Auffallend ist die gleichzeitige, stärkere Tingierbarkeit der Kerne, die sich wieder runden und aussehen wie beim Beginn der Verdauung.

Wir sehen also, wie wenig das Verhalten von dem der Platantheren abweicht. Es soll höchstens noch hinzugesetzt werden, dass die Zahl der Ballen in einer anomal langen Zelle zwei betrug. Das Verhalten der Pilze wich in nichts von dem bei den Orchideen von uns (FUCHS und ZIEGENSPECK in MEZ, Archiv VI, 1924) geschilderten ab, so dass wir uns ein genaues Eingehen versagen können.

Dagegen möchten wir das Verhalten des Kernes mit der Kernplasmarelation und Fermentbildung vergleichen. Im vollen Einklange mit den Ergebnissen TISCHLERS bei den Pollenkörnern der Primeln schwillt das Volumen des Kernes an, wenn Fermente gebildet werden. Ja, wenn eine sehr hohe Leistung angestrebt wird, wie es die Pilzverdauung ist, dann vergrössert sich die Oberfläche durch amöboide Gestalt. Kennzeichnend ist das Ausstülpfen der Fortsätze gerade auf die Seite der „Fermentwirkung“ zu. Genau so schwillt das Chromatin im Kerne

bei Ruhe an, um förmlich bei der Fermentation verbraucht zu werden. Wir erinnern an die Körnchen, an den Nucleolus und nicht zuletzt an das einseitige Schwinden des Chromatins. Alle diese Dinge, die wir seinerzeit in der Besprechung der KRÜGERschen Arbeit in MEZ, Echo I, p.173 erwähnt haben, finden wir im hervorragenden Masse hier wieder.

Wir können die Besprechung der Pilzgewebe nicht verlassen, ohne auf die Lagerung von Stärke wenn auch in geringer Menge in der meist unverpilzten Zelllage unter der Hypodermis einzugehen. Dieser Stoff ist ein typischer Schutzsparsstoff und Umbausparstoff. Wir sehen ihn verarbeitet werden bei oberflächlicher Verletzung der Hypodermis. Zuletzt werden aus ihr die Hüllen um die Stranghyphen gebildet. - Ganz ähnliche Dinge treffen für die

#### Stärkescheide des Rhizomes

zu. Um das Gefässbündel herum lagert sich immer eine scharf gegen das Pilzverdauungsgewebe abgeschlossene Stärkeschicht. Man könnte in ihr sowohl eine Baureserve wie eine Schutzsparsstärke erblicken, denn bei Verletzung des Rhizomes wird von ihr Gebrauch gemacht. Wenn im Alter die Zellen entleert werden, dann scheint auf die Zellen eine Membran gelagert zu werden, die besonders im Marke des Bündels schwache Kollenchyme vortäuscht. Die Festigung im Boden ist eben doch durch solche tote Organe gegeben. Man darf es nicht vergessen, dass die Geweihe der Korallenwurz eine wenn auch geringe Festigungswirkung erfüllen, um die Fruchtstände und Blütenstände zu verankern. Die Haarwarzen sind nur kurze Zeit wirklich dazu befähigt. Aber nennenswert ist diese Funktion nicht gerade, weil der Fruchtstand sehr hinfällig ist.

#### Die Meristemzonen.

Ebenso durch grossen Stärkegehalt sind die Teilungsgewebe ausgezeichnet. Wir haben in den Abbildungen 36 und 37 das Aussehen der Meristeme eines Kurztriebes wiedergegeben.

Die Verzweigungstelle (Fig.36) ist ein sehr junger Kurztrieb. So sehen diejenigen aus, welche von einem Langtrieb angegliedert werden. Sie sind verhältnismässig schlank und haben nur sehr wenig Stärkevorrat an der Spitze. Die Pilze dringen sehr bald in das Gebilde ein. Man möchte versucht sein, diese für die geringe Ausbildung verantwortlich zu machen. Doch glauben wir, dass das nicht der Fall ist, weil der Kurztrieb schon ziemlich weit von den Pilzen entfernt angelegt wird. Er bekommt von Anfang an nur ein geringes Stärkedepot.

Durch die Pilzverdauung erwirbt er sich selber mehr Nährstoffe. Er legt sich sein eigenes Depot in der Spitze an. Wir sehen einen solchen Trieb in derselben Fig. 36 abgebildet. Die Spitze hat die bezeichnende breite Form erhalten. Das Meristem ist eingesenkt, weil sich die Zellen aussen rascher strecken als innen. Die wenigschichtigen Blätter werden innen angelegt und gelangen später nach aussen. Es war bereits IRMISCH (16) bekannt, dass diese wie am Prokormus nicht gesprengt werden. Sie sind ebenfalls aus sehr jugendlichen kleinen Zellen gebildet. Da ihnen Stärke als Baustoff mitgegeben ist, so vermögen sie dem Wachstum eine Zeitlang zu folgen. Nennenswert ist aber ihre Entfaltung nicht.

Sehr bald wird in der Achsel eines Schuppenblättchens ein zweiter Spross angelegt. Im Anfang kann man sehr deutlich dessen Lage in der Achsel erkennen. Das Bild „Perle“ von *Corallorhiza* (Fig. 37) ist darin sehr lehrreich. Man sieht deutlich dieses kräftigere Strecken der äusseren Zellen noch stattfinden. Dadurch wird der Spross von der Achsel entfernt. Da die Gewebe zwischen den beiden Meristemen das Gleiche ausführen, so kommt es zu einer Art Gabelung des Sprosses. Es liegt, wie wir sahen, keine echte Gabelung vor.

Die eine Seite wird schon jetzt bevorzugt. Das führt zu einem besseren Versorgen derselben. Tatsächlich wird der Achselspross zu einem neuen Kurztriebe, wie wir oben gezeigt haben. Dasselbe vollzieht sich bei der nächsten Verzweigung wieder, nur wird die Bevorzugung der einen Seite noch stärker. Der Spross wird grösser und nähert sich immer mehr der Ausbildung des Langtriebes.

Während der Weiterentwicklung wird das immer augenfälliger, und so sehen wir den Haupttrieb allmählich zur Gliederung in deutlich erkennbare Haupt- und Nebenäste übergehen. Daneben erfolgt die Streckung gleichmässig. Es eilt der Rand nicht mehr voraus. Der Trieb wird spitz und verliert die Einsenkung des Meristemes.

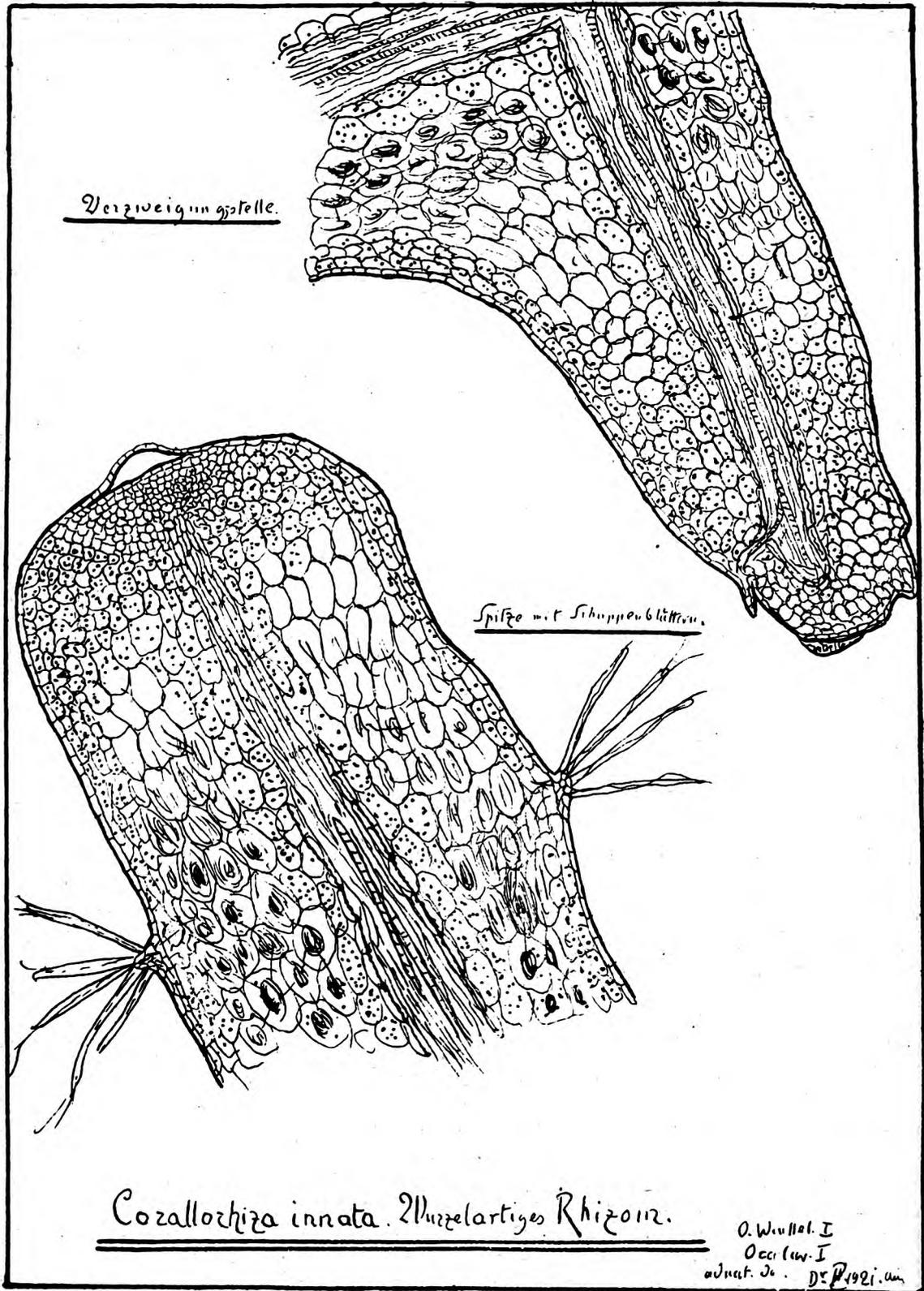


Fig. 36.

Der Übergang des stumpfen Sprossscheitels in den spitzen und schlankeren unter Vergrößerung der Schuppen war bereits IRMISCH bekannt, nicht aber der Mechanismus. Auf unserer und IRMISCHs Zeichnung (Fig. 32 und 33) ist das sehr deutlich zu sehen. Die stumpfen Spitzen sind mit X, die anderen mit J bezeichnet.

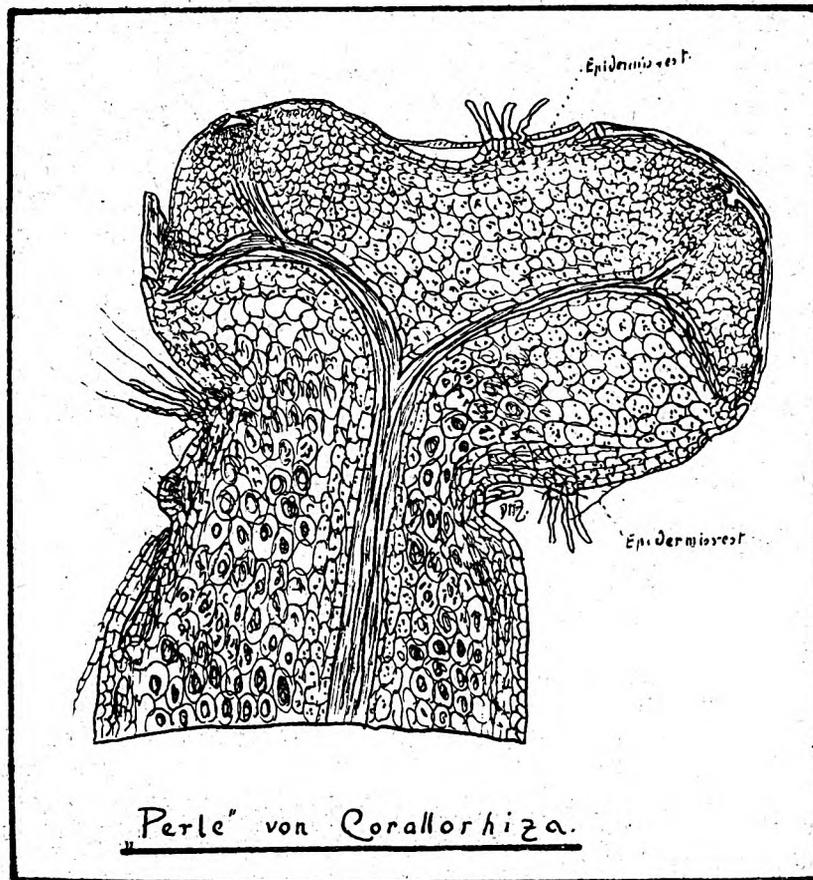


Fig. 37. *Corallorhiza*. Meristeme.

ständigwerden der Seitentriebe hat auch vielleicht noch eine andere Ursache. Das Gefäßbündel bleibt so wie es angelegt war. Im Anfang war es ein Teil der Hauptaxe und lieferte seine Stoffe zum Teil an diese ab. Allmählich erstarkt das Bündel nach oben, ohne dass die Bahnen zum Haupttrieb vergrößert würden. Nach und nach zieht sein immer mehr erstarkender Gipfeltrieb die Stoffe immer energischer zu sich, während durch die Entfernung der alte Haupttrieb immer schwächer anzieht. Auch dieses Moment dürfte für die Umwandlung nicht ohne Einfluss sein.

#### Gefäßbündel.

Schneidet man einen Procormus im ersten Jahre, so ist im unteren Teile gar kein Gefäßbündel vorhanden. Dann tritt eine CASPARY-Endodermis hervor, welche nur einige Leitzellen umschliesst. Gefäße fehlen völlig. Erst gegen das Ende des Gliedes kommen wenige Elemente zur Entwicklung. Das Bündelchen erscheint hadrocentrisch angeordnet. Misst man die Fläche, die es an einem alten Stücke bedeckt, so kommt man auf ungefähr 0.1 qmm.

Im nächsten Jahre hat sich die Fläche der leitenden Elemente des Bündelchens auf 0.24 qmm vermehrt. Die Anordnung erscheint mehr diarch radial.

Im dritten Jahre etwa ist die Fläche der leitenden Elemente, also Holz und Siebteil, auf 0.67 qmm gekommen.

Das im Anfang für die Schwerkraft unempfindliche Mycorrhizom erlangt mit dem Schlankwerden seiner Spitze auch die Eigenschaft, auf den Schwerkereiz negativ zu reagieren.

Alle diese Dinge lassen sich restlos bei der Entstehung der Pflanze aus dem Samen beobachten. Am Anfang steht der nährstoffarme Spross, der keinen Seitenzweig bildet. Es folgt die Anlage in der Achsel des Schuppenblattes und genau das obige „Verschieben“, so dass eine Gabelung der Perle erzeugt ist. Mit dem Erstarren des Hauptsprosses wird sein Nährstoffvorrat grösser, er wird immer mehr zum Langtrieb, bis er endlich seine Blüte erzeugt. Wir möchten das als einen Beweis für die Ablegernatur der Kurztriebe auffassen. Hierzu bringt uns noch mehr die Beobachtung derselben Verzweigung bei dem Keimycorrhizom von *Dactylorhiza*, das wir (17) abgebildet haben.

Das allmähliche Selbst-

Nun erscheinen zwei Bündel innerhalb der Stele zu liegen; diese bedecken ohne die parenchymatischen Teile 1.06 qmm. Die Anordnung nähert sich nun schon stark dem Rhizombau der Orchideen. Die Zahl der Gefäße ist noch herzlich klein, 8-10.

Ein dreibündiger Zentralzylinder besaß für die leitenden Teile 1.48 qmm und etwa 12 Gefäße. - Unter Beibehalten der Bündelzahl stieg die Fläche auf 1.72 qmm und die Gefäßzahl auf 15.

Unter einem abgefaulten Ende, das heisst unter der Entfaltung einer blühenden Region, konnten wir in dem viergliedrigen Zentralzylinder etwa 18 Gefäße und 1.92 qmm feststellen.

An einem Stücke, wie wir es in unserer Figur 31 als altes abbildeten, waren diese Teile stark gebräunt und nur mehr von geringer Lebenskraft. - Es war auffallend, wie Siebteile und Parenchym mehr oder minder zu Kollenchym geworden waren. Die Messung der Leitfläche hatte daher an einem noch nicht so veränderten Stücke stattgefunden.

Es ist nun vielleicht eine Darstellung der gleichen Dinge an einem Kurztriebe angebracht. Um nicht zu ermüden, sei alles in eine Zusammenstellung gebracht.

Internodium nach Alter	Stelenbau	Anzahl der Gefäße	Fläche der Leitelemente qmm
1	1	4	0.47
2	2	8	0.99
3	2	10	1.09
4	4	14	1.39
5	4	18	1.61
6	5	30	1.80
6 am Grund des Blü-	7	50	3.66
tenstandes im erweiterten Teile.			

Man sieht also auch hierin die Parallele zwischen Kurztrieben und Keimlingen. Die Vergrößerung der Leitfläche nach oben ist ganz schlagend. Es wird uns dabei immer klarer, wie sich der Nährstrom immer mehr im Kurztriebe von der Mutteraxe selbstständig macht und somit dem Langtriebe mehr und mehr ähnlich wird.

Einiger Worte bedarf das Anschwellen der Wasserleitelemente in dem erweiterten Teile unter Abgang des ersten Schuppenblattes. Die Zahl schnell plötzlich auf 50-60 Stück an. Woher kommt das Wasser? Wir kommen sehr leicht zur Erklärung; die beiden letzten Kurztriebe unter dem Blütenstengel sind sehr mangelhaft verpilzt; es ist uns nun ganz klar, dass diese das Wasser herbeileiten müssen; denn aus dem koralloiden Teile kann das aus zwei Gründen nicht geschehen. Erstens sind die Kurztriebe zu weit hinauf verpilzt. Es ist nur eine ganz kleine Zone pilzfrei. Die sonstige Rinde ist dermassen mit Pilzen und Pilzballen vollgepfropft, dass eine Wasseraufnahme kaum möglich ist.

Zweitens, sieht man sich die Gefäße an dem Grund der Kurztriebe an, so wird man sofort zugeben, wie wenig durch diese herbeigeschafft werden kann. Daneben gilt dasselbe auch von den Wasserleitungsbahnen des Mycorrhizomes selbst. Die Aufnahmezone ist somit sehr geringfügig und die Leitzone auch ebenso schwach, wie die Transpiration. Dieses Verhalten dürfte wohl den geringen Bedarf einer mycotrophen Pflanze kennzeichnen. Dagegen sind die Leitbahnen für plastische Stoffe ganz gut entwickelt. Hier können die Kurztriebe ausgesogen werden, aber an eine völlige Erschöpfung ist bestenfalls nur bei vorderen Teilen zu denken.

Es steht dieser Stelenbau im guten Einklange mit der Organographie.

Beim Übergange des Rhizomes in den Blütenstengel dehnen die im Mycorrhizom einem radialen Bau genäherten Zentralzylinder sich nach und nach aus und gehen in die für Monokotylenstämme eigene Anordnung der Einzelbündel über. Hierzu sind 2-3 Internodien von rhizomartigem Bau nötig. Die kleinen Zellen dieses ausgeweiteten Rhizomteiles führen reichlich Stärke. In ihnen waren die Stoffe für den Blütenstand gespeichert, so lange er noch Knospe war. Wenn wir so an der Hand von Serienschritten den Übergang sehen, so verwundert die Ansicht von ROUSSEAU und anderer nicht, welche sagten, das radiale Bündel ist durch Bündelverschmelzung in der Stelle entstanden. Nur wenige Beispiele gibt es für dieses Studium, die so anziehend wären wie dieser rasche Übergang vom Mycorrhizom zum Blütenstengel von *Corallorhiza*.

Mechanischer Bau.

Dass die Stelen des Geweihs im Alter schwach kollenchymatisch gebaut sind, hatten wir schon hervorgehoben. Unter dem Abgang des allein auf mechanische Beeinflussung rechnenden Blütenstengels ist das Rhizom etwas erweitert. Die Wände dieser unverpilzten Zone sind etwas angeschwollen. Die Bündel dieses Wurzelhalsses sind zerteilt, aber irgendwelche nennenswerte Verstärkung der Festigungselemente ausser den Gefässen findet sich nicht. Innerhalb des Schuppenblattes ist der Stengel auch noch biegsam. Wir haben also die Befestigung mit weichem, breitem Grunde.

Der Stengel selbst ist mechanisch ganz gut mit Fasern in einem mechanischen Ringe versehen. Kraft dessen kann er sich ja als Fruchtstand einige Zeit halten.

Ob unterirdische Blüten bei *Corallorhiza* auftreten, wissen wir nicht mit Bestimmtheit, doch deuten vielleicht die zurückgebliebenen Blütenstände auf ein solches bei *Neottia* geschildertes Verhalten.

Damit sind wir an das Ende unserer Malaxideen gelangt. Nicht im Blütenbau, wohl aber im Bau der Axen und durch den koralloiden Wurzelstock ähnelt

*Epipogon Gmelini.*

so ungeheuer der Korallenwurz, dass seine Behandlung an dieser Stelle aus redaktionellen Gründen gegeben ist. Wir dürfen aber nicht vergessen, wie sehr es sich hier um eine Konvergenz handelt. Eine Orchidee, welche auf dem Jugendstadium des Keimycorrhizomes stehen bleibt, hat damit schon eine Ähnlichkeit mit einer anderen analogen aus entfernteren Formenkreisen. Dass aber auch diese Konvergenz nicht vollständig ist, das werden wir aus dem Studium der vegetativen Vermehrung, durch die Ausläufer u.a.m., deutlich ersehen.

Standorte.

Die Standorte des Ohnblattes kann man nicht besser schildern als mit den Worten von IRMISCH (16): „Der Standort ist ungemein schattig. Die Neigung der Berghänge und der dichte Buchenbestand wehren den Sonnenstrahlen, auf den Boden zu dringen. Er ist von dem Buchenlaub oft mehrerer Jahrgänge bedeckt, ohne indes auffallend feucht zu sein.“ Wir möchten hinzusetzen: Das Regenwasser schwemmt von den Hängen, an deren Fuss sich die Standorte häufig befinden, noch die Humussubstanzen hier zusammen, wo das Wasser versinkt. „Nur wenige phanerogame Pflanzen wachsen in jenen schattigen Stellen: *Corallorhiza*, *Neottia*, *Epipactis microphylla*, *E. viridiflora*, *Cephalanthera rubra* und *C. pallens*. Die Pflanzen von *Epipogon* wuchsen teils einzeln, teils, und dies ist das häufigere, in grösseren oder kleineren Gruppen. Wahrscheinlich hatten die von ungemein starken Gewittern begleiteten Regengüsse das Gedeihen der Pflanze wesentlich begünstigt.“ Wir möchten das unterstreichen. Es ist ganz klar, dass dann an solchen Stellen der Boden stark mit dem „löslichen Humus“ versehen wird. Die an der Sohle anstehenden kalkführenden Gesteine fällen diese Hydrosale dann gerade hier beim Versickern des Wassers aus. - Wie immer so wollen wir zunächst die Samenkeimung betrachten.

Entwicklungsgeschichte.

Es ist uns selbst trotz reichlichem Suchen zum Teil an Ort und Stelle zum Teil in uns von freundlicher Seite gesandten Materials nicht vergönnt gewesen, einwandfreies Material der Samenkeimung zu finden. An dieser Stelle sei Herrn Hauptlehrer REBHOLZ und dem verstorbenen Professor KIRCINER gedankt.

Da IRMISCH (3) diese Samenkeimung schildert, so wollen wir uns an ihn halten. Auf die Zweifel an seiner Ableitung werden wir bei den vegetativen Keimlingen zurückkommen.

Am Beginne steht die Entfaltung einer Keimaxe. Vorbehaltlich des Fehlens

eines Absatzes nehmen wir das Stück I der Figuren 38 und 39 als das Produkt des Herbstes und des zweiten Jahres bis zum Sommer. Da an solchen Standorten die Periodizität wenig ausgeprägt zu sein scheint (siehe *Neottia*), ist das nicht unmöglich.

Bis zum Sommer des zweiten Jahres hat sich zunächst ein Kurztrieb abgegliedert, wie das auch bei der Korallenwurz der Fall war. Aber ein grosser Unterschied besteht gegen diese. Im ganzen Korallenstock des Ohnblattes stehen die Haare niemals in Haarwarzen sondern einzeln. Der Haupttrieb ist in einem 90 Grad geneigten Winkel abgelenkt. Es beruht dies hier genau wie bei *Corallorhiza* auf der Beschleunigung des Wachses der Randteile. Nun tritt eine Besonderheit ein. Der Haupttrieb teilt sich so, das in der Achsel eines zweiten Schuppenblättchens sich ein etwas schlankes Triebchen abgliedert. Dieses bleibt schlank und wächst zu einem sehr lang gestreckten Ausläufer aus, der an vielen Absätzen Schuppenblättchen trägt und scheinbar ausserhalb der Blätter kleine Knöllchen, die Augen.

Da es selbst IRMISCH ablehnt, die Weiterentwicklung seiner Stücke mit Sicherheit von den Abkömmlingen der Augen zu unterscheiden, so nehmen wir nun an, dass diese von jetzt ab genau so wie dort verläuft. Das können wir genauer beschreiben, da wir sie sehr eingehend zu studieren Gelegenheit hatten. IRMISCH ist auf diesen Punkt nicht eingegangen.

#### Vermehrung durch die Augen.

Das Äussere aller dieser Augen haben wir in der Figur 40 niedergelegt. Am Stücke IS sehen wir den langen Ausläufer aus dem Triebe herauskommen. Nach der Spitze zu pflegt er sich zu verbreiten, die Internodien verkürzen sich. Sie tragen in ihren Schuppenblättern die Knöllchen, welche diese zerreißen, wodurch man den Eindruck eines sympodialen Baues vorgetäuscht bekommen kann. - Die zunächst noch kleinen freiliegenden Knöllchen sind mit dem Grunde an einer engen Stelle mit dem Ausläufer verbunden. Auf den Tragast zu sind sie abgeplattet. In dem Ausläufer ist ein gefässloser triarcher Zentralzylinder von dem bei

*Epipogon* üblichen reduzierten Baue. Das ungekeimte Knöllchen hat sehr kleine Zellen an

der Spitze, etwas grössere am Grunde. Das sonstige Gewebe ist auf das dichteste mit einer sehr feinkörnigen Stärke angefüllt, welche mit Jodjodkali eine mehr rote als blaue Färbung annimmt. Bei Gegenwart von Schwefelsäure dagegen wird die Färbung blau. Das Bild ist in Figur 41 festgehalten, welche den Beginn der Infektion wiedergibt.

Pilze konnten wir nicht im Ausläufer finden, obwohl wir viel Sorgfalt auf ihren Nachweis verwendeten. Das Innere des Knöllchens hat auch Raphiden.

