# Beiträge zur Kenntnis des Wurzelwerks von Iridaceen, Amaryllidaceen und Liliaceen

Von Walter Draheim, Königsberg (Pr.)

Mit 18 Figuren im Text

Die Wurzeln der Pflanzen haben in der Regel zwei Aufgaben im Boden zu erfüllen, wenn wir von denen der Heterotrophen absehen:

1. den Boden auszubeuten. 2. die oberirdischen Anteile im Boden zu verankern.

In vielen Fällen pflegt die Wurzel auch für sich oder für die Knospen der Laubteile Reservestoffe zu speichern. Wir wollen nun betrachten, wie die Wurzeln gebaut sind und was für Aufgaben sie zu erfüllen haben.

Um die Baugrundsätze verstehen zu können, müssen wir zunächst die einzelnen Aufgaben betrachten und sehen, was für Anforderungen diese an die Wurzeln stellen.

Zunächst wollen wir die Bodenausnützung herausgreifen.

Der Pflanze ist es vor allen Dingen um die Nährsalze zu tun. Sie muß daher die wässerige Lösung derselben aus dem Boden aufnehmen. Über die Menge der zu verarbeitenden Wassermasse entscheidet in erster Linie der Gehalt an Nährstoffen in der Lösung und im Boden. Es werden aus letzterem jedoch nur die Substanzen benutzt werden können, die in einer für die Pflanze aufnehmbaren Form vorhanden sind oder durch die Wurzeltätigkeit in eine solche gebracht werden können.

Zunächst sei nur die Lösung behandelt, die für die Pflanze ohne weiteres brauchbar ist. Wollen wir uns so ausdrücken, wie es allgemein üblich ist, so reden wir von der Wasseraufnahme. Das trifft jedoch nicht völlig das Wesen der Sache und wir wollen daher richtiger sprechen von der

#### Aufnahme der Bodennährlösung.

Über die Resorbierbarkeit entscheidet bekanntlich die Art der Bindung dieser Lösung im Boden. Je nach der physikalischen oder chemischen Eigenart ist sie verschieden gebunden. Man kann im wesentlichen zwei Arten unterscheiden.

Die Räume zwischen den Bestandteilen des Bodens sind mehr oder minder durch ein Gemenge von Wasser und Bodenluft erfüllt. Das Wasser wird kapillar festgehalten. Je gröber die Gemengteile des Bodens sind, um so leichter wird das Wasser abgegeben werden weil die Interstitien größer und damit die Kapillarkräfte geringer sind. Mit dem Aufbau aus sehr feinen Teilen wird die Oberflächenkraft steigen. Der Wurzel wird es daher schwer fallen, eine größere Saugfläche auf gleichem Raum zu erzeugen, als sie die Bodenteilchen entfalten.

Das kann nun so weit gehen, daß die Interstitien an die Größe der Micellen herangehen, damit werden ganz andere Gesetze in Wirksamkeit treten. Die Flüssigkeit ist in die Substanz eingequollen und die Überwindung dieser Oberflächenkräfte wird sehr schwer sein. Der Boden wird das Wasser sowohl der Verdunstung wie der Wurzel gegenüber zähe festhalten.

Wie die Flüssigkeit in den echten Kolloiden enthalten ist, wissen wir nicht genau, doch werden wir hier neben den rein physikalischen Wirkungen auch solche von mehr chemischer oder physikalischchemischer Natur annehmen können. Wir denken dabei an Kräfte die sich ähnlich verhalten wie die Gitterkräfte oder Nebenvalenzen. Die Ausnützung dieses Wassers wird der Pflanze fast unmöglich sein.

Die Pflanze wird also in erster Linie bestrebt sein, das Wasser auszunutzen, das in den gröberen Räumen kapillar gebunden ist. Die Krümelung des Bodens wird einer Pflanze für die Wasseraufnahme sehr günstige Bedingungen schaffen. In solchem Erdreich wird sie infolge der Kohäsion der Wasserteilchen mit der Wurzel auf weitere Entfernungen wirken können. Die Pflanze kann also in einem groben oder gut gekrümelten Boden mit einem weniger dichten Wurzelwerk ein weiteres Bodenareal bearbeiten und dieses auch im einzelnen besser aussaugen, als es ihr in einem feinkörnigen Boden möglich wäre.

Sind dagegen die Interstitien gering an Größe, so wird die Adhäsion des Wassers an der großen Oberfläche der kleinen Bodenteile so groß sein, daß der Saugwirkung der Wurzel infolge der Kohäsion des Wassers ein bedeutender Widerstand entgegengesetzt wird. Die Pflanze muß daher das Bodenareal sehr innig durchdringen, weil die Weite der Saugwirkung nur gering ist, um denselben Erfolg zu erzielen wie die weniger dichten Wurzeln ihn in einem gröberen Boden erreichen.

Wenn diese Bindung sehr stark ist, so wird die Wurzel weniger mit der Kapillarkraft aus weiteren Bodenarealen die Lösung herausholen können, als mit der Osmose auf ihre nächste Umgebung wirken müssen. Sie muß dem Boden durch einen erhöhten osmotischen Druck das Wasser entreißen. Der Energieaufwand ist in diesem Fall erheblich größer, und wir können dann von einem Entquellen des Bodens durch die Pflanze reden.

Das Wurzelhaar wird dadurch an Inhalt verlieren, daß Wasser in den innersten Teil der Wurzel gezogen wird. Da nun die Wand des Haares das Bestreben hat, seine Gestalt, oder sagen wir besser, das Volumen des Inhalts zu wahren, so muß auch in dem Wurzelhaar eine Saugwirkung hervorgerufen werden durch die Kohäsion des Inhalts. Bei den normalen Pflanzen werden die Wurzelhaare eine solche Kohäsionskraft nur in sehr bescheidenem Umfange entfalten können, weil die Wand allzu leicht deformierbar ist. Außerdem kann durch das Entstehen von Kohlendioxyd ein Reißen der Wassersäule im Innern hervorgerufen werden. Soll daher eine Kohäsionskraft zur Geltung kommen, so werden wir lokale oder auch umfangreiche Verstärkungen der Wurzelhaare antreffen. Das ist auch tatsächlich der Fall, wie Hesse (5) nachweisen konnte, ohne diese Erklärung zu finden.

Bei der Beurteilung des Wurzelwerks werden wir zwei Bautypen unterscheiden können:

1. einen extensiven, 2. einen intensiven Typus. — Zunächst wollen wir die

## extensiven Typen

behandeln. Sie beuten alle mehr oder weniger ein großes Bodenareal aus und entnehmen einem tiefer oder auch oberflächlich ausgedehnten Erdstück das, was sie brauchen.

- A. Die weite Ausbreitung.
  - a) Die Wurzeln sind wenig zahlreich und nicht dicht gestellt. Sie gehen dafür aber stark in die Länge. Eine Verzweigung ist nicht vorhanden oder jedenfalls nicht nahe beieinanderstehend.
  - b) Durch weithin kriechende Stammteile oder Rhizome wird das weite Gebiet locker durchdrungen. Von Zeit zu Zeit geht eine Wurzel ins Erdreich hinein, die meistens nicht allzu lang ist und nicht sehr in die Tiefe dringt. In dem Maße, wie neue Teile des Bodens besiedelt werden, stirbt

das alte Rhizom ab und ebenso die daran stehenden Wurzeln.

B. Das Eindringen in die Tiefe.

Die oberflächlichen Erdschichten sind häufig viel ärmer an Nährstoffen als die in größerer Tiefe liegenden. Außerdem ist die Bodenschicht oben feiner strukturiert. Eine extensive Bewirtschaftung der oberen Schichten ist nicht recht lohnend. daher gehen die Wurzeln in den Wasser- und Nährlösungen führenden Untergrund.

- a) Die Pflanzen entsenden rasch wachsende Pfahlwurzeln oder ähnlich gebaute Senkwurzeln in die Tiefe. Oben verzweigen sich diese nicht oder höchstens sehr schwach. In der Tiefe wird dann die Verzweigung etwas reichlicher, aber auch hier wird eher ein großer Bodenraum durchstrichen als gut durchdrungen.
- b) Durch die Tätigkeit von besonderen Zugwurzeln oder durch die Kontraktilität des aufrechtstehenden Stammes, des Rhizoms oder der Pfahlwurzel versinkt die Pflanze förmlich im Boden. Die Saugwurzeln durchdringen das Bodenareal nur locker, aber es werden unten immer neue Saugwurzeln angelegt und damit wieder neue Schichten locker durchsetzt.

Diese Typen werden natürlich immer ineinander übergehen. Es ist daher sehr wohl denkbar und auch in Wirklichkeit vorhanden, daß ein weitstreichendes Rhizom an bestimmten Stellen vereinzelt Wurzeln abgibt, aber diese den Boden sehr eingehend verfilzen.

## Die intensiven Typen

Im Gegensatz zu den vorhergehenden Pflanzen zeigen diese eine sehr eingehende Ausnutzung eines kleinen Bodenareals. Dieses wird von den Wurzeln auf das innigste durchdrungen und verfilzt.

- a) Es entstehen eine sehr große Anzahl von Wurzeln nebeneinander. Diese zermürben den festen und harten Boden. Eine Verzweigung ist gar nicht oder nur in sehr bescheidenem Maße vorhanden.
- b) Die Verästelung der Wurzeln ist eine außerordentlich dichte. Wir können deutlich Langtriebe und feine Nebenwurzeln unterscheiden. Die Langtriebe sind dicht und fest, sie

stoßen im Boden vor. An ihren Flanken entspringen dicht gestellte und stark verästelte feine Nebenwurzeln.

- c) Die Verästelung der Wurzeln ist außerordentlich stark. Es ist aber nicht möglich, zwischen Lang- und Kurztrieben zu unterscheiden, es gibt nur feine Wurzeln.
- d) Die Haarbildung ist sehr dicht, daher k\u00f6nnen die Verzweigungen gespart werden. Diese Haare sind sehr lange lebensf\u00e4hig und zumeist mit verst\u00e4rkten Wandungen versehen.
- e) Wir können hier Langtriebe unterscheiden, die an ihrer Flanke kurze Seitenwurzeln tragen. Diese sind sehr langlebig und erzeugen einen dichten Filz von langen und ausdauernden Wurzelhaaren. Wir nennen diese Art kurz Schopfwurzeln.

Daß in der Natur sich die einzelnen Typen vermischen und Übergänge oder nicht scharf ausgeprägte Bildungen vorhanden sind, darf uns nicht weiter verwundern. Jede Bodenart wird einen bestimmten Bautyp begünstigen, außerdem wird jede Pflanzenfamilie die Neigung zu einem gewissen Typus besitzen. Auf diese Art und Weise kann es dann auf den verschiedenen Böden zu ganz anderen Bauarten führen, daher müssen wir die Pflanzen verschiedener Böden miteinander vergleichen, soweit sie zu derselben Familie oder Gattung gehören, um uns ein Bild von den einzelnen Bauarten machen zu können. Ebenso wird der Vergleich der Wurzeln verschiedener Pflanzen auf demselben Boden gleichfalls einen tieferen Einblick in die verschiedenen Bauarten und ihre Anpassung an den Boden gewähren.

Mit Hilfe des extensiven Wurzelwerkes wird sich auf demselben Boden unter Umständen das gleiche leisten lassen. Es wird aber Lebensbedingungen geben, denen nur ein Typ gerecht werden kann. Die intensiv arbeitenden Pflanzen sind da im Vorteil, wo dem Einzelindividuum ein beschränkter Bodenanteil zur Verfügung steht. In diesen Fällen können die extensiven Pflanzen nur weit auseinanderliegende Lücken ausbeuten und müssen daher ständig wandern, um immer neue Lücken zu finden. In manchen Fällen nützen sie auch gewisse Jahreszeiten aus, weil dann die Konkurrenz fortfällt. Wenn der Bodenraum nur eine geringe Menge von Stoffen enthält, eine leichte Wasserführung und ein leichtes Vordringen im Substrate gestattet, so werden die extensiven Wurzeln im Vorteil sein. Das gilt auch dann, wenn der Boden durch seine Eigenart nur kurze

Zeit der Pflanze dienen kann. Die Annuellen und andere raschwüchsige Pflanzen werden in solchen Fällen rasch das Nötige aufnehmen, sie müssen aber ihren Standort zur schlechten Zeit aufgeben und diese als Ruheform oder als Samen überdauern.

# Die Korrelation der oberirdischen und unterirdischen Pflanzenteile

man das Wurzelwerk einer Pflanze vollständig beurteilen will, so muß man zum Vergleich auch die an der Luft befindlichen Teile der Pflanze heranziehen. Es muß wohl zugegeben werden, daß die Verdunstung des Wassers durch die Pflanze zum Teil damit im Zusammenhang steht, wieviel Nährsalze in diesen enthalten sind und in der Pflanze heraufgeschafft werden. muß aber in Betracht ziehen, daß dieses nicht der einzige Faktor ist, der die Größe der Blätter bedingt. Diese hängt in ebenso großem Maße vom Licht ab. Die Pflanze braucht eine ganz bestimmte Menge Licht, um die Assimilation zu ermöglichen. diese nur eine verhältnismäßig geringe Menge des Lichtes nutzbringend verarbeitet, so wird eine Vergrößerung der Oberfläche auch einen besseren Effekt erzielen. An lichtreichen Standorten wird die Oberfläche daher wesentlich kleiner sein können, um doch noch genug Energie absorbieren zu können. Diese Pflanzen sind dann meistens sehr trägwüchsig. Die anderen Pflanzen können sich dieses Sparen mit der Oberflächenentfaltung nicht erlauben. ihnen wird aber auch die Transpiration bedeutend größer sein. Die Assimilation erfordert eine gute Durchlüftung des Blattes. Nur wo diese vorhanden ist, kann Kohlensäure in genügender Menge in das Blatt eindringen und eine gute Bildung von Assimilaten erfolgen. Einige Typen gehen durch Säureatmung sehr haushälterisch mit dem Kohlenstoff um. Das sind auch sehr träge und langsam wachsende Gewächse. Ein reichliches Vorhandensein von Spaltöffnungen und ein erleichtertes Eindringen von Kohlensäure als Nahrungsmittel ist mit einer bestimmten und unvermeidlichen Abgabe von Wasserdampf verknüpft. Luft und Erdbeschaffenheit müssen daher in einem harmonischen Verhältnis zueinander stehen.

Große und dünne Blätter sind große Wasserverbraucher. Die Zahl der Spaltöffnungen ermöglicht eine Regelung der Wasserabgabe. Doch wird damit die kutikuläre Transpiration nicht erfaßt. Die Zahl der Blätter wird uns ebenfalls einen Maßstab für die Wasserverdunstung abgeben. Wenn die Transpiration nicht aus-

reicht, um eine genügend große Wasserdurchströmung hervorzurufen, so tritt die Ausscheidung von Wasser aus Hydathoden ein. Wir würden jedoch fehlgehen, wenn wir darin deren einzige Wirkung erblicken würden. Auf diesem Wege kann auch die Entkalkung der Pflanze erfolgen. Die Guttation ist eine Möglichkeit. um eine zeitweise nicht genügend große Wasserabgabe zu erhöhen, sie kann bei Eintreten von Dürre leicht unterbunden werden. Wir kennen eine ganze Reihe von durchaus xerophil gebauten Pflanzen, die auch trockene Orte besiedeln, wie z. B. Saxifraga aizoon, die dennoch eine Guttation besitzen. Das machen sie aber nur während der Nacht und bei Gegenwart von viel Wasser. Sie erhöhen dann die zu kleine Wasserdurchströmung, um bei Eintritt einer stärkeren Verdunstung sofort wieder damit aufzuhören. Die Guttation wird im allgemeinen die Wasserversorgung und damit die Wurzeltätigkeit erhöhen.

Ausdauerndes Blattwerk erweckt durch seinen nie fehlenden Schutz gegen eine erhöhte Transpiration den Anschein, als ob die Wasserdurchströmung solcher Blätter nur gering wäre. Wir finden eine starke Kutikula, dicke Epidermen, Wasserspeicher, Verminderung der Blattfläche, Rollblätter, fleischigen Wuchs u. dgl. Der geringe Verbrauch von Flüssigkeit erscheint in der guten Jahreszeit oft direkt unsinnig. Wenn wir im Boden nachgraben, so treffen wir dabei auf ein gar nicht so schlechtes Wurzelwerk. Das ganze Verhalten dieser Pflanzen gewinnt sofort an Klarheit, wenn man bedenkt, daß sie das ganze Jahr über Wasser verdunsten. Auch dann, wenn die Wasseraufnahme wie in unserem Klima durch die Kälte des Bodens stark erschwert ist Bei Gewächsen anderer Klimate, z. B. der des Mittelmeeres, sind es Trockenperioden, welche in Betracht kommen.

