

Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel.

Von
Dr. Theophil Ciesielski.

Mit Tafel I.

Ueber die Ursachen, welche die Abwärtskrümmung der Wurzeln veranlassen, ist in den letzten Jahren, insbesondere durch Hofmeister und Frank, eine Reihe von Arbeiten veröffentlicht worden, welche zu einer heftigen Controverse geführt haben ¹⁾, ohne zu einem Abschluss gelangt zu sein.

Um zu einer Entscheidung der hierbei zur Sprache gekommenen Fragen durch selbständige Untersuchungen beitragen zu können, habe ich auf Veranlassung des Herrn Prof. Dr. Cohn in dem unter seiner Leitung stehenden Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Breslau eine Reihe von Versuchen angestellt, die mich theils zur Bestätigung, theils zur Modification früherer Ansichten geführt haben, und die ich in den folgenden Capiteln auseinander legen werde.

§ I. Wachsthum der Wurzel.

Sämmtliche in dieser Arbeit angeführte Versuche wurden ausgeführt in einem heizbaren, halbdunklen, nach Angabe Prof. Cohn's construirten Blechkasten. Dieser oben offene und durch eine gut anliegende Glasplatte verschliessbare Keimkasten ist mit doppelten Wandungen versehen, deren Zwischenraum mit Wasser gefüllt wird, das durch eine unter dem auf vier Füßen ruhenden Kasten befindliche regulirbare kleine Gasflamme erwärmt, den Innenraum desselben in einer von der äusseren Luftwärme selbst im Winter unabhängigen Temperatur von 20—24 ° C. gleichmässig erhält. Die bei früheren Keimversuchen dieser Art herausgestellte Schwierigkeit, Wurzeln längere Zeit in normaler Entwicklung und der Beobachtung stets zugänglich zu erhalten, ohne sie in Erde oder eine Nährflüssigkeit eintauchen zu lassen, haben wir auf folgende Weise überwunden. Goepfert hat nachgewiesen (Isis 1833), dass die Menge des beim Keimen von den Samen aufgesogenen

¹⁾ Bot. Zeitung 1869. Sp. 369 ff. Bot. Zeitung 1870. Sp. 793 ff.
Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Heft II.

Wassers constant ist und gewisse Grenzen nicht überschreitet, dieses wird jedoch beim Wachsthum consumirt und muss von neuem ersetzt werden. Für diesen Zweck ist es durchaus nicht nöthig, dass die Wurzel selbst in Wasser eintaucht, es genügt vielmehr, wie unsere Experimente ergeben haben, dass den Cotyledonen oder dem Eiweisskörper während der ersten Wachstumsperiode das erforderliche Wasser direct zugeführt werde um die hier aufgespeicherten Reservestoffe zu lösen und zu einer normalen Ernährung des Keimlings zu verwenden. Wir haben deshalb die betreffenden Samen, nachdem sie auf einem nassen Filze zu keimen begonnen, mit nasser Baumwolle, die später nach dem Bedürfniss von Zeit zu Zeit wieder benetzt wurde, unwickelt und mittelst langer Insektennadeln an dem, auf dem Boden des Keimkastens liegenden, mit Wasser reichlich durchtränkten Filze in einem Abstände von 2—3 Cm. von demselben befestigt. (Tab. I. fig. II^a.) Bei diesem Verfahren entwickelten sich Wurzeln wie Stengel in der mit Wasserdunst gesättigten Atmosphäre des Keimkastens völlig normal, so lange die Reservestoffe im Samen ausreichten. Der für das Wachsthum der Wurzel günstige Ausschluss des Lichtes wurde einfach durch Bedecken der, den Apparat schliessenden Glasplatte mittelst eines Pappbogens erreicht. —

Es könnte vielleicht auffällig erscheinen, dass, indem wir die Erscheinungen und Eigenschaften wachsender Wurzeln im Allgemeinen prüfen und erörtern wollen, wir uns nur auf die ersten Entwicklungsstadien derselben aus dem embryonalen Zustande beschränken; doch abgesehen davon, dass wir gerade in diesem Momente den ganzen Wachsthumsvorgang am sichersten überwachen, und ohne grosse Mühe zu jeder Zeit zahlreiche Observationsexemplare verschaffen können, erschliesst uns die Beobachtung von Keimpflanzen die allgemeinen Wachsthumsgesetze der Wurzel insofern vollkommen, als auch bei alten Wurzeln nur ihre fortwachsende Spitze in Betracht kommt.

Schon Duhamel hatte durch mannigfache Versuche¹⁾, indem er bald die Wurzelspitze abschneitt, bald dieselbe mit Marken versah, constatirt, dass das Wachsthum der Wurzel nur auf einen kleinen Theil der Spitze beschränkt ist, und dass unterhalb dieses Stückes die Wurzel wohl am Umfange, nicht aber an Länge zunimmt.

In Uebereinstimmung mit Duhamel beobachtete E. Meyer²⁾, dass die Neubildung der Wurzelasern allein an der Spitze stattfindet, ihr Streckungsvermögen aber sich nur auf die Zone von einigen Linien von der Spitze rückwärts beschränkt und nur von kurzer Dauer ist.

1) Phys. des arbres I. p. 83.

2) Linnæa Bd. VII. p. 455.

Von der Richtigkeit dieser Beobachtung kann man sich leicht überzeugen, wenn man nach Ohlert's¹⁾ Vorgange das Endstück der Wurzel genau und nach erfolgter Streckung wiederholt graduirt. Alsdann sieht man, dass die äusserste Spitze der Wurzel, von 0,5—1 Mm. Länge, unverändert bleibt, während die weiter rückwärts bis 5 Mm. liegende Zone — bei *Pisum*, *Vicia*, *Lens* — in Längsstreckung begriffen ist. Freilich ist die Grösse dieser Zonen nicht constant, vielmehr ist sie, nicht nur an Exemplaren verschiedenartiger Pflanzen, sondern auch bei Individuen derselben Species, ja sogar an einem und demselben Exemplar im Laufe seiner Entwicklung variabel.

Dies veranschaulichen folgende Versuche, die an abwärts gerichteten 10—12 Mm. langen Wurzeln von *Pisum*, *Vicia*, *Lens* angestellt wurden; aus einer zahlreichen Reihe, deren Resultate im wesentlichen einander gleich sind, heben wir hier nur einzelne hervor. Drei Wurzeln von *Pisum* 12 Mm., *Vicia* 10 Mm. und *Lens* 10 Mm. lang wurden von der Spitze aufwärts mit 14 Marken versehen, deren Abstände 0,5 Mm. betragen, und in verticaler Richtung aufgestellt; nach 20 Stunden ergaben sich folgende Werthe:

(Von der Spitze aufwärts fortschreitend)

<i>Pisum sativum</i>	0,5	0,5	0,6	0,9	1,4	2,0	2,8	3,1	2,9	2,1	1,5	0,9	0,5	0,5
<i>Vicia sativa</i>	0,5	0,5	0,8	1,2	1,9	2,3	2,8	2,6	1,8	1,2	0,8	0,5	”	”
<i>Lens esculenta</i>	0,5	0,5	0,7	1,3	2,0	2,3	1,7	1,1	0,7	0,5	0,5	”	”	”

Die in Fig. I. aus diesen Werthen construirten Curven versinnlichen uns die Wachstumsintensität dies Wurzeln, wobei die Zeit constant (20 h) genommen ist; die Länge der Abscissen — in der Richtung von A nach X — entspricht der Grösse des markirten Wurzelstückes von der Spitze aufwärts und die Coordinaten der Grösse des Zuwachses des entsprechenden Wurzelstückes nach 20stündigem Wachstum. Aus letzterer Beobachtungsreihe, in Uebereinstimmung mit vielen ähnlichen glaube ich schliessen zu dürfen, dass die Wurzel in einiger Entfernung von der Spitze das Maximum ihrer Ausdehnung besitzt, und dass in der Richtung von dieser Zone nach der Spitze zu wie nach den älteren Theilen ihre Wachstumsintensität ziemlich stetig abnimmt.

§ II. Vorgang der Abwärtskrümmung.

Wird die Wurzel eines keimenden Samens, welche sich bekanntlich stets nach ihrem Austritt aus der Samenschale senkrecht abwärts richtet und diese Richtung bei ihrem weiteren Wachstum beharrlich be-

¹⁾ Linnaea Bd. XI. p. 615.

hauptet, durch irgend eine äussere Kraft aus derselben abgelenkt, so beschreibt ihre Spitze beim Fortwachsen eine Krümmung, bis sie auf dem kürzesten Wege wiederum in ihre ursprüngliche normale Lage zurückkehrt.

Wie wir schon oben gezeigt haben, wächst die Wurzel nur in einer verhältnissmässig kleinen Zone oberhalb der Spitze, und diese Stelle ist es auch, in der die Krümmung erfolgt. Wird eine gerade, senkrecht abwärts gewachsene Wurzel nach der oben angeführten Weise graduirt, und alsdann in irgend einer anderen Richtung aufgestellt, so verlängert sie sich zunächst in derselben Richtung ein wenig weiter — an der Stelle, wo die letzte Ausdehnung der Zellen stattfindet, — krümmt sich aber nach kurzer Zeit in der Zone, wo das Längswachsthum sein Maximum erreicht, in einem gegen den Nadir concaven Bogen (Fig. II^a); dieser wird um so geschlossener sein je mehr, und um so offener je weniger die Wurzel von der Normale abgelenkt wurde, das Maximum (180°) erreicht er, wenn diese in der entgegengesetzten Richtung — senkrecht aufwärts — aufgestellt wird. In Uebereinstimmung hiermit stehen auch die Beobachtungen von Frank¹⁾ und C. N. J. Müller²⁾; wenn dagegen Hofmeister³⁾ als Beleg für die entgegengesetzte Ansicht, dass nämlich die Krümmung einer Wurzel nicht in die Zone ihrer grössten Ausdehnung fällt, eine Beobachtung aufführt, wo eine horizontal aufgestellte Erbsenwurzel sich im Laufe von 24 Stunden um 9 Mm. verlängert und trotzdem keine Krümmung abwärts gezeigt hatte, so werde ich weiter unten nachweisen, dass dieselbe in das Gebiet der abnormen Erscheinungen gehört.

