

22. A. Rimbach: Ueber die Lebensweise des *Arum maculatum*.

Mit Tafel V.

Eingegangen am 23. März 1897.

Arum maculatum L. zeigt in seiner Lebensweise einige Eigenthümlichkeiten, welche eingehendere Beachtung noch nicht gefunden haben, und welche deshalb, zumal sie bei anderen Araceen in ähnlicher Weise vorkommen, im Folgenden beschrieben werden sollen.

Arum reift seine Samen bei uns bekanntlich im August und September. Dieselben keimen gewöhnlich erst im nächsten Frühjahr. Bei der Keimung schiebt der sich verlängernde Cotyledo den Vegetationspunkt des Keimsprosses $1\frac{1}{2}$ bis 2 cm abwärts in die Erde (Fig. 1). Während dieses Vorganges entwickelt sich die etwa $1\frac{1}{2}$ cm lang werdende Keimwurzel, und die Achse des Keimsprosses schwillt zu einem etwa 5 mm dicken, annähernd kugeligen Knöllchen an. Darauf sterben Cotyledo und Keimwurzel ab, und das Knöllchen, welches oben eine Knospe trägt, bleibt 1 bis 2 Monate ziemlich unverändert liegen (Fig. 2). Im Herbste desselben Jahres brechen rings aus dem Knospengrunde einige (3—6) Wurzeln hervor. Von diesen sind eine oder zwei stärker als die übrigen und verkürzen sich etwas im Laufe der Entwicklung. In Folge davon wird die Knospe ein wenig nach derjenigen Seite, aus welcher diese Wurzeln entspringen, herabgezogen. In diesem Zustande überwintert die Pflanze. Im folgenden Frühjahr treibt die Knospe das erste Laubblatt über die Erde (Fig. 3) und verwandelt sich dann in eine neue Knolle, während die alte entleert wird und zusammenschrumpft. Im Hochsommer sterben Blatt und Wurzeln ab, und im Herbste treibt die Knospe einen Kranz neuer Wurzeln. Unter diesen zeigt sich jetzt eine erheblichere Verschiedenheit. Einige sind verhältnissmässig dick, wachsen senkrecht abwärts und zeigen beträchtliche Contraction; sie befinden sich auf derjenigen Seite der Knolle, welche auch im Vorjahre die entsprechenden Wurzeln trug. Die übrigen sind dünn, nicht contractil und strahlen seitlich oder nach oben aus. Die contractilen Wurzeln ziehen die Knolle so bedeutend abwärts, dass deren Vorderende tiefer zu liegen kommt als das Hinterende. Im nächsten Frühjahr treibt die Pflanze von Neuem ein Blatt, und so wiederholt sich die Neubildung von Knolle, Blättern und Wurzeln mit jedem Jahre. Die Knolle bleibt dabei schief abwärts, häufig senkrecht nach unten gerichtet, und ihr Vegetationspunkt rückt, in Folge des Zuges

der Wurzeln, sowie in Folge des eigenen Längenzuwachses, jährlich um eine gewisse Strecke in die Tiefe (siehe Fig. 4).

Die Contraction beschränkt sich bei sämtlichen Wurzeln auf den basalen Theil und beträgt bei den stärker contractilen bis zu 50 pCt. Um die Vertheilung der Verkürzung an solchen Wurzeln festzustellen, wurden Strecken von 5 mm Länge unmittelbar nach Beendigung ihres Längenwachsthums von der Ursprungsstelle der Wurzel ab fortschreitend markirt. Von den zahlreichen Messungen, welche sehr ähnliche Resultate ergaben, sei nur ein Beispiel angeführt. An diesem zeigten die Marken nach Abschluss des Verkürzungsvorganges von der Basis nach der Spitze zu folgende Abstände in Millimetern:

$2\frac{3}{4}$, $2\frac{1}{2}$, $2\frac{3}{4}$, 3, 3, $3\frac{1}{2}$, $3\frac{1}{2}$, 4, 4, 4, $4\frac{1}{2}$, $4\frac{1}{2}$, 5, 5, 5 . . .