Wenn wir also eine Organisation verstehen wollen, so müssen wir die Zeiten des Minimums der Existenzbedingungen im Auge haben. Ein besonders gutes Beispiel für die Beurteilung aus der Anatomie und Morphologie ohne Kenntnis des Standortes und der Eigenart des Lebens der Gewächse ist die völlig unverständliche Xeromorphie von Scirpus caespitosus und der Eriophorum-Arten. Der Verschluß der Atemhöhlen durch Korklamellen und die Verminderung der Blattfläche bei diesen Pflanzen des feuchten Moores läßt sich nur durch das Blühen und Grünen im zeitigsten Frühjahr verstehen, wenn diese Orte noch bis in die Tiefe hinein gefroren sind. Die Wurzeltätigkeit ist zu dieser Zeit durch die Kälte ge-

hemmt. Die mit ihnen später gedeihenden Pflanzen ruhen noch im Winterschlafe. Da sie erst in Zeiten austreiben, die eine regere Wasseraufnahme erlauben, so brauchen sie nicht so haushälterisch mit der Wasserverdunstung umzugehen. Dafür ist aber die verfügbare Stickstoffmenge nicht so groß. Es muß daher mehr Wasser aufgenommen werden. Wenn man die besonderen Umstände des Lebensraumes berücksichtigt, dürfte man einen Einfluß der Einschränkung der Wasserabgabe der oberirdischen Anteile auf die Größe des Wurzelwerks annehmen. Eine periodische Guttation wird allerdings die Sachlage verändern. Pflanzen, die fleischige. dicht behaarte, lederige und reduzierte, an Spaltöffnungen arme Blätter besitzen, weisen ein weniger ausgedehntes und verzweigtes Wurzelwerk auf, als solche, denen diese Einrichtungen der Transpirationseinschränkungen fehlen, trotzdem sie zur selben Zeit und auf demselben Boden gedeihen. Im gleichen Sinne wirken auch reitende Blätter, Kompaßstellung, Flachsprosse und Rutenformen. Wo die Resorption der Nährlösungen sogar durch die Blätter selbst erfolgt, wie bei Tillandsien, anderen Bromeliaceen, Selaginellen. Erd-Utricularien usw., kann die Wurzel mehr oder weniger verschwinden. Das gleiche gilt auch von einer großen Zahl von sekundären Wasserpflanzen ohne Ausnützung des Untergrundes. Salzparasitismus oder echter Parasitismus macht sich in derselben Richtung geltend.

In diesem Zusammenhange möge die Zuleitung von Wasser durch die oberirdischen Anteile zu den Wurzeln erwähnt werden. wie es Kerner (1) ausgeführt hat. Die Saugwurzeln entwickeln sich vielfach da, wo das Regenwasser von den Blättern in den Boden geleitet wird. Dieser Umstand wird jedoch nicht auf allen Böden in Betracht kommen. Man kennt aber eine Reihe von Fällen, die diesem Zusammenhange aufgeführt werden können. Zwiebelpflanzen besitzen eine mehr oder minder dichte Bewurzelung, welche in der Nähe der Zwiebel bleibt. Die Zwiebel wird vielfach immer wieder an derselben Stelle angelegt und die alten Teile nach unten gezogen. Viele dieser Gewächse leiten das Regenwasser auf den Stamm zu. Da die Böden gerade an den Standorten dieser Pflanzen vielfach sehr wasserundurchlässig sind, wird diese Art der Wasserzuleitung zu den Wurzeln wesentlich zum besseren Aufschließen und Lösen des Bodens beitragen. Diese durch Rinnen und Falten der schief einwärts laufenden Blätter bedingte Ableitung ist nach Kerner zentripetal. Außer an Zwiebelgewächsen

beobachtete er dergleichen bei Taraxacum, Plantago, manchen Umberliferen und Gräsern. Wir möchten noch hinzufügen, daß das besonders an trockenen Orten eintritt. Alle diese Gewächse halten das Wasser entweder in ihren Strobtuniken oder sie sinken mit kontraktilen aufrechtstehenden Rhizomen in den Boden ein. Unserer Ansicht nach weniger treffend sind Kerners Anschauungen über die zentrifugale Wasserableitung. Die weit ausladenden Saugwurzeln stehen auch hier häufig unter der Regentraufe der Blätter, deren Spreiten nach außen das Wasser abgeben. Daher stammt die Gärtnerregel, alle Äste beim Verpflanzen so weit zu verkürzen, wie der Wurzelballen reicht. Als Beispiel führt Kerner an: Laubbäume, Lärche, Kiefer, Aroideen, Corydalis, Tropaeolum. Diese Liste umfaßt aber gerade Gewächse sehr feuchter Standorte oder gar wenig wasserfordernde Lebewesen.

Wenn man lediglich die Wasseraufnahme berücksichtigt, so würde man in Einseitigkeit verfallen. Auch das reichliche oder spärliche Vorhandensein der Rohstoffe in aufnehmbarer Form am Standorte bewirkt eine Abstimmung der Aufnahmeeinrichtungen und des ganzen Wasser- und Salzstoffwechsels auf den jeweiligen Untergrund.

Es gibt Böden, wie manche Torfmoore, die bei größter Feuchtigkeit nur einen geringen Anteil an Salzen besitzen, die der Pflanze unmittelbar zugänglich sind. Oft ist es nur das Fehlen eines einzigen Stoffes, der Gewächse zum Durchdringen und Ausbeuten eines großen Raumes zwingt. Pflanzen solcher feuchten Orte haben oft ein riesiges Wurzelwerk im Vergleich zu dem kleinen oberirdischen Anteil. Darin dürfte häufig der Grund zu einem "Verschwenden" von Wasser durch die Gewächse liegen. Wir dürfen bei solchen Dingen aber nie die Organisationsmerkmale der Pflanze selbst vergessen. Die eine Pflanze wird formativ in einer bestimmten Richtung durch eine bestimmte PH-Ionenkonzentration beeinflußt. mag kein geregeltes Wurzelwachstum mehr zu zeigen, wenn die Konzentration einen bestimmten Grad erreicht hat. Wir können aber wohl annehmen, daß die Gewächse jeden Bodens auch in dieser Richtung den Anforderungen des durch die Art bedingten formativen Reizes genügen. Diese Beobachtungen dürfen wir natürlich nicht auf Pflänzen anderer Standorte übertragen.

Der Nährstoffmangel der Bodenlösung dürfte eine große Wasserdurchströmung herangebildet haben. Für eine rasche Beseitigung des überreichlich aufgenommenen Wassers sorgen in

vielen Fällen die Guttation, das baldige Erlahmen der Schließbewegungen der Stomata durch ständige Überdehnung der Wände in der Ruhelage oder funktionelle Degeneration des lebendigen Protoplasten oder das Stehenbleiben auf einer unvollkommenen Entwicklung der Spaltöffnungen, der Schutz gegen Benetzung durch dünnen Reif oder Ruhestellung u. dgl. Sogar andere sonst unnötige Stoffe können dadurch zuviel vorhanden sein, weil viel Lösung verarbeitet werden muß, um von einem nur wenig vorhandenen Stoff genügend zu bekommen. In vielen Fällen nimmt die Wurzel schon nicht mehr wahllos alle Salze auf, sie kann besondere Stoffe begierig einsaugen, andere verschmähen.

Im allgemeinen dürfte es zutreffen, daß die Wege zur Mehraufnahme von Wasser auch ein stärkeres Einsaugen von Nährsalzen bedingen. Viele scheinbar xeromorphe Gewächse auf zwar feuchten, aber salzarmen Böden rücken daher dem Verständnis So ist die Verkümmerung der oberirdischen Teile trotz starker Bewurzelung auf feuchtem Torfmoor erklärbar, weil es unmöglich ist, die zum Aufbau eines großen Körpers nötigen Nährsalze zu beschaffen (Juncaceen). Daher sind die Exemplare von Comarum palustre auf ebenen Torfmooren dürftig, auf geneigten ist es den Wurzeln ermöglicht, Nährsalze in reichlichem Maße aufzunehmen, weil große Flüssigkeitsmengen vorbeifließen, obwohl der Salzgehalt des Wassers durchaus nicht größer zu sein braucht. Dieses zeigt sich im üppigen Wuchs der Pflanzen. Insektivoren wie Drosera, manche Utricularien beziehen ihre nötigen Stoffe durch den Tierfang. Die Wurzeln fehlen deswegen oder sind nur wenig entwickelt. Die Leguminosen liefern ebenso wie die Mykotrophen einige Beispiele für ähnliches Verhalten. Unter den Wasserpflanzen lassen sich gut zwei Gegensätze unterscheiden: die einen beziehen auch die Salze aus dem Wasser und nehmen sie durch die Blätter auf (Ceratophyllum), die Wurzeln sind bei ihnen nicht vorhanden oder dienen nur zum Verankern. Die anderen hingegen brauchen zu diesem Zweck die Tätigkeit der Wurzeln und besitzen Apicalöffnungen zum Ausscheiden des Wassers (Isoetes, Callitriche).

Raschwüchsige Pflanzen müssen in kurzer Zeit viele Stoffe aufnehmen und bilden daher ihr Wurzelwerk besser aus als mit ihnen vergesellschaftete trägwüchsige.

Neben den gelösten Salzen beuten die Gewächse noch ungelöste aus, indem sie sie durch Säureausscheidung aufnehmbar machen. Bei der Mannigfaltigkeit der Pflanzen und ihrer natürlichen Standorte darf eine Verschiedenheit in der Säureabgabe nicht überraschen. Daß dieselbe z. B. auf an sich saurem Boden fehlt, ist zu erwarten.

Es wäre jedoch verfehlt, die Bewurzelung einer Pflanze nur allein am Standorte zu betrachten. Das Zusammenleben verschiedener Arten in einer Biocönose erlaubt uns mancherlei Rückschlüsse auf das Verständnis des Wurzelwerks.

Die ersten Besiedler von Neuland sind "Eigenbrödler", sie brauchen auf keine Nachbarn Rücksicht zu nehmen. Das gleiche gilt auch von Gewächsen extrem gearteter Standorte. Diese können im Gemenge mit anderen Arten einen Standort nicht besiedeln, weil sie sich nicht in der Konkurrenz behaupten können. Betrachten wir einen Pflanzenbestand, so finden wir zunächst solche Arten, welche in dichten ober- und unterirdischen Beständen den Boden intensiv ausbeuten. Jedoch können diese Bestandbildner den Boden nur einseitig ausnutzen, es bleiben immer Lücken in ihm und so in seinem Salzgehalt vorhanden, in denen dann Gewächse mit extensivem Wurzelwerk doch noch so viel für sich bekommen können. daß sie genügend Wasser und Nährsalze erhalten. In allen natürlichen dichten Beständen finden wir solche eingestreute Gelegenheitspflanzen. Ein anderer Weg, der Konkurrenz zu entgehen. sind die verschiedenen Horizonte. Eine intensive Bodenausnutzung bleibt meistens ziemlich oberflächlich, daher werden Pflanzen. welche Einrichtungen besitzen, um in die Tiefe sinken zu können, auch in den dichtesten Beständen ihr Auskommen haben.

Die Tätigkeit der Pflanzen und ihrer Wurzeln ist zeitlich beschränkt. Wenn eine Wurzel richtig arbeiten soll, muß ihren Nährsalzen auf dem Transport nach oben die Möglichkeit gegeben werden, eingedickt zu werden. Eine Wurzel kann also (Autotrophie vorausgesetzt) nur bei Gegenwart eines oberirdischen transpirierenden oder guttierenden Organs wirken. Die ganze Nährsalzaufnahme hat natürlich nur dann einen Sinn, wenn die Pflanze assimilieren kann und dadurch die Salze zu Eiweiß verarbeitet.

Daher können mitten in dichtesten Beständen die Frühjahrspflanzen erscheinen und mit verhältnismäßig schlechtem Wurzelwerk bei ausgeschalteter Konkurrenz das zum Aufbau ihres Körpers nötige Material in Form von Salzen bekommen. Sie werden daher, sofern sie ausdauernd sind, einen tiefen Horizont im Boden einnehmen. Durch die tiefe Lage geschützt, kann die Wurzel bereits im zeitigen Frühjahr das Wasser aufnehmen. Es ist bekannt.

daß gerade in dieser Zeit der Boden gerne oberflächlich, wenn auch nur vorübergehend, austrocknet. In der Tiefe ist dann auch auf freiem Feld für die Pflanze immer noch die nötige Feuchtigkeitsmenge vorhanden. Außerdem können die Nachtfröste nicht bis in die Tiefe hinab wirken, da die Wurzeln als ein osmotisches System das Wasser aufnehmen, so sind sie auch dem van't Hoffschen Gesetz der Temperatureinwirkung unterworfen. Eine Erhöhung der Temperatur um 10° bedeutet bereits eine Verdoppelung des osmotischen Druckes und damit eine wesentlich erleichterte Wasseraufnahme. Einen gewissen Nachteil hat die tiefe Lage, der Boden hier ist bei weitem lehmiger, den Wurzeln wird das Eindringen bedeutend erschwert, darunter haben vornehmlich die Zwiebelgewächse zu leiden, weil sie einen zähen, lehmigen Boden bevorzugen. Die Art der Ernährung durch zeitlich beschränkte Mykotrophie läßt diese Gewächse diesen Übelstand vielfach überwinden.

Gerade bei vielen Knollen- und Zwiebelgewächsen machen sich die Einrichungen zum Einsinken in das Erdreich geltend, so daß gerade bei ihnen die kontraktilen Wurzeln durch Irmisch (3) und Beer (2) entdeckt wurden. Die meisten Zwiebeln sind ortsstet. Das ständige jahrelange Verweilen an derselben Stelle bedingt ein Auflockern des Erdreichs. Es werden immer wieder die neuen Wurzeln in die Gänge der alten gebohrt und dadurch förmlich ein neuer Boden geschaffen. Irmisch hat für die Orchideen den Ausspruch getan: die Pflanze treibe eine Zweifelderwirtschaft. Das kann man nicht ganz von der Hand weisen.

Die alten absterbenden Reste erzeugen bei ihrer Verwesung Kohlensäure. Diese löst viele Stoffe im Boden auf und macht sie dadurch der höheren Pflanze zugänglich. Besonders werden auf diese Art und Weise die Kalksalze in Lösung gebracht. Nun wirken gerade Calciumsalze auf die Kolloide ausfällend, damit verschwindet die Quellbarkeit derselben. Der Bodenlehm wird so förmlich seines Inhalts beraubt und muß diesen abgeben. Durch den Druck des Bodens und durch das Hereinfließen von Regenwasser, das besonders in dem tief im Boden gebildeten milden Humus gespeichert wird, werden in die Höhlung Bodenbestandteile hereingeschwemmt. Es ist daher sehr richtig, wenn man sagt, die Pflanze verbessert sich mit einer Art Brache und einer Art Gründüngung den Boden.

Wir wollen nun das Wurzelwerk einer Anzahl von Frühlingspflanzen betrachten, welche perennierende Zwiebel- und Knollen-

gewächse sind. Aus Zweckmäßigkeitsgründen beginnen wir mit einer nach Familien geordneten Aufzählung. Wir beginnen mit den

#### Iridaceen.

Das hat seinen Grund darin, weil wir hier sehr schön den Übergang von Rhizom- zu Zwiebelpflanzen innerhalb der Gattung *Iris* selbst sehen können.

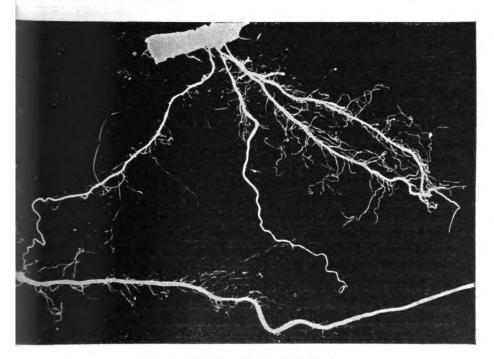


Fig. 1. Wurzeln von Iris Pseudacorus

Wir beginnen mit der Pflanze, die auf feuchten Standorten vorkommt, nämlich

#### Iris Pseudacorus (Fig. 1).

Die kräftigen Blätter zeigen Wasserausscheidung und man kann wohl annehmen, daß diese, wie bei allen Iridaceen, durch Spalten erfolgt. Schlicht (17) fand bei ihr keine Mycorhiza. Das kann bei dem sumpfigen Standort auch nicht anders möglich sein. Wir konnten ebenfalls keine Besiedlung nachweisen.

Wenn man sich das Wurzelwerk betrachtet, so fällt die seichte Lage der Wurzeln auf. Dieser Umstand wird wahrscheinlich seine Erklärung in dem Luftmangel des Bodens haben. Vom Rhizom

gehen direkt lange Triebwurzeln aus, welche fein verzweigt im Boden verlaufen. Diese Verzweigungen sind dünn und nicht allzu lang. Man könnte versucht sein, in den dicken Wurzeln mit ihren kräftigen Intercellularen eine Zuführung von Atemluft zu sehen. Die Triebwurzeln behalten ihre Lebensfähigkeit nicht allzu lange. Ihnen fehlen die Wurzelhaare fast völlig, an den Seitenwurzeln sind sie überhaupt nicht vorhanden. Das kann man bei Pflanzen wäßriger Standorte sehr häufig beobachten. Zu einem anderen Ergebnis kam Hesse (5). Er fand bei Pflanzen, die im Flußschlamm standen, sehr reiche Behaarung. Die Länge dieser Haare betrug 0,4 mm, ihre Dicke 0,007 mm.

FREIDENFELDT (6) macht ebenfalls auf das Fehlen der Wurzelhaare und das Kurzbleiben der zahlreichen Nebenwurzeln bei Sumpfpflanzen aufmerksam. Er bringt das in einen Zusammenhang mit dem Luftmangel.

Rimbach (4) fand, daß die Wurzeln kontraktil sind und daß die Kontraktion 10-30% beträgt.

Die jungen Triebwurzeln führen in ihrer Spitze Stärke. Die alten Exemplare dagegen besitzen eine Metakutis an der Spitze, ihnen fehlt die Stärke. Die Konservierung ist bei länger aushaltenden Wurzeln häufig. — Ein anderes Wurzelwerk hat

#### Iris graminea.

Die Pflanze gedeiht auf Wiesen und kräuterreichen Hügeln. Die Standorte sind etwas trockener als bei der vorher behandelten Art. Von einem Xerophyten kann aber keine Rede sein.

Über eine Ausscheidung ist zwar nichts bekannt, aber sie dürfte ebenso wie bei den Verwandten vorhanden sein. Sie wird jedenfalls nicht sehr reichlich sein. Unsere Versuche an alten Stücken ließen sie vermissen.

Der unterirdische Wurzelstock ist holzig und verhältnismäßig dünn. Er ist sehr reich verzweigt und trägt eine große Anzahl von Blättern, die dichtrasig beieinander stehen. Da die Rhizome nicht so stark die Speicherung übernehmen und mehr holzig sind, finden wir diese Funktion auf die sehr langen und verhältnismäßig dicken Triebwurzeln übertragen.

Wurzelhaare sind besonders an den jungen Langtrieben vorhanden. Aber auch an den Kurztrieben kann man sie in genügender Anzahl finden.

Die jungen Wurzeln führen in der Spitze Stärke. Bei den alten dagegen ist diese nicht vorhanden, dafür ist die Spitze metakutisiert.

Die Kurztriebe sind leidlich verzweigt und stehen nicht sehr dicht an den außerordentlichen langen und tiefgehenden Langtrieben. Diese dienen nicht nur der Aufsaugung, sondern bleiben

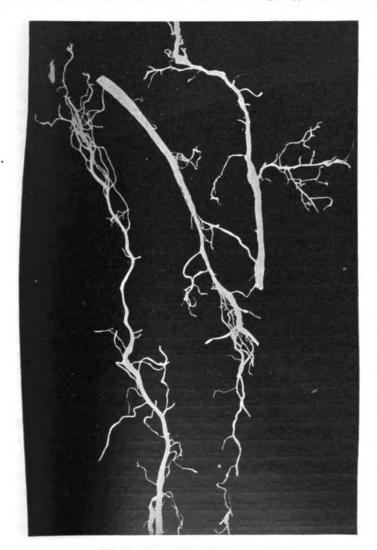


Fig. 2. Wurzeln von Iris germanica

auch später noch erhalten und besorgen die Festigung des Rhizoms im Boden.

Die Langtriebe besitzen nach Rimbach (4) eine Kontraktilität von geringem Ausmaße. Wir gehen wohl kaum fehl, wenn wir in

dieser Einrichtung lediglich eine Maßnahme zum Festdrücken des Rhizoms sehen. Zu einem wirklichen Einsinken wird die Kontraktion nicht genügen und ist auch nicht nötig, da das Rhizom die Fähigkeit besitzt, in die Tiefe zu wachsen. — Wir kommen nun zu Iris germanica und I. cuprea (Fig. 2).

Diese beiden Arten sind so ähnlich, daß sie gemeinsam behandelt werden können. Die deutsche Schwertlilie kommt an trockneren Stellen vor: steinigen Abhängen, Felsen, Mauern und Hügeln. Das Laub ist mit einer Wachsschicht versehen und etwas xeromorph ausgebildet, trotzdem haben beide Arten eine schwache Ausscheidung. Diese Eigentümlichkeit findet sich, so paradox sie auch scheinbar ist, sehr häufig bei Xerophyten. Es erweckt den Anschein, als ob diese Gewächse zu der Zeit, wo Feuchtigkeit herrscht, rasch große Mengen von Wasser oder, was ja wohl eigentlich das wesentliche ist, von Nährsalzlösungen aufnehmen. So besitzen sie einen Salzvorrat für die trockene Zeit. Das Rhizom ist bei diesen beiden Arten dicker. Es ist jedenfalls möglich, daß es auch Wasser speichert. Die Triebwurzeln gehen in die Tiefe, aber lange nicht so stark wie bei der obigen Art. Die Pflanze lebt auf Mineralboden. Ihre Seitenwurzeln pflegen sich nur mittelmäßig zu verzweigen.

Die Kontraktion der Triebwurzeln beträgt nach Rimbach (4) 1—3 cm. Sie dient aber auch in diesem Fall mehr zum Festhalten des Rhizoms, da der breite Kuchen einen zu großen Widerstand leistet.

gerade sehr zahlreich. Wurzelhaare sind nicht Iris germanica haben Schwarz und Hesse (7, 5) Versuche angestellt. Sie fanden nur wenige kurze und dicke Haare. Außen besaßen diese eine Schleimlage, welche sich mit Chlorzinkjod bräunte. Die dicken Haarwände sind zweischalig. Dieses ist ein recht auffallender Befund. Ihr Durchmesser betrug fast 0,002 mm. Wenn die Pflanze im feuchten Raum erzogen wurde, so waren ebenfalls verhältnismäßig wenig Wurzelhaare vorhanden. Ihre Länge betrug 0,4, der Durchmesser 0,015 mm. Die Membran war aber auch in diesen Fällen 0,0011 mm dick. Sie waren also auch recht dickwandig. Wir gehen wohl kaum fehl, wenn wir in der Dicke der Membranen eine Anpassung an die Trockenheit der Standorte sehen. Wenn einmal Wassermangel eintritt, so kollabieren die Haare nicht. sondern behalten ihre Form bei und können nach Art eines Kohäsionsmechanismus das spärlich vorhandene Wasser äußerst intensiv aufsaugen.

Charakteristisch für solche Wurzeln an zeitweilig sehr trockenen Standorten ist die Länge der Absorptionsdauer. Diese bleibt nach Krömer (8) bis zu einer Länge von 12 cm bestehen. Das Epi-

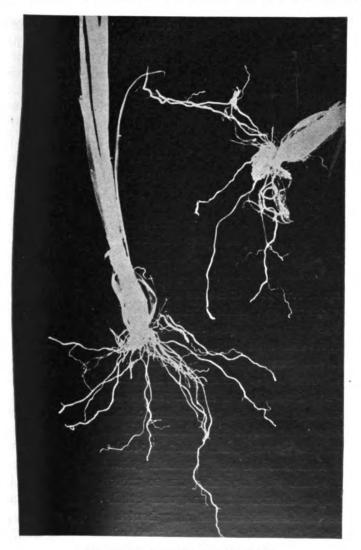


Fig. 3. Wurzelwerk einer Zwiebeliris

blem ist bis 12 cm lebend. Die Intercutis bleibt bis zu einer Länge von 7 cm unverkorkt und erst nach 12 cm ist die Verkorkung vollständig. Die Endodermis bleibt ebenfalls ausnehmend lange primär bis zu 6 cm. Das Intermediärstadium, d. h. die teilweise erst erfolgte Ver-

korkung bleibt noch über 12 cm hinaus bis zu einer Länge von 25 cm erhalten. Diese Längenangaben kennzeichnen die lange Aufnahmefähigkeit der Wurzeln. Dieses Ergebnis ist bei einem Xerophyten nicht sehr verwunderlich, wir finden es auch bei allen anderen, nur sind die Arten der Konstruktion von Fall zu Fall verschieden.

Noch mehr zusammengezogen ist der Wurzelstock bei

#### Iris pumila.

Die einzelnen Jahrgänge sind hier als solche durch Einschnürungen kenntlich. Zwischen den Laubblättern und den gedrängteren Scheidenblättern bestehen Übergänge. Die Wurzelfasern unterscheiden sich nicht von den vorhergehenden. Diese Pflanze kann man in ihrer Gestaltung als ein Übergangsglied zu den

#### Irisarten mit Zwiebeln (Fig. 3)

betrachten. Ich untersuchte eine nicht näher bestimmte Art aus dem Kaukasus, die mir Herr Dr. Ziegenspeck aus einer Sammlung zur Verfügung stellte. Die Wurzeln und das Alkoholmaterial stammten aus dem Botanischen Garten von Jena.

Schon bei Iris pumila ist das Rhizom von einer Hülle von ausgestorbenen Scheiden und Blättern umgeben. Diese bilden eine dichte Hülle um die Zwiebel dieser Art, die im Lehmboden gedeiht. Der Rhizomteil ist sehr kurz geblieben und die Glieder leben nur kürzere Zeit. Die Nebenwurzeln sind ganz anders gestaltet als die der bisher betrachteten Arten. Sie stehen dicht am unteren Ende des Zwiebelkuchens. Die Zwiebel wird aus angeschwollenen Schuppenblättern gebildet und hat die Speicherung übernommen. Die Wurzeln kommen dafür nicht mehr in Betracht. Die Pflanze besiedelt mit ihren ausdauernden Organen einen tiefen Bodenhorizont. Die Wurzeln sind ganz nach Art der von Zwiebeln gebaut, sie sind kaum verzweigt, ihre Zahl ist aber dafür um so größer. Auf diese Art und Weise wird ein kleineres tief gelegenes Stück Boden durch äußerst dicht stehende Adventiywurzeln ausgebeutet. Neben diesen Ernährungswurzeln finden sich bald absterbende Zugwurzeln, sorgen dafür, daß die Zwiebel ins Erdreich hinabsinkt. An den Ernährungswurzeln finden sich nur sehr spärlich Wurzelhaare. Eine Vergrößerung der Oberfläche in den zähen Lehmböden der Steppen ist ja auch nicht nötig. Die Metakutisierung der Wurzelspitze älterer Wurzeln verrät die Abstammung von Rhizompflanzen. Die Stärke fehlt ihnen vollkommen. Eine Verpilzung ließ sich ebenfalls

nicht nachweisen. Die jungen noch vortreibenden Wurzeln führten in der Spitze Amylodextrin. Über ähnliche Arten

#### Iris persica und I. xiphium

finden wir sehr wertvolle Angaben bei Irmisch (3).

Der Wurzelstock des Vorjahres ist hier zum Teil als Strunk zuerkennen. Die Tunika und die Scheiden fleischiger Natur sind deutlich zu unterscheiden. Die Wurzelfasern sind nicht sehr zahlreich. Sie durchbrechen den Grund der Blätter und verästeln sich etwas-

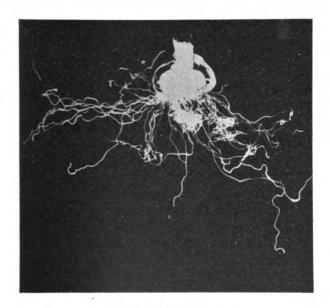


Fig. 4. Crocus vernus

An der Ausbildung der Zwiebel beteiligen sich die Basen von Laubblättern. In der Achsel von Schuppenblättern, die oberhalb dieser Laubblätter stehen, bilden sich die neuen Zwiebeln. Dann erst folgen die Laubblätter des Blütenteiles. Wir können hier sehr deutlich die sympodiale Natur der Zwiebeln und ihre Entstehung aus dem Rhizom erkennen. Die Mutterzwiebel wird ausgesogen, zerfällt dann und entläßt die jungen Zwiebeln. Es handelt sich bei diesen Arten um ortsstete Zwiebeln. Sie weiten dichtgedrängt das Erdreich aus und schaffen sich so eine Grube, in welcher der Boden aufgelockert ist. Rimbach (4) stellte eine Kontraktion von 1—3 cm fest. Diese genügt, um die Zwiebel nach unten zu ziehen, da der Kuchen derselben nur einen geringen Widerstand entgegensetzt.

4()4 Draheim

In ihrer Vegetationsgeschichte verhalten sich diese Irisarten genau so wie der bedeutend besser bekannte

#### Crocus vernus (Fig. 4).

Diese Art gehört zu denen, die auf Alpenwiesen am frühesten blühen. Ihre Vegetationszeit ist hier durch die Kälte unterbrochen. Wir können also eine Entwicklung der Wurzeln im Herbst erwarten. neue Teile der Wurzeln brechen dann im Frühjahr hervor. Im zeitigen Frühjahre kann man an den Wurzeln sehr schön sehen, wie die metakutisierte Spitze gesprengt wird und die vorher stärkefreie Spitze jetzt mit Stärke versehen wird.

Die sehr dicht gestellten unverzweigten Wurzeln stehen am vorjährigen Absatz und sind schlangenförmig gebogen. Dieses wird durch den Widerstand hervorgerufen, den der Boden einem Eindringen entgegensetzt. Auch diese Pflanze schafft sich tief in der Erde ein lockeres Beet. Wurzelhaare waren keine zu finden. Zur Organographie benutzen wir Irmisch (3). Die Knolle legt die Nebenwurzel im Herbst an. In diese Zeit fällt also der Beginn der Vegetationsperiode. Da die Pflanze ein Kind sommertrockener Gegend ist, so hat sie auch auf den heutigen Standorten ihre Periodizität in der Ausbeutung der nassen Herbst- und Wintermonate beibehalten.

An der Knolle kann man ein deutliches Überwiegen der Rhizomteile erkennen. Die Scheidenblätter bleiben kurz und dünnsie bilden um die Knolle herum eine Art Tunika. An der Spitze geht aus dem Nachbarsproß der Blüte die nächste Knolle hervor. Daneben erscheinen ebensolche Knollen, allerdings etwas kleineren Ausmaßes, in den Achseln der Scheiden. Auf diese Art und Weise müßte die Knolle immer höher steigen. Damit dieses nicht geschieht, sind besondere kontraktile Rüben vorhanden, die Irmisch (3) genauestens beschreibt und einschließlich der Ringelung abgebildet hat. Er vergleicht sie sogar mit einer Oxalis-Rübe, ohne jedoch ihre Kontraktilität zu erkennen. Sie sterben bald ab, nachdem sie dafür gesorgt haben, daß die Knolle den richtigen Horizont erreicht hat. Im Laufe des Jahres findet also bei dieser Pflanze ein Aufund Asteigen statt. Die Zugwurzeln tragen Haare, während die anderen keine besitzen.

Im Prinzip sind die anderen Crocusarten ganz gleich gebaut, so daß wir auf sie nicht näher eingehen wollen. Die Gladiolus-Arten sind ebenfalls ganz ähnlich gestaltet.

Wir sehen hier eine deutliche Reihe, in der die Entwicklung vom Rhizom zur Zwiebel und Knolle führt. Im Einklang mit der organographischen Umgestaltung der Rhizomteile geht auch eine solche der Wurzeln vor sich.

Auf das aktive Wachstum, das die Rhizomteile in eine höhere Bodenschicht bringt, folgt die Ausbildung besonderer Wurzeln. Es sind dieses kontraktile Organe, die dazu dienen, daß die Pflanze



Fig. 5. Wurzeln von Veratrum album

wieder den richtigen Bodenhorizont erreicht. Nach den Abbildungen von Ікмівсн (3) zu schließen, scheint der kontraktile Mechanismus nicht nur nach unten zu wirken, sondern auch für eine seitliche Verbreitung der jungen Knollen zu sorgen. Das wäre dem Verhalten mancher Oxalis-Arten ähnlich (9).

Da nach den Angaben von Rimbach (4) eine große Ähnlichkeit im Bau zwischen den Gladiolus-Arten und Crocus besteht, so kann man wohl ohne weiteres seine Angaben, daß sich die kontraktilen Wurzeln bei Gladiolus um 3—8 cm verkürzen, auf den Crocus übertragen. Die Kontraktion wäre dann also eine außerordentlich starke, die nur deshalb vorhanden ist, weil die Knolle sehr hoch liegt.

Natürlich wird unter Umständen diese Kontraktion wesentlich geringer sein, wenn die Knolle nicht so stark herabgezogen werden muß, d. h. also, wenn sie nicht allzuhoch über dem normalen. Horizont liegt. Durch das starke Herunterpressen wird der Boden ausgehöhlt und aufgelockert. Es wird sich also über der Knolle ein Boden bilden, der viel besser geeignet ist, das Wasser aufzusaugen und so der Knolle zuzuführen.

Nachdem wir die Iridaceen behandelt haben, wollen wir uns der

#### Melanthloideen

unter den Liliengewächsen zuwenden.

An den Anfang stellen wir

Veratrum album und V. nigrum (Fig. 5).

Das Gewächs kommt auf ziemlich festem Boden vor. Der Wurzelstock pflegt nicht allzugroß zu sein, er erreicht ungefähr Daumengröße und besitzt oben 2—3 Köpfe. Dort hat er auch eine schopfige Anhäufung von Scheidenblättern. Der dicht geringelte Körper trägt eine Anzahl von quergerunzelten Wurzeln. Die Scheiden sind außen abgestorbene Blattbasen, dann folgen ziemlich dicke, zwiebelartige Scheidenblätter, die somit Speicherfunktionen übernehmen, doch dienen diesem Zweck auch die dicken kontraktilen Wurzeln.

Die Spitze der Scheidenblätter ist durch verfilzte Haare abgeschlossen und läßt das Wasser nicht in die Zwiebel eintreten. Die innerhalb derselben aufsteigenden Blätter und Stengel leiten mit ihren Rinnen das Wasser auf die Zwiebel zu. So wird also der Boden um diese herum besonders gut angefeuchtet.

Neben der Verzweigung des Rhizoms, die durch baldiges Absterben der hinteren Teile zu einer Veränderung am Standplatze führt, gibt es noch eine Ausläuferbildung, die neue Standplätze schafft.

Dem großen Blattwerk entsprechend sind die Wurzeln verästelt. Die Verzweigungen der langen Wurzeln sind dicklich, aber doch extensiv, Wurzelhaare waren kaum zu finden. Die Spitze der Wurzeln ist im Ruhestande metakutisiert. Es fehlt ihn dann die Stärke. Diese kann beim Austreiben, das hier nochmals geschehen kann. regeneriert werden. Daß die Wurzeln kontraktil sind, ist durch die Ringelung der Enden angedeutet, die Kontraktilität ist aber nur von geringem Ausmaß, sie dient mehr dazu, das Rhizom an seinem Standplatz besser festzuhalten, als es in die Tiefe zu ziehen.

Da die Pflanze sehr kräftig ist, so ist die Vermehrung am Orte gering, dafür tritt aber Ausläuferbildung ein.

Wesentlich anders sind die Wurzeln von

Colchicum autumnale (Fig. 6)

beschaffen.

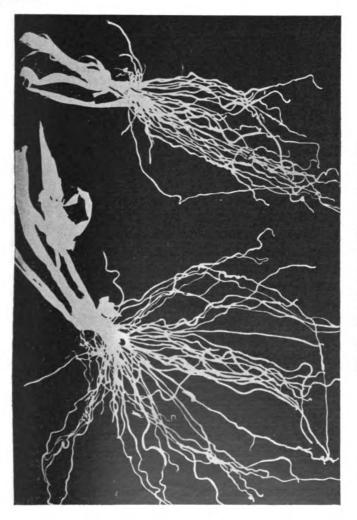


Fig. 6. Wurzeln von Colchicum autumnale

Der vegetative Aufbau der Herbstzeitlose ist so bekannt und von Irmsch dermaßen eingehend behandelt worden, daß wir uns nicht lange mit ihm beschäftigen wollen. Der Standort der Pflanze befindet sich auf feuchten Wiesen. Die Lage der Knolle ist außerordentlich tief. Man kann daher in der Keimgeschichte kontraktile

Wurzeln erwarten. Rimbach (4) hat diese nicht gefunden, dagegen konnte sie Stroever (10) nachweisen. Da die Bildung von den nächstjährigen Trieben der erwachsenen Pflanze ziemlich tief stattfindet, so sind die kontraktilen Wurzeln nicht mehr sehr ausgeprägt vorhanden. Hat die Pflanze erst einmal die richtige tiefe Lage erreicht, so bleibt sie auf diesem tiefen Horizont stehen. Ganz sonderbar sind die Bilder des Wurzelwerkes, wenn eine höher gelegene Knospe austreibt, wie es Irmisch (3) auf Tafel VIII, 23 seines Werkes abbildet. Die ersten Wurzeln legen sich gekrümmt um die alte Knolle herum. Dann macht sich das Auge selbständig und beutet den Raum um die Knolle herum aus. Die Wurzeln stehen gleichmäßig auf der ganzen Unterfläche und gehen als dichte Büschel nach unten. Die Wurzelentwicklung ist unter Umständen eine zweimalige. Die erste fällt in den Herbst. Es werden zu diesem Zeitpunkt eine große Anzahl von 100-200 Stück gebildet, die eine Länge von 30 cm erreichen. Es wäre an sich unverständlich, daß eine Pflanze für die Blüte allein eine solche Masse von Wurzeln hervorbringt. Außerdem entstehen sie noch zu einer Zeit, wo gar keine Blätter vorhanden sind und die Vegetation, wie auch scheinbar die Herbstzeitlose ruht. Wurzelhaare sind kaum vorhanden. höchstens an den dicken Zasern und auch nur, wenn sie in großer Tiefe verlaufen. Dagegen fand Gallaud (11) bei Colchicum eine hochdifferenzierte Sporangiolen-Mykorhiza. Nun verstehen wir, weshalb eine derartig große Menge von Wurzeln ausgebildet werden. Die Mykotrophie ist ja stets im Herbst und Winter am höchsten entwickelt. Auf diese Art und Weise wird durch die gut entwickelten Hyphen der Boden kräftig ausgenützt. Die Pflanze ist jedoch auf diese Ernährung nicht allein angewiesen.

Diese Wurzeln leben nämlich bis zum nächsten Juli. Sie wirken daher auch, wahrscheinlich am meisten mit der Spitze, wassersaugend. Sie sind gewellt gelagert und verzweigen sich nur ausnahmsweise. Eine Metakutisierung der Wurzelspitze war nicht nachzuweisen.

An Exemplaren, welche noch nicht die endgültige tiefe Lage erreicht hatten, beobachtete Rimbach ganz anders geartete dicke Wurzeln, die offenbar kontraktil sind. Er konnte zwar Falten nur im geringen Maße feststellen, was aber wohl mit der Jahreszeit zusammenhing. Er untersuchte sie im April und Mai, wo ja die Pflanzen assimilieren und keinen "Grund" zum Einsinken haben. Die Kontraktion wird vermutlich zu einer anderen Zeit stattfinden.

so daß Stroever sie nachweisen konnte. An Exemplaren, die die endgültige Tiefenlage erreicht haben, findet sich diese Erscheinung nicht.

Im Frühjahr treibt der Laubsproß empor. Während er arbeitet, entsteht die neue Knolle, diese zerpreßt die alte Knolle und füllt deren Hohlraum aus. Das wird durch die sonderbaren Wurzeln bewirkt, die wie oben angegeben auf der Zeichnung von Irmisch zu sehen waren.

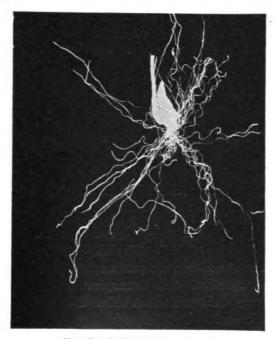


Fig. 7. Bulbocodium vernum

Es können sich auch Nebenknollen bilden, die dann durch das gestielte Rhizom nach unten wachsen. Wir haben hier also einen Fall, wo sich ein schwaches Wachsen des Rhizoms mit einer schwachen Wurzelkontraktilität zusammen vorfindet. Bei normaler Tiefenlage ist die Kontraktilität entbehrlich, weil das Rhizom nicht in die Höhe steigt, sondern seitlich herauswächst.

Die Reste der alten Knolle bilden beim Verwesen ein gutes Nährmaterial für Pilze und Bodenbakterien, die dann wieder den Boden aufschließen und für die Pflanze verbessern.

Eine Guttation zeigt die Herbstzeitlose nicht. Nahe verwandt mit ihr ist

Bulbocodium vernum (Fig. 7).

41() Draheim

Die Pflanze hat eine sehr gute Heterorhizie. Sie entwickelt im Herbst eine einzige dicke kontraktile Wurzel, im Frühjahr eine große Anzahl dünner Wurzeln. Das wird uns verständlich, wenn wir uns die Organisation der Knolle betrachten, die nach den Angaben von Irmisch (3) ebenso ist wie bei Colchicum. Daß diese Pflanze im Frühjahr blüht, tut nichts zur Sache. Die Angabe Rimbachs (4), daß die Wurzeln von Bulbocodium nicht kontraktil seien, gilt natürlich nur von den dünnen Wurzeln. Diese liegen mehr oder minder horizontal und sind im Prinzip genau so gebaut wie die der Herbstzeitlose. Auch die oberirdischen Organe sehen wie eine verkleinerte Ausgabe derselben aus.

Auch hier bei den Melanthioideen finden wir einen Übergang vom gestauchten Rhizom zur ortssteten Knolle. Die Kontraktilität und die Häufung der späteren Ernährungswurzeln sind sehr deutlich ausgeprägt.

Bei den

#### Asparagoideen

haben wir keine ausgesprochenen Knollenbildungen. Die Rhizome der frühblühenden Pflanzen sind weit verbreitet. — Freidenfeld (6) hat für

## Paris quadrifolia

einen besonderen *Paris*-Typ aufgestellt. Er rechnet die Gewächse zu den Mull-Heliophoben. Ihre Transpiration soll gering sein. Die Ausscheidung mag wohl periodisch sein. Der Boden soll in hohem Maße Wasser führen.

Da das Gewächs den Winden nicht ausgesetzt ist, so ist eine feste Verankerung nicht nötig. An seinem Rhizom stehen daher auch nur wenige, spärliche Wurzeln, die allseitig abgehen und sich etwas verzweigen. Sie sind nicht geotrop, eine kontraktile Wirkung fehlt ihnen jedenfalls völlig. Sie liegen nur seicht im Boden und nützen besonders die oberflächlichen Erdschichten aus. Diese besitzen keine Nitrifikation, es ist daher bei dem Gewächs eine Mykorhiza vorhanden. Die Wurzelhaare werden nur spärlich angelegt und entstehen etwas von der Spitze entfernt. Ihre Länge beträgt 0,14—0,15 mm, die Dicke wechselt zwischen 0,01 und 0,025 mm. Die Wandungen werden später derb und gegen Chromsäure äußerst widerstandsfähig. Wir haben hier also auch später beständige Haare.

Im Frühjahr ist die Wurzelspitze mit Stärke versehen. Im Sommer wird sie metakutisiert. Die Metakuten werden nicht gesprengt, sondern die Wurzelspitze hat aufgehört zu wachsen.

Das Rhizom ist stärkeführend und übernimmt völlig die Speicherfunktionen. In der Wurzel fällt die späte Anlage der Endodermis auf. Dafür ist eine lange erhaltenbleibende Stärkescheide vorhanden, die als Baureservestoffdepot dient.

Die hohe Lage des Wurzelstocks und die meistens etwas schwächere Transpiration ist ein Zeichen dafür, daß die Pflanze wohl gute Perioden des Bodens, so die Zeit nach dem Winter, ausnützt und dabei vielleicht sogar Nährsalze aufnimmt. Unter diesen kann sich Salpeter befinden, der sich in der vegetationslosen Zeit oberflächlich gebildet haben mag. Groß wird jedoch der auf diese Weise gewonnene Vorrat an Salzen nicht sein. Wenn auch die Wurzeln lange Zeit die Absorptionsfähigkeit besitzen, so wird für sie doch eine Hauptquelle der Nährsalzaufnahme die Mykotrophie sein. Diese kann auch während des Sommers im Schatten ausgeübt werden.

Die eigenartige Zweihorizontigkeit der Laubwälder ist in der Arbeit von Mattern (12) eingehend gewürdigt worden. In ihr wurde das Ausbleiben oder die Hemmung der Salpeterbildung in den oberen Erdschichten erklärt. Da den Pflanzen der stark adsorbierte Ammoniakstoff zur Verfügung steht, so müssen sie ein kräftiges Wurzelwerk haben, falls sie seicht liegende Wurzeln haben, um diesen aufzunehmen. Pflanzen mit spärlicher Bewurzelung sind daher vorwiegend mykotroph.

Auf die Bewurzelung in den oberen Erdschichten bei den Mull-Heliophoben hat Fritz Jürgen Meyer (13) aufmerksam gemacht, ohne aber eine andere Erklärung dafür zu finden, als die Konkurrenz der einzelnen Pflanzenwurzeln.

Die Frühjahrspflanzen können im unbelaubten Walde die Sonne voll ausnutzen und dabei auch leidlich transpirieren. Das frühe Blühen der Frühjahrspflanzen im Laubwalde führt Firbas (14) auf die Erwärmung durch die verwesende Laubstren zurück. Nach seiner Meinung werden dadurch die Pflanzen förmlich getrieben, wie in einem Frühbeet. Man kann auch bemerken, daß die Pflanzen an solchen Stellen, die keine Laubstreu besitzen, wesentlich später herauskommen und blühen. Man könnte noch hinzufügen, daß die Assimilation im Walde unter großer Zufuhr von Kohlen-

säure stattfindet, die bekanntlich bei schlechter Belichtung eine Erhöhung der Assimilation bedingt.

Diese Gedanken gelten für alle Rhizompflanzen des Frühjahrs. Wir werden daher später im einzelnen hierauf nicht mehr zurückkommen. Von solchen seicht wurzelnden Rhizompflanzen nennt Fritz Jürgen Meyer (13) Anemone, Polygonatum und Majanthemum. Unter den mit schwachem Wurzelwerk versehenen befindet sich Oxalis, die anderen sind zwar ebenfalls seicht wurzelnd, besitzen aber eine sehr feine Wurzelverzweigung. Dieses letztere gilt für Stellaria Holostea. Die letzten sind Ammonpflanzen, die ersteren Mykotrophe. — Etwas von Paris verschieden ist

#### Convallaria majalis.

Diese Pflanze wurzelt etwas tiefer. Das macht sich schon dadurch geltend, daß die etwas tiefer gehenden, also geotropen Wurzeln etwas kontraktil sind. Nach Rimbach (4) ist die Kontraktilität etwas größer, als nur zum bloßen Anheften nötig wäre. Dadurch wird das Gewächs mit den tiefer gehenden Wurzeln an die Grenzzone des Mulmes gezogen. Eine sehr eingehende Behandlung des morphologischen Teils findet sich bei A. Meyer (15). Aus dem Samen entsteht zunächst ein unterirdisches Pflänzchen. Erst im nächsten Frühjahre kommt das Gewächs mit einem kleinen Laubblättchen über die Erde. Es wäre wertvoll, zu untersuchen, ob die Pflanze in dieser Zeit nicht vollmykotroph ist.

Das Rhizom wächst nun eine Zeitlang etwas mehr nach oben und teilt sich in einen Trieb, der mehr oberirdisch verläuft und monopodial bleibt. An seinem Grunde hat er neue sympodiale Triebe entwickelt, die eine Zeitlang wieder unterirdisch weiterwachsen und dann neue aufrechte Triebe bilden, die mit Laubblättern versehen sind und Blüten tragen. Auf genaue Einzelheiten wollen wir nicht eingehen, sondern auf die Mexensche Arbeit verweisen. Die Organographie ist übrigens auch schon sehr gut von Irmisch beschrieben.

Das sympodiale Rhizom trägt die Wurzeln allseitig. Es scheint ein gewisser Unterschied zwischen den seicht streichenden ageotropen und den tiefergehenden geotropen Wurzeln zu sein. Die oberen beuten mehr den Mulm aus, die unteren dagegen dienen mehr der Nährsalzaufnahme. Die Ausscheidung ist nach unseren Beobachtungen nur sehr gering.

Die Wurzeln sind höchstens sehr wenig verzweigt, sie sind etwas dicklich. An der Spitze hat Meller die Metakutis gefunden.

Es besteht somit eine Konservierung der Wurzel. Pilze findet man ebenfalls in den Wurzeln. Die Wurzelhaare sind spärlich, 0,213 mm lang und 0,01 mm dick. Die Wandungen sind derb. Hesse (5) konnte bei Versuchen, die er in feuchten Räumen anstellte, eine dichtere Behaarung erzielen, ohne daß sich die Gestalt der Haare geändert hätte. Die Pflanze scheint demnach durchaus nicht auf den Mulm allein angewiesen zu sein. Nach den Beobachtungen von A. Meyer kann man immerhin auf eine Keimmykotrophie der jungen Stücke schließen. Vielleicht ist sie auch an dicht beschatteten Stellen überhaupt vorhanden.

Es ist eine oft zu beobachtende Tatsache, daß mit dem Lichterwerden des Waldes die Maiglöckehen erscheinen. Ob sie dann erst auskeimen oder wie *Cypripedium* usw. solange als Rhizom unterirdisch weiterlebten, bedarf noch eingehender Untersuchungen.

Nach den Angaben von Kromer (8) und Wisselingh (16) ist die Verkorkung der Kurzzelleninterkutis bei jungen Stücken von der Spitze entfernt, bei alten dagegen nahe. Wir konnten deutlich beobachten, daß die Pilzhyphen durch die Kurzzellen gingen. — Sehr große Ähnlichkeit mit dem Maiglöckchen hat

#### Majantheum bifolium.

In der Wurzel hat bereits Schlicht (17) die Mykorhiza gefunden. Wurzelhaare sind vorhanden. Ihre Länge beträgt 0,11 mm und ihre Dicke 0,014 mm. Hesse (5) ist hier bereits die Dicke der deutlich metakutisierten Wandungen aufgefallen, sie betrug 0,001 mm. Die Kontraktilität ist gering und wird wohl mehr der Anheftung dienen. — Etwas mehr in die Tiefe gehend sind die Wurzelstöcke von

### Polygonatum officinale und P. multiflorum.

Sie besitzen eine Ausscheidung in geringem Maße. Der oberirdische Anteil ist hier bedeutend mächtiger als bei den vorher besprochenen Pflanzen. Polygonatum officinale kommt auch an lichteren Orten vor, daher dürfen wir uns nicht wundern, wenn dort die Wurzeln tiefer gehen.

Sie besitzen zweierlei Arten von Wurzeln; die dünnen ageotropen und die dickeren geotropen. Dazwischen gibt es auch Übergangsglieder. Die dünnen Wurzeln verlaufen im Mulm und sind meistens unverzweigt. Ihre Behaarung ist wechselnd, sie pflegen von Pilzen durchsetzt zu sein. Die Haare sind dann meistens knopfig. Ihre Ausmaße stimmen mit den von Hesse angegebenen

überein. Sie sind ca. 0,34 mm lang und 0,011 mm dick. Die bis zu 0,001 mm dicken Wände sind gegen Chromsäure recht beständig.

Wesentlich anders sind die nach unten gehenden schwach kontraktilen Wurzeln. Diese ziehen das Rhizom etwas nach unten und

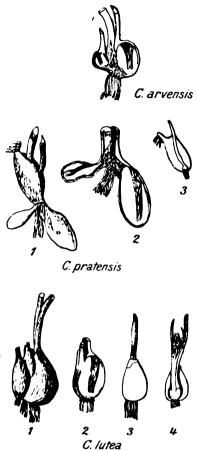


Fig. 8. Zwiebeln von Gageaarten Nach Irmisch

scheinen auch dazu zu dienen. aus dem Untergrund mineralische Nahrung aufzunehmen. Die kräftigeren tiefen Wurzeln haben auch längere Haare, nämlich 0,6 mm lang. Auch die Dicke ist etwas größer, nämlich 0,015 mm. Ebenso sind die Wände mit 0,0012 mm etwas dicker als die der anderen Haare.

Zu erwähnen ist noch die Verzweigung dieser Wurzeln. überdauern auch bei allen diesen Gewächsen mehrere Vegetationsperioden. Das ist bei Mykotrophen nicht verwunderlich. Der Speicherung dienen diese Wurzeln nicht. Sie dienen also lediglich der Festigung der starken Pflanzen. Dies ist noch um so besser zu verstehen, weil die auf-Teile der Polygonatumrechten Arten starr sind. Das erfordert eine bessere Anheftung. Bei Paris war das nicht so nötig, weil die aufrechten Teile biegsam Convallaria und Majanthemum sind ebenfalls starr. wenn die Früchte reifen, was ziemlich spät

geschieht. Auch bei ihnen ist eine bessere Wurzelkonstruktion erforderlich. Wir möchten diese "zweckmäßige Denkweise" als eine Art der Betrachtung und Interpretation verstanden wissen.

Bei den Liliaceen gibt es eine große Anzahl, die Zwiebeln besitzt. Die Vermehrung geschieht hier recht häufig durch Tochterzwiebeln. So geschieht das bei den Gagea-Arten. Wir wollen nun zunächst besprechen:

Gagea lutea (Fig. 8).

Irmisch hat diese Arten eingehendst bearbeitet. Gagea lutea hat von allen die größte Zwiebel. Diese ist im Laufe mehrerer Jahre zu dieser Größe herangewachsen. Irmisch äußert sich folgendermaßen: "Die abgestorbenen Wurzelbüschel und die Blütenstengelreste stehen sämtlich an einer Seite der Pflanze, nämlich an der von der Lamina des grundständigen Blattes abgewendeten Seite des Blütenstengels hintereinander." Die Zwiebel wird in der Hauptsache von einem fleischigen Schuppenblatt gebildet. "Mit der Fruchtreife stirbt der Blütenstengel und das grundständige Laubblatt ab." . . . "Auch die Wurzelfasern sterben ab. So ruht das Ganze bis gegen den Herbst. Früher oder später brechen aus der kurzen Grundachse der Pflanze die Wurzelfasern und mit ihnen wachsen die vom Nährblatt eingeschlossenen Teile. Die Wurzelfasern durchbohren die Basis des ersten Laubblattes, dringen durch die Basis des Nährblattes hervor und bilden allmählich ein Büschel."

Die dichtstehenden Wurzeln sind unverzweigt und gerade nach unten gerichtet. Zugwurzeln sind nicht zu finden, da die Zwiebeln am richtigen tiefen Horizont standen. Die Wurzeln sind auch recht iein. Stroever (10) konnte durch Beobachten abgeschnittener Stücke eine schwache Kontraktion finden. Ob sich bei Pflanzen, die höher im Boden standen, nicht doch eine Kontraktion der Wurzeln bemerkbar macht, ist leider nicht untersucht. Rimbach (4) konnte keine Verkürzung feststellen.

Die Pflanze hat aber auch gar keine kontraktilen Wurzeln "nötig". Man muß sich nur die Entwicklung der jungen Zwiebel ansehen. Die junge Zwiebel wird zwar etwas höher angelegt, sie bildet aber eine Art Stolo, der nach unten wächst und das Auge nach unten bringt. Das geschieht, wenn der Stolo sich verlängert. Die ganze Pflanze sinkt dadurch tiefer in den Boden hinein. Außerdem ist der Stolo so fleischig, daß er als Speicherorgan dient. Bei den beiden anderen Gagea-Arten werden wir für dieses alles ein weit besseres Beispiel finden.

Die Wurzelhaare sind nicht allzu reichlich, dafür aber sehr lang, nämlich 0,6—1,2 mm. Die Dicke der Haare und ihrer Wandungen ist nicht allzu groß. Die erste betrug 0,0125 mm. Die Bildung der Haare erfolgt etwas von der Spitze entfernt. In der Spitze fand sich Stärke.

Die Pflanze gedeiht im Gebüsch und in Laubwäldern. Sie nutzt die feuchte und günstige Jahreszeit aus, um im Sommer, wenn die Standorte stärker belichtet werden, zu verschwinden. Das Regenwasser wird durch das rinnige Blatt auf die Zwiebel zugeleitet, so daß ihr mehr Wasser zur Verfügung steht, als sonst im Boden vorhanden wäre. Sie sitzt ziemlich tief im Boden. Pilze konnten wir keine finden.

An der Blattspitze befinden sich Hydathoden. Die Pflanze hat also die Fähigkeit, Wasser auszuscheiden. Die Spitze des Blattes ist als Vorläuferspitze ausgebildet und kann das Erdreich durchbohren. Die Zellen sind daher ziemlich derbwandig. Das ausgeschiedene Wasser weicht den Boden vielleicht etwas auf und erleichtert das Vorbrechen.

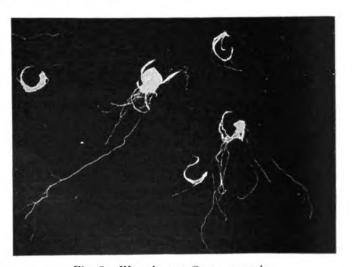


Fig. 9. Wurzeln von Gagea arvensis

Im erwachsenen Zustande ist die Pflanze, wie es scheint, autotroph, denn die dünnen und feinen Wurzeln sind wohl imstande, aus dem nährsalzreichen Substrat die nötige Nahrung aufzunehmen.

Durch den Besitz von zwei Zwiebeln zeichnet sich aus:

Gagea arvenis (Fig. 8, 9).

Auch diese Pflanze ist offenbar autotroph, denn sie kommt auf mineralischen, lehmigen Äckern und an Dämmen nicht eben selten vor. Sie blüht im zeitigen Frühjahr, März und April, wenn die Gräser noch klein und niedrig sind. So kann das Laub auch am Grunde gut besonnt werden.

Die vegetativen Organe hat Irmisch wieder genauestens beschrieben. Wir haben auf unserer Fig. 8 sein charakteristisches

Bild wiedergegeben. In der Mitte befindet sich der Blütenstengel an einem kleinen Rhizom. An diesem stehen die feinen Wurzeln, die nach unten gehen. In der Achsel der beiden Blätter entsteht die junge Zwiebel mit ihrem dicken Schuppenblatt, das ebenfalls stoloartig nach unten geht. Aus der Spitze entwickeln sich die Wurzelzasern.

Die Wurzeln entspringen also hier wie üblich dem Rhizomteile, durchbrechen die Coleorhiza und gehen ins Erdreich. Irmisch beschreibt das folgendermaßen: "Nach der Blütezeit sterben die beiden grundständigen Wurzelblätter bis dicht oberhalb der Zwiebel ab; der Scheidenteil derselben verwandelt sich allmählich in eine braune Hülle. Ebenso stirbt der Blütenstengel bis auf ein kurzes Stück ab und die Wurzelzasern vertrocknen." Das Gewächs hat also Sommerruhe. "In diesem Zustande verharrt alles bis zum Wiederbeginn der Vegetation, wenn der Erdboden im Herbste wieder anhaltend feucht wird."

Die Wurzeln gehen immer im Herbst in den Boden. Die Pflanze verrät ihre Abstammung aus einem winterwarmen und feuchten Klima durch das häufige Austreiben im Herbste. "An sonnigen Stellen treten bei dieser Art, wie auch bei Gagea pratensis bereits im Oktober die neuen Blätter aus dem Boden hervor und werden ziemlich lang. Die später eintretende Kälte tötet häufig die Spitzen dieser Blätter. An nicht so günstigen Stellen sprießen die Blätter erst im Frühjahr hervor."

An Exemplaren, welche im Boden tief lagen, beobachteten wir eine eigenartige Erscheinung von Heterorhizie. Es gibt Wurzeln. welche sehr fein sind und sich kaum verzweigen. Diese gehen nach allen Seiten in das Erdreich und sind sehr zahlreich. An ihnen stehen reichlich 1,05 mm lange und 0.01 mm dicke Haare. Ihre Wandungen sind wie alle stark resorbierenden Zellwände sehr fein.

Neben diesen Wurzeln konnten wir noch andere beobachten, diese waren dicker und bogen nach oben um (Fig. 9). Sie verliefen innerhalb der Scheiden, umfaßten das ganze Gebilde und trugen ebenfalls sehr dicht stehende Wurzelhaare. Diese waren 1,1 mm lang. Die Spitzen derselben waren verzweigt. Es sind offenbar Wurzeln, welche der Wasseraufnahme dienen. Die rinnigen Blätter leiten den Regen zu diesem Teil.

Die Zwiebeln pflegen sich nicht sehr stark im Boden zu verbreiten, sondern bleiben mehr stockartig beieinander. Das kann

man im ungestörten Bestande auf sonnigen Plätzen ganz gut sehen.

— Nicht so sehr am Platze bleiben die Zwiebeln von

Gagea pratensis (Fig. 10).

Liest man in den Beschreibungen der Systematiker nach, so findet man stets vermerkt, daß diese Pflanze drei nackte Zwiebeln besitzt. Das kommt daher, daß diese (wie unsere Abbildung 8 nach Irmisch zeigt) seitlich vom Tragrhizom weggewandert sind. Sie

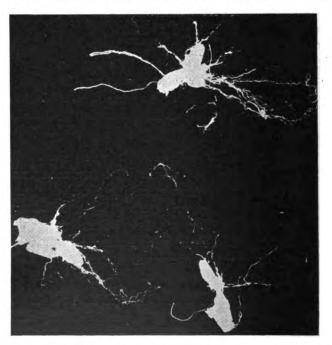


Fig. 10. Zwiebeln und Wurzeln von Gagea pratensis

bohren sich meistens schief nach unten oder auch wagerecht in den Boden, je nachdem die alte Zwiebel höher oder tiefer liegt. Die alten Schuppen sind meistens nicht mehr vorhanden, dagegen kann man an günstigen Objekten die alte Stolohülle mit den verwesenden Wurzeln erkennen. Wir haben diesen nach Irmisch gezeichneten und von uns in der Natur nachkontrollierten Bildern eigentlich nichts hinzuzufügen, da sie für sich sprechen.

Die Pflanze hat also wandernde Zwiebeln, die sich im Erdreich verbreiten. Eine Kontraktilität der Wurzeln erübrigt sich bei Gegenwart solcher Einrichtungen. Am Rhizomteil dieser Wanderzwiebel stehen sehr dicht die feinen und zarten Wurzeln. Sie pflegen horizontal zu verlaufen. In der Nähe des Rhizoms findet man vereinzelt Haare. Nach außen werden sie reichlicher und lang. Die ziemlich langen Wurzelfasern sind fast unverzweigt.

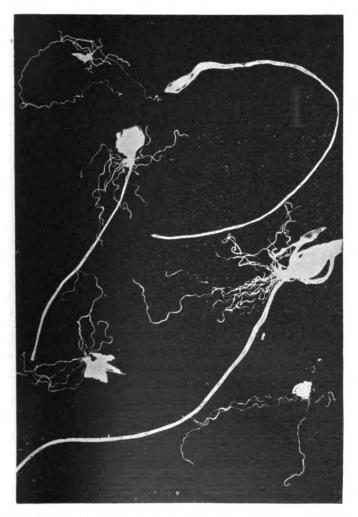


Fig. 11. Zwiebeln, Ausläufer und Wurzeln von Tulipa silvestris

Die Standorte der Pflanze sind trockene Wiesen, Äcker und steinige Plätze. Das Regenwasser leitet die Pflanze mit ihren kieligen Blättern zu den Zwiebeln hin. — Die wunderbarsten Wanderzwiebeln hat

Tulipa silvestris (Fig. 11).

Über ihre Organographie ist sehr viel gearbeitet worden. Besonders hervorheben möchten wir Irmisch und Goebel (18). Die Wurzeln entspringen einer Vorwölbung nach unten. Ihre Zahl ist im Verhältnis zu den kleinen Blättern ziemlich groß. Wurzelhaare findet man nicht. Die Wurzeln sind gewellt. Sie entstammen einem lehmigen Boden. Es ist möglich, daß die feinen Würzelchen nur schwer in den Boden eindringen können, durch die Wellung wird das Erdreich trotzdem dicht durchzogen und so die Verzweigung ersetzt. Eine Mykorhiza fanden wir nicht. Es ist fraglich, ob das Fehlen der Haare nicht deswegen vorhanden ist, um auf eine andere Art eine zeitweise Dürre zu überwinden.

Die Wurzeln sterben bald ab und verlieren die Stärke in der Spitze. Über die Periodizität der Wurzeln hat Rimbach (4) eingehend gearbeitet. "Die Zwiebel ruht im Juli und August blattund wurzellos unter der Erde." Diese Zeit ist an den Standorten außerordentlich dürr. Wir finden also wieder die Ruhe in der heißen Zeit, die solchen Pflanzen des Mittelmeerklimas und der Steppen eigentümlich ist. "Im September treibt sie 20—30 fadenförmige Wurzeln von ½ mm Dicke und etwa 15 cm Länge." Diese Jahreszeit ist der Eintritt einer neuen feuchten Zeit. "Zu Anfang März des folgenden Jahres erscheinen die Blätter über dem Boden." Die Blütezeit folgt unmittelbar darauf und im Juni beginnt das Einziehen. Ob die Pflanze nicht in wärmeren Klimaten völlig wintergrün ist, müßte untersucht werden.

Eine Ausscheidung ist nicht untersucht. Wir halten eine solche aus der jungen Blattspitze für möglich.

Bei der Entwicklung der Zwiebeln haben wir zweierlei Tochterzwiebeln zu unterscheiden: Die einen bleiben an der Stelle und regenerieren die Pflanze von neuem. Das kann man aus den Angaben von Irmisch ersehen. "Die Zwiebel ist von den häutigen trockenen Schalen oft mehrerer Jahrgänge, wie man das an den 2-3 alten trockenen Blütenstengelresten erkennt, umgeben." Die Scheidenblätter sind nur in geringer Zahl vorhanden, sie sind zur Blütezeit bereits stark ausgesogen, dafür ist die Ortszwiebel schon ausgebildet.

Es erweckt den Eindruck, als ob die Pflanze in der kalten, aber feuchten Jahreszeit die Eiweißstoffe synthetisiert und die Assimilate in der jungen Zwiebel aufspeichert.

Die Ausläuferzwiebeln an ihren ungeheuer langen Stolonen sind auch noch in anderer Hinsicht interessant, weil hier eine bemerkenswerte Korrelation zwischen Blüte und vegetativer Vermehrung zu bestehen scheint. Wenigstens sind die Beobachtungen von Irmisch in dieser Hinsicht zu deuten. Er fand die Ausläufer nur an nicht blühenden Stücken. "Soweit meine Beobachtungen reichen, treten diese nur an solchen Zwiebeln auf, welche erst ein einziges Laubblatt haben; an blühenden Pflanzen oder an solchen, die zwei von einer deutlichen Stengelachse getragene Blätter besitzen, nahm ich sie nicht wahr. Bei Pflanzen von letzterer Beschaffenheit findet man regelmäßig in dem zusammengerollten Grunde des obersten Laubblattes auch die verkümmerte, ganz klein gebliebene Blüte". Die Pflanze nutzt offenbar den Standort durch die

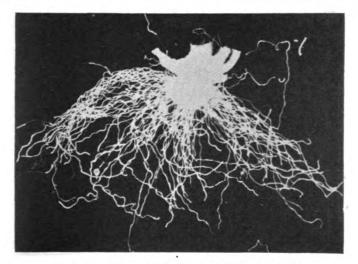


Fig. 12. Wurzelkuchen von Tulipa suaveolens

Ortszwiebeln aus, daneben erwirbt sie durch die Ausläuferzwiebeln neue Besiedlungsorte. "Es scheint, daß solche Zwiebeln oft viele Jahre hindurch diese Bildung wiederholen, ohne zur Blüte zu gelangen; denn man trifft in Grasgärten zuweilen große Rasen von solchen Zwiebeln mit einem einzelnen Laubblatte an und dazwischen keine einzige oder nur sehr wenige, die zur Blüte kommen."

Wenn auch nahe mit der vorigen verwandt, so ist

Tulipa suaveolens (Fig. 12)

im Bau doch sehr verschieden.

Die Pflanze entstammt den Steppen Südrußlands. Der Rhizomteil wächst mehrere Jahre und trägt am Rande die lebensfähigen, sehr zahlreichen Wurzeln. Auch diese sind gewellt, dabei aber

etwas dicker wie die bei der vorher beschriebenen Art. Sie laufen mehr horizontal im Boden, als daß sie schief nach unten gehen.

In den Zwiebeln bilden sich eine ganze Anzahl von Vermehrungszwiebeln, welche erst nach einiger Zeit aus dem gemeinsamen Verbande herausfallen. Ausläufer konnten wir nicht finden. Ebenso waren keine kontraktilen Wurzeln anzutreffen. Doch wäre deren Entwicklung nicht ausgeschlossen, wenn wir auch mehr der Vermutung zuneigen, daß Stolonen entstehen. Die Wurzeln sind offenbar längere Zeit lebensfähig, denn die Wurzelspitze wird metakutisiert.

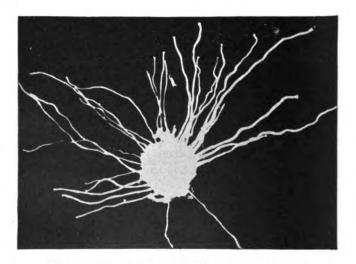


Fig. 13. Wurzelkuchen von Hyacinthus orientalis

Eine Ausscheidung konnten wir nicht sehen. Nahe verwandt ist die Gartentulpe

# Tulipa Gesneriana.

In der Entwicklung der Zwiebel sind sehr große Ähnlichkeiten mit Gagea lutea vorhanden. Die Bewurzelung steht hier nicht um die ganze Zwiebel am Grunde herum, wie wir das später bei anderen Arten sehen werden, sondern sie befindet sich in einem Halbkreis unter der jungen Zwiebel, wenn man ein Stück vor dem Treiben untersucht. Sie stehen auf der von dem letzten Blütenstand weggewendeten Seite. Die Entwicklung geht, wie man nach Irmisch deutlich erkennen kann, so, daß die Rhizomachse nach Art eines Sympodiums sich nach der Seite der jungen Zwiebel hin verlängert.

Der jeweilige Kurztrieb der Zwiebel erschöpft sich in der Ausbildung einer Blüte. Es werden oft mehrere solcher Zwiebeln gebildet, dann können sogar zwei im nächsten Jahre blühen.

In den Wurzeln fanden wir keine Mykorrhiza. Homolog mit den Gagea- und anderen Tulipa-Arten handelt es sich hier um ein Versinken der jungen Zwiebeln durch Rhizomwachstum. Dieses kann verlängert werden, darum sind kontraktile Wurzeln entbehrlich.

Die jungen Wurzeln werden von einer gemeinsamen Koleorhiza umfaßt und brauchen die Scheidenblätter nicht zu durchbrechen. Wir haben hier Ortszwiebeln, die ein stockartiges Zusammenstehen mehrerer Stücke bedingen. — Eine andere Gruppe von Liliaceen bilden die Hyacinthen. Wir wollen

## Hyacinthus orientalis (Fig. 13)

besprechen. Im Baue bestehen hier mit *Muscari* und *Scilla amoena* so große Ähnlichkeiten, daß bereits Irmisch diese drei zu einer Gruppe zusammengefaßt hat.

Die Zwiebeln der Hyacinthe, welche als Typus gelten kann, sind mit den Schuppen mehrerer Jahrgänge versehen, die man nicht sehr scharf voneinander trennen kann. Sie werden nicht alle im nächsten Jahr ausgesogen. Die gemeinsame Scheide umschließt daher mehr als einen Blütenstengelrest.

Bei nicht blühenden Stücken bleibt die Hauptknospe bestehen. Es wächst also die Zwiebel eigentlich monopodial. Erst wenn der blattlose Stengel erscheint, setzt sich eine neue Knospe an die Stelle der alten. Die Schuppen werden vom Grunde der Laubblätter, der anschwillt, gebildet. Der unterste Teil der Grundachse und die ihm angehörenden Wurzelfasern sterben bald ab. Im Herbste treiben frische Wurzeln hervor. "Die einfachen Wurzelfasern brechen nicht aus der Achse der blühenden Pflanze hervor, wie bei Gagea, Fritillaria und anderen, sondern aus einem älteren Teile der Grund-Daher stehen sie allseitig um den Kuchen herum. Wenn wir das Ganze recht einfach schildern wollen, so muß man sich folgendermaßen ausdrücken: Das aufrechtstehende Rhizom, der Zwiebelkuchen, wächst immer in die Höhe, während er bei den früher betrachteten horizontal liegt. An seinem unteren Teile entstehen die Wurzeln. Da der Wurzelstock sich somit jedes Jahr um cinen bestimmten Betrag erhöht, müssen kontraktile Wurzeln vorhanden sein, die ihn wieder nach unten ziehen.

Die Verzweigungen sind die sich entwickelnden Nebenachsen. Diese bleiben einige Zeit mit der Mutterachse verknüpft. Erst wenn das verbindende Rhizomstück verfault, werden die kontraktilen Wurzeln das Gebilde auseinanderziehen. Doch bleiben die Zwiebeln in der Nähe, und es kommt daher zu einer Bestockung.

Die Rinde der kontraktilen Wurzel ist gerunzelt und ist bis zu viermal stärker als die der sonst wenig verschiedenen Nährwurzeln. Diese sind etwas dicker und ziemlich lang. Wurzelhaare konnten wir keine finden. Eine Mykorhiza kommt gelegentlich vorsie kann aber auch fehlen. Das Regenwasser wird durch die Blätter zentripetal auf die Zwiebel zugeleitet. Die Nährwurzeln streichen horizontal, die Zugwurzeln schief nach unten. Dadurch werden die Nebentriebe seitlich fortgezogen.

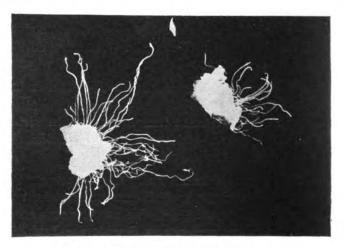


Fig. 14. Wurzelkuchen von Scilla amoena

Wir finden hier also keine stoloartigen Rhizomtriebe, die nach unten wachsen, um den richtigen Tiefenhorizont zu erreichen. dafür aber kontraktile Wurzeln. Eine Ausscheidung ist nicht vorhanden. — Im Baue ganz ähnlich wie *Hyacinthus* ist

## Muscari boiryoides.

Bei dieser Pflanze können oft sehr viele Zwiebeln vereinigt sein. Man kann bis zu 5 Blütenstände beobachten. Es sind dann also sogar 6 Jahrgänge an dem Sympodium beteiligt, ohne daß ein Zerfall eingetreten wäre. Die Nebenzwiebeln sitzen auf einem ziemlich dicken Stiel und entfernen sich so etwas von der Mutterzwiebel.

In den Wurzeln dieser Pflanze fanden wir an natürlichen Standorten eine sehr ausgeprägte Sporangiolenmykorhiza, wie sie von Gallaud (11) beschrieben ist. Die Pflanze gedeiht auf Wiesen, die reich mit Orchis morio versehen sind. — Etwas genauer müssen wir uns mit

## Scilla amoena (Fig. 14)

beschäftigen. Der Aufbau der Zwiebel ist der gleiche wie bei *Hyacinthus*. Die Hauptknospe der mehrere Jahre umfassenden Zwiebel steht immer in der Achsel des obersten Blattes. Es ist also ein echtes aufrechtes Sympodium.

Die unten befindlichen Wurzelfasern stehen ringförmig um den ganzen Kuchen herum. Sie verlaufen horizontal, sind dünn und etwas gekrümmt. Wurzelhaare sind nicht allzu reichlich vorhanden. In der Wurzelspitze befindet sich Stärke. Die Verpilzung ist mitunter nicht vorhanden.

Neben diesen grundständigen Nährwurzeln gibt es Zugwurzeln, die seitlich und etwas höher gelegen sind. Diese sind stark kontraktil. Ihre Rinde ist, wie Rimbach (4) fand, stark gerunzelt. Solange das Sympodium nicht zerfällt, wird es durch diese Zugwurzeln nach unten gezogen. Es sind mehrere Wurzeln vorhanden, dadurch wird die Seitenwirkung aufgehoben. Entfaltet sich eine solche Zugwurzel unter einer jungen Seitenzwiebel, so wird diese zur Seite gezogen und von der Mutterzwiebel entfernt. Diese Zugwurzeln der jungen Zwiebel sind bereits Irmisch aufgefallen. Daß diese Zugwurzeln nicht der Speicherung dienen, hebt er besonders hervor. — Über das Wurzelwerk von

#### Scilla bifolia

äußert sich Rimbach (4) eingehend: "Die Zwiebel von Scilla bifolia ruht im Spätsommer unter der Erde verborgen. Im Herbste treibt sie eine größere Anzahl etwa ½ mm dicker fadenförmiger Nährwurzeln. Blätter und Blüten treten im April des darauffolgenden Jahres über den Boden. Im Mai, während der Vegetation der Blätter, kommt dann eine einzige fleischige, bis 5 mm dicke Zugwurzel hervor, welche senkrecht abwärts wächst. Der Basalteil derselben, anfangs glatt, wird, sobald die Verkürzung 30% überschreitet, an seiner Oberfläche runzelig. Die Verkürzung erreicht stellenweise eine Intensität von 60% auf 5 mm Länge und ist in etwa 6—8 Wochen beendet."

Wir sehen hier also nur eine einzige Wurzel, die das aufrechtstehende Rhizom nach unten zieht.

Über die Allium-Arten gibt es eine sehr eingehende Literatur. Mit der Betrachtung dieses letzten Typus wollen wir die Liliaceen beenden. In seiner ersten Arbeit schreibt Freidenfeldt (6a) über die Zwiebelgewächse im allgemeinen und die Allium-Arten im besonderen.

Die Zwiebelgewächse leben meist kurze Zeit in festen Böden. Nach Ausnutzen der guten Zeit ziehen sie ein. Er unterscheidet zwei Typen. Wenn die Zwiebel allein das Speicherorgan ist, so sterben die dünnen Wurzeln bald. Eine Verzweigung ist nicht vorhanden, ebenso finden sich keine Wurzelhaare. Die Pflanzen sind in der Vegetationszeit hydrophil. Er rechnet zu diesen Gagea. Crocus vernus und C. speciosus, Eranthis hiemalis und Corydalis cava.

Zwischenformen zum nächsten Typus sind Tulipa Gesneriana und T. silvestris, sowie Muscari botryoides.

Der andere Typus hat dickere Wurzeln. Diese werden mit zur Speicherung herangezogen. Diese Arten haben dadurch eine bessere Befestigung im Boden. An die Zugwurzeln denkt er nur nebenbei. Hyacinthus, Colchicum, Scilla, Ornithoyalum, Fritillaria, Narcissus und Galanthus nivalis gehören hierher.

Bei den Allium-Arten besteht eine Beziehung zwischen der Größe der Zwiebeln und der Dicke der Wurzeln. Je kleiner die Zwiebel ist, desto dicker und kräftiger werden die Wurzeln. Allium oleraceum z. B. hat kräftige Zwiebeln und schmächtige, kaum verzweigte Wurzeln. Allium ursinum dagegen hat kleine Zwiebeln und reich verzweigte, dicke und lange Wurzeln.

Die Wurzeln sind vielfach ageotrop und dicht gelagert. Dadurch wird eine feine Verzweigung ersetzt. Das Durchdringen des zähen Bodens wird durch andere Wurzeln bewerkstelligt.

Wir wollen nun zwei extreme Typen betrachten und beginnen mit

#### Allium ursinum

Die Pflanze gedeiht in feuchten Laubwäldern auf fettem Boden. Sie besitzt eine Ausscheidung. Bei den im Frühjahr untersuchten Stücken war eine Mykorhiza nicht zu finden. Die Pflanze hat breite Blätter und transpiriert leidlich. Sie ist ein hygrophiler Typus unter den Laucharten. Rimbach (4) äußert sich folgender-

maßen: "An oberflächlich sitzenden, absteigenden Exemplaren starben die älteren Jahrgänge der Grundachse ab, so daß gewöhnlich nur ein solcher unterhalb der Zwiebel sich vorfindet. An tief sitzenden Exemplaren dagegen bleiben sie häufig länger erhalten, so daß bis 6 Jahrgänge umfassende und bis 2 cm lange Stammgebilde zustande kommen können. An einer solchen Grundachse fand ich auch einmal die ungewöhnliche Erscheinung, daß auf einige noch erhaltene, in normaler Weise gestauchte Jahresabschnitte ein gestreckter 3 cm langer Achsenteil folgte, dessen oberes Ende die Zwiebel trug."

Die Pflanze hat offenbar zwei Perioden. Nach einer Ruhe im Sommer, wo der Boden beschattet ist, regt sich die Zwiebel und entsendet feine, dünne Nährwurzeln. Wir möchten annehmen, daß diese verpilzt sind. Diese entspringen aus einem Basalteil und stehen allseitig. Sie durchbrechen die Basis des fleischigen Scheidenteils. Manchmal geht auch eine Wurzel in der Höhlung desselben in die Höhe. Diese Wurzeln sind nicht immer geotrop. Sie beuten das um die Zwiebel liegende Erdreich aus. Alle Dinge sprechen für eine fakultative Mykotrophie in dieser Periode.

Gegen Ende des Winters reckt sich das Knöspehen im Innern und erzeugt eine neue Achse. Nicht blühende Stücke bleiben monopodial, also die Knospe steht terminal. Bei der Blüte wird erst ein Sympodium erreicht und die Knospe ist axillär. Die Entfaltung der Zwiebel ist schwächlich, sie besteht eigentlich nur aus zwei Scheidenteilen. Nur selten finden sich Augen in der Achsel des Scheidenblattes, die nicht das Sympodium fortführen, sondern eine Vermehrung darstellen. Die Pflanze verbreitet sich aber in der Hauptsache durch Samen.

Im Frühjahr bilden sich lange, tiefgehende dickere Wurzeln, welche einmal im zweiten Grade verzweigt sind. Diese sind bis zu 30% kontraktil. Sie ziehen allseitig schief ansetzend den jedes Jahr gebildeten Trieb nach unten. Der Vegetationspunkt liegt etwa 10 cm tief. Im Sommer sterben diese Wurzeln ab, die Wasser- und Nährsalze für die großen Blätter, deren Unterseite nach oben gewendet ist, besorgen. Die Pflanze ist also zeitweise autotroph.

Am Standorte fanden wir sehr häufig mehrere Zwiebeln beisammen stehend. Wir haben hier also einen Ortstyp mit Stockbildung.

Die dicken fleischigen, oberflächlich geringelten Zugwurzeln sind an den Flanken verzweigt. Sie tragen dünnere, zum Teil ageo-

trope Saugwurzeln. Besonders an jungen Stücken ist die Kontraktilität und die erst unten erfolgende Verzweigung deutlich. So erklärt sich das Einsinken in den zähen Boden. Die dünnen Saugwurzeln nützen die nächste Umgebung der Zwiebeln im Herbste aus. Wir konnten sie auch noch im Frühjahr finden. Die Behaarung der Saugwurzeln war im Frühjahr reichlich und auf eine lange Zone verteilt. Die Haare selbst hatten die beachtliche Länge von 1 mm, ihre Wanddicke betrug nur  $0.5~\mu$ . An den Zugwurzeln standen andere Haare in geringerer Dichte. Sie waren kürzer.

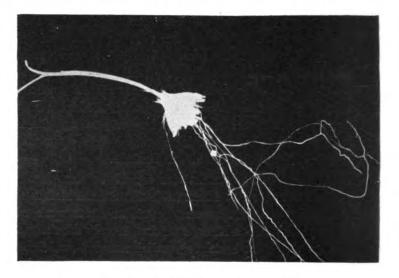


Fig. 15. Zwiebel von Allium vineale

ungefähr 0,23 mm lang und etwa 15  $\mu$  dick. Es ist kennzeichnend für die mechanische Wirkung dieser Haare, daß ihre Wandungen 1,7  $\mu$  dick waren.

Die Pflanze mit ihren beiden Perioden und der Heterorhizie ist sehr kennzeichnend für Laubwaldböden mit verschiedenen Horizonten. Durch das ständige Wachsen eines Horstes sackt an dieser Stelle der Humus völlig ein. Aus ihm kann die Pflanze wahrscheinlich organische Substanzen aufnehmen. Die tiefstreichenden Zugwurzeln gehen in den mineralischen Untergrund und wirken bei Gegenwart von transpirierenden oder guttierenden Blättern.

Die Verbreitung erfolgt wieder bei aufrechtem, gestauchtem Rhizom durch die kontraktilen Wurzeln, auch das Festhalten am richtigen Bodenhorizont erfolgt durch das Hinabziehen des hochgewachsenen Stückes. In der Wurzelspitze wurde Amylodextrin gefunden. — Die meisten anderen Arten der Gattung *Allium* sind sich sehr ähnlich. Wir wollen mit

## Allium vineale (Fig. 15)

beginnen. Unsere Wurzel entstammte einer trockenen Muschelkalkwand. Die ziemlich zahlreichen Wurzeln standen dicht und waren ziemlich lang, Wurzelhaare waren jedoch nicht vorhanden. Die Wurzelspitze führte ebenfalls Amylodextrin. Die Allium-Arten neigen alle mehr oder minder zur Mykotrophie. Eine Ausscheidung ist bei ausgewachsenen Stücken nicht vorhanden.

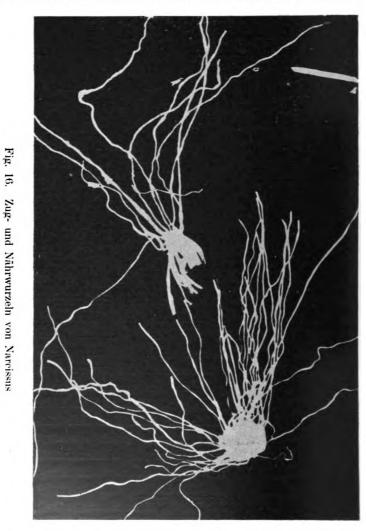
Die Zwiebel treibt im Herbst ihre Wurzeln. Erst im Frühjahr kommen die Blatteile hervor. An der Zwiebel entstehen gestielte Beizwiebeln. Die Achse der Hauptzwiebel bleibt auffallend kurz, daher erfolgt im allgemeinen kaum ein Heraufwachsen. Die Pflanze hat eine Ortszwiebel, die jungen Zwiebeln bleiben ebenfalls an derselben Stelle. Es wäre aber denkbar, daß ähnliche kontraktile Wurzeln auftreten, wie das auch von den anderen Zwiebelarten bekannt ist. — Allium oleraceum schließt sich ganz eng A. vineale an. Auch hier ist der Zwiebelkuchen auffallend so daß eine ganz geringfügige Kontraktion in kommt. — Bei Allium scorodoprasum fällt nur die große langgestielten Beizwiebeln auf, sonst können Zahl der Besonderes erwähnen. Die Wurzeln sterben. nichts oben geschildert, im Sommer ab. Sie besitzen, wie Hesse (5) feststellte, keine Wurzelhaare. An den Keimwurzeln finden sich jedoch solche, es ist möglich, daß das in einem Zusammenhang mit dem Einsinken in den Boden steht oder mit der Befestigung. - Sehr eng an die Liliaceen schließen sich die Amaryllidaceen an. Wir finden bei ihnen so ziemlich alle Typen wieder, die wir dort geschildert haben. Wir wollen daher nur einige kurz beschreiben. Zuerst wollen wir

#### Leucojum vernum

behandeln. Die tiefe Lage dieser Zwiebeln (7 cm) macht uns die Gegenwart stark kontraktiler Wurzeln begreiflich. Die Kontraktion beträgt in einem Jahr ungefähr 1 cm. Die Wurzeln entspringen allseitig an dem aufrecht stehenden Kuchen. Sie gehen tief in den Boden und haben einen dreimal so großen Durchmesser wie die Nährwurzeln. Diese sind dünn und geschlängelt. Sie verlaufen

mehr horizontal. Wurzelhaare finden sich an einigen Stellen, aber nicht überall. Eine Ausscheidung fehlt.

Es ist eine fakultative Mykorhiza vorhanden. Das ist bei dem Standorte in Laubwäldern verständlich. Stärke findet sich in den



absterbenden Wurzelspitzen. Beiwurzeln sind hier nur selter vorhanden.

Die Fähigkeit aufzusteigen kann bei *Leucojum* sehr groß sein Das Internodium streckt sich sehr stark. Das bildet Irmisch seh zut ab. Die jungen noch nicht blühenden Zwiebeln sind monopodia

erst mit der Blüte kommt das Sympodium. Diese Pflanze ist der Typus des aufrechtstehenden Rhizoms an den Zwiebeln. — Sehr eng in der Organisation der Zwiebeln mit *Leucojum* verwandt ist

Narcissus poeticus und N. pseudonarcissus (Fig. 16).

Bei Narcissus poeticus findet man eine starke Vermehrung der Zwiebeln. Diese stehen gesellig. Die Wurzeln gehen schief nach unten und sind kontraktil. Eine Ausscheidung fehlt diesen Pflanzen, dafür ist die Gegenwart von Pilzen häufig. Neben den Zugwurzeln gibt es auch einige flacher liegende Nährwurzeln, obwohl es schwer

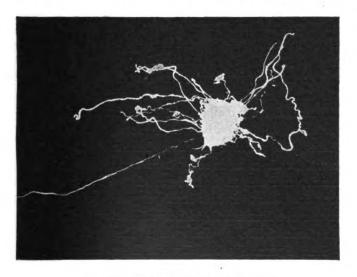


Fig. 17. Nährwurzeln von Galanthus

ist, hier einen scharfen Unterschied zu machen. Das Auseinandergehen der Zwiebeln geschieht, wie oben schon öfter beschrieben, durch die Kontraktilität der Wurzeln. An den Nährwurzeln konnten wir keine Haare finden.

Bei Narcissus pseudonarcissus fanden wir bei den Zugwurzeln etwas von der Spitze entfernt reichlich Haare. Alle Keimpflanzen der Amaryllideen und Liliaceen haben nach Angaben von Hesse (5) Wurzelhaare. Das hängt offenbar mit dem Befestigen am Keimplatze und später mit der Kontraktion zusammen. Man darf aber nicht vergessen, daß auch eine größere Aufnahme von Salzen und Wasser während der Blattperiode der Pflanze in Frage kommt. Die mehr horizontal streichenden Nährwurzeln hatten keine Haare,

dafür aber Pilze. Leider ist die Periodizität am natürlichen Standort nicht bekannt. — Die Nährwurzeln sind bei

## Galanthus nivalis (Fig. 17)

besser ausgebildet, als bei den vorherbesprochenen Arten. Wenn wir die Wurzelbilder betrachten, so fallen uns diese dünnen Wurzeln sofort auf. Sie verlaufen fast horizontal und besitzen auf ihrer geschlängelten Oberfläche nur vereinzelt Wurzelhaare. Die Nährwurzeln sind hier nicht so vergänglich wie sonst. Wir fanden neben Amylodextrin später eine Metakutis. Pilze sind ebenfalls vorhanden.

Neben diesen Nährwurzeln gibt es auch noch nach unten gerichtete Zugwurzeln. Die Bewurzelung ist allseitig. Die Zwiebeln wachsen gesellig und blühen mehrmals. Auffällig ist hier die terminale Lage der Hauptzwiebel. Der Blütenstengel ist lateral. Wir haben hier einen monopodialen Zwiebelkuchen. Die reichlich gebildeten Nebenzwiebeln bleiben bei der Mutterzwiebel und bilden Rasen. Irmsch sagt darüber folgendes: "Von dieser, wie von allen anderen im Voraufgehenden beschriebenen Liliaceen und Iridaceen weicht sie aber durch die Stellung der Hauptknospe und auch in anderen Punkten auffallend ab." "Die Zusammensetzung der Schneeglöckchenzwiebel ist insofern ganz einfach, als zur Blütezeit nur noch die Basilarstücke des nächstvorjährigen Jahrganges frisch, die Teile früherer Jahrgänge aber gänzlich abgestorben sind." — Sehr eigenartige Verhältnisse liegen bei

## Arum maculatum

vor. Die Pflanze pflegt zeitweise Pilze zu haben. Sie ist mykotroph und besitzt doch eine starke Guttation, weil sie in der Laubzeit selbständig lebt.

Die Knolle ist die vorjährige Grundachse. Sie liegt meistens wagerecht, nur wenn es sich um steigende Stücke handelt, steht sie aufrecht oder ist sogar etwas verlängert. Der dünne diesjährige Teil ist durch eine Einschnürung abgetrennt. Die Wurzeln stehen kranzförmig an der diesjährigen Knolle. An der alten Knolle findet man oft kleinere Nebenknollen. Diese entstehen in den Achseln der Schuppenblätter. Bis zum Blühen ist die Achse monopodial und wird dann erst sympodial. Die Hauptknospe steht in der Achsel des vorletzten Blattes, wenn die Pflanze blüht. Bei einem noch nicht blühenden Stücke steht sie terminal.

Nach der Blüte stirbt die vorjährige Knolle ab und die diesjährige Achse verdickt sich, wobei die Blätter absterben.

Die Wurzeln der Arum-Arten sind verschieden. Die nach oben gehenden ageotropen sind dünne Nährwurzeln. An diesen befinden sich keine Wurzelhaare, dafür kommen in denselben Pilze vor. Die nach unten gehenden Wurzeln sind etwa dreimal so dick wie die Nährwurzeln. Sie sind kontraktil und haben den "Zweck". den nach oben gewachsenen Wurzelstock nach unten zu ziehen. An ihrer Oberfläche tragen sie (wenn auch spärlich) Haare, die 0,2 mm lang und 15  $\mu$  dick sind. Es ist sehr interessant, daß die Haare nur bei den kontraktilen und tiefer ins Erdreich gehenden Wurzeln vorkommen, während die Nährwurzeln keine besitzen. Die Haare werden daher wohl auch zur Aufnahme der Nährsalzlösungen dienen und nicht nur zu einer besseren Befestigung der Pflanze im Boden und zum Ermöglichen der Kontraktion.

Tiefliegende Stücke besitzen keine kontraktilen Wurzeln, wie das schon Rimbach (4) festgestellt hat. Er bezweifelt, daß die Knolle ein Orientierungsvermögen besitze, und behauptet, daß das Herabsinken lediglich durch die Kontraktion der Wurzel erfolge. Die Pflanze, auch die Keimpflanze, bildet im Herbst Wurzeln aus. Schon bei der Keimpflanze kann sich eine derselben verkürzen. Im Hochsommer ist die Knolle ohne Wurzeln und Blätter. Sie hat also genau dieselbe Periode wie die meisten anderen Zwiebelgewächse.

Über den Mechanismus der kontraktilen Wurzeln schreibt Rimbach folgendes: "Die Verkürzung beginnt an starken Wurzeln 20—25 mm hinter der Spitze. Das aktive Gewebe ist hier, wie bei allen ähnlich gebauten Monocotylenwurzeln, das Rindenparenchym, während der zentrale Gefäßbindestrang und der äußerste Teil der Rinde sich passiv verhalten. Die aktiven Rindenzellen verkleinern ihren Längendurchmesser, gegebenenfalls bis auf die Hälfte, vergrößern aber ihren Querdurchmesser in radialer und tangentialer Richtung. Dabei bewegen sie sich vom Zentrum weg nach außen, behalten aber den ursprünglich ungefähr kreisförmigen Querschnittsumfang nicht bei, sondern dehnen sich in radialer Richtung mehr aus als in tangentialer, weil sie mit dem Gefäßbündelstrange, der seinen Querdurchmesser nicht bedeutend vergrößert, in Verbindung bleiben. Eine diesem Vorgange entsprechende Dickenzunahme der Wurzel findet aber nicht statt. Es tritt vielmehr die

jeweilig äußersten, d. h. an die passive äußere Rindenschicht angrenzenden aktiven Rindenzellen in zentripetal fortschreitender Folge collabieren und von den nachrückenden inneren, noch straffen Zellen tangential zusammengedrückt werden. Nach und nach häufen sich immer mehr solcher zusammengepreßter Zellschichten zwischen der aktiven inneren und der passiven äußeren Rinde an Von den etwa 20 aktiven Rindenzellen, welche ursprünglich im Radius der Wurzel liegen, bleibt nur der 4. Teil in turgeszentem auch bei anderen Monocotylen häufige Erscheinung auf, daß die Zustande übrig." "Der passive Teil der Rinde, bestehend aus der

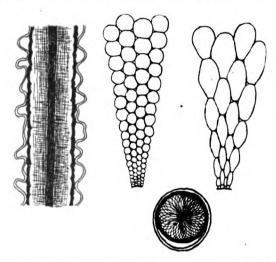


Fig. 18. Faksimile von Rimpach zur Erklärung. der Kontraktilität

persistierenden Epidermis, der Exodermis (Hypodermis) und einer an diese letztere angrenzende Lage unverkorkten Parenchyms, legt sich, sobald die Verkürzung 20 Prozent erreicht, in Falten, indem er sich stellenweise von der Schicht der zusammengedrückten Zellen abhebt. Ehe dies geschieht, hat sich auch in den radialen Längswänden der Exodermis eine Wellung gebildet, die jener in der Endodermis ähnlich, aber schwächer und unregelmäßiger ist."

Wir geben die Bilder von Rimbach ebenfalls wieder (Fig. 18). Über diesen Mechanismus möchten wir kurz folgendes bemerken Es handelt sich offenbar um die Anlage von Zellen, welche durch andere in einer Zwangslage liegen. Sobald diese äußeren Gewebe. die Puffergewebe, absterben, können sich die anderen Zellen die

....

Gestalt geben, die ihren Wandungen entspricht (siehe Fucus und Ziegenspeck, 19).

Über die Jahresperiode äußert sich Rimbach so, daß im September die Wurzeln erscheinen und sofort mit der Verkürzung beginnen. Das ist deshalb sehr interessant, weil man vielfach geneigt ist, dem Grunde des Stengels die Reizempfindlichkeit zuzuschreiben. Es muß also entweder die Rhizomknospe empfinden oder der Reizmüßte durch den Stengel induziert sein und erst dann zur Auswirkung gelangen, wenn der empfindende Teil abgestorben ist. Wir möchten der ersten Ansicht zuneigen und die Empfindung als durch den Ausfällhorizont [siehe Mattern (12)] des Bodens gegeben betrachten. In diesem sind die Nährstoffe für die mykotrophen Seitenwurzeln vorhanden.

An einer anderen Stelle gibt Rimbach an, daß die jungen Knollen und auch die Sämlinge dann erst mit der Wurzelkontraktion beginnen, wenn Blätter hervorgesproßt sind. Wir möchten darauf aufmerksam machen, daß dann erst neue Wurzeln entstehen. Die alten Wurzeln sind von Anfang an nicht mehr zur Kontraktion fähig, weil sie diese bereits ausgeführt haben oder in ihrer Organisation nicht auf eine spätere Kontraktion angelegt sind. Deshalb braucht diese Angabe durchaus nicht im Widerspruch mit den früheren zu stehen. Die Pflanze hat eben eine festgelegte Periodizität der Ernährung wie der Organbildung.

## Arum ternatum

stimmt in der Ausbildung völlig mit Arum maculatum überein, so daß wir keinerlei weitere Schilderungen für nötig halten. Es ist vielleicht nur hervorzuheben, daß die Nährwurzeln im Winter eine metakutisierte Spitze besitzen.

## Zusammenfassung

Fassen wir unsere Betrachtungen an den monocotylen Knollengewächsen zusammen, so können wir zwei deutliche Typen-unterscheiden. Erstens: Arten, die durch das Wachsen des Rhizoms einsinken. Dieses wird seitlich angelegt. Auch die Seitenknollen oder Zwiebeln werden durch ausläuferartige Gebilde hinabgebracht. Es würde aber zu weit gehen, wenn man sämtliche Arten, die mit seitlichen Abzweigungen versehen sind, zu dieser Art rechnen wollte. Vielfach bleibt das neue Glied nur kurz und die Versenkung wird durch kontraktile Wurzeln erzielt.

Die zweite Art ist vielleicht nur eine extremere Ausbildung dieses Typs. Es sind die aufrechtstehenden Rhizome von Zwiebeln oder Knollen. Hier kann das Rhizom durch seine Ausbildung nicht zum Einsinken beitragen. Es müssen kontraktile Wurzeln sowohl hierfür wie für die Abtrennung der Beizwiebeln und Beiknollen sorgen.

In der Entstehung der Wurzeln scheinen bei diesen beiden Typen ebenfalls gewisse Unterschiede zu bestehen.

Beim dritten Typus entstehen die Wurzeln nicht am diesjährigen Rhizomteil, sondern am vorigen oder eventuell sogar an noch älteren. Die Wurzelbildung ist, wenn man die unzerlegte Zwiebel betrachtet, am ganzen Kuchen vorhanden. Beim zweiten Typus werden die Wurzeln am diesjährigen Teil angelegt, bevor die Blätter an ihm austreiben. Jene können am ganzen Umfang erscheinen, wie bei Arum, dann stehen die einen nach oben, weil das Rhizom horizontal liegt. Im anderen Falle, wie bei Colchicum, entstehen sie nur auf der Unterseite. Beim dritten Typus sprossen die Wurzeln des Internodiums aus, bevor die Blätter treiben. Da das Rhizom liegt, sind die Wurzeln meist halbkreisförmig angeordnet oder sie befinden sich nur auf der Unterseite. Das Widerspiel von Steigen und Fallen finden wir bei dem dritten Typus ausgebildet und vermissen es bei den beiden anderen Typen.

Die Gewächse sind offenbar zweiperiodig. Sie treiben im Herbst Wurzeln, sind den Winter über verpilzt und können in den tiefen Lagen die Pilze verzehren. Zwar wird der Boden auch hier gefrieren, jedoch lange nicht so stark wie weiter oben. Außerdem darf man in Laubwäldern nicht die leichte Erwärmung des Bodens durch die Laubstreu vergessen, wie das Firbas (14) in seiner Studie gezeigt hat. Diese Erwärmung schafft den Kindern des Mittelmeerklimas nicht nur einen warmen Fuß, wie der Gärtner sagt, und wirkt daher auf die Knospen anregend, sondern die Erwärmung durch dieses "Mistbeet" erhöht die Tätigkeit der Pilze im Boden. Es möge unter anderm auf die eigenartige Tatsache hingewiesen werden, daß die Repräsentanten der "pontischen Einstrahlung" im kalten Klima Ost- und Westpreußens, nicht wie in den wärmeren Zonen im freien Lande vorkommen, sondern sich in die Laubwälder zurückgezogen haben. Es wäre auch ganz int ressant zu erfahren, ob nicht viele dieser Gewächse in wärmeren Klimaten wintergrün sind, was durchaus wahrscheinlich

erscheint. Wir möchten hier nur auf die Mitteilungen von Irmisch (3) über Gagea hinweisen.

Neben dieser Herbst-Winterperiode gibt es eine Frühlings-Frühsommerzeit. Häufig erscheinen gleichzeitig mit den Laubblättern neue und anders gebaute Wurzeln. Es kann in dieser Zeit zu einer stärkeren Transpiration oder sogar Guttation kommen und die Gewächse sind dann in dieser Zeit autotroph.

Wenn die Blätter xeromorph sind, kann dennoch eine rege Guttation vorhanden sein. Diese wirkt nur dann, wenn viel Wasser vorhanden ist und versagt sofort, wenn Trockenheit einsetzt.

Höchst eigenartige Verhältnisse werden auch durch das Zusammenstehen der alten und neuen Zwiebeln geschaffen. Die alten Membranreste verwesen und schließen den Mineralboden durch das entstehende Kohlendioxyd auf. So bilden sie für die Pilze reichliche Mengen von organischen und anorganischen Nährstoffen, die von diesen aufgenommen werden und wieder den jungen Zwiebeln zugute kommen. Ebenso können stickstoffbindende Lebewesen einen besseren Nährboden finden und intensiver arbeiten. Diese Einrichtungen finden sich vornehmlich bei Pflanzen südlicher Einstrahlungen. Auf diese Wuchsart hat bereits Diels (20) hingewiesen, ohne jedoch diese Erklärungsmöglichkeiten auszuführen. Er nennt diese Gewächse die des Leucojum-Typs und stellt danach ihre Heimat fest.

Die Wurzeln, welche länger leben, machen eine merkwürdige Veränderung durch, welche man mit dem Namen der Metakutisierung belegen kann. Diese kann sowohl im Winter wie auch im Sommer eintreten. Man findet sie vornehmlich bei Knollengewächsen, jedoch kommen sie auch bei einigen Zwiebeln vor.

Die Wurzeln der Zwiebel- und Knollengewächse haben sehr häufig keine Haare. Sie lagern dicht gedrängt und sind unverzweigt. Dennoch beuten sie den Boden gut aus, weil sie außerordentlich häufig geschlängelt sind. Diese haarlosen Wurzeln führen in ihrem Inneren meistens Pilze nach dem Sporangiolentyp und verdauen diese.

Bei mehr autotrophen Arten kommt dann mehr oder minder reiche Behaarung vor. Die Zugwurzeln sind immer behaart. Diese Haare sind manchmal wesentlich derber gebaut als die der Ernährungshaare. Das hängt damit zusammen, daß sie der besseren Befestigung im Boden dienen. Daher sind ihre Wandungen auch meistens recht derb, wenn nicht sogar dick (Iris).

Der Ausgangspunkt für die Entwicklung der Knollen- und Zwiebelgewächse sind die Rhizompflanzen. Sie besitzen alle Eigenschaften jener, wenn auch in einem weniger vollkommenen Maße. Die in der Einleitung geforderten Konstruktionseigentümlichkeiten der Wurzeln haben wir bei diesen Gewächsen gut ausgebildet gefunden.

#### Abstract

Recapitulating our contemplation on monocotyle tuber-plants, we are able to distinguish two types: Firstly species which sink into the soil, owing to the growth of the rhizome. The latter is growing sideways. The lateral tubers or bulbs are by stolon-like structures also sunk into the soil. To count to this class all plants with lateral branching, however, would be going too far. Often the new *limb* remains only short and the sinking is done by contractile roots.

The second type perhaps is only an extreme development of the former type. Here are the erect standing rhizomes of bulbs or tubers. Here the rhizome, owing to its development, can not assist the sinking. This is done by contractile roots which also help to the separation of secondary bulbs and lateral tubers. There seem to appear certain differences also in the origin of the roots of these two types.

In the third type the roots do not arise on this year's rhizome parts, but on last year's, or even still older parts. Looking at the bulb as a whole, roots are noticed on the whole axis of the bulb. In the second type the roots are growing on this year's shoot before the leaves begin to sprout from it. The former may appear on the whole circumference, like on Arum, then one part is standing upright because the rhizome is lying horizontally. In another case, on Colchium, they arise on the underside only. In the third type the roots of the internodes are shooting before the leaves begin to sprout. As the rhizome is in a level position, the roots are arranged in a semicircle, or they are on the underside only. The appearance of rising and falling is found on this last type, we miss it on the two preceding one's.

These plants probably are periodical. They grow roots in autumn, are filled with fungi in winter, and in the deeper layers of the soil may live on the fungi during this time. Here the soil will of course freeze also, but not as much at least as further above. Besides in angiosperm forests one has to take into consideration the warming of the dead leaves, already mentioned by FIRBAS. This warming gives plants from the mediterranean climate in our country not only a warm foot, as gardeners use to say, and stimulates the buds, but the warming of this kind of hot-bed also enhances the activity of the fungi in the soil. It may be pointed out, among other things, that the representants of the "pontic immigration" do not occur in the open country of East and West Prussiabut have withdrawn to the angiospermforests. It would be interesting to know if not many of these plants would remain green in winter in warmer climates. We refer to the notices on Gagea by IRMISCH.

Besides this autumn-winter period there is a spring-early sommer period. Frequently with the foliage there appear differently constructed new roots. In

this time a stronger transpiration and even guttation may occur and the plants then are autotrophicel.

Also if the leaves are xeremorph, an active guttation may be existing (Eriphorum). The latter, however, works only if much water is at hand, and not if the soil is getting dry.

Peculiar circumstances result of the growing together of new and old bulbs. The old remains of the membrane are decaying and decomposite the mineral soil by the arising carbonic-dioxyde. In this way they are forming an abundant supply of organic and anorganic nutritive material for the symbiontical fungi, which is absorbed by the same and again benefits the young bulbs. Nitrogen binding living beings in this way may find a better nutrient medium and work more intensely. These arrangements are especially found on plants of southern origin. DIELS has already pointed out this way development, without, however, giving a kind of explanation. He calls these plants those of the Leucojum-type and accordingly determines their habitat.

The roots which have a longer life, experience a remarkable change, that may be called metakutisation. This may happen in winter as well as in summer. It is mostly found on tuber plants, but on some bulbs also. The roots of the bulb and tuber plants very frequently have no root hairs. They are laid closely together and are not branched. Nevertheless they make a good use of the soil, because they are excedingly tortuous. These hairless roots in their inside mostly carry fungi of the sporangiol-type which they digest.

In the more autotrophical species we find a more or less abundant development of root hairs. The contractile roots are always hairy. These hairs are sometimes very differently constructed from those of the nutrient roots. The reason is that they serve as a better fixing in the soil. Therefore its walls are very coarse if not even very thick (Iris).

The starting point of the tuber and bulb plants are the rhizome plants. They possess all arrangements of the former, only in a less perfect measure.

## Literaturangabe

Außer der Arbeit von E. LIPPMANN über das Vorkommen der verschiedenen Arten der Guttation und einige physiologische und ökonomische Beziehungen, in Mez, Arch. XI, 25. wurde folgende Literatur benutzt:

(1) KERNER VON MARILAUN: Pflanzenleben 1890. — (2) BEER: Morphologie und Biologie der Orchideen. Wien 1863. — (3) IRMISCH: A. Zur Morphologie der monocotylen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850. — B. Morphologische Beobachtungen an einigen Gewächsen aus den natürlichen Familien der Melanthiaceen, Iridaceen und Aroideen. Berlin 1856. — (4) RIMBACH: a) Berichte der d. Bot. Gesellsch. Berlin 1897, XV. — b) Berichte der d. Bot. Gesellsch. Berlin 1926. XL, IV, Heft 5, 1927, XLV, Heft 2. — d) Beiträge z. Wiss. Botanik, Stuttgart 1898, II. — (5) HESSE: Beiträge zur Morphologie und Biologie der Wurzelhaare. Diss. Gießen 1904. — (6) FREIDENFELDT: a) Flora 1902. Ergänzungsb. 91, 110. — b) Bibl. bot. 1904, XII, Heft 61. — (7) SCHWARZ: Die Wurzelhaare der Pflanzen. Ein Beitrag zur Biologie und Physiologie dieser Organe. Unters. aus dem Bot. Inst. zu Tübingen I, Heft I. 1883. — (8) KRÖMER: Bibl. Bot. 1903,

XII. Heft 59. — (9) ROHDE: In Mez, Archiv ined. — (10) STROEVER: Über die Verbreitung der Wurzelverkürzung. Diss. Jena 1892. — (11) GALLAUD: Rev. gén. de Bot. XVII, 1905. — (12) MATTERN: In Mez, Archiv XXI (1928). — (13) MEYER, FRITZ JÜRGEN: Untersuchungen über den Blatt- und Wurzelwettbewerb in den heimischen Wäldern. Ver. f. Nat. XX. — (14) FIRBAS: Beihefte z. Bot. Cent. XLIV, 1927. Abt. II. — (15) A. MEYER: Bot. Praktikum I. — (16) WISSELINGH: Sur l'endoderme. Extrait des Archives Néerlandais. Tome XX. 1886. — (17) SCHLICHT: Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorhiza. Diss. Berlin 1889. — (18) GOEBEL: Organographie. — (19) ZIEGENSPECK: Wurzeln der Orchideen. Mez, Archiv XII. 1925. — (20) DIELS: Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1917, 36. — (21) NEGER: Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1913.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: <u>Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte</u>

<u>Botanik</u>

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: 23

Autor(en)/Author(s): Draheim Walter

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis des Wurzelwerks von Iridaceen,

Amaryllidaceen und Liliaceen 385-440