Verbänderungen und Gabelungen an Wurzeln.

Von **H. Schenck.**

(Mit 10 Abbildungen im Text.)

Eine in den Mitteilungen der Deutschen dendrologischen Gesellschaft 1916 veröffentlichte Zusammenstellung von Fasziationen und Gabelungen an Sprossen von Nadelhölzern veranlaßte mich, diese eigenartigen Bildungen weiterhin im Auge zu behalten und ihr Auftreten auch an Wurzeln zu verfolgen.

Gabelige Verzweigung oder Dichotomie der Sprosse und Wurzeln ist unter den Farngewächsen bei den Lycopodinen noch eine normale morphologische Eigentümlichkeit; bei den allgemein seitlich verzweigten Samenpflanzen kommt sie nur noch ausnahmsweise zum Vorschein.

Die Gabelungen stehen in enger Beziehung zu den Verbänderungen; häufig kommt es vor, daß an Bandsprossen, höher oder tiefer, zuweilen dicht am Grunde eine Gabelung in zwei oder mehr Äste einsetzt, wofür die Nadelholzfasziationen gute Beispiele liefern. Einer jeden Gabelung muß naturgemäß eine Verbreiterung des Vegetationskegels nach zwei entgegengesetzten Richtungen hin vorausgehen und tatsächlich lassen sich alle Übergänge von Gabelung in zwei gleichstarke Äste zu dichotom geteilten Bandsprossen verfolgen. So könnte man allgemein sämtliche Fälle von Gabelungen zu den Fasziationen im weiteren Sinne rechnen.

Unter der Voraussetzung, daß die Kormophyten phylogenetisch aus Thallophyten, an deren Vegetationskörper Dichotomie öfters auftritt, hervorgegangen sind, erscheinen die Gabelungen als überkommene atavistische Bildungen. Die Anlage dazu ist in der Konstitution des Kormophytenplasmas erhalten geblieben und sie kann unter bestimmten äußeren und inneren Bedingungen wiederum zur Auswirkung gelangen.

Es soll damit nicht gesagt sein, daß allgemein die seitliche Verzweigung der Kormophyten aus der gabeligen hervorgegangen sei. Auch die erstere kommt bei Thallophyten häufig vor und wird sicher ebenso primitiv sein wie die letztere. Sie bietet aber für den Aufbau größerer Pflanzenkörper entschieden mehr Vorteile und hat im Laufe der Phylogenese den Vorrang gewonnen, ohne daß die Anlage zur

gabeligen Verzweigung ganz verschwunden ist. Beide Arten der Verzweigung sind übrigens nur in ihren typischen Formen scharf voneinander geschieden; wie schon J. Reinke[1]) ausgeführt hat, lassen sie sich durch Übergänge miteinander in Verbindung bringen. In erhöhtem Maße gilt dies auch für die Farnblätter mit ihren wechselreichen Formen von Aderungen und Ausgliederungen.

Die seither beobachteten Fälle von Verbänderungen und Gabelungen bei Samenpflanzen beziehen sich mit wenigen Ausnahmen auf Sprosse, an denen sie sich ausschließlich als Bildungsabweichungen einstellen. Verbänderungen im engeren Sinne scheinen dabei häufiger zu sein als Gabelungen in gleichstarke Äste, wofür aber ebenfalls zahlreiche Angaben vorliegen[2]). So bildet H. de Vries zwei- und dreigabelige Roggenähren ab und einen gegabelten Blütenstiel von Viola tricolor maxima, M. Masters eine gegabelte männliche Blüte von Cedrus Libani. Gegabelte Blütenschäfte sind beobachtet an Tulipa, Digitalis lutea, Veronica longifolia, Plantago lanceolata, Reseda luteola, Campanula medium und vielen anderen Pflanzen, gegabelte Blütenkätzchen an Salix, gegabelte Zapfen an Picea excelsa.

Auch an vegetativen Achsen tritt diese Abweichung nicht selten auf; ich beobachtete sie bei Pirus communis, Campsis radicans und an einem Langtrieb der Kletterrose Crimson Rambler (Rosa multiflora Thbg.), der wiederholt in Entfernungen von etwa 30 cm Bifurkation in gleichstarke zylindrische Stengel zeigte. Ferner fand ich im Juli 1917 eine mannshohe Fichte im Felsenmeer bei Heidelberg, an der ein 2jähriger Quirlast seinen letztjährigen Zuwachstrieb etwas unterhalb der Mitte regelrecht nach Art von Lycopodium in zwei gleichstarke Äste von 18 und 16 cm Länge spitzwinkelig gegabelt hatte. Das Bäumchen war an seiner Spitze beschädigt gewesen; es hatte die Endknospe und die Knospen seines obersten Quirls verloren und als Ersatz aus der obersten Seitenknospe einen neuen diesjährigen Leittrieb gebildet. Es ist bekannt, daß gerade nach Beschädigungen der Haupttriebe Fasziationen an benachbarten Trieben als Folge vermehrter Nahrungszufuhr hervorgelockt werden können.

---

1) J. Reinke, Zur Kenntnis des Rhizoms von Corallorhiza und Epipogon. Flora 1873, Bd. LVI, pag. 213.

2) G. F. Jäger, Über die Mißbildungen der Gewächse, pag. 9. Stuttgart 1814. M. Masters, Pflanzen-Teratologie. Deutsch von U. Dammer 1886, pag. 79. A. B. Frank, Die Krankheiten der Pflanzen 1896, 2. Aufl., Bd. III, pag. 327. O. Penzig, Pflanzen-Teratologie. Zahlreiche Zitate. H. de Vries, Die Mutationstheorie 1903, Bd. II, pag. 543.

Für Wurzeln liegen nun die Verhältnisse anders als für Sprosse. K. Goebel[1]) unterscheidet die Wurzelgabelungen in spontane und in solche, die durch symbiotisch in der Wurzel lebende Organismen veranlaßt werden. Zu ersteren rechnet er die handförmigen Knollen bestimmter Erdorchideen, zu letzteren die Mykorrhizen von Koniferen, die Luftwurzeln einiger Cycadeen, die Mykorrhizen von Alnus. Goebel sagt unter Hinweis auf die Gallenbildungen, es liege kein Grund vor, diese Erscheinung als Atavismus zu betrachten, immerhin aber werde man diese Fälle als Stütze für seine Ableitung der endogenen Wurzelverzweigung vor der gabeligen benutzen können. Meines Erachtens sprechen doch manche Gründe dafür, daß wenigstens die spontanen Gabelungen und die Verbänderungen überhaupt Atavismen vorstellen. Auch H. Dingler[2]) ist geneigt, sie als eine „alte Erbschaft" anzusehen.

§ 1. Die durch den Einfluß symbiotisch in der Wurzel lebender Organismen veranlaßten Gabelungen weichen insofern von gabelig geteilten typischen Wurzelverbänderungen ab, als die aufeinanderfolgenden Gabelungen hier nicht in ein und derselben Ebene liegen, sondern einander kreuzen. Es ist bemerkenswert, daß die meisten Mykorrhizen seitliche Verzweigung aufweisen. Dichotomie kommt bei Koniferen, soweit mir bekannt, nur den Pilzwurzeln von Pinus silvestris[3]), montana, Cembra, Strobus zu. Hier sitzen die verpilzten Gebilde als kurze, anfangs einfache, dann dichotom und schließlich korallenartig reich gegabelte Seitenwürzelchen an den längeren Faserwurzeln.

Die übrigen Koniferen, so Picea[4]) und Abies[5]) besitzen dagegen seitlich und akropetal verzweigte, also racemöse Mykorrhizen. Interessant verhält sich Pinus montana nach P. E. Müller's[6]) Beobachtungen in Jütland. An ein und derselben Wurzel treten hier gabelig verzweigte korallenförmige und racemöse Mykorrhizen zugleich auf. Wodurch diese Unterschiede bedingt sind, ist unbekannt. Bis jetzt sind erst in wenigen Fällen Fruchtkörper im Zusammenhang mit mykorrhizen-

---

1) K. Goebel, Organographie 1913, Bd. I, 2. Aufl., pag. 104.

2) H. Dingler, Wurzelbrutverbänderung bei Prunus insititia. Jahresb. d. Vereinig. für angewandte Botanik 1916, Bd. XIV, pag. 169.

3) W. Magnus in Kny's Bot. Wandtafeln, 13. Abt., Tafel 116, Text pag. 526, Fig. 1 u. 2 gibt gute Abbildungen.

4) Gute Abbildungen in E. Melin, Studier över de Norrländska Myrmarkernas Vegetation, pag. 354 und Tafel 10a. Uppsala 1917.

5) Abbildung in Kirchner, Loew, Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas 1908, Bd. I, 1, pag. 83.

6) Zitiert ibid. pag. 219.

bildenden Myzelien nachgewiesen worden. Nach der von Mc Dougall[1]) gegebenen Zusammenstellung handelt es sich um Arten von Elaphomyces, Boletus, Russula, Lactarius, Tricholoma, Cortinarius, Armillaria, Scleroderma, Geaster, also um Gattungen aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen, die sicher physiologische Unterschiede ihrer Myzelien aufweisen und demgemäß auch auf die von ihnen befallenen Wurzeln in verschiedener Weise einwirken werden.

Die von Nostoc punctiforme und Bakterien befallenen apogeotropischen Cycadeenwurzeln zeigen ebenfalls dichte korallenartige Verzweigung durch fortgesetzte einander kreuzende Gabelungen[2]).