An dieser Wurzel war also eine Gesamt-Verkürzung von 18 mm eingetreten.

Weil einerseits die Erde der Fortbewegung der Knolle hinderlich ist, andererseits der Spitzenthail der Wurzeln fest im Boden haftet, so entsteht in solchen sich verkürzenden Wurzeln eine Spannung. Dieselbe giebt sich darin zu erkennen, dass, wenn man die in natürlichen Verhältnissen entwickelte Wurzel durchschneidet, die beiden Schnittflächen sogleich um etwa 2 mm auseinander weichen.

Dem beschriebenen Abwärtswandern der Pflanze wird aber durch den Umstand ein Ziel gesetzt, dass die Wurzeln in grösserer Tiefe weniger contractionsfähig werden und die Knolle immer weniger und schliesslich gar nicht mehr aus ihrer Lage bringen. Das letztere tritt bei der wildwachsenden Pflanze ein, wenn deren Vegetationspunkt ungefähr 10 cm unter die Erdoberfläche gelangt ist. In dieser Tiefe wächst die Knolle horizontal weiter und verändert ihre Lage in verticaler Richtung nicht mehr wesentlich (Fig. 5). Bis die Pflanze in diese Tiefe kommt, pflegt sie auch bei normaler Entwicklung ihre endgültige Grösse erreicht zu haben. An einer Wurzel von der Unterseite eines solchen Exemplars besaßen ursprüngliche 5 mm-Strecken, welche während der Entwicklung in der oben angegebenen Weise markirt worden waren, nach beendigter Verkürzung folgende Längen in Millimetern:

4, 4, $4\frac{1}{2}$, $4\frac{1}{2}$, $4\frac{1}{2}$, $4\frac{1}{2}$, $4\frac{1}{2}$, $4\frac{1}{2}$, $4\frac{3}{4}$, $4\frac{3}{4}$, $4\frac{3}{4}$, $4\frac{3}{4}$, 5, 5, 5

Die Gesamtverkürzung dieser Wurzel betrug also 6 mm.

Eine Abwärtsbewegung der Knolle durch den Zug dieser Wurzeln war an den betreffenden Pflanzen nicht wahrzunehmen.

Wenn jedoch solche tief sitzende, erwachsene Pflanzen in oberflächliche Lage versetzt werden — in der Natur kommt dieses auch häufig vor, an Abhängen durch Erdrutsch, Wegschwemmung der Erde durch Regen und dergleichen — so bilden dieselben nach einiger Zeit wieder stärker contractile Wurzeln, durch deren Zugwirkung sie eine

abwärts führende Richtung erhalten, und dringen, gleich den oben besprochenen jungen Exemplaren, wieder in den Boden ein (Fig. 7). An der Wurzel eines solchen Exemplares kann die Verkürzung bis zu 30 mm betragen. Ich beobachtete eine durch die Wurzeln allein herbeigeführte Abwärtsbewegung der Knolle um 15 mm in einer Vegetationsperiode.

Wie bereits erwähnt, verhalten sich nicht alle Wurzeln eines *Arum*-Exemplars in Bezug auf die Verkürzungsfähigkeit gleich. Die auf der Unterseite entstehenden sind am stärksten contractil, die von der Oberseite wenig bis gar nicht. Bei erwachsenen Exemplaren haben erstere 2 mm, letztere nur 1 mm Durchmesser. Eine erwachsene Pflanze bildet 30 bis 40 Wurzeln, von denen etwa die Hälfte stärker contractil ist. Alle Wurzeln bleiben unverzweigt. Wurzelhaare werden in feuchter Erde nicht erzeugt, entstehen jedoch in trockener Erde oder in feuchter Luft (in Hohlräumen des Bodens).

Den contractilen Wurzeln kommt also beim Eindringen der *Arum*-Pflanzen in die Erde eine grosse Bedeutung zu, vielleicht sogar eine ausschlaggebende. Es ist mir nämlich noch zweifelhaft, ob die Knolle von selbst eine abwärts führende Wachstumsrichtung einzuschlagen im Stande ist, oder ob sie nur einfach in der ihr gegebenen Richtung weiter wächst¹⁾.

Die Verkürzung beginnt an starken Wurzeln 20 bis 25 mm hinter der Spitze. Das active Gewebe ist hier, wie bei allen ähnlich gebauten Monocotylenwurzeln, das Rindenparenchym, während der centrale Gefässbündelstrang und der äusserste Theil der Rinde sich passiv verhalten. Die activen Rindenzellen verkleinern ihren Längendurchmesser gegebenen Falles bis auf die Hälfte, vergrössern aber ihren Querdurchmesser in radialer und tangentialer Richtung. Dabei bewegen sie sich vom Centrum weg nach aussen, behalten aber den ursprünglich ungefähr kreisförmigen Querschnittsumfang nicht bei, sondern dehnen sich in radialer Richtung mehr aus als in tangentialer, weil sie mit dem Gefässbündelstrange, der seinen Querdurchmesser nicht bedeutend vergrössert, in Verbindung bleiben. Eine diesem Vorgange entsprechende Dickenzunahme der Wurzel findet aber nicht statt. Es tritt vielmehr die auch bei anderen Monocotylen häufige Erscheinung auf, dass die jeweilig äussersten, d. h. an die passive, äussere Rindenschicht angrenzenden activen Rindenzellen in centripetal fortschreitender Folge collabiren und von den nachrückenden, inneren, noch straffen Zellen

1) Es hat den Anschein, als ob die erwachsene Knolle in normaler Tieflage transversal geotropisch sei, in geringerer Tiefe positiv, in grösserer negativ geotropisch werde; doch lassen meine diesbezüglichen Beobachtungen noch keine Behauptung zu.

tangential zusammengedrückt werden. Nach und nach häufen sich immer mehr solcher zusammengepresster Zellschichten zwischen der activen inneren und der passiven äusseren Rinde an (S auf Fig. 11 und 12). Von den etwa 20 activen Rindenzellen, welche ursprünglich im Radius der Wurzel liegen, bleibt nur der vierte Theil in turgescentem Zustande übrig (Fig. 11, 12, 14, 15).

Als Folgen der Contraction treten auch an den passiven Wurzelbestandtheilen Veränderungen ein. Alle Elemente des Centralstranges werden verkürzt; Verbiegungen erleidet der letztere nicht. Die Ringe der äussersten beim Beginne der Verkürzung angelegten Gefässe rücken nach Massgabe der Verkürzung näher an einander. An den radialen Längswänden der Endodermis, welche anfangs geradlinig verlaufen, stellt sich eine allmählich sich steigernde Wellung des der Stelle des bekannten dunklen Punktes entsprechenden Längsstreifens ein (Fig. 16), und zwar kommen in den um 50 pCt. verkürzten Strecken etwa 400 Wellen auf das Millimeter.

Der passive Theil der Rinde, bestehend aus der persistirenden Epidermis, der Exodermis (Hypodermis) und einer an diese letztere angrenzenden Lage unverkorkten Parenchyms, legt sich, sobald die Verkürzung 20 pCt. erreicht, in Falten, indem er sich stellenweise von der Schicht der zusammengedrückten Zellen abhebt (Fig. 9, 11, 12). Ehe dies geschieht, hat sich auch in den radialen Längswänden der Exodermis eine Wellung gebildet, die jener in der Endodermis ähnlich, aber schwächer und unregelmässiger ist¹⁾.