Man kommt bei irgend einer reichlichen Anhäufung von Versuchen zu der Ueberzeugung, dass keineswegs bei allen Wurzeln der Krümmungsvorgang so regelrecht, wie angegeben abläuft, sondern, dass auch Ausnahmen, wenn auch selten, vorkommen, indem die Wurzel bald nach irgend einer anderen Richtung sich krümmt, bald weiter gerade fortwächst ohne überhaupt einer Krümmung fähig zu sein, bald auch ihr Wachsthum und in Folge dessen die Krümmung einstellt. Die beiden ersten abnormen Erscheinungen werden wir später eingehender erörtern, hier wollen wir nur hervorheben, dass die Krümmung einer Wurzel abhängig ist von ihrem Wachsthum, und wenn dieses unterbleibt, auch jene nicht zur Geltung kommt. Dies hat zunächst Frank⁴⁾ gezeigt, und man

1) Beiträge zur Pflanzenphysiologie p. 35.

2) Bot. Zeitung 1869 Sp. 390 und 406.

3) Pringsh., Jahrb. III. p. 98.

4) A. a. O. p. 36, 37 und 38.

kann sich jederzeit davon überzeugen, wenn man nach seinem Vorgange eine gerade gewachsene Wurzel graduirt und sie horizontal in einem Raume aufstellt, dessen Temperatur zwischen 0 und + 5 ° C. liegt. Bei dieser Temperatur steht das Wachstum still, die Wurzeln krümmen sich aber auch nicht, wenngleich sie dadurch keineswegs ihr Krümmungs- und Wachstumsvermögen eingebüsst haben; denn wird der Raum wieder erwärmt, so wachsen sie weiter, und es lässt sich auch nach kurzer Zeit eine Krümmung wahrnehmen. Es kommen aber auch Fälle vor, dass selbst bei höherer Temperatur, aus irgend einer anderen Ursache, (wie z. B. bei Beschädigung, Mangel an Feuchtigkeit, oder beim Uebersetzen der Pflanzen aus einem in ein anderes Medium), das Wachstum und somit auch die Krümmung einer Wurzel entweder ganz oder nur auf kurze Zeit unterbleibt.

§ III. Welche Kräfte bedingen die Abwärtskrümmung einer Wurzel.

Vor allem müssen wir unsere Untersuchungen darauf richten, ob nicht im inneren Aufbau der Wurzel selbst die Ursache für die wichtige Erscheinung gelegen ist, dass jede normal wachsende Wurzel eine ausgeprägte Tendenz zum senkrechten Abwärtswachstum besitzt.

Die mikroskopische Untersuchung zeigt bekanntlich, dass die wachstumsfähige Spitze einer jeden Wurzel aus Urmeristem besteht, und dass an der Stelle ihrer grössten Verlängerung die Zellen desselben sich beträchtlich vergrössern, namentlich durch Wachstum in der Längsachse. Spaltet man eine gerade gewachsene Wurzel in dem von der Stelle, wo die Zellen bereits in Dauergewebe übergegangen sind, nach der Spitze zu gelegenen Theile, so behalten die beiden Hälften ihre ursprüngliche Lage genau bei; wird aber die Spaltung noch weiter aufwärts fortgesetzt, so bemerkt man alsbald, dass die beiden Stücke sich mehr oder weniger mit ihrer Aussenfläche concav biegen. Diese Erscheinung wird seit Hofmeister's massgebender Untersuchung über diesen Gegenstand ¹⁾ so aufgefasst, dass in den ausgewachsenen Theilen gerader Wurzeln eine Gewebespannung ausgeprägt ist, während in der Wurzelspitze eine Spannungsdifferenz der einzelnen Gewebeschichten, welche eine Krümmung zur Folge haben könnte, nicht vorhanden ist. Da aber die Abwärtskrümmung der aus der Lothlinie gebrachten Wurzeln nur an der Stelle ihres grössten Längswachstums erfolgt, hier aber, wie wir oben gezeigt haben; eine Spannungsdifferenz der Gewebe nicht vor-

¹⁾ Pringsh. Jahrbücher etc. III. p. 100.

handen ist, so kann das die Abwärtskrümmung einleitende Moment keineswegs in der, aus der Anordnung dieser Gewebe an und für sich hervorgerufenen Spannung gesucht werden.

Was ferner die Erscheinung anbelangt, auf welche Dutrochet seine früher erwähnte Krümmungstheorie gegründet hat, dass eine gespaltene Wurzel — von Erbse, Wicke, Linse etc. — in Wasser gelegt, sich nach einiger Zeit an der Stelle, wo sonst das energische Längswachsthum eintreten würde, mit den Schnittflächen concav krümmt, so ist sie von durchaus keiner Bedeutung bei der Abwärtskrümmung einer unverletzten Wurzel, da ja auch bei Pflanzen, — wie Mais, Schwertlilie, Froschlöffel — deren gespaltene Wurzel in Wasser diesen Vorgang nicht zeigen, sondern unverändert gerade bleiben, die Abwärtskrümmung im unverletzten Zustande mit derjenigen der oben erwähnten Pflanzen vollkommen gleichwerthig ist.

Die Beobachtung, dass die Wurzel bei gewöhnlicher Entwicklung der Pflanzen im Freien, stets abwärts in die Erde hineinwächst, könnte leicht in uns die Vermuthung wach rufen, dass sie das Licht flieht, und den feuchten Boden aufsucht, wie dies auch Darwin, Smith und ihre Anhänger behauptet haben. Es hat aber bereits Duhamel ¹⁾ gezeigt, dass die Wurzel sich keineswegs nach dem Boden richtet, sondern unabhängig von seiner Lage zu ihr, senkrecht abwärts wächst. Aehnlich haben auch Link ²⁾, Johnson ³⁾, De Candolle ⁴⁾, Wigand ⁵⁾ und andere durch verschiedene Versuche nachgewiesen, dass weder Licht, noch Boden, noch dessen Feuchtigkeit im Stande sind, die Wurzel von ihrer normalen Richtung abzulenken.

Wie wenig auch im Allgemeinen die Ansicht Parent's (1703 u. 1710) und v. Kilmeyer's (1835), dass der Erdmagnetismus auf die Richtung der Pflanzentheile eine Wirkung ausübe, Beifall gefunden hat, so sah ich mich dennoch veranlasst, durch Versuche ihre Unhaltbarkeit zu beweisen, da dies noch von keinem Forscher experimentell gezeigt wurde. Schon die Folgerung: dass wenn eine Pflanze von dem Erdmagnetismus beeinflusst würde, so müsste sie aus der südlichen Hemisphäre auf die nördliche hinübergebracht, wegen des entgegengesetzten Erdmagnetismus ihre Wurzel und Stengel in entgegengesetzter Rich-

1) A. a. O. p. 110 und 111 der deutschen Uebersetzung.

2) Grundlehre der Anat. und Physiol. p. 126.

3) Edinburgh new philos. Journal by Jameson 1828 p. 312. vgl. De Candolle's Pflanzenphysiologie p. 554.

4) Pflanzenphysiologie p. 554 und 556.

5) Botanische Untersuchungen 1844 p. 141 und 142.

tung wachsen lassen, — wogegen die Erfahrung spricht — zeigt die Unzulässigkeit jenes Satzes.

Man könnte hier jedoch vielleicht einwenden, dass von dem Erdmagnetismus beeinflusst, sich auch die Pole der Pflanze umkehren; um dem vorzubeugen, liess ich Samen keimen auf den Polen eines kleinen Hufeisenmagnets unter den verschiedensten Modificationen, doch das Resultat blieb stets constant, d. h. die Wurzeln wuchsen unabhängig von der Lage des Magnet immer senkrecht abwärts. Ein gleiches Resultat ergibt sich auch, wenn man die Samen keimen lässt zwischen zwei Metallplatten, denen man nach Belieben, bald dieser, bald jener, die negative oder positive Elektrizität zuführt.

Aus allen diesen Versuchen sehen wir klar hervortreten, dass die Wurzel stets in der Richtung der Schwerkraft wächst; schon dadurch wird es in höchstem Grade wahrscheinlich, dass die Schwerkraft selbst das die Abwärtskrümmung bedingende Moment ist.

