19155
120

Über die vegetative Fortpflanzung der Ophrydineen[1]).

Von **N. Stojanow.**

Mit Tafel I—II und 5 Abbildungen im Text.

Die Frage über die vegetative Fortpflanzung der Ophrydineen wurde bis jetzt noch immer nicht nach jeder Seite hin beantwortet, obwohl besonders im Verlaufe des verflossenen Jahrhunderts in dieser Richtung ein lebhaftes Bestreben sich bemerkbar machte. Ungeachtet dessen, ist es auch heute noch eine schwere Aufgabe, die verschiedenen diesbezüglichen Theorien auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Die morphologische Bedeutung der Knollen selbst, die bei der Fortpflanzung die Hauptrolle spielen, ist noch nicht vollkommen erklärt. In der Entwicklung dieser Frage unterscheidet man zwei Richtungen, von denen die eine die Ophrydineenknollen als Sproßteile, die andere als veränderte Wurzeln betrachtet.

Von den Vertretern erster Richtung soll zuerst J. Fabre genannt werden, dessen Untersuchungen wir interessante Tatsachen über die Entwicklung und den Bau der Ophrydineen verdanken. Er nimmt die Ophrydineenknollen als Anschwellungen des ersten Internodiums des Sprosses an. Gleiche oder sehr nahe Meinungen wurden auch von Schleiden, Henry, De Clos, Richard und Sprengel ausgesprochen. In neuester Zeit finden wir wieder eine ähnliche Erklärung von M. Schulze, der von Rhizomen der Orchideen spricht, die häufig knollenförmig sein können und in diesem Falle eiförmig bis kugelig, seltener spindelförmig sind oder eine handförmig geteilte Gestalt annehmen.

Mit dieser Erklärung entwickelte sich gleichzeitig auch die entgegengesetzte Theorie, nach welcher die Ophrydineenknollen als veränderte Wurzeln betrachtet werden. Dieser Richtung gehörten an Salisbury, Germain de St. Pierre, Th. Irmisch, De Candolle, Lindley, Adr. de Jussieu, Aug. de St. Hilaire, Regel, Reichenbach und Prillieux. Von allen diesen Forschern hat Th. Irmisch durch seine klassischen Arbeiten über die Orchideen unsere Kenntnisse über diese Pflanzen am meisten bereichert. Th. Irmisch, sowie auch G. de St. Pierre, betrachtet die Ophrydineenknollen als zusammengeschmolzene

1) Die vorliegende Arbeit wurde auf Veranlassung von Herrn Geh. Rat v. Goebel im pflanzenphysiologischen Institut in München 1911—1912 ausgeführt, später im botanischen Institut in Sofia beendigt.

Büschel von Adventivwurzeln. Dagegen nehmen Reichenbach und Prillieux eine Ophrydineenknolle als eine veränderte adventive Wurzel an. E. Prillieux, nachdem er die vorhergehenden Meinungen bestritt, bewies die Wurzelnatur der Knollen, wobei er sich hauptsächlich auf die Anwesenheit der Coleorhiza und der Pilorhiza stützte. Er bestritt auch die Meinung von Th. Irmisch, daß die Ophrydineenknollen ein zusammengeschmolzenes Büschel von Wurzeln darstellen und wies dabei hin auf den wichtigen Umstand, daß die handförmigen Knollen in ihrem frühen Alter ungeteilt und rund sind und daß erst später eine Gabelung der Endteile stattfindet.

In letzter Zeit widmete man bei weitem weniger Arbeiten der Frage über die morphologische Bedeutung der Ophrydineenknollen. Es scheint, daß nur wenige die Entstehung dieser Knollen aus Wurzeln bezweifeln. Über ihren Bau und ihre Entwicklungsweise ist man jedenfalls noch nicht übereingekommen. Die Gefäßbündel, welche die Knollen durchlaufen, werden heute nicht als einfache Bündel, sondern als zahlreiche Zentralzylinder (nach Van Tieghem als Stelen) betrachtet. Als maßgebend gilt die von dem kompetenten Th. Irmisch schon lange aufgestellte Meinung, daß die Ophrydineenknollen zusammengeschmolzene Büschel von Adventivwurzeln darstellen. Diese Ansicht gewann um so mehr Boden, als sie auch von dem verstorbenen Van Tieghem geteilt wurde. Die Bildung der Ophrydineenknollen geschieht nach ihm auf diese Weise, daß „plusieurs racines monostéliques, mis côté á côté en des points très voisins de la tige fusionnent leur écorce, de manière á produire une grosse racine, en apparence unique et polystelique".

Van Tieghem's Meinung erfreute sich einer fast allgemeinen Verbreitung und fand sogar in Lehrbücher Eintritt[1]). So sprechen G. Bonnier und L. de Sablon in ihrem Lehrbuch der Botanik folgende Meinung aus: während des ersten Jahres bildet die Pflanze eine Knospe, welche ihrerseits statt einer Wurzel eine Knolle bildet, welche nur einen Zentralzylinder enthält; so ist es der Fall auch mit allen folgenden Knollen. Man soll eine Orchisknolle als einen durch Verbindung mehrerer miteinander mittels ihrer Rinde verwachsener Adventivwurzeln gebildeten Organ betrachten. „D'ailleurs (schließen die Autoren), dans certains éspèces d'Orchis le tubercule se ramifie á son éxtremité par suite de la separation des racines qui constituent le tubercule." Daher soll die erste Knolle einer jungen Orchispflanze als einzelne Adventivwurzel be-

1) Gegen sie erklärte sich Goebel, Organographie der Pflanze, 2. Aufl., pag. 104.

trachtet werden; nicht aber alle folgenden Knollen, welche durch die Verbindung einer Anzahl von Wurzeln gebildet sein sollen. Die handförmigen Ophrydineenknollen muß man dieser Meinung nach für primäre (noch nicht vollkommen zusammengeschmolzene) betrachten und die ungeteilten (beispielweise die von Orchis Morio u. a.) für sekundäre, welche die Spuren der ursprünglichen Wurzeln schon verloren haben.

Diese Meinung teilt auch M. Bernard, der die Knollenentwicklung der Ophrydineen sehr aufmerksam verfolgt hat (5). Van Tieghem's Meinung steht aber mit der E. Pfitzer's in Widerspruch. Nach E. Pfitzer „kombiniert sich für das nächste Jahr die angelegte und in ihm zum Blütenstand auswachsende Stammknospe sehr frühzeitig mit einer fleischigen, gerade darunter stehenden Adventivwurzel — das letzte gilt für die kugeligen oder handförmig zerteilten Knollen unserer Ophrydineae" (26).

Im Widerspruch mit Van Tieghem's Meinung steht auch die E. Capeder's; er hält die Ophrydineenknolle für ein Gebilde, das mit einer Adventivwurzel vollkommen ähnlich ist. Im Gegensatz zu Van Tieghems's Meinung hält er die ungeteilten und einen Vegetationspunkt besitzenden Knollen von Orchis Morio für primäre; komplizierter und von späterem Ursprung sollen die handförmigen Knollen sein, bei denen die Verzweigung durch die Bildung neuer Vegetationspunkte in der Epidermis entsteht. Auch F. White ist mit Van Tieghem's Erklärung nicht einverstanden. Er hat die Wurzeln und Knollen mancher Vertreter der Gattung Habenaria und Orchis speetabilis anatomisch aufs genaueste durchstudiert und ist zu einem Schluß gekommen, der mit Capeder's Meinung übereinstimmt. Er hat in den Wurzeln und Knollen verschiedener Arten die Zerteilung und Vereinigung der Stelen gefunden. „There are two types of root anatomy in the terrestial Orchidaceae", resumiert er seine Beobachtungen: „the monostelic and the polystelic, in Van Tieghem's sense of the terms. In reference of the latter the term „conecrescence" is inapplicable."

Auf diese Weise wurde nicht nur Van Tieghem's Erklärung über den Bau der Ophrydineenknollen, sondern auch seine Definition der Polystelie, als einer Erscheinung, welche nur dem Stengel und keinesteils der Wurzel eigen sein soll, einer Kritik unterzogen.

Zur Aufklärung dieser Frage habe ich die Lösung dreier Aufgaben für wichtig gehalten:

1. Bei unseren einheimischen Arten womöglichst genau den anatomischen Bau der Knollen zu untersuchen und zu ergründen, wie die Stelen die Ophrydineenknolle durchlaufen, ferner die Beziehungen der

Stelen zueinander zu erforschen, d. h. darüber Klarheit zu bringen, ob bei manchen Adventivwurzeln Konkreszenz vorkommt, oder ob von einer Teilung des Zentralzylinders die Rede sein kann;

2. zu untersuchen, auf welche Weise sich die junge Ophrydeenknolle jedes Jahr entwickelt, da man durch die Ergründung dieser Entwicklung auf besonders wichtige Tatsachen zur Erklärung ihres Ursprungs stoßen kann;

3. die Entwicklung der jungen Ophrydineen und die erste Knollenbildung zu verfolgen, mit Rücksicht auf die wichtige Bedeutung, welche die Organe des Keimlings für die Erklärung der Genesis haben.

Diese drei Fragen wurden bis jetzt nur sehr wenig besprochen.

Die bis an den Grund geteilten Knollen von Gymnadenia albida.

Außer der am öftesten vorkommenden Ophrydineenknolle mit kugeliger oder handförmig geteilter Form, findet man zuweilen auch tief geteilte Knollen, so daß sie ihrem äußeren Habitus nach einem Büschel gewöhnlicher Adventivwurzeln ganz ähnlich sehen. Man könnte glauben, daß wir hier einen Fall haben, wo die Knollen zu ihrem ursprünglichen Zustande zurückgekehrt sind und die einzelnen adventiven Wurzeln unverbunden blieben. Solche Fälle sind am öftesten bei Gymnadenia albida, etwas seltener bei G. conopsea u. a. Zwei solche Exemplare von Gymnadenia albida wurden mir von Herrn Geheimrat v. Goebel zur Untersuchung übergeben und dienten mir als erstes Objekt meiner Beobachtungen.

Ihre Knollen waren bis zum Grunde in eine Anzahl verhältnismäßig dicker, doch vollkommen wurzelähnlicher Teile getrennt, deren Durchmesser an der dicksten Stelle 3—4 mm betrug, während er bei gewöhnlichen Adventivwurzeln derselben Pflanzen nur bis 1—1½ mm erlangt. Von der Vermutung ausgehend, daß diese Knollenteile die voneinander getrennten knollenbildenden Wurzeln darstellen, habe ich den Zweck verfolgt, den Verlauf der Gefäßelemente in den Knollen und ihr Eintreten in die Knospenbasis zu ermitteln.

Tatsächlich zeigen die Querschnitte in einer Entfernung 2—3 cm von der Basis ein Bild ganz ähnlich mit jenem einer Adventivwurzel. Außen liegt eine mit Wurzelhaaren versehene Epidermis, dann folgt eine mehrschichtige und den größten Teil des Durchmessers einnehmende Rinde und in der Mitte liegt ein klar gezeichneter und verhältnismäßig kleiner Zentralzylinder (oder die „Stele“ nach Van Tieghem's Terminologie). Diese Stele ist stets von einer einschichtigen Endodermis mit verdickten Radialwänden umringt.

Die Anordnung der Elemente in der Stele ist nur annähernd radial. (Die Ursachen dieser Undeutlichkeit werden weiter unten erklärt werden.)

Wenn man aber etwas näher der Knollenbasis einen Querschnitt macht, so verändert sich das Bild gänzlich: da findet man schon nicht nur eine, sondern zwei bis vier Stelen. Eine jede ist von ihrer eigenen Endodermis umringt und liegt frei in dem stärkehaltigen Gewebe der Rinde. Es wird nun klar, daß jeder solcher Knollenteil keine einfach konstruierte Adventivwurzel ist, sondern ein kompliziertes Organ, das an seiner Basis mehrere Stelen enthält, dessen Endteil dagegen einfach monostelisch und einer Adventivwurzel vollkommen ähnlich ist.

Verfolgen wir nun, was mit den ursprünglichen drei bis vier Stelen geschieht, die in ein Knollenteil eintreten, und auf welche Weise von ihnen endlich nur eine bleibt. Eine kontinuierliche Reihe von Schnitten der Knollenlänge nach zeigt, wie sich zwei zuerst ganz freie und voneinander getrennte Stelen allmählich nähern (Taf. I, Fig. 1 und 2). Es kommt ein Moment, in welchem sich die Endodermen der beiden Stelen berühren und das ganze Bild eine achtförmige Gestalt erhält (Taf. I, Fig. 3). In dem nächsten Moment ist die Endodermis zwischen den beiden Stelen schon offen und ihre inneren Elemente sind zusammengeschmolzen, wobei die Figur eine biskuitähnliche (Taf. I, Fig. 4) Form erhält. In den folgenden Querschnitten haben die zusammengeschmolzenen Stelen schon eine gewöhnliche ovale Form und nur die Anordnung ihrer inneren Elemente bleibt noch eine Weile die ursprüngliche, d. h. man kann noch die jeder einzelnen Stele gehörenden Elemente voneinander unterscheiden (Taf. I, Fig. 5). Weiter aber ordnen sich auch diese Elemente in einer gewöhnlichen, beinahe radialen Art an und die zusammengeschmolzene Stele unterscheidet sich dann durch nichts von einer jeden anderen (Taf. 1, Fig. 6). Später nähert sich eine neue Stele auf dieselbe Weise den schon zusammen geschmolzenen, um sich mit ihnen zu vereinigen. Auf diese Weise verschmelzen alle Stelen eines Knollenteils eine nach der anderen, allmählich in eine gemeinsame, welche weiter unverändert bis zum Ende dieses Knollenteils bleibt.

Wenn wir eine kontinuierliche Reihe von Schnitten von der Mitte des Knollenteils nach der Knospenbasis herstellen, so finden wir, daß sich die Stelen wieder einander nähern, einige von ihnen sogar zusammenkommen. Sie verschwinden aber gleich in einer Verflechtung von Gefäßbündeln, welche sich an der Stengel- (resp. Knospen-)basis befindet. Gleichzeitig verschwindet auch die in den Wurzeln und Knollen so deutlich entwickelte Endodermis und statt ihrer kommt ein mehrschichtiger Ring mechanischen Gewebes vor, der auch überall in dem

Stengel auftritt und scheinbar dem Pericykel entspricht. Dasselbe Bild ist beinahe gleich für alle Knollenteile; zwischen den Stelen verschiedener Teile ist aber kein Zusammenhang zu konstatieren und jede von ihnen scheint selbständig von der gemeinsamen Verflechtung an der Knollenbasis hervorzutreten.

Während die erste Beobachtung bezüglich des Zusammenfließens der Stelen der Van Tieghem'schen Erklärung über den Bau der Ophrydineenknollen widerspricht, scheint die zweite oben erwähnte seine Meinung über das Entstehen der Knollen aus einem Büschel Adventivwurzeln zu bestätigen.

Gewöhnliche handförmig geteilte Knollen.

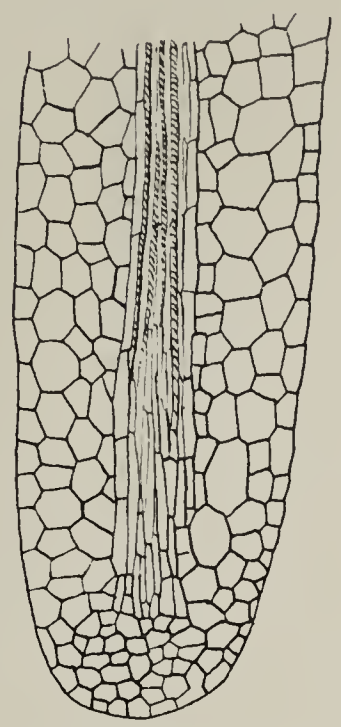
Nachdem wir uns überzeugten, daß uns der Bau der bis an den Grund geteilten Knollen keinen Aufschluß über die uns interessierende Frage gibt, gehen wir auf die gewöhnlichen Knollen derselben Pflanzen über.

Es wurden von mir folgende Arten mit handförmig geteilten Knollen untersucht: Gymnadenia albida, G. Frivaldskyana, G. conopsea und G. odoratissima, Orchis maculata, O. latifolia, O. cordigera, O. incarnata, O. sambucina, O. pseudosambucina, Coeloglossum viride und Nigritella angustifolia, von denen die einen aus Bayern, die anderen aus Bulgarien stammten.

Das Resultat der Untersuchungen war in allen Fällen das gleiche. Von der Knospen- bzw. Stengelbasis, wo sich die oben erwähnte Verflechtung der Gefäßbündel befindet, tritt eine gewisse Zahl von Stelen hervor. Die Knolle durchlaufend, zerspalten sich eine Anzahl dieser Stelen; einige andere dagegen fließen miteinander zusammen, so daß in der Nähe der Stelle, wo sich die Knolle spaltet, sie Zahl der Stelen nur wenig verändert ist. Danach werden die Stelen unter den handförmigen Verzweigungen der Knolle verteilt, so sie daß in eine Verzweigung ein bis acht Stelen eintreten. Ihr weiterer Verlauf in diesen Verzweigungen unterscheidet sich in nichts von dem oben beschriebenen Fall der bis an den Grund geteilten Knollen von Gymnadenia albida, d. h. die Stelen schmelzen ällmählich zusammen, so daß endlich nur eine gemeinsame Stele bleibt und der untere Teil einer Verzweigung monostelisch und einer Wurzel ganz ähnlich ist. Dieses Zusammenschmelzen geschieht in einigen Fällen sehr bald, gleich nach dem Eintreten in die Verzweigung, in anderen Fällen laufen einige Stelen in der Verzweigung eine Strecke weit parallel, fließen schließlich doch unbedingt ineinander und bilden eine gemeinsame Stele.

In einer ganz jungen Knolle endigt eine solche Verzweigung mit einer Wurzelhaube, in den älteren dagegen ist von dieser Haube keine Spur mehr zu finden und die Stele endigt in kleinen dünnwandigen Zellen, welche die Spitze der Verzweigung erfüllen (Textfig. 1).

Die Knollen, so wie auch ihre Verzweigungen sind auf ihrer Oberfläche mit Wurzelhaaren versehen, deren Zahl jedoch bedeutend kleiner ist als auf den Wurzeln selbst.



Textfig. 1. Das Ende einer Verzweigung der Knolle von Orchis latifolia.

Kurz gesagt, wir finden in den handförmig zerteilten Knollen, daß hier eine Anzahl von Stelen selbständig aus der Stengelbasis hervortreten, in den Verzweigungen der Knollen verteilt werden und dann in diesen Verzweigungen zusammenschmelzen, so daß jede Verzweigung anihrem Ende nur eine Stele hat.

Im Vergleiche mit dem, was wir über die bis an den Grund geteilten Knollen von Gymnadenia albida gesagt haben, muß hier der Umstand hervorgehoben werden, daß alle Stelen einer handförmigen Knolle aus der Stengelbasis ganz gleichmäßig heraustreten und zueinander in ganz gleichen Beziehungen stehen, unabhängig davon, ob sie weiter in eine und dieselbe Verzweigung eintreten und miteinander zusammenfließen, oder unter verschiedenen Verzweigungen verteilt werden und voneinander getrennt bleiben.

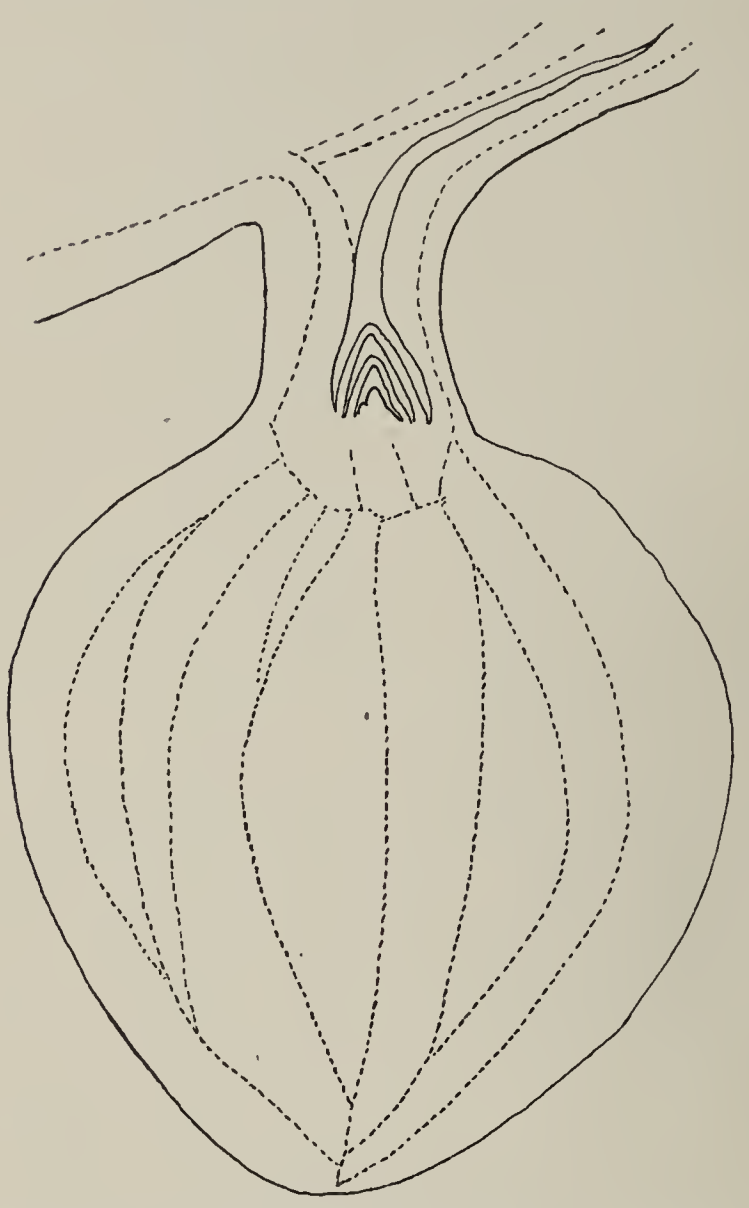
Die weitere Lösung der uns interessierenden Frage müssen wir in den ungeteilten Ophrydineenknollen suchen.

Ungeteilte kugelige Ophrydineenknollen.

Es wurden Knollen folgender Arten untersucht: Orchis Morio, O. ustulata, O. tridentata, O. militaris, O. fusca, O. simia, O. mascula, O. coriophora, O. scolopax, O. provincialis, Ophrys muscifera, O. Bertolinii, O. longicornis, Serapias lingua, Anacamptis pyramidalis und Herminium monorchis, von denen auch einige aus Bayern, andere aus Bulgarien und der Provence stammten. In allen untersuchten Fällen war die Anordnung der Stelen in ihren Hauptzügen gleich.

In dem oberen Teile der Knolle, d. h. an der Stengelbasis, befindet sich eine Verflechtung der Gefäßbündel. Aus dieser Verflechtung treten

alle Stelen selbständig und beinahe gleichmäßig aus. Etwas weiter unten von der Austrittstelle wird diese Zahl durch die Teilung einiger Stelen ein wenig vergrößert. Dann fängt sie etwas weiter wegen des Zusammenfließender Stelen ziemlich rasch an, sich zu vermindern. Je mehr sie sich der Knollenspitze nähern, desto mehr verkleinert sich die Zahl der Stelen durch Zusammenschmelzen, bis endlich in einer kleinen Entfernung von der Spitze alle Stelen miteinander zusammengeschmolzen sind. Die nunmehr gemeinsame Stele setzt gewöhnlich den ganz kurzen Weg bis zur Knollenspitze, d. h. bis zum ehemaligen Vegetationspunkte, fort.



Textfig. 2. Anordnung der Stelen in einer Knolle von Orchis Morio.

Ich muß dabei bemerken, daß für diese Beobachtungen nur vollkommen entwickelte, am besten vorjährige Knollen dienen, in welchen die Gefäßbündel gut entwickelt sind und das Parenchym infolge des Verbrauchs der Stärke verhältnismäßig durchsichtig geworden ist. Dieses Zusammenschmelzen der Stelen kann man jedoch nicht immer gleich deutlich beobachten. Am besten ist es in noch nicht zu alten Pflanzen[1]), in denen die Zahl der Stelen kleiner ist. Am besten habe ich diesen Zusammengang der Stelen bei Orchis globosa, O. scolopax, Ophrys Bertolonii und Anacamptis pyramidalis beobachtet. In vielen anderen Fällen bleibt dagegen die gemeinsame Stele undeutlich, weil sie die Differenzierung ihrer Elemente nicht vollendet hat. Besonders oft findet dieser Fall statt, wenn die Zahl der Stelen verhältnismäßig groß ist, z. B. bis 80 in alten Exemplaren von Orchis militaris, O. Simia und O. fusca oder bis 100 Stelen in alten Individuen von O. pallens. In diesem Falle bilden die Stelen in der Knolle ein dichtes

1) Pflanzen, nicht Knollen!

Büschel; bei ihrem Lauf durch die Knolle kann man fast keine Spaltung der Stelen bemerken und nur in dem unteren Teile der Knolle fangen sie rasch an zusammenzuschmelzen. Endlich bleiben alle nichtzusammengeschmolzenen Stelen mit der Richtung zum Vegetationspunkte, ohne daß dabei ein vollkommenes Zusammenschmelzen und eine gemeinsame Fortsetzung entsteht.

Die Zerteilung und das Zusammenschmelzen der Stelen kann sehr leicht mit Hilfe einer Reihe von Querschnitten verfolgt werden. Ein sehr deutliches Bild der Stelenanordnung habe ich immer bei folgenden Präparationen gekommen. Eine alte (vorjährige) Knolle ihrer ganzen Länge nach halbiert, habe ich in einer schwachen Lösung von Schwefelsäure 24—48 Stunden lang gehalten, dann ungefähr 12 Stunden entwässert, später 24—48 Stunden lang in Alkohol gehalten (um die Luftblasen zu entfernen) und endlich wieder mit Wasser ausgewaschen und in Glyzerin übertragen. Nach einer solchen Behandlung wird das Knolleninnere so durchsichtig, daß man mit bloßem Auge die Zerteilung und das Zusammenschmelzen der Stelen ganz deutlich beobachten kann. Besonders günstig für diese Beobachtungen sind solche alte Knollen, in welchen die Epidermis leicht zu entfernen ist. Solche Knollen werden nach der beschriebenen Präparierung besonders durchsichtig und stellen ein ganz deutliches Bild dar.

In den nach dieser Methode präparierten Knollen ist die Gelegenheit geboten, noch eine Erscheinung zu beobachten, und zwar, daß die Verzweigung und das Zusammenlaufen der Stelen immer symmetrisch ist, d. h. daß jede Verzweigung und jeder Zusammengang zweier Stelen auf einer Seite der Hauptachse von einer Verzweigung oder einem Zusammenhang von Stelen in einer anderen Fläche begleitet ist.

Die Zerspaltung und das Zusammenlaufen ein und derselben Stele findet am öftesten bei Stelen mit zentraler Lage statt. Eine solche ungeteilte Knolle mit symmetrisch sich teilenden und dann wieder zusammenschmelzenden Stelen kann man am wenigsten für ein Büschel konkreszierender Adventivwurzeln halten. Das Entstehen einer solchen Knolle von einem ursprünglich einfachen Organe durch seine Komplizierung ist zweifellos.

Spindelförmige Knollen von Platanthera bifolia.

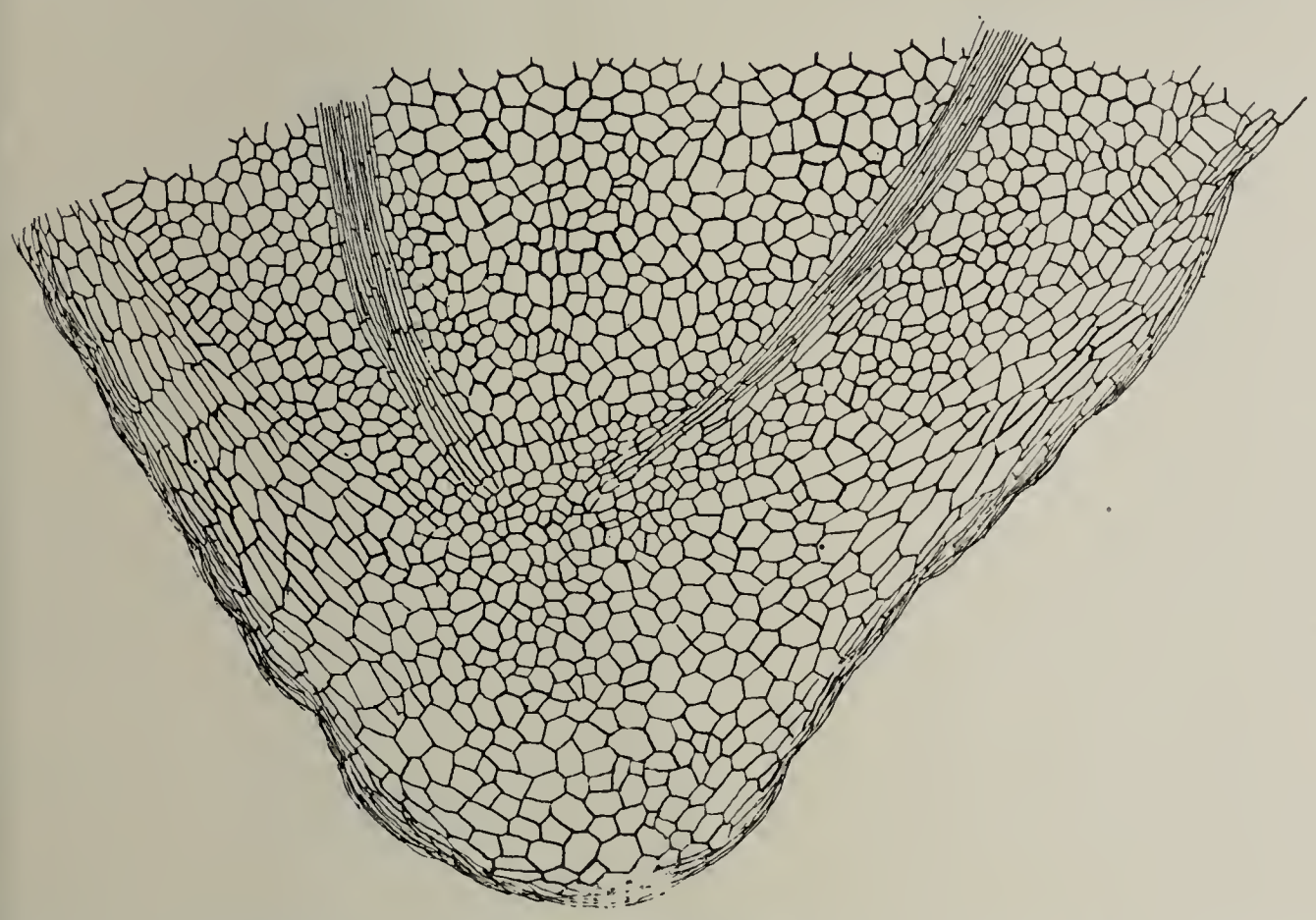
Man findet oft bei Platanthera bifolia Knollen mit spindelartiger Form, die mit einer Fortsetzung 10—15 cm lang endigen. Die Untersuchung solcher Knollen zeigt eine gewisse Verschiedenheit von den oben beschriebenen. In den meisten Fällen treten die Gefäßbündel-

elemente nicht in Form einzelner Stelen aus der Knollenbasis hervor, sondern in einer gemeinsamen Masse, welche in einen Kreis angeordnet und von einem Endodermisring von wurzeliger Struktur umhüllt ist. Die Anordnung der Holz- und Bastelemente in diesem gemeinsamen Zylinder ist ein Übergang zwischen der radialen und der konzentrischen. In dem nächsten Moment zerteilt aber sich dieser gemeinsame Zylinder in eine Anzahl von Stelen (bis 22 in den beobachteten Fällen), welche die gewöhnliche Struktur der Ophrydineenknollen haben und von denen eine jede ihre eigene Endodermis besitzt. Die Zahl der Stelen vergrößert sich noch etwas durch die Spaltung einiger von ihnen und verkleinert sich dann wieder wegen ihres Zusammenschmelzens. In der wurzelförmigen Verlängerung dieser Knollen laufen noch einige Stelen eine Strecke lang (bis 10 cm) miteinander parallel, doch fließen sie endlich alle zusammen, bis nur eine gemeinsame Stele bleibt, mit welcher die Knolle endigt. Die Zerteilung und das Zusammenfließen mehrerer Stelen gleichzeitig ist in diesen Knollen besonders deutlich. Wir haben in diesen Knollen einen fast typischen Fall der Polystelie, wo sich ein gemeinsamer Zylinder (obwohl von ihm nur noch Spuren geblieben sind) in eine gewisse Zahl von Stelen teilt, welche weiter wieder zusammenkommen. Diese Struktur bestätigt das, was wir oben bei den ungeteilten Knollen beobachtet haben und es wird noch klarer, daß diese Knollen polystelische Organe darstellen und nicht durch eine Konkreszenz der Wurzeln gebildet sind, sondern durch eine innere Komplizierung eines ursprünglichen Organs. Was die handförmigen Knollen betrifft, so können wir nach den erwachsenen Knollen noch nicht beurteilen, ob sie polystelische Organe sind oder eine Konkreszenz von Wurzeln darstellen. Zweifellos polystelisch sind einzelne Verzweigungen der Knolle, in welchen das Zusammenfließen der Stelen stattfindet; doch weil jede dieser Stelen einzeln aus der Stengelbasis hervortritt und unter ihnen kein Zusammenhang wahrzunehmen ist, so bleibt die Frage noch offen. Um sie zu lösen ist es notwendig, die Entwicklung dieser Knollen zu verfolgen.

Entwicklung der ungeteilten Knollen.

Der Längsschnitt einer ganz jungen Ophrydineenknolle unterscheidet sich nur sehr wenig von einem solchen einer ganz jungen Adventivwurzel. Außer den Wurzelhaaren und einer typischen Wurzelhaube, welche schon von Prillieux im Jahre 1865 beobachtet wurde, hat sie auch eine stark entwickelte primäre Rinde. Der Bau des Zentralzylinders unterscheidet sich nicht im geringsten von dem einer Wurzel, nur die Zahl der Stelen beschränkt sich nicht auf eine, sondern ist größer. Wenn

der Schnitt genau durch die Knollenhauptachse führt, so ist es leicht zu bemerken, daß sich alle Stelen, die sich im Schnitte befinden, an der Knollenspitze in einem Punkte unmittelbar unter der Haube sammeln. In diesem Punkte ist es möglich, eine Gruppe von Initialzellen zu beobachten, aus denen sich die Stelen und die anderen Elemente der Knollen entwickeln (Textfig. 3). Diese Initialzellen sind undeutlich differenziert, wie es doch überhaupt der Fall mit den Orchideenwurzeln ist[1]); jedenfalls ist es ganz deutlich, daß alle Stelen einer Knolle von einem gemeinsamen Vegetationspunkte ihren Anfang nehmen. Dieser Vegetationspunkt ent-



Textfig. 3. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt einer jungen Knolle von Platanthera viridis.

wickelt schon anfangs seiner Tätigkeit nicht nur eine, sondern mehrere Stelen; beim weiteren Wachstum der Knolle fährt er fort, dieselbe Zahl der Stelen zu bilden. Es ist ein Zentralzylinder, der sich gleich bei seiner Bildung in eine Anzahl von Stelen zerteilt. In einer ganz jungen Knolle sind die Stelen schwach differenziert und unterscheiden sich von dem sie umgebenden parenchymatischen Gewebe nur durch ihre schmalen, der Länge nach laufenden Zellen. Mit dem Entwickeln der Knolle werden die Stelen immer deutlicher differenziert und in einer erwachsenen, besonders in einer vorjährigen Knolle sind sie vollkommen entwickelt.

---

1) Van Tieghem et Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes. Ann. de sc. nat., Serie 9, Vol. VIII, pag. 334.

Es ist von Bedeutung hier zu bemerken, daß die Zahl der Stelen in einer Knolle von den Momenten ihrer Bildung bis zu ihrer vollkommenen Entwicklung eine beständige bleibt. Diese Zahl vergrößert sich etwas durch die Spaltung einiger von ihnen, doch kommt die Spaltung nur in wenigen Stelen und nicht in jeder Knolle vor; außerdem schmelzen gewöhnlich die gespaltenen Stelen bald wieder zusammen (nur selten mit einer anderen Stele). Keine neuen Stelen werden in der Parenchym einer jungen Knolle angelegt. Nach einer gewissen Entwicklungsperiode fängt der Vegetationspunkt an, die Zahl der von ihm produzierten Stelen zu vermindern, während er einige zuerst voneinander getrennte Stelen zusammenschmelzen läßt. Das geschieht dadurch, daß die Initialzellen sich etwas langsamer zu teilen beginnen und dabei auch weniger parenchymatische Zellen entwickeln. Auf diese Weise werden alle Stelen in einer vollkommen entwickelten Knolle allmählich zusammengeschmolzen. Zu derselben Zeit verringern die Initialzellen ihre Tätigkeit und die Wurzelhaube fällt ab. Die Knolle nimmt eine ovale Form an und nicht nur, daß sie die konische Form ihrer Spitze verliert, sondern diese wird zuweilen sogar etwas eingeschnitten (wie es z. B. bei den meisten Ophrys-Arten der Fall ist).

Wie oben erwähnt wurde, ist in einigen Fällen, besonders wenn die Zahl der Stelen relativ groß ist, das Zusammenschmelzen der Stelen nicht vollendet und alle Stelen kommen an einem Punkte zusammen, ohne ineinander zu schmelzen.

Alles oben Beschriebene betrifft die kugeligen Knollen, sowie auch die spindelgörmigen Knollen von Platanthera bifolia.