Die Wurzelknöllchen mancher Leguminosen sind gegabelt und gleichen in bestimmten Fällen in hohem Maße den Mykorrhizen. Ich verweise auf Medicago sativa[3]) und auf Ormosia sumatrana[4]). Über die morphologische Natur dieser Knöllchen und korallenförmigen Gebilde läßt sich streiten; bestimmte Gründe sprechen dafür, sie als Seitenwürzelchen zu betrachten, die unter dem Einfluß der sie bewohnenden Bakterien eine weitgehende Umgestaltung und abweichende anatomische Struktur erfahren haben. Ihre Polystelie ist im Hinblick auf das Verhalten der Orchideenknollen nicht befremdlich; die Auflösung des einfachen Zentralzylinders in mehrere Stränge kann in Wurzeln, die knollige Verdickung erfahren, mit einem Schlage in die Erscheinung treten, wie aus den interessanten Befunden von J. Sachs[5]) an künstlich durch Entfernung aller Sproßvegetationspunkte hervorgerufenen Wurzelknollenbildungen bei Cucurbita maxima hervorgeht.

Bei saprophytischen Blütenpflanzen wird eine korallenförmige Gestaltung des von Pilzen bewohnten Wurzelsystems häufig angetroffen. Bis jetzt habe ich aus der Literatur über diese Gewächse keine Angaben über etwa an ihnen auftretende Gabelungen entnehmen können. Nur bei den Monotropeen Pterospora und Sarcodes sanguinea kommt nach F. W. Oliver[6]) eine abweichende Verzweigungsform vor. Alle

1) W. B. Mc Dougall, On the mycorhizas of forest trees Americ. journal of botany 1914, Vol. I, pag. 63.

2) Gute Abbildungen von Encephalartus villosus und E. Altensteinii bringt R. Marloth, The Flora of South Africa I, Taf. 15 B und pag. 100, Fig. 64. Capetown 1913.

3) A. Tschirch, Beiträge zur Kenntnis der Wurzelknöllchen der Leguminosen. Ber. Deutsch. bot. Ges. 1887, Bd. V, pag. 58, Taf. V, Fig. 13.

4) M. Büsgen, Studien über die Wurzelsysteme einiger dikotyler Holzpflanzen. Flora, Ergänzungsbd., 1905, pag. 92.

5) J. Sachs, Gesammelte Abhandlungen pag. 1173, Fig. 120.

6) F. W. Oliver, On Sarcodes sanguinea Torr. Annals of bot. 1890, Vol. IV, pag. 306, Fig. 41 u. 42.

Seitenwurzeln entstehen hier an der von einem Pilzmyzel überzogenen Mutterwurzel exogen durch radiale und tangentiale Teilungen in den peripherischen Schichten des Dermatogens und Periblems so nahe unter der Spitze, daß sie noch von der Wurzelkappe der letzteren bedeckt sind; auch beginnt die Differenzierung des Zentralzylinders in den jungen Seitenwurzeln bereits, wenn sie sich kaum hervorgewölbt haben. Hier liegt also schon eine Art von Übergang seitlicher Verzweigung zu Dichotomie vor. Bei Monotropa dagegen ist die Wurzelspitze frei vom Pilz und die Seitenwurzeln sind endogen.

Die durch den Einfluß von Organismen veranlaßten Formänderungen schließen sich den Gallenbildungen an. Da es sich um fremdartige Reize handelt, die in der phylogenetischen Entwicklung des Organs keine Rolle gespielt haben, so ist es fraglich, wenn auch nicht ausgeschlossen, daß hier Atavismen vorliegen.

§ 2. Zu den von Goebel angeführten Fällen bei Orchideen und bei Mykorrhizen kommen noch hinzu die gelegentlich als Bildungsabweichungen auftretenden Gabelungen und Verbänderungen an sonst normal seitlich verzweigten zylindrischen Wurzeln. Sie scheinen ungemein selten aufzutreten, was schon Masters[1]), Penzig[2]) und zuletzt Dingler[3]) besonders hervorheben. Nur für wenige Pflanzenarten sind sie festgestellt; ich nenne daher sämtliche mir bis jetzt bekannt gewordenen Fälle, die sich auf 14 belaufen. Es dürfte aber wohl keinem Zweifel unterliegen, daß bei Durchsicht möglichst umfangreichen Wurzelmaterials sich noch manche weitere Beispiele auffinden lassen werden.

Die nachstehend aufgezählten Gabel- und Bandwurzeln sind meist Luftwurzeln, zum Teil aber auch Erdwurzeln. Bei ersteren bringt die bandförmige Abplattung der Pflanze keine Nachteile, bei letzteren kann sie nicht als vorteilhafte Eigenschaft beobachtet werden, da die zweckmäßigste Form für ein in der Erde vordringendes Organ entschieden die fädigzylindrische ist.

1. Hedera helix. R. Caspary[4]) beschreibt Verbänderungen an

---

1) M. Masters, Pflanzen-Teratologie, deutsch von U. Dammer 1886, pag. 35.

2) O. Penzig, Pflanzen-Teratologie 1894, Bd. II, pag. 324.

3) H. Dingler, Wurzelbrutverbänderung bei Prunus insititia. Jahresber. der Vereinig. f. angew. Bot. 1916, Bd. XIV, pag. 160.

4) R. Caspary, Gebänderte Wurzeln eines Efeustockes. Schriften der physikal.-ökon. Ges. Königsberg 1882. Bd. XXIII, pag. 112 u. Taf. I.

Luftwurzeln einer im Topf kultivierten Efeupflanze. Da es sich um besonders typische Objekte handelt und die Abhandlung nicht überall leicht zugänglich ist, sei es gestattet, die nebenstehenden Ausschnitte aus der Tafel wiederzugeben. Außer normalen Wurzeln hatte der betreffende Sproß sechs weißliche verbänderte Wurzeln von 37—90 mm Länge sämtlich auf ein und derselben Stammseite gebildet, wovon die eine noch unverzweigt, die zweite an der Spitze gegabelt (Fig. 1 *A*), die dritte in der Mitte gegabelt (Fig. 1 *B*) war, während die vierte, fünfte und sechste reicher gegabelt, nach den Enden zu in abgeplattete fingerförmige, bis zu 9 mm breite Lappen ausliefen (Fig. 1 *C*). Alle Gabelungen und Lappen lagen in gleicher Ebene. Aus den gelappten Wurzeln entsprangen kurze drehrunde Seitenwürzelchen zweiter Ordnung von endogener Herkunft. Die Bandwurzeln besaßen entsprechend verbreiterte Gefäßbündelzylinder, die anstatt der fünf oder sechs Gefäßteile einer normalen Efeuwurzel weit mehr, auf einem Schnitt sogar 24, aufwiesen.

Fig. 1. Verbänderte Wurzeln von Hedera helix. Nach Caspary. Nat. Gr.

2. Phyllocactus phyllanthus Lk. (Cactus Phyllanthus L.). C. H. Schultz-Schultzenstein[1]) unterscheidet Gabelwurzeln, Fächerwurzeln und Scheitelwurzeln und sagt über das Vorkommen der Fächerwurzel (Radix flabellata, zonata) „bei mehreren Dioscoraeen, den Luftwurzeln von Cactus Phyllanthus, die in Form eines fleischigen synkladischen Fächers, der sich zugleich in Zonen schichtet, strahlig aus-

1) C. H. Schultz-Schultzenstein. Neues System der Morphologie der Pflanzen 1847, pag. 41. (Über diesen Autor vgl. Sachs, Geschichte der Botanik, pag. 317, 324, 346.)

breitet und von den Zonenringen Kreise von Wurzelfasern treibt. Dieser Typus erinnert an Zonaria, Codium, an die Blattbildung von Caryota, Gingko". Die in Fig. 2 wiedergegebene Abbildung 2 auf der Figurentafel des Buches zeigt in der Tat eine echte Wurzelfasziation. Ob Schultz bei Dioscorea, bei welcher Gattung auch verzweigte Knollen vorkommen[1]), wirklich Verbänderungen gesehen hat, bleibt mir unsicher, da er von solchen keine Abbildung und nähere Beschreibung bringt.

Fig. 2. Verbänderte Wurzel von Phyllocactus phyllanthus. Nach C. H. Schultz.

3. Phyllocactus Hookeri S.-Dyck (= Epiphyllum Hookeri Haw.). A. Braun[2]) berichtet 1853 über sehr zierlich fasziierte Luftwurzeln, die diese Kaktee im Berliner botanischen Garten gebildet hatte; diese Verbänderungen hatten „durch ihre fächerförmige und mehrfach dichotom geteilte Gestalt das Ansehen mancher Meeresalgen (Pavonia)". Der Autor bemerkt, daß dichotome Wurzeln bei Phanerogamen seither noch nicht beobachtet worden seien. Indessen waren sie bereits 1847 von C. H. Schultz-Schultzenstein für Phyllocactus phyllanthus beschrieben worden.

4. Podostemon Mülleri. E. Warming[3]) beobachtete bei dieser Art nur ein einziges Mal Gabelung einer Wurzel in zwei Äste, von denen jeder seine besondere Haube trug.

5. Piper. Burbidge[4]) fand an einer japanischen Piper-Art Luftwurzeln, die sich als breite abgeflachte Gebilde, Elchgeweihen im Kleinen vergleichbar, ausgestaltet hatten und die dicht mit braunen, sammetigen Haaren bedeckt waren.

6. Vicia faba. G. Lopriore[5]) hat bei Vicia faba, Pisum sativum,

---

1) Die in Ostafrika in zahlreichen Formen kultivierte Dioscorea dumetorum Pax erzeugt mannigfach gestaltete Knollen, die zum Teil handförmig geteilt sind und an Fasziationen erinnern könnten. Abbildungen bringt A. Engler, Die Pflanzenwelt Afrikas 1908, Bd. III, pag. 360.

2) A. Braun in Verhandl. des Vereins z. Beförd. des Gartenbaues in den Kgl. preuß. Staaten. Neue Reihe, 1. Jahrg., pag. XV. Berlin 1853.

3) E. Warming, Familien Podostemaceae, Afh. III, Vidensk. Selsk. Skr. 6. Raekke, Bd. IV, 8, pag. 446 u. Taf. XVII, Fig. 1. Kopenhagen 1888.

4) Gardeners chronicle 1886, New Series, Vol. 26, Nr. 677, pag. 2784.

5) G. Lopriore, Über die Regeneration gespaltener Wurzeln. Ber. deutsch. bot. Ges. 1892, Bd. X, pag. 76 und Nova acta Kaiserl. Akad. Naturf. 1896, Bd. LXVI, pag. 211—286, Taf. 13—20. (Abbild. verbänderter Wurzeln von Phaseolus auf Taf. 17, Fig. 1—5).

Phaseolus multiflorus, Zea mais die Bildung bandförmiger Seitenwurzeln beobachtet. Sie entstehen hier, wenn die Hauptwurzel geköpft[1]) oder längsgespalten wird, anscheinend infolge vermehrter Nahrungszufuhr zu den Bildungsstätten der Seitenwurzeln. Auch das Wegschneiden der Plumula am Keimstengel von Vicia faba veranlaßte das Auftreten von verbänderten Seitenwurzeln an der Hauptwurzel[2]). Die serial angeordneten Anlagen der Seitenwurzeln im Pericambium folgen in diesen Fällen dicht aufeinander in großer Anzahl und können paarweise kongenital miteinander verwachsen, wobei aber die Zentralzylinder getrennt bleiben; andere Seitenwurzelanlagen erfahren in der Längsrichtung des Mutterorganes eine Verlängerung und liefern dann fasziierte Wurzeln mit entsprechend verbreitertem Zentralzylinder. Zwischen Verwachsung und Fasziation wird hier eine scharfe Unterscheidung wohl nicht immer möglich sein. Als fasziierte Wurzel können wir eine Bandwurzel betrachten, die mit serial verbreitertem jedoch einheitlichem Meristem hervorwächst. Die gelegentlich bei Zea mais, Vicia faba und anderen Pflanzen auftretenden Zwillingswurzeln dagegen sind keine Fasziationen, sondern entstehen durch Verwachsung zweier dicht benachbarter kollateraler Seitenwurzelanlagen, zeigen bretzelförmigen Querschnitt und führen zwei getrennte Zentralzylinder[3]). Kongenitale Verwachsung von serial dicht aufeinanderfolgenden Nebenwurzelanlagen kommt nach M. Franke[4]) in typischer Form bei Campsis radicans vor, von der bis jetzt verbänderte Wurzeln noch nicht bekannt sind.

7. Pisum sativum Lopriore l. c.

8. Phaseolus multiflorus Lopriore l. c.

9. Aërides crispum. M. Masters[5]) gibt an, daß an Luftwurzeln Fasziationen mit Gabelungen beobachtet worden sind. Die wenig brauchbare Abbildung zeigt geweihförmige Bandwurzeln mit zurückgekrümmten, an den Enden eingerollten Gabelästen.

---

1) G. Lopriore, Verbänderung infolge des Köpfens. Ber. Deutsch. bot. Ges. 1904, Bd. XXII, pag. 304.

2) G. Lopriore, Künstlich erzeugte Verbänderung bei Phaseolus multiflorus. Ber. Deutsch. bot. Ges. 1904, Bd. XXII, pag. 394.

3) G. Lopriore, Zwillingswurzeln, Wiesner-Festschrift, Wien 1908, pag. 535 und Taf. 23. (Fig. 1 u. 2 Zea mais, Fig. 5 u. 6 Vicia faba). Querschnitte durch echte verbänderte Wurzeln von Zea mais bringen Fig. 3 u. 4 zur Darstellung.

4) M. Franke, Beiträge zur Kenntnis der Wurzelverwachsungen. Beiträge z. Biol. d. Pfl. 1883, Bd. III, pag. 307.

5) Smith in Gard., Chronicle 1874, Bd. I, pag. 703, Fig. 153. Zitiert in M. Masters Pflanzen-Teratologie. Deutsch von U. Dammer 1886, pag. 35. Abbildung pag. 38, Fig. 8.

10. Phalaenopsis Schilleriana. M. Masters[1]) zitiert Fasziation der Luftwurzeln.

11. Platanthera bifolia. An einem Exemplar von der Bergstraße beobachtete ich Gabelung der Wurzel, in die sich die Mutterknolle verlängerte, in zwei gleichlange Äste (Fig. 5).

12. Zea mais. G. Lopriore l. c.

13. Allium fistulosum. Unter Alkoholmaterial von abgeschnittenen Wurzeln dieser Art fand ich ein Wurzelstück mit verbreitertem Leitbündelzylinder. Äußerlich zeigte es kaum eine Abplattung. Normale Wurzeln sind pentarch gebaut; bei der vorliegenden abweichenden aber ist der Zylinder oktarch (Fig. 3). Die meisten Gefäße liegen im Quer-

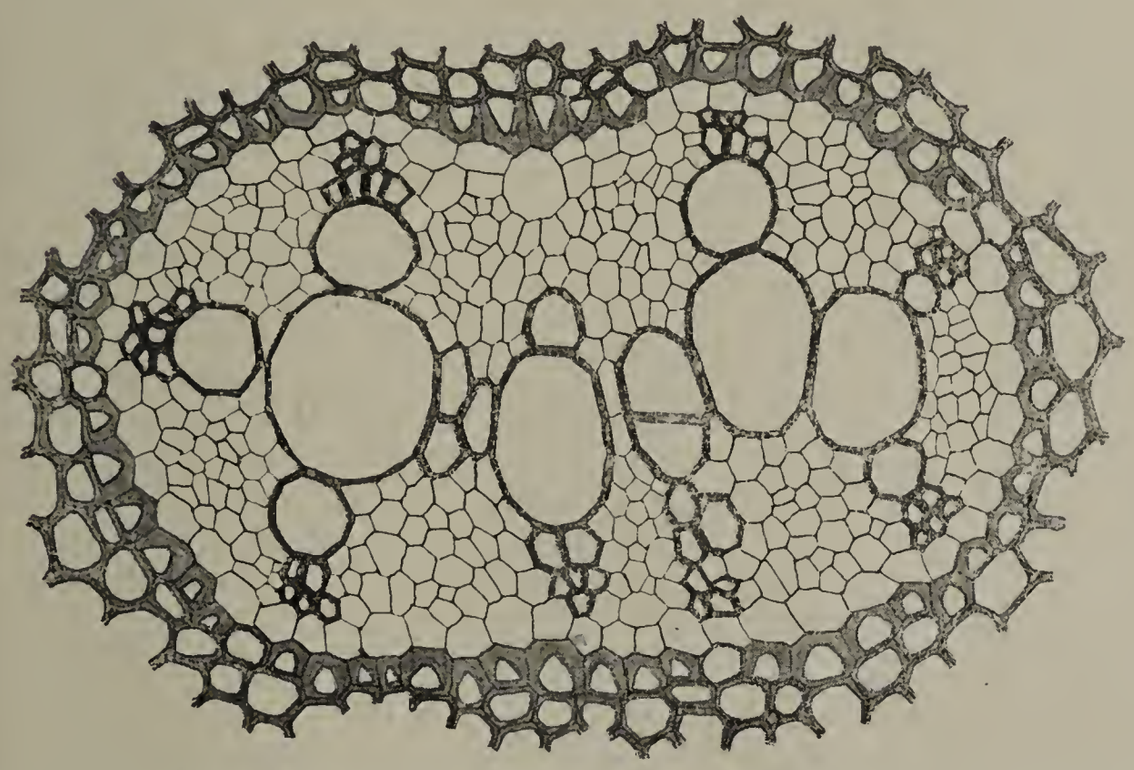

Fig. 3. Allium fistulosum. Wurzelverbänderung. Querschnitt durch den Zentralzylinder. Vergr. 192.

schnitt auf der großen Achse der Ellipse in einer Reihe und an sie setzen die acht Strahlen engerer Gefäße derart an, daß auf der kurzen Achse in der Mitte ein Gefäßstrahl an den Pericykel stößt, während auf der einen Seite drei Strahlen, auf der anderen Seite vier Strahlen in nicht ganz gleichmäßiger Verteilung liegen. Fast macht es den Eindruck, als ob zwei normale Leitbündelzylinder dicht aneinander geschoben und mit einander verwachsen wären. Von Verwachsung kann aber hier nicht gesprochen werden, da der ganze Strang trotz seiner Breite nur von einem einheitlichen Vegetationskegel aus einem verbreitertem Procambiumstrang gebildet werden konnte.

1) S. Anm. 5, pag. 510.

14. Pothos aurea. U. Dammer[1]) beschreibt eine ihm aus St. Petersburg zugesandte verbänderte Luftwurzel. Sie hatte sich aus einer Mutterwurzel, deren Spitze abgestorben war, nahe dieser gebildet und eine Länge von etwas über 17 cm erreicht. Leider wird nichts über das Verhalten ihres Zentralzylinders ausgesagt, so daß nicht mit Sicherheit zu entscheiden ist, ob an diesem Gebilde nicht gleichzeitig auch Verwachsung vorliegt. Der untere 12 cm lange abgeflachte Teil der Wurzel gewährt nach der Abbildung den Eindruck, als ob drei kollaterale Wurzeln miteinander verwachsen seien, die sich dann voneinander lösen und von denen die mittlere stärkere an ihrem Ende schließlich sich in zwei Äste gabelt.