In den nichtcontractilen Wurzeltheilen treten natürlich diese Erscheinungen nicht auf. Das Vorhandensein und die Stärke der Oberflächenfaltung, wie der Endodermiswellung können daher als Erkennungszeichen für die Stärke der stattgehabten Contraction dienen.

Die Jahresperiode des *Arum maculatum* gestaltet sich folgendermassen: Eine Zeit relativer Ruhe fällt etwa in den August (Fig. 6 und 8). Im September kommen die Wurzeln aus der Basis der Knospe. Sie wachsen ziemlich schnell (bei gewöhnlicher Temperatur bis 10 mm in 24 Stunden) und beginnen sofort sich zu verkürzen. Ihre Contraction und die dadurch herbeigeführte Abwärtsbewegung der Pflanze geht nur während des Herbstes (September bis November) vor sich. Die Knospe vergrössert sich während dessen, bleibt aber noch unter der Erde. Durch die nun eintretende Winterkälte wird die weitere Entwicklung äusserlich gehemmt. Im folgenden Frühjahr functioniren die Wurzeln nur noch als Ernährungs-, nicht mehr als

1) Vergl. hierüber meine Mittheilung: „Ueber die Ursache der Zelloberflächenwellung in der Exodermis der Wurzeln.“ Diese Berichte 1893, Heft 8, S. 467.

Bewegungsorgane. Die Assimilationszeit der Blätter dauert von April bis Juli; die Blüthezeit fällt in den Mai und Juni, die Fruchtzeit in den August und September. Nach dem Welken der Blätter, im Juli, sterben auch die Wurzeln ab. Die Ausbildung der neuen Knolle und das damit verbundene Vorrücken des Vegetationspunktes beginnt bereits im Herbst, geschieht aber der Hauptsache nach während der Ernährungstätigkeit der Blätter.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—8. Verschiedene Zustände der Pflanze. $\frac{1}{2}$ natürl. Gr. Die gestrichelte Horizontallinie bedeutet die Oberfläche der Erde.

- Fig. 1. Während der Keimung.
- „ 2. Das ruhende Knöllchen nach der Keimung.
- „ 3. Exemplar im zweiten Jahre mit dem ersten Blatte.
- „ 4. Junges, absteigendes Exemplar.
- „ 5. Erwachsenes Exemplar in normaler Tieflage. Im Mai.
- „ 6. Dasselbe während der Fruchtzeit. Im August.
- „ 7. Erwachsenes Exemplar in oberflächlicher Lage, absteigend. Im April.
- „ 8. Dasselbe während der Ruhe. Im August.

Fig. 9—10. Wurzeln erwachsener Exemplare von der Unterseite der Knolle. Natürl. Gr. Die Marken geben die Verkürzung der ursprünglichen 5 mm-Strecken an.

- Fig. 9. Von einem oberflächlich sitzenden Exemplar.
- „ 10. Von einem in normaler Tiefe befindlichen Exemplar.
- „ 11. Querschnitt des Basaltheiles einer stark verkürzten Wurzel von der Unterseite einer erwachsenen hochsitzenden Pflanze. Vergr. 10. *S* Schicht der collabirten Zellen. *P* Passive äussere Rinde.
- „ 12. Längsschnitt derselben Wurzel. Vergr. 10.
- „ 13. Querschnitt des Basaltheiles einer nicht contractilen Wurzel von der Oberseite einer erwachsenen Pflanze. Vergr. 10.

Fig. 14—15. Theile von Querschnitten durch den Basaltheil stark contractiler Wurzeln eines erwachsenen Exemplars. Vergr. 60. Endodermis (*E*) und angrenzende active Rindenzellen.

- Fig. 14. Beim Beginn der Contraction.
- „ 15. Nach Beendigung der Contraction.
- „ 16. Endodermis aus dem um 50 pCt. verkürzten Basaltheile der Wurzel eines älteren Exemplars. Vergr. 200. Tangentialschnitt.