Bei gewissen ungünstigen Verhältnissen können auch die Knollen anderer Ophrydineen statt ihrer gewöhnlichen kugeligen Form eine spindelförmige annehmen. Einen solchen Fall habe ich bei Exemplaren von Ophrys spec beobachtet, welche im November 1913 nächst Belowo (in Ostrumelien) gesammelt wurden. Die jungen Knollen dieser Pflanzen befanden sich erst im Anfang ihrer Entwicklung. Im Leitungswasser, bei Zimmertemperatur kultiviert, entwickelten diese Pflanzen bald ihre jungen Knollen weiter. Diese Knollen bekamen jedoch eine ganz eigentümliche Gestalt, wobei sie dünn, lang und wurzelähnlich blieben. Sie waren beinahe doppelt so lang als die alten Knollen, welche die gewöhnliche, am Ende etwas eingeschnittene Form hatten; ihe Durchmesser war dagegen halb so groß als der der alten Knollen. Von den sechs gesammelten Exemplaren haben zwei dieselbe Erscheinung gezeigt, bei den anderen zweien war diese Erscheinung nur etwas weniger klar ausgedrückt.

Entwicklung der handförmigen Ophrydineenknollen.

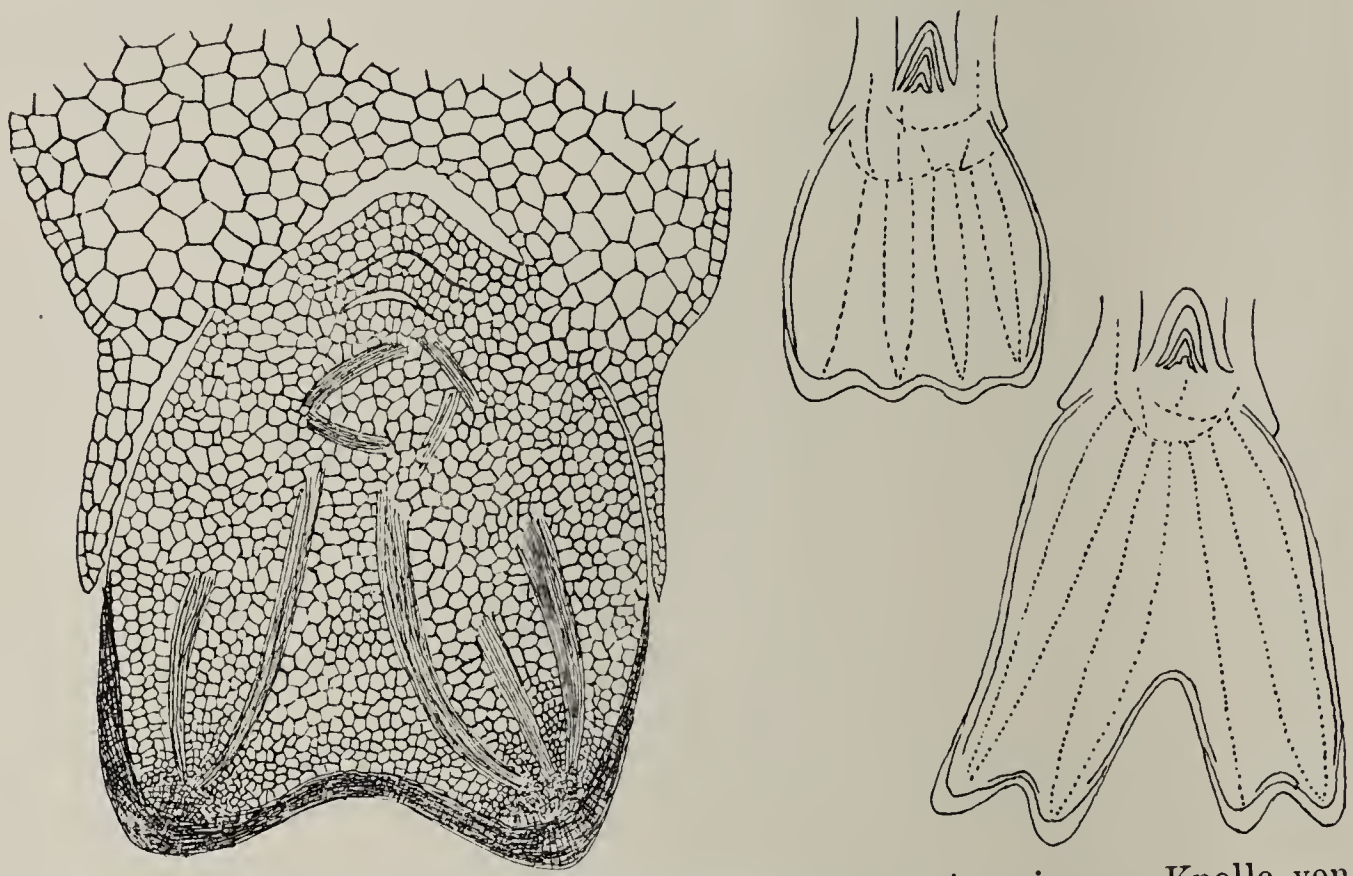
Die handförmigen Ophrydineenknollen haben am meisten das Auffassen dieser Knollen als ursprünglich einfacher Organe erschwert. Ihre äußere Gestalt selbst ist die Ursache, daß man sie als ein Büschel an ihrer Basis zusammengewachsener Wurzeln auffassen konnte. Dieser erste Eindruck wird noch mehr dadurch befestigt, daß mehrere Stelen eine Knolle durchziehen und alls selbständig aus ihrer Basis auslaufen. Infolgedessen haben so kompetente Forscher, wie Th. Irmisch und Van Tieghem sie als konkreszierende Wurzelbüschel betrachtet. Sie ließen dabei folgende zwei wichtige Umstände außer Betracht: 1. daß die Zahl der aus der Knollenbasis hervortretenden Stelen jener der Knollenverzweigungen nicht entspricht, denn die Stelen schmelzen allmählich zusammen, ehe sie die wurzelähnlichen Verzweigungsspitzen erreichen, und 2. daß die Entwicklungsgeschichte der Knolle mit einer solchen Auffassung nicht stimmt.

Schon Prillieux (31) wies, seine Meinung über den Ursprung der Knollen von einer Adventivwurzel erklärend, nach, daß die handförmigen Knollen von Orchis maculata und O. latifolia im frühen Alter eine einfache Form haben, ganz ähnlich jener der kugeligen ungeteilten Knollen, und daß sich ihre untere Spitze erst später teilt.

Die Beobachtungen, welche ich über Entwicklung der Knollen bei Orchis maculata, O. latifolia, O. cordigera, O. sambucina Nigritella angustifolia, Coeloglossum viride, Gymnadenia conopsea und G. albida gemacht habe, sprechen auch für eine almähliche Komplizierung in ihrem Bau, nicht aber für Konkreszenz mehrerer Organe.

Die junge Knolle wird mitten im Meristemalgewebe in der Achsel eines Grundblattes (gewöhnlich des dritten, vierten oder fünften) unmittelbar unter der dort befindlichen Knospe angelegt. Sie wird durch die Tätigkeit einer Gruppe Initialzellen gebildet, welche nach außen die Zellen der Haube und nach innen die Elemente der Epidermis, der Rinde und des Zylinders bilden. Diese Initialzellen bilden anfänglich einen einzigen Vegetationspunkt, der gleichzeitig mehrere Stelen bildet, ganz ähnlich, wie es in den ungeteilten Knollen der Fall ist. Sehr oft durchbohrt die junge Knolle das umliegende Gewebe und tritt in Form eines kugeligen, weißlichen und mit Wurzelhaaren versehenen Körpers heraus. Sie wächst eine gewisse Zeit weiter, indem sie ihre kugelige Form beibehält und erreicht zuweilen einen Durchmesser von 4—5 mm.

Ein Längsschnitt durch eine Knolle in diesem Entwicklungsstadium zeigt, daß sie mehrere Stelen enthält, welche noch schwach ausgebildet sind, die Knolle bogenförmig durchlaufen und im Vegetationspunkte zusammenkommen. In diesem Alter ist weder Teilung, noch Zusammenschmelzen von Stelen wahrzunehmen. Bald aber verändert sich das Bild: es tritt die Teilung des Vegetationspunktes ein und nun sehen wir in einem Längsschnitt zwei nebeneinander liegende Vegetationspunkte, von denen jeder mehrere Stelen ausbildet. Die Knollenhaube bleibt dabei noch ungeteilt und deckt zugleich beide Vegetationspunkte. Mit der weiteren Tätigkeit der Initialzellen trennen sich die beiden Vegetationspunkte allmählich voneinander, so daß die Knollenspitze in diesem Moment, von außen gesehen, etwas gegabelt aussieht (Textfig. 4). Es



Textfig. 4. Die Teilung des Vegetationspunktes in einer jungen Knolle von Orchis incarnata.

geschieht oft, daß der ersten Teilung des Vegetationspunktes gleich eine zweite solche der beiden neuen Vegetationspunkte folgt; oder diese zweite Teilung geschieht etwas später, so daß die ersten zwei Vegetationspunkte der Initialzellentätigkeit wegen schon voneinander getrennt sind und die Knollenhaube dementsprechend geteilt ist. Von diesen verschiedenen Variationen der Teilung hängt die Zahl und die Anordnung der Knollenverzweigungen ab. In anderen Fällen aber geschieht diese Teilung des Vegetationspunktes, wenn die Knolle noch ganz jung ist, d. h. ehe sie die Epidermis durchbohrt hat, wie es z. B. besonders oft bei Gymnadenia beobachtet wurde.

Diese Teilung des Vegetationspunktes geschieht nicht immer gleich deutlich; oft sieht man die wurzelähnlichen Knollenverzweigungen sich nicht an der Spitze, sondern an der Seite bilden. Das geschieht öfters bei Gymnadenia, besonders bei G. albida mit tief geteilten Knollen. Dieser Umstand hat wahrscheinlich Capeder Anlaß gegeben zu behaupten, daß die Teilung der handförmigen Knollen durch die Bildung neuer Vegetationspunkte in ihrer Epidermis geschieht (16).

Die oben erwähnten Beobachtungen stehen mit dieser Meinung in Widerspruch. Nach ihnen haben wir in diesem Falle ausschließlich die Teilung eines ursprünglichen Vegetationspunktes und keine Bildung von neuen. Nur in einigen Fällen fangen die vom Vegetationspunkt getrennten Initialzellen gleich ihre Tätigkeit an und da haben wir die gewöhnliche Teilung des ursprünglichen Vegetationspunktes. In anderen Fällen aber bleiben sie eine Zeit lang untätig und da der Vegetationspunkt in dieser Zeit weiter wächst, verschiebt er sie seitwärts, ehe sie sich zu teilen beginnen.

Im Widerspruch mit Capeder's Meinung steht auch der Umstand, daß solche seitliche Knollenverzweigungen gewöhnliche Stelen enthalten, welche mit den übrigen ganz gleich aus der Stengelbasis heraustreten. Doch wie oben erwähnt, ist die Zahl der Stelen in einer Knolle von Anfang an bestimmt und es findet später keine neue Bildung von Stelen statt; umgekehrt werden die schon vorhandenen Stelen unter den Knollenverzweigungen verteilt. Wenn dabei auch eine Spaltung einzelner Stelen stattfindet, so schmelzen sie doch stets in einer und derselben Knollenverzweigung zusammen und gehen nie in zwei verschiedene Verzweigungen über. Alles, was über die handförmigen Knollen gesagt ist, gilt auch für die bis zum Grund geteilten von Gymnadenia albida. Die zwei Knollenarten werden wie einfache Körper mit einem Vegetationspunkt angelegt. Bei ihrer weiteren Entwicklung aber genügt ein gewöhnlicher Zentralzylinder nicht, um die sich rasch verdickenden Knollen mit Wasser zu versorgen und infolgedessen fangen die Initialzellen gleichzeitig mehrere Stelen zu bilden an. Die Verzweigung der Knollen vergrößert ihre mit Wurzelhaaren versehene Oberfläche und erleichtert ihre Nahrung.

Ich halte die Meinung, welche ehemals von H. Schacht und E. Prillieux über den Knollenbau aufgestellt wurde, für ganz richtig: „Ces racines", sagt der letzte Autor, „se divisent par leur éxtrémité en un nombre plus ou moins grand de lobes on de digitations, par suite d'une partition qui s'y produit normalement" (31).

Es muß hier auch bemerkt werden, daß die jungen Pflanzen derselben Art keine handförmigen, sodern einfache ungeteilte Knollen haben, wie ich es z. B. bei jungen Individuen von Gymnadenia conopsea, Orchis maculata und O. sambucina oft beobachtet habe. Bei der letzten Art bleiben zuweilen auch die Knollen erwachsener Individuen ungeteilt und spindelförmig. Einige sekundäre Erscheinungen bekräftigen diese Erklärung noch mehr.

Entwicklung der Knollen bei ruhenden Knospen.

Wenn die junge, für das nächste Jahr gebildete Knolle irgendeiner Ursache wegen zugrunde geht, so kann die Ophrydineenpflanze statt ihrer eine neue Knolle zu entwickeln und zwar aus einer ruhenden Knospe, welche in den Achseln der Grundblätter stets vorhanden sind. Diese Tätigkeit der Ophrydineen ist schon seit langem gut bekannt. Im Jahre 1856 hat Regel das Mittel gezeigt, womit man aus den ruhenden Knospen neue Knollen zur Entwicklung bringen kann. Diese Erscheinung ist auch von Reichenbach bei Orchis Morio, Ophrys bombylifera und Serapias lingua beobachtet worden. Germain de St. Pierre hat sie bei Orchis galeata, O. Simia und Loroglossum hircinum und E. Prillieux bei Herminium monorchis beobachtet.

Ich habe die Gelegenheit gehabt, diese Erscheinung in der Natur bei Platanthera bifolia und Gymnadenia conopsea zu beobachten. In beiden Pflanzen konnte ich diese Erscheinung auch künstlich hervorrufen, außerdem auch in Orchis Morio, O. ustulata, O. latifolia, O. cordigera, O. incarnata, O. maculata, O. sambucina, Herminium monorchis, Platanthera chlorantha, Coeloglossum viride, Gymnadenia albida und Nigritella angustifolia.

In der Natur wird der Fall von Bildung sekundärer Knollen nur dann stattfinden, wenn die primäre junge Knolle aus irgendeiner Ursache stark verletzt wird oder gänzlich zugrunde geht. In solchen Fällen entwickeln sich gewöhnlich in den Achseln der unten liegenden Blätter neue Knollen, so daß wir statt einer jungen Knolle mehrere solche finden. (Ich habe bis sechs solche junge Knollen gleichzeitig auf einer Pflanze von Gymnadenia conopsea gefunden.)

Künstlich bekam ich diese Resultate[1]) bei einer Reihe von Versuchen, die unternommen wurden, um die Entwicklung der Knollen bei

1) Vgl. die analogen Versuche von Goebel an Aconitum Napellus (Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl., Bd. XXIII (1902), pag. 429). Goebel hat auch (a. a. O. pag. 430) Versuche mit Erdorchideen beschrieben, die

verschiedenen Ophrydineen-Arten zu verfolgen. Diese Versuche wurden zu verschiedener Zeit und auf verschiedenen Nährboden unternommen und gaben in allen Fällen merkwürdig gleiche Resultate. Die ersten Versuche wurden in einem Gewächshause des botanischen Instituts der Universität München angestellt. 11 Exemplare von Orchis latifolia, sieben von O. ustulata und fünf von O. Morio wurden in Töpfe, die mit Erde von der Fundstelle gefüllt waren, gesetzt. Die jungen Knollen aller dieser Pflanzen wurden mitsamt ihren Knospen abgeschnitten. Die Versuche wurden in dem Monate April 1912 angestellt und nach 3 Monaten, Ende Juli, hatten die meisten Pflanzen schon neue junge Knollen in den Achseln ihrer Niederblätter gebildet. Die einen hatten nur eine neue Knolle gebildet, die anderen zwei bis drei. Es ist dabei interessant, daß bei einem Exmplar von O. Morio, welches während dieser Zeit ganz verfault war, die junge Knolle sich ganz normal entwickelt hat und ganz lebensfähig aussah[1]).

Von den neugebildeten Knollen von Orchis latifolia hatten die einen ihre gewöhnliche handartige Form, einige andere aber, statt sich handförmig zu entwickeln, blieben ungeteilt und spindelförmig, sehr ähnlich einer etwas verdickten Adventivwurzel (Textfig. 5). In einigen Fällen befanden sich die beiden Knollenarten (die handförmigen und die ungeteilten) an ein und derselben Pflanze. Diese abnormen Knollen erinnern ziemlich stark an die gewöhnlichen Knollen von Plathantera bifolia, d. h. sie haben mehrere Stelen, welche allmählich zusammenlaufen und einen gemeinsamen Vegetationspunkt haben.

Noch lehrreicher waren die Versuche mit Wasserkulturen, welche Möglichkeit gaben, den ganzen Entwicklungsgang zu verfolgen. In Nährlösungen geht die Orchideenkultur ziemlich schwierig, weil diese Pflanzen mit Schimmel leicht infiziert werden. Am besten gedeihen diese Kulturen in reinem destillierten Wasser, während die Nahrung für die Pflanzen den Reservestoffen der alten Knollen entnommen werden.

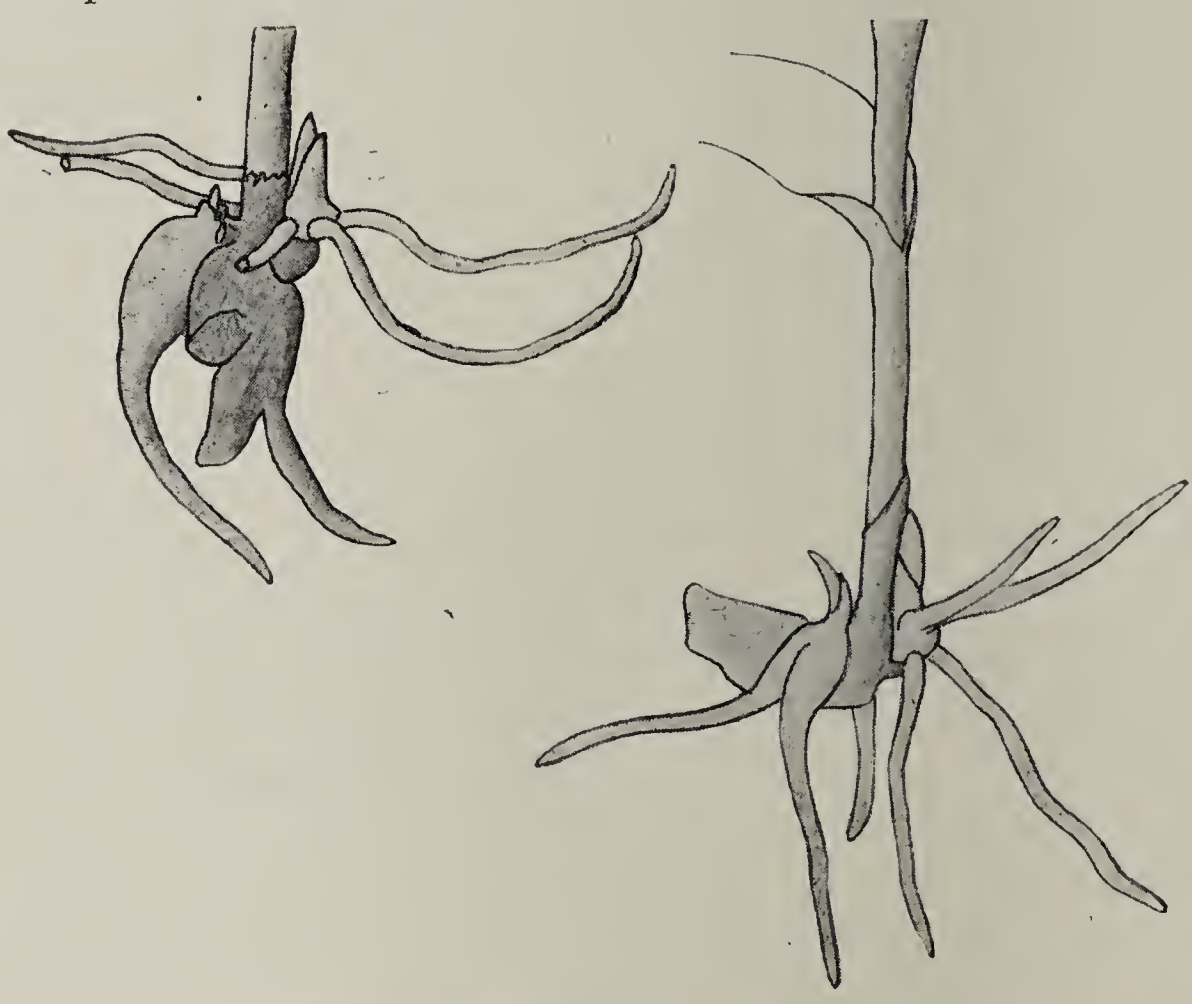
Juni 1912 wurden sieben Exemplare von Gymnadenia conopsea, zwei Exemplare von Orchis maculata und zwei Exemplare von Herminium monorchis in destilliertes Wasser gesetzt, während ihnen die Blütenstände, die jungen Knollen mit ihrer Knospe und alle Adventivwurzeln abgeschnitten wurden. Die alte Knolle wurde in Wasser getaucht, die Stengelbasis über dem Wasser befestigt und alle unter-

---

zeigen, daß die Knollenbildung an sonst ruhenden Vegetationspunkten herbeigeführt werden kann.

2) Einen solchen Fall habe ich auch in der Natur auf einem Exemplare von Gymnadenia conopsea beobachtet.

irdischen Teile der Pflanzen vor Licht geschützt. Nach einem Monat haben die sieben Pflanzen neue Knollen entwickelt, welche bei den ersten zwei Pflanzen teilweise auch einfach und spindelförmig waren, wie es oben für O. latifolia beschrieben ist. Dieselben Versuche wurden im Sommer 1914 im botanischen Institut der Universität Sofia wiederholt. In Töpfen mit Erde wurden fünf Exemplare von Orchis sambucina und sieben Exemplare von O. cordigera gesetzt, deren junge Knollen samt Knospen abgeschnitte n wurden. Andere zwei Exemplare von Orchis cordigera, acht Exemplare von Gymnadenia conopsea, drei Exemplare von Coeloglossum viride und zwei Exemplare von



Textfig. 5. Sekundäre Knollen von Orchis latifolia.

Nigritella angustifolia wurden in destilliertem Wasser angestellt nachdem sie derselben Operation unterworfen wurden. Das Resulta war in allen Fällen das gleiche. Die Entwicklung neuer Knollen began bei verschiedenen Pflanzen nach verschiedener Zeit: am frühesten be Gymnadenia conopsea (nach einer Dauer von 15—20 Tagen), dan bei Coeloglossum viride (nach 20 Tagen), bei O. sambucina un O. cordigera (in die Erde gepflanzt), ungefähr nach 25 Tagen; am spä testen bei Gymnadenia albida, O. macedonica (im Wasser) un Nigritella angustifolia (mehr als nach einem Monate). In einer Falle bei (Nigritella) hatte die neue Knolle eine typische wurzelartig Form. In ihr war nur ein Zentralzylinder vorhanden, der jedoch an seiner

Basalteil im Querschnitt nicht rund, sondern verlängert oval war, was gewöhnlich bei den Knollen vor der Teilung oder gleich nach dem Zusammenschmelzen ihrer Stelen der Fall ist. Andere neue Knollen stellten die mannigfaltigsten Übergangsformen zu den gewöhnlichen Platanthera-ähnlichen vor. Manche hatten andererseits die für diese Pflanzen normale handartige Form.

Die Beobachtung über ihre Entwicklung zeigen in den drei Fällen keinen besonderen Unterschied. Die Knolle erscheint stets an der Basis einer ruhenden Knospe als ein rundlicher Körper, der sich endogen entwickelt hat und dann die außerhalb liegenden Gewebe durchreißt. Eine Zeitlang entwickelt sich dieser Körper weiter, immer oval bleibend, später aber beginnt in einigen Knollen eine normale Teilung des Vegetationspunktes und sie nehmen infolgedessen eine handartig geteilte Form an, bei anderen aber findet eine solche Teilung nicht statt und die junge Knolle bleibt ungeteilt, bis sie endlich die eigentümliche spindelige Form annimmt.

Ähnliche ungeteilte, spindelförmige Knollen hatte ich Gelegenheit, auch in der Natur bei den oben erwähnten Exemplaren von Gymnadenia conopsea zu beobachten. Wenn die Pflanze genügend genährt ist, wie es in der Natur der Fall ist, entwickelt sie gewöhnlich zur gleichen Zeit mehrere Knollen, indem sie alle in den Achseln der Niederblätter vorhandenen Knospen ausnützt. Bei der Kultur in destilliertem Wasser und folglich bei einer ärmlichen Nahrung benützt die Pflanze nur eine ihrer ruhenden Knospen, und infolgedessen kann der Versuch auf die Weise erneuert werden, daß die neugebildete Knolle entfernt und dadurch die Entwicklung einer folgenden hervorgerufen wird. Bei Gymnadenia conopsea erhielt ich auf diese Weise nacheinander drei junge Knollen.

In zwei Fällen (an einem Exemplar von Orchis cordigera und einem von Nigritella angustifolia) habe ich die Erscheinung beobachtet, welche zuerst von J. Fabre beschrieben wurde und welcher N. Bernard eine besondere Bedeutung zuschreibt. Es waren nämlich die ruhenden Knospen dieser Pflanzen als kurze Zweige entwickelt. Die alten Knollen und alle Wurzeln waren in diesen Fällen verfault und infolgedessen waren die Pflanzen von der symbiotischen Rhizoctonia frei. Diese Beobachtung entspricht der von N. Bernard gegebenen Erklärung über den Zusammenhang zwischen der Knollenbildung und dem Vorhandensein des Pilzes.

Diese Versuche, sowie die Beobachtungen über den normalen Entwicklungsgang der Ophrydineenknollen bekräftigen die Erklärung, daß

die Knollen ursprünglich als einfache Organe erscheinen; bei dem folgenden raschen Wachstum in die Breite, wo die Vergrößerung der Knollenoberfläche, welche stets mit Wurzelhaaren versehen ist, nötig wird, teilt sich die Knolle handförmig durch die Teilung ihres Vegetationspunktes. Wenn aber die Nahrung zu spärlich ist, wie es der Fall bei den oben erwähnten Versuchen war, ist eine ähnliche Teilung nicht notwendig, und die Knolle kann ihre ursprüngliche einfache Form behalten.

Wenn die Knolle nicht gänzlich weggeschnitten wird, d. h. nicht samt ihrer Knospe, sondern letztere gelassen wird und man nur den fleischigen Unterteil entfernt, so enthielt man andere Resultate. In solchen Fällen geht die Knospe nicht zugrunde, sondern beginnt nach einer gewissen Zeit, nachdem ihre Wunde geheilt oder getrocknet ist, einen Büschel Adventivwurzeln an ihrer Basis zu bilden. Solche Resultate bekam ich bei allen meinen Versuchen, um eine Regeneration der jungen Knolle hervorzurufen, welche ich mit Orchis latifolia, O. maculata, O. Morio, Gymnadenia conopsea, G. albida, Coeloglossum viride und Nigritella angustifolia unternommen habe. Während mir in keinem Falle eine Regeneration, sondern nur eine Heilung oder Trocknung der geschnittenen Stelle gelang, bekam ich statt dieser in allen Fällen eine massenhafte Bildung von Adventivwurzeln.

Es muß hierbei bemerkt werden, daß alle diese Wurzeln vollkommen normal und dünn waren. Nur in einem Fall bei Gymnadenia conopsea sahen sie etwas geschwollen aus und schienen einen Übergang zur gewöhnlichen Knollenform darzustellen.

Diese Erscheinung ist mit der Adventivwurzelnatur der Knolle vollkommen erklärbar. Nach ihrem Wegschneiden ersetzt sie die junge Knospe durch neue Adventivwurzeln. Dabei begünstigt die reiche für die Knolle bestimmte Nahrung die Bildung mehrerer normaler Wurzeln gleichzeitig[1]).

Der wahre morphologische Charakter der Ophrydineenknolle und ihr Ursprung wird uns nur dann klar werden, nachdem wir die erste Bildung dieses Organs an einem jungen Individuum von den Ophrydineen beobachtet haben, d. h. an einer Pflanze, die erst aus dem Samen keimt und ihre Organe zu bilden beginnt. Die Organe einer solchen jungen Pflanze werden ihrem ursprünglichen Zustand am nächsten stehen.

---

1) Vgl. Goebel, a. a. O. pag. 109 betr. Aconitum.

Keimpflanzen der Ophrydineen.

Orchideenkeimpflanzen wurden zuerst von Salisbury (35) gefunden und beschrieben, der eine Beschreibung und Zeichnung junger Pflanzen von Orchis Morio und Limodorum abortivum gegeben hat. Seitdem wurden Keimpflanzen von Orchideen mehrere Male beschrieben. Unter diesen Beschreibungen soll die von Irmisch an erster Stelle erwähnt werden, weil seine Beschreibung der Entwicklung von Orchis militaris (23) besonders ausführlich und genau ist. Außerdem wurde die Entwicklung der Orchideen auch von anderen Autoren beschrieben. So beschreibt H. Schacht die Entwicklung von Orchis maculata (36), J. Fabre die von Ophrys apifera (19). Beschreibungen dieser Art wurden auch von J. Beer, E. Prillieux, Goebel, Treub, N. Bernard und H. Burgeff gemacht. Zeichnungen von Orchideenkeimpflanzen finden wir auch anderswo, z. B. in dem Lehrbuche von G. Bonnier et L. de Sablon. Jedoch am ausführlichsten ist die Entwicklung der Ophrydineen von Irmisch und Fabre beschrieben.

Die Samen aller Orchideen haben, wie bekannt, eine äußerst reduzierte Organisation, da ihre netzartige Schale nur einen undifferenzierten eiförmigen Keimling und keine Reservestoffe enthalten. Wir wissen jetzt durch N. Bernard's und H. Burgeff's Untersuchungen, daß ihre Keimung nur nach dem Infizieren von der mit der Pflanze in Symbiose lebenden Rhizoctonia stattfindet. Die saprophytische, undifferenzierte, kreiselförmige chlorophyllose und mit Wurzelhaaren versehene Keimpflanze wurde dank ihrer Ähnlichkeit mit dem von Bruchmann entdeckten Protokorm der Lycopodiaceen, von N. Bernard mit demselben Namen „Protocorm" bezeichnet, welchen Namen wir fernerhin auch beibehalten wollen[1]).

Eine Anzahl von Protocormen verschiedener Ophrydineen-Arten wurden von mir in verschiedenen Entwicklungsstadien untersucht. Diese Keimpflanzen habe ich in verschiedenen Gegenden Bayerns und auch Bulgariens gesammelt, so daß ich annehmen kann, daß diese Keimpflanzen in der Natur nicht so selten sind, wie man es nach der geringen Zahl von Beschreibungen dieser Art vielleicht annehmen könnte. Ihr holosaprophytisches Leben scheint in manchen Fällen ein mehrjähriges zu sein. Die Struktur und Entwicklungsgeschichte dieser Keimpflanzen ist in verschiedenen Pflanzenarten nicht dieselbe und unterscheidet sich

---

1) Vgl. dagegen die Kritik Goebel's in Biolog. Zentralbl., XXXV (1915), pag. 218.

bei manchen Arten ziemlich viel von dem bis jetzt bekannten und von J. Fabre und T. Irmisch beschriebenen Entwicklungsweise.

Entwicklung von Orchis Morio.

Keimpflanzen von Orchis Morio wurden von mir in einer Sumpfwiese nahe Karlsfeld bei München im Frühling 1912 gefunden. Sie lagen 3—5 cm tief in dem Boden unter den gruppenweise wachsenden erwachsenen Pflanzen derselben Art. Nach ihrem Alter geordnet, konnten sie mir ein vollkommenes Bild ihrer Entwicklung geben, von dem Zustand eines fast mikroskopischen chlorophyllosen Protocormes anfangend, bis zu den ganz erwachsenen blühenden Individuen. Im ganzen wurden 21 junge Pflanzen (ich rechne nur die ersten Entwicklungsstadien) gesammelt und zwar zweimal: Anfang April und nach 2 Monaten, Ende Juni.

Außer mit der mikrotomtechnischen Methode konnten die Pflänzchen ihrer zarten Struktur wegen unmittelbar unter dem Mikroskop untersucht werden, nachdem sie zuerst durchsichtig gemacht wurden. Das geschieht sehr leicht mit Hilfe einer verdünnten Lösung von Kalilauge, welche den Zellinhalt löst und die Pflänzchen fast ganz durchsichtig macht. Man darf jedoch nicht zu lange mit Kalilauge einwirken, da in solchem Fall, infolge Einwirken der Kalilauge auf den in den Pflänzchen sich befindenden Schleim, nach gewisser Zeit eine Trübung entsteht. Die mit Wasser gut gewaschenen Pflänzchen wurden darauf mit Borax-Karmin schwach gefärbt, und dann auf einen Objektträger mit linsenförmiger Vertiefung in Glyzerin übertragen, wo sie als Dauerpräparate aufbewahrt sind. Diese Präparation hat den Vorzug, daß alle inneren Pflanzenteile bei ihrer normalen relativen Lage beobachtet werden können. Die anderen Pflanzen wurden in Mikrotomschnitten untersucht.

Die kleinsten von den gefundenen Pflanzen, 0,7—0,75 mm lang, stellen ein typisches Protocorm, weißlich und eiförmig, mit etwas gegrümmter unterer Spitze dar. Bei einigen Exemplaren waren sogar noch die Reste der netzartigen Samenschale bewahrt. Die Oberfläche eines solchen Protocormes ist reichlich mit langen Wurzelhaaren besät, deren Länge größer als der Durchmesser des Protocormes ist. An seinem oberen (breiteren) Ende ist eine Knospe angelegt. Innerlich untersucht, besteht ein solches Protocorm aus einem dünnwandigen parenchymatischen Gewebe mit großen Zellkernen und deutlichen Körnchen; hie und da enthalten sie Raphiden von Calciumoxalat. Durch ihre Hauptachse läuft ein Zentralzylinder. Er ist nur undeutlich differenziert, doch

die Anordnung seiner drei bis vier Gruppen Schraubengefäße entspricht am nächsten der radialen Struktur, welche die Wurzeln charakterisiert. Auch seine einschichtige Endodermis ist mit der der Wurzeln und Knollen der Ophrydineen ganz ähnlich. Dieser Zentralzylinder beginnt in einer gewissen Entfernung von der an dem oberen Ende liegenden Knospe und endigt, ehe er die gekrümmte untere Spitze erreicht hat.

Die Zellen, welche die Knospen bilden, sowie auch diejenigen, die unter ihr liegen, unterscheiden sich von den anderen durch ihre viel geringere Größe. Der untere Teil des Protocormes, sowie auch seine Peripherie sind stark verpilzt. Der obere Teil und ein gewisser Raum um den Zentralzylinder sind dagegen von den Pilzen ganz frei. Von einer Wurzelhaube ist in einem solchen Keimling keine Spur zu finden. G. Bonnier und L. de Sablon in ihrem Lehrbuche der Botanik definierten (ähnlich wie früher Goebel) ein solches Protocorm als „une sorte d'axe hypocótyle, qui porte de poils absorbants" (12). Es muß hier bemerkt werden, daß außer dem Vorhandensein von Wurzelhaaren auch die Anordnung der Elemente im Zentralzylinder, sowie auch die Endodermis mit einer für die Ophrydineenwurzeln typischen Form diesen Körper einer Wurzel sehr ähnlich scheinen lassen, so daß man ihn leicht für eine solche halten könnte, wenn ihm nicht die Wurzelhaube fehlte.

Ohne sich merkbar zu vergrößern, fängt dieser Keimling an, sein erstes Organ zu bilden. An der Basis seiner Knospe, unmittelbar unter ihrem zweiten Blatte, beginnt die endogene Entwicklung eines runden Körpers. In diesem Körper ist schon eine Wurzelhaube bemerkbar. Auf solche Weise beginnt die Bildung der ersten Knolle. Diese Entwicklung der Knolle ist der, die wir im Herbst bei einer erwachsenen Ophrydineenpflanze beobachten können, sehr ähnlich. Die junge Knolle liegt ursprünglich horizontal und ist mit ihrer Haube nach vorn gerichtet.

Bald darauf beginnt die Bildung eines zweiten Organs. Unterhalb der Knolle, seitlich des Protocormes, wächst die erste adventive Wurzel aus. Es ist merkwürdig, daß ihe Auswachsen ohne Zerreißen des Gewebes vor sich geht und diese Wurzel wie eine seitliche Verlängerung des Protocormes erscheint. Auch in den Mikrotomschnitten sieht sie wie eine unmittelbare Fortsetzung des umliegenden Gewebes und nicht wie eine aus ihm endogen entwickelte aus. Es muß hier bemerkt werden, daß nach den Zeichnungen von Irmisch die erste Adventivwurzel in den Protocormen von Orchis militaris endogen gebildet wird und eine Coleorhiza besitzt. Trotz allem meinem Nachforschen konnte ich weder bei Orchis Morio, noch bei den anderen unten erwähnten Arten das Vorhandensein einer Coleorhiza bei der ersten Wurzel feststellen.

Gleichzeitig mit der Bildung der ersten adventiven Wurzel kommt ein anderes sehr charakteristisches Phänomen vor. Das Meristemalgewebe unter dem Vegetationspunkte beginnt eine rasche Tätigkeit zu entwickeln und wächst horizontal aus. Ein gleiches rasches Auswachsen ist zu derselben Zeit in dem Meristemalgewebe an der Basis des dritten Blattes bemerkbar. Infoldegessen wachsen beide Teile horizontal aus, während sie ein geschlossenes Röhrchen bilden, an dessem Boden sich die junge Knolle mit dem Vegetationspunkte befindet, die von diesem Auswuchs mitgezogen wird. Die junge Knolle vergrößert sich und bildet innerhalb einen Zentralzylinder, der schwach differenziert ist, jedoch einen ausgesprochenen wurzeligen Bau und eine charakteristische einschichtige Endodermis besitzt. Mit dem weiteren Auswachsen zerreißt die Knolle das umliegende Gewebe und kommt in unmittelbare Berührung mit der Erde, wobei sie zahlreiche Wurzelhaare an ihrer Oberfläche entwickelt.

Gleichzeitig mit dieser Entwicklung wachsen das zweite und dritte Blatt der Knospe aus, welche an ihrer ursprünglichen Stelle auf dem Protocorm bleiben. Das erste Blatt bleibt schwach entwickelt, das zweite entwickelt sich bis zu einem gewissen Grad und bleibt schuppenartig, das dritte erreichte eine Länge von 3—4 cm und erhebt sich über dem Boden. Zweifellos ist seine Assimilationstätigkeit die Ursache der Anhäufung der Stärke in der ersten Knolle. Ich fand in der Erde gleichzeitig ganz junge eiförmige Protocorme sowie auch Pflänzchen, welche schon Blätter und Knollen entwickelt hatten. Ganz gleiche Formen habe ich auch 3 Monate später gefunden. Dieser Umstand gibt mir Grund zu glauben, daß die oben beschriebene Entwicklung nicht in einer, sondern wenigstens in zwei Vegetationsperioden stattfindet. Es ist sehr wahrscheinlich, daß während der ersten Vegetationsperiode der Samen zu keimen beginnt und ein eiförmiges Protocorm bildet, ohne daß sich dabei eine Knolle entwickelt. Während der zweiten bilden sich die ersten Knollen und die ersten Blätter. Während der dritten Vegetationsperiode geht wahrscheinlich die weitere Entwicklung vor. Die erste Knolle ist mit ihrer Knospe von dem zugrunde gegangenen Protocorm vollkommen isoliert, der Vegetationspunkt beginnt seine Tätigkeit und bildet ein kurzes Rhizom, das auf seinem oberen Ende oberirdische Blätter trägt. Diese Blätter unterscheiden sich von jenen einer erwachsenen Pflanze nur durch ihre geringe Größe. Dieses Rhizom ist bei Orchis Morio viel schmäler als der Durchmesser der Knolle und ganz ähnlich mit dem unterirdischen Teile einer erwachsenen Pflanze. In der Achsel des dritten Blattes befindet sich eine junge Knospe, an deren Basis

sich die zweite junge Knolle in gleicher Weise wie die erste ausbildet. Ihre Entwicklung und ihr Wandern geschieht auf die oben beschriebene Weise. Sie unterscheidet sich von der ersten Knolle nur dadurch, daß sie größer ist und nicht nur eine, sondern zwei bis vier Stelen enthält, die von einem Vegetationspunkte gebildet sind und alle in ihrer unteren Spitze zusammenschmelzen. Wenn man die relative Größe der blühenden und sterilen Pflanzen und besonders die Zahl der Stelen in den Knollen betrachtet (letzteres wird weiter unten besprochen), muß man annehmen, das sich der Cyclus einer sterilen Entwicklung wenigstens noch einmal wiederholt, so daß eine Pflanze von Orchis Morio nicht früher als im 5. Jahr nach der Keimung des Samens zu voller Entwicklung und Blüte gelangt. In Wirklichkeit aber ist dieser Zeitraum wahrscheinlich bedeutend größer. Nach E. Pfitzer's Meinung vergehen 8—10 Jahre bis eine Ophrydinee, die ihr Protocorm während eines Jahres entwickelt, zu blühen beginnt, was jedenfalls sehr wahrscheinlich klingt.

Entwicklung von Orchis mascula.

Die Keimpflanzen von Orchis mascula wurden von mir zum erstenmal im Juni 1912 auf der „roten Wand" in den bayerischen Alpen auf einer feuchten Alpenwiese und dann im Mai 1914 am Witosaberge oberhalb des Dorfes Bojana in Bulgarien inmitten eines Strauches gefunden. Das von den beiden Standorten gesammelte Material zeigte ein ganz ähnliches Entwicklungsbild dieser Pflanze, das jedoch von dem vorher beschriebenen Falle etwas abweicht.

Im ersten Entwicklungsstadium stellt die Pflanze ein chlorophyllloses Protocorm dar, das bis 2 mm lang und einem solchen von Orchis Morio ganz ähnlich ist. Auf die oben beschriebene Weise wird auch hier die erste Knolle an der Basis des Vegetationspunktes angelegt und wandert, dann mit ihm in den Kanal zusammen, der durch einen Auswuchs der Basis des dritten Blattes und des Meristemalgewebes unter dem Vegetationspunkte gebildet ist. Schon in diesem Entwicklungsstadium macht sich ein interessanter Unterschied geltend. In dem Falle von Orchis Morio entsteht gleichzeitig mit der Entwicklung der ersten Knolle an dem Protocorm auch das erste chlorophyllhaltige Blatt, durch dessen Tätigkeit in der Knolle die Stärke angehäuft wird. Anders ist es bei Orchis mascula; die ersten Blätter der Keimpflanze bleiben unentwickelt, unterirdisch und chlorophyllos, infolgedessen die ganze Pflanze holosaprophytisch bleibt. Interessant ist der Umstand, daß bei diesen Bedingungen die erste Knolle von O. mascula auch so viel Stärke in ihren Zellen enthält, wie es in allen ihren sich später bildenden Knollen

der Fall ist. Da in diesem Falle von einer Assimilation keine Rede sein kann, so erscheint dieser Umstand ziemlich rätselhaft.

Nachdem die erste Knolle überwintert hat, beginnt ihre Knospe eine neue Tätigkeit, indem sie auswächst und ein kurzes Rhizom bildet. Diese Bildung unterscheidet sich jedoch wesentlich von Th. Irmisch's Beschreibung für Orchis militaris und N. Bernard's für Orchis montana und Ophrys apifera. Nachdem sich das Rhizom zu einem dünnen Auswuchs entwickelt hat, schwillt es rasch an und bildet einen kugeligen knollenartigen Körper. Dieser Körper befindet sich oberhalb der Knolle und ist mit ihr mittels eines ganz kurzen und dünnen Sproßteiles verbunden (Taf. II, Fig. 21). An der Basis dieses knollenartigen Rhizoms sind die Spuren der ersten Blätter bemerkbar, sonst aber bleiben auf der übrigen Oberfläche keine weiteren Spuren davon zurück und statt dieser sind dort zahlreiche Wurzelhaare vorhanden. Das Rhizom hat einen Zentralzylinder mit schwach ausgebildeten Elementen, doch ohne die für die Ophrydineenwurzeln und Knollen charakteristische Endodermis. Der peripherische Teil des Rhizoms ist stark mit Rhizoctonia infiziert; die Zellen seines Zentralteiles sind dagegen mit Stärke gefüllt. Das Rhizom endet mit einer kleinen Knospe und entwickelt seitlich eine adventive Wurzel.

Die weitere Entwicklung ist eine Wiederholung desselben Cykels. An der Basis des dritten Blattes des Rhizoms differenziert sich die zweite Knolle der Pflanze und entwickelt sich dann auf die gewöhnliche Weise. Bei ihrer Entwicklung bleiben die Blätter der Knospe noch immer reduziert und chlorophyllos und die ganze Pflanze bleibt holosaprophytisch, d. h. daß alle Stärke, die sich in der ersten Knolle, in dem knollenartigen Rhizom und auch in der zweiten Knolle befindet, ohne Photoassimilation gebildet sein soll.

Im nächsten Jahr wird die Entwicklung auf dieselbe Weise wiederholt, d. h. die sich an der zweiten Knolle befindliche Knospe bildet ein neues knollenartiges Rhizom von demselben Bau wie das erste. In der Achsel des dritten Blattes der an dem Rhizom befindlichen Knospe wird die junge dritte Knolle angelegt. Mit ihrer Entwicklung und Trennung fangen die Blätter der Knospe gleichzeitig an auszuwachsen, das dritte Blatt erhebt sich über dem Boden und in ihm bildet sich jetzt zum erstenmal Chlorophyll. Vergleichen wir die gefundenen Pflanzen miteinander, so können wir annehmen, daß die Bildung eines solchen knollenartigen Rhizoms sich im Laufe der Entwicklung mindesten noch einmal wiederholt; bei dieser wiederholten Entwicklung hat die Pflanze zwei oder mehrere grüne Blätter. Vergleichen wir diese Entwicklung mit

der von Orchis Morio, so können wir berechnen, daß eine blühende Pflanze von Orchis mascula frühestens im sechsten Jahre nach ihrer Keimung auswächst. Das berechnete Minimum ist doch zweifellos kleiner als der wirkliche Zeitraum. Während der Zeit von 2—3 Jahren lebt das Pflänzchen unterirdisch als Holosaprophyt. Über die Zahl der Stelen in den ersten Knollen von Orchis mascula ist das über O. Morio schon erwähnte nur zu wiederholen, d. h. die erste Knolle enthält eine einzige Stele, die zweite hat derer zwei bis vier und die folgenden haben immer mehr solche.

Entwicklung von Orchis ustulata.

Junge Pflanzen von Orchis ustulata wurden von mir zum erstenmal im April 1912 auf einer feuchten Wiese nächst Karlsfeld bei München gefunden und dann noch einmal nach 3 Monaten auf demselben Standorte gesammelt. Sie lagen im Humusboden 5—10 cm tief unter den erwachsenen Pflanzen derselben Art. Im ganzen wurden 80 saprophytische Pflanzen gefunden, was die Möglichkeit bietet, sich ein annäherndes Bild der eigentümlichen Entwicklung dieser Pflanzen zu schaffen.

Die kleinsten unter den gefundenen Protocormen waren 0,7 bis 0,85 mm lang und hatten noch an ihrer unteren, etwas gekrümmten Spitze die Reste der netzartigen Samenschale bewahrt. Sie sind eiförmig, schmutzig weiß und mit sehr langen Wurzelhaaren versehen, deren Länge bis dreimal größer als der Durchmesser der Pflanze selbst ist. An dem Protocorm befindet sich eine kleine schwach entwickelte Knospe. Das Protocorm von Orchis ustulata enthält keinen Zentralzylinder, der in den oben beschriebenen Pflanzen immer vorhanden ist. An dessen Stelle befindet sich eine Gruppe von großen dünnwandigen mit Reservestoffen erfüllten Zellen. Diese Reservestoffe in Form von Stärke sind schon in diesem so frühen Stadium zu finden. In den Zellen einer solchen Keimpflanze ist eine große Zahl von, um die Zellkerne gruppierten Leuciten bemerkbar. In diesen Leuciten, und besonders in jenen, die sich in den großen Zentralzellen befinden, kann man kleine Stärkekörner unterscheiden, die mit Hilfe von Jodtinktur leicht nachzuweisen sind.

Die weitere Entwicklung können wir an einer Reihe etwas größerer Pflanzen, und zwar bei solchen, die eine Länge von 1,5—2 mm erreicht haben, beobachten. Während ihr unterer Teil seine ursprüngliche Protocormform beibehalten hat, kann man am oberen Teil deutlich einen Zuwachs bemerken, der durch eine schwache Einfurchung vom ursprünglichen Protocorm getrennt ist. Dieser obere Teil ist durch die Tätigkeit der an dem Protocorm befindlichen Knospe gebildet und

stellt ein kurzes Rhizom dar; er trägt zahlreiche Wurzelhaare und die Spuren der ersten Blätter. Seine Zellen enthalten Stärke und manche auch Raphidenbüschel. Hier ist schon ein Zentralzylinder vorhanden, dessen Elemente noch nicht scharf differenziert sind; jedenfalls besitzt er keine Endodermis, die für die Wurzeln und Knollen kennzeichnend ist. Dieses Rhizom ist gar nicht von Pilzen infiziert und sieht weißlich aus, während der untere Teil bräunlich, stark verpilzt, ja sogar erschöpft und dem Verfaulen nahe ist. Es ist wahrscheinlich, daß die beiden Teile dieser saprophytischen Pflanze während zweier verschiedener Vegetationsperioden gebildet sind, und daß der obere Teil seine Entwicklung erst dann beginnt, wenn der untere Teil die seinige schon beendigt hat und im Absterben ist. Eine Reihe von Pflanzen derselben Art mit immer zunehmender Größe zeigt, daß die Entwicklung weiter schreitet. Das Rhizom wächst weiter aus, während das ganze Pflänzchen holosaprophytisch bleibt und seine Terminalknospe — klein, chlorophyllos und mit reduzierten Blättern bedeckt ist, welche beim Auswachsen des Rhizoms deutliche Spuren auf ihm hinterlassen. Unterdessen verfault der untere Teil der Pflanze und fällt allmählich ab. Das übrige Rhizom kann seiner Verpilzung und Bräunung nach in einige Abschnitte geteilt werden, die je verpilzter, dunkler und erschöpfter sind, desto mehr sie sich der unteren Spitze nähern. Die vordersten von ihnen sind immer frischer, enthalten Stärke und große Zellkerne mit Nukleolen. Das oberste Internodium bleibt ganz unverpilzt und enthält besonders viel Stärke. Zuweilen sind zwischen solchen Abschnitten schwache Einfurchungen bemerkbar, die wahrscheinlich darauf hindeuten, daß das Wachstum hier unterbrochen und dann wieder fortgesetzt wurde. Von der oben erwähnten Länge: 0,7—0,75 mm bis zu einer für die Orchideenprotocorme riesigen Größe von 2,5—3 cm, kann man alle verschiedenen Übergangsstadien der Entwicklung verfolgen, die scheinbar während mehrerer Vegetationsperioden vor sich geht. In einigen solchen stark entwickelten Rhizomen zählte ich bis 11 Internodien, wobei die untere Spitze schon ganz abgefault und verschwunden war.

Solche unterirdische Pflänzchen bestehen nur aus dem oben beschriebenen Rhizom und entwickeln weder Blätter noch adventive Wurzeln, sondern nur zahlreiche und lange Wurzelhaare. Dagegen zeigen diese Rhizome oft das Streben, sich zu verzweigen. Dies geschieht entweder durch das Entwickeln einer Knospe in der Achsel eines der Blätter, dessen Spuren sich an dem Rhizom befinden, oder mittels Gabelung des Vegetationspunktes (Taf. II, Fig. 16 u. 17). In beiden Fällen entwickeln sich die neugebildeten Knospen weiter auf dieselbe Weise, wie

das ursprüngliche Rhizom. Ob eine solche Verzweigung die Entwicklung zweier neuer Pflanzen verursacht, konnte ich an den gesammelten Materialien nicht feststellen, dies scheint mir jedoch sehr wahrscheinlich.

Nur nachdem das Protocorm eine Länge von 2,5—3 cm erreicht hat, beginnt er seine ersten Organe zu bilden, die der Pflanze zum selbständigen Leben notwendig sind. Diese Entwicklung geschieht beinahe auf die für Orchis Morio oben beschriebene Weise. Es werden fast gleichzeitig die ersten Adventivwurzeln und die ersten Blätter gebildet. Letztere sind fünf bis sechs an der Zahl, von denen sich die obersten über dem Boden erheben und bis 10 cm lang sind. Ungefähr in derselben Zeit wird die erste Knolle endogen angelegt und dann wächst sie aus, indem sie gleichzeitig mit dem Vegetationspunkte zusammen nach außen wandert. In diesem Falle aber ist die erste Knolle, der bedeutenden Größe des Protocorms und seiner ersten Blätter entsprechend, viel größer als es bei den anderen von mir beobachteten Ophrydineen der Fall war. Die von mir gemesenen Knollen waren bis 1,5 cm lang und dementsprechend groß war auch die Zahl der Stelen in ihnen; diese Knollen enthalten bis acht Stelen.

Im weiteren ist die Entwicklung nach der Art von Orchis Morio. Es findet hier keine Bildung knollenartiger Rhizome, wie dies bei Orchis mascula der Fall ist, statt. An der Knolle entwickelt sich aus ihrer Knospe ein kurzer blättertragender Sproß und dann wird in der Achsel eines seiner Grundblätter die zweite Knolle angelegt.

Wie man es nach den gefundenen Übergangsformen beurteilen kann, schreitet hier die Entwicklung einer blühenden Pflanze verhältnismäßig rasch vor. All die beschriebenen Entwicklungsstadien dieser Pflanzen kann man gleichzeitig an ein und derselben Stelle beobachten. Dieser Umstand bekräftigt die von mir oben ausgesprochene Meinung, daß die Entwicklung von Orchis ustulata während einer Reihe von Vegetationsperioden geschieht. Es wäre höchst interessant genau zu verfolgen, welche Zeit diese Ophrydinee für ihre Entwicklung braucht, die an die von Bruchmann bei Lycopodien beobachteten nahe erinnert. Richtige Resultate erhält man nur, wenn man nach derselben Methode verfährt, d. h. wenn man Orchissamen ansät bei den Bedingungen, welche den natürlichen entsprechen und dann das Gedeihen bis zur vollen Entwicklung beobachtet[1]).

1) Ein Alkoholpräpärat von einer nach dem Alter angeordneten Reihe junger Pflanzen von Orchis ustulata, die der ganzen Entwicklungsgeschichte dieser Pflanze entspricht, befindet sich in dem botanischen Institut der Universität München. Alle übrigen von mir gesammelten jungen Pflanzen befinden sich jetzt in dem botanischen Institut der Universität Sofia.

Entwicklung von Orchis pallens.

Die drei oben beschriebenen Fälle von Entwicklung der Ophrydineen stellen drei Entwicklungstypen dar, die wahrscheinlich auch über die anderen Arten gewissermaßen ausgedehnt werden können. Die von Th. Irmisch beschriebene Entwicklung von Orchis militaris, J. Fabre's von Ophrys apifera und N. Bernard's von Orchis montana scheinen alle nach dem Typus von Orchis mascula geschehen zu sein. Wie ich nach diesen Beschreibungen und nach einigen einzelnen von mir beobachteten Pflänzchen beurteilen kann, finden an den Protocormen dieser Pflanzen keine bedeutenden Veränderungen statt, bis zur Bildung der ersten Knolle. Diese bildet ihrerseits, nachdem sie sich von dem Protocorm getrennt hat, ein kurzes Rhizom, welches auch als Reservestoffbehälter dient. Die Entwicklung dieser Pflanzen unterscheidet sich von der von Orchis mascula nur darin, daß das knollenartige Rhizom bei ihr angeblich gleichzeitig grüne Blätter entwickeln soll. Auch die Verbindung dieses Rhizoms mit der Knolle scheint etwas dicker zu sein und nicht so dünn und zart wie bei O. mascula. Für Ophrydineen mit handförmigen Knollen ist es überhaupt charakteristisch, daß ihre ersten Knollen und auch wahrscheinlich einige folgende einfach und ungeteilt sind. Jedenfalls braucht die Entwicklung dieser Pflanzen weitere ausführlichere Untersuchungen.

Einen interessanten Fall von Entwicklung stellt Orchis pallens dar, deren Keimpflanzen ich im Frühling 1914 in einem humusreichen Boden im Walde beim Kloster Tscherepischki und später bei ähnlichen Bedingungen am Lulin-Berge (beides in Bulgarien) gefunden habe. In ihr scheint die Entwicklungsweise von O. ustulata mit der von O. mascula kombiniert zu sein.

Die Entwicklung des Protocormes geschieht hier jedoch wahrscheinlich nicht so langsam, wie es bei O. ustulata zu vermuten ist. Darüber kann man nicht nur von der undeutlich differenzierten Verpilzung des Protocormes und seinem fast gleich frischem Zustande urteilen, sondern auch vom Umstand, daß hier nie mehrere verschiedene Entwicklungsstadien gleichzeitig zu finden sind, nämlich nicht mehr als drei verschiedene Entwicklungsphasen (wenn nur von den jüngsten noch blattlosen Formen die Rede ist). Nach den von mir gefundenen Pflanzen zu urteilen, nimmt das Protocorm schon im zweiten Jahre nach seiner Keimung die Form eines kurzen und dicken Rhizoms an und wird bis 1 cm lang und 0,5 cm dick. Der untere Teil des Rhizoms ist mit zahlreichen Wurzelhaaren versehen, während der obere nackt ist und die

Spuren von drei bis vier Blättern trägt. Ursprünglich enthält das Protocorm, so wie auch bei O. ustulata keinen Zentralzylinder, sondern statt diesem eine Gruppe großer mit Stärke gefüllter Zellen. In dem Rhizom ist ein Zentralzylinder vorhanden, der auch nicht deutlich differenziert ist, jedenfalls keinen wurzeligen Bau hat. Das Rhizom enthält eine große Menge von Stärke, deren Bildung sehr eigentümlich ist und wahrscheinlich in Verbindung mit der Verpilzung dieses Protocorms steht. Im Querschnitt durch seinen mittleren Teil scheint das Protocorm in konzentrische Schichten zerteilt zu sein. Die großen Zellen, welche um den Zentralzylinder einige Schichten bilden, sind mit Stärke gefüllt; ein zweiter mehrschichtiger Ring von mit Stärke gefüllten Zellen befindet sich an der Peripherie des Protocorms und besteht aus kleinen Zellen. Zwischen diesen Ringen liegen vier bis fünf Schichten mittelgroßer Zellen, welche stark verpilzt, jedoch lebendig sind und große Zellkerne enthalten. Außerdem ist die einschichtige Epidermis des Pflänzchens, sowie seine Haare auch verpilzt, so daß das Protocorm im Querschnitte außer dem Zentralzylinder noch vier konzentrische Schichten enthält, von denen zwei Stärke enthalten und zwei verpilzt sind.

Bei einigen Pflanzen geschieht die Bildung der ersten Knolle wie bei O. Morio, so, d. h. daß die Pflanze in derselben Zeit ihre erste chlorophyllhaltigen Blätter bildet. Bei anderen Individuen, die etwas tiefer in dem Boden liegen (10—15 cm), geschieht diese Entwicklung wie bei O. mascula und die Pflanze, indem sie ihre erste Knolle bildet, bleibt blattlos und holosaprophytisch. Die erste Knolle ist eiförmig, bis 4 mm lang und enthält eine bis zehn Stelen. Ihre weitere Entwicklung geschieht auch nach dem Typus von O. mascula, indem aus ihrer Knospe ein kurzes und dickes, fast zylindrisches Rhizom in horizontaler, d. h. zu der Knollenhauptachse senkrechter Richtung auswächst. Eine gleiche Rhizombildung wiederholt sich noch zwei- bis dreimal, währenddem schon die ersten chlorophyllhaltigen Blätter entwickelt werden. Dabei wird das Rhizom bei jedem neuen Geschlecht immer dünner, indem es sich immer mehr und mehr aufrichtet, bis man an der Stengelbasis einer völlig entwickelten Pflanze kein Rhizom meht unterscheiden kann.

Die Ophrydineen, wie auch alle anderen einheimischen Orchideen gehören zu den Sympodial-Acranthen (nach E. Pfitzer's Terminologie), bei welchen E. Pfitzer das Basal- und Endstück unterscheidet. Was eine erwachsene Ophrydineenpflanze betrifft, so soll sich das Basalstück von dem Scheitel der alten Knolle bis zu der Stelle erstrecken,

wo sich die junge Knolle bildet. Dieser Teil unterscheidet sich wirklich von dem übrigen Stengel dadurch, daß er eine Art Rhizom darstellt, das einige (drei bis fünf) schuppenartige Blätter trägt. Das Endstück trägt grüne Blätter und endigt in einer erwachsenen Pflanze mit dem Blütenstand; in den ersten Jahren ist es dagegen steril. Was den ausgestreckten Teil betrifft, der die junge Knolle samt ihrer Knospe auf sich trägt, so kann man ihn nicht für ein Rhizom halten. Obwohl er dem Bau seiner Gefäßbündel nach und der Anwesenheit von Spaltöffnungen wegen mit einem Sproß verglichen werden kann, ist dieser Teil kein Produkt der Tätigkeit des Vegetationspunktes und trägt deshalb keine Blattspuren weder bei seiner Basis noch auf seiner Oberfläche, selbst dann nicht, wenn dieser Teil ziemlich stark entwickelt ist (z. B. bei Herminium monorchis u. a.). Dieses Organ stellt eine Streckung des Meristemalgewebes dar, das in der Achsel eines Blattes der Mutterpflanze an der Basis der jungen Knospe und zwar an der ihres ersten Blattes liegt. Die inneren Elemente dieses Teiles sind dorsiventral angeordnet und das dickwandige mehrschichtige Perycikel, das die Ophrydineensproße, nicht aber ihre Blätter enthalten, ist hier nicht vorhanden. Nach diesen Merkmalen muß dieses Organ als ein stark herausgestreckter Grundteil des ersten Blattes der jungen Knospe und nicht als ein Teil des Sprosses der alten Pflanze betrachtet werden. Die vegetativen Organe einer Ophrydinee können leicht mit solchen eines Vertreters einer anderen nahestehenden Orchideengruppe, z. B. einer Epipactis u. dgl. verglichen werden. Stellen wir uns nur vor, daß jedes neue Basalstück von der alten Pflanze durch das eigentümliche Heraustreten der Basis seines ersten Blattes getrennt wird, daß sich das Rhizom selbst nur verhältnismäßig schwach entwickelt und die erste adventive Wurzel eine Knolle bildet. Die ganze unterirdische Entwicklung eines holosaprophytischen Protocormes, einschließlich des Wanderns einer Terminalknospe, stellt die Bildung seines ersten Basalstückes dar. Diese Entwicklung wird durch die Bildung des ersten sterilen Sprosses vollendet (die eventuell knollig sein kann), von welchem die zweite Knolle schon nicht durch das Wandern der Terminalknospe, sondern durch die Entwicklung einer Seitenknospe in der Achsel eines Grundblattes gebildet wird. Diese Entwicklung des ersten Basalstückes scheint bei O. Morio verhältnismäßig kurz zu sein, sie dauert bei O. mascula während einiger Vegetationsperioden, und bei O. ustulata wahrscheinlich eine Reihe von Jahren.

Die Zahl der Stelen in den Knollen.

J. Fabre und dann N. Bernard zeigten, daß die ersten Knollen der von ihnen untersuchten Ophrydineen nur Einen Zentralzyliner enthalten. Dies gilt auch für die meisten Arten, die ich untersucht habe, obwohl nicht für alle. Nämlich enthält die erste Knolle von Orchis ustulata bis acht und die von O. pallens bis 12 Stelen. In allen diesen Fällen ist die Zahl der Stelen in der zweiten Knolle immer höher als in der ersten und in der dritten Knolle ist sie noch höher. Die Untersuchung einer großen Zahl von erwachsenen (blühenden) Individuen verschiedener Arten zeigt, daß die Zahl der Stelen in der jungen Knolle in mehreren Fällen höher ist als in der alten. Weniger oft ist diese Beziehung ungekehrt. Die folgende Tabelle zeigt diese Beziehungen für 100 erwachsene Individuen von Orchis Morio.

Beziehung	Alte Knolle	Junge Knolle	Beziehung	Alte Knolle	Junge Knolle	Beziehung	Alte Knolle	Junge Knolle	Beziehung	Alte Knolle	Junge Knolle
+	12	16	+	24	31	0	29	29	0	36	36
+	12	27	+	25	27	—	29	25	—	36	31
0	15	15	+	25	28	+	30	34	—	36	25
+	16	26	+	25	31	+	30	33	—	37	25
+	17	23	—	25	23	+	31	34	+	38	41
+	17	24	—	25	23	+	31	37	—	38	27
+	17	24	+	26	28	+	31	35	—	39	34
+	19	28	+	26	30	0	31	31	—	39	26
+	20	23	+	26	32	—	31	30	—	40	28
+	20	24	+	26	39	—	31	29	+	42	45
+	20	36	—	26	24	+	32	34	—	42	30
+	20	37	+	27	30	+	32	34	—	43	38
+	21	28	+	27	30	+	32	36	—	43	37
+	21	29	+	27	30	+	32	38	+	44	52
+	22	30	+	27	31	+	32	39	0	44	44
+	22	37	+	27	31	+	33	34	—	44	28
+	23	24	+	27	33	—	33	30	—	44	40
+	23	32	—	27	24	+	34	36	—	44	41
+	23	37	+	28	30	+	34	38	0	46	46
+	23	24	+	28	30	0	34	34	—	47	25
0	23	23	0	28	28	—	34	30	—	47	39
—	23	18	—	28	26	—	34	27	—	51	41
+	24	27	+	29	34	+	35	36	—	52	40
+	24	30	+	29	38	—	35	32	—	53	46
+	24	30	+	29	44	+	36	40	—	54	32

Wir haben mit + die Fälle bezeichnet, wo die Zahl der Stelen in der jungen Knolle höher als in der alten ist, mit — die umgekehrten Beziehungen und mit 0 die Fälle, wo die Zahl der Stelen in den beiden Knollen gleich ist. In den 100 untersuchten Pflanzen haben wir + 59 mal, — 32 mal und 0— 9 mal. Außerdem stehen die — hauptsächlich

am Ende der Tabelle, wo die Zahlen der Stelen höher sind. Ebenso verhalten sich diese Zahlen in den Knollen anderer untersuchter Ophrydineen, nur sind die mit — bezeichneten Fälle bei einigen von ihnen (z. B. bei O. palustris) noch weniger. Überhaupt scheint die Zahl der Stelen von der Größe der Knolle unabhängig zu sein. Umgekehrt haben große und stark entwickelte Individuen sehr oft weniger Stelen in ihren Knollen, als kleinere und schwächere Individuen derselben Art. Man kann vermuten, daß die Zahl der Stelen in den Knollen während des ganzen Lebens der Pflanzen allmählich und unregelmäßig zunimmt, bis sie ein gewisses Maximum erreicht, und dann wieder etwas abnimmt. Die Gesamtzahl der Stelen in einer Knolle ist nie sehr hoch und die größte von mir in einer Knolle von Orchis pallens beobachtete Zahl war nicht größer als 100.

Durch neuere Untersuchungen über das Leben der Orchideen ist eine tiefe Beziehung zwischen ihrem Bau und der Anwesenheit von Pilzfäden in ihren unterirdischen Teilen konstatiert worden. Diese Abhängigkeit hat eine so große Bedeutung, daß es jetzt unmöglich ist, sich den Bau und die Entwicklung der Orchideen ohne Rücksicht auf dieses Zusammenleben zu erklären. Zuerst hat Reißeck im Jahre 1846 (33) die Anwesenheit von Mycelium in den Zellen der Orchideen beobachtet und sogar versucht, reine Kulturen von diesen Pilzen zu erhalten. Seither wurde die Mycorhiza der Orchideen vielmals beobachtet und studiert und endlich hat Frank in seinen Arbeiten (1885—1894) festgestellt, daß das Dasein von Pilzen in verschiedenen höheren Pflanzen und auch in den Orchideen einen Fall von Symbiose darstellt. Auch von großer Bedeutung waren die Arbeiten von N. Bernard und H. Burgeff, die feststellten, daß selbst die Vermehrung dieser Pflanzen durch Samen nur bei Anwesenheit und unter der Wirkung von Pilzen möglich ist. Die Frage über die Beziehungen zwischen der Gastpflanze und dem Endophyt wurden dann viel besprochen, so in den interessanten Arbeiten von Stahl, Galland, Laurent, Bönicke, Cortesi und Beau. Jedoch bleibt diese Frage bis heute noch streitig.

N. Bernard betrachtet die Beziehungen zwischen den zwei Komponenten als einen Fall von Parasitismus des Pilzes auf der Orchidee oder als eine Infektionskrankheit, an welche sich jedoch die Orchidee anpaßt und eine Art von Immunität erwirbt, wobei sie vermittelst ihrer Verdauungszellen oder Phagocyten die Ausbreitung der Pilze auf die Grenzen beschränkt, in den sie der Wirtpflanze nützlich sind. So hat der Pilz, nach Bernard, seine Bedeutung als Parasit nicht verloren,

nur ist sein Parasitismus beschränkt und die Wirtpflanze zieht aus ihm einen gewissen Nutzen.

Nach H. Burgeff stellen diese Beziehungen einen Fall von echter Symbiose dar, wobei sich die beiden Komponenten einander unterstützen und einander gleich nötig sind. Die gegenwärtigen Beziehungen haben sich vielleicht von dem ehmaligen Parasitismus entwickelt, doch da die Anwesenheit der Pilze von Anfang an der Orchidee nützlich war, so entwickelte die letztere ihrerseits günstige Anpassungen und so verbanden sich die beiden Organismen unzertrennbar miteinander.

Gallaud, der die Mycorhizen aller übrigen Pflanzen als Parasiten betrachtet, macht für die der Orchideen eine Ausnahme. Leider bespricht er diese Frage nicht eingehender.

Ganz anders ist die Meinung Cortesi's, der die Beziehungen zwischen dem Pilz und der Orchidee als einen Fall von Helotismus auffast, in welchem der Pilz eine untergeordnete Rolle spielt. Die Orchidee unterstützt und ernährt den Endophyt, soweit seine Anwesenheit ihr nützlich ist ihn endlich aber vernichtet, sobald die Zeit der Blüten und Vermehrung kommt.

Mit Rücksicht auf die oben beschriebenen Beobachtungen über die Entwicklung von Orchis ustulata, O. pallens und O. mascula scheint mir Cortesi's Meinung sehr viel für sich zu haben. Aus dem Umstand, daß die von Pilzen infizierten Zellen mancher höheren Pflanzen keine Stärke enthalten, schließt Gallaud, daß die Pilze sich von dieser Stärke ernähren und so ihre Wirtpflanzen ausnützen. In Wirklichkeit fehlt die Stärke auch in den verpilzten Zellen der Protocorme von Orchideen. Doch, da diese Pflänzchen holosaprophytisch und der Assimilation vollkommen unfähig sind, so kann in diesem Falle vom Parasitismus keine Rede sein. Umgekehrt können, wie es scheint, die Protocorme als Holosaprophyten ohne Pilze nicht existieren. Und diese Beziehungen können (wenigstens bei gewissen Arten) jahrelang dauern. Namentlich in ihren frühesten Entwicklungsstadien passen sich die Orchideen an diese beständige Unterstützung seitens der Pilze an. Wie gesagt, kommen die Ophrydineen verhältnismäßig langsam zur vollen Entwicklung und zum Blühen. Infolgedessen erscheinen diejenigen von ihnen, welche nur kurze Zeit als Holosaprophyten leben, auf dem Boden als sehr schwache und kleine Pflänzchen. Solche Pflänzchen sind für den Kampf ums Dasein nur sehr schwach ausgerüstet. So erscheint die erste grüne Pflanze von Orchis Morio über dem Boden in Form eines ganz kleinen Blattes, das 1—1½ cm lang und 1—1½ mm breit ist. Umgekehrt erscheinen die Ophrydineen, die ein langes holosaprophytisches Leben

führen, viel stärker und größer entwickelt über dem Boden. Die erste oberirdische Pflanze von Orchis ustulata hat z. B. zwei bis drei vollkommen entwickelte Blätter, die 10—15 cm lang und bis 0,75 cm breit sind. Ihrer Größe und Lebensfähigkeit nach unterscheidet sich eine solche Pflanze nur sehr wenig von einer vollkommen entwickelten. Von diesem Gesichtspunkte aus erscheint als primärer Entwicklungstypus der Ophrydineen der von Orchis Morio, mit einem verhältnismäßig kurzen holosaprophytischen Leben und rascher Bildung der ersten Blätter.

Umgekehrt stellen O. mascula und O. ustulata, welche sich längere Zeit unterirdisch entwickeln, einen sekundären Typus dar und diese Entwicklungstypen sind wahrscheinlich das Ergebnis einer Anpassung dieser Pflanzen an das Zusammenleben mit Pilzen. Bei Orchis ustulata scheinen einige Entwicklungsstadien, welche O. Morio eigentümlich sind, ausgefallen zu sein, so daß die erste Knolle von O. ustulata der Größe und der Zahl ihrer Stelen nach nicht der ersten, sondern einer späteren Knolle von O. Morio entspricht. Ihrerseits stellt auch O. Morio eigentlich keinen primären Entwicklungstypus dar, da auch ihre Entwicklung durch die Symbiose stark beeinflußt worden ist. Der eigentliche primäre Entwicklungstypus der Ophrydineen scheint sich im Laufe ihrer Evolution verwischt zu haben und gegenwärtig sollte man ihn vielleicht in gewissen verwandten Gruppen suchen.

Wie N. Bernard annimmt, verursacht die Symbiose mit Pilzen die Bildung knollenartiger Organe bei den Ophrydineen. Diese Organe stellen entweder metamorphosierte Sprosse dar, wie z. B. die Verlängerung des Protocorms bei O. ustulata und die knollenartigen Rhizome der jungen Pflanzen von O. mascula u. dgl. oder metamorphosierte Wurzeln, wie z. B. die gewöhnlichen Knollen der Ophrydineen. Jede Knolle stellt nur eine metamorphosierte Adventivwurzel dar und ist zweifellos ein ganz eigentümlicher Fall der Polystelie. Die Knollenbildung ist aber nicht direkt durch Pilze verursacht. In der jungen Knolle sind sie gar nicht vorhanden und (wie es Gallaud (20) zeigt), verursacht ihr Vorhandensein in den Wurzeln keine morphologische Veränderungen. Diese Erscheinung ist vielleicht durch die Wirkung der Rhizoctonia auf den ganzen Organismus der Wirtpflanze zu erklären. Wir können uns diesen Vorgang vorstellen, wenn wir die Untersuchungen Stahl's über die Mycorhiza mit denen Chandler's, Tansley's und Lugham's über die Polystelie bei den Farnen vergleichen. Der Zentralzylinder teilt sich (nach Chandler, Tansley und Luiham), da er einen starken Zufluß von Wasser erhält, ist aber (nach Van Tieghem und Douliot

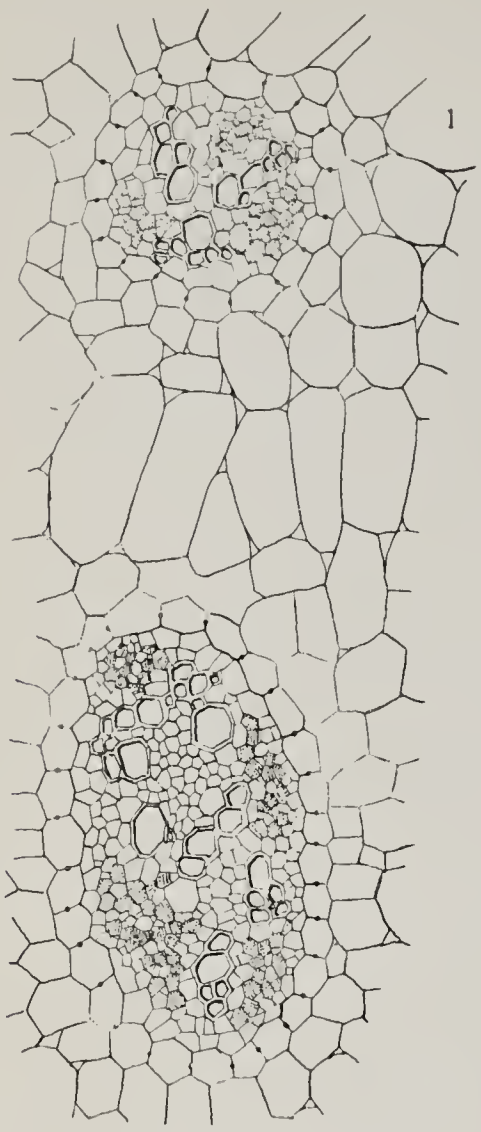
(43)) unfähig, seinen Durchmesser zu vergrößern. Nach Stahl kommt ein solcher starker Zufluß von Wasser bei den Orchideen infolge der Wirkung ihrer Mycorhiza wirklich vor. Die Orchideen selbst absorbieren und transpirieren nur wenig Wasser, doch haben die symbiontischen Pilze eine große osmotische Kraft und dank dieser erhalten die Orchideen einen starken Zufluß von Wasser und darin gelösten Salzen.

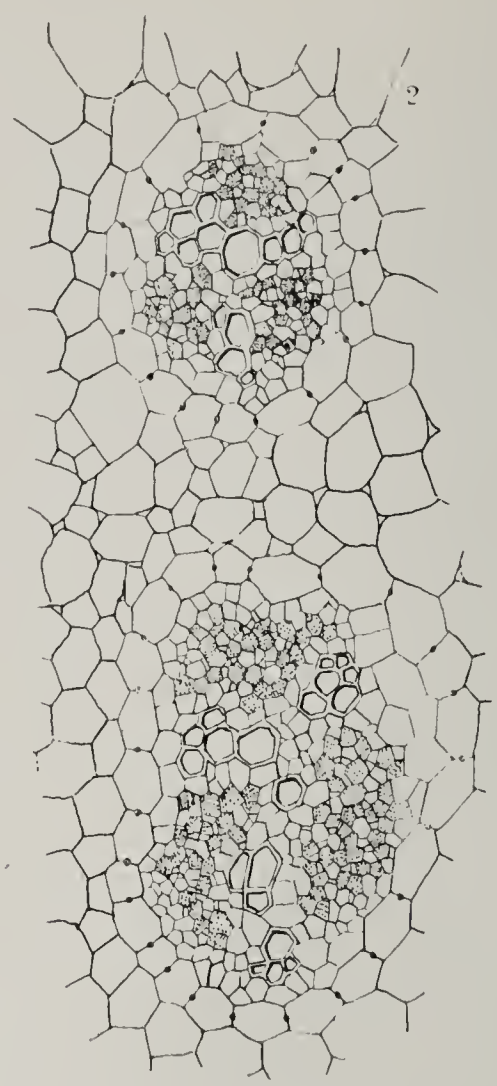
Wenn wir nun zu den Knollen der Ophrydineen zurückkehren und annehmen, daß sie polystelische Organe darstellen, welche durch eine allmähliche innerliche Komplizierung einzelner Wurzeln gebildet worden sind, so müssen wir die Knollen von Platanthera bifolia als primären Typus betrachten. Diese Knollen bewahren oft in ihrem Grundteil die Reste eines gemeinsamen Zentralzylinders und auch ihre äußere Form hat die wurzelähnliche Gestalt noch nicht ganz verloren. Dann folgen die kugeligen Knollen von O. Morio, laxiflora u. dgl., welche wie die Reste des gemeinsamen Zentralzylinders so auch die wurzelförmige Fortsetzung verloren haben. Die letztere kann aber unter gewissen Bedingungen wieder erscheinen (wie der oben erwähnte Versuch mit Ophrys sp. gezeigt hat). Handförmige Knollen stellen eine andere selbständige Umgestaltung dar, die durch die Teilung des Vegetationspunktes bedingt ist. Unter gewissen Bedingungen können sie auch ihre ursprüngliche Form wieder erhalten. Die bis zum Grund geteilten Knollen von Gymnadenia albida sind nur ein besonderer Fall der handförmigen Knollen, bei welchen die Teilung etwas tiefer geht.

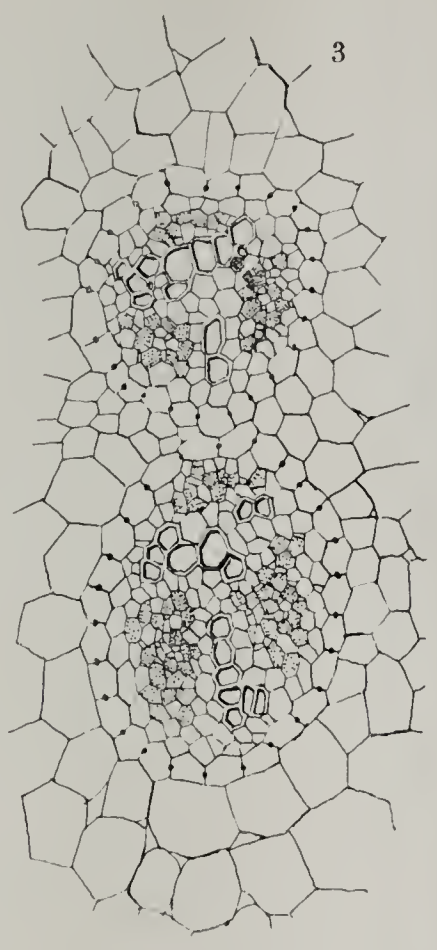
Literatur.

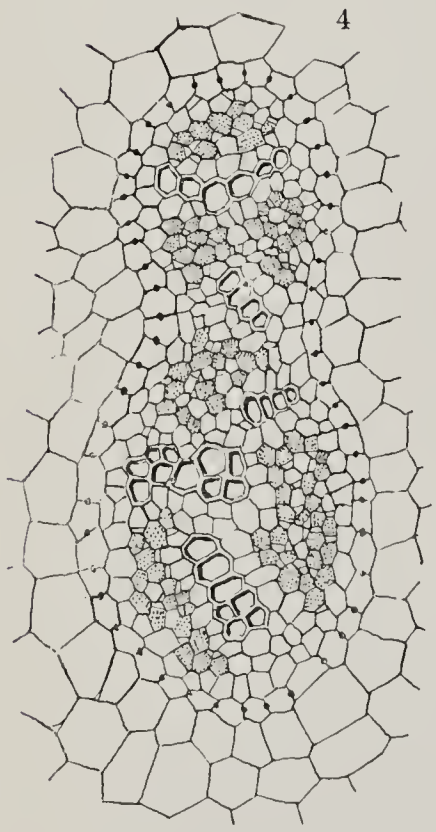
1) Beau, C., Sur les rapports entre la tuberisation et l'infestation des racines etc. C. R. Ac. Sc. Paris, 29 sept. 1913, Tome CLVII, pag. 512—515.
2) Beer, J., Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Wien 1863.
3) Bernard, N., Sur quelques germinations difficiles. Rev. gen. de Botan. 1900, Tome XII.
4) Ders., Conditions physiques de la tuberisation chez les vegetaux. C. R. Acad. de Sc. Paris 1902, Tome CXXXV.
5) Ders., Etudes sur la tuberisation. Rev. gen. de bot. 1902, Tome XIX, pag. 5—25, 58—71, 95—119, 170—183, 219—234, 269—279.
6) Ders., Recherches experimentales sur les Orchidées. Rev. gen. de bot. 1904, Tome XVI.
7) Ders., La culture des Orchidées dans ses rapports avec la symbiose. Conference faite à l'occasion du centenaire de la Société Royale d'agriculture et de botanique de Gand, publié pars les soins de cette Société. Gand 1908.
8) Ders., Remarques sur l'immunité chez les plantes. Bull. institut Pasteur, Tome VII, Paris 1909.
9) Ders, L'evolution dans la symbiose. Ann. sc. nat., IX. Serie, 9, Paris 1909.

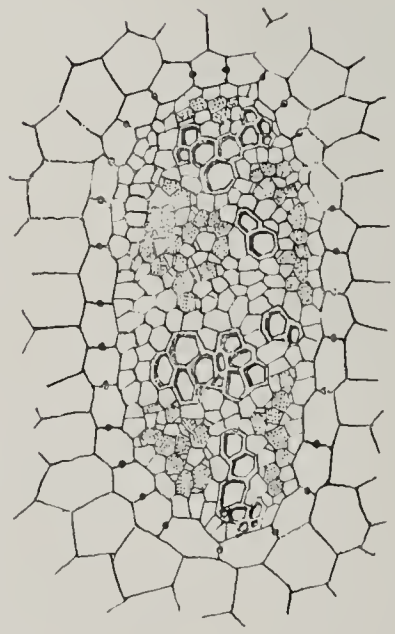
10) Ders., Sur la fonction fungicide des bulbes d'Ophrydées. Ann. sc. nat., IX Serie, 14, Paris 1911.
11) Bönicke, L. A., Sur les mycorhizes endophytes des Orchidees, Pirolacees et Ophoglossaceaes. Trav. Soc. Nat. Univ. Imp. Charkow, Tome XLIII, pag. 1—32.
12) Bonnier, G. et L. de Sablon, L., Cours de botanique, Phanerogames. Paris 1905, pag. 704 et 1209.
13) Burgeff, H., Die Wurzelpilze der Orchideen, ihre Kultur und ihr Leben in der Pflanze. Jena 1909.
14) Ders., Die Anzucht tropischer Orchideen aus Samen. Jena 1911.
15) Chandler, J. E., On the Arrangement of the Vascular Strands in the „Seedlings" of Certain Leptosporangiate Ferns. Annals of Botany, Vol. XIX, pag. 365—410. London 1905.
16) Capeder, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Orchideen. Flora 1898, Bd. LXXXV.
17) Cortesi, F., Sulle micorrize endofiche con particolare riguardo a quelle delle Orchidee. Nota preliminara. Att. Soc. ital. Progr. Sc., Vol. V, pag. 860—864. Roma 1912.
18) Fabre, J. H., Recherches sur les tubercules de l'Himanthoglossum hircinum. Ann. Sc. nat. 1855, Tome III.
19) Ders., De la germinations des Ophrydées et de la nature de leurs tubercules. Ann. Sc. nat., IX. Serie, 5, 1856.
20) Gallaud, J., Etudes sur les mycorhizes endotrophes. Revue gen. de botan. 1905, Tome XVII.
21) Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl., Bd. XXII (1902).
22) Ders., Organographie der Pflanzen I. 1. Aufl., 1913.
23) Holm, F., Root structure of North American Orchideae. Amer. Journ. of Sc., Vol. XVIII, pag. 197—212.
24) Irmisch, Th., Zur Morphologie der monokotylen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850.
25) Ders., Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig 1853.
26) Laurent, Les facteurs de la structure chez les vegetaux. Rev. gen. de botan. 1907, Tome XIX.
27) Pfitzer, E., Entwurf einer natürlichen Anordnung der Orchideen. Heidelberg 1887.
28) Ders,, „Orchidaceae", Kapitel in „den natürlichen Pflanzenfamilien", T. II, 6. Abt., pag. 56. Ausg. von Engler u. Prantl. Leipzig .1899.
29) Ders., „Orchidaceae-Pleonandrae" in „Pflanzenreich" von Engler. Leipzig 1903.
30) Ders., On the phylogeny of Orchis. Report of the third international conference on Genetics. Edited by the Royal horticultural Society. London 1906.
31) Prillieux, E. et Rivière, A., Observation sur la germination et le developpement d'une Orchidée (Angraecum maculatum). Ann. Sc. nat. 1856.
32) Prillieux, E., Observation sur la germination de Miltonia spectabilis et de divers autres Orchidees. Ann. Sc. nat. 1860, Tome XIII.
33) Ders., Bulbes des Ophrydées. Ann. Sc. nat., V. Serie, 4, Paris 1865.
34) Ders., Mode de vegetation des Orchidées. Ann. Sc. nat., V. Serie, 7, Paris 1867.
35) Reißek, Die Endophyten der Pflanzenzelle. Wien 1846.
36) Leclerc du Sablon, Reserves hydrocarbonnees des bulbes et de tubercules. Rev. gen. de bot., Tome X, pag. 353, 385, 447.

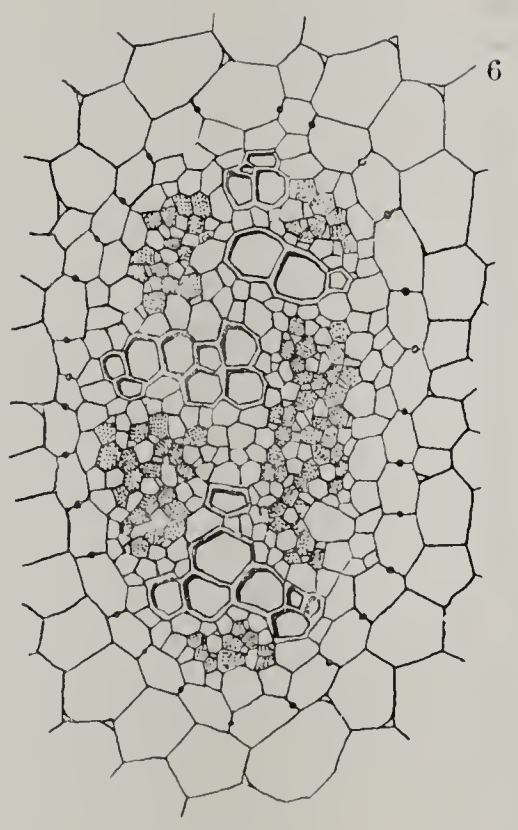




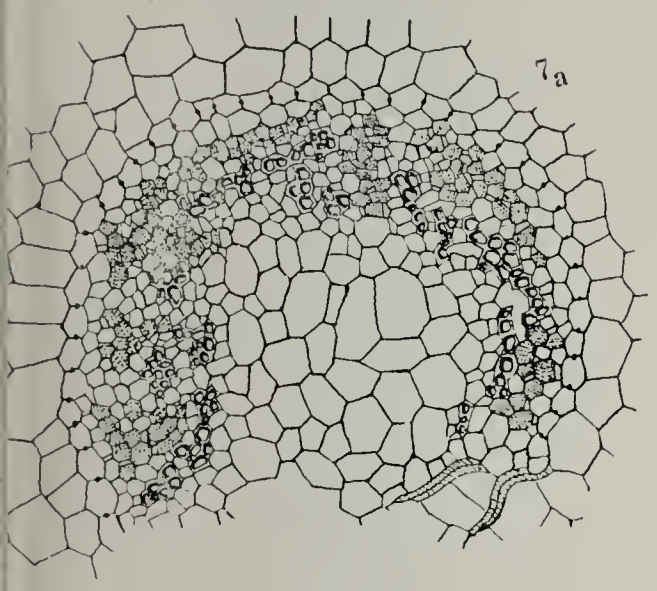


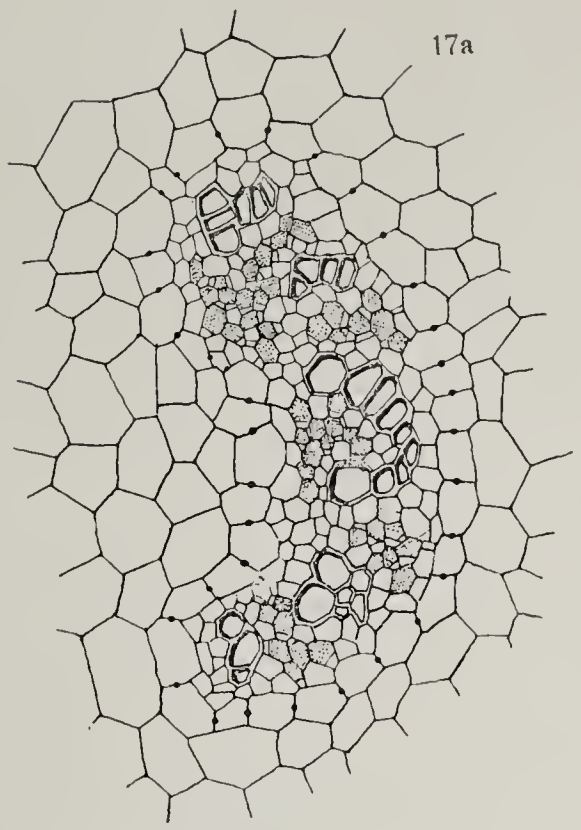


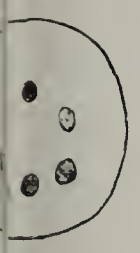


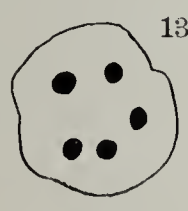


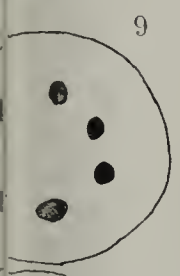
Stojanow.

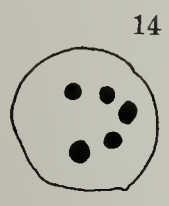


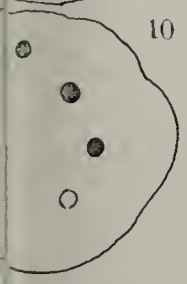


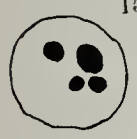


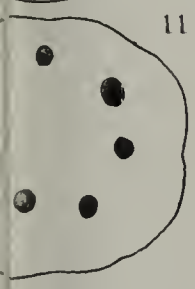


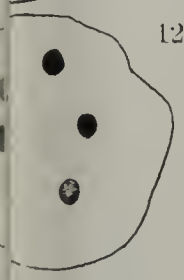


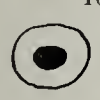


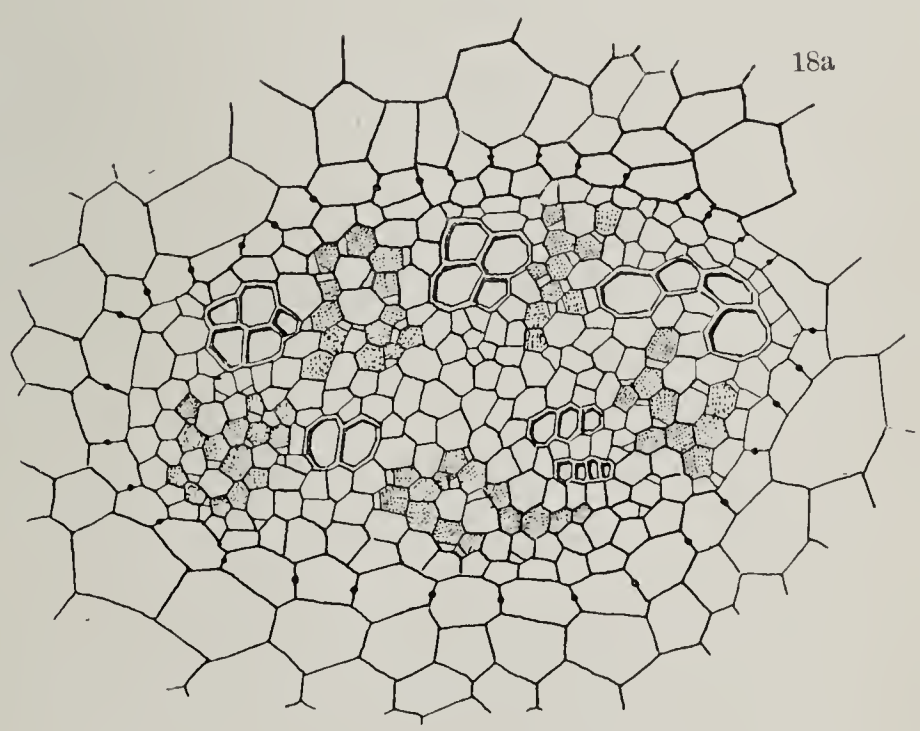




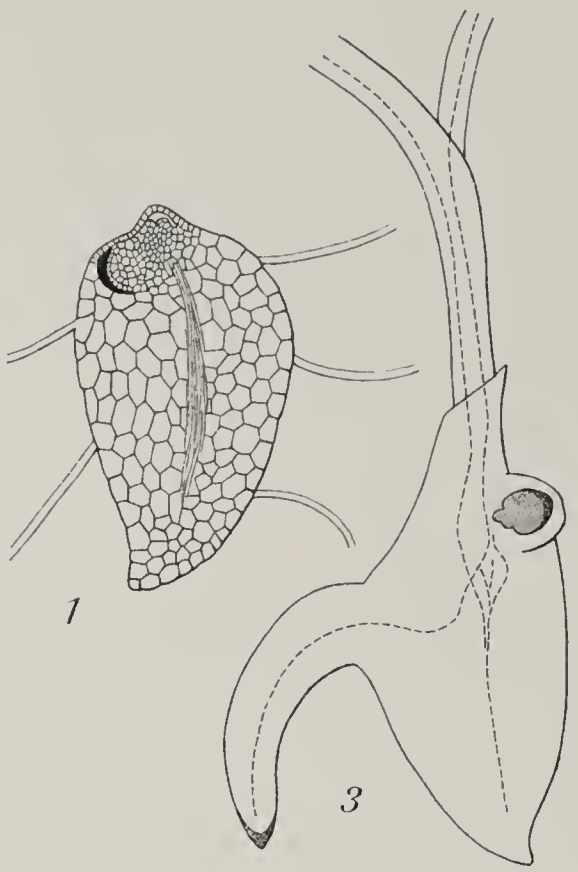




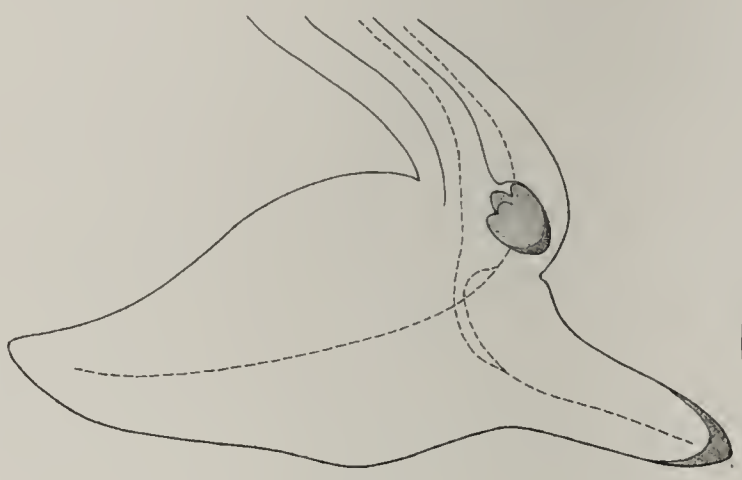




ischer in Jena.

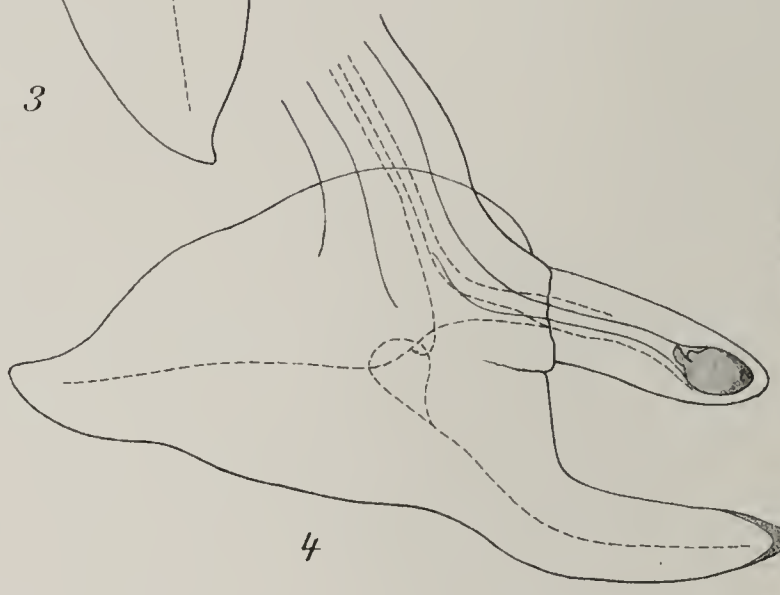


1

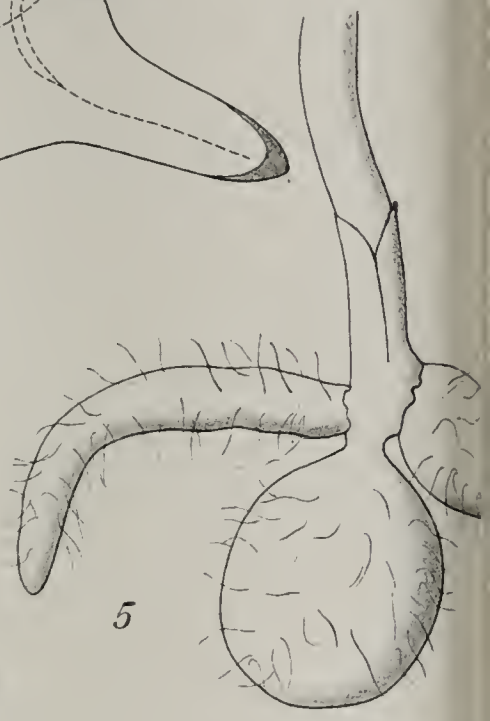


2

3

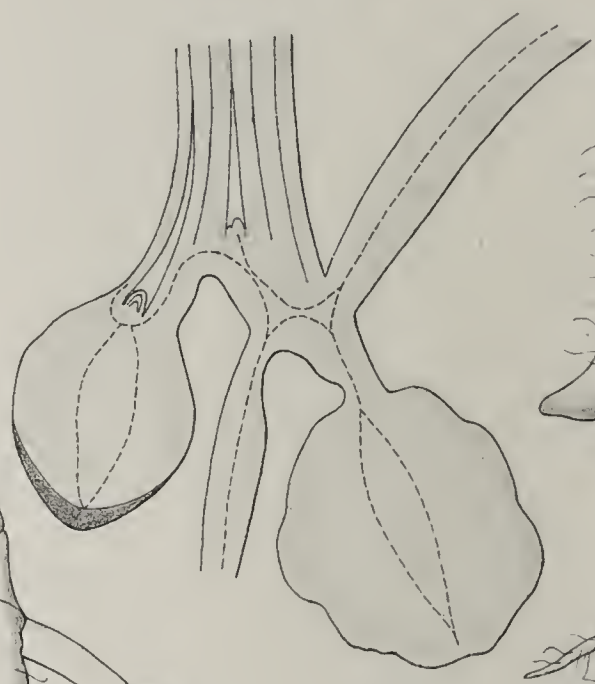


4

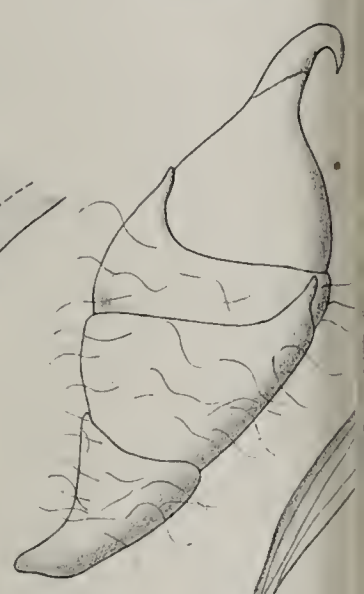


5

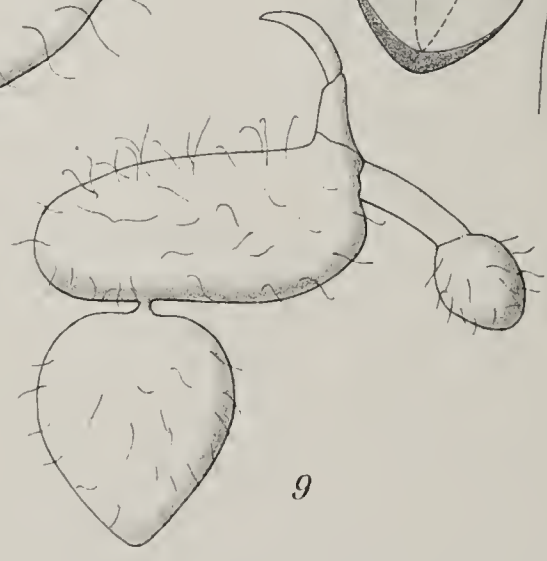
6



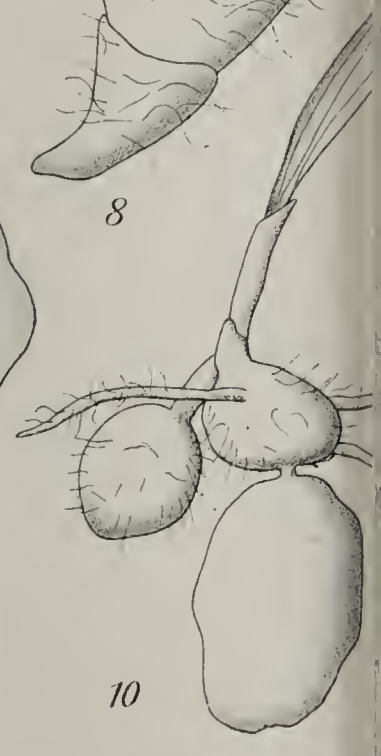
7



8



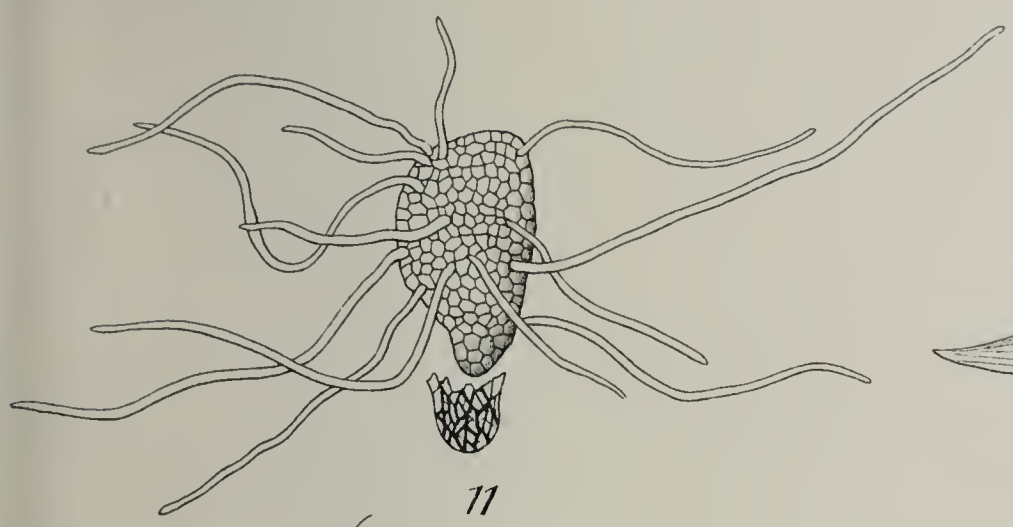
9



10

Stojanow gez.

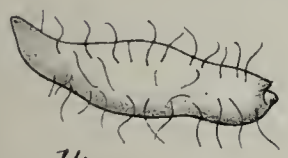
Verlag



11

12

13

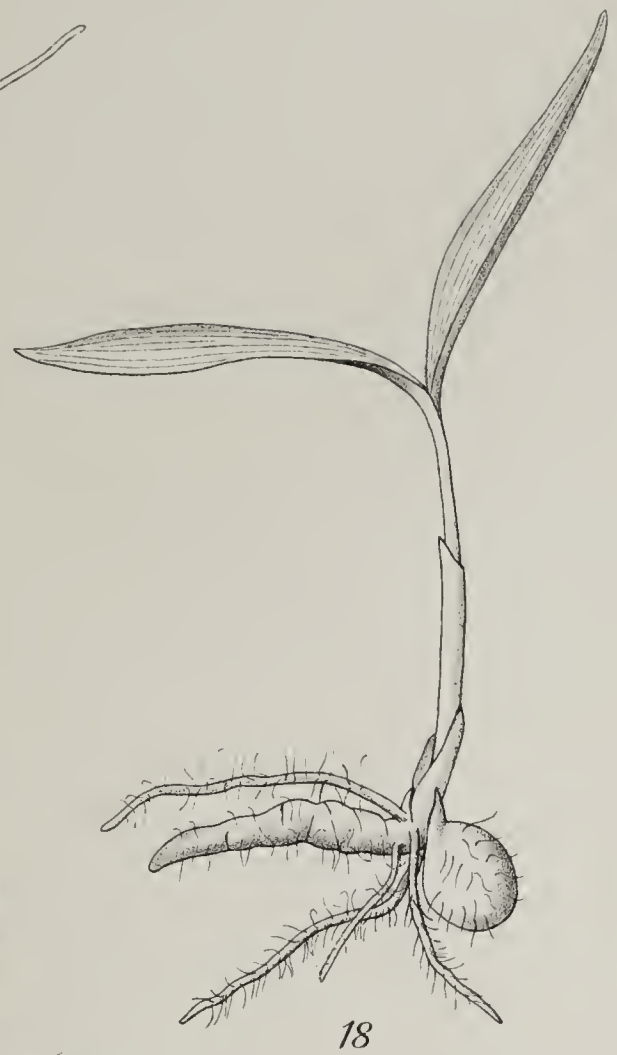


14

15

16

17



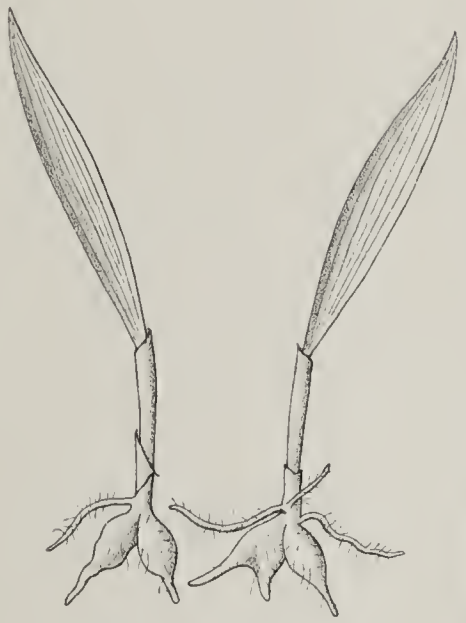
18

19

20

21

22



23 24

E. Hatte Lith Inst. Berlin.

cher in Jena

37) Salusbery, R. A., On the germination of the seeds Orchideae. Transactions of the Linn. Society, Vol. VI, London 1804.
38) Schacht, V. H., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse. VII. Über die Fortpflanzung der deutschen Orchideen. Monatsber. der Berliner Akad. der Wissensch. 1854, pag. 115—147.
39) Ders., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wurzel. Ibidem, pag. 156.
40) Stahl, E., Der Sinn der Mycorhizenbildung. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik 1900, Bd. XXXIV.
41) Tansley and Lulham, A Study of Vascular System of the Matonia pectinata. Annals of Botany, Vol. XIX, London 1905.
42) Treub, Notes sur l'embryogenie de quelques Orchidees. Amsterdam 1879.
43) Van Tieghem et Douliot, Sur la polystelie. Ann. des sc. nat., VI. Serie, T. III, 1886, pag. 275—322.
44) Ders., Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. Sc. nat., VII. Serie, T. 8, 1888.
45) Ders., Recherches sur la symetrie de structure des plantes vasculaires. Ann. Sc. nat., V. Serie, Tome XIII, 1871, pag. 146—147.
46) White, J., On polystelie in roots of Orchidaceae. University of Toronto studies. Biological series 1907.

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Fig. 1—6. Das Zusammenkommen zweier Stelen in einer Knolle von Gymnadenia albida.

Fig. 7—18. Querschnitte durch eine Knolle von Platanthera bifolia. 7a, 17a und 18a Teile der Fig. 7, 17 und 18, vergrößert.

Tafel II.

Fig. 1—7. Verschiedene Entwicklungsstadien von Orchis Morio. In 2—4 wurden die Objekte mittels Kalilauge durchsichtig gemacht.

Fig. 8—10. Verschiedene Entwicklungsstadien von Orchis pallens.

Fig. 11—18. Verschiedene Entwicklungsstadien von Orchis ustulata.

Fig. 19—22. Verschiedene Entwicklungsstadien von Orchis mascula.

Fig. 22 und 24. Zwei junge Pflanzen von Gymnadenia conopsea.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: 109

Autor(en)/Author(s): Stojanow Nikolai

Artikel/Article: Über die vegetative Fortpflanzung der Ophrydineen 1-39