§ 3. Auch an rübenförmig metamorphosierten Wurzeln werden Verbänderungen und Gabelungen als Bildungsabweichungen zu erwarten sein. In der älteren Literatur sind bereits mehrfach handförmig gestaltete Rübenwurzeln als Curiosa beschrieben und abgebildet worden[2]), aber es bleibt fraglich, ob es sich jedesmal wirklich um eine Fasziation gehandelt hat oder nur um seitliche Verzweigung der Rübe in mehrere Zipfel, wie sie bei Daucus, Beta, Brassica, Raphanus häufig auftritt. Bei der Durchsicht einer größeren Anzahl solcher Rüben ist mir selbst eine echte Verbänderung bis jetzt noch nicht zu Gesicht gekommen, wohl aber bei zwei Kartoffelknollen.

1. Daucus Carota. Möglicherweise ist die von Ch. Mentzel[3]) 1678 abgebildete handförmige Mohrrübe, die, wie es auch bei Pastinaca, Cichorium u. a. gelegentlich vorkommt, um eine benachbarte Rübe eine Strecke lang gewunden ist und wie eine Hand sie umfaßt, eine echte Verbänderung gewesen. Im Anschluß an die observatio Mentzel's gibt Sigism. Escholtz zu ihr ein Scholium; er meint, die Abplattung

1) U. Dammer, A fasciated root of Pothos aurea. Gardeners Chronicle. New Series 1886, Vol. XXVI, Nr. 675, pag. 724 u. Fig. 140.

2) O. Penzig, Pflanzen-Teratologie, Bd. I, pag. 274 Raphanus; pag. 262 Brassica Rapa; pag. 520 Pastinaca; pag. 522 Dancus.

3) Christianus Mencelius, De Dauci sativi radice manuformi. Miscellanea curiosa Academiae nat. cur. Decuria I, Annus nonus et decimus 1678 u. 1679. Vratislaviae et Bregae 1680, pag. 218, Observ. 82. Mentzel spricht von einer radix „Dauci sativi, vel altilis, quem aliqui Pastinacam tenuifolium sativam, radice lutea, nominant". Penzig zitiert die obs. Mentzels richtig unter Daucus carota, dagegen sagt er irrtümlich bei Pastinaca sativa: Eine handförmig ausgebildete Wurzel ist als Kuriosität von Escholtz beschrieben worden. Dieses irrtümliche Zitat Penzig's findet sich in Dingler's oben zitierten Abhandlung pag. 160 wiedergegeben; statt Pastinak muß es also Möhre heißen, statt Escholtz Mentzel als Autor, pag. 218 (nicht 216).

der Möhre und ihre Zerteilung in fünf Finger sei bewirkt durch den Druck von Steinen und Steinchen, die sich im Boden befunden hätten. F. Buchenau[1]) beschreibt 1862 eine in zwei gleichstarke und schraubig umeinander gewundene Äste gegabelte Möhre, die bei Bremen gefunden wurde. Er hebt besonders hervor, daß hier wirkliche Spaltung des Vegetationspunktes der Wurzel stattgefunden habe; „ein Querschnitt oberhalb der Teilung zeigte nämlich eine von beiden Seiten vortretende Einschnürung des Markes, das weiter hinab die Form einer 8 annahm und sich zuletzt in zwei fast völlig gleichstarke kreisrunde Teile auflöste". Übrigens bleiben immer noch einige Zweifel bestehen, ob wirklich Dichotomie vorlag.

2. Raphanus sativus. G. W. Wedel[2]) bringt 1675 die Abbildung von einem 1558 bei Harlem gefundenen handförmigen Rettig. Die Ähnlichkeit mit einer Hand ist in der Zeichnung sehr übertrieben, immerhin könnte Verbänderung vorgelegen haben.

3. Brassica rapa. In der älteren Literatur sind monströse Rüben von auffallender Gestalt öfters beschrieben und abgebildet worden. Diesen Angaben ist für unsere Frage wenig Wert beizumessen, jedoch mögen einige von ihnen hier kurz erwähnt werden. So gibt Ph. Jac. Sachs[3]) 1670 von einer merkwürdigen, einer weiblichen Gestalt gleichenden Rübe eine phantasievolle Abbildung; im Anschluß an seine observatio berichtet der Autor auch über allerlei sonstige anthropomorphe Naturgebilde. Hier handelt es sich offenbar um seitliche Verzweigung des Rübenkörpers in Arme und Beine.

Das von Christian von Hellwich[4]) 1720 abgebildete Rübenmonstrum, das entfernt einem gekrümmten Fisch gleicht, könnte vielleicht durch Gabelung der Hauptwurzel entstanden sein. Aus dem einen Gabelast wäre dann der kürzere vordere kopfförmige Teil der Rübe, aus dem anderen der längere hintere schwanzförmige Abschnitt durch Verdickung hervorgegangen. Der Verfasser meint, die Wurzel

---

1) F. Buchenau, Abnormitäten der Wurzeln von Daucus Carota L. Bot. Ztg. 1862, Bd. XX, pag. 305.

2) Georgius Wolffgangus Wedelius, De Raphano monstroso. Miscell. cur. Acad. nat. cur. Dec. I Annus sextus et Septimus 1675 u. 1676, pag. 1, Observ. I. Francofurti et Lipsiae 1677.

3) Philippus Jacobus Sachs, De Rapa monstrosa anthropomorpha. Miscell. cur. Acad. nat. cur. Dec. I Annus I 1670. Francofurti u. Lipsiae 1684, pag. 121, Observ. 48.

4) Chr. von Hellwich, Von einer monströsen Rübe. Sammlung von Natur-Medizin-, Kunst- und Literatur-Geschichten 1720 Nov., Artik. III, pag. 532. Leipzig u. Budissin 1722.

sei wahrscheinlich auf einen Stein, Ziegel oder Holz im Wachstum getroffen, „daß sie also in ihrem accremento perpendiculari nicht fortgekonnt, sondern zu beiden Seiten queraus getrieben“. Sicheres über ihre Bildungsweise läßt sich aus der Zeichnung aber nicht entnehmen.

Gleiches gilt auch von den beiden monströsen Rüben, die ein Anonymus[1]) 1722 ebenfalls in der zitierten Sammlung von Naturgeschichten abgebildet und kurz beschrieben hat; die eine gleicht entfernt einem weiblichen, die andere einem männlichen Unterkörper. Beide scheinen durch seitliche Verzweigung der Hauptwurzel zustande gekommen zu sein.

Dagegen läßt sich die in beistehender Fig. 4 dargestellte Rübe mit größerer Wahrscheinlichkeit als eine Fasziation deuten. Dafür spricht die starke Abflachung und die Anordnung der fünf fingerförmigen Gabeläste in einer Ebene und in gleicher Höhe. Auf der rechten Seite sieht man noch den Stumpf von einem sechsten höherstehenden Glied, dessen Gleichwertigkeit mit den übrigen zweifelhaft ist. Diese Figur ist die verkleinerte Wiedergabe eines im botanischen Institut zu Darmstadt befindlichen Bildes unbekannter Herkunft, das die Aufschrift trägt: „Diese weisse Rieb ist 1776 zu Dornberg[2]) auf einem Acker unter andern Rieben gefunden worden“. Die Sammlung des Instituts besitzt ferner ein aus älterer Zeit stammendes Gipsmodell von einer der obigen sehr ähnlich gestalteten Rübe. Auf den ersten Blick fällt die morphologische Übereinstimmung solcher Gebilde mit handförmigen Orchideenknollen auf.

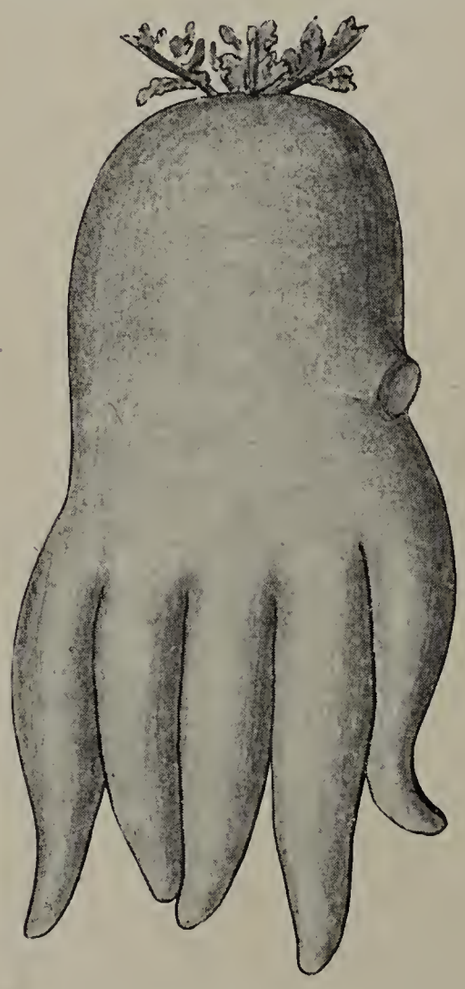

Fig. 4. Brassica rapa. Weiße Rübe, gefunden 1776 zu Dornberg bei Groß-Gerau, Provinz Starkenburg. Nach einer im bot. Inst. Darmstadt befindlichen Abbildung auf $^1/_3$ verkleinert.

Eine weiße Wasserrübe, die sich dem in Fig. 4 dargestellten Gebilde anreiht, hat R. Caspary[3]) 1875 kurz beschrieben. Sie war seitlich etwas zu-

1) Von monströsen Rüben. Ibid. 1722, Artik. IV, pag. 412.

2) Südlich von Großgerau in der Rheinebene gelegen.

3) R. Caspary, Fingerig bewurzelte Wasserrübe. Schriften der phys.-ökon. Ges. Königsberg 1875, Bd. XVI, Sitz.-Ber. pag. 5.

sammengedrückt und endigte unten in fünf, fast fächerartig gestellte, an Dicke wenig unterschiedene Wurzeln, von denen die beiden seitlichen unter einer starken Krümmung dem ungeteilten oberen Stück angedrückt waren.

Ich zweifle nicht, daß es gelingen wird, weitere und sichere Fälle von echter Fasziation an rübenförmigen Wurzeln nachzuweisen. Im Hinblick auf die Befunde Lopriore's bei Phaseolus, Vicia, Zea wäre zu berücksichtigen, daß solche Gebilde auch dadurch zustande kommen könnten, daß das Spitzenende der Hauptwurzel infolge einer Verletzung zugrunde ginge oder durch seitliches Ausbiegen nicht zu voller Entwicklung gelangte und daß nun aus der konvexen Seite, die nach Noll der bevorzugte Ort für die Anlage von Seitenwurzeln ist, eine serial verbänderte und sich später gabelnde Seitenwurzel nach unten hervorwüchse.

§ 4. Stellten die zuletzt genannten Wurzelgabelungen nur gelegentlich auftretende Bildungsabweichungen vor, so sind die gewissen Erdorchideen eigentümlichen handförmigen Wurzelknollen Gebilde, die im normalen Entwicklungsgang, wie er sich unter den gewöhnlichen Lebensbedingungen dieser Pflanzen vollzieht, zum Vorschein kommen und daher ein besonderes morphologisches Interesse beanspruchen. Ohne vollständige Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und der anatomischen Struktur der Knollen, sowohl der gegabelten als auch der einfachen, kann man im Zweifel sein, ob Verwachsung mehrerer Adventivwurzeln das ganze Gebilde geliefert hat oder ob es nur aus einer Wurzelanlage hervorgegangen ist. Die vorherrschende Ansicht, die in der Knolle ein Verwachsungsprodukt erblickte, hat sich als unrichtig herausgestellt und darf jetzt nach den eingehenden, von K. Goebel im Münchener Institut veranlaßten Untersuchungen N. Stojanow's[1]) als beseitigt gelten; ersterer hatte sich bereits gegen sie ausgesprochen[2]). Übrigens hatte auch schon W. Hofmeister[3]) richtig erkannt, daß bei den mehrzipfeligen Knollen von Orchis latifolia und Verwandten die Zipfel durch Gabelung des Vegetationspunktes der Wurzel angelegt werden.

N. Stojanow gelangt in seiner wichtigen Arbeit zu dem Ergebnis, daß die Knollen polystelische Gebilde sind, die durch eine allmähliche

1) N. Stojanow, Über die vegetative Fortpflanzung der Ophrydineen. Flora 1917, Bd. CIX, pag. 1.

2) K. von Goebel, Organographie 1913, 2. Aufl., Bd. I, pag. 104.

3) W. Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse 1868, pag. 426.

innerliche Komplizierung einzelner Wurzeln gebildet worden sind. Als primären Typus betrachtet er die Knolle von Platanthera bifolia, die die wurzelähnliche Gestalt noch nicht verloren habe. An sie reiht er einerseits die kugeligen, einfachen Knollen an, andererseits die handförmigen, an denen Teilung des Vegetationskegels sich vollziehe. Die Polystelie ist also eine Struktur, die hier von der Monostelie abgeleitet werden muß und die Hand in Hand mit der Umbildung der Nährwurzel zu einem Speicherorgan sich einstellte. Die in den Knollen getrennten Stelen laufen spitzenwärts zusammen, bei Platanthera im Ende der wurzelartigen Verlängerung der Knolle schließlich zu einem einfachen Zentralzylinder.

Nunmehr liegt es meines Erachtens nahe, die handförmigen Orchideenknollen als Wurzelfasziationen zu betrachten, aus gleichen Gründen, aus denen auch Sprosse, die im unteren Teile bandartig ausgebildet, spitzenwärts aber in mehrere Äste sich gabeln, zu den Verbänderungen gerechnet werden [1]). Diese Auffassung hat durchaus nichts Befremdliches, denn für die Erscheinung, daß Organformen, die im allgemeinen nur gelegentlich als Bildungsabweichungen auftreten, bei gewissen Pflanzenarten aber zum normalen morphologischen Bestand gehören, lassen sich noch recht viele weitere Beispiele anführen.

Nur innerhalb einer einzigen Unterfamilie der vielgestaltigen Orchideen, bei den Ophrydinen, sind handförmige Wurzelknollen zur Ausbildung gelangt. Die wichtigsten mit solchen versehenen einheimischen Arten sind:

Coeloglossum viride	Orchis incarnata
Nigritella nigra	„ Traunsteineri
„ rubra	„ latifolia
Gymnadenia conopea	„ cordigera
„ odoratissima	„ sambucina
„ albida	„ maculata
„ cucullata	

Von diesen Arten können einige unter gewissen Bedingungen, namentlich an schwächeren Exemplaren, gelegentlich auch einfache Knollen nach Art der Platanthera hervorbringen. Nicht selten ist dies z. B. der Fall bei der auf nassen Moorwiesen vorkommenden Orchis

---

1) Man vergleiche z. B. die Lärchen- und Fichtenverbänderungen Fig. 4 u. 5 meiner Zusammenstellung über Nadelhölzerverbänderungen in Mitteil. der Deutschen dendrol. Ges. 1916, pag. 37 ff.

Traunsteineri[1]), die der O. incarnata nahe steht und deren Knollen gewöhnlich in zwei, seltener in drei, oft sehr verlängerte Zipfel sich gabeln. Stojanow[2]) fand, daß bei spärlicher Ernährung wieder die ursprüngliche einfache Form der Knollen zum Vorschein kommt. Auch die jüngeren Pflanzen obiger Arten haben einfache Knollen.

Die Mehrzahl der Orchis-Arten, ferner alle übrigen Ophrydinen-Gattungen tragen nur einfache kugelige oder eiförmige Knollen; nur bei Platanthera verschmälert sich die Knolle in eine lange Wurzel.

Die sonstigen einheimischen Orchideengattungen, Vertreter der Neottiinen, Liparidinen, Coelogyninen und Cypripedilinen besitzen größtenteils Rhizome mit einfachen Erdwurzeln. Nur die zur ersteren Unterfamilie gehörige Gattung Spiranthes trägt wiederum einfache Wurzelknollen.

Man darf wohl annehmen, daß die Herausbildung handförmi-

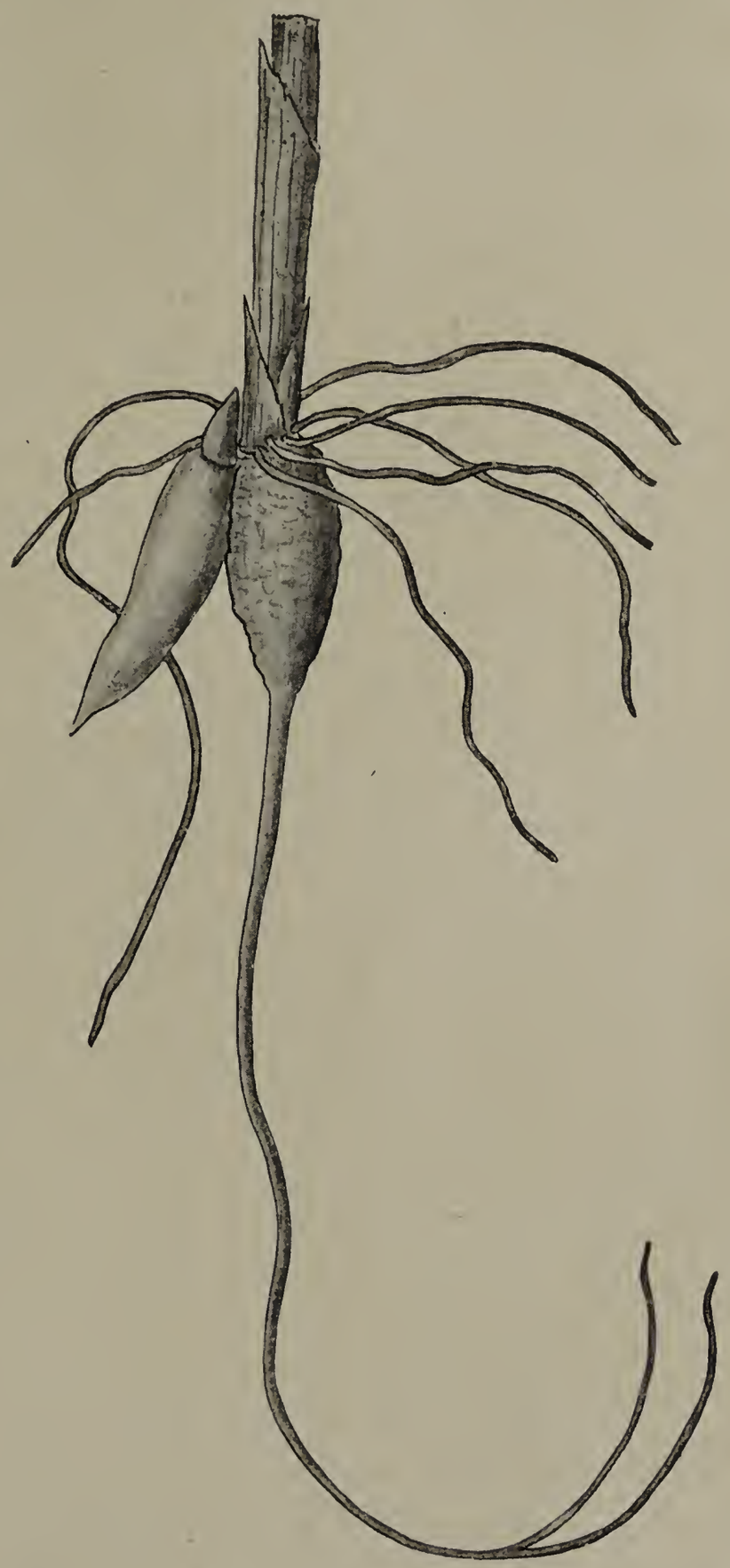

Fig. 5. Platanthera bifolia Rchb. Wurzelsystem im Juni-Stadium. Mutterknollen mit gegabelter Wurzel. Nat. Gr.

1) L. Reichenbach, Icones Flor. germ. et helv., Bd. XIII et XIV, Taf. XLII, Leipzig 1851.

2) N. Stojanow, l. c. pag. 16 ff.

ger Knollen mehrmals im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Ophrydinen erfolgte. Morphologisch steht, wie N. Stojanow mit Recht betont, die einfache Wurzelrübe von Platanthera bifolia, die anfangs spindelförmig, im Laufe des Herbstes und Winters an ihrer Spite in eine einfache Erdwurzel auswächst, auf primitivster Stufe. Ich habe nun an einem besonders stattlichen Exemplar dieser Art von der Bergstraße eine Gabelung an der Wurzelverlängerung der Knolle beobachtet, wie Fig. 5 darstellt. Die Gesamtlänge der Knolle samt ihrer Wurzel betrug 17 cm, die Länge der gleichstarken Gabeläste 3,5 cm. Stellt man sich vor, die Gabelung erfolge näher der Knollenbasis, so wäre der Übergang zu einer zweifingerigen Knolle gegeben.

E. Capeder[1]) berichtet über eine interessante abweichende Platantheraknolle, die sogar in neun einzelne Wurzelfasern auslief. Diese verhielten sich bezüglich der Zahl ihrer Leitbündelstränge verschieden; während die einen an ihrer Spitze, sowie auch an dem mit der Knolle verbundenen Teil nur einen Strang aufwiesen, enthielten andere an ihrer Spitze nur einen, gegen die Knolle hin aber deren zwei, wieder andere drei Stränge.

Bereits Ed. Prillieux[2]) hat bei Phatanthera bifolia und chlorantha Gabelungen der Knollen beobachtet. Er sagt darüber: „La partition de ces bulbes en deux par leur extrémité n'est pas un phénomène rare; c'est incontestablement une anomalie, mais une anomalie commune dans ces deux espèces".

Gabelungen an zylindrischen Orchideenwurzeln scheinen im übrigen sehr selten zu sein. Ich habe ein umfangreiches Material daraufhin vergeblich durchgemustert. Am ehesten wird man Gabelung in den oberen noch verdickten Teilen der Knollenzipfel antreffen (vgl. Fig. 9, Gymnadenia albida bei A_1). Ich bin aber überzeugt, daß man sie auch an den nicht verdickten gewöhnlichen Nährwurzeln gelegentlich nachweisen wird.

Seitliche Verzweigung kommt meines Wissens an den Wurzeln sämtlicher Ophrydinen nicht vor; alle Nährwurzeln sind einfach. Unsere übrigen einheimischen Orchideen verhalten sich ebenso, mit Ausnahme von einer einzigen Gattung, soweit mir bis jetzt bekannt ist. Ein kräftiges Exemplar der Cephalanthera xiphophyllum wies an einigen wenigen der langen Nährwurzeln des Rhizoms einige einfache Seiten-

---

1) E. Capeder, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Orchideen. Flora 1898, Bd. LXXXV, pag. 421.

2) Ed. Prillieux, Bulbes des Ophrydées. Annales Sc. nat. Botanique 1865, série V, Vol. 4, pag. 275.

würzelchen auf. Die von L. Reichenbach[1]) und von M. Schulze[2]) gegebenen Bilder dieser Art zeigen ebenfalls einige Verzweigungen, die zwar wie Dichotomien aussehen, aber hier nicht auf solcher beruhen dürften. Seitliche Verzweigung der ektotrophischen Mykorrhiza kommt nach Mac Dougal[3]) auch der nordamerikanischen Cephalanthera oregana zu.

Für Cephalanthera rubra gibt Th. Irmisch[4]) an, daß ihre Nebenwurzeln zwar sehr häufig ganz und gar unverzweigt sind, aber nicht selten an der einen oder anderen einen längeren oder kürzeren Seitenzweig tragen; an recht kräftigen Exemplaren auf Kalkboden fand er

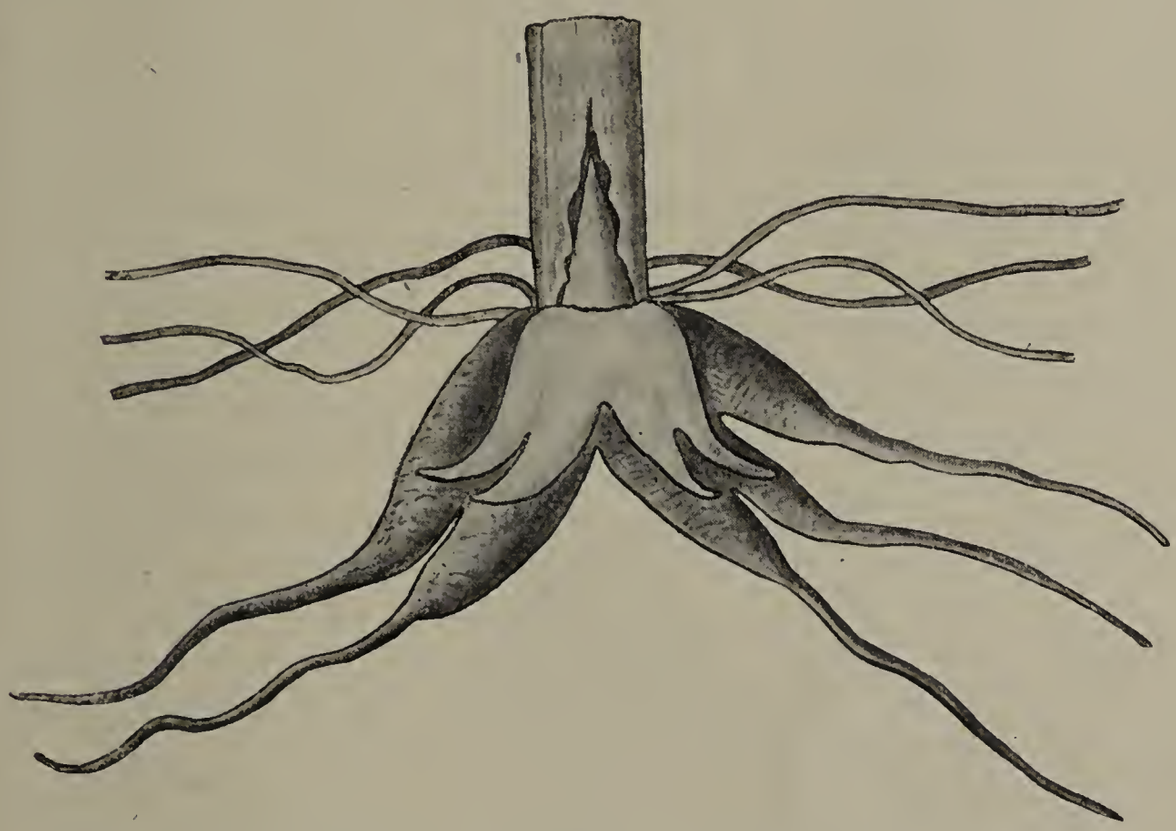

Fig. 6. Orchis latifolia. Wurzelsystem im Maizustand. Nat. Gr.

besonders starke Verzweigung in Seitenwurzeln erster und sogar solche zweiter Ordnung. Dagegen stellt sich bei Epipactis rubiginosa nach Th. Irmisch Verzweigung nur dann ein, wenn die Wurzelspitzen zerstört waren.

---

1) L. Reichenbach, l. c. Taf. CXVIII.

2) M. Schulze, Die Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz 1894, Taf. LVII.

3) D. T. Mac Dougal, Symbiosis and Saprophytism. Contrib. New York bot. Gard. Nr. 1 1899, pag. 515, Fig. 1.

4) Th. Irmisch, Beiträge zur Biol. u. Morph. der Orchideen, pag. 31. Leipzig 1853.

Die handförmigen Knollenfasziationen der Ophrydinen, deren Formen im folgenden übersichtlich zusammengestellt werden sollen, weisen keine sehr weitgehenden Unterschiede auf.

Die vorherrschende Form, die den meisten Arten zukommt, ist die Latifoliaform (Fig. 6). Die Knollen gabeln sich in einer Entfernung von etwa 1 cm oder etwas tiefer oder höher zunächst in zwei seitlich mehr oder weniger auseinander spreizende Zipfel, die sich nochmals gabeln können, entweder beide oder nur eine. So entstehen meist zwei, drei oder vier, selten mehr Zipfel. Im jungen Zustand laufen diese kurz verjüngt in eine stumpfe Spitze aus, wachsen aber im Laufe des Sommers bald weiter und sind im fertigen Zustand in lange Erdwurzeln verlängert[1]).

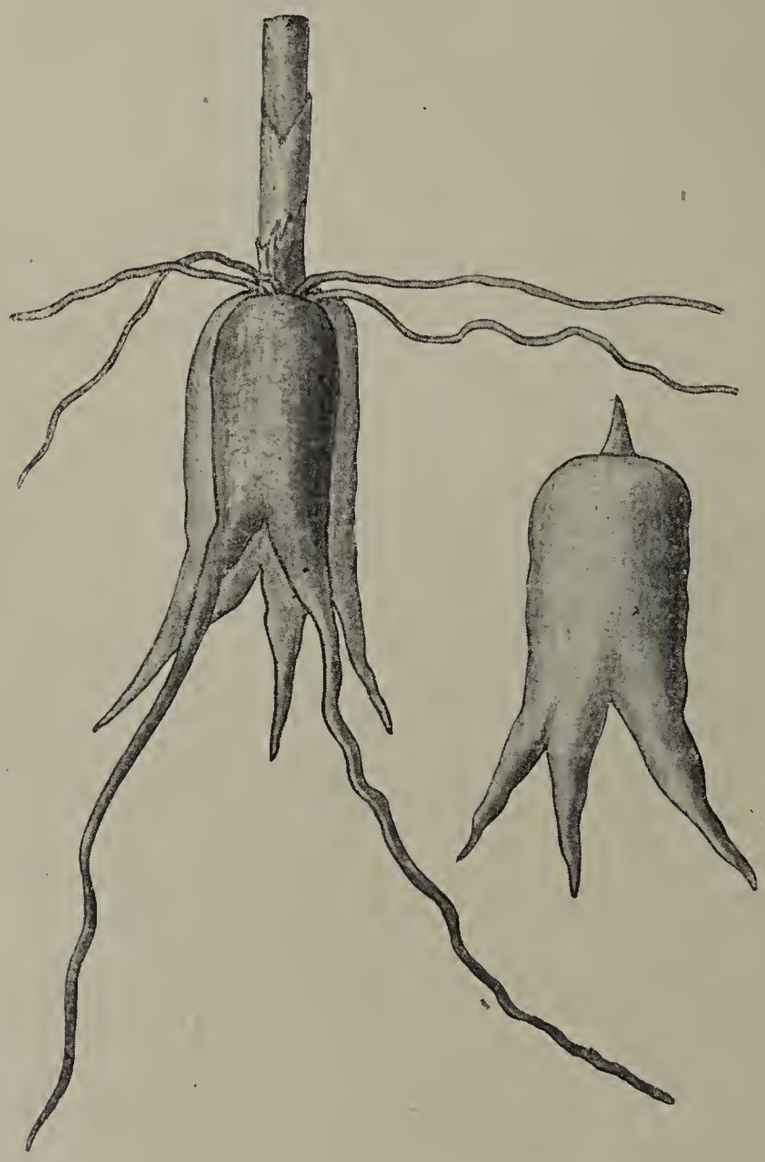

Fig. 7. Orchis sambucina vom Donnersberg. Wurzelsystem im Juni. Rechts die Tochterknolle von vorne gesehen. Nat. Gr.

An diese Knollenform schließt sich die Sambucinaform (Fig. 7), bei der der basale einheitliche etwas abgeplattete Knollenkörper verhältnismäßig länger, 2 bis 2,5 cm, erscheint, die Knolle also mehr die Form einer zwei- oder dreizipfeligen Rübe angenommen hat.

Die Conopeaform (Fig. 8) zeigt einen auffallend breiten, auch stärker abgeflachten Grundteil, der sich in eine größere Zahl (meist fünf bis acht) von mehr oder weniger gleichwertigen Zipfeln gabelt. Die Dichotomie geht hier in Polytomie über. Die Zipfel scheinen an

1) In den Abbildungen mancher Orchideenbücher sind diese Knollenverlängerungen vielfach nicht vollständig dargestellt. Am zuverlässigsten sind die Bilder in L. Reichenbach. Icones fl. germ. et helv., Bd. XIII u. XIV.

dem verbreiterten Vegetationskamm fast gleichzeitig oder sehr bald nacheinander hervorzukommen. Diese nur der Gymnadenia conopea zukommende Form darf wohl als die ausgeprägteste und schönste Knollenfasziation der Orchideen gelten. Das abgebildete Objekt stammt von einem Riesenexemplar, das an der Bergstraße an feuchter schattiger Stelle gewachsen war und stärkere Abplattung der über 2,5 cm breiten und 0,5 cm dicken Knollen aufwies, als Wiesenexemplare sie in der Regel zeigen.

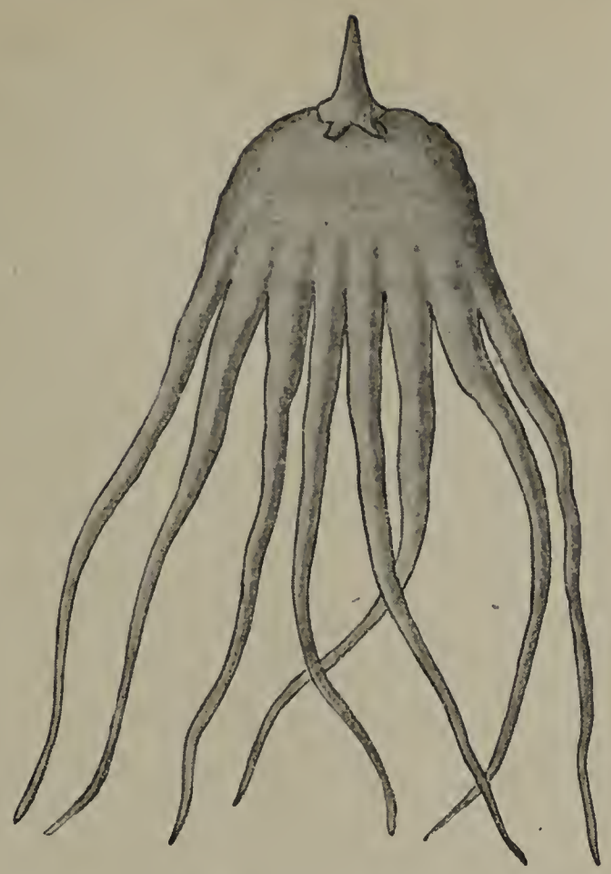

Fig. 8. Gymnadenia conopea vom Alsbacher Schloß am Melibocus. Tochterknolle im Juli-Stadium von der Mutterpflanze losgelöst gezeichnet. Nat. Gr.

Die Gattung Gymnadenia bietet in ihren Arten albida und cucullata zwei weitere Formen, während odoratissima im wesentlichen mit Orchis latifolia übereinstimmt. Die Albidaform ist ausgezeichnet durch schmal spindelförmige bis nahe zum Grunde gespaltene Knollen (Fig. 9). Übrigens scheinen mir bei Gymnadenia albida besondere Verhältnisse vorzuliegen. Die Zahl der spindelförmigen Zipfel beträgt vier, häufig auch nur drei. Das vom Großglockner stammende, in Fig. 9 dargestellte Exemplar zeigt nur die beiden mittleren Zipfel nahe über ihrer Basis verbunden, während dagegen die beiden seitlichen B_1 und B_3 anscheinend ganz selb-

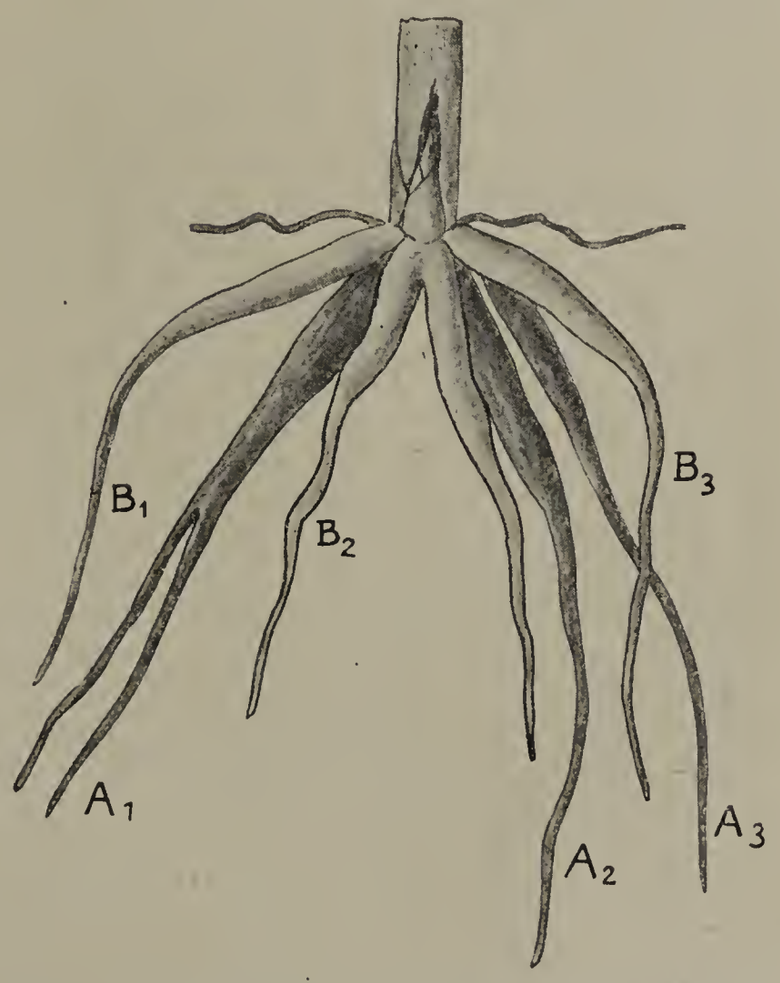

Fig. 9. Gymnadenia albida Rich. A_{1-3} Mutterknollen. B_{1-3} Tochterknollen. Nat. Gr.

ständig hervorkommen. An anderen Exemplaren war nicht die mittlere, sondern eine der seitlichen Knollen nahe am Grunde gegabelt. So besteht auch an der Pflanze der Fig. 9 das Mutterknollensystem aus der hier ausnahmsweise etwas oberhalb ihrer Mitte gegabelten seitlichen Knolle A_1 und den beiden ungeteilten Knollen A_2 und A_3. Sind nur drei Knollen vorhanden, so können diese sämtlich bis zur Basis scharf voneinander getrennt sein. Die seitlichen Knollen spreizen mehr oder weniger von der mittleren ab. Es scheint so, als ob hier gewöhnlich drei kollaterale, deutlich voneinander getrennte Adventivwurzeln, von denen in der Regel eine sich bald gabelt, das Knollensystem zusammensetzen, während bei allen übrigen Ophrydinen nur eine einzige Adventivwurzel die Knolle liefert. N. Stojanow[1]) konnte aus dem Stelenverlauf in der Knollenbasis allein keine sicheren Anhaltspunkte für die Annahme einer ursprünglich einfachen Wurzelanlage gewinnen. Er fand, daß in jeden Knollenteil 3—4 Stelen eintraten, die spitzenwärts miteinander verschmelzen. Nach der Basis zu nähern sich diese einander, einige von ihnen kommen sogar zusammen, sie verschwinden aber gleich in einer Verflechtung von Leitbündeln, die sich an der Stengelbasis befindet und scheinen sämtlich selbständig daraus hervorzutreten.

Über die Entwicklung der Gymnadeniaknollen sagt N. Stojanow[2]): Die Teilung des Vegetationspunktes geschieht hier besonders oft, wenn die Knolle noch ganz jung ist, bevor sie die Epidermis durchbohrt hat. Nicht immer geschieht sie gleich deutlich; oft sieht man die wurzelähnlichen Knollenverzweigungen sich nicht an der Spitze, sondern an der Seite bilden. Das geschieht besonders bei G. albida mit tiefgeteilten Knollen. Die seitliche Verschiebung kommt dadurch zustande, daß die Initialzellen dieser Abzweigungen eine Zeitlang untätig bleiben, während der Vegetationspunkt selbst weiter wächst. N. Stojanow betrachtet also die Albidaknollen als gleichwertig den übrigen handförmigen Orchideenknollen; beide werden als einfache Körper mit einem Vegetationspunkt angelegt. Diese Angaben lassen noch einige Zweifel über die Deutung der in Frage stehenden Gebilde offen, so daß sich eine Nachprüfung an möglichst umfangreichem Material empfehlen dürfte.

Handelt es sich aber wirklich um drei getrennte Wurzelanlagen, so würde dieser Fall unter den Orchideen nicht isoliert dastehen, da tatsächlich bei Spiranthes zwei, häufig auch eine oder drei vollständig

---

1) N. Stojanow, l. c. pag. 5.
2) N. Stojanow, l. c. pag. 14 u. 15.

voneinander getrennte langwalzenförmige Knollen jährlich gebildet werden[1]).

Die Cucullataform ist ebenfalls nur bei einer Art von Gymnadenia vertreten (Fig. 10). Die Knollen sind hier kugelig oder queroval und nicht selten mehr oder weniger stumpf zweilappig, zeigen dann also nur eine schwache Gabelung und die beiden Zipfel laufen nicht wie bei allen übrigen handförmigen Knollen in lange Nährwurzeln aus. In dieser Hinsicht gleichen sie den einfachen rundlichen der übrigen Ophrydinen, an denen übrigens unter besonderen Bedingungen, wie N. Stojanow[2]) angibt, die Wurzelverlängerungen wieder erscheinen können.

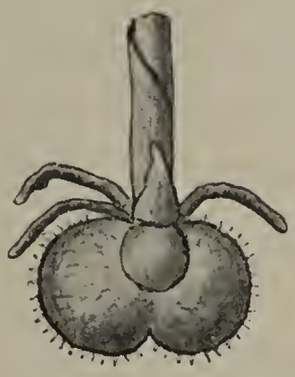

Fig. 10. Gymnadenia cucullata. Nach M. Schulze. Nat. Gr.

§ 5. Zum Schlusse möchte ich hier auf die Podostemaceen und auf die parasitischen Samenpflanzen hinweisen, bei denen sich ungewöhnlich tiefgreifende Umbildungen des Wurzelsystems vollzogen haben.

Die Mehrzahl der in Wasserfällen der Tropengebiete lebenden Podostemaceen besitzt etwas abgeflachte grüne, an Felsgestein mittels Hapteren befestigte Wurzeln, die in wesentlichen Zügen noch mit normalen Wurzeln übereinstimmen. Bei Dicraea elongata[3]) entsenden diese Kriechwurzeln freiflutende grüne, schwach dorsiventrale, seitlich mit Adventivsprossen besetzte Wurzeln mit begrenztem Längenwachstum; bei Dicraea algaeformis[4]) haben diese flutenden Wurzeln die Form eines flachen, in einer Ebene verzweigten bandförmigen Thallus angenommen. Die Wurzelhaube ist bei letzterer Art schon sehr reduziert. Die Art der Verzweigung konnte E. Warming an seinem Material nicht genau feststellen; wenn die Seitenwurzeln nicht ganz exogen seien, so müßten sie sicher nur von 2—3 Gewebelagen der Mutterwurzel

---

1) Th. Irmisch, Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse, pag. 123 u. Taf. X, Fig. 1—10. Berlin 1850.

Anmerkung: Die Abbildung von Spiranthes in Schulze's Orchideenbuch, Taf. LXI ist unrichtig. Schulze bildet außer den Knollen auch noch verzweigte Würzelchen ab, die aber nicht zu Spiranthes gehören, sondern jedenfalls Nachbarpflanzen entstammten. Spiranthes bildet niemals außer den Knollen auch Adventivwurzeln.

2) N. Stojanow, l. c. pag. 12.

3) E. Warming, Familien Podostemaceae, Afh. II, Vidensk. Selsk. Skr. 6 Raekke, Bd: II, 3. Kopenhagen 1882.

4) E. Warming, l. c. Afh. II.

bedeckt sein. Noch weiter hat sich die Wurzel zu einem thallusartigen Gebilde bei Dicraea apiculata[1]) umgestaltet, bei der sie dünn blattartig, unregelmäßig gelappt, auf der Unterseite mittels Haaren und Hapteren befestigt, völlig einem thallösen Lebermoos gleicht und oberseits endogene Blüten- und Blattsprosse trägt. Hier ist nun die Wurzelhaube vollständig verschwunden, das Wachstum erfolgt unzweifelhaft am Rande, wo das Parenchym aus jungen kleinen Zellen besteht. Auch die innere Struktur ist weitgehend verändert. Schwache Leitbündel mit nach unten gerichtetem Gefäßteil durchziehen das Gewebe, verlaufen nach der Peripherie und bilden da und dort Anastomosen. Die seitliche endogene Verzweigung ist also hier vollständig aufgegeben und durch exogene Ausgliederung von Lappen wie bei einem Algenthallus ersetzt. Es wäre näher zu untersuchen, ob bei solchen Podostemaceen nicht auch regelrechte Dichotomie vorkommt. Dichotomie und seitliche Verzweigung sind hier jedenfalls nicht mehr scharf voneinander geschieden.

In noch höherem Maße als bei diesen Wasserpflanzen ist das gesamte Wurzelsystem der parasitischen Samenpflanzen umgestaltet, bei denen es an extremen Vertretern schließlich die Form eines aus verzweigten Zellsträngen oder Zellfäden bestehenden thallusartigen Haustoriums angenommen hat; nur noch im phylogenetischen Sinne kann man solche Haustorien den Wurzeln zurechnen. Vegetationskegel, Wurzelkappe, Zentralzylinder, endogene Verzweigung sind am Haustorium nicht mehr nachweisbar; die Stränge wachsen und verzweigen sich exogen wie ein Thallus. Der Unterschied zwischen seitlicher und gabeliger Verzweigung ist hier bedeutungslos geworden.

Aus obiger Zusammenstellung von Fällen abweichender Ausbildung der Wurzel ergibt sich, daß auch dieses Organ in gleicher Weise wie überhaupt alle Pflanzenorgane keineswegs in seiner normalen Form erstarrt ist, sondern bei Änderungen äußerer und innerer Wachstumsbedingungen in bestimmten Fällen zu ehemaliger Gestaltung zurückkehren, in anderen zu neuen Formen fortschreiten kann. Formänderungen und Bildungsabweichungen gewinnen immer größere Bedeutung für das Verständnis der Morphosen, besonders wenn es gelingt, den Einfluß abgeänderter Entwicklungsbedingungen auf die Gestaltung im Experiment nachzuweisen. Zahlreiche Arbeiten von H. Vöchting, G. Klebs und K. Goebel bewegen sich nach dieser Richtung; auch

1) E. Warming, Afh. IV. Ibid., Bd. VII, 4, 1891.

unserem verehrten Jubilar Ernst Stahl verdanken wir in dieser Beziehung wichtige Beiträge durch seine vortrefflichen Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes auf die Struktur des Laubblattes.

Meinen verehrten Kollegen H. Dingler und M. Möbius danke ich bestens für freundliche Mithilfe bei der Zusammenstellung und Beschaffung der Literatur.

Darmstadt, Dezember 1917.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: 111-112

Autor(en)/Author(s): Schenck Johann Heinrich Rudolf

Artikel/Article: Verbänderungen und Gabelungen an Wurzeln 503-526