

**Ein Beitrag zur Biologie von *Voyria tenella* Hook.  
und *Voyria truncata* (Standley) Standley & Steyermark  
(Gentianaceae)**

**A contribution to the biology of *Voyria tenella* Hook.  
and *Voyria truncata* (Standley) Standley & Steyermark  
(Gentianaceae)**

VON STEPHAN IMHOF, HANS CHRISTIAN WEBER UND  
LUIS DIEGO GOMEZ\*

Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg  
\*Estacion Biológica, Las Cruces, O.T.S, San Vito, Costa Rica

(Mit 3 Abbildungen)

Eingereicht am 17. Juni 1994

**Keywords:** *Voyria*, Gentianaceae, subterranean organs, morphology,  
ecology

**Abstract**

The chlorophyll lacking Gentianaceae *Voyria tenella* Hook. and *Voyria truncata* (Standley) Standley & Steyermark have been observed within their natural habitat, and new results concerning ontogeny and ecology were revealed.

*V. tenella* is annual. The earliest stage of development found, is a structure of only 2mm in length and apparently constitutes root material. Proceeding from this stage, a morning star type of root-system is developed. Subsequently, 3 to 4 stems are brought out successively. Within a week, the primarily nodding buds come to flower; anthesis lasts only for some days. After 2 months approximately, the life cycle of an individual is accomplished.

In contrast, the roots of *V. truncata* are relatively strong, numerous and grow more or less horizontally down to 20 cm under the soil surface. Lateral roots up to the 3rd order could be ascertained. Stems are exclusively root-borne and can be branched subterraneously already. Rhizomes do not occur.

Both species are probably ant-dispersed. The developmental abbreviations of the subterranean organs are discussed in respect to phylogenetic tendencies.

### Zusammenfassung

Die chlorophyllosen Gentianaceen *Voyria tenella* Hook. und *Voyria truncata* (Standley) Standley & Steyermark konnten an ihren natürlichen Standorten in Costa Rica untersucht, und damit neue Kenntnisse zur Entwicklung und Ökologie aufgezeigt werden.

*Voyria tenella* ist einjährig. Aus einem nach der Keimung hervorgegangenen, 2 mm langen, unterirdischen Stadium, das man lediglich als Wurzel beschreiben kann, entwickelt sich rasch ein kleines, morgensternähnliches Wurzelsystem. Aus diesem gehen 3 - 4 die Erdoberfläche durchbrechende Sproßachsen hervor. Nur für wenige Tage entfalten sich die nickenden Knospen zur Blüte, nach insgesamt nur rund 2 Monaten ist die Entwicklung vom Keimling bis zur Fruchtreife abgeschlossen.

Bei *Voyria truncata* dagegen wachsen vergleichsweise zahlreiche, kräftigere Wurzeln plagiotrop bis etwa 20 cm tief unter der Erdoberfläche. Es konnten Seitenwurzeln bis zur 3. Ordnung gefunden werden. Die bereits unterirdisch verzweigten, blütentragenden Sproßachsen sind ausschließlich durch Wurzelsprossung hervorgegangen, Rhizome werden nicht gebildet.

Beide Arten können wir als wenigstens fakultativ myrmekochor bezeichnen. Die dargestellten Abbreviationen in der Entwicklung der unterirdischen Organe bei Gentianaceen werden mit der phylogenetischen Progression zu chlorophyllosen, obligaten Mycorrhizapflanzen diskutiert.

### Einleitung

In der Gattung *Voyria* werden 19 Arten zusammengefaßt (MAAS & RUYTERS 1986). Es sind ausnahmslos chlorophyllfreie Mycorrhizapflanzen. Bis auf *V. primuloides* Baker, welche in tropischen Wäldern Afrikas vorkommt, sind alle Arten im tropischen und subtropischen Amerika heimisch. Ausführlichere anatomisch-morphologische Arbeiten über einige *Voyria*-Arten stammen von JOHOW (1885, 1889), PERBOT (1898), SVEDELIUS (1902), SOLEREDER (1908), OEHLER (1927), VIGODSKY-DE PHILIPPIS (1938), RAYNAL (1967), NILSSON & SKVARLA (1969), WEBER (1984) und KNOBEL & WEBER (1988). Taxonomisch beschäftigten sich damit JACQUIN (1763), AUBLET, (1775), PERSOON (1805), HOOKER (1829), SCHLECHTENDAHL & CHAMISSO (1831), SPLITGERBER (1840), GRIESEBACH (1845), MIQUEL (1849), PROGEL (1865), BENTHAM & HOOKER (1876), GILG (1897), STANDLEY (1919), SANDWICH (1928, 1931, 1963), STEYERMARK (1941), STANDLEY & STEYERMARK (1944), JONKER (1936a, 1936b), ROBYNS (1968), WILLIAMS (1968) und MAAS (1981). Die neueste Revision der Gattung wurde von MAAS & RUYTERS 1986 veröffentlicht. In diesen Arbeiten sind die oberirdischen Sproßachsen und Blütenverhältnisse ausführlich dargestellt, Informationen zur Ökologie, Lebens- und Entwicklungsweise oder Wurzelmorphologie sind jedoch noch äußerst lückenhaft. Im

Rahmen eines umfangreichen Projektes über Interaktionen bei den Gentianales<sup>1</sup> wollen wir mit den hier vorgestellten Ergebnissen von unseren Untersuchungen an *Voyria tenella* und *Voyria truncata* einen Beitrag zur Biologie dieser weit abgeleiteten Pflanzen liefern.

#### Material und Methoden

Die Freilanduntersuchungen wurden, anlässlich der Materialbeschaffung für die Diplomarbeit des Erstautors, im August und September 1993 in Costa Rica durchgeführt. Das Untersuchungsgebiet liegt in der Nähe von Santa Marta de Buenos Aires, in der Provinz Puntarenas, im Dreieck zwischen den Flüssen Rio Cañas und Rio Volcan und der ‚Panamericana‘. Einzelne Pflanzen der beiden Arten wurden markiert und zwei Wochen lang täglich, anschließend etwa alle zwei bis drei Tage aufgesucht und ihre Entwicklung notiert. Gesammeltes Material wurde herbarisiert oder für spätere anatomische Untersuchungen in FPA fixiert. Für geplante Keimversuche trockneten wir Kapseln von *Voyria truncata* auf Silicagel.

#### Ergebnisse

Das jüngste Keimstadium von *Voyria tenella*, welches am natürlichen Standort gefunden werden konnte, ist ein etwa 2 mm langes, fleischiges Gebilde, welches offensichtlich nur aus Wurzeln besteht, wenigstens sind Schuppenblätter oder Anlagen von Sproßknospen weder morphologisch noch anatomisch identifizierbar (Abb. 1a). Im Laufe der weiteren Entwicklung kommt es verstärkt zu weiteren Wurzelbildungen, was zu einem morgensternartigen Aussehen führt (Abb. 1b). Bis zu diesem Stadium sind die Pflanzen im Substrat verborgen. Erst dann entwickelt sich eine, die Oberfläche des Erdreiches durchbrechende Sproßachse, an welcher sofort eine nickende Blütenknospe erkennbar ist (Abb. 1c, d). Nach etwa einer Woche hat sich die Sproßachse zu ihrer endgültigen Länge von 5 - 15 cm gestreckt. Dann erst entwickelt sich die noch nickende Knospe zu einer entfalteten, aufrecht stehenden, violett über hellblau bis fast weißen Blüte. Innerhalb der folgenden Woche ist diese bereits verblüht. Nach weiteren vier bis fünf Tagen reißt der mittlere Teil der septoiden Kapsel von unten beginnend an zwei gegenüberliegenden Nähten auf. Die vertrocknete, noch anhaftende Kronröhre zerreißt dadurch ebenfalls. Die Plazenten mit den anhaftenden, fadenförmigen Samen werden dabei nach außen gewendet.

Aus einem morgensternähnlichen Stadium können in der Regel 3 - 4 Sproßachsen austreiben, zumeist geschieht dies in wöchentlichen Abstän-

<sup>1</sup> Wir bedanken uns vielmals bei Dr. GEORG STEINWORTH, Costa Rica, für seine Gastfreundschaft während der Felduntersuchungen, sowie bei der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die finanzielle Unterstützung unseres Projektes C6 im SFB 305.

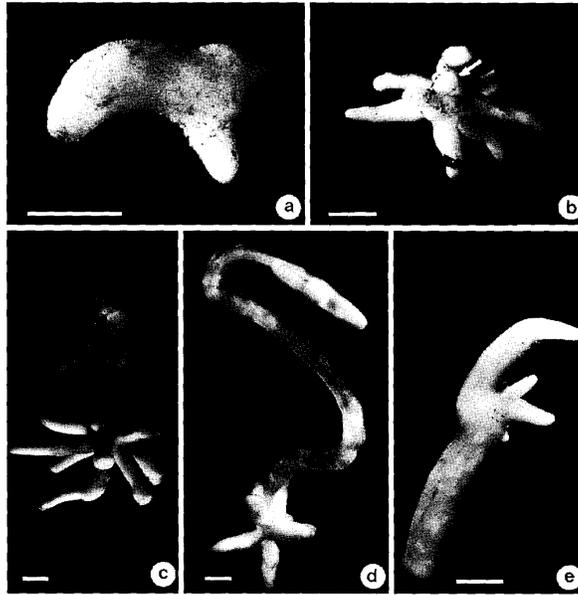


Abb. 1: Entwicklungsstadien von *Voyria tenella*: a) junges Wurzelknäuel, b) morgensternartiges Wurzelsystem mit erster Sproßknospe (Pfeil), c, d) ältere Stadien mit Sproßachse und nickender Knospe, e) sekundäre Entstehung eines morgensternartigen Wurzelsystems an einer älteren Wurzel. Maßstäbe = 1 mm.

den. Deshalb findet man am Standort häufig drei dicht beieinanderstehende Sproßachsen, von denen ein Sproß verblüht ist, einer gerade blüht und ein anderer noch eine nickende Knospe trägt. Während der gesamten Beobachtungszeit im August und September konnten blühende Exemplare gefunden werden.

Blütenbesucher sind vor allem Dipteren (*Brachycera*) mit 0,7 cm langem Rüssel. Verblühte Sproßachsen knicken nach einiger Zeit um. Nach etwa zwei Monaten ist der Lebenszyklus eines Exemplars beendet. Es ist zwar möglich, daß sich an einer Wurzel ein weiteres, nun sekundäres morgen-

sternartiges Stadium entwickelt (Abb. 1e), und sogar daraus einige weitere Blütenprosse hervorgehen können, Überdauerungsstadien im engeren Sinne sind aber nicht zu erkennen. Somit muß *V. tenella* als annuell bezeichnet werden.

Am Standort konnte häufig beobachtet werden, daß neben Blütenteilen oder Partien der Sproßachsen auch Kapseln von einem auf den anderen Tag fehlten! Da Ameisen stets gegenwärtig sind, legten wir Sproßabschnitte und Kapseln an eine Blattschneiderameisenstraße, die dann prompt von den Ameisen bewegt und zum Teil in den Bau eingetragen wurden. Besonders kleine, schwarze Ameisen umlagerten die geplatzen Kapseln, um sie dann auch zu verbreiten; zweifellos ein Hinweis auf eine Möglichkeit der Ausbreitung von Samen, zumal *Voyria tenella* in der Regel in lockeren Trupps wächst, isoliert stehende Pflanzen dagegen selten sind. Die Pflanzen wurzeln in und auf kaum zersetzter Laubstreu oder in vermoderndem Holz, selten sehr oberflächlich in von Ameisen gelockertem Mineralboden. Bevorzugte Standorte sind ältere Ameisenbauten und vermodernde Baumstämme. Die Wurzeln stehen stets in vergleichsweise engem Kontakt mit den Wurzeln ihrer Begleitpflanzen (Abb. 2a). Mit der Lupe konnten wir am Standort erkennen, daß des öfteren Pilzhyphen Verbindungen zwischen Wurzeln von *V. tenella* und solchen Begleitpflanzenwurzeln bilden.

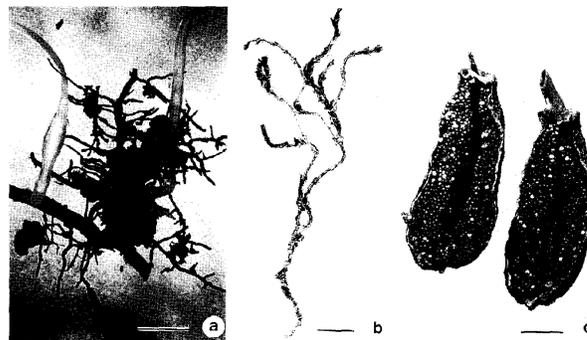


Abb. 2: a) Wurzelsystem von *Voyria tenella* in engem Kontakt mit den Wurzeln der Begleitpflanzen. b) *Voyria truncata*, Herbarbeleg. Nur die dunkler gefärbten oberen Sproßachsenabschnitte durchbrechen die Erdoberfläche. c) *Voyria truncata*, auf Silicagel getrocknete Kapsel. Maßstäbe = 0,5 cm (a), 2 cm (b) und 2 mm (c).

Pflanzen von *Voyria truncata* kommen im Untersuchungsgebiet deutlich seltener vor als die von *V. tenella*, so daß wir trotz intensiver Suche nur einen Standort untersuchen konnten. Die Sproßachsen erheben sich etwa bis 10 cm über den Erdboden und verfärben sich dort purpurn. Sie verzweigen sich mehrmals, und jede Verzweigung endet mit einer Blüte (Abb. 3b). Unter der Erdoberfläche setzen sich die hier völlig bleichen, knorrig gestalteten Sproßachsen bis in 20 cm Tiefe fort. Auch unterirdisch kommen Verzweigungen vor (Abb. 2b). Aus einem einzigen Wurzelsproß kann deshalb ein ‚Horst‘ aus Sproßachsen entstehen. Zumeist entstehen Wurzelsprosse zu zweit an der ‚Achsel‘ einer Wurzelverzweigung, also im Bereich einer abgehenden Seitenwurzel (Abb. 3c, e). Die gelblich-braunen, ungleichmäßig plagiotrop wachsenden Wurzeln messen 0,5 - 2 mm im Durchmesser, sie sind fleischig, leicht zerbrechlich und wurzelhaarlos (Abb. 3d). Wir konnten Verzweigungen bis zur dritten Ordnung feststellen.

Aufgrund der Zerbrechlichkeit von Sproß und Wurzel ist es am Standort so gut wie nicht möglich, genaue Ausmaße des gesamten Wurzelsy-

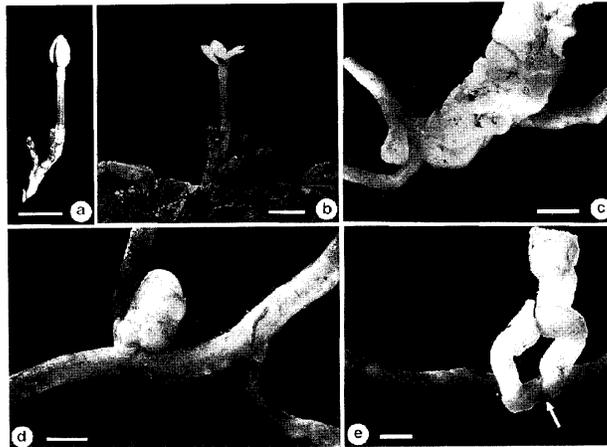


Abb. 3: *Voyria truncata*: a) spätes Knospenstadium, b) oberirdischer Sproßachsenabschnitt mit Blüte, c, e) doppelte Wurzelsprossung an einer Seitenwurzel (Pfeil: Bruchstelle der Seitenwurzel), d) Wurzel mit jungen Wurzelsprossen. Maßstäbe = 2 cm (a, b) und 2 mm (c - e).

stems einer Pflanze zu ermitteln. Die an der Erdoberfläche auftretenden Sproßachsen erscheinen allerdings einige Meter lang perlchnurartig aufgereiht, was einen aus unserer Sicht ziemlich sicheren Hinweis auf den Wurzelverlauf geben könnte.

Im Beobachtungszeitraum konnten von Anfang August bis Ende September Pflanzen mit Blüten am Standort festgestellt werden. Wir konnten eine Blühzeit für ein und dieselbe Blüte von bis zu zwei Wochen ermitteln. Diese steht im Gegensatz zum relativ langen, sich über ungefähr einen Monat hinziehenden Knospenstadium (Abb. 3a). Auch der Reifeprozeß der Kapsel dauert deutlich länger. Nach rund einem Monat reißt sie, auf einer Seite beginnend, von oben her ein. Eine auf Silicagel getrocknete Kapsel teilte sich gänzlich in zwei Hälften (Abb. 2c).

*V. truncata* wurzelt am untersuchten Standort in einem Ameisenbau. Dieser umgab einen Stamm von *Maclura tinctoria* (Moraceae). Obwohl der Bau schon sehr verdichtet und von mehreren Sämlingen und Jungpflanzen bewachsen ist, fanden sich beim Freilegen der *V. truncata*-Exemplare Ameisenlarven und Ameisenpuppen, sowie dichte Mycelgeflechte.

Der tägliche Besuch des Standortes ermöglichte die Beobachtung, daß von einem Tag auf den anderen Sproßpartien, junge Knospen und Kapseln in unterschiedlichen Reifegraden fehlten. Aufgrund der hinterlassenen, sauberen Schnittstellen werden von uns dafür auch hier wiederum die zahlreich anwesenden Ameisen verantwortlich gemacht. Als Blütenbesucher konnten im übrigen Hymenopteren (*Apocrita*) beobachtet werden.

#### Diskussion

Aufgrund sproß- und samenanatomischer Merkmale machen OEHLER (1927), BOUMAN & DEVENTE (1986) und TER WELLE (1986) den Versuch, manche Arten der Gattung *Voyria* als stärker abgeleitet, andere als eher ursprünglich zu reihen. Bezüglich der Sproßanatomie beziehen sie sich auf die Einteilung nach SOLEREDER (1908). Hiernach gehört *V. truncata* zur eher ursprünglicheren Gruppe mit einem Leitbündel, dessen Xylemlemente im Querschnitt ringartig angeordnet sind und innen wie außen von Phloem begrenzt werden. Dieses Leitbündelsystem ist auch bei anderen Gentianaceae häufig anzutreffen. In der Gattung zeigen nur noch *V. clavata*, *V. caerulea* und *V. pittieri* diesen Typ (TER WELLE 1986). Auch in bezug auf die Samenmorphologie zeigt diese Gruppe weniger progressive Tendenzen: Ihre ovalen Samen sind vergleichsweise voluminös (240 - 320 µm lang, 195 - 240 µm breit), der Embryo sowie das Endosperm sind noch nicht so stark reduziert wie bei anderen Arten der Gattung

(BOUMAN & DEVENTE 1986). Dagegen ist das Leitbündelsystem von *V. tenella* und *V. obconica* auf vier, isoliert stehende, konzentrische Leitbündel mit Innenxylem reduziert, dessen Elemente laut JOHOW (1885) zumindest bei *V. tenella* unverholzt sein sollen. Die Samen dieser beiden Arten sind sehr klein (550 - 780 µm lang, 35 - 60 µm breit), fadenförmig, und der Embryo des reifen Samens besteht aus nur drei bis vier Zellen. *V. tenella* zeigt, die Entwicklung des Endosperms betreffend, die weitgehendst abgeleitete Form, denn hier besteht auch das Endosperm nur noch aus drei bis vier Zellen (BOUMAN & DEVENTE 1986).

Die von uns beschriebenen Wurzelsysteme stehen auch hier im Einklang mit solchen Progressionsreihen (vgl. auch WEBER 1992). Die morgensternähnlichen Wurzelsysteme von *V. tenella* könnte man nämlich als zusammengezogenes Wurzelsystem von *V. truncata* interpretieren. Übergangsformen, die solche Wurzelabbildungen zeigen, sind bei *Voyria rosea*, *V. aurantiaca* und *V. chionea* zu finden (siehe MAAS & RUYTERS 1986, Fig. 30, 17, 20). Eine taxonomische Relevanz von *Voyria*-Wurzelsystemen wurde auch schon von WILLIAMS (1968) vermutet. Auf die besondere Form der Mycorrhiza soll ausführlich an anderer Stelle eingegangen werden (IMHOF & WEBER, in Vorber.).

Die von JOHOW (1985) unterschiedenen zwei Wurzeltypen, der korallen- und der morgensternartigen Wurzel, müßten aufgrund unserer Ergebnisse bei *V. truncata* um einen weiteren Typ, nämlich der ‚ausläuferartigen Wurzel‘ ergänzt werden. Rhizome, wie sie von JOHOW (1885, 1889), JONKER (1936a), PERROT (1898) und MAAS & RUYTERS (1986) bei verwandten Arten erwähnt wurden, kommen bei *V. tenella* und *V. truncata* nicht vor. Vielleicht wurden die bleichen, unterirdischen Abschnitte von sich entwickelnden Wurzelsprossen oder sogar die Wurzeln für Rhizome gehalten. Weitere Merkmale für die Fortschrittlichkeit von *V. tenella* gegenüber *V. truncata* sind sicherlich auch die fehlenden Verzweigungen, ihre Einblütigkeit und der kurze Lebenszyklus.

Die Primärsprosse von *V. truncata* und *V. tenella* sind weitgehend reduziert. Sämtliche von uns gefundenen Sproßachsen von *V. truncata* sind wurzelbürtig, und auch bei *V. tenella* wurde erst nach der Entwicklung eines morgensternartigen Wurzelsystems die erste Sproßachse ausgetrieben (siehe Abb. 1b, Pfeil).

Bezüglich Bestäubung und Befruchtung bei den nicht grünen Gentianaceae kommt OEHLER (1927) aufgrund anatomischer Untersuchungen zu dem Schluß, daß *Voyriella parviflora* und *Leiphaimos spec.* (= *Voyria*, siehe MAAS & RUYTERS 1986) ‚streng autogam‘ sind. Bei *Voyria caerulea* dagegen konnte OEHLER (1927) keine diesbezügliche Aussage machen. Laut MAAS & RUYTERS (1986) sind keine Bestäuber bekannt. Ob *V. truncata* und *V. tenella* auto- oder allogam sind, konnten wir nicht

eindeutig feststellen. Die Beobachtung von Blütenbesuchern bestätigt zumindest die Möglichkeit der Fremdbestäubung. Immerhin entspricht in den Blüten von *V. tenella* der Abstand zwischen den gestielten Nektarien und dem Kronröhrende (0,7 cm) der Rüssellänge der besuchenden Insekten.

Auch die Frage zur Samenausbreitung ist noch nicht eindeutig beantwortbar. MAAS (1979) vermutet für die relativ großen, ovalen Samen vom *V. truncata*-Typ Wasserverbreitung oder eine Verbreitung durch Regenwürmer bzw. Vögel (BECCARI 1980, siehe MAAS 1979). Die fadenförmigen Samen von *V. tenella* werden allgemein als ‚Fadenflieger‘ bezeichnet, und deshalb wird für diese Art Windausbreitung angenommen. Allerdings ist zu bedenken, daß an natürlichen Standorten derartiger Tieflandregenwälder etwa 10 cm über dem Boden so gut wie keine Luftbewegung stattfindet. Eher denkbar wäre Selbstausstreuung durch das Umkippen der verblühten Stängel. Ihr truppweises Vorkommen ließe sich somit leicht erklären. Die erhöhte Ameisenaktivität aber, und das stetige ‚Abschneiden‘ von Pflanzenteilen, lassen uns eher Myrmekochorie vermuten. Beim Transport einer reifen, geplatzten Kapsel von *V. tenella* wird eine feine Spur von Samen hinterlassen. Die bei *V. tenella* als ‚Paraphysen‘ beschriebenen sterilen Samen (JOHNSON 1885) hätten dabei den ökologischen Sinn einer Trennung von fertilen Samen. Paraphysen wären bei Windausbreitung dagegen von geringerem Nutzen. Die Tiefe der ausläuferartigen Wurzeln bei *V. truncata* könnte ebenfalls für Ameisenausbreitung sprechen, denn eine Verschwemmung der Samen durch Regenwasser bis in diese Horizonte ist an solchen Standorten nur schwer vorstellbar.

#### Literatur

- AUBLET, J. B.: *Voyria*. – Histoire des plantes de la Guiane française 1: 208 - 211 (1775).
- BECCARI, O.: Dispersal of seeds by earthworms. – Malesia 3: 325 (1980).
- BENTHAM, G. & HOOKER, W. J.: Ordo CIX. Gentianeae. – Genera Plantarum 2 (2): 799 - 820 (1876).
- BOUMAN, F. & DEVENTE, N.: Seed Micromorphology. – In: Maas, P. J. M. & Ruyters, P.: *Voyria* and *Voyriella* (Saprophytic Gentianaceae). Flora Neotropica 41: 9 - 25 (1986).
- GILG, E.: Gentianaceae. – In: Engler, A. & Prantl, K. (ed.): Die natürlichen Pflanzenfamilien 4: 50 - 108 (1897).
- GRISEBACH, A. H. R.: *Voyria*. – In: Candolle, A. P. de (ed.): Prodrum Systematis Naturalis Regni Vegetabilis 9: 83 - 86 (1845).
- HOOKE, W. J.: *Vohiria*. – Botanical Miscellany 1: 47, t. 25 (1829).

- JACQUIN, N. J.: *Gentiana (aphylla)*. – Selectarum Stirpium Americanarum Historia 87: (1763).
- JOHOW, F.: Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens, biologisch-morphologisch dargestellt. – Jahrb. Wiss. Bot. 16: 415 - 449 (1885).
- JOHOW, F.: Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. – Jahrb. Wiss. Bot. 20: 472 - 526 (1889).
- JONKER, F. P.: Gentianaceae. – In: Pulle, A. (ed.): Flora of Suriname 4 (1): 400 - 427, E. J. Brill, Leiden (1936a).
- JONKER, F. P.: Über einige Gentianaceae aus Surinam. – Recueil Trav. Bot. Néerl. 33: 250 - 252 (1936b).
- KNÖBEL, M. & WEBER, H. CHR.: Vergleichende Untersuchungen zur Mycotrophie bei *Gentiana verna* L. und *Voyria truncata* (Stand.) Stand. & Stey. (Gentianaceae). – Beitr. Biol. Pflanzen 63: 463 - 477 (1988).
- MAAS, P. J. M.: Neotropical Saprophytes. – In: Larsen, K. & Nielsen, B. (eds.): Tropical Botany: Academic Press, London, 365 - 370 (1979).
- MAAS, P. J. M.: Notes on New World Saprophytes II. – Acta Botan. Neerl. 30(1/2): 139 - 149 (1981).
- MAAS, P. J. M. RUYTERS, P.: *Voyria* and *Voyriella* (Saprophytic Gentianaceae). – Flora Neotropica 41: 1 - 93 (1986).
- MIQUEL, F. A. W.: *Voyriae* Species quasdam Surinamenses recenset. – Tijdschr. Wis.-Natuurk. Wetensch. Eerste Kl. Kon. Ned. Inst. Wetensch. 2: 122 - 125 (1849).
- NILSSON, S. & SKVARLA, J. J.: Pollen Morphology of Saprophytic Taxa in the Gentianaceae. – Ann. Missouri Bot. Gard. 56: 420 - 438 (1969).
- OEHLER, E.: Entwicklungsgeschichtlich-Zytologische Untersuchungen an einigen saprophytischen Gentianaceae. – Planta 3: 641 - 729 (1927).
- PERROT, M. E.: Anatomie comparée des Gentianacées. – Ann. Sci. Nat. Bot. 7: 105 - 292 (1898).
- PERSOON, C. H.: 634. *Vohiria*. – Synopsis Plantarum, Pars Prima: 283 - 284 (1805).
- PROGEL, A.: Gentianaceae. – In: Martius, C. F. P. de (ed.): Flora Brasiliensis 6 (1): 219 - 226 (1865).
- RAYNAL, A.: Etudes critique des genres *Voyria* et *Leiphaimos* (Gentianaceae) et revision des *Voyria* d'Afrique. – Adansonia, sér. 2, 7: 53 - 71 (1967).
- ROBYNS, A.: Notes on some american species of *Voyria* (Gentianaceae). – Ann. Missouri Bot. Gard. 55: 398 - 400 (1968).
- SANDWICH, N. Y.: New species from British Guiana. – Bull. Misc. Inform. 1928: 365 - 379 (1928).
- SANDWICH, N. Y.: Saprophytes collected by the Oxford University Expedition to British Guiana, 1929. – Bull. Misc. Inform. 1931: 54 - 61 (1931).
- SANDWICH, N. Y.: Notes on some Aublet Types in the Paris Herbarium. – Kew Bull. 17(2): 257 - 262 (1963).

- SCHLECHTENDAHL, D. F. L. VON & CHAMISSO, A. de: Plantarum mexicanarum a cel. viris Schiede et Deppe collectarum recensio brevis. - In: Schlechtendahl, D. F. L. von (ed.): *Linnaea* 6: 387 (1831).
- SOLEREDER, H.: Gentianeae. - Systematische Anatomie der Dicotyledonen, Ergänzungsband. Stuttgart (1908).
- SPLITGERBER, F. L.: Observaciones de *Voyria*. - Tijdschr. Natuurl. Gesch. Physiol. 7: 129 - 139 (1840).
- STANDLEY, P. C.: The panamanian species of *Leiphaimos*. - Contr. US Nat. Herb. 20: 194 - 200 (1919).
- STANDLEY, P. C. & STEYERMARK, J. A.: Studies of Central American Plants-IV. - Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 28(2): 78 (1944).
- STEYERMARK, J. A.: *Voyria allenii* Steyermark sp. nov. - Ann. Missouri Bot. Gard. 28: 460 - 461 (1941).
- SVEDELIUS, N.: Zur Kenntnis der saprophytischen Gentianaceen. - Kongl. Svenska Vetenskapsakad., Handl., Bih. 28(3) No. 4: 1 - 16 (1902).
- VIGODSKY-DE PHILIPPIS, A.: Studio morfologico ed anatomico di „*Leiphaimos brachyloba*“ (Griseb.) Urb. var. „*cumbrensis*“ Urb. et Ekm. - Nuov. Giorn. Bot. Ital. 45: CXC - CXCV (1938).
- WEBER, H. CHR.: „Radix Gentianae“: Vom Enziandestillat zur Grundlagenforschung. - Biol. Rundschau 22: 379 - 381 (1984).
- WEBER, H. CHR.: Abbreviationen von Wurzelsystemen als Erklärung für die phylogenetische Progression zum Endoparasitismus. - In: Haschke, H.-P. & Schnarrenberger, C. (eds.): Botanikertagung 1992, Berlin, 178 (1992).
- WELLE, B. J. H. TER: Anatomy. - In: MAAS, P. J. M. & RUYTERS, P.: *Voyria* and *Voyriella* (Saprophytic Gentianaceae). *Flora Neotropica* 41: 25 - 29 (1986).
- WILLIAMS, L. O.: Tropical American Plants, IX. - *Fieldiana, Bot.* 31: 411 - 415 (1968).

## Anschrift der Autoren:

STEPHAN IMHOF  
Prof. Dr. HANS CHRISTIAN WEBER  
Philipps-Universität  
Fachbereich Biologie/Botanik  
- Morphologie und Systematik -  
35032 Marburg

Dr. LUIS DIEGO GOMEZ  
Estacion Biológica  
Las Cruces, O.T.S.  
San Vito de Java/Coto Brus  
Costa Rica