Beim Keimen wird die Stärke an einer sehr eng umschriebenen Stelle des Grundes verzuckert. In der Folge wachsen hier Haare aus. Es ist hervorzuheben, dass die Haare vorhanden sind, bevor die Pilze in der Pflanze auftreten. Ob die Gegenwart der Pilze sich nicht etwa durch Reizstoffe, wie Fructose verrät, und deren Gegenwart die Pflanze ihrerseits als Reaktion darauf die Haarentwicklung

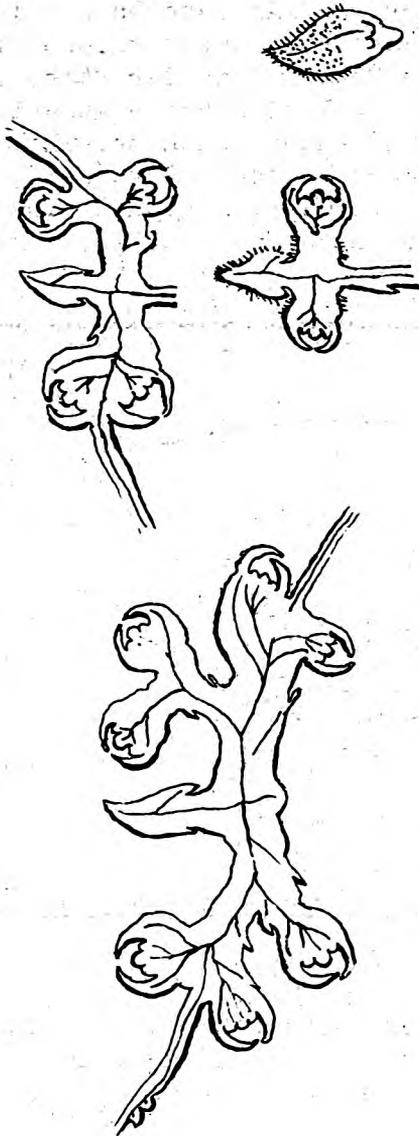


Fig. 38. *Epipogon*. Entwicklung.

beginnt, kann nur durch Experimente entschieden werden. Auf jeden Fall sehen wir sehr bald die Pilze durch die Haare, am „Infektionspol“ einwandern.

Nur eine geringe Anzahl der Augen an dem Ausläufer kommt zum Keimen. Das bezeugt die Einwanderung von seiten des Pilzes, nicht dessen Übertragung durch den Ausläufer.

Sobald die Pilze in die Pflanze eingewandert sind, beginnt eine rege Tätigkeit in der Bulbe. Es werden die Pilze verdaut und selbst in weiter innen gelegenen Zellen verzuckert sich die Stärke. Die Pilze dringen weiter vor. An manchen Stellen der Epidermis treiben durchaus nicht reichlich Wurzelhaare aus, durch welche die Pilze auswandern können. Es ist hervorzuheben, dass die Entwicklung der Haare entfernt von der Verpilzung erfolgt. Es könnten dafür irgend welche Hormone verantwortlich gemacht werden, die die Gegenwart des Pilzes in entfernten Zonen erzeugt, oder die Pflanze dazu veranlasst. Dieses Verhalten gibt anderen Pilzen Gelegenheit, in die Falle zu gehen, bevor die schon gefangenen Pilze ihre Emissionshyphen hinaus-schicken. Dennoch scheinen die Haare viel mehr von innen nach aussen Pilze zu leiten als umgekehrt.

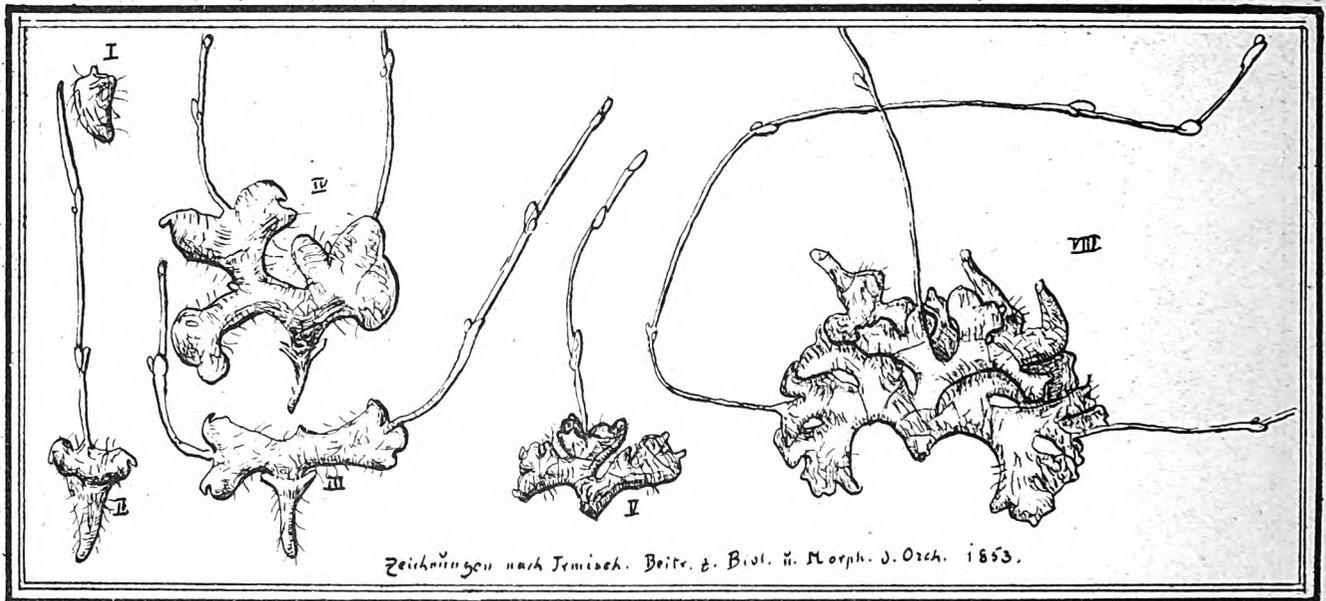


Fig. 39. - *Epipogon*. Entwicklung.

Viel geringer ist die Tätigkeit des Meristemes an der Spitze. Das wird uns vielleicht ernährungsphysiologisch verständlich, wenn wir bedenken, dass zum Ausbau neuer Zellen besonders Eiweisstoffe nötig sind. Sie werden erst durch das Verzehren der Pilze erworben.

Ganz langsam vollzieht sich der Zuwachs des Körpers. Im Innern hat sich ein gefässloser Leitstrang gebildet. Das Ganze gleicht dem Stadium I H. Den Gipfel krönt ein kleines Scheidenblättchen. In seiner Achsel steht eine meristematische Zone, die sich zu einem Triebe bildet. Gleichzeitig hat der Haupttrieb sich gegabelt. In der Achsel eines neu erzeugten Schuppenblattes bildet sich ein ziemlich rasch fortschreitender Spross. Er bleibt von Anfang an, wie Stadium IV erkennen lässt, schlank.

Während die Zone zwischen dem Haupttriebe und seinem Schuppenblatte und ebenso zwischen dem ersten Auge und seinem Schuppenblatte stark durch Randwallung wächst, somit die Meristeme einsenkt und auf die Seite schiebt, geschieht das hier nicht. Der Trieb bleibt in der Mitte (Stadium IIS). Aus ihm entspringt bereits der erste Ausläufer.

Falls dieser austreibt, so erscheint das Bild von IRMISCH, auf Fig. 40 als II wiedergegeben.

Nachdem wir so den Beginn der Keimung geschildert haben, möchten wir die Frage aufwerfen: Sind die Keimlinge von IRMISCH wirklich Samenabkömmlinge, oder

hat IRMISCH nicht, wie wir, nur vegetative Augen in Händen gehabt?

Die Dinge liegen leider so, dass selbst eine Untersuchung mit dem Mikroskop nur bei jungen Stücken einen Rückschluss auf die Entstehung erlaubt. Das Hauptkriterium, das Remien des Bündels an der Ansatzstelle, das wir in der ersten Axenarbeit hervorheben, versagt dabei völlig. Man ist auf die Erkennung der Reste der Ausläufer angewiesen. Diese verfaulen meist sehr früh, sie können aber wie in Bild IIS länger erhalten bleiben.

An den alten Stücken ist eine Unterscheidung sehr schwierig und etwas später ganz unmöglich. Der Ansatz wird durch eine „Metakutisierung“ der kleinen Zellen verschlossen. Gleichzeitig bräunt sich das Ende sehr bald, so dass man auch hierauf nicht sicher bauen kann. Wir jedenfalls fanden nicht ein Stück, das wir mit Bestimmtheit als Samenkeimling bezeichnen könnten. Auf jeden Fall wird die Entwicklung von nun an in beiden Fällen völlig gleich verlaufen, wie wir das ähnlich bei *Corallorhiza* betont haben.

Ob der Ausläufer wirklich sich entfaltet oder nicht, darüber entscheidet wohl die vorhandene Nährstoffmenge. Wir fanden Stücke mit Ausläufer wie solche ohne ihn. Die Narbe, die er hinterlässt, ist nicht gerade gross. Meist kann man die Ansatzstelle als kleinen Buckel erkennen. Das andere Auge hat sich nur zu einem Buckel entwickelt.

Im dritten Jahre entfaltet der Haupttrieb einen Seitentrieb. An der Spitze schnürt er wieder einen Ausläufer ab. Auch der Kurztrieb grenzt einen Ausläufer ab und daneben gabelt er sich. Der Haupttrieb ist nun schon nicht mehr so auf die Seite gelegt. Seine

Spitze beginnt noch schlanker zu werden. Wir bekommen die Bilder II und IIS, je nachdem der Ausläufer sich entfaltet oder unterdrückt wird.

Im vierten Jahre bildet sich der Haupttrieb schon ziemlich spitz und lang. Er hat wieder einen Kurztrieb entfaltet. Es hat nach den Bildern von IRMISCH den Anschein, als ob die Entfaltung des Ausläufers die Spitze in ihrer Annäherung an die Spätform verhindere und stumpf lasse: IV im Vergleich mit IVS.

Die Kurztriebe bleiben immer etwas gedrungenener und behalten länger die Gleichwertigkeit der beiden Triebe. Daher sehen sie später wie Elenschaukeln aus All-

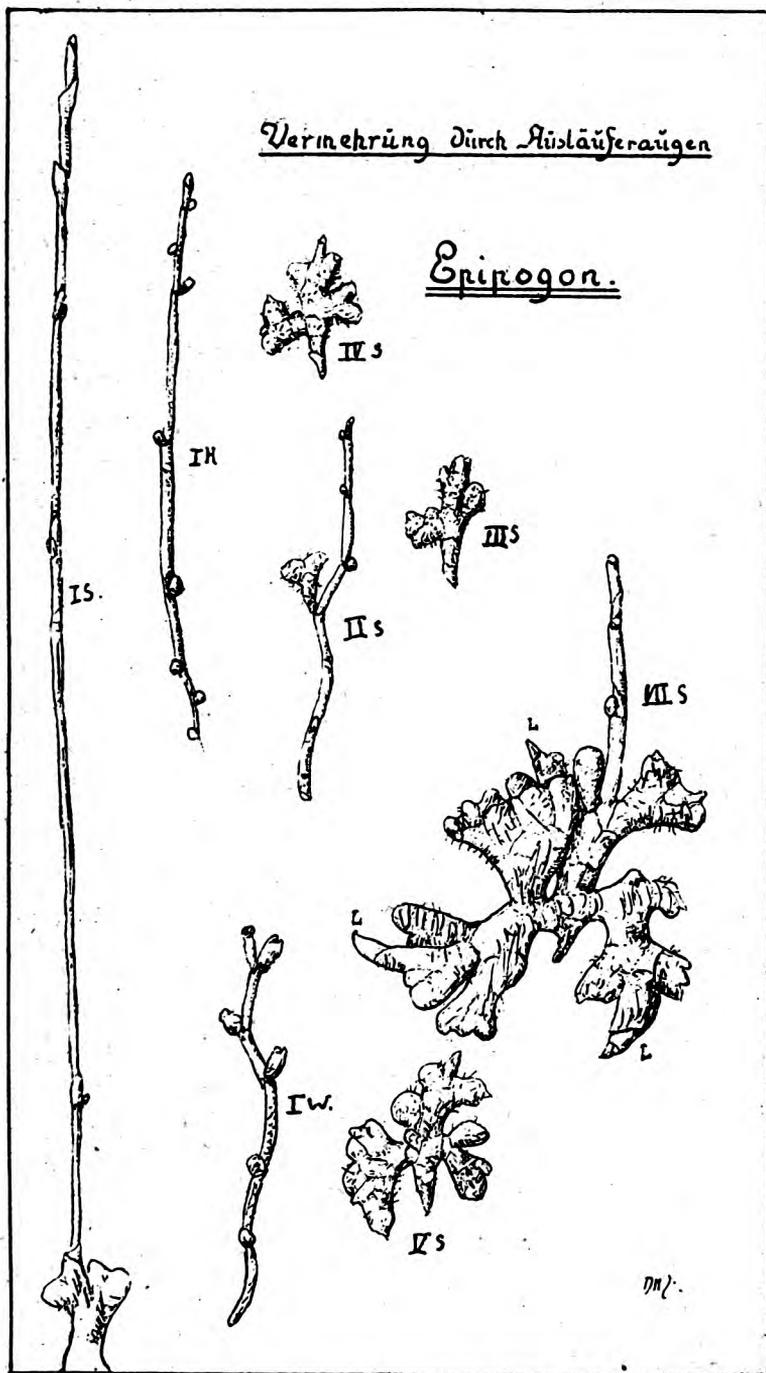
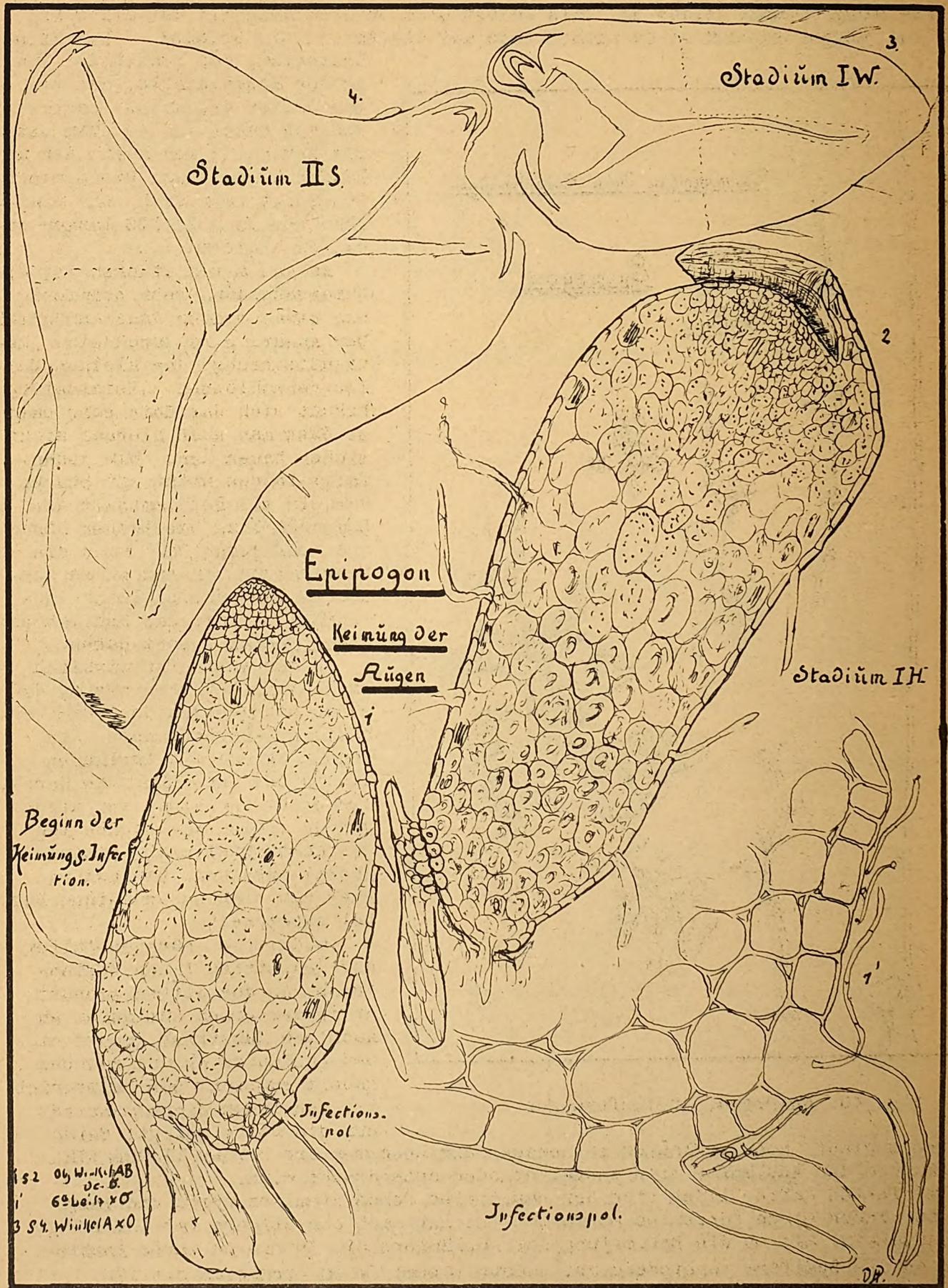


Fig. 40. *Epipogon*. Ausläuferaugen.



Beginn der Keimungs-Infection.

Epipogon

Keimung der Augen

Stadium IV

Stadium III

Infections-pol.

Infections-pol.

152 06 W. K. AB  
Dc. B.  
1 60 L. 17 x 0  
3 54. W. 10/1 A x 0

Fig. 41. - Epipogon. Ausläuferaugen.

mählich aber nähern auch diese Zweige sich dem Haupttriebe an. Wir haben sie bei einem etwa siebenjährigem Stücke mit L bezeichnet. Es macht den Eindruck, als ob

dieses Erzeugen von ein bis zwei Zweigen an Haupt- und Nebentrieben so fortginge. Daneben entwickeln sich immer Ausläuferaugen.

Wohl etwa im zehnten Jahre ist das Rhizom so weit, dass es den Haupt- oder zugleich ein bis zwei Nebentriebe zur Blüte vorbereitet. Die Triebe schwellen bulbenartig an. Die Schuppenblätter werden sehr gross und dienen als Hülle für die Knolle. Solche noch nicht entfaltete Blütenprosse sind im Spätherbst oder Winter zu finden und in den Figuren 38 und 39 abgebildet.

Die Entfaltung der Blütenprosse ist in der nach IRMISCH in Federzeichnung umgeformten Figur 42, 43 wiedergegeben. Eine vorzügliche Farbentafel findet sich in KERNERS Pflanzenleben. Hier steht auch eine schwungvolle, wegen ihrer Schönheit lesenswerte Beschreibung der Pflanze. An den blühenden Exemplaren findet man zwar noch unverbrauchte Langtriebe und selbst Blütenknospen, aber diese kommen nicht zur Entfaltung. Bereits am noch blühenden Stücke sind weite Teile gebräunt, und deutlich erkennt man die Absterbeerscheinungen, wie Entleeren der Stärkedepots um die Bündel in den Triebspitzen. Sogar die Kurztriebe überleben die Fruchtreife kaum. Es entfalten sich zugleich die Ausläufer. Daher finden sich keine nennenswerten Vorräte mehr, und so



## Epipogon.

nach Jsmisch

Fig. 42. - *Epipogon*. Habitus.

stirbt dann bald das ganze Rhizom ab.

„Gleich nach der Fruchtreife, schreibt IRMISCH (16 p.55), fangen alle Teile über dem Boden zu faulen an (ich fand noch Stengel mit Früchten am Boden liegend oft selbst Mitte September) und vermischen sich mit den Pflanzenresten, die den letzteren gewöhnlich bedecken. Ja, es scheint die Regel, dass auch die unterirdischen Teile einer Pflanze, die abgeblüht hat, absterben als wären sie erschöpft durch die rasche Entwicklung des Blütenstengels. Ich fand es wenigstens

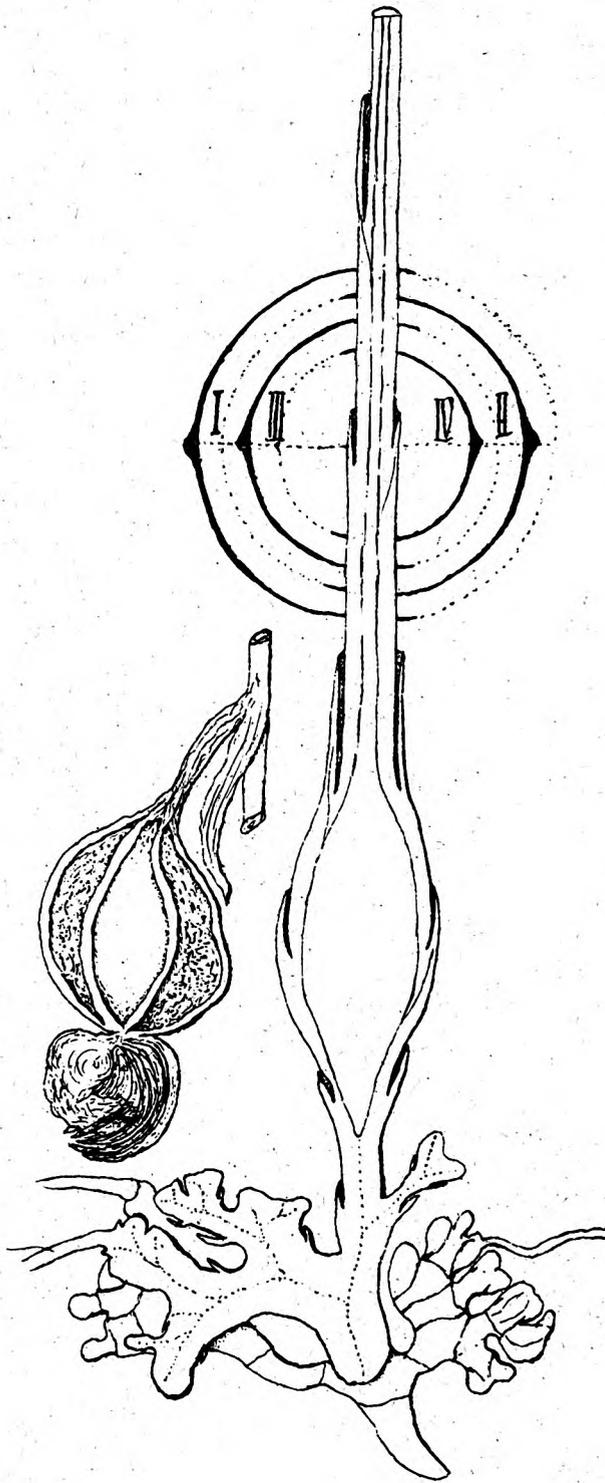


Fig. 43. - *Epipogon*. Habitus.

öfters auch an recht kräftigen Exemplaren, dass mit der Fruchtreife nicht bloss diejenige unterirdische Axe, deren unmittelbare Fortsetzung den Blütenstengel gebildet hatte, sondern auch die Seitenaxen ganz verschrumpft oder höchstens an ihren Spitzen noch frisch waren." Das Verhalten geht also entschieden weiter wie bei *Corallorhiza*. Ausser den Ausläufern ist wohl daneben noch die geringe Längsentfaltung der Kurztriebe massgebend. Wenn es zu längeren Sprossen kommt, so gehen diese auf die Blüte los. Wir haben hierin einen grossen Unterschied der so ähnlichen *Corallorhiza*.

Aufbau eines Astes.

Um den Aufbau eines Astes anschaulicher zu machen, haben wir eine Längsschnittzeichnung (Fig. 44) beigegeben. Besonders sei da auf die Entwicklung der Knospen

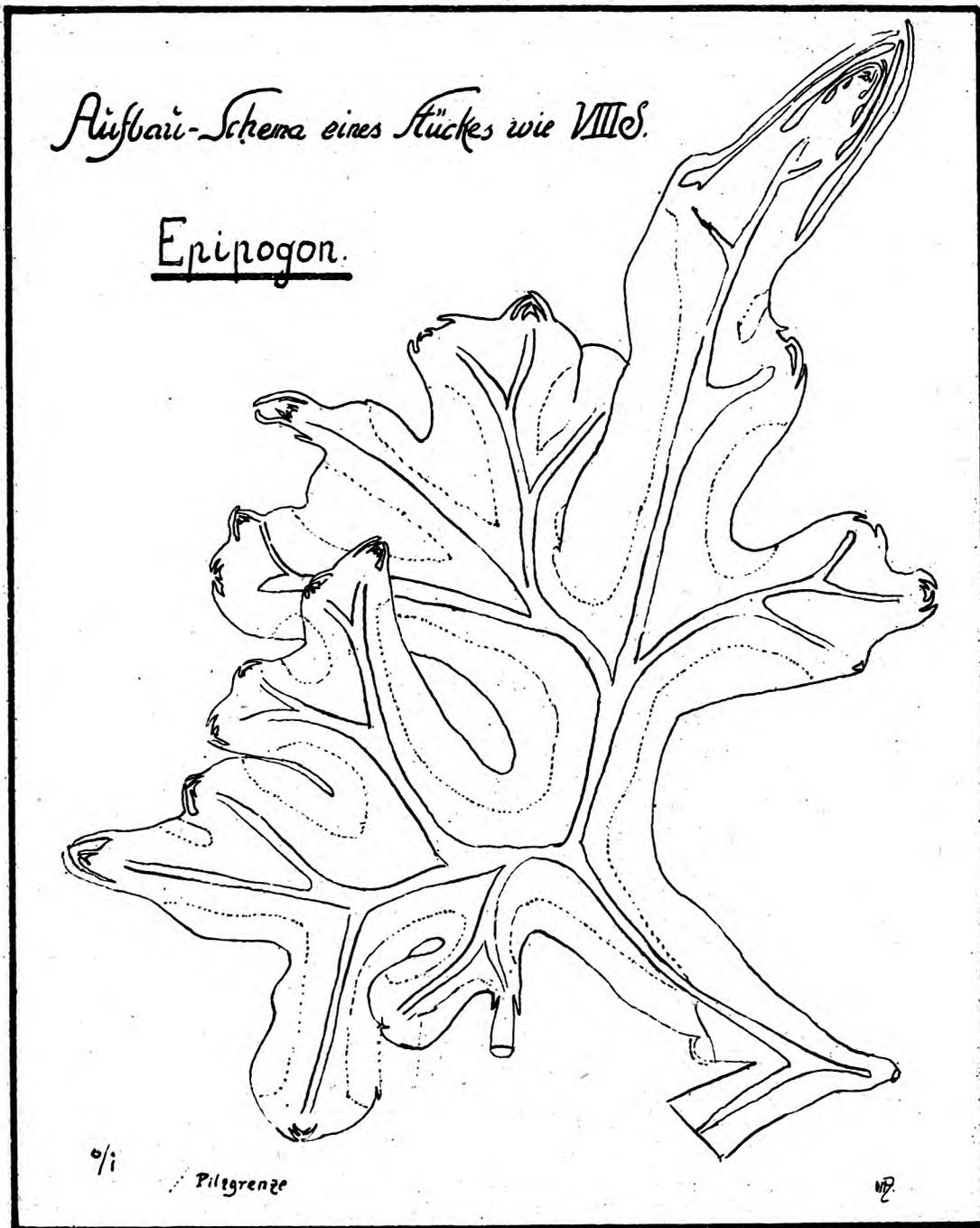


Fig. 44. - *Epipogon*. Kurztrieb.

hingewiesen. Der eine Ast dieses sich anfänglich gleichwertig entwickelnden Triebes ist deutlich zum herrschenden schlanken, regelmässig in Hauptstamm und Nebenäste abgegliederten Spross geworden. Die im Anfang noch gedrängt stehenden Äste entfernen sich. An dem ganzen Aste ist es nicht zur Entwicklung eines Langtriebes gekommen. Dagegen sind die Ausläuferaugen deutlich zu erkennen.

Der andere Ast hat einen Langtrieb, doch bleibt er deutlich zurück. Auch hier kann es nicht zur Ausbildung eines zweiten kommen. Während der erste Trieb blüht, bildet der zweite einen Reserveblütenstand. Derselbe kommt nur dann zur Entfaltung, wenn der Haupttrieb nicht zur Entwicklung gelangt.

Nachdem so die Organographie behandelt wurde, soll nur kurz noch auf einige Fragen eingegangen werden, die IRMISCH hierzu aufwirft.

Am Grunde von Kurztrieben findet man häufig kleine Äste, welche nicht in den Achseln von Schuppenblättern stehen. IRMISCH hält sie daher für adventiv entstanden. Das erklärt sich durch die sehr starke Hinfälligkeit gerade dieses ersten Schuppenblattes, das oft an alten Stücken wie spurlos verschwunden erscheint. Selbst an Schnitten kann man nur sehr geringe Andeutungen davon finden.

#### Die Ausläufer.

IRMISCH (16) ist der Meinung, diese gingen aus Terminalknospen hervor. Damit würde der Aufbau sympodial werden. Das wird sofort als irrig erkenntlich beim Betrachten von ganz jungen Bildern wie IW auf unseren Figuren 39 und 40. Die ursprünglich achselständige Knospe wird durch das Vorwachsen der Randteile der Tragaxe nicht wie diese seitlich verschoben. Es macht dann den Eindruck, als ob der Ausläufer terminal wäre, während er doch ein Seitenspross ist.

Den Übergang der Spitze in einen fleischigen Trieb haben wir nicht beobachtet. „Nach einigen Beobachtungen (16 p.47) ist es wahrscheinlich, dass der Endtrieb des Ausläufers in manchen Fällen sich wieder zu einer kurzgliedrigen fleischigen Axe umgestalten kann. Ich fand nämlich solche Enden, deren zwei bis drei Internodien, welche zusammen kaum 1 - 2 Linien massen, noch frisch und lebensfähig waren. Im Gegensatz zu den abgestorbenen anstossenden Enden hatten sie sich wieder verbreitert.“ Es wäre noch zu entscheiden, ob nicht doch ein allerdings spitzenständiges Knöllchen vorliegen könnte.

Wahrscheinlich durch den Gehalt an Nährstoffen ist es bedingt, ob sich die Ausläufer bilden oder nicht. IRMISCH fand selbst blühende Exemplare ohne solche vor.

Die Blätter stellen weisse enge Scheiden dar. Ihre Mitte erhebt sich an der Mündung etwas. Später werden sie durch das in ihrer Achsel stehende Knöllchen zersprengt. Sie stehen alternierend an dem Strange, doch kann Drehung das verwickeln. Die Bulben haben an der Spitze ein ganz kleines Blättchen, welches den Rücken der Tragaxe zuwendet.

Die Anatomie der Ausläufer ist sehr einfach, es sind langgestreckte Zellen. Ab und zu finden sich im ausgewachsenen Zustande ein paar Stärkekörnchen. Die Mitte nimmt ein gefässloser dreigliedriger Strang ein.

„Im Boden verlaufen die Ausläufer meist wagerecht. Oft steigen sie jedoch in die Höhe. Sobald sie das vermodernde Laub erreicht haben, biegen sie um und verlaufen zwischen diesem. Will man daher im Spätherbst die Orte finden, an denen das Ohnblatt wächst, so braucht man nur das Laub bis zu dieser Lage abheben und nach den oft massenhaft vorhandenen weissen Stricken suchen.“

Es ist noch zu fragen, ob nicht dieses Emporwachsen in die Laubblattschicht einige Bedeutung für die Verbreitung der Knospen hat. Die Länge der Stränge ist zwar bis 30 cm, aber das bleibt doch immer ziemlich nahe an der Mutterpflanze. So lange die Knospen mit der Axe zusammenhängen, kann keine Verschleppung erfolgen. Da diese auch im Herbst noch erhalten bleibt, so kann erst im Winter oder Frühjahr ein Verschweben erfolgen. Es ist da das sehr spärliche Erscheinen von Haarbildungen uns wohl verständlich. Die Augen können so leicht durch das Schmelzwasser und eventuell durch die Tätigkeit von wühlenden Käfern und dergleichen etwas von der Mutter entfernt werden. Besonders möchten wir das versinkende Schmelz-

wasser hervorheben, weil es die Pflanze in den für sie günstigen Horizont hinunterschwenkt. Es ist somit das Emporwachsen der Ausläufer vielleicht als eine Verbreitungseinrichtung zu deuten.

Da wir in der Morphologie nicht mehr viel Neues bringen können, und zudem die Beschreibung von IRMISCH (16) sehr eingehend ist, so wollen wir uns dem in mancher Hinsicht denkwürdigen inneren Baue der Korallenaxen zuwenden.

#### Die Hautbildungen der unterirdischen Axen.

Gerade so wie bei *Corallorhiza* ist diese im Anfang eine echte Epidermis (Fig. 45). Vereinzelt finden sich in dieser ziemlich grosse Zellkerne besitzende Zellen, die damit ein besonderes Schicksal andeuten. Sie erscheinen unten wie von den Nebenzellen etwas eingedrückt.

Ihnen sehr ähnlich wenn nicht vielleicht häufig mit ihnen identisch, sind die extrem reduzierten Spaltöffnungen, die ja bereits von PORSCH (l.c.) so erschöpfend behandelt wurden, dass ein genaues Eingehen sich erübrigt. Man sieht deutlich die Zellen auf den verschiedenen Stadien der Entwicklung zurückgeblieben und dann den gewöhnlichen Epidermiszellen angenähert. Es bilden sich keine Hinterhöfe aus. Die Schliesszellen sind deformiert. Sie werden von den Nachbarzellen wieder von unten her umwallt. Der Spalt verkümmert, ja es unterbleibt sogar die Teilung in zwei Zellen, man kann die Anlage nur aus der Zellanordnung erkennen.

Nun kommt ein sehr wesentlicher Unterschied gegen *Corallorhiza*. Die Epidermis wird nicht abgestossen. Die Entwicklung läuft hier so, dass ihre Zellen auch unten metakutisieren. Wir können sie also zum Beispiel in Schwefelsäure-Präparaten isolieren. Bei der Korallenwurzel wäre das im wesentlichen nur für die Kutikula und die Ansatzstellen des Grundes möglich.

Die Zellen, welche eine oft sehr grosse Ähnlichkeit mit den verkümmerten Spaltöffnungen haben, so dass der Gedanke ihrer Gleichheit nicht so ohne weiteres abzuleiten ist, bilden sich in zerstreut liegende Wurzelhaare um. Auch das ist ein sehr grosser Unterschied gegen *Corallorhiza*. Da eine echte Epidermis angelegt wird und nicht eine Rhizodermis, wie ja im Beginn der Keimung von *Corallorhiza*, so möchten wir das als ein Zeichen für das Abstammen aus einer anderen Entwicklungsreihe betrachten, die durch das Fehlen von Haarwarzen sich von der, sagen wir einmal Malaxideen-Verwandschaft unterscheidet.

Die Haare wachsen aus und lagern sehr bald in ihre Aussenschicht Substanzen ein, die sie konservieren. Es ist das Verhalten bei der Jod-Schwefelsäure-Reaktion sehr instruktiv. Bereits der Grund sehr junger Haare bleibt als braungefärbter Anteil erhalten. Dagegen kann man an der Spitze wie in der Innenlamelle deutlich die Bläuung der Zellulose bemerken. Die alten Haare verhalten sich gerade so. Wenn die Zellulose verquollen ist, bleibt nur die metakutisierte Aussenschicht erhalten. Ähnlich geht es mit der ganzen Epidermis. Wenn man danach sucht, so möchte man auch hier die Poren wiederfinden. Das ist aber eine immerhin etwas heikle Sache. An ihrem Vorkommen möchten wir im Hinblick auf die spätere Infektion nicht zweifeln.

Der Grund der Haare ist besonders stark umgewandelt, und wie wir bereits oben hervorkoben, eingezogen. - Die Haare sind an der Spitze oft gegabelt.

In etwas höherem Alter wird die ganze Epidermis durch eine nicht sehr regelmässige Hypodermis verstärkt, die „Interkutis-artig“ ausgebildet ist. Das Material dürfte hierzu die Stärke ihres Inhaltes liefern. Bei sehr jungen Axen scheint diese nicht so recht zu entstehen, dafür werden die ganzen Gewebe konserviert nach Art einer Metadermbildung im Sinne KRÖMERS (24).

#### Das Pilzgewebe

hat einen älteren Bearbeiter (MARCUSE 25) und ferner durch BURGEFF (8) nur eine orientierende Betrachtung gefunden.

„Wie ich an orientierenden Schnitten sah (BURGEFF), entspricht abgesehen von Unterschieden in der Zahl der Rindenschichten des Rhizomes die Form der Verpil-

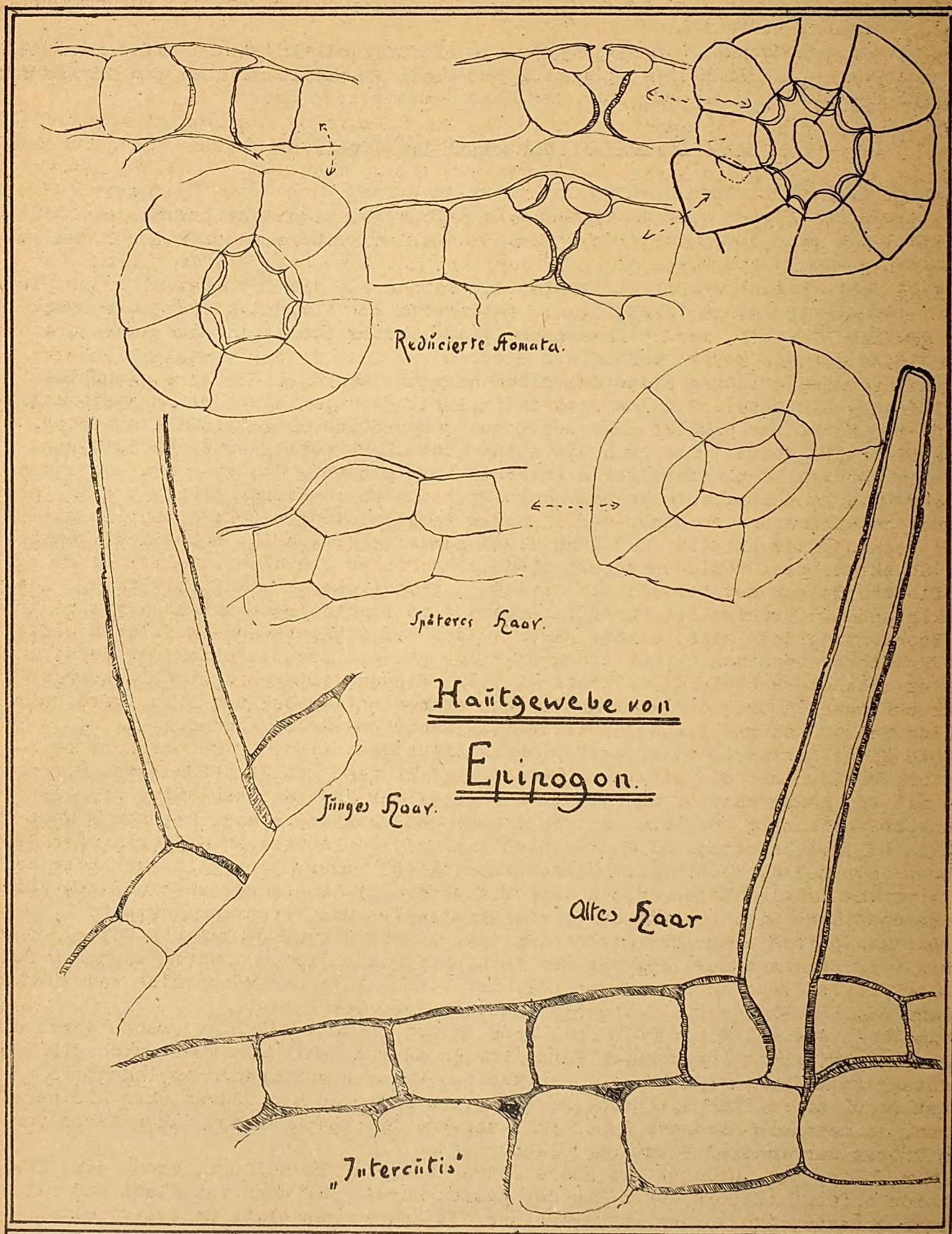


Fig. 45. - Epipogon. Hautgewebe.

zung genau der von MAC DOUGAL (22) bei *Corallophiza arizona* beschriebenen." Es findet sich also ein permanentes Mycelium. Die Haare führen nur (?) Emigrationshyphen.

Nach diesem Stand der Dinge schien es also nicht völlig aussichtslos zu sein, das Verpilzungsgewebe des Ohnblattes vorzunehmen. Zunächst möchten wir einige Worte über die Methode verlieren.

Da wir immer bei der Hämatoxylinfärbung die Pilzmassen ziemlich gleichmässig gefärbt erhielten, wenn sie verballt wurden oder waren, so suchten wir nach einer Methode, welche uns die Kerne ebenso gut wiedergab, aber auch die Ballen etwas differenzierte.

Zunächst benützten wir der Einfachheit halber Methylgrünessigsäure. Aber wir wurden durch diese enttäuscht. Die Kerne des Alkoholmaterials wie des Formalinmaterials nahmen die Farbe nur sehr schlecht und ohne gute Differenzierung an.

Hinsichtlich der Pilzballen führte, wie so häufig, die Beobachtung in weinbrauner Jodjodkalilösung zum Ziele. Auch bietet sich durch die Erkennung der Stärke ein gewisser Vorteil. Zur Differenzierung der Chromatinsubstanz der Kerne brachte aber diese Methode keinen Erfolg.

Günstig wirkte hingegen das Dreifarbgemisch nach EHRLICH für eosinophile Zellfärbung (GRÜBLER). Die Kerne werden allerdings ohne innere Differenzierung tiefrot. Das Plasma bekommt einen leichten roten Stich. Die Pilzballen werden, wenn sie fertig sind, gelbbraun. Wenn sie noch nicht fertig sind, bleiben sie farblos. Absichtlich nahmen wir die Beobachtung nicht in den stark aufhellenden Harzen (wie Kanadabalsam oder Dammara) vor, sondern in Wasser oder Glycerin. Wir begnügten uns wegen der nicht vermeidbaren Verstämmelungen beim Einbetten mit ganz feinen Handschnitten. Man kann diese aus Alkoholmaterial bei solch' günstigen Objekten, wie Orchideenwurzeln sind, sehr gut in gleicher Güte mit einem gut gepflegten Messer herstellen, als mit dem umständlicheren Mikrotom. Infolge des Aufklebens mit Eiweiss bei Paraffinbenützung verzichtet man sowieso auf eine klare Beobachtung des Protoplasmas. Daher wurden die Schnitte ohne Aufkleben gefärbt.

Für die Beobachtung der unverdauten Pilze und das Fortschreiten der Verdauung erwies sich die Färbung mit Pikrokarmine, 1/4 Stunde, als sehr gut. Die zuerst noch rötliche Färbung der wohl getöteten, aber nicht verballten Pilze wird beim Ballen weiss. Man sieht auch deutlich die Fadenstruktur schwinden.

Die Menge des Chromatins lässt sich leidlich nach diesem Färbverfahren beurteilen, besser aber eignet sich Alkannin, 1/4 Stunde. Das HEIDENHAINsche Verfahren mit Eosin-Kontrastierung gibt sehr gute Bilder für das Chromatin; die Glycogenhyphen sind sehr gut, aber die Ballen kommen weniger heraus, besonders wenn man in Balsam einbettet. Klebt man nicht auf und beobachtet in Glycerin oder Gelatine oder HOYER, so sind die Bilder wesentlich besser. Doch gilt auch hier der Satz von den vielen Wegen, die nach Rom führen. Die Gewebe zeigen hier eine zeitweise deutliche Differenzierung in Pilzwirtszellen und Verdauungsschicht.

Das Gewebe hat eine sehr grosse Ähnlichkeit mit *Corallophiza*. Die Pilze jedoch, die wir an Pflanzen aus zwei weit entfernten Gegenden fanden, waren ungemein fein. Sie erinnerten sehr an die zweite seltenere feine Form der Mycorrhiza von *Platanthera*, die BURGEFF (8 p.117 und 118) abbildet und beschreibt.

Am Meristeme heben sich die Zellkerne des späteren Verdauungsgewebes durch die grössten und chromatinreichsten Kerne ab. In diesem Falle empfiehlt sich die Beobachtung in Balsam, weil das in sehr kleinen Körnern vorhandene Amylodextrin sonst stark stört. Die späteren drei bis vier Lagen aussen führen umso kleinere Kerne, je mehr sie sich der Hypodermis nähern. Die Haare selbst haben Kerne von der Grösse der inneren Pilzwirtszellen.

Wir wollen nun zunächst die Haare betrachten. Ihr Kern liegt, bevor eine Infektion erfolgt ist, in der Mitte des Aussenhaares. Der Kern ist flach und mit seiner grössten Axe in der Längsrichtung des Haares gestellt. Er ist ziemlich stark färbbar. Wenn die Endophyten erscheinen, so geht er an den Grund und beginnt, sich amöboid zu gestalten. Sein Chromatin nimmt ab unter Vergrösserung der Oberfläche und wohl auch des Volumens. Wir sehen also wieder die Ausgabe von Fermente oder die Reizung durch Kernveränderungen gekennzeichnet.

Die Pilzwirtszellen werden ebenso wie bei *Corallorhiza* in der innersten Lage zuerst besiedelt. Aber die Stärke wird nur sehr wenig gelöst. Die Kerne betragen sich dabei wie die der Haare, die ja auch Pilzwirtszellen in diesem Sinne sind. Sie werden lappig (Fig. 48). Auch bei ihnen ist eine Beobachtung in Balsam günstig wegen der fehlenden Störung durch die massenhafte Stärke. Die Vermehrung ist in dieser Schicht ganz leidlich. Nach und nach werden auch die weiter aussen gelegenen Zellen des Pilzwirtsgewebes verpilzt. Die Veränderungen sind ähnlich. Der Kern nimmt zunächst keine weitere Notiz von der Gegenwart der Pilze, die im Plasma eingehüllt sind. Hervorheben möchten wir das Erhaltenbleiben der doch leicht löslichen roten Stärke, trotz der Gegenwart der Pilze.

Man spricht immer von einer Lösung der Stärke durch die Fermente der Pilze. Warum findet das hier nicht statt? Die Antwort lautet sehr einfach: Die Pflanze löst die Stärke, nicht der Pilz, und das geschieht eben da, wo das Zellgeschehen für diese Lösung günstig ist. Man muss nur bedenken, dass ein allzu üppiges Gedeihen der Pilze vermittelt der Stärke der Pflanze ja für diese nur einen Verlust bedeutet. Die völlig chlorophyllose Pflanze bewältigt aber gerade den Pilz, um Kohlenstoff und Stickstoff zu gewinnen. Sie zwingt den Pilz, diese Stoffe von aussen zu beziehen, nicht dadurch, dass sie dieselben ihm liefert.

Wenn das Ausleeren der Organe beim Blühen stattfindet, dann sterben die Pilze auch in den Wirtszellen ab. Die Umwandlungen ähneln sehr denen der Verdauungszellen. Wir verzichten hier auf deren Beschreibung. - Das Interessanteste aber sind die

#### Vorgänge in der Verdauungszone.

Diese haben wir auch allein in den Figuren 46, 47, 48 festgehalten. Es ist hier eine Besonderheit hervorzuheben, dass die Stärke erst mit dem Beginn der Abwehr verschwindet.

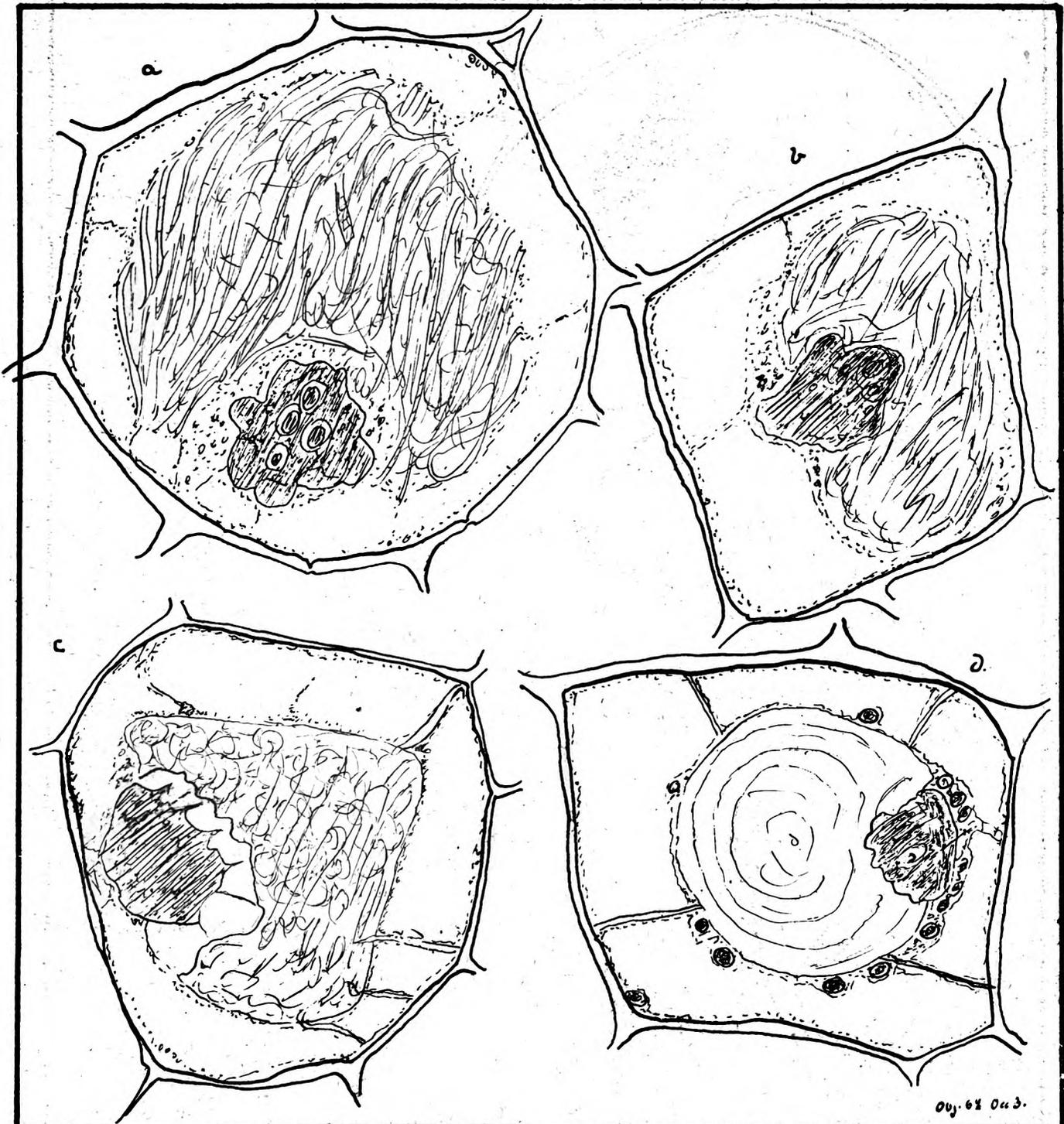
Der Kern verliert etwas seine Färbbarkeit und vergrössert sich beim Eintreffen der Pilze, aber zunächst reagiert er nur wenig. Um die Dinge gut studieren zu können, muss man die Erstbesiedlung im Auge haben. Die ungemein feinen Pilze vermehren sich nun ganz ungeheuer. Ihre feinen Hyphen verlaufen in der Längsaxe der etwas langgestreckten Zellen. Nur wenige Tüpfelfelder geben ihnen Pforten zum Vordringen. Es ist sehr bezeichnend, das Einhüllen der Pilzmasse im Plasma zu sehen. Es bildet sich eine Pilzvakuole. Der Kern geht zunächst an den Rand der Zelle. Nun beginnt die Lösung der Stärke. Der Kern verliert etwas seine Färbbarkeit und wird stark amöboid (Fig. 46).

Das ist aber nicht immer die Folge des Einschnürens durch die Pilze, sondern sicher in den erstmals verpilzten Zellen eine vitale Reaktion des Kernes, der nun seine Oberfläche vergrössert. Auffällig ist das Verblässen der Pilze, das nun einsetzt. Die Hyphen schnurren zusammen. Es ist möglich, dass vielleicht die Erhöhung des osmotischen Druckes durch die Lösung der Stärke mitbeteiligt ist. Zum grössten Teil dürfte es aber auf die Erzeugung von „Abwehrstoffen“ von seiten der Pflanze zurückzuführen sein. Das Verblässen des Kernes ist ganz deutlich.

Der Kern geht nun voran und presst die Pilze zusammen, das Plasma zu Hilfe nehmend. In Abbildung b) auf Figur 46 ist das festgehalten. Der Kern wölbt sich förmlich in die Pilzmasse hinein. Die färbbare Substanz reichert sich auf Seiten der Pilze an.

Innerhalb dieser Masse wird der Kern immer noch chromatinreich lappig und buchtig (Fig. 47 Bild 1). Nun kommt die erste Wirkung. In der Nähe des Kernes bildet sich eine stark lichtbrechende Kappe. Diese ist in Karminfärbung ungefärbt, während die unverballten Pilze noch rötlich und strähnig erscheinen. Die Einzelhyphen scheinen allerdings mehr und mehr zu verquellen. Die Kappe hebt sich sehr deutlich mit Jod ab, sie stellt eine durchsichtige helle Masse dar, die sich einheitlich gelb mit Jod färbt.

Die Kappe wird immer grösser, der Kern sendet Pseudopodien in sie hinein. Es ist so, als ob durch diese feinen Gänge die Fermente aus dem Kern erzeugt in die Pilzmasse hinein ergossen würden. Das Chromatin nimmt nun langsam auf Seiten der Kappe ab.



### Kerne und Verballung der Pilze bei Epipogon.

- a) Pilze üppig Beginn der Kernreaktion. b) P. hyalin zusammengedrückt.  
 c) Beginn des Einschmelzens d) dies vollendet.  
 e) Der Kern wandert fort (auf nächster Tafel.)  
 Die Tiefe der Schraffatur soll die Tiefe der Carminfärbung wiedergeben.

Fig. 46. - Epipogon. Kerne und Pilzverballung.

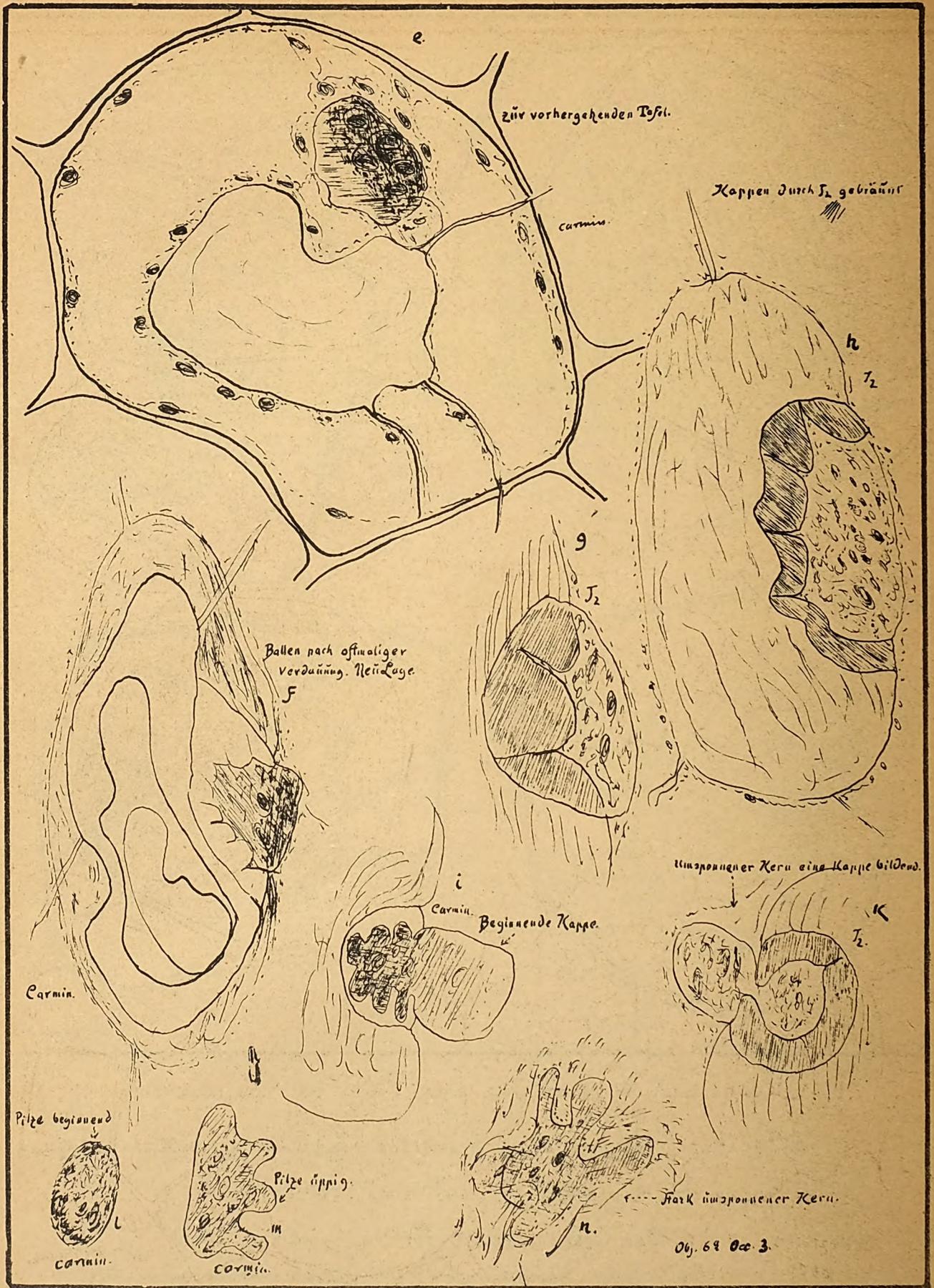


Fig. 47. - Epipogon. Kerne und Verpilzung.

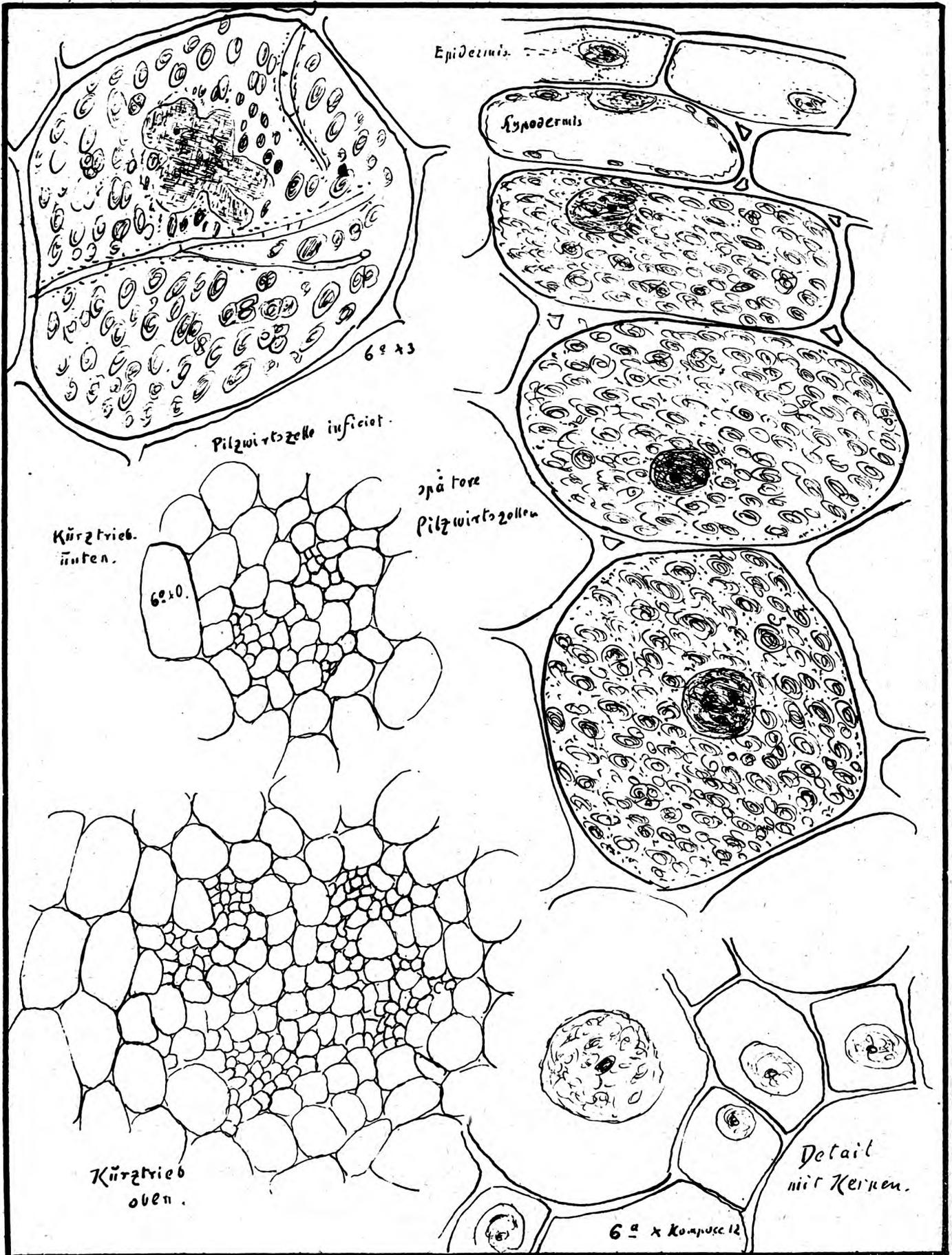


Fig. 48. *Epipogon*. Pilzwirtszellen und Bündel des Rhizomes.

Zuletzt ist die Kappe so gross geworden, dass sie den Kern in Form eines elliptischen Hohlkörpers auf der einen Seite umschliesst. Die Bilder geben Querschnitte wieder. Auf dem Längsschnitte ist es eine flache Einwölbung. Die Aussenfläche des Kernes ist häufig eine fast gerade Linie.

So nimmt diese Masse immer mehr zu, und die Pilze sind in diese Masse völlig umgewandelt (Bild e und d der Figur 46).

Ist das geschehen, so erscheint die Stärke allmählich wieder. Die Leukoplasten waren nie völlig verschwunden, aber sie waren sehr zusammengeschrumpft. Der Kern ist immer noch wie mit Pseudopodien mit dem Ballen verbunden. Die Einbuchtung in den Ballen bleibt auch erhalten, wenn nun der Kern abrückt.

Er hat seine Färbbarkeit wieder fast völlig erhalten und begibt sich, die amöboide Gestalt verlierend, von dem Ballen fort. Die Stärke bildet sich immer mehr zurück. Das Chromatin beginnt, sich wieder im Kerne anzuhäufen. Die Neuinfektion kann beginnen.

Bei solchen Neuverpilzungen wird der Raum der Zelle immer kleiner. Es kann nun sehr leicht eintreten, dass der Kern von Hyphen umschlungen und durchgeschnürt wird. Es kann zu ganz eigenen Bildern führen (k); der eingeschnürte Kern bildet dann eine fast kreisrunde Kappe.

Sehr kennzeichnend sind die Bilder solcher alten Verdauungszellen beim Verballen (Fig. 47). Besonders in der EHRLICHschen Färbung sieht man, dass die Lage des Kernes nicht immer an der gleichen Seite des Ballens ist.

Nach und nach wird das Gewebe so mit Ballen erfüllt, dass die Lagen immer kleiner werden, weil die Pilze sich nicht mehr so reichlich vermehren können. Wenn der Ballen eine gewisse relative Grösse erreicht hat, dann wird das Gewebe funktionsuntüchtig. Damit ist dann das Signal für die völlige Vernichtung des Pilzes gegeben. Der Verschluss der Haare und der „Intercuten“ geht damit Hand in Hand.

Unserer Ansicht nach hat sich auch hier die Theorie der Produktion der Fermente durch den Kern und die Beziehung zwischen Chromatingehalt und Oberfläche bewährt. - Man möchte in diesem Fall fast das Chromatin als eine Baureserve für die Fermentproduktion auffassen.

Als wir diese merkwürdige Bildung von Kappen bei der Pilzverdauung gefunden hatten, hielten wir Nachschau bei *Corallorhiza*. Unsere Präparate waren nach HEIDENHAIN tingiert. Man kann aber, wenn man die Erscheinung kennt, diese auch in diesen Präparaten erkennen. Sie wurde genau so gefunden. Als wir andere Tinktionen anwandten, gelang uns der Nachweis noch besser. Pikrokarmine und in vielen Fällen auch Jod leisten da am meisten.

In der Literatur findet sich bei MAGNUS (27) die Angabe einer rascheren Verdauung der Pilze in der Nähe des Kernes bei *Neottia*. Das ist auch die Erscheinung, die wir fanden. Der Kern soll um den Klumpen herumwandern und die Pilze nach und nach verdauen. Das stimmt nun für *Epipogon* sicher nicht. Auch BURGEFF (8 p.112) könnte das bei *Platanthera chlorantha* nicht beobachten. Das liegt an der Färbung. Diese war genau die gleiche wie bei uns; auch wir hatten ja die Tinktion nach HEIDENHAIN angewendet. Sieht man sich nun die Mikrophotogramme in der BURGEFFschen Arbeit genau daraufhin an, so findet man die Kappenbildung sehr deutlich, wie sie eben in dieser Färbung hervortritt. Das Einfressen in den Klumpen bildet er ganz sicher in seiner schon erwähnten Figur 38 ab. Das genaueste Bild, weil objektiv wiedergegeben, ist seine Photographie Figur 33. Es stellt einen dem Klumpen mit seinem hyalinen Ende anliegenden Kern dar. Die feinen in den Klumpen eindringenden Fortsätze sind nicht zu sehen. Dagegen sieht man den Kern sich vom Klumpen abheben. Die Grenze hat den welligen Verlauf. Die Zwischenschicht ist die ungefärbte Kappe. Die Einbuchtung an der Stelle der Lage des Kernes ist auch noch in anderen Bildern kenntlich; wir erwähnen hier BURGEFF, Photographie Figur 30.

Wir zweifeln nach diesem nicht mehr, dass diese Erscheinung öfters vorhanden ist. Eine Nachprüfung ist auch für andere Orchideen im Gange.

Die Stärkescheide um das Bündel und die Stärke der Rinde können nur gerade so gedeutet werden wie bei *Corallorhiza*.

Das Absterben ist insofern merkwürdig, als die Baureserven der Kurztriebsspitzen zuletzt angegriffen werden. Ja, am Fusse der Ausläufer bleibt das Depot dem Triebe

unzugänglich, es wandert in den Ausläufer. Wir haben nun noch einige Worte über den Blütenbau zu sagen.

### BLÜTENBAU.

Bereits SCHACHT (26) war das gefässlose Gefässbündel der Mycorrhizome und Ausläufer aufgefallen. Erst am Stengel und in den Blütenteilen finden sich einige Spiralgefässe.

Das eigenartig reduzierte Bündel ist in den Figuren wiedergegeben.

Mit diesen Worten ist eigentlich bereits alles Wesentliche gesagt. Um die geradezu kümmerliche Ausbildung der Bündel von *Epipogon* darzustellen, haben wir Längs- und Querschnitte durch die Bündel eines Kurztriebes am Grunde und im Alter an der Spitze dargestellt (Fig. 48). Neu können wir noch hinzufügen, auch die Ausgestal-

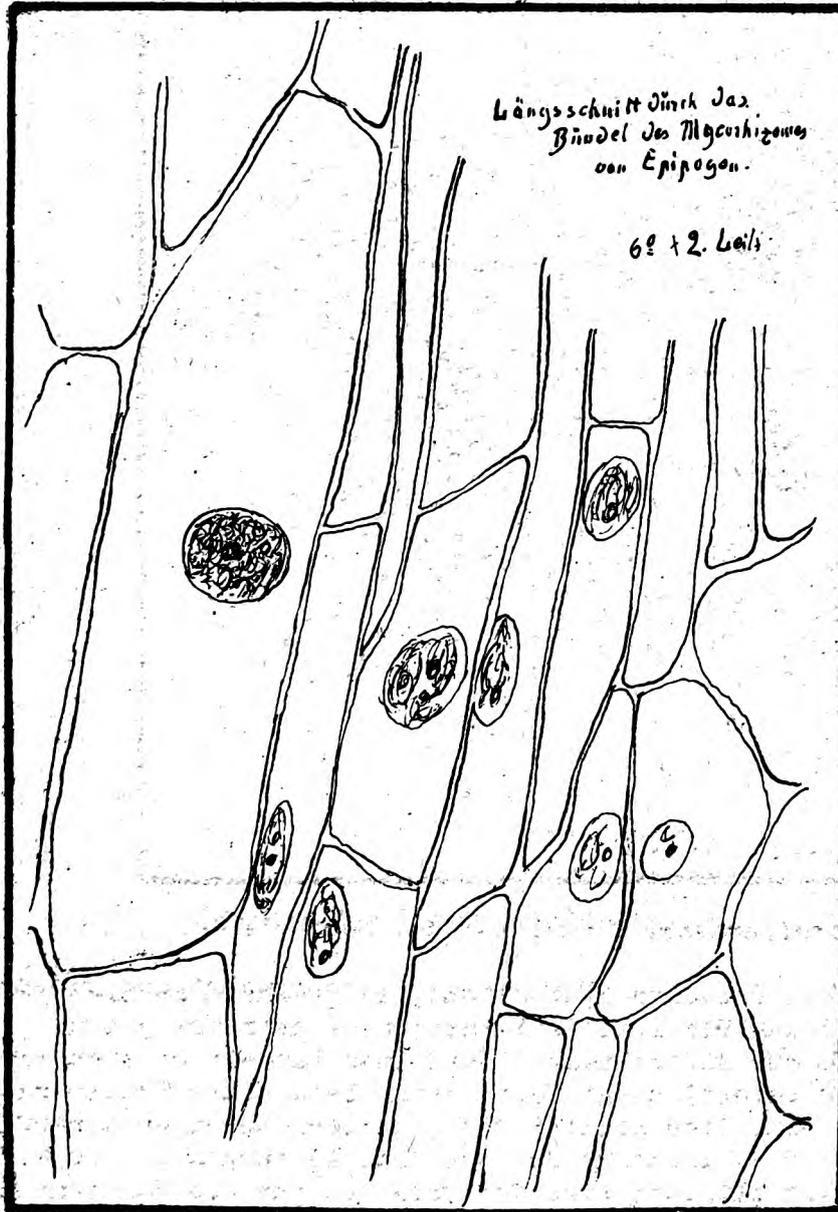


Fig. 49. *Epipogon*. Bündel längs.

tung der Endodermis fehlt völlig. Es sind uns nur wenige Bündel in Wurzelteilen oder Wasser-aufnehmenden Rhizomen und Mycorrhizomen bekannt, die diese Endodermis entbehren. Da bei *Epipogon* auch kein Transport in den Gefässen (also in toten Leitungsbahnen) stattfindet, so ist der Mangel einer Auslese von in der Wand wandernden Stoffen bedeutungslos. Der CASPARY-Streifen kann unbeschadet der Funktion beziehungsweise der Anhäufung und Verstopfung im oberen Teile hier ruhig fehlen (Fig. 49).

Zum Vergleiche für das nun Kommende haben wir das Bündel eines Kurztriebes von demselben morphologischen Bau wie der *Epipogon*-Zeichnung eingefügt. Es springt sofort beim Vergleich beider Bilder (Fig. 50 und 48) die geringe Entwicklung auch des Siebteiles in die Augen.

Das können wir aber sofort verstehen, wenn wir die Ausläuferbildung bedenken. Der Kurztrieb wird kaum zur Selbstständigkeit gelangen. Er wird mit der Blüte erschöpft. Aber auch da werden die Nährstoffe nicht von der Blüte direkt aufgesogen, dazu sind die sehr schlechten Bündel des Mycorrhizomes nicht imstande, sondern es bildet sich im Vorjahr eine sehr dicke Bulbe, die alles, oder sagen wir den grössten Teil der Nährstoffe langsam aufstapelt, damit sie für Blü-

te und Frucht bereits vorhanden sind. In diesem Teil muss auch schon ein Teil des Wassers vorhanden sein; denn an eine ausgiebige Versorgung des Blütenstandes ist ja kaum zu denken. Die Wasserleitungsbahnen fehlen ja selbst in den Teilen kurz unter dem Blütenstand.

Die Einschränkung der Transpiration im Blütenstengel ist daher auch trotz seiner Kurzlebigkeit sehr gross. Es finden sich bekanntlich an ihm keine Spaltöffnungen. Das ist keine Reduktion, weil sie wertlos sind, sondern sie wären geradezu schädlich, wegen der unmöglichen nur halbwegs stärkeren Wasserversorgung. Es ist da der Vergleich mit *Corallorhiza* sehr angebracht. Bei dieser finden wir die Stomata an den grünen Teilen der oberirdischen Stengel. Das ist wegen der Möglichkeit einer (wenn auch geringen) Wasserversorgung durch raschere Aufnahme möglich. Wir möchten in diesem Zusammenhang bereits die Einfaltung der blühenden Bulben erwähnen, welche so scharf von IRMISCH (16) hervorgehoben werden.

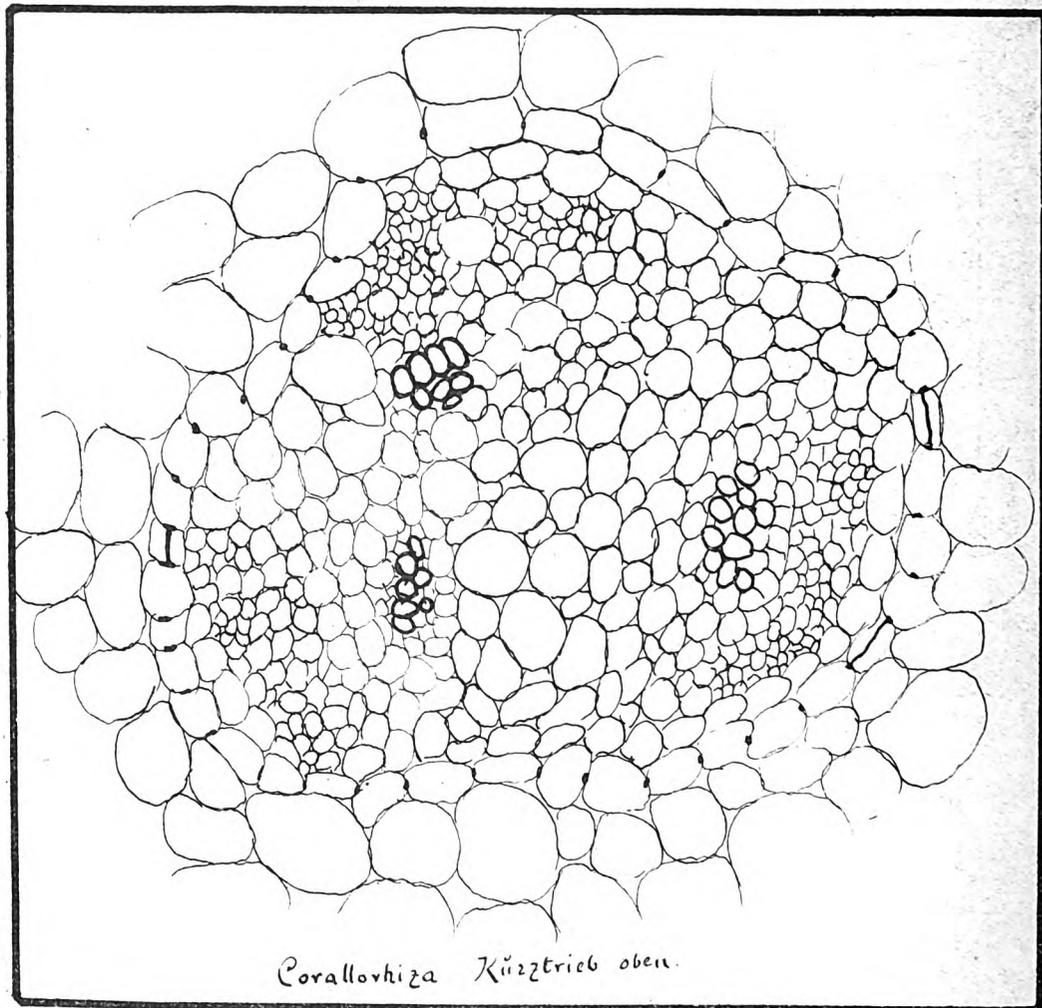


Fig. 50. - *Corallorhiza*. Bündel aus dem Kurztrieb.

Besieht man sich dagegen einen frischen Blütenstand, so gewahrt man diese Ruzeln nicht (Fig. 53). Die Abbildung von IRMISCH kennzeichnet auch das genau.

Es liegt somit auf der Hand, der Blütenstengel (und zwar handelt es sich vornehmlich um die zarteren Blüten selbst) saugt durch seine bzw. ihre Transpiration die Bulbe aus. Damit muss natürlich nicht Wasser, sondern Lösungen hinaufgesaugt werden. Wir finden daher im Blütenstand Gefässe. Das Aussaugen in des Wortes wahrster Bedeutung ist vielleicht auch eine der Ursachen für die Vernichtung der Rhizome und der Blütenstengel. Ein geregelter Nachschub ist nicht möglich. Ob diese Eigenart der Mangelhaftigkeit der Wasserversorgung nicht die teilweise Begründung für die seltene Blüte ist, das könnte man im Hinblick auf die Angaben des Blühens in nur feuchten Jahren zu schliessen geneigt sein. Wir glauben aber, dass das kaum der Fall ist, sondern dass die Wirkung in dem Sinne der besseren Ernährung und damit durch die Beeinflussung der inneren Faktoren der Pflanze gegeben ist.

Nachdem wir das Problem der Wasseraufnahme durch den Blütenstengel aus dem „Speicher“ der Bulbe als Notwendigkeit hingestellt haben, ist unsere Aufgabe, den

Bau der Bulbe unter dem Blütenstengel

daraufhin anzusehen, ob nicht dieser einige Einzelheiten bringt.

Unsere nächsten Betrachtungen gelten dem herbstlichen Organe einer nicht blühenden, aber die Blüte vorbereitenden Pflanze. An sehr reichen Standorten, wie et-

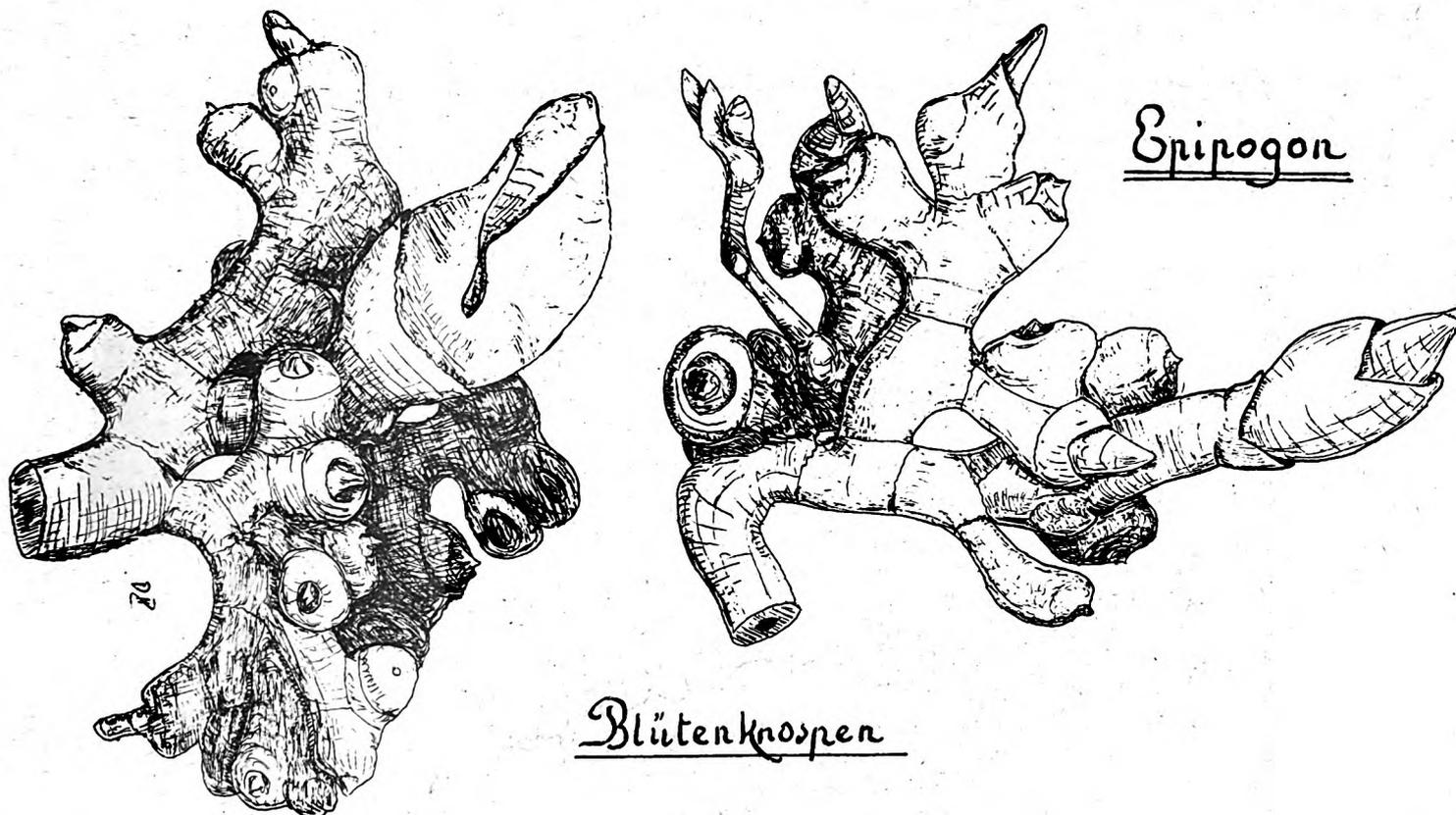


Fig. 51 - *Epipogon*. Bulben vor der Blütezeit.

wa bei der Donauversickerung bei Immendingen, kann man immer vereinzelte Stücke auch in schlechten Blüte-Jahren bei sehr langem Suchen finden, wie uns Herr Oberlehrer REBHOLZ (Tuttlingen), dem wir auch hier für Material bestens danken, freundlichst mitteilte.

Am besten gelangt man zum Ziele, wenn man einen medianen Längsschnitt durch eine solche Bulbe (Fig. 51, 52) führt, und zum Aufhellen in Anilinchloral kocht. Bereits kurz über dem Abgange des letzten Kurztriebes beginnt die Verdickung. Hierbei wird die Pilzschicht noch ziemlich unverändert beibehalten. Dagegen weitet sich die Stärkezone um den Zentralzylinder sehr stark. Die Zellen sind noch reich mit Stärke angefüllt.

Zugleich beginnt das Bündel, sich zu weiten. Nur wenig über dieser Stelle bemerkt man inhaltlose Zellen mit sehr weit voneinander entfernten schwachen Holzverdickungen in Spangenform netzig um die parenchymatischen Zellen gelegt. Die Spangen stehen weit voneinander entfernt (Fig. 53). Von einer Andeutung der Hof-tüpfel ist nichts zu sehen. Es handelt sich um ausgesprochene Speichertracheiden. Diese liegen in der Mitte des Bündels.

Sehr bald darauf beginnt die starke Aufbauchung der Knolle. Die Pilze verschwinden vollständig. Die Bulbe selbst wird von mittelständigen Gefäßbündeln durchzogen, welche einen zentralen Strang dieser Tracheiden führen (Fig. 53). Das Speichergewebe ist am Rande und in unmittelbarer Nähe der Gefäßbündel stärkehaltig. Die Wandungen der ganzen Zellen sind derbe Zellulosemembranen. Im Zentrum der Bul-

be findet man nun auffallend inhaltsarme Zellen. Die Kerne sind klein, nur wenige Stärkekörnchen lagern um den spinnenwebig aufgehängten Kern. Die Wandungen dieser sehr grossen Zellen sind auffallend dünn. Beim Beobachten von Alkoholmaterial sieht man die Wände verknittert. Es ist das ein ausgesprochenes Wasserspeichergewebe.

Wir wenden uns nun dem Bilde zu, das eine erblühte Pflanze bietet. Die zentralen Stränge mit den Speichertracheiden setzen sich unmittelbar in den stark gestreckten Blütenstengeln fort. Die Zellen haben ihren Stärkeinhalt weitgehend eingebläst. Das Interessanteste aber ist die Feinheit der Wände unserer Speicherzellen. Diese sind zum Teil zerrissen. Die Zellen haben offenbar ihren wässerigen Inhalt an die Gefässbündel des Blütenstandes abgegeben. Die Querwände dieser hatten sich vielfach gelöst, und es entstanden lysigene Wasserlakunen.

An der Hand von Serienschnitten kann man deutlich den Anschluss dieser Speichertracheiden an die kollateralen Bündel des Blütenstengels verfolgen. Die anfangs spärlichen Speichertracheiden bilden zunächst einen sehr grossen Komplex dicht aneinander schliessender Zellen. Dann gehen sie bei der Verjüngung in der Streckungs-



Fig. 52. - *Epipogon*. Bulben vor der Blütezeit.

zone an den Hadromteil heran. Dessen erste Ringgefässe sind natürlich zerrissen, dafür haben sich aber neue Spiralfasergefässe gebildet. Ihre Lage nimmt ein Interzellularraum ein.

Betrachtet man nun ältere Bulben, so sieht man deutlich die Falten dadurch entstanden, dass die Wasserspeicherzellen und Lakunen ausgesogen sind. Die Abbildung dieser merkwürdigen Erscheinung möchten wir zu geben uns nicht versagen (Fig. 53).

Funktionell ist die ganze Sache ungemein klar. Die Speichertracheiden sind die unteren Enden der totan Wasserleitelemente. Die Spangen verhindern das völlige Zusammensinken der Wände. Die dünnen Wandungen biegen nach innen und üben auf das ganze umliegende Gewebe eine Saugwirkung aus. Da die Haut der Bulbe keine Stomata trägt, so werden die Wasserlakunen infolge des Kohäsionszuges einfach leergesogen. Der Wasserspeicher ermöglicht es der Pflanze, die nicht ein einziges Gefäss in dem

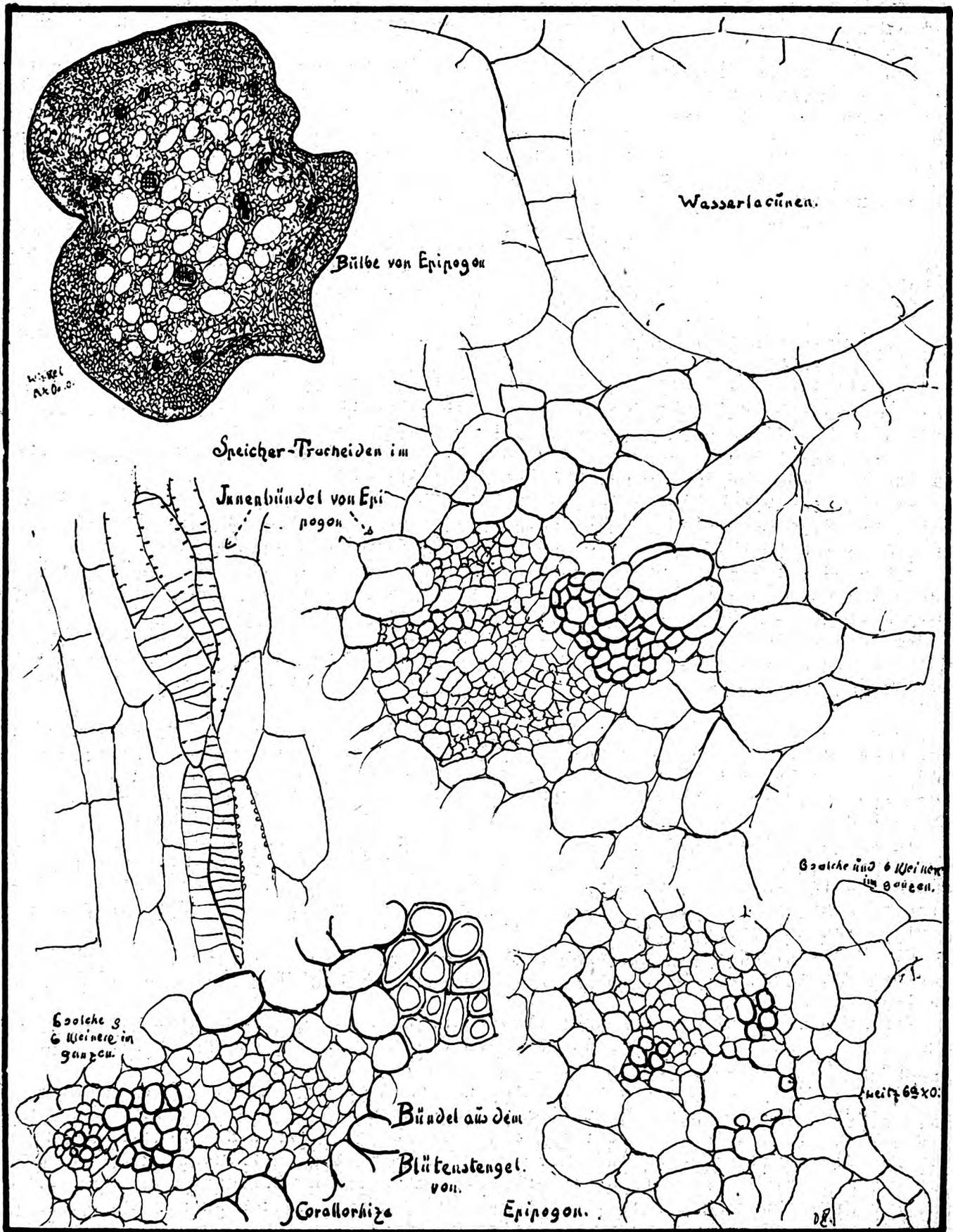


Fig. 53. Epipogon und Corallorhiza.

Mycorrhizome besitzt, ja deren jüngste Kurztriebe unmittelbar unter dem Blütenstengel ebenso wie dessen Grund selbst stark verpilzt sind, oberirdische Organe zu besitzen.

Wenn man diese Dinge betrachtet, so fällt sofort die grosse Ähnlichkeit des Wasserspeichersorgans mit den Bulben der Malaxideen, und mehr noch den Knollen von *Ochlo* auf. Auch diese können eine zeitweise Trockenheit aus ihren Wasserspeichern überdauern. Auf den ersten Blick hat ein Querschnitt durch die Bulben eine gewisse Ähnlichkeit mit diesen Organen. Die Gefässbündel sind in alle eingestreut, und in etwas weiterer Entfernung von der derbwandigeren Umgebung der Bündel finden sich dünnwandige Zellen, die entleert sind und nun als Wasserspeicher wirken können. Doch ist der Unterschied im Bau der Bündel gross. Bei den Bulben von *Epipogon* finden wir die Speichertracheiden, bei den Knollen tritt an deren Stelle die CASPARY-Endodermis. Diese Gewebe sind eben auch zum Durchleiten von Wasser gebaut.

Betrachtet man die Dinge genau, so sind sie eigentlich eine Umkehrung des Transfusionsgewebes der Coniferen und Cykaden. Dort verhindert ein aussen um die Bündel gelegter Mantel von Tracheiden mit Hoftüpfeln und Torus das Eindringen von Luft in die Leitungsbahnen. Die Tori riegeln gegen die Aussenwelt ab. - Hier dagegen übt die Elastizität der Speichertracheiden nicht eine Saugwirkung gegen das Gefässbündel aus sondern das Gefässbündel saugt mit ihnen an dem Wasserreservoir. Es ist aber an eine Art inneres Velamen direkt angeschlossen.

Es ist interessant, dass genau so wie hier die CASPARY-Endodermis an die Stelle des Transfusionsgewebes bei den Farnen treten kann.

Es ist hier nicht die Stelle, darauf hinzuweisen, dass das Transfusionsgewebe nur dort seine Berechtigung hat, wo eine langsame Zuleitung von Wasser stattfindet, also die Leitung an die Gegenwart von Tracheiden geknüpft ist.

Wir sind uns darüber natürlich klar, wie geringe Ansprüche an eine Wasserversorgung eine solche Einrichtung zu leisten imstande ist. Das Fehlen der Spaltöffnungen macht das ebenso verständlich, wie der kümmerliche Bau des Hadroms der Gefässe des Blütenstengels, von dem eine Zeichnung (Fig. 53) beigelegt ist. Wir möchten hinzusetzen, dass zwölf solche Bündel den Blütenstengel in diesem Falle durchzogen. Weiter unten waren es 21, oberhalb davon war die Überzahl viel kleiner.

An dieser Stelle soll nicht der bedeutende Unterschied in der Wasserversorgung bei *Corallorhiza* vergessen werden. Nicht nur dass hier die Bündel viel besser gebaut sind (auch im Blütenstande), es fehlt die Bulbe; das Wasser wird aus dem Gefässe-führenden Mycorrhizom und durch dessen obere unverpilzte Teile bezogen. Spaltöffnungen ermöglichen eine, wenn auch eingeschränkte Transpiration.

In beiden Fällen aber glauben wir, dass der Wasserstrom zugleich der Leiter der plastischen Stoffe ist. Das eine Mal gelangt nur die konzentrierte Lösung aus der Bulbe in den Blütenstand, um hier nur wenig Wasser in der Blüte zu verlieren. - Das andere Mal sind die Lösungen etwas verdünnter, es ist daher eine gewisse Transpiration nötig.

Die Blütenstengel von *Epipogon* enthalten kaum Stärke. Es findet auch nur eine geringe Erzeugung von Festigungselementen statt, der Stengel ist auch sehr hinfällig.

Wir möchten nicht diese Beschreibung verlassen, ohne darauf hinzuweisen, dass auch die Untersuchung mancher epiphytischer Orchideen mit Bulben von den hier gegebenen Gesichtspunkten aus gar nicht so unlohnend wäre.

Während unsere bisherigen Betrachtungen den Orchideen galten, welche ein ausgesprochenes Rhizom oder Mycorrhizom im erwachsenen Zustande besaßen, kommen wir nun zu einer Abteilung, bei der diese stark gestaucht sind. Die Speicherung ist von den umfangreichen Rübenwurzeln übernommen. Eine Differenzierung der Wurzel ist noch nicht erfolgt. Diese Pflanzen haben manche Eigenart für sich; in anderer Hinsicht sind sie vielleicht geeignet, gerade an der Grenze der Rhizom-orchideen behandelt zu werden. Es leiten uns dabei mehr organographische als systematische Gesichtspunkte, wenn wir die beiden *Spiranthes*-Arten hier anfügen.

*Spiranthes spiralis* (L) K. KOCH.

Infolge ihres eigenartigen Standortes ist die Pflanze in ihrer Art abgeleitet. Um ihre Organisation wirklich erfassen zu können, sind hier einige Worte über die Standorte zu verlieren.

Diese stellen häufig trockene Hänge mit lehmigem oder doch etwas bindigem Sand vor. Sie sind der Sonne schonungslos ausgesetzt. Daneben aber besiedelt die Art Raine und trockene sonnige Wüsteneien, die nicht in Kultur genommen sind. Auf der steppenartigen Formation unserer südbayrischen einmündigen Wiesen und Schafweiden ist sie auch zu finden. Alle diese Standorte sind Stellen, an denen das mediterrane Element sich ebenso breit macht wie die pontischen Reste. Der Boden hat eine gemeinsame Eigenschaft, das ist die Periodizität. Im Hochsommer ist eine Besiedlung nur durch Trockenheitspflanzen möglich. Dagegen sind Herbst, Winter und Frühjahr feucht. Die starke Bestrahlung bewirkt hier eine Erwärmung des Bodens und ermöglicht einen Pflanzenbestand aus Frühjahrspflanzen und Herbstblüheren, genau so wie mehrere wintergrüne Stauden hier vorkommen. Die extreme Trockenheit ist ein Hindernis für eine gute Verarbeitung der Reste. Es häuft sich daher eine oberflächliche dünne Schicht von unverarbeiteten Pflanzenresten an. Die oberste Bodenschicht verarmt nun am meisten. Die Mineralstoffe sind von dem Detritus fern gehalten. Der Boden wird nicht so von Regenwürmern und dgl. durchwühlt. Da der Untergrund ziemlich derb ist, und ein Grundwasser nicht hochgezogen wird, sei es weil er kiesig ist, und dadurch das Wasser nicht kapillar hochzieht, so wird die Oberfläche an Carbonaten verarmen. Wir können zum Beispiel auf solchen Böden kalkfeindliche Pflanzen wie *Trifolium arvense* auf sehr kalkigem Boden finden. Eine Befeuchtung des Bodens mit Salzsäure bei Trennung der Schichten bringt die Gewissheit, dass die Oberschicht ganz arm an Kalk ist. In ihr ist somit die Salpeterbildung unterbunden. Wir sehen also, dass ein Fehlen eines hochziehenden Grundwassers und eine periodische Trockenheit zur schichtenweisen Bildung von Rohhumus führt. Das Gedeihen von mycotropen Gewächsen ist damit gegeben, weil diese einerseits den Rohhumus und seine Pilze vorfinden, andererseits den im Untergrunde gedeihenden Mineralsalzpflanzen gegenüber in den oberen Schichten im Vorteil sind. Die sonstigen tief wurzelnden autotrophen Gewächse dieser Böden müssen xerophytisch gebaut sein. Sie besitzen meist keine sehr üppige Entfaltung des Blattwerkes, machen also den ausdauernden Gewächsen den Rang nicht streitig. Die oberen Schichten sind zudem einem zeitweiligen Austrocknen selbst in der feuchten Jahreszeit ausgesetzt. Die Mycotropen können nun auf eine bedeutendere Wasserdurchströmung verzichten und sind somit auch in dieser Hinsicht im Vorteil. Daneben besiedeln diese Standorte auch noch annuelle Pflanzen, welche einen raschen Bildungsgang durchmachen. Da aber in der gerade günstigen Zeit der Boden nur oberflächlich nass und warm sein kann, so sind auch diese in der Rohhumuszone nicht sehr begünstigt, und die Mineralzone dieses Bodens ist schwer besiedelbar.

Nachdem die Zone des ariden Mycorrhizabodens an den Standorten gekennzeichnet ist, wenden wir uns der

Entwicklungsgeschichte

zu. Nur wenig hat in dieser Hinsicht IRMISCH gefunden. Er beschreibt in seiner Biologie und Morphologie der Orchideen 1853 (16) ein einziges Stück (p.33). Die andere Schrift IRMISCHs (5) enthält eine sehr gute Beschreibung der Organographie der erwachsenen Stücke, aber keine Keimstadien.

Sieht man sich die Abbildung und Beschreibung genau an, so erkennt man, dass er kein ganz junges Stück in Händen hatte, vermutlich eines etwa im 11. Jahre oder gar ein vegetatives Vermehrungsstück, denn es handelt sich um eine sehr kleine Rübe, nicht um ein Mycorrhizom.

Verhältnismässig bald gelang uns das Auffinden von Keimlingen an verschiedenen Standorten, so dass wir ganz im Anfang unserer Studien über die Keimungsgeschichte bereits berichten konnten (17).

Am Anfang der Entwicklung steht ein Keimmycorrhizom ohne Gefäßbündel. Die

Haare sind hieran sehr lang. Sie übertreffen auch noch später die Dicke des Mycorrhizomes. Eine Intercutis fehlt völlig. Das erlaubt sofort, die oft sehr ähnlichen Rüben zu unterscheiden (Fig. 54, 55).

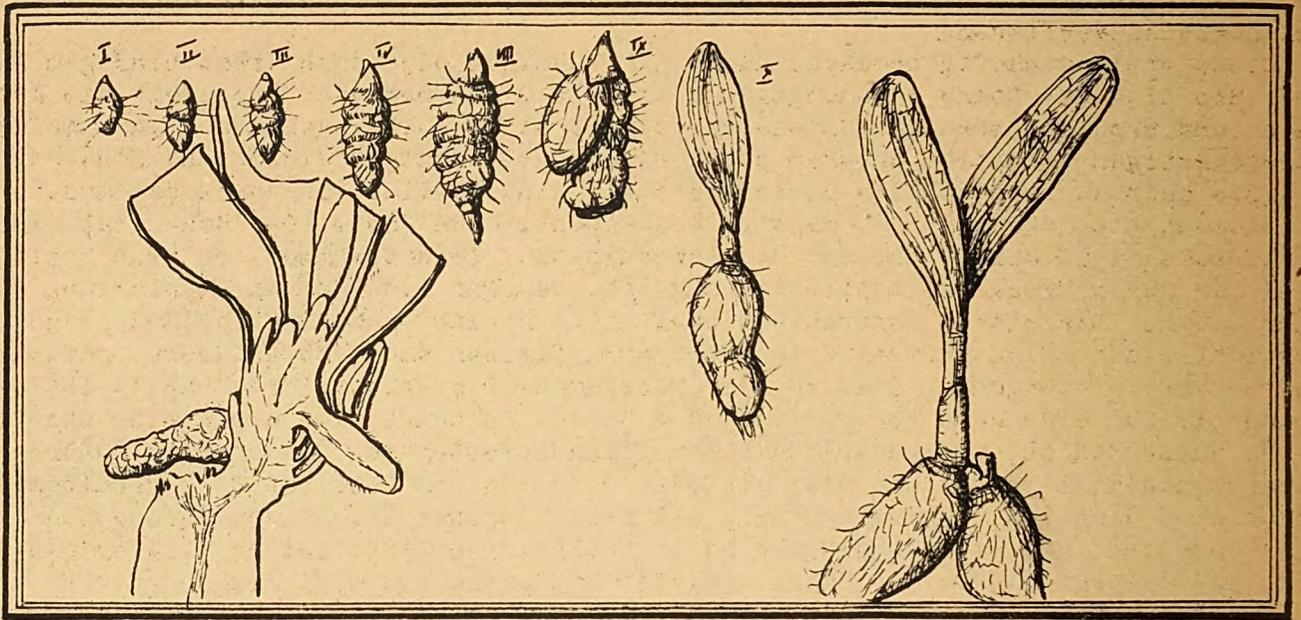


Fig. 54. - *Spiranthes spiralis*. Entwicklung.

Das nächste Stück hatte bereits drei Absätze; die sehr kleinen Hüllblättchen waren noch erhalten. Wir möchten im Hinblick auf unsere Erfahrung der Meinung zuneigen, dass in jedem Jahre zunächst sicher nur ein Absatz gebildet wird. Die Verpilzung ist sehr stark, die Pflanze bleibt im Anfang vollständig unterirdisch. Das Bündel ist sehr dürftig zu nennen, besonders im Hinblick auf das Hadrom.



Fig. 55. - *Spiranthes spiralis*. Entwicklung.

Das Mycorrhizom bleibt völlig monopodial. Dass das Auftreten nur eines Gliedes in jedem Jahre auch weiter beibehalten wird, möchten wir vermuten; es deutet darauf das Aussehen eines fünfgliedrigen Stückes (VIII). Drei verkümmerte Absätze fanden sich noch unter ihm. Nur das letzte Glied ist pilzfrei und liess die Haare an dem noch einzelligen Gewebe vermissen. Die Periodizität des Wuchses im Spätherbst und Winter bis Anfang Sommer ist auch in der Keimpflanze streng beibehalten. Das war an Stücken aus verschiedenen Jahreszeiten zu erkennen. Die Pilze dringen vom Infektionspol aus vor. Es waren von uns nur Emissionshyphen gefunden; eine neue Besiedlung ist somit selten oder fehlt ganz.

Auch an einem solchen ziemlich alten, sagen wir einmal vorbehaltlich achtjährigen Stücke, ist das Bündel herzlich schwach.

Nun vollzieht sich eine starke Umwandlung. Im Innern des obersten Gliedes entsteht eine Rübenwurzel. Die Glieder sterben ab und werden zur Seite gedrängt.



Die Rübe hat schon völlig den Bau der erwachsenen Pflanze, also Intercutis. Die Verpilzung ist nicht völlig regelmässig, sondern nesterartig: ein Zeichen für die Infektion durch neue, von aussen eindringende Pilze. Das letzte Rhizomstück blieb unverpilzt. Die Wurzeln haben keine ausgesprochene Pilzwirtszone, sondern nur eine vorübergehende. Der Pilz aber wird durch die Reste der alten Teile festgehalten. Die Keimpflanze besitzt schon das Vermögen, sich vegetativ zu vermehren. Wir haben ein solches Stück, bei dem die zunächst kaum kenntlichen Augen in der Achsel der Schuppenblättchen doch getrieben und Seitentriebe gebildet haben, in Fig. 56 abgebildet. Auch hier wieder tritt das allmähliche Erstarken der Seitenknospen entgegen.

Obwohl nunmehr in der Wurzelbildung die Organisation der ausgewachsenen Pflanze erreicht ist, bleibt das Knöllchen mit seinen Blättern noch eine Periode unterirdisch. Der Haupttrieb wächst auch noch in der Folge monopodial fort. Das hat bereits IRMISCH erkannt. Die Seitentriebe sind zwar vorhanden, da aber kein Blütenstand erscheint, so bleibt der Haupttrieb immer als Langtrieb determiniert. Die Seitentriebe können sich höchstens als Ableger entwickeln.

Im nächsten, also 10. Jahre, entfaltet sich das erste Laubblättchen, von einem Schuppenblättchen umhüllt (X). Eine neue Knolle braucht sich noch nicht entwickelt zu haben. Über dem im Herbst ausspriessenden Laubblättchen steht ein Schuppenblättchen, und ein solches kommt im Frühjahr nochmals zur Entfaltung. Dadurch ist in der trockenen Zeit der Gipfel gut umhüllt. Das Laubblatt zieht ein. Erst im Herbst geht das neue oder später eine grössere Zahl von Blättern hervor.

Im Innern des Rhizomes, das unverpilzt ist und bleibt, entfalten sich neue Rüben. Diese speichern zunächst den Sommer über die Nahrung in Form von Amylodextrin. Mit dem Wiederbeginn der feuchten Jahreszeit haben sie sich stark verpilzt und beginnen auch ihrerseits die Pflanze zu ernähren. Die Rüben sind sehr dick und umfangreich. Sie wachsen auch an Zahl mit den Jahren. Ja, es können die Seitenaugen erwachen und für sich ein neues Rhizom bilden, das ganz in der Nähe der Mutterpflanze bleibt. Wir haben das abgebildet. Die Stelle, an der eine Wendelorchis wächst, wird immer von einem Trupp besiedelt. Die jungen Rüben sind immer von den Resten der alten umgeben.

Es entsteht so eine Hülle von verwesenen Organen etwas tiefer im Boden. In diesem Filze wird die Flüssigkeit eingesaugt. Die Feuchtigkeit hält sich hier besser, und von oben schwimmt sich der Abfall zusammen. Den Pilzen wird so ein günstigerer Nährboden geschaffen. Aus den Pilzen aber zieht die Pflanze ihren Nutzen. Die Wurzelhaare sind mit dem Erdreiche dicht verfilzt. Diese Bildung von Wurzelhüllen hat eine gewisse Ähnlichkeit mit der Strohtunika mancher Gräser, die ebenfalls ähnliche Stellen besiedeln.

#### Rübenbau und Velamen-Epidermis.

Auf eine andere Einrichtung in der Organisation dieser Pflanze möchten wir aber nicht hinzuweisen vergessen. Die Rüben sind dick und fleischig. Sie umgeben sich sehr frühzeitig mit einer festen Intercutis. Dadurch sind sie vom Boden, der austrocknet, gut abgeschlossen. Man muss zwar zugeben, dass die Rüben in der nassen Jahreszeit wachsen und dadurch frisch und aufnahmefähig sind, aber es ist doch zu verwundern, wie frühzeitig die Rhizodermis in das tote Velamen übergeht.

Die Blätter haben zwar eine nur geringe Entfaltung, und die Transpiration ist vorhanden; wie kommt nun das Wasser in die Pflanze hinein, um diese wenn auch geringe Transpiration zu befriedigen?

Ein regelrechter Wurzeldruck und eine Aufnahme durch lebendige Zellen mittels osmotischen Wasserentzugs ist nicht möglich, denn die Kappenzellen haben nur einen sehr beschränkten Wirkungsbereich.

Da wird uns denn das Velamen ohne weiteres verständlich. Die Zellen der Rhizodermis sind, wie es bereits IRMISCH (1853) fand, genau so gebaut, wie die Luftwurzeln. Wir haben diese Dinge auch in der Wurzelarbeit abgebildet. Es handelt sich hier um ein Velamen ohne Löcher. Dieses zieht, wie wir oben ausgeführt haben,

durch Kohäsionswirkung das Wasser an. In der Feuchtigkeit nimmt die Rübe aus dem Velamen das Wasser auf. Tritt nun eine trockenere Zeit ein, oder vermag die Pflanze nur schwer aus dem kalten Boden das Wasser einzuziehen, so versorgt die Pflanze sich aus dem Reservebehälter der Rübe. Das aber geschieht nur durch Kohäsionszug; einen wirklichen Wurzelndruck vermag die Pflanze nicht zu entfalten.

Die Pflanze steckt also förmlich in einer Wasserhülle im Boden. In einem so extrem trockenen Boden wäre nur eine Pflanze, die tief liegende oder seitliche Wurzeln hat, existenzfähig. Durch diese Kohäsionseinrichtung und die Wasserspeicherung ist die Existenz auch dann möglich, wenn die Pflanze infolge der Mycotrophie von der Nährsalzversorgung abhängig ist und nur geringe Salzdurchströmung braucht.

Dass eine solch organisierte Pflanze in weitem Masse von der Feuchtigkeit unabhängig ist, das zeigt das Vorkommen der gerade so organisierten *Spiranthes aestivalis* im feuchten Schoenetum oder Wiesenmoor. Die Pflanze hat einen anderen Standort, der feucht ist. Die Wasseraufnahme ist trotzdem nicht anders, weil die Wassermenge eben nicht grösser zu sein braucht.

Diese beiden Fälle mit so merkwürdig gleicher Art der Wasseraufnahme, die eigentlich einem trockenen Substrate oder der epiphytischen Lebensweise angepasst ist, auch auf feuchtem Boden ist nur bei der Berücksichtigung der Mycotrophie verständlich. - In der Folge ist es unsere Aufgabe, die

### Morphologie der erwachsenen Pflanze

vorzunehmen, wie sie uns IRMISCH ganz eingehend in seiner älteren Arbeit (5, 1850) gibt.

Nur an einigen Punkten haben wir einige Ergänzungen vornehmen können, welche aber unwesentlich sind.

Zunächst wuchsen unsere Pflanzen rein monopodial so weiter, dass der Laubspross immer am Ende Schuppenblätter ausbildete und diese dann weiter durch eine Lage Schuppenblätter ersetzt wurden. Sehr bald aber wird dieses Wachsen verlassen und zwar schon, bevor die Pflanze zum Blühen kommt, das hat IRMISCH nicht erkannt (Fig. 57).

In der Achsel des obersten Laubblattes entwickelt sich die nächstjährige Knospe, und der alte Spross mit seinen Schuppenblättern wird übergipfelt. Wir wollen ein solches Stück zeichnerisch wiedergeben. Das tritt bei Vorhandensein nur einer Rübe ein.

Allmählich wird der Blütenspross innerhalb der Schuppen angelegt und dann treibt dieser nach den Laubblättern aus. Viel seltener entfaltet sich der Spross früher als die Rosette, dann haben wir Blütenstände ohne Laubblätter. Die Rosette kommt dann später in Erscheinung.

Die Pflanze kann mit einer Rübe blühen, meistens aber führt sie zwei am Grunde. Die Rüben vergrössern sich so, dass zuerst eine auswächst, die zweite klein bleibt. Wenn die zweite gross genug ist, kommt eine kleine dritte Rübe in Erscheinung. Seltener findet man Stücke mit zwei Rüben noch ohne Blüten (Fig. 57).

Die Stücke mit drei grösseren Rüben lassen meist das Austreiben zweier Augen zu Rosetten erkennen. Es ist so, als ob bei einer gewissen Grösse eine Teilung erfolge. Diese ist der Art, dass das neue Auge die eine Rübe unter sich entwickelt. Aber nicht an einem ihm eigenen Rhizome, wie wir das oben bei dem Keimen der Augen geschildert haben (Fig. 56), sondern am gemeinsamen Rhizome kommt in den Achseln der Blätter eine Rübe, dann ein Auge. Hierauf erscheinen wieder Rüben in den Achseln der nächsten Blätter und im obersten der Hauptspross. Wir müssen diese Aufteilung des Rhizomes von dem Austreiben der Augen unterscheiden. In diesem Falle treibt ein Auge ein eigenes Rhizom und aus diesem dann kleine Rüben.

Die Verhältnisse sind etwas verwickelter, als sie IRMISCH schildert. Ob das nicht am Ende auf verschiedene Rassen zurückzuführen ist, oder ob die mangelnde Erkenntnis auf dem Studium nur geringer Materialmenge beruht, das ist schwer zu entscheiden.

Wir wollen aber den Idealfall eines Stückes nach IRMISCH annehmen und die

Schilderung wiedergeben. Beim Betrachten eines blühenden Stückes sehen wir den Blütenstand förmlich getrennt von der Rosette. Hebt man aber ein Stück, dessen vorjährige Blätter noch als Reste vorhanden sind, heraus, so wird alles klar. Die Blätter umhüllen den Blütenstengel unten. In den Achseln des dritten und zweiten Laubblattes des gestauchten Rhizomes stehen kleine meist schlafende Augen. In der Achsel des vierten Laubblattes steht sowohl der Blütenstand wie die Rosette. Da der Blütenstand terminal ist, so ist er das „Ende“ des vorjährigen Sprosses. Der oberste Achselspross war als neuer Langtrieb determiniert und hat sich als Rosette in diesem Jahr entfaltet.

Der Blütenstengel ist am Grunde von Laubblättern nicht mehr umgeben, wohl aber trägt er unten ein Schuppenblatt und oben in 1/3-Stellung Hochblätter. Die Laubblätter der Rosette sind verdreht gegenständig. Es ist das immer die gleiche Er-

scheinung bei vielen Orchideen. Die Schuppenblätter jedes Triebes sind gegenständig, dann verdreht sich die Stellung und geht mehr oder minder klar in 1/3-Stellung über. Die Rosette trägt ein Schuppenblatt, das seinen Rücken dem Blütenstand zuwendet. Das zweite Blatt ist eine Zwischenbildung zu den Laubblättern. An der Basis des ersten, sicher aber des zweiten Laubblattes sieht man die Entstehungskörper der Rüben. In der Achsel der beiden letzten Laubblätter sind Augen vorhanden. Diese sind zur Blütezeit noch klein, schwellen aber später an. Das oberste aufrechtstehende, sich einem Hochblatte nähernde Blatt trägt in seiner Achsel den nächstjährigen Trieb. Die Spitze ist später deutlich als Blütenstand zu erkennen.

Gegen Ende Mai sind die Laubblätter noch grün; auch die Schuppenblätter leben noch. Der Herbstblütenstand ist deutlich zu erkennen. Daneben liegt die grösste Knospe, der Herbsttrieb. Dann fallen die Knospen ab. Die neuen Rüben beginnen, die Blätter zu durchbrechen. Die alten Rüben werden runzelig. Mitte Juni haben sich die alten entleert und verdorren ebenso wie die Blätter. Die

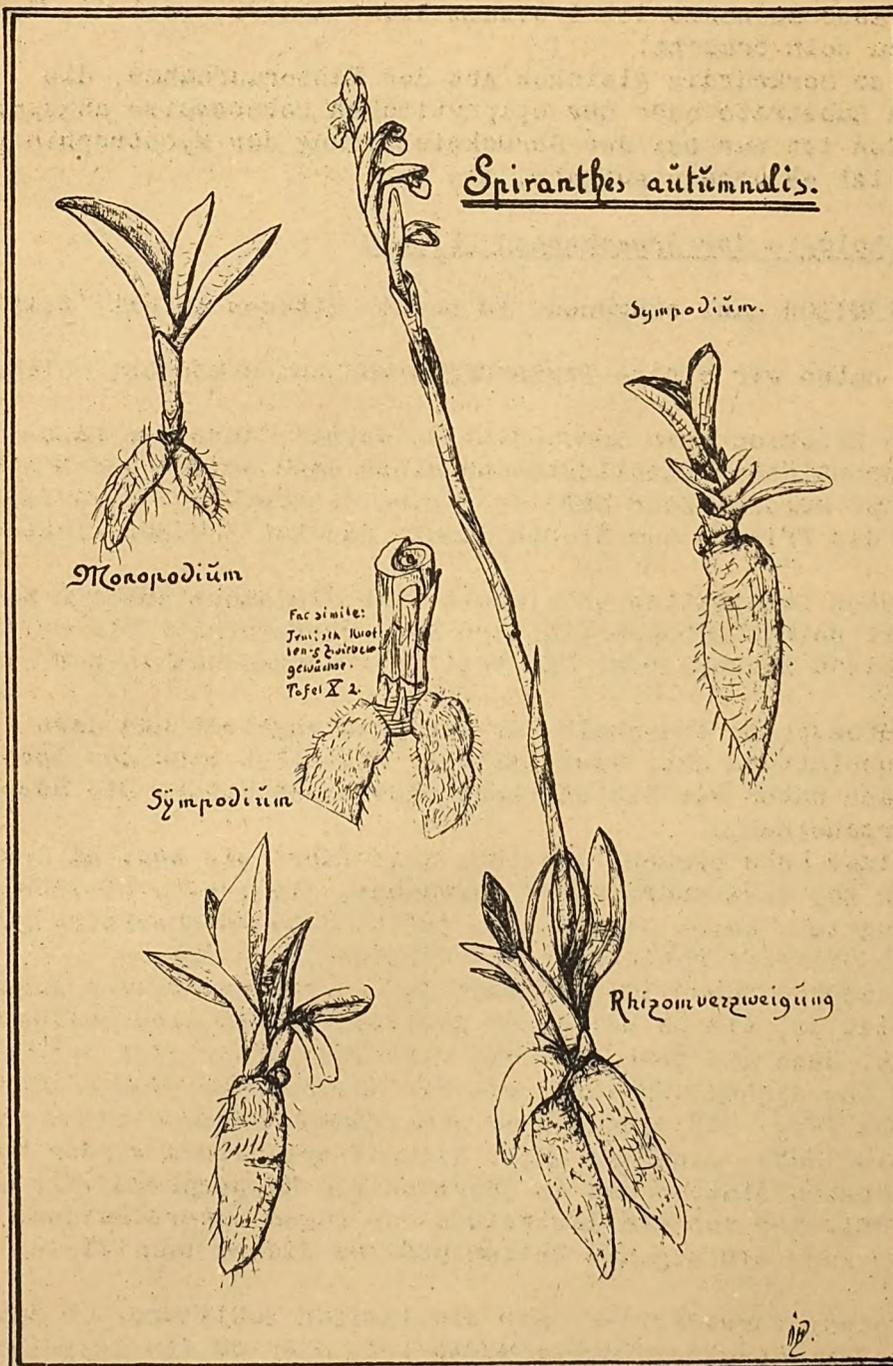


Fig. 57. - *Spiranthes spiralis*.

neuen noch unverpilzten Rüben sind schon ausgewachsen und beginnen allmählich, die Pilze aufzunehmen. Aber die Rhizodermis bildet sich bald zum Velamen um.

Nun kommt der Sommerschlaf. Im Spätsommer beginnt das Treiben der Blätter und das Blühen. In dieser Zeit der regen Transpiration kann die Pflanze also nur durch Kohäsion Wasser aufnehmen.

Es ist noch hinzuzufügen, dass das Rhizom bis zum obersten Laubblatte gestaucht bleibt und durch die geringe Kontraktion der Rüben, die sich zum Teil als Wölbung kund gibt, am Boden gehalten wird. Der Blütenstengel hat oben gestreckte Internodien.

Der Blütenstand ist bis zum Herbste ebenso völlig abgestorben wie das zugehörige Rhizomstück. Der neue Spross bringt einen Absatz zustande. - Wir wollen nun die Bauverhältnisse ins Auge fassen. An den Beginn stellen wir die

#### Pilzverdauung.

Die Verdauung der Pilze im Mycorrhizom sowie in den Wurzeln von *Spiranthes* wurde von uns an verschiedenartigst gefärbtem Material studiert. Besonderes Gewicht möchten wir hier auf die klaren Bilder bei der Hämatoxylinfärbung legen. Das Wesentliche ist von uns in den beiden Tafeln, Figuren 58 und 59, festgehalten worden. Da wir aber nichts an ihm sehen konnten, was weitergehendes Interesse verdiente, so verzichteten wir auf seine Beschreibung.

Dagegen wandten wir mit Erfolg die GIEMSA-Färbung zur deutlichen Sichtbarmachung der Nukleoli an.

Im Anbeginn (Fig. 58,1) sind die Kerne der Pilzverdauungszellen durch einen ungemäin grossen Nukleolus ausgezeichnet. Diesen umgibt eine Vakuole von nicht weiter Ausdehnung. Im ganzen mit Hämatoxylin stark tingierbaren Gerüste sind eine grössere Anzahl von kleinen Nukleoli eingestreut. Auch diese kleinen Kügelchen sind je von einer Vakuole geringer Weite umgeben. Die Zelle enthält noch die Stärke, welche hier sich mit Jod rötet.

Die erste Wandlung erfolgt, wenn Pilze durch die Haare und Kappenzellen eingedrungen sind und die Zellen in der Nähe der Intercutis durchwachsen haben. Der Kern aller Pilze anlockenden Zellen vergrössert deutlich die Vakuolen um die Kügelchen und den Nukleolus. Dadurch mag wohl der Kern anschwellen, und das Gerüst sich gelockert weniger tief färben. Damit geht gleichzeitig die Stärke in Lösung als eine Folge der Produktion von Diastase. Man hat oft den Eindruck, als ob sich die Kügelchen in den Vakuolen gelöst hätten und als ob diese dann frei von Kügelchen ihren Inhalt in das Lumen des Plasmas ergössen. Das ist jedoch nur zu vermuten, nicht scharf zu sehen (Fig. 58,2).

Wenn nun der Pilz eintritt, so schwinden die weiten Vakuolen um die Kügelchen, dagegen bleibt die Vakuole um den Nukleolus bestehen. Mitunter findet man auch zwei grosse Nukleoli. In den Pilzwirtszellen in der Nähe der Durchlasskappe (11) verschwinden die Kügelchen zunächst völlig. Aber das ist nur so lange der Fall, als die Zelle als Pilzwirt wirkt. Später verhält sie sich ähnlich den anderen und verballt die Pilze oder tötet sie ab. Wir haben es hier somit nicht mit permanenten Pilzwirtszellen zu tun, sondern nur mit vorübergehenden.

In der die Pilze verdauenden Zone schwellen die Höhlungen um die Kügelchen an, diese werden gelöst und der Inhalt der Vakuolen in das Plasma entlassen (Fig. 59). Deutlich verschwindet der Stoffgehalt des Nukleolus. Offenkundig wird er vakuolig, wie BURGEFF (8) sagt. Besonders in der GIEMSA-Färbung macht es den Eindruck, als ob er in Kügelchen zerfalle (a und c) und als ob diese dann sich unter Mitnahme einer Vakuole in den Körper des Kernes verlören. Hier tritt die Lösung unter Anschwellen des Hohlraumes ein (Fig. 59). Besonders dieses Bild ist ungemein instruktiv. Deutlich war in der Hämatoxylinfärbung das Wandern der Kügelchen auf den Pilz zu zu sehen. Damit vollzog sich deren Lösung. Das Aufgehen der Vakuolen erschien besonders hübsch in den GIEMSA-Bildern. Das Kerngerüst ist in richtiger Färbung bzw. Differenzierung in Aceton rot gefärbt, die Kügelchen und der Nukleolus dagegen blau. Zu verwenden sind hier völlig säurefreie Reagentien. Die Überführung erfolgt in Xylol-Aceton. Als Beobachtungsflüssigkeit empfiehlt sich Immersionsoel,

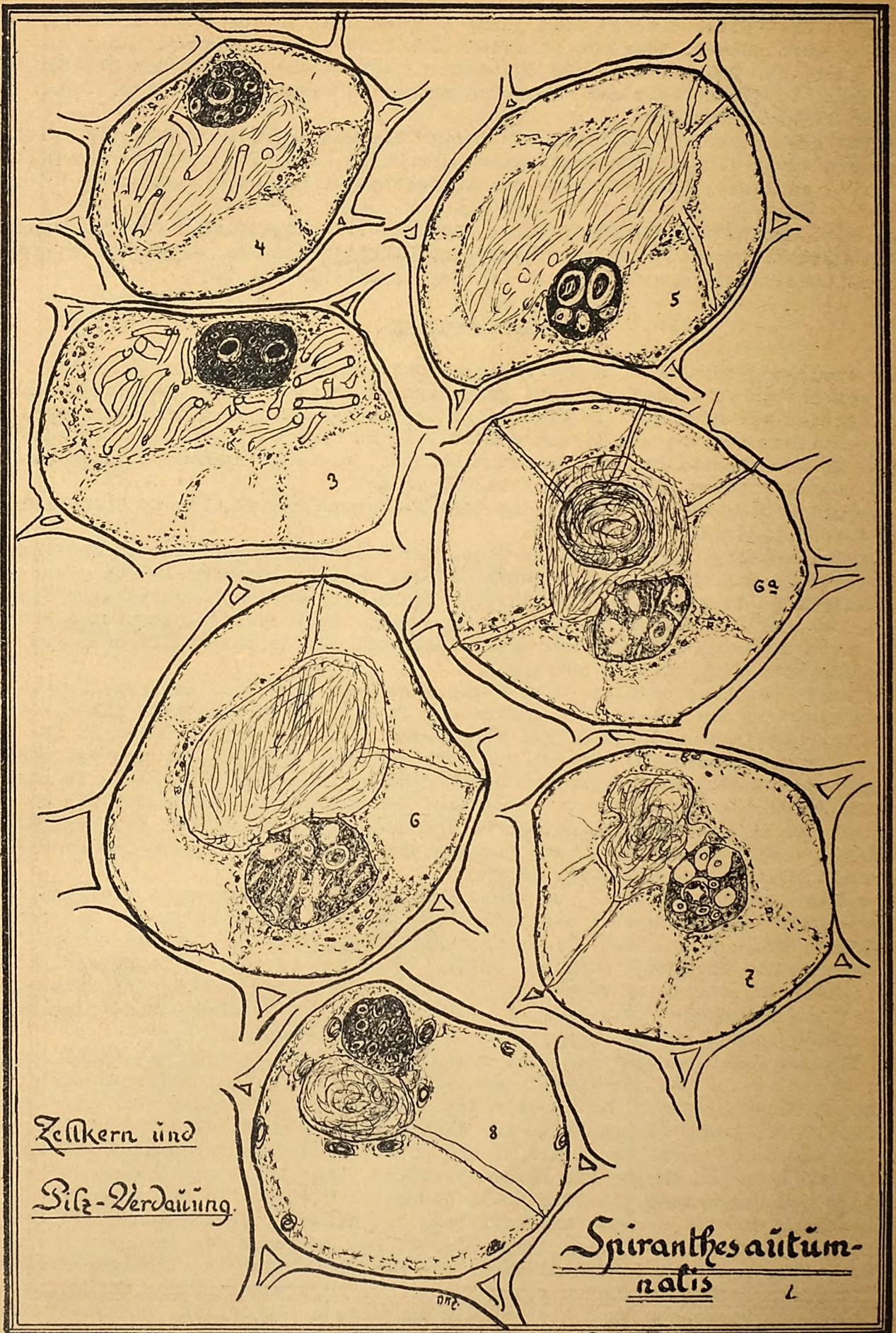


Fig. 58. *Spiranthes spiralis*. Kern und Pilzverdauung.

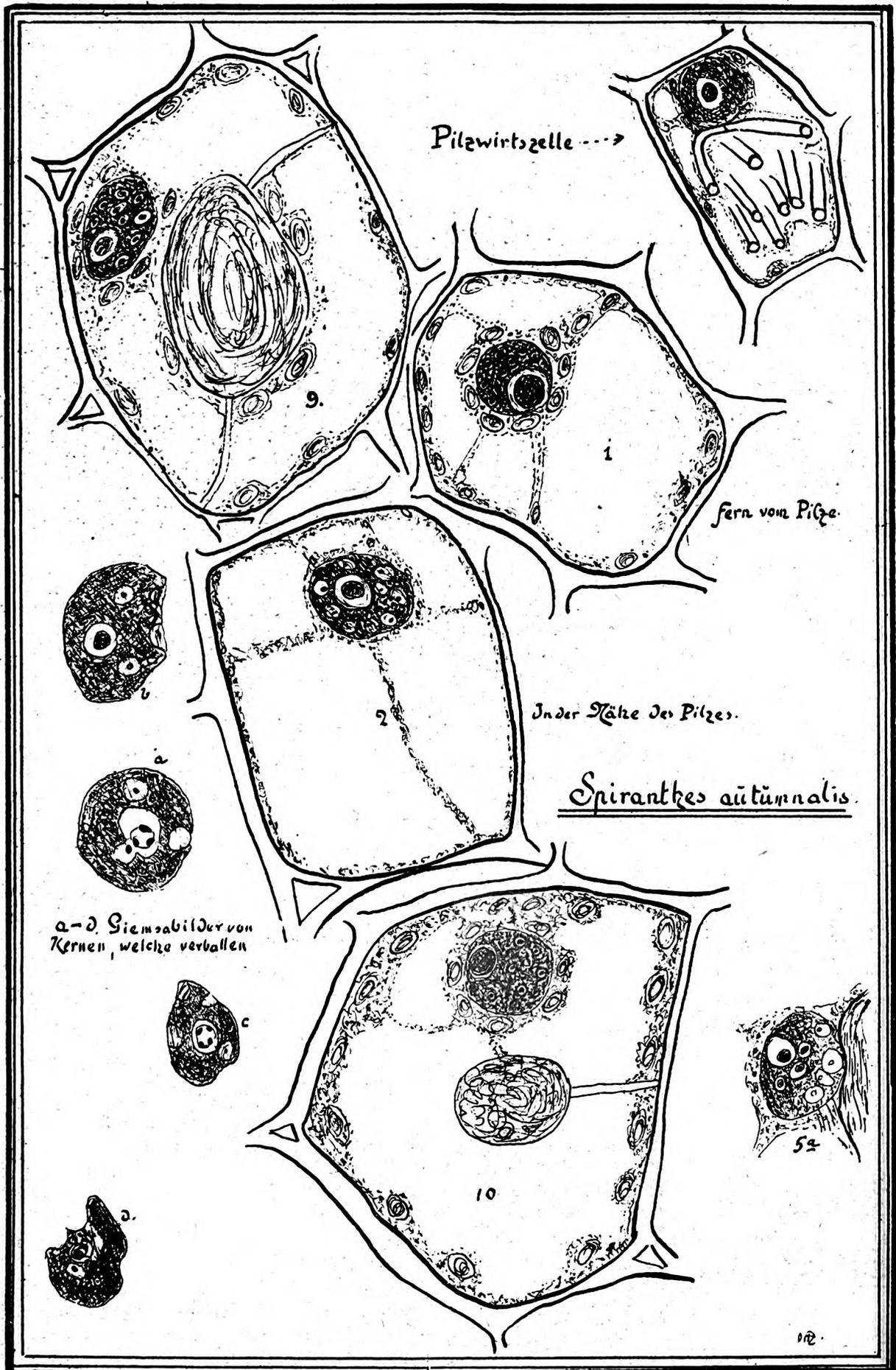


Fig. 59. Spiranthus spiralis. Kern und Pilzverdauung.

welches man eintrocknen lassen kann.

Mit diesen Vorgängen hält das Absterben und Durchscheinendwerden der Endophyten gleichen Schritt (Fig. 59). Der ganze Kern ist nun allmählich angeschwollen. Er ist nurmehr ganz leicht tingiert. Die Nukleoli und die Kügelchen sind fast völlig geschwunden. Man sieht fast nurmehr Vakuolen (Fig. 59, 6 und 6a).

Als Folge dieser Fermentproduktion und der Tätigkeit des die Pilze umschliessenden Plasmas werden die Pilze zusammengepresst und noch durchscheinender. Der Kern lagert sich hier nicht so fest an. Das vornehmliche Verdauen in seiner Nähe, die Kappenbildung ist nicht deutlich zu erkennen. Auch die anderen Tinktionen wie Pikrokarmine, Alaunkarmine und EHRLICHs Dreifarbenmischung liessen dergleichen nicht hervortreten. Die Pilzballen haben hier nicht die Eindrücke sondern sind gleichmässig abgerundet.

Nach vollendeter Verballung (Fig. 59) verdichtet sich der Kern zuerst an der abgewendeten Seite. Der Nucleolus regeneriert sich unter Vakuolenbildung, die Kügelchen erscheinen ebenfalls wieder.

Der nun dunkler färbare Kern entfernt sich vom Ballen. Die Stärke bildet sich von Neuem (Fig. 58, 59). Endlich ist der Kern wieder zu dem gleichen Zustande zurückgekehrt wie beim Ausgang (Fig. 58). - Das Spiel wiederholt sich, wie gewöhnt, oftmals.

Wir möchten diese Beobachtungen nicht verlassen, ohne allgemeine Folgerungen zu ziehen. Offenbar ist der Kern in hohem Masse an der Fermentproduktion beteiligt. Es ist nicht von der Hand zu weisen, dass das Material hierzu in dem Nucleolus und den aus ihm entstandenen oder neben ihm vorhandenen Kügelchen liegt. Es soll dies als eine Arbeitshypothese aufgestellt werden. Nur in wenigen Fällen ist man in der glücklichen Lage, die Produktion der Fermente und die Wirkung derselben in einer Zelle lokalisiert zu betrachten und gleichzeitig alle Stadien gesondert nacheinander beobachten zu können wie bei den Orchideen.

Dass aber das Material für eine Erzeugung von Fermenten in bestimmten körperlichen Massen vorhanden ist, ist eine in der Tierphysiologie geläufige Erscheinung. Es ist das bei den Speichel- und anderen Drüsen der Fall. Wir möchten es nicht von der Hand weisen, dass die Nukleoli ebenfalls nichts weiter sind als solches Material. Wir möchten da zunächst daran erinnern, dass in Scrophulariaceen sich sogar Eiweisskristalle in diesen vorfinden. Das Verschwinden dieser in der Folge der Prozesse der Kernteilung gibt ebenso zu denken, wie die Grösse der Nukleoli in wachsenden und Fermente-produzierenden Zellen.

Über das sonstige Bild der Mycotrophie bitten wir, das bei der Besprechung der Wurzeln (11) Gesagte heranzuziehen.

Die Pseudopodien waren an den Kernen nie stark entwickelt. So gelappte Formen wie bei den beiden vorhergehenden konnten wir nicht finden.

Über unsere einheimischen *Spiranthes*-Arten ist hinsichtlich der Pilzverdauung sehr wenig gearbeitet. BURGEFF (8) gibt für *Spiranthes aestivalis* das Fehlen einer regelmässigen Pilzwirtszellenschicht an. Der Pilz ist bereits von BERNARD isoliert und beschrieben worden.

Die australische *Spiranthes australis* hat GROOM (28) anatomisch beschrieben. Die nordamerikanische *Sp. cernua* war der Gegenstand einer Arbeit von MAC DOUGAL (22). Letzterer hat die Funktion der Durchlasszellen beschrieben.

#### Der anatomische Bau des Rhizomes.

Das untere Ende des Rhizomes der vorjährigen Wachstumsperiode, das den Blütenstengel trägt, ist mit seinem Ansatz stark metakutisiert. Diese Trennungszone geht durch die Verjüngungsstelle, welche den Ansatz der neuen Knospe des Sympodiums hervorruft. Die Zellen sind in mehreren Lagen dieser Umwandlung verfallen. Die Stränge sind verstopft. Das metakutisierte Gewebe zieht meist an der Aussen-seite des alten Rhizomgliedes hinauf und verschliesst die Basen der abgestorbenen Schuppenblätter. Dies alles ist in der halb schematischen Zeichnung unserer Figur 60 zu erkennen.

Das ganze Gewebe innerhalb der nur schwach verdickten Rinde ist von einer ge-

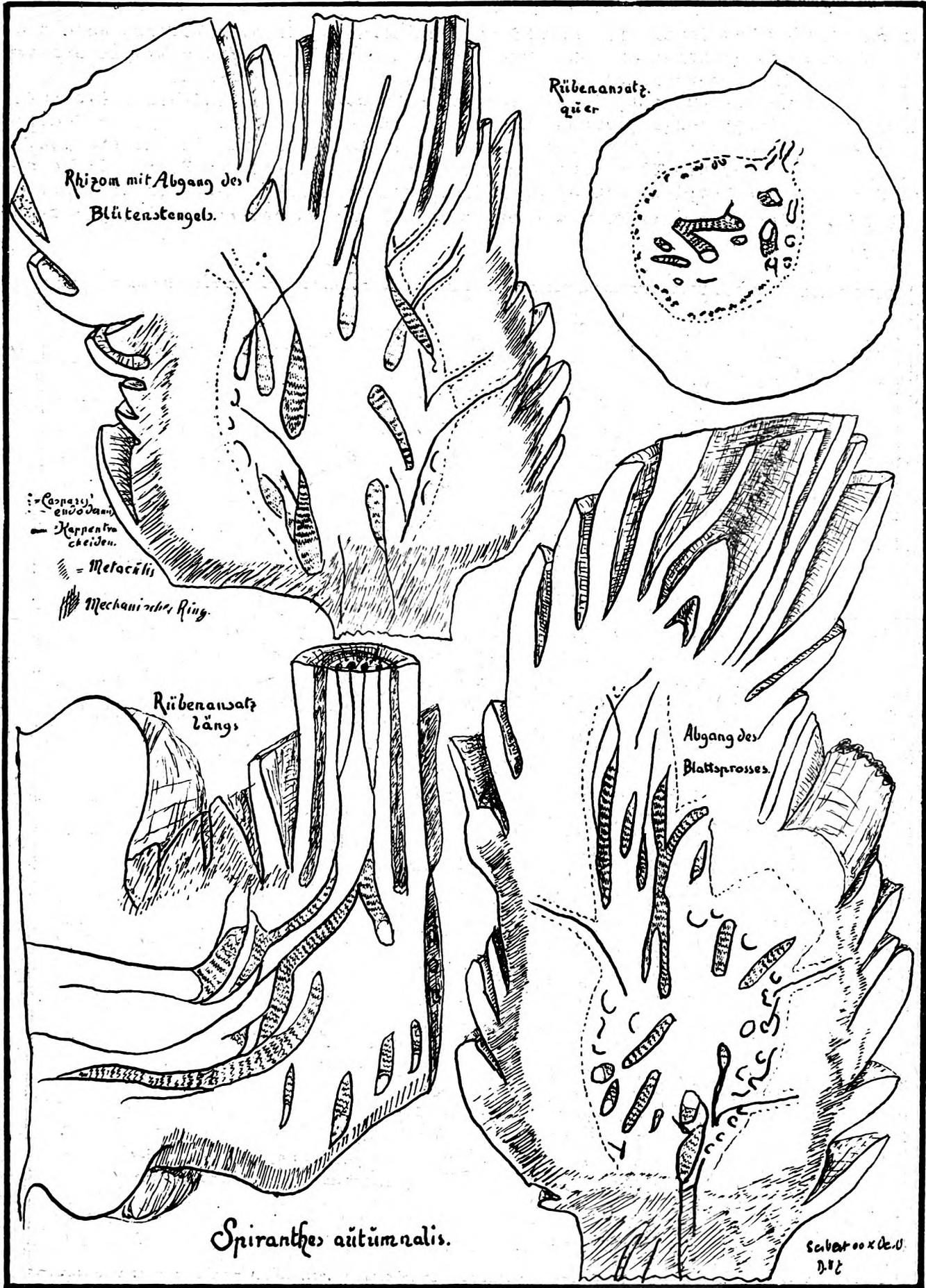


Fig. 60. - *Spiranthes spiralis*. Rhizombau.

meinschaftlichen Endodermis im CASPARY-Stadium umfasst. Diese schliesst auch den fertigen Teil des Rhizomes ab. Das Grundgewebe innerhalb des Zentralzylinders ist von Interzellularen durchzogen und besitzt schwach verdickte Wände.

Es ist nun unsere Aufgabe, den Abgang der Rübenwurzeln zu studieren. Die Anlage derselben erfolgt ausgesprochen endogen. Es ist ein sehr umfangreicher Komplex von Zellen, welcher zur Anlage führt. Eine deutliche Gliederung in Kalyptrogen, Dermatogen, Periblem und Plerom kann man erkennen: Besonders das Plerom ist ein ausnehmend grosser Komplex, wie es auch dem ungemein starken Marke entspricht. Der Abschluss der Wurzel erfolgt wie er normal in der Wurzelarbeit (11) beschrieben wurde.

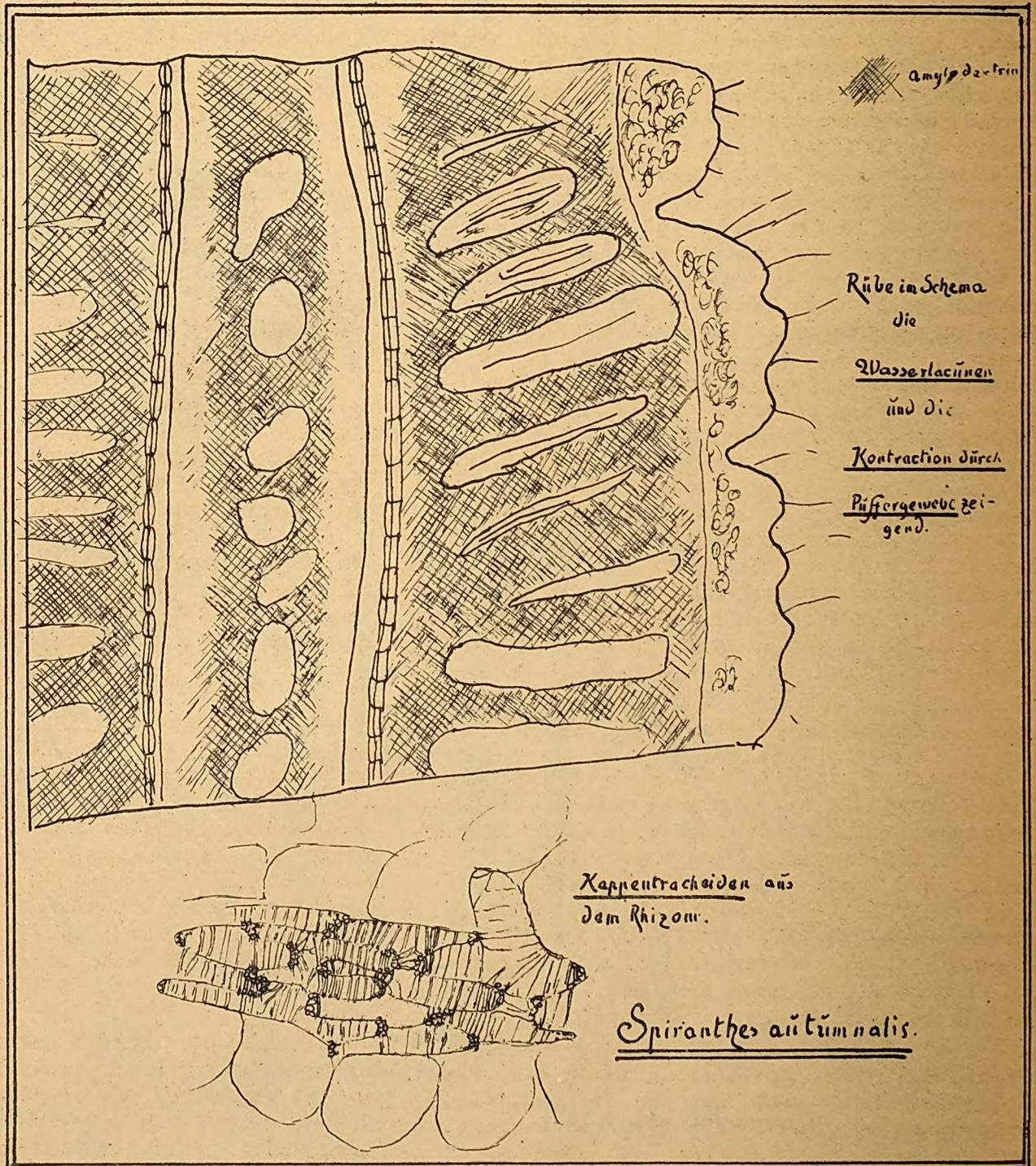


Fig. 61. - *Spiranthes spiralis*. Rübe und Kappentracheiden.

Es ist nun einiges über den Wurzelbau nachzuholen, das dort nicht gebracht wurde, weil es erst völlig im Zusammenhange verständlich wird. Legt man eine wohl ausgewachsene, noch nicht sich entleerende Rübe in Jodreagentien, so sieht man an Längsschnitten einen merkwürdigen gekammerten Aufbau, wie er in Fig. 61 wiedergegeben ist.

Die Rhizodermis und Interkutis ist in grosse und kleine Falten gelegt, ein Zeichen für eine nachträglich stattgefundene Kontraktion. Dieses erfolgt regelmässig, wenn die Rüben entleert werden. Zwischen dem amyloextrinreichen Gewebe sind mehr oder minder umfangreiche Zellkomplexe eingelagert, die sehr inhaltsarm sind. Häufig wurden sogar die Wände resorbiert. Die Kerne und das Protoplasma sind verschwunden oder doch sehr reduziert. Diese Komplexe haben linsenförmige Gestalt und liegen mit ihrer grössten Fläche in der Richtung des Querschnittes der Rübe. Die Komplexe sinken nun dadurch zusammen, dass sich die Zellen in der Rinde, welche viel Stärke führen, dehnen, so wie das in der Wurzelarbeit (11) für die Zinkenknollen von jungen *Dactyloctenopha* und *Platanthera* ausgeführt wurde. In der Folge ziehen sie die Wurzel zusammen, und das Rhizom versinkt um einen nicht grossen Betrag aber immerhin genügend, um sein Auftauchen über den Boden hinaus zu vermeiden. Der Aufbau ist hier nicht ganz derselbe wie er in der Wurzelarbeit beschrieben, sondern die Lakunen sind nicht so zu so regelmässigen Scheiben angeordnet. Das ist aber für die Funktion gleichgültig.

Diese Zellgewebe wirken daneben als regelrechte Wasserlakunen. Gebilde ähnlichen Baues finden wir in reichlicher Masse innerhalb des weitausgedehnten Zentralzylinders. Einzelheiten des Baues sind aus Figur 62 ersichtlich.

Das Vorhandensein eines reichlichen Wasserspeichers ist für die Pflanze eine Notwendigkeit; denn sonst könnte sie nicht mit ihren alten, nicht mehr lebensfähigen Wurzelhaaren und ihrer dicken Rinde den Blütenstengel und die Blätter versorgen.

Betrachten wir uns nun das Bündel in der Wurzel, so sind wir über dessen geringe Ausbildung erstaunt. Sollte das nicht seine Beziehungen zum markständigen Wassergewebe haben? Die Endodermis ist hier sehr deutlich mit einem CASPARY-Streifen ausgerüstet. Also von aussen ist ein lückenloser Abschluss des Markgewebes gegeben. Wäre es da nicht möglich, dass die Wasserlakunen ihr Wasser direkt nach oben abgeben, ohne dass die Leitelemente der Rübe in Beschlag genommen werden?

Wir kommen nun zum Bau der Bündel in dem Rhizomteile. Die Anordnung zeigt nichts Unbekanntes. Die Bündel verlaufen zuerst nach innen, biegen auf dieser Strecke leptozentrisch werdend um und gehen in die Knospen oder Blätter. Das Ganze folgt hier dem Palmentyp. Im Blütenstengel liegt dagegen das Abwandern und Durchlaufen von Internodien vor, wie es im ersten Teil der Axenbeschreibung (9) ausgeführt wurde.

#### Kappentracheiden und Wasserversorgung aus den Speichern.

Betrachtet man nun die Bündel solange der Holzteil röhrenartig das Leptom umgibt, so fällt die ungemein reiche Ausstattung mit Gefässen auf. Wenn sie abzweigen, wird das anders. Diese Ausbildung geht auch oben in die Rüben hinein. Es liegt auf der Hand, wie wenig die Gefässe der Wurzel die Versorgung dieser Unmasse von Tracheiden und seltener Tracheen vornehmen können.

Ganz auffällig wird das Bild nun, wenn man die Schnitte in Anilinchloral oder ein anderes Färbemittel der verholzten Elemente legt. Die Bündel sind bei schwacher Vergrösserung wie von Zickzackstreifen durchzogen. Wir haben das auf den Figuren 60, 61 bei schwacher Vergrösserung wiederzugeben versucht. Dieser Bau ist auch im Rhizom des Blattriebes völlig vorhanden.

Die Anwendung stärkerer Vergrösserung klärt die Sache. Figur 62 soll alles veranschaulichen. Die Einzelglieder sind auffallend kurz. Eine Verschmelzung zu Tracheen hat nicht oder nur wenig stattgefunden. Die Wände, welche sich dem Wasserstrom entgegenstellen, wurden ausnehmend stark verdickt. Die Leisten hier sind grösser und die Spalten eng. Dagegen an den Längswänden sind die Einzelglieder zum Teil H-artig verschmolzen. Die Wände selbst haben nur schmale und sehr

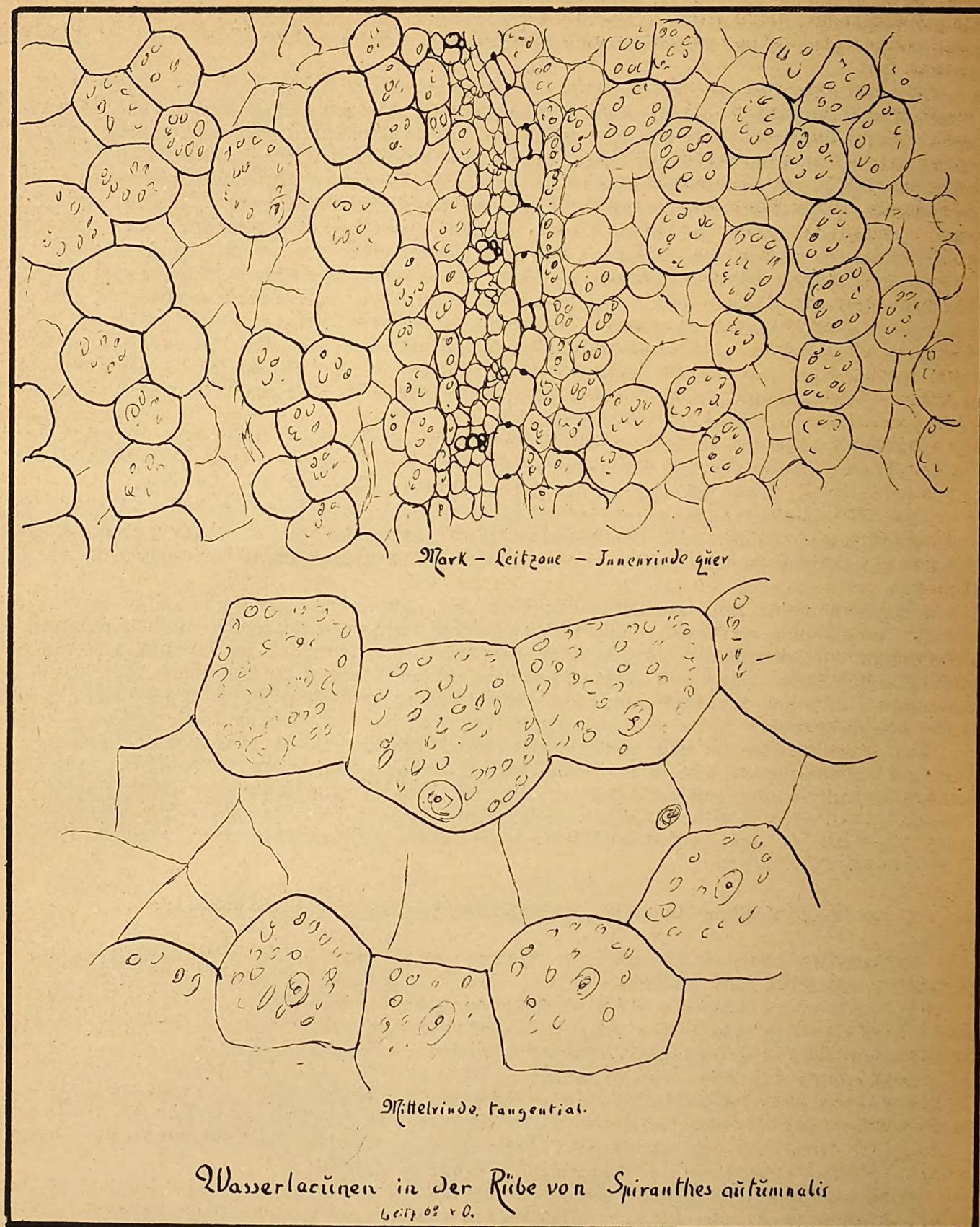


Fig. 62. - *Spiranthes spiralis* Wasserlakunen der Bulbe.

weit gestellte Leisten. Somit stellen diese Kappentracheiden, wie wir sie nun nennen wollen, in der Längsrichtung Leittracheiden dar, in der Querrichtung dagegen Speichertracheiden. Die unverdickte Schliesshaut an der Längswand vermag wie ein Velamen die umliegenden Zellen anzusaugen, wenn oben im Spross ein Minderdruck herrscht. Die Querwände werden dabei abgeriegelt.

Auf diese Art wird das Markgewebe angesaugt. Wir möchten hierin eine Einrichtung sehen, welche der von *Epipogon* gleichwertig wirkt und die Entleerung des Wasserspeichers bei Not ermöglicht, ohne damit die Durchleitung von den Rüben von aussen aufgenommenen Wassers oder des in den Speichern der Rinde aufbewahrten Wassers zu verhindern. Die Wasserspeicherung in der Rinde der Rübe steht vielleicht noch mit der Verpilzung in Beziehung. Es können die Pilze im Innern der Wurzel auch dann leben, wenn sie aussen zur Ruhe übergehen müssen.

Die genaue Betrachtung des Rhizombaues hat uns also ein ganz anschauliches Bild von der Möglichkeit, mit geringer Wasseraufsaugung zu leben, gegeben. Wenn das Wetter feucht ist, und wenn Tau fällt, so wird die Rübe sofort geladen, das Velamen ist dazu besonders geeignet, weil es tot ist. Das Aufsaugen erfolgt aber zu langsam, um eine stärkere Transpiration bei geringem Wassergehalt des Bodens zu versorgen. In diesen Fällen greift ganz von selbst das Speichergewebe ein.

Irgend welche sonstige Besonderheiten sind an dem Rhizome nicht mehr zu finden, wir möchten nur ein paar Worte beifügen über das

#### Amylodextrin.

Wenn man die Körner mit gewöhnlichem Lichte betrachtet, so glaubt man, einfache kleine Körner vor Augen zu haben. Das Bild ändert sich bei Verwendung der Niccols. Solange die Körner unverletzt sind, hat man den Eindruck einer optisch einfach brechenden Grundsubstanz, in welche doppelbrechende Teilchen eingebettet liegen. Besonders schön wird das nach Einlegen eines Gipsplättchens Rotviolett I. Die Erscheinung erklärt sich so, dass es sich um zusammengesetzte Stärkekörner handelt. Die Einzelteilchen sind polyedrisch und winzig. Diese verhalten sich normal. Wir möchten kurz erwähnen, dass das Amylodextrin von *Sturmia* sich wie gewöhnliche Stärke verhält.

Die Auflösung der Körner erfolgt so, dass man an der Jodfärbung die Umwandlungen durch Farbumschlag erkennen kann. Im allgemeinen sind diese Dinge nicht so leicht in der Pflanze zu beobachten, wie man das im Reagenzglas zeigen kann.

#### Blütenstengel.

Dieser sitzt mit seinem Grunde fest auf. Das Sklerenchym geht noch in das Ende des Rhizomes. Die verholzten Elemente sind zur Blütezeit in dem mechanischen Ringe ganz leidlich entwickelt. Innerhalb der Blütenregion fehlen sie. Hier finden noch die eigenartigen Torsionen statt, deren Mechanik für eine andere Arbeit aufgespart werden soll.

Bei Beginn der Blütenregion ist der Stengel von Drüsenhaaren bekleidet. Der lange Stiel ist mehrzellig und trägt an seiner Spitze ein Drüsenköpfchen. Über deren Funktion haben wir keine Untersuchungen angestellt. Es wird sich wohl vermutlich um Schutzdrüsen handeln.

Wir wollen nun die Herbst-Wendelorchis verlassen und uns ihrem Gegenstück vom feuchten Standort zuwenden.

#### *Spiranthes aestivalis.*

Die Standorte dieser Pflanze sind meist ganz eigen geartet. Es handelt sich um Quellmoore. Die Moose sind Hypnaceen. Der Untergrund ist kalkhaltig. Zudem überschwemmt das Mineralsalz-führende Wasser den Standort ziemlich regelmässig. In der Schweiz ist es meist das sogenannte Schoenetum, das sein Vorkommen anzeigt. Bei uns in Bayern dagegen ist es nicht so strikt an diese Formation gebunden. Doch handelt es sich immer um quellige Stellen. Die Begrasung ist sehr dicht aber nicht

sehr hoch. Wenn sich einmal das Rohr (*Phragmites*) so recht breit macht, dann verschwindet die Pflanze. Ebenso fehlt sie an den Standorten der hohen Molinien. Die niedrige Wuchsform der *Molinia* ist ihr nicht hinderlich, wie auch die Kümmerform des Rohres. Häufig wächst sie in Gesellschaft von *Orchis paluster*, *Dactylorhiza* und *Liparis*. Doch sind die Besiedlungen nicht immer die gleichen. Das Sumpfkraut und die anderen Ophrydeen gehen auch in das hohe Röhricht an überschwemmten Stellen mit hohem Wasserstand hinein. Die *Sturmia* geht dagegen auf die Torfmoorbestände.

Die Untersuchung dieser Standorte der *Spiranthes aestivalis* ist leider noch nicht weit genug gediehen, um zu völliger Klarheit zu gelangen, doch dürften die Säurezahlen noch nicht zu hohen Werten angestiegen sein; denn daran ist der Kalk hinderlich. Die Luftzufuhr dürfte aber im Boden nicht ungehindert sein, was auf starken Wassergehalt zurückzuführen ist. Das Abfließen des Wasserüberschusses wird keine allzu grossen Mengen von Salpeter sich im Boden anhäufen lassen. Es werden sich immer noch Stickstoff-haltige, noch nicht mineralisierte Substanzen genügend vorfinden, um den Pilzen ein Leben zu ermöglichen. Wir möchten den Boden für periodischen halten. Es dürfte in ihm in einer Zeit reicher Niederschläge bei gutem Abfluss eine zeitweise Verarmung an Mineralstoffen eintreten. Dann werden Zeiten kommen, wo diese wieder reichlicher da sind. Im Boden dürfte durch die sehr dichte Bewurzelung der *Schoenus*-Rasen und der *Molinia* eine starke Konkurrenz um die Nährstoffe in der für die Pflanze gut verarbeitbaren Form vorliegen. Dagegen werden die Mycotrophen etwas aus dem Kampfe um die Nährsalze sozusagen herausgerückt. Der Standort hat eine gewisse Ähnlichkeit mit denen der *Dactylorhiza*, etwa *Orchis latifolia*. - Es ist daher auch kein Wunder, wenn in der

#### Entwicklungsgeschichte

gewisse Ähnlichkeiten bestehen. Auf diesen Umstand haben wir bei unserer kurzen Notiz über diese (17) hingewiesen. Schon im zweiten Jahre erscheint ein kleines Laubblättchen. Das ist ein Zeichen für die an diesen Orten geringe Transpiration, die auch einem Keimmycorrhizom mit zwei Gliedern (Fig. 63, 64 II F) die Wasserversorgung ermöglicht. Es ist diese Differenz der vorhergehenden Art gegenüber

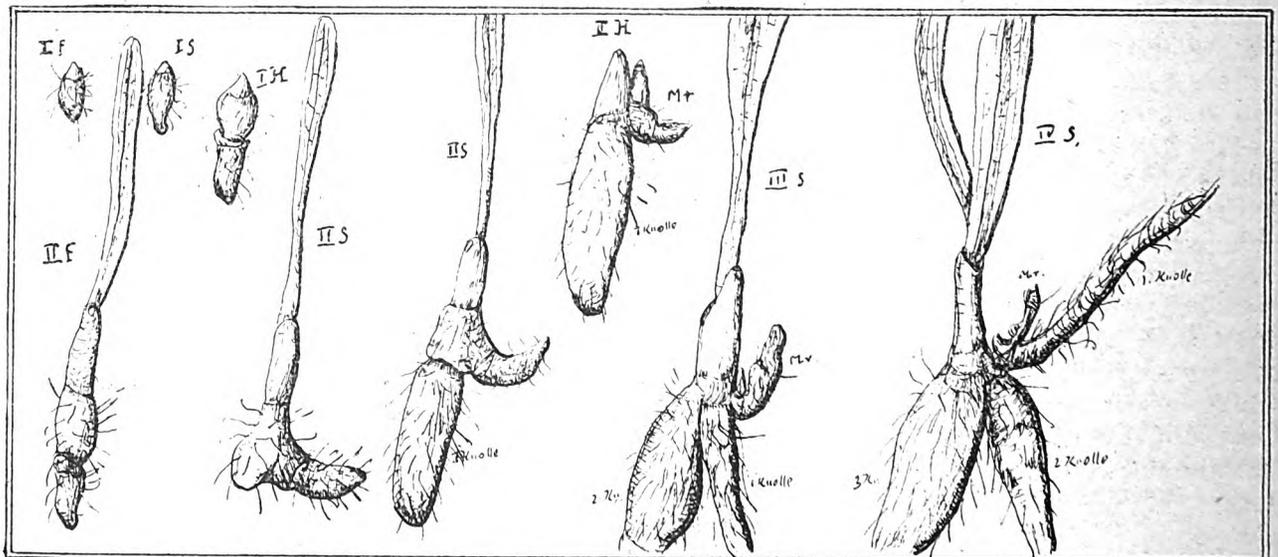


Fig. 63. - *Spiranthes aestivalis*. Entwicklung.

ganz kennzeichnend. Die Arten trockener Standorte erlangen erst viel später die Laubblätter, wenn sie dies nicht durch eine Anlage von Wurzeln erleichtern (*Orchis Morfo*). Die erste Wurzel wird auch hier früh angelegt. Bereits im Herbst des zweiten Jahres erscheint sie (Fig. 63). Damit hat denn das Mycorrhizom sein Ende. Es wird von der im Innern angelegten fleischigen Wurzel zerdrückt und

durch deren Kontraktilität nach oben gehoben. Bereits an so jungen Stücken ist diese kenntlich. Ihrem Bau nach ist die Wurzel ausgezeichnet zur Mycotrophie wie zum Speichern von Amylodextrin, sonstigem plastischen Material und von Wasser geeignet. Sie hat genau den Bau der Wurzel von *Sp. spiralis*, so dass wir das dort Gesagte auf diese Pflanze völlig übertragen können.

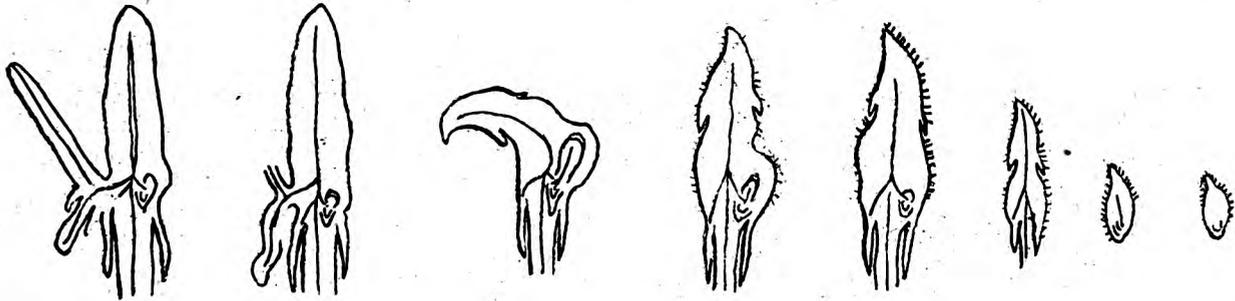


Fig. 64. - *Spiranthes aestivalis*. Entwicklung.

#### Das Widerspiel von aufsteigenden Rhizomen und kontraktilen Wurzeln.

Ganz charakteristisch ist für diese Pflanze das Hinabziehen der jungen Teile in den Boden. Die Axenteile wachsen aufrecht, und die Wurzeln ziehen sie durch eine regelmässige Kontraktilität nach unten. Ein solches Widerspiel von nach oben gehenden und nach unten ziehenden Teilen ist für eine Sumpfpflanze mit ihrem „wachsenden“ Boden äusserst günstig. Es ist das auch wohl ein Grund dafür, dass diese Orchideen sehr frühzeitig Blätter entfalten. Ist die Pflanze zu sehr in die Tiefe gelangt, so fehlt es am nötigen Atemsauerstoff. Die Pflanze muss förmlich nach oben streben. Im Niedermoor und in ähnlichen Bodenbildungen haben wir die baldige Aufgabe des wurzellosen Mycorrhizomes, die frühzeitige Beblätterung und bei der erwachsenen Pflanze das „Widerspiel“. Bei den Hochmoororchideen haben wir ein oberflächliches Keimen und einen Mangel von Bewurzelung (*Malaxis*). Diese Pflanze strebt nur nach oben, um mit den Torfmoosen gleichen Schritt zu halten. Die Liparideen haben alle das Bestreben, nach oben zu wachsen, jedenfalls können sie es. Sie können daher auch das Sphagnetum besiedeln. Betrachtet man zum Beispiel die Keimlinge von *Orchis maculatus* und auch die alten Stücke davon und ihnen nahestehender Formen, so fällt jedem in der Kampfzone des Übergangsmoores die überstarke Verlängerung der Rhizome auf. Auf die in dieser Hinsicht ganz schlagende Änderung in der Form der Keimlinge bei *Platanthera*, welche auch auf Moore gehen kann, werden wir später zurückzukommen haben. Vorausgreifend können wir jetzt schon hervorheben: die Keimlinge kommen eher zur Blattbildung, die Wurzeln erscheinen eher, die Rhizome und Mycorrhizome verlängern sich. Auch die erwachsenen Stücke bekommen kontraktile Wurzeln.

Die Weiterentwicklung der Keimlinge ist nun sehr eintönig. Jedes Jahr wächst der Spross monopodial mit seiner Spitze fort. Das Bild wird durch die regelmässige Kontraktion höchst eigen (Fig. 63 IIS, IVS und besonders Monopodium auf Fig. 65). Die alten Wurzeln bleiben erhalten. Wenn das Monopodium aufgegeben wird, kommen wir zum

#### Bau des erwachsenen Sympodiums.

Die Wurzeln werden von Jahr zu Jahr immer länger. Die Pflanze besitzt viel schlankere Rüben als *Spiranthes spiralis*. Die am tiefsten gelegene Wurzel ist immer die jüngste. Sie hat durch ihr Hinabsinken, das ebenfalls durch Puffergewebe wie oben erfolgt, die älteren nach oben verschoben. Die Wurzeln leisten bei dem Vorgange einen Widerstand, der nur durch Umbiegen der Ansatzstelle am Rhizome ausgeschaltet wird.

Dieses merkwürdige Entwurzeln der alten Rüben und das Umlegen des Rhizomes hat die alten Systematiker zu der Aussage gebracht, die Pflanze hätte zweierlei Wurzeln, dünne Aufnahmewurzeln und dickere Speicherwurzeln. Sieht man sich die Sache genau an, so wird man die Unrichtigkeit sofort erkennen. Um alles ganz deutlich zu machen, haben wir die Detail-Figur 66 gegeben. 1 stellt eine blühende Pflanze in der Ansicht dar. Wenn man diese betrachtet, so könnte man sehr leicht meinen, die Wurzeln b, c, d und e seien dünnere Saugwurzeln und diese seien durch Übergänge mit der Speicher-  
rube a verbunden. Das scheint vornehmlich beim Untersuchen von Herbarmaterial so zu sein.

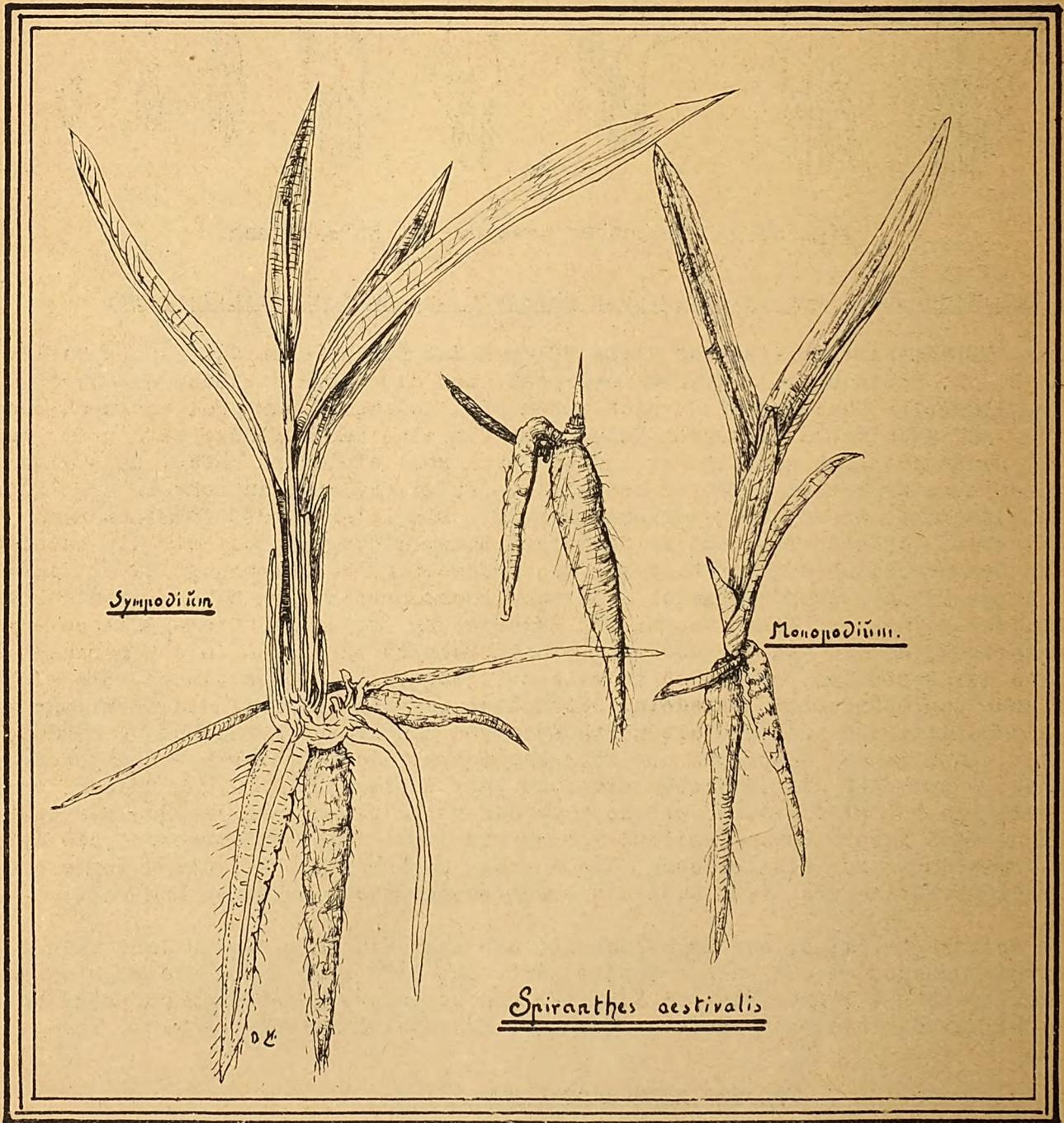


Fig. 65. - *Spiranthes aestivalis*. Monopodium und Sympodium.

Die Zeichnung Fig. 66,4 stellt diesen Spross nach Entblättern von der anderen Seite dar. Die sympodiale Natur dieser blühenden Pflanze ist nun schon ganz deutlich. Wir fanden keine nicht blühenden Sympodien. Doch möchten wir im Hinblick

auf *Spiranthes spiralis* die Frage nach deren Existenz nicht so ohne weiteres verneinen. Die Axe wurde (Fig. 66,4) etwas auf den Betrachter zu gebeugt. Die Rübe a ist daher nach oben gehoben, das Bild ist nicht der Lage im Boden entsprechend. Die Wurzeln d und e sind nun deutlich als zum vorjährigen Sprosse

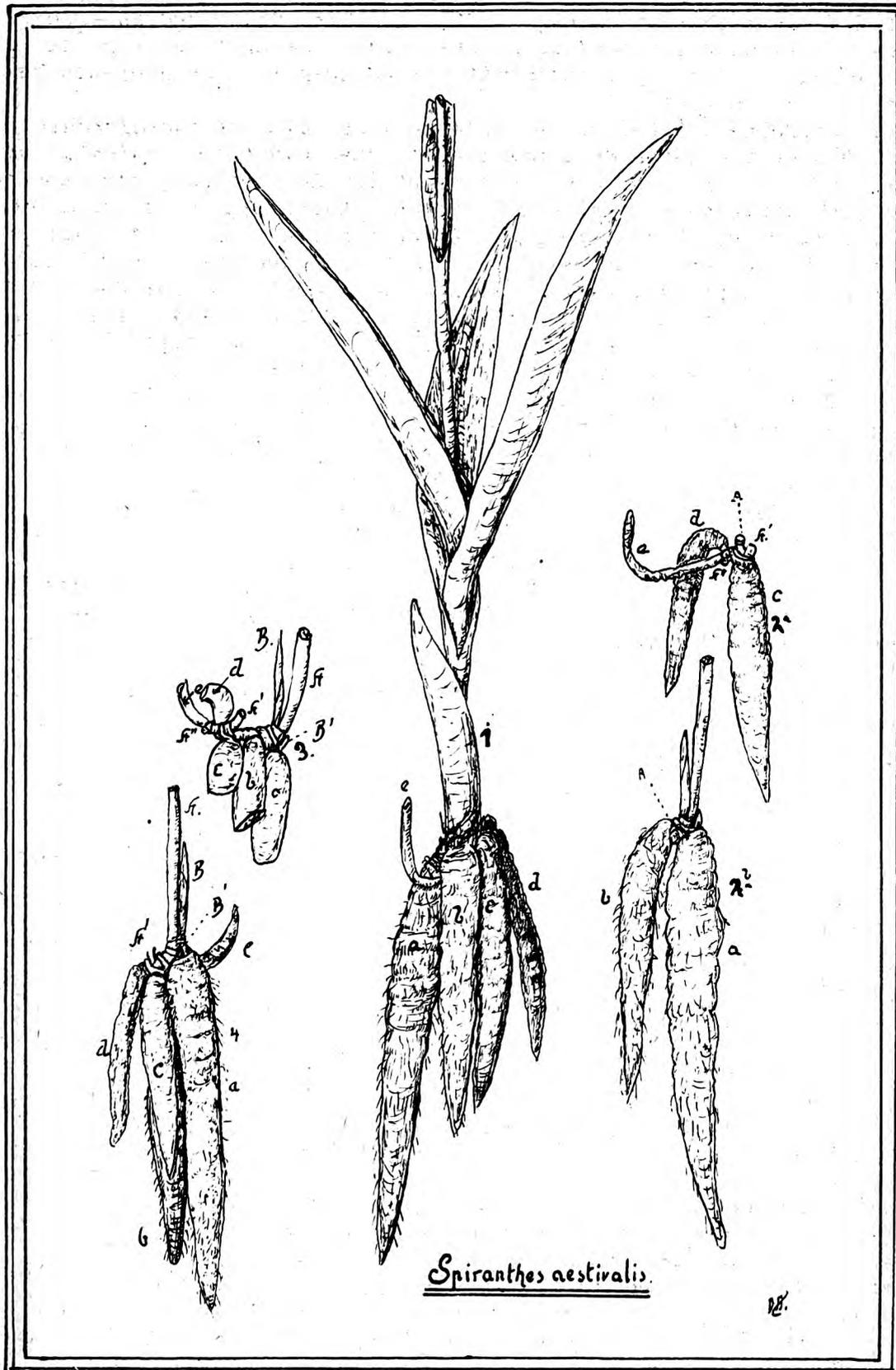


Fig. 66. - *Spiranthes aestivalis*. Organographie.

St' gehörig erkenntlich. Sie haben auch ihre Haare meist verloren. Das ist eine Folge des Heraushebens aus dem Substrate durch die Kontraktion. Ungeklärt ist nun aber noch die allerdings völlig gebräunte und meist vermorschende Wurzel e. Diese ist durch die Wurzel geschoben. Nehmen wir, um uns darüber Klarheit zu verschaffen, den Wurzelstock auseinander oder biegen das alte Rhizom nach aussen, so erkennen wir den Rest des vorvorjährigen Stengels St' in Fig. 66, 3 und 2a. Deutlich ist nun die Wurzel e als diesem angehörig kenntlich. Der Wechsel der Lage der neuen Glieder des Sympodiums führt gemeinsam mit der Kontraktion der jüngsten Teile zu diesem Einrollen der Rhizome.

Die Vegetationsfolge ist bei dieser Pflanze genau die von *Dactylorchis*. Im Spätherbste schlagen die Rüben aus. Sie liegen genau wie bei *Sp. spiralis* am Grunde der unteren Blätter. Sie speichern die nicht zur Samenbildung verbrauchten Stoffe als Amylodextrin oder sonstige plastische Stoffe. Die Verpilzung ermöglicht einen Neuerwerb von Kohlenstoff und Stickstoff. Der Spross ist von drei Schuppenblättern bekleidet. Diese sind genau so langgestreckt in der Knospenlage wie bei den anderen Sumpforchis-Arten. Auch diese Einrichtung ist durch die Überschwemmung im Frühjahr und Herbst verständlich. Die Triebe halten Luft und ragen in diese hinein. Die Rüben werden in der Regel zu zweien im Jahre an der Blütenpflanze angelegt. Doch gibt es auch Stücke mit nur einer solchen.

In den Achseln der Laubblätter stehen die Augen. Es ist meist nur ein kleines schlafendes B' im vorletzten Blatt vor dem Blütenstengel vorhanden. Das höhere gibt dem nächsterbätlichen Spross den Ursprung. Die Laubblätter sind noch klein.

Im Frühjahr entfalten sich drei Laubblätter, die am Rhizome stehen. Die Scheiden werden um so länger, je höher hinauf die Blätter inseriert sind. Diese umschliessen den Blütenstengel, der mit den Blättern gleichzeitig am selben Triebe vorhanden ist. Der Blütenstengel trägt zwei Laubblätter. Unten ist er glatt, oben dagegen in der Blütenregion behaart wie bei *Spiranthes spiralis*.

Die Blütezeit fällt bei *Spiranthes aestivalis* etwas später in die trockenere Zeit des Sommers. Wir möchten das auf die Kleinheit des Blattwerkes und auf die Eigenart der Wasserversorgung zurückführen, welche es eben der Pflanze mit ihren abgeschlossenen Wurzeln erlaubt, durch das Velamen, die Wasserspeicher und die Kappentracheiden auch in dieser Jahreszeit die Austrocknung zu überstehen. Die *Dactylorchis* und *Orchis paluster* sind dazu nicht imstande und diese sind daher schon längst eingezogen.

#### Innerer Bau.

Dieser hat sehr viel mit *Spiranthes spiralis* gemeinsam. Wir haben die so paradoxe Ähnlichkeit einer Sumpfpflanze und einer solchen von trockenen Halden schon zu oft erwähnt, um damit noch viele Worte verlieren zu müssen.

Der Schilderung können wir nur noch wenig hinzufügen. Wir möchten nur erwähnen, dass die Kontraktilität durch Puffergewebe der Rüben in keinem uns bekannten Falle sich so gut studieren lässt wie hier, wo sie mit völliger Regelmässigkeit in Erscheinung tritt. Man kann die Wurzeln direkt im physiologischen Praktikum zum Zeigen der Erscheinung verwenden. Die relative Häufigkeit in den Schoenen der Schweiz macht die Materialbeschaffung nicht einmal so schwierig.

Eine gewisse Besonderheit ist die Metakutisierung der alten Rhizomteile, welche Schnitte durch den Ansatz derselben bei Färbung mit Safranin oder Phloroglucin so ganz absonderlich erscheinen lassen. Es kommt dann dazu das Bild der Kappentracheiden, um uns etwas ganz Ungewohntes zu zeigen. Die Metakutisierung eilt im Zentralzylinder voraus, die Rinde hinkt nach. Es ist uns dies durch die eigenartige Wasserresorption aus den Speichern der Rübe verständlich.

Mit diesen *Spiranthes*-Arten haben wir den Kreis der *Acrotonae* unter unseren einheimischen Orchideen hinsichtlich der Axenorgane vollendet und wollen uns in einer bald erscheinenden Behandlung den *Basitonae*, einem viel gleichmässigeren Kreise zuwenden.

## ZUSAMMENFASSUNG EINIGER ERGEBNISSE DER ARBEIT.

*MALAXIDEEN.*

Es wird versucht, aus der Eigenart der Standorte, aus dem Wachsen zwischen Moosen die Eigenart des Baues und der Entwicklungsgeschichte zu verstehen. Die Entwicklungsgeschichte aus dem Samen wurde für *Liparis* und *Achroanthus* genauestens beschrieben. Die Vermehrung durch Bulbenaugen ist für alle drei einheimischen Genera gefunden. Die Entwicklungsfolge aus den Blattaugen von *Malaxis* wurde einem genauen Studium unterzogen.

Hinsichtlich der Mycorrhiza liegen hier ganz besonders gelagerte Fälle vor. Die Verdauung der Pilze erfolgt in dem Mycorrhizom. Die Wurzeln vermitteln die Übertragung der Endophyten, nicht aber deren Ausbeutung.

Im Rhizombau ist ein gutes Beispiel für Sparstärke vorhanden, insofern als die Pilze nur die Stellen und Stärkemengen ausbeuten, welche dazu „bestimmt“ sind. Die Rindenschichten und ihre Stärke wird zu Velamen-artigen Zellen umgebaut. Das tote Gewebe auch der Bulbenhüllen wirkt als Kohäsionsmechanismus zum Heben des Wassers ohne lebendes Gewebe. Dadurch kann eine Konzentration der Lösungen eingeleitet werden.

Des Weiteren wird die Art des Wuchses und der Organographie auf die Standorte zurückgeführt.

*CORALLORHIZA.*

Es ist hier besonders die Entwicklungsgeschichte und der Bau der Meristeme bearbeitet worden. Die Haarwarzen und das Mycorrhizom sind eingehend besprochen, eine Eigenschaft, welche diese Pflanze in mancher Hinsicht den Malaxideen nahe bringt.

*EPIPOGON.*

So ähnlich diese Pflanze der vorhergehenden auf den ersten Blick ist, so ergeben sich bei genauer Untersuchung auch in der Morphologie und Anatomie eine ganze Reihe von Besonderheiten, welche sie an eine entferntere Stelle rücken. Einzelhaare ersetzen die Haarwarzen und anderes mehr. Die Entwicklungsgeschichte aus den Samen konnten wir nicht beobachten, dagegen haben wir ein besonderes Gewicht auf die Ausläufer-Augen gelegt. Es stellten sich da manche Parallelen zur Samenkeimung heraus. Der eigenartige Bau der Bulben und die Gefäßlosigkeit der Geweihrhizome bedurften einer besonderen Besprechung der Anatomie und Wasserversorgung der Blütenstände. Es kann sich um eine merkwürdige Variante der Kohäsionsmechanismen handeln. Die Zellkerne bei der Pilzverdauung sind sehr merkwürdig. Es finden sich hier bei der Pilzverdauung die auffälligen Kappen, die MAGNUS zuerst anführt. Es handelt sich um eine Erscheinungsform der Pilzballen. Auf die Beziehungen zwischen Zellkern und Verdauungsfermenten wurde hingewiesen.

*SPIRANTHES SPIRALIS.*

Neben der Entwicklungsgeschichte ist die Organographie einer besonderen Beachtung wert. Die dicken Rüben nehmen mit Hilfe ihres Velamens auf dem Wege eines Kohäsionsmechanismus das Wasser auf. Es füllen sich die Wasserlakunen. Aus diesen schöpft der Stengel wieder mit ganz eigenartigen Kappentracheiden ebenfalls auf dem Wege eines Kohäsionsmechanismus das Wasser.

*SPIRANTHES AESTIVALIS*

wird in seiner Entwicklungsgeschichte mit *Sp. spiralis* verglichen. Die Paradoxie des gleichen Baues von Feuchtigkeitspflanze und Xerophyt findet durch die Mycotrophie und den Kohäsionsmechanismus des Velamens ihre Erklärung. Die Kontraktion

der Wurzeln durch Puffergewebe ist hier sehr auffällig. Dieser Typus ist inzwischen auch bei *Oxalis* von uns gefunden worden und erfährt seine physiologische Bearbeitung und Beschreibung an anderer Stelle. Durch das Puffergewebe werden die jungen Rhizomteile immer nach unten gezogen. Eine Folge davon ist der Aufbau des Rhizomes und die Deutung alter Rüben als Nebenwurzeln. In der Arbeit wurde des weiteren die Fermentabgabe und das Schicksal der Nukleoli einer genauen Bearbeitung unterzogen. Aus der Gestalt der Pilze in der Zelle lässt sich der Satz ableiten: Die Nukleoli sind die Muttersubstanz der Fermente. Diese Nukleoli werden in feine Stücke zerteilt und nach Lösung auf die Pilze zugeführt.

#### ABSTRACT.

#### SUMMARY OF SOME RESULTS OF THE WORK.

Malaxideae. - It has been tried, from the nature of the standing places, from the growing between mosses, to comprehend the peculiarity of the structure and of the developmental history. The developmental history of *Liparis* and *Achroanthus* from the seed has been described precisely. The reproduction through bulb eyes has been found for all three native genera. The successive stages of development of the leaf buds of *Malaxis* were studied thoroughly.

The case is quite different with regard to the *Mycorrhiza*. The digestion of the fungi happens in the mycorrhizome. They mediate the transferring of the endophytes not their exhaustion. In the rhizome structure we have a good example for saving starch (*Sparstärke*) as far as the fungi only exhaust those spots and quantities of starch, which are predestinated for the purpose. The cortical layers and their starch contents are transferred into velamen-resembling cells. The dead tissue, also that of the bulb integuments operates as cohesions mechanism, lifting the water without the living tissue. Thereby a concentration of the solutions may be introduced.

Continuing, the way of growing and of organography has been led back to the standing place.

Corallorhiza. - Here especially the developmental history and the structure of the meristem have been examined. The hair warts and the mycorrhizome, a peculiarity which in some respect approaches this plant to the Malaxideae, have been thoroughly discussed.

Epipogon. - Though this plant is on first sight very similar to the preceding one, it shows on close inspection, in morphology as well as in anatomy, a series of peculiarities which move them to a more distant place in classification. Single hairs replace the hair warts etc. The developmental history from the seed could not be observed, but the stolon-eyes have been especially examined. There some parallels were noticed to the germination of seeds. The remarkable structure of the bulbs and the missing vascular bundles of the antler rhizome required a special discussion of the anatomy and the water supply of the inflorescence. The nuclei are very peculiar in the digestion of fungi. Hereby remarkable caps are found which have been mentioned already by *MAGNUS*. There is a form of fungi-bales. The relation between nuclei and digestive ferments has been pointed out.

Spiranthes spiralis. - Beside the developmental history is the organography worthy of special observation. The turnips take up the water by the aid of their velamen, in the way of a cohesions mechanism. The water lacunes become filled. Out of these the stem draws the way of a cohesions mechanism.

Spiranthes aestivalis has been compared in its developmental history with *Sp. spiralis*. The paradox of a similar structure of humidity-plant and xerophyt finds an explanation in the mycotrophy and the cohesions mechanism of the velamen. The contraction of the roots by buffer tissues is here very remarkable. In the meantime we have found this type also on *Oxalis*, and it shall be physiologically discussed and described in another publication. By the contraction the young rhizome parts are always drawn below. A consequence is the structure of the rhizomes and the interpretation of old turnips as lateral roots. The further loss of

*ferment and the fate of the nucleoles have been submitted to an exact investigation. From the form of the fungi in the cell the preposition may be derived: The nucleoles are the mother substance of the ferments. These nucleoles become divided into small pieces and after their solution are led to the fungi.*

## LITERATUR.

Ausser der in den vorhergehenden Arbeiten bereits angeführten allgemeinen Literatur, wie die Arbeiten von STAHL, BERNARD, GOEBEL, BURGEFF und die Arbeiten der Marburger Schule von A. MEYER sind die im Texte unter nachfolgenden Nummern bezeichneten Schriften verwendet worden.

- 1.) FUCHS und ZIEGENSPECK, Boden und Mycorrhiza, in MEZ, Archiv, III, 1923. -
- 2.) FUCHS und ZIEGENSPECK, Axen der einheimischen Orchideen II in MEZ, Archiv XVI, 1926. - 3.) HUBER, *Liparis Loeselii*, Sitz.Ber.d.Akad.d.Wiss., Wien, Math.Kl. Abt.I, 1921, S.130. - 4.) IRMISCH, Bot.Zeitung, 1847. - 5.) IRMISCH, Morphologie der monoc. Knollen- und Zwiebelgew., Berlin 1850. - 6.) IRMISCH, in Flora 1853, 6.b) Flora 1854, 6.a) Flora 1863. - 7.) GOEBEL, in Flora 1901, Heft I, 38. - 8.) BURGEFF, Wurzelpilze der Orchideen, Jena, 1909. - 9.) FUCHS und ZIEGENSPECK, Axen der einheimischen Orchideen, I, in MEZ, Archiv, XIV, 1926, S.165-245. - 10.) BERTSCH, in Veröfftlg.d.Staatl.Stelle f.Naturschutz, 1925. - 11.) FUCHS und ZIEGENSPECK, Wurzeln der einheimischen Orchideen, in MEZ, Archiv, XII, 1925, S.290-370. - 12.) GOEBEL, Pflanzenbiologische Schilderungen, I.Teil, Marburg, 1889. - 13.) A.F.W. SCHIMPER, Die epiphytische Vegetation Amerikas, Jena 1888. - 14.) DUCHÂTRE, in Journal de la Soc.imp. et centrale de horticulture, 1885. - 15.) ACHERSON, Synopsis, II, p.889. - 16.) IRMISCH, Biologie und Morphologie der Orchideen, 1853. - 17.) FUCHS und ZIEGENSPECK, Entwicklungsgeschichte einiger Orchideen, in MEZ, Archiv, V, 1924, S.120-132. - 18.) PORSCH, Phylogenie des Spaltöffnungsapparates, Jena, 1905. - 19.) JOHOW, in PRINGSHEIM Jahrb. XX, 1889. - 20.) REINKE, in Flora 1873, 56. - 21.) JENNINGS und HANNA, 1899 in Proc.of the Royal Dubl.soc., IX. - 22.) MAC DOUGAL, Ann.of Bot., 1899, VIII. - 23.) FUCHS und ZIEGENSPECK, Pilzverdauung der Orchideen, in MEZ, Archiv, VI, 1924, S.193-206. - 24.) KRÖMER, Wurzelhaut, Biblioth.bot., 1903, 59. - 25.) MARCUSE, Diss. Jena 1905. - 26.) SCHACHT, Physiologische Botanik, p.177, 265, 288. - 27.) MAGNUS, in PRINGSHEIM Jahrb., 35, 2. - 28.) GROOM, 1894, Journ.Linn.Soc.London, 31. - 29.) ZIEGENSPECK, Sparstärke, MEZ, Archiv, VII, 1924, S.251-273. - 30.) ZIEGENSPECK, Referat über KRÜGER, Rolle des Zellkerns im Zellgeschehen, MEZ, Echo, I, 1926, 173.