Den ersten Versuch, den Einfluss der Schwerkraft auf die Pflanzentheile aufzuheben, hat bereits John Hunter gemacht, indem er Samen in dem Mittelpunkte eines in beständiger Kreisdrehung erhaltenen Fässchens keimen liess. Hierbei wuchsen die Wurzeln wie auch die Stengel der Keimpflänzchen stets in der Richtung der Drehungsachse, unabhängig von der Lage, die sie zu der Lothlinie einnahmen. Wird die Rotationsachse bei diesem Versuche gegen die Ebene des Horizonts geneigt aufgestellt, so entwickeln sich, wie es namentlich Dutrochet gezeigt hat, die Pflänzchen in der Richtung der Achse, doch so, dass der Stengel der Hebung, die Wurzel der Senkung derselben folgt. Vermittelst einer grossen Pendeluhr, die mir Herr Prof. Meyer gütigst zur Verfügung stellte, war es mir möglich, diesen Versuch allseitig zu prüfen. Das Triebrad derselben drehte mit Hilfe einer Schnur ohne Ende ein kleines Korkrad — von 11 Cm. Durchmesser — um seine horizontale Axe in einem völlig dunklen Blechkasten, die Rotationsgeschwindigkeit betrug 8 Umdrehungen auf eine Minute. An dieses Korkrad wurden in der Nähe seines Mittelpunktes verschiedene Samen zum Keimen befestigt, der Boden des Kastens mit einer Wasserschicht bedeckt und darauf der Apparat in Bewegung gesetzt. Es zeigte sich nun übereinstimmend mit den Versuchen Hunter's, Dutrochet's und Hofmeister's, dass die aus dem Samen hervorgebrochenen Pflanzentheile stets parallel zu der Drehungsachse sich richteten, und bereits bei einer Neigung der Achse von ungefähr 3° gegen den Horizont, folgten die Wurzeln der Neigung, die Stengel der Hebung der Achse. Die Erklärung dieser Erscheinung wird weiter unten unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen.

Der rohe Versuch Hunter's hat wahrscheinlich die allgemein bekannten Rotationsversuche Knight's¹⁾ in's Leben gerufen. Ich halte es für überflüssig, die Resultate meiner eigenen Versuche in dieser Beziehung anzugeben, da sie vollkommen mit jenen Knight's übereinstimmen, und schon so vielfach — von Dutrochet, Wigand, Hofmeister u. a. — bestätigt wurden. Aus allen den hier erzielten Resultaten leuchtet es mit Entschiedenheit ein, dass die Schwerkraft in demselben Sinne das Wachsthum der Pflanzen beeinflusst wie die Schwungkraft. Es lässt sich zwar nicht mit mathematischer Genauigkeit nachweisen, dass bei der Rotation um eine Verticalaxe die Pflanzentheile genau in der Richtung der Resultante aus der Schwer- und Schwungkraft wachsen, jedoch erwägt man, dass auch bei gewöhnlichem Verlauf der Sache die Richtung der Pflanzentheile niemals genau mit der Lothlinie zusammenfällt, so sieht man ein, dass der Beweis auch hier nicht streng zu führen ist, trotzdem man sich jederzeit überzeugen kann, dass die Pflanzentheile stets mehr im Sinne der stärkeren Kraft wachsen, d. h. je mehr die Schwerkraft die Schwungkraft überwiegt, desto mehr nähern sie sich der Richtung jener, und umgekehrt bei überwiegender Schwungkraft mehr der Richtung dieser. Es ist einleuchtend, dass bei allen Modificationen der Rotationsversuche die Wirkung der Schwerkraft nicht ganz ausser Acht gebracht werden kann, weshalb wohl auch einige Forscher — Meyer²⁾, Schleiden³⁾ u. a. — ihnen geradezu jede Beweiskraft in Abrede stellen. Um alle ähnliche Vorwürfe zu beseitigen, habe ich einen Apparat construirt, der eine Schwungkraft erzeugte, welche die Schwerkraft an Grösse übertraf, und nur in ihrer entgegengesetzten Richtung wirkte. Vermittelst eines durch Wasserkraft in Rotation versetzten Rades wurde durch ziemlich einfache Vorrichtung, wie es Fig. III versinnlicht, ein Pendel in schnelle Aufwärtsschwingung versetzt. Die Länge des schwingenden Pendels, von seinem Stützpunkte aufwärts, betrug beim Beginn des Versuches 1,46 Meter, die Grösse des Schwingungsbogens 21° , die Geschwindigkeit 262 Schwingungen in einer Minute. Am äussersten Ende des Pendels wurde ein zarter mit Wasserdunst erfüllter Glaskolben angebracht, und in demselben einige eingeweichte Samen von Erbsen, Wicken, Mais, Roggen, Weizen, Gerste, Linsen zum Keimen befestigt. Als nun hierauf der Apparat in Bewegung gesetzt wurde, so krümmten sich nach 15 Stunden alle hervorgebrochenen Wurzeln in der Richtung der Schwungkraft,

¹⁾ Philosophical transact. 1806. Th. I. p. 99—108, übersetzt in: Treviranus, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, p. 191—206.

²⁾ Neues System der Pflanzenphys., 1839. B. III. p. 579 und 581.

³⁾ Grundzüge der wissensch. Botanik, 4. Ausg., p. 572.

also aufwärts in der Verlängerung des Pendels, und wuchsen in dieser Richtung unverändert weiter, bis sie auf den gegenüberliegenden Boden des Gefässes gestossen waren. Wurde bei diesem Versuche eine schon hervorgebrochene gerade Wurzel in irgend einer anderen Richtung befestigt, so zeigte sie bereits nach einigen Stunden eine deutliche Krümmung im Sinne der Schwungkraft, ganz analog wie dies beim gewöhnlichen Verlauf des Wachstums im Sinne der Schwerkraft zu geschehen pflegt.

Würde man bei diesem Versuche die Schwungkraft der Schwerkraft gleich gross herstellen, so würde auf die Keimlinge gar keine Kraft einwirken und alsdann müssten die hervorbrechenden Wurzeln in allen möglichen Himmelsrichtungen wachsen, was bekanntlich bei den gewöhnlichen Rotationsversuchen nicht erzielt werden kann.

Es war mir zwar bis jetzt nicht gelungen, dies zu erreichen, doch es dürften wohl auch die wenigen Beobachtungen, die ich in dieser Beziehung gemacht habe, nicht ohne Interesse sein.

Ganz abgesehen von der theoretischen Berechnung, die wohl hier am allerwenigsten genaue, mit der praktischen Ausführung übereinstimmende Werthe zu liefern im Stande wäre, beschloss ich durch allmähliche Versuche, bei sonst gleichen übrigen Werthen diejenige Länge des Pendels zu ermitteln, bei der sich die Schwung- und Schwerkraft Gleichgewicht halten möchten; als Manometer sollten mir bei diesen Versuchen die hervorbrechenden Wurzeln dienen. Behufs dessen machte ich zunächst das Pendel um 1 Dcm. kürzer, — die übrige Vorrichtung blieb ganz so wie bei dem ersten Versuche — nach einer Schwingungsdauer von 20 Stunden waren die Wurzeln sämtlicher Keimlinge — bis auf eine von *Lens*, die abgestorben war — in der Richtung der Schwungkraft gekrümmt und weiter gewachsen. Darauf verkürzte ich das Pendel noch 3mal hinter einander zu je 2,5 Cm. und immer bekam ich dieselben Resultate, d. h. sämtliche Wurzeln wuchsen in der Richtung der Schwungkraft. Alsdann schnitt ich von dem Pendel noch 3 Dcm. ab — da ich genöthigt war, den Versuch schneller anzustellen — und bereits nach einer Schwingungsdauer von 12 Stunden fiel in die Augen die eingeleitete Krümmung der Wurzeln in einer der früheren entgegengesetzten Richtung, die sich immer mehr und mehr ausprägte, bis schliesslich sämtliche Wurzeln nach unten weiter unverändert wuchsen in der Richtung der Schwerkraft, oder vielmehr des Ueberschusses der Schwer- über die Schwungkraft. Bei allen diesen Versuchen zeigten sich die Wurzeln von Mais, Weizen, Gerste, Roggen weit empfindlicher als die der übrigen Pflanzen — Linsen, Erbse, Wicke.

Leider war es mir bis jetzt nicht möglich, den Versuch zu wieder-

holen, um den Punkt, wo sich die beiden Kräfte das Gleichgewicht halten, genauer auszumitteln, jedoch aus dem Verlauf der oben angeführten Beobachtungen halte ich dies für ausführbar, und hoffe, dass dieser Versuch nicht ohne Interesse sein dürfte, da er uns die Mittel an die Hand giebt, die stetige Wirkung der Schwerkraft zu moduliren.

Aus all dem ist mit mathematischer Bestimmtheit zu schliessen, dass bei den Rotations- wie auch Pendelversuchen die Richtung der Wurzel von der Schwungkraft — resp. von dem Ueberschusse derselben über die Schwerkraft — bedingt wird, während die Abwärtskrümmung der Wurzel beim Wachsthum unter den gewöhnlichen Umständen von der Schwerkraft eingeleitet und bestimmt wird.

Es bleibt uns mithin noch die Frage zu erledigen:

§ IV. Auf welche Art und Weise bringt die Schwerkraft die Abwärtskrümmung der Wurzel hervor?

In dieser Beziehung sind bis jetzt die Ansichten der Forscher nach zwei entgegengesetzten Richtungen getheilt. Die einen, deren Hauptvertreter Hofmeister ist, behaupten übereinstimmend mit Knight, dass die Wurzel passiv sich abwärts krümmt, von der Schwere gleich einem Tropfen zäher Flüssigkeit beeinflusst. Nach ihnen ist die Region vor der Wurzelspitze aufwärts, in der die Längsstreckung der Wurzel vor sich geht, plastisch, und in dieser Zone wirkt das Gewicht der Wurzelspitze wie an einem Hebelarme abwärtsbiegend.

Gegen diese rein mechanische Umbiegungstheorie trat zunächst Frank auf, der durch verschiedene sinnreiche Versuche gezeigt hat, dass die Krümmung der Wurzel nicht eine passive, sondern vielmehr eine active ist, d. h. dass die Wurzel sich vermöge einer in ihr selbst durch die Schwere hervorgerufenen Kraft, die er als Geotropismus bezeichnet, abwärts krümmt.

Es würde zu weit führen, wenn wir den heftigen Streit¹⁾, der sich hierauf entspannt, in seinen Einzelheiten auseinander setzen sollten, wir wollen vielmehr nur einige der wichtigsten Punkte desselben kritisch hervorheben, um an der Hand eigener Beobachtungen und Versuche zur selbständigen Entscheidung zu gelangen.

Einer der Hauptversuche, auf den Hofmeister seine Theorie zu

¹⁾ Prings. Jahrb. III. 1863. (Hofmeister.) Beiträge zur Pflanzenphys., 1868. p. 1—99. (Frank.) Botanische Zeitung 1868. Sp. 257 ff. (Hofmeister.) Botan. Zeitung 1868. Sp. 561 ff. (Frank.) Botan. Zeitung 1869. Sp. 33 ff. (Hofmeister.) Botan. Zeitung 1869. Sp. 369 ff. (N. J. C. Müller.) Botan. Zeitung 1870. Sp. 65 ff. (Sprengneff N.) Botan. Zeitung 1870. Sp. 793. (N. J. C. Müller.)

stützen bemüht ist, ist derjenige, dass die Wurzelspitze wachsender Erbsen, Puffbohnen, Wicken, deren Wurzel unter einem Winkel von etwa 45° nach unten 5—6 Mm. tief in das Quecksilber eingetaucht ist, in demselben sich nicht abwärts, sondern vielmehr aufwärts krümmt. Dies soll ein Beweis dafür sein, dass die Wurzel in dem specifisch schwereren Quecksilber, — ähnlich wie in der Atmosphäre von der Schwere abwärts — hier passiv aufwärts in ihrer plastischen Verlängerungszone umgebogen wird.

Den Grund dieser Erscheinung hat bereits Frank¹⁾ genügend erläutert, da jedoch Hofmeister in seiner letzten Abhandlung über diesen Gegenstand²⁾ keine Notiz davon genommen hat, so sehe ich mich veranlasst, darauf näher einzugehen.

Es haben bereits viele Forscher — Pinot³⁾, Mulder⁴⁾, Goepfert⁵⁾, Payen⁶⁾, Durand⁷⁾ u. a. — gezeigt, dass die Wurzeln verschiedener Keimpflanzen bis zu einer beträchtlichen Tiefe in das Quecksilber eindringen können. Diese Erscheinung findet Hofmeister „vollkommen selbstverständlich“⁸⁾, namentlich da er selber ähnliche Fälle beobachtet hat. „Die Streckung — sagt er daselbst — der bei Beginn des Eintauchens bereits angelegten neuen Gewebe treibt das Wurzelende nach unten, und es liegt kein Grund vor, dass der plastische Querabschnitt der Spitze der wachsenden Wurzel seine Richtung ändere, da die empordrückende Last der durch die Wurzel aus ihrer Lage gedrängten Quecksilbertheilchen der Wurzelachse parallel wirkt.“ Ich pflichte dieser Erklärung vollkommen bei, jedoch stimmt sie keineswegs mit der Theorie der passiven Abwärtskrümmung der Wurzel überein. Wie wäre es wohl möglich, dass eine Wurzel, deren „Gewebe dicht über der Wurzelspitze sich verhält, etwa wie zäher Lack oder Syrup“⁹⁾ im Stande wäre, sich immer tiefer in das schwere Quecksilber hineinzuarbeiten?

Eine senkrecht aufwärts aufgerichtete Wurzel krümmt sich nach einiger Zeit abwärts, obgleich hier nur die Schwerkraft — also das Ge-

1) Beiträge zur Pflanzenphysiologie. 1858. p. 25.

2) Botan. Zeitung 1869. Sp. 73 ff.

3) Ann. d. sc. nat. T. XVII (1829). p. 94.

4) Ann. d. se. nat. T. XXI (1829). p. 129.

5) Verhandl. des Vereins zur Beförderung des Gartenbaues in den K. Preuss. Prov. Berlin 1831. T. VII. 8. Heft 15. Lief., p. 204.

6) Comptes rend. XVIII. (1844). p. 933.

7) Compt. rend. XX. (1845). p. 1261.

8) Botan. Zeitung 1869. Sp. 73.

9) Botan. Zeitung 1868. Sp. 261.

wicht der sich krümmenden Spitze (bei *Vicia Faba* 0,013 Gr. ¹⁾) — herunterzieht, dort dagegen sollte eine ungefähr 5mal so grosse herauf-treibende Kraft des verdrängten Quecksilbers nicht vermögen, die Wurzelspitze an derselben plastischen Stelle senkrecht zur Seite hinauf zu pressen. Die Wasserschicht, welche die Wurzel im Quecksilber umgiebt, vermindert diesen Druck durchaus nicht, obgleich sie die Möglichkeit des Fortwachsens in dem flüssigen Metall bedingt. Dass sich aber eine unter einem Winkel von 45° in das schwere Metall eingetauchte Wurzel an der Stelle des grössten Wachstums, unter der Wirkung der steten, starken, aufwärts treibenden Kraft, nach oben krümmt, ist ebensowenig für die Plasticität dieser Zone beweisend, wie etwa der Umstand, dass ein durch ein schweres Gewicht gekrümmter Holzstab, wenn er nach einiger Zeit die ihm ertheilte Krümmung beibehält, für die Plasticität — im Sinne Hofmeister's — des Holzes beweisend wäre; vielmehr deutet dies eine Biegsamkeit und im Laufe der Zeit eintretende Aenderung in den Spannungs- und Elasticitätszuständen an.

Hofmeister selber hat bemerkt, dass je stärker die Wurzel ist, desto langsamer ihre Aufwärtskrümmung bei diesem Versuche hervorgebracht wird. Diesen Unterschied hat er bereits zwischen den Wurzeln von *Pisum sativum* und *Vicia Faba* wahrgenommen ²⁾.

Stellt man nun denselben Versuch mit noch stärkeren Wurzeln an, wie z. B. mit denen der Rosskastanie, so überzeugt man sich leicht, dass ihre Wurzeln nicht nur wenn sie auf dem Quecksilber aufliegen, sich abwärts krümmen und in dasselbe eindringen, sondern auch wenn sie unter einem Winkel von 45° in dasselbe eingetaucht sind, sich keineswegs so, wie die schwächeren Wurzeln von *Pisum*, *Zea*, *Vicia* u. a., die dem Drucke des Quecksilbers nicht widerstehen können, aufwärts, sondern, wie ich mich oft überzeugt habe, abwärts krümmen und ungestört weiter wachsen. Ein ähnliches Verhältniss kann man herstellen, wenn man Keimlinge von Erbsen und Weizen auf einem dicken Brei von Modellir-Thon wachsen lässt; hier dringen sämtliche Wurzeln von Erbsen in denselben abwärts, während die Würzelchen von Weizen oft auf seiner Oberfläche lange hinkriechen.

Als ferneren Beweis für die Plasticität des krümmungsfähigen Wurzelstücks führt Hofmeister folgenden Versuch an ³⁾: Es wurden gerade gewachsene Wurzeln von Erbse und Wicke an Brettchen vermittelst zweier abgekühlten Wachstropfen, von denen der eine auf die

¹⁾ Botan. Zeitung 1868. p. 275.

²⁾ Botan. Zeitung 1869. Sp. 75 unten.

³⁾ Pringsh. Jahrbücher III. 1863. p. 101.

Spitze, der andere bald hinter der Stelle des grössten Wachstums angebracht war, so befestigt, dass die krümmungsfähige Zone der Wurzel frei zwischen den beiden Befestigungsstellen lag; die Brettchen wurden darauf senkrecht und zwar so aufgestellt, dass die Wurzeln horizontal zu liegen kamen. Die so an beiden Enden unterstützten krümmungsfähigen Wurzelstücke machten einen sanften, beständig nach oben geöffneten Bogen, was man nach Hofmeister's Auffassung nur so deuten kann, als hätten sich die plastischen Stücke zu Folge eigener Schwere gesenkt. In einem vollkommenen Widerspruche mit dieser Angabe stehen jedoch meine eigenen Beobachtungen. Ich wiederholte diesen Versuch vielfach, nur mit der Modification, dass ich die Wurzelspitze nicht mit warmen Wachs anklebte, sondern sie in eine genau passende, enge Oeffnung eines angeklebten Wachsklumpchens einsteckte, so dass die sich streckende Wurzel wohl in die enge Oeffnung eindringen, aber keineswegs darin weder nach der einen noch nach der anderen Seite sich bewegen konnte. Hierdurch vermied ich zwei nachtheilige Faktoren; zunächst wurde die Wurzelspitze nicht beschädigt, was — wie wir weiter unten sehen werden — zu abnormen Erscheinungen Anlass giebt, dann war der wachsenden Wurzel die Möglichkeit gegeben sich weiter in gerader Richtung zu verlängern. Bei allen auf diese Weise angestellten Versuchen zeigte sich, dass das, zwischen den beiden Stützpunkten befindliche krümmungsfähige Wurzelstück einen bald mehr bald weniger, aber stets nach unten geöffneten Bogen machte.

„In aller Reinheit — sagt Hofmeister¹⁾ — zeigt sich das Abwärtssinken der Wurzelspitzen während des ersten Stadiums der Keimung der meisten Samen, indem das Ende des Würzelchens einer Erbse z. B., kaum aus dem Samen hervorgetreten, mit scharfer und plötzlicher Biegung sich nach unten wendet.“ Dass aber diese Umbiegung keineswegs ein Abwärtssinken, sondern vielmehr ein actives Abwärtskrümmen der hervorbrechenden Wurzelspitze ist, lässt sich leicht nachweisen. Noch leichter als bei der Erbse lässt sich die jähe Abwärtskrümmung der hervorbrechenden Wurzelspitze bei den flachen und daher zu dem Versuche sehr geeigneten Samen von Linse beobachten. Legt man diese Samen zum Keimen — am besten auf einem nassen Filze — mit der einen flachen Seite nach unten, so sieht man, dass die mit der äussersten kaum 1 Mm. langen Spitze aus der Testa hervorbrechenden Wurzeln, bereits eine Andeutung der Richtung abwärts zeigen. Schält man einen solchen Samen von der Testa ab, noch

¹⁾ Bot. Zeitung 1869. Sp. 51.

bevor die Wurzel dieselbe gesprengt hat, so findet man, dass die noch so kleine Wurzel bereits eine geringe Krümmung abwärts besitzt. Es ist klar, dass hier keine Rede von einem Abwärts-sinken sein kann, da ja der Wurzel zwischen den aufgequollenen Cotyledonen und der gespannten Testa kein freier Raum zum Sinken gegeben war. Legt man nun einen solchen Samen hierauf so, dass die früher nach oben gerichtete Fläche jetzt nach unten kommt, so steigert sich zunächst die Krümmung etwas, die Wurzel wächst ein Stück aufwärts, und erst nach einiger Zeit geht die Krümmung in die entgegengesetzte normale über.

Den sichersten Beweis für die active Abwärtskrümmung der Wurzel liefert, wie bereits Frank dargethan, der Johnson'sche¹⁾ Versuch, wo an der äussersten Spitze einer geraden, horizontal aufgestellten Wurzel ein feiner Seidenfaden mit rasch trocknendem Lack befestigt, darauf über eine kleine leicht drehbare Rolle geschlungen und an seinem freien Ende ein, das Gewicht des krümmungsfähigen Wurzelstückes um weniges überwiegendes Gewicht angehängt wird. Das Resultat ist bei allen gut angestellten Versuchen — wo das angehängte Gewicht nicht zu schwer, und die Wurzel einer Krümmung abwärts fähig ist — immer dasselbe, d. h. das krümmungsfähige Wurzelstück krümmt sich abwärts und zieht das schwerere Gewicht in die Höhe. Ich halte es kaum für nöthig, meine eigenen Versuche hierüber, wo Wurzeln von Erbsen sich abwärts krümmten und ein 0,15 Gramm schweres Gewicht um mehrere Mm. in die Höhe zogen, anzuführen, da dies schon so vielfach bestätigt wurde, und auch Hofmeister selbst ähnliche Resultate²⁾ erzielt hat. Freilich erklärte Hofmeister auch diese gegen seine Ansicht zeugenden Thatsachen vom Standpunkte seiner Theorie und sogar auf drei verschiedene Weisen; doch die erste (Bot. Zeitung 1868. Sp. 277 ff.) hat bereits Frank (Bot. Zeitung 1868. Sp. 597 ff.) widerlegt, die zweite (Bot. Zeitung 1869. Sp. 57 ff.) ist, wie jeder unparteiische Leser zugeben wird, viel zu gespannt und künstlich, als dass sie irgend eine Anerkennung finden könnte, und schliesslich die dritte Erklärung (Bot. Zeitung 1869. Sp. 92 ff.), wo Hofmeister bereits eine active Krümmung der Wurzel annimmt, aber sie nur einer unter ungünstigen Bedingungen — wie dies eine Temperatur von + 17° C. und mit Wasserdampf gesättigte Luft sein soll — stattfindenden Entwicklung zuschreibt, dieselbe aber in eine passive um-

1) Edinb. new philos. journal 1828. S. 312. Annalen der Gewächskunde Bd. IV. Heft 4. S. 406. Linnæa Bd. V. 1830. p. 145 des Literaturberichtes.

2) Bot. Zeitung 1868. Sp. 275. Bot. Zeitung 1869. Sp. 93 ff.

gewandelt sehen will, wenn die Temperatur auf $+ 23^{\circ}$ C. erhöht wird und die Wurzeln reichlich mit Wasser benetzt werden, — da alsdann bei dem Johnson'schen Versuch die Wurzeln aufwärts gezogen werden, — wird weiter unten ihre Widerlegung finden, wo ich den Grund dieser Erscheinung experimentell nachweisen werde. Ganz analog mit dieser, ist auch jene Erscheinung, wo horizontal auf nasser Unterlage wachsende Wurzeln ihre Spitze aufwärts richten und erst dann abwärts sinken, welcher Umstand zu einem Streite zwischen Hofmeister und Frank Veranlassung gegeben hat, da der letztere behauptete, dass in solchem Falle die Wurzel ohne vorausgegangene Hebung sich abwärts zu krümmen bestrebt ist und dadurch den nach oben convexen Bogen bewirkt. Erst aus dem letzten Aufsätze Hofmeisters über diesen Gegenstand ¹⁾ erhellt es, dass beide Forscher richtig beobachtet haben, der eine aber stets von Versuchen sprach, die er in feuchtem Raume auf nasser, der andere von solchen, die er auf trockener oder höchstens feuchter Unterlage anstellte, welcher Umstand, wie wir später sehen werden, in der That oft verschiedene Resultate veranlasst.

Bei den austreibenden Knospen vieler Laubbäume — Ulme, Linde, Haselstrauch — nimmt Hofmeister eine active Abwärtskrümmung an ²⁾, als Beweis dafür führt er an, dass unter Umständen diese Incurvation auch über die Lothlinie hinausgehen kann, und dass die eine Kante einer solchen Knospe zum Convexwerden praedisponirt ist, d. h. „wird die Lage des knospentragenden Zweiges im Beginne des Ausschlagens geändert, so wird diejenige Kante der Knospenachse die convexe, welche während der Anlegung und Ruhezeit dem Zenithe zugewendet war.“ Diese beiden Eigenschaften spricht er vollkommen der sich abwärts krümmenden Wurzel ab ³⁾. Doch mit Unrecht; denn einerseits kann man genug Fälle beobachten, wo die sich krümmende Wurzel um ein bedeutendes über die Lothlinie hinaus sich bewegt, — freilich gleicht sich dieses zu viel meistens wieder aus, indem sie bei weiterem Wachsthum wieder in die Normale zurückkehrt; andererseits ist aber auch die Prädisposition einer bestimmten Kante zum Convexwerden in demselben Grade auch bei den Wurzeln zu beobachten. Man hat nur nöthig um dies hervorzurufen eine Wurzel gewaltsam in horizontaler Stellung längere Zeit — 4 bis 8 Stunden — fest zu halten am besten durch Befestigen an einem horizontalen Brette, und darauf sie so umzukehren, dass die früher gegen den Zenith gekehrte Seite

¹⁾ Bot. Zeitung 1869. Sp. 33 ff. 92.

²⁾ Bot. Zeitung 1869. Sp. 89 ff.

³⁾ Bot. Zeitung 1869. Sp. 90.

jetzt gegen den Nadir zu liegen kommt, und nach kurzer Zeit wird man sehen, dass die Prädisposition zur Abwärtskrümmung in der Wurzel bei der früheren Stellung vorhanden war, da sich in diesem Falle die Wurzel aufwärts krümmt d. h. mit der früher dem Zenith zugekehrten Kante convex. Dies hat sowohl bereits Frank dargethan und gewürdigt¹⁾, als auch hat Hofmeister einen ähnlichen Fall früher²⁾ beschrieben; freilich konnte er bei seiner Theorie darauf keinen Werth legen.

Aus alledem ist man zu dem Schlusse berechtigt, dass die Theorie von der passiven Abwärtskrümmung der Wurzel eine unzulässige ist, und dass die Ansicht der activen Krümmung der Wurzel, welche Hofmeister schliesslich in einigen, doch nur, wie er sagt, abnormen, verkümmerten Entwicklungsfällen³⁾ annimmt, die allein richtige sein kann. Frank gebührt nun das Verdienst zuerst nachgewiesen zu haben, dass es eine active Kraft sein muss, die erst durch die Schwerkraft im Inneren der Wurzel ausgelöst, diese zu der Krümmung abwärts nöthigt.

Diese Kraft belegte er mit dem nicht ganz passenden Namen „Geotropismus,“ da auch bei den Rotationsversuchen dieselbe Kraft durch die Centrifugalkraft hervorgerufen wird, hier aber keineswegs nach der Erde hin wirkt.

Wenn jedoch Frank⁴⁾ später diese Kraft auf Grund des Darwin'schen Atavismus dem Instincte der Thiere gleichstellt, so thut er entschieden Unrecht, da ja die Wurzel, wie wir früher gesehen haben, sich keineswegs nach der Lage des Bodens richtet, sondern ganz unabhängig davon gleichwerthig der Schwer- wie auch der Schwungkraft folgt. In dieser Hinsicht würden wir nach so zahlreichen Untersuchungen auf demselben Punkte stehen bleiben, auf den bereits Percival, Lefebure, Meyen und viele andere alte Forscher sich stützten, indem sie die Abwärtskrümmung der Wurzel theils dem Instincte der Pflanzen zuschrieben, theils auch für eine eigenthümliche unerklärliche Wirkung der Lebenskraft allein hielten.

1) Beitrag zur Pflanzenphys. p. 32 u. 33.

2) Bot. Zeitung 1868. Sp. 276.

3) Bot. Zeitung 1869. Sp. 92.

4) Die nat. wagrechte Richtung der Pflanzentheile etc. 1870. p. 89—91.

§ V. Wo und wie wird die active Kraft der Abwärtskrümmung in einer Wurzel durch die Schwer- und Schwungkraft hervorgerufen?

Vor allem habe ich mich bemüht zu ermitteln, ob nicht etwa auf anatomischem Wege über diese Frage Aufschluss gewonnen werden könnte.

Bei der mikroskopischen Untersuchung einer Wurzel bemerkt man zunächst, dass die Wurzelhaube nicht nur bei verschiedenen Pflanzen verschieden weit hinaufreicht, sondern auch, dass sie bei denselben Individuen in den ersten Entwicklungsstadien sich weiter hinauferstreckt, als später; dies lässt sich namentlich gut beobachten bei der Vergleichung einer jungen aus der Testa hervorbrechenden Wurzel und einer weiter entwickelten von *Lens*, *Vicia*, *Pisum* etc.

Wenn unsere in § II. angeführten Beobachtungen gezeigt haben, dass die äusserste Spitze der Wurzel kein Wachsthum erkennen lässt, so beruht dies, wie die mikroskopische Untersuchung zeigt, darauf, dass diese Zone von der sich nicht vergrößernden Wurzelhaube bedeckt ist, an welcher die Marken aufgetragen waren.

An der Spitze der Wurzel — unter dem Schutze der Wurzelhaube — findet eine rege Zelltheilung¹⁾ statt, und es fällt gerade mit der Stelle, wo wir in den oben angeführten Versuchen die grösste Verlängerung der Wurzel beobachtet haben, auch das energischste Längswachsthum der Zellen zusammen, welches weiter aufwärts immer mehr und mehr abnimmt, indem die Zellen in Dauergewebe übergehen. In dieser Zone beginnt auch die Differenzirung der Zellen des Leitzellstranges in Gefässe, Holz- und Markzellen. An dem ausgebildeten Theile einer Wurzel unterscheiden wir²⁾, — in centripetaler Richtung — (vergl. Fig. IV.) eine Schicht von Epidermiszellen (ep), ein verhältnissmässig stark entwickeltes Rindenparenchym (rp) eine Lage kleinerer Parenchymzellen, die das centrale Leitzellbündel umschliessen — Gefässbündelscheide — (gbs); das centrale Leitzellbündel (lzb) besteht aus Holz- (h), Gefäss- (g) und den hier auf das Minimum reducirten Markzellen. Bei einigen Wurzeln kommen noch Baststränge vor, diese liegen alsdann zwischen den Gefässsträngen am Umfange des Leitzellbündels. Bei einer gerade entwickelten Wurzel sind die demselben Cyclus angehörigen Zellen stets von gleicher Dimension und

1) Ohlert *Linnaea* Bd. XI. p. 61. Nägeli *Zeitschr. wiss. Bot.* III. und IV. 1864. p. 186 (Hofmeister).

2) Vergl. Sachs, *Lehrbuch der Botanik* 1870. p. 142.

Beschaffenheit, dieses Verhältniss ändert sich jedoch, wenn dieselbe eine Krümmung beschreibt.

Untersucht man nämlich einen zarten, senkrecht zu der Krümmungsebene geführten Längsschnitt einer gekrümmten Wurzel mikroskopisch, so fällt vor allem auf die ungleiche Dimension der Zellen an der convexen und concaven Kante der Krümmungsstelle. Fig. IV. Dieser Unterschied ist am meisten ausgeprägt an den Zellen der Epidermis und den äussersten Schichten des Rindenparenchyms, sowie um so grösser, je grösser und jähler der Krümmungsbogen der Wurzel ist. Davon kann man sich leicht durch Vergleichen entsprechender Praeparate überzeugen.

Eine vergleichende Zusammenstellung dieser Zellen, wie sie Frank gegeben hat ¹⁾, halte ich für überflüssig, da sie, wie bereits erwähnt, entsprechend der Grösse des Krümmungsbogens variabel sind, so dass, wenn namentlich die Krümmung der Wurzel aus einer Richtung aufwärts erfolgte, die Länge der Epidermiszellen der concaven Kante zu denen der convexen sich oft wie 1 : 6 und darüber verhält. Fig. IV.

Schon bei der Untersuchung des Längsschnittes einer solchen stark gekrümmten Wurzel fällt es auf, dass die Zellen der Epidermis und des Rindenparenchyms der unteren concaven Kante vielfach gegeneinander verschoben, keilförmig zusammengedrückt sind, und nicht selten Falten in den äusseren Conturen des concaven Bogens erscheinen, während die obere convexe Kante eine gleichmässige Spannung und stark ausgeprägte, regelmässige Entwicklung der entsprechenden Zellen zeigt. Das mikroskopische Bild überzeugt uns hiernach mit voller Bestimmtheit, dass die an der convexen Seite gelegenen Zellen eine abnorme Streckung nach allen Richtungen erlitten und dadurch die Zellen der concaven Kante nicht nur an der entsprechenden Vergrösserung gehindert, sondern sogar comprimirt haben, wie dies die vielfachen Falten und Unregelmässigkeiten der concaven Kante andeuten. Vergleichen wir nun die Grösse der Zellen an den beiden Kanten genauer, so finden wir, dass die der convexen sich nicht bloss der Länge nach, sondern auch nach den beiden anderen Dimensionen weit über das normale Mass ausgedehnt haben, während die Zellen der concaven Kante zusammengedrückt erscheinen und in ihren drei Achsen bei weitem hinter dem Mittel zurückgeblieben sind. Vergl. Fig. IV.

Aus vielen Messungen, die ich an stark gekrümmten Wurzeln ausgeführt habe, führe ich nur eine beliebige an; die Werthe sind hier das Mittel aus je 5 Messungen, und zwar betreffen diese nur die erste an

¹⁾ Beitrag zur Pflanzenphys. p. 40.

der Epidermis gelegene Schicht des Rindenparenchyms der beiden Kanten der Krümmungsstelle und dann einer Region weiter unten, wo die Wurzel gerade senkrecht abwärts sich entwickelt hat; es ist noch zu bemerken, dass alle Zellen bereits ihr Wachsthum vollendet haben.

Die Grösse der Zellen der erwähnten Schicht betrug:

	Länge.	Breite.	Dicke.
an der convexen Kante:	0,125 Mm.	0,045 Mm.	0,042 Mm.
an der concaven Kante:	0,02 Mm.	0,025 Mm.	0,026 Mm.
bei normaler Ausbildung:	0,099 Mm.	0,035 Mm.	0,032 Mm.

Diese active Wirkung der oberen Kante lässt sich noch durch folgenden einfachen Versuch veranschaulichen. Schneidet man von einer geraden gut entwickelten Wurzel durch einen langen Secantenschnitt das Rindenparenchym des Fortwachsens fähigen Wurzelendes bis auf den centralen Leitzellstrang fort, und stellt die Wurzel alsdann horizontal so auf, dass die vom Rindenparenchym entblösste Hälfte nach unten, die unverletzte nach oben zu liegen kommt, so sieht man, dass in diesem Falle die Krümmung der Wurzel nicht nur in verhältnissmässig kürzerer Zeit, sondern auch rapider und in einem kürzeren Bogen wie sonst erfolgt. Wird dagegen eine solche Wurzel mit der Schnittfläche nach oben aufgestellt, so krümmt sie sich in den meisten Fällen ebenfalls abwärts, doch stets in einem weiten allmählich fortschreitenden Bogen, oder auch, doch weit seltener — namentlich wenn man die Schnittfläche unvorsichtiger Weise eintrocknen liess — krümmt sie sich zunächst allmählich aufwärts, und erst nach einiger Zeit abwärts. Geht in einem solchen Falle das sich aufwärts krümmende Wurzelstück über die Lothlinie hinaus, wo alsdann die unverletzte Kante dem Zenithe zugekehrt wird, so erfolgt darauf eine rapide stark ausgeprägte Abwärtskrümmung. Man erkennt also daraus, dass im ersteren Falle der die Krümmung verzögernde, im zweiten der dieselbe vorzüglich hervorrufende Faktor entfernt ist.

An dieser Stelle müssen wir auch jener bereits weiter oben in Erwähnung gebrachten, übrigens selten vorkommenden Erscheinung gedenken, wo die Wurzel nicht senkrecht abwärts wächst, sondern unabhängig von der Schwerkraft sich in beliebiger Richtung krümmt. Häufiger als bei allen anderen kann man dies namentlich bei alten Samen von Erbsen und Wicken beobachten. Hier kommt es vor, dass die aus dem Samen hervorbrechende Wurzel bald weniger, bald mehr, sich nach irgend einer Richtung krümmt, oft sogar mehrere schraubenartige Windungen beschreibt, und erst nach einiger Zeit normal der Einwirkung der Schwere folgt. Die concave Kante ist in einem solchen Falle

stets diejenige, welche früher innerhalb des Samens an der Testa, die convexe die, welche an den Cotyledonen — respective Endosperm — gelegen war. Untersucht man eine solche Krümmungsstelle mikroskopisch, so sieht man, dass die Zellen der convexen Hälfte einen normal ausgebildeten, die der concaven dagegen einen krankhaften Habitus zeigen, indem sie wenig entwickelt sind und oft im rudimentären Zustande sich befinden.

Daraus ist man zu dem Schlusse berechtigt, dass in solchem Falle die Zellen derjenigen Kante der Embryonalwurzel, die an der Testa gelegen war, durch das längere Aufbewahren in Folge stärkeren Austrocknens zu späterer normaler Entwicklung unfähig geworden sind. Ein ähnlicher Fall kann aber auch, durch verschiedene äussere Einflüsse veranlasst, erst bei späterer Entwicklung einer Wurzel eintreten, wo alsdann die concav gekrümmte Kante nicht diejenige zu sein braucht, welche im Samen an der Testa gelegen war. Künstlich lässt sich dieselbe Erscheinung leicht hervorrufen, wenn man die Zellen irgend einer Kante der Wurzel an der streckungsfähigen Zone durch behutsame Berührung mit heissem Platindraht zur weiteren Entwicklung unfähig macht. —

Aus all dem vorhin Gesagten ersehen wir, dass wenn eine Wurzel von der Richtung der Lothlinie abweicht, die Schwerkraft in der dem Zenithe zugekehrten Hälfte ein günstigeres Wachsthum der Zellen einleitet als in der anderen nach unten gelegenen; in Folge dessen strecken sich die Zellen der oberen Hälfte bei weitem mehr als die der unteren und bewirken dadurch ein Zusammendrücken der unteren Zellenschichten in ähnlicher Weise, wie ein aus Messing und Eisen zusammengeletheter Stab bei der Erwärmung in Folge stärkerer Ausdehnung des ersten Metalls sich dergestalt krümmt, dass das Eisen an der concaven Seite des Bogens zu liegen kommt.

Ebenso muss die Wurzel in der wachsthumsfähigen Zone eine Krümmung ausführen, die so lange andauert, bis der wachsende Theil der Wurzel in die Richtung der Lothlinie kommt, wo alsdann die Wachsthum Unterschiede sich ausgleichen, und die Wurzel weiterhin sich gerade entwickelt.

Es bleibt uns mithin noch die Art und Weise zu ermitteln, auf welche die Schwerkraft in der oberen Hälfte einer von der Lothlinie abweichenden Wurzel ein günstigeres Wachsthum hervorruft.

Es ist einleuchtend, dass bei einem so complicirten, bis jetzt in seinen Einzelheiten noch unvollkommen bekannten Process, wie das Leben und Wachsthum der Pflanzen ist, die Lösung dieser Frage keine leichte Aufgabe sein wird, und nur an der Hand zahlreicher und sorg-

fältig ausgeführter Versuche dürfen wir hoffen unserem Ziele näher zu kommen.

Es hat sich aus unseren sehr zahlreichen Versuchen das wichtige Resultat — das unseres Wissens bisher noch von Niemandem ausgesprochen worden ist — ergeben, dass: die Abwärtskrümmung der Wurzel nur stattfindet, so lange die Wurzelspitze unverseht ist, dass dieselbe dagegen unterbleibt, sobald diese beschädigt oder entfernt ist.

Wird von einer senkrecht abwärts gerade entwickelten Wurzel die äusserste — bei *Pisum*, *Lens*, *Vicia* ungefähr 0,5 Mm. lange — Spitze, in deren Bereich der unter dem Schutze der Wurzelhaube befindliche Bildungsherd kommen muss, abgeschnitten, so entwickelt sich eine solche Wurzel weiter, indem die bereits in Form des Urmeristems vorhandenen Zellen sich ausbilden und ausdehnen, wird aber hierbei nicht mehr von der Schwerkraft beeinflusst und krümmt sich daher nicht mehr abwärts, sondern verlängert sich stets in der früheren Richtung geradlinig weiter, ganz unabhängig davon, in welche Lage zu der Lothlinie sie nach der Verstümmelung der Spitze gebracht wurde. Fig. II^b. Es geschieht nun oft, namentlich wenn keine Adventivwurzeln entspringen, dass an der abgeschnittenen Stelle nach einigen Tagen ein neuer Bildungsherd entsteht, und eine neue weiter sich entwickelnde Wurzelspitze¹⁾ hervorsprosst; von diesem Augenblicke ab wird nicht nur das neu hinzugekommene, sondern auch das vor der Schnittzone gelegene Wurzelstück, dessen Zellen ihre vollkommene Ausdehnung noch nicht erlangt haben, von der Schwerkraft wieder beeinflusst und richtet sich senkrecht abwärts. — Fig. II^c.

Einen anderen Verlauf zeigt dieser Versuch, wenn die Wurzel vorher einige Zeit in horizontaler Richtung aufgestellt war und alsdann — doch bevor noch irgend eine Andeutung der Abwärtskrümmung bemerkbar wurde — ihre Spitze abgeschnitten wird. Stellt man eine so zugerichtete Wurzel in einem mit Wasserdunst gesättigten Raume in irgend einer beliebigen Richtung auf, so sieht man nach einiger Zeit eine Krümmung eintreten und zwar in dem Sinne, dass stets die früher zenithwärts gekehrte Kante jetzt zu der convexen wird.

1) Von morphologischer Wichtigkeit ist die Erscheinung, dass unter Umständen an der Schnittfläche mehrere Bildungsherde entstehen, und dem entsprechend 2—3 neue Wurzelspitzen hervorbrechen, die sich weiter normal entwickeln.

Es könnte hier vielleicht der Einwand gemacht werden, dass eine so praeparirte Wurzel deshalb einer Krümmung abwärts unfähig ist, weil die Wirkung des herabziehenden Gewichtes, der abgeschnittenen Wurzelspitze verloren geht. Ein zweckmässig angestellter Versuch widerlegt jedoch dieses.

Eine abgeschnittene Spitze wiegt z. B. bei der Linse in saftvollem Zustande kaum 0,001 Grm., wird daher an der Schnittfläche ein Gewicht von 0,007 Grm. angehängt, so müsste dieses noch grössere Wirkung auf das krümmungsfähige Wurzelstück ausüben, wie die entfernte Spitze, folglich müsste es das Wurzelende abwärts ziehen; doch der Versuch zeigt, dass in einem solchen Falle sich die Wurzel trotzdem in der früheren Richtung geradlinig weiter verlängert. Von keinem geringeren Interesse dürfte wohl auch der Versuch sein: das Verhalten einer solchen Wurzel, wenn sie der Quecksilberprobe Hofmeister's unterworfen wird, festzustellen. Zu diesem Zwecke habe ich bei mehreren gut entwickelten, senkrecht abwärts gewachsenen Wurzeln von Erbsen und Linsen die Wurzelspitzen abgeschnitten, und darauf sie unter einem Winkel von ungefähr 45° bis zu einer Länge von 7—9 Mm. in Quecksilber getaucht, sämtliche Wurzeln waren bereits nach 24 Stunden in grösseren oder kleinen Bogen aufwärts gekrümmt und ragten aus dem Quecksilber hervor.

Wir sehen hieraus, dass dieser Versuch Hofmeister's mit unverletzten Wurzeln keineswegs massgebend ist für die passive Abwärtskrümmung der Wurzel, da ja auch die verstümmelten Wurzeln, die notorisch einer Abwärtskrümmung unfähig sind, dieselbe Erscheinung zeigen wie jene, indem sie dem Drucke des Quecksilbers in der wachstumsfähigen Zone nachgeben müssen.

Es ist nun eine von uns ausser Zweifel gestellte Thatsache, dass die Wurzel nur dann einer Abwärtskrümmung fähig ist, wenn ihr Vegetationspunkt, d. h. die Zone, in welcher sich durch rege Theilung die Zellen vermehren, unverletzt ist, und hierdurch erklären sich auch die übrigens selten vorkommenden Erscheinungen, wo scheinbar unverletzte Wurzeln trotz ihres Wachstums der Abwärtskrümmung unfähig sind.

Eine allgemein bekannte Erscheinung ist es ferner, dass die kurzen in Längsreihen der Hauptwurzel entspringenden Adventivwurzeln — bei *Zea Mays*, *Aesculus Hippocastanum* u. a. — sich nicht abwärts krümmen, sondern in ihrer Anlagerichtung geradlinig fortwachsen; eine genauere Beobachtung weist aber auf, dass hier die Thätigkeit des Vegetationspunktes auf das Minimum reducirt ist, und dass ihr Wachsthum nur lediglich auf der Verlängerung schon früher angelegter Zellen beruht.

§ VI. Erklärungsversuche der im Obigen dargelegten Thatsachen.

Wenn wir in Folgendem versuchen für die von uns und Anderen in Bezug auf die Abwärtskrümmung der Wurzel festgestellten Thatsachen eine Erklärung zu geben, so verkennen wir nicht, dass dieselbe vielfach hypothetisch bleiben muss und selbst in den Punkten, welche wir glauben fester begründen zu können, dem Leser um so mehr manches Problematische einzuschliessen scheinen wird, als an dieser Stelle nicht möglich ist eine vollständige und ausführlichere Begründung zu geben.

Unsere Erklärung geht aus von dem Traube'schen Versuche der Bildung einer künstlichen Zelle.

M. Traube¹⁾ hat bekanntlich durch Einführen eines Krystalles von Kupferchlorid in Blutlaugensalz die Bildung einer völlig geschlossenen Membran von Ferrocyanokupfer beobachtet, welche der Diffusion und des Wachstums fähig, sich einer Zellmembran in vielen Stücken analog verhält, während das im Verlauf des Versuches sich in Wasser auflösende Kupferchlorid sich wie ein flüssiger Zellinhalt verhält. Traube hat ferner gezeigt, dass diese künstliche Zelle sich durch fortdauernde Wasseraufnahme continuirlich vergrössert und zwar hauptsächlich in verticaler Richtung, indem die wachsende Zellmembran sich ganz überwiegend an ihrem oberen Scheitel durch Intussusception vergrössert. Nach Traube's scharfsinniger Auffassung beruht diese Erscheinung darauf, dass die Intussusception und in Folge dessen das Wachstum dieser Zellmembran da am stärksten ist, wo die zu ihrer Bildung erforderliche Flüssigkeit — gewissermassen Nährflüssigkeit — am wenigsten concentrirt ist, also an der dem Zenith zugekehrten Region der Zelle, während die sich an der dem Nadir zugekehrten Hälfte derselben unter der allbekannten Wirkung der Schwerkraft ansammelnde, schwerere, concentrirte Lösung für das Wachstum der Zellhaut untauglich ist. Traube hat auch beobachtet, dass eine künstliche, in Form eines vertikalen Schlauches entwickelte Zelle, sobald sie aus der Lothlinie gebracht wird, in derjenigen Zone, die der Spitze benachbart und in grösster Streckung begriffen ist, eine Krümmung erleidet und bei weiterer Vergrösserung in der Richtung senkrecht aufwärts fortwächst.

Ich glaube, dass die hier constatirten Thatsachen auch mit Erfolg für die Erklärung des Wurzelwachstums zu Nutze gezogen werden können.

Es ist klar, dass bei den nach unserer Methode angestellten Ver-

¹⁾ Reichert's und du Bois-Reymond's Archiv 1867.

suchen in feuchter Luft die für das Wachsthum der Wurzel nöthigen Bildungssäfte einzig und allein aus den Cotyledonen kommen können, von denen aus sie nach der Wurzelspitze zuströmen. Dieser Cotyledonarstrom bewegt sich nicht in der Rinde, sondern in dem centralen Leitzellbündel, — wovon man sich durch das sorgfältige Entfernen des Rindenparenchyms einer älteren Stelle der Wurzel bis auf das Leitbündel leicht überzeugen kann, da in diesem Falle die Wurzel sich ganz normal weiter entwickelt. Ist nun die Wurzel senkrecht abwärts gerichtet, so ist die Diffusion der Bildungsäfte von dem centralen Leitbündel aus nach allen wachsenden peripherischen Zellschichten hin als gleichwerthig anzusehen; wird aber die Wurzel in eine geneigte Lage zu der Normalen versetzt, so ist anzunehmen, dass unter dem Einflusse der Schwerkraft die concentrirteren Bildungsäfte, als die schwereren, sich nach derjenigen Hälfte der Wurzel hin stärker ansammeln werden, die dem Nadir, die leichteren mehr verdünnten dagegen nach der, die dem Zenith zugekehrt ist. In der That haben uns die mikroskopischen Beobachtungen zweckmässig geführter Schnitte auf das allerbestimmteste überzeugt, dass an der nach unten liegenden concaven Kante die Zellen der Wurzel mit dem dichtesten Protoplasma derart vollgefüllt sind, dass sie fast undurchsichtig sind, während der Zellinhalt um so dünnflüssiger und durchsichtiger erscheint, in je höher gelegenen Zellschichten er sich befindet, die an der obersten convexen Kante gelegenen Zellen endlich einen klaren fast wässrigen Inhalt führen. (Vergl. Fig. IV.)

Es ist daher auch anzunehmen, dass in Wurzeln, welche sich nicht in der Richtung der Normale befinden — analog wie im Traubenschen Versuche — der Inhalt der Zellen der unteren Hälfte concentrirter und demnach weniger zur Ausscheidung der Zellenmembran befähigt, dass derjenige der oberen Hälfte hingegen mehr verdünnt und zur Bildung von Membranmoleculen geeigneter ist. Die Zellen der oberen Hälfte werden daher besser und schneller wachsen als die der unteren, und somit selbstverständlich eine Krümmung und zwar abwärts bedingen, bis schliesslich das wachsthumfähige Wurzelstück in die Normale zu liegen kommt, wo dann die Diffusion und somit auch das Wachsthum in den entsprechenden Zellschichten gleichwerthig wird, und die Wurzel fortan gerade sich verlängert.

Es ist nun klar, dass, wenn unsere Auffassung richtig ist, in einem solchen Falle, wo dafür gesorgt wird, dass der concentrirte Inhalt der Zellen der unteren Hälfte ebenfalls verdünnt wird, keine Abwärtskrümmung der Wurzel eintreten darf, sondern vielmehr eine Auf-

wärtskrümmung, sobald die Zellen der unteren Kante alsdann stärker wachsen werden als die der oberen. Nachstehender Versuch scheint in der That dies zu bestätigen.

Wird eine gerade, senkrecht abwärts gewachsene Wurzel von *Zea Mays* auf eine Wasseroberfläche horizontal so aufgelegt, dass das Wasser nur die untere Kante der Wurzel benetzt, so krümmt sie sich nicht abwärts, wie man es voraussetzen müsste, sondern sie krümmt sich aufwärts, in der gewöhnlichen Krümmungszone, und hebt dadurch die Spitze von 3—4 Mm. über die Wasseroberfläche; das hierauf über dem Wasser befindliche Stück beschreibt bei fernem Wachstum eine Krümmung abwärts, wodurch die Spitze wieder in Wasser eingetaucht wird; dieses Abwärtswachstum hält so lange an, bis die krümmungsfähige Zone der Wurzel wieder in Wasser anlangt, worauf dann eine neue Hebung der Spitze aus dem Wasser erfolgt, darauf wieder eine Senkung u. s. w.; dies wiederholt sich so lange bis die Wurzel noch eines Wachstums fähig ist, und lässt sich namentlich schön verfolgen an solchen Exemplaren, die keine Adventivwurzeln treiben, oder wo man dies durch Abschneiden derselben verhindert. Fig. V. stellt einen ähnlichen Fall vor, wo eine über Wasser angebrachte, unter einem Winkel von etwa 6° an die Oberfläche angelangte Wurzel von Mais von dieser Richtung ablenkte und horizontal an der Oberfläche 6 Mm. lang fortwuchs, darauf hob sich die 3 Mm. lange Spitze in die Höhe, senkte sich bereits nach 5 Stunden wieder abwärts in Wasser, wuchs 5 Mm. an seiner Oberfläche, hob sich wieder in die Höhe, senkte sich herunter, und dies wiederholte sie 8 Mal (wobei die Wurzel eine Grösse von 13 Cm. erlangte), bis schliesslich die ganze Pflanze in ihrer Entwicklung stockte, nachdem sich bereits 3 Blätter gebildet und die Cotyledonen erschöpft waren. Dieselbe Erscheinung findet auch statt, wenn die Wurzel auf einer nassen, horizontalen Oberfläche eines festen Körpers sich entwickelt, und ist auch bei anderen Pflanzen, wie Weizen, Hafer u. dergl. zu beobachten; bei den Wurzeln von Leguminosen tritt sie sehr selten in diesem Grade ein, wohl aber sieht man, dass bei einer solchen auf Wasser gelegten Wurzel die Krümmung abwärts in einem sehr weiten Bogen allmählich erfolgt und in weitaus selteneren Fällen aufwärts sich krümmt, wie dies auch Hofmeister¹⁾ beobachtet hat.

Durch meine Untersuchungen hat sich ferner herausgestellt, dass die der Aufwärtskrümmung fähige Zone nur um ein sehr geringes hinter der Stelle gelegen ist, wo sonst die Abwärtskrümmung erfolgt, doch immer noch da, wo die Zellen der Wurzel in Streckung begriffen

¹⁾ Pringsh. Jahrb. III. 1863. p. 90.

sind, dass sie nicht selten sogar, wie bei Mais, mit dieser höchst wahrscheinlich zusammentrifft.

An einer solchen Aufwärtskrümmungsstelle übertreffen die Zellen der unteren convexen Kante in ihren Dimensionen die der oberen concaven, und es liegt kein Grund ob, daran zu zweifeln, dass die Ursache einer solchen Aufwärtskrümmung der Wurzel die nämliche ist, wie die der Abwärtskrümmung unter anderen Umständen.

In den Bereich dieser Erklärung gehören auch die verschiedenen, bereits oben angeführten Resultate, die Hofmeister und Frank erzielt haben, indem sie Wurzeln auf einer horizontalen Fläche wachsen liessen; ich habe mich vielfach überzeugt, dass wenn die Fläche, auf der die Wurzel horizontal aufliegt, nicht nass ist, diese stets sich im Sinne Frank's d. h. ohne vorhergegangene Hebung der Spitze abwärts zu krümmen sucht und dadurch einen nach oben convexen Bogen bildet; ist die Fläche aber hinreichend nass, so krümmt sich, aus den angeführten Gründen, zunächst die Wurzelspitze aufwärts, und erst dann, wenn die krümmungsfähige Stelle nicht mehr mit Wasser in Berührung ist und die nach unten diffundirenden schwereren Säfte nicht hinreichend verdünnt werden, krümmt sich die Wurzel abwärts. Dass aber gerade der erstere Vorgang der gewöhnliche und nicht, wie Hofmeister will, der abnorme und nur durch verkümmerte Entwicklung¹⁾ hervorgerufen ist, zeigt sich schon daraus, dass die unter gewöhnlichen Umständen im Freien sich entwickelnde Wurzel, wohl in den wenigsten Fällen eine so hohe Temperatur (+ 23° C.) und reichliche hauptsächlich einseitige Benetzung, was Hofmeister²⁾ als normal annimmt, antrifft. —

Auf die nämliche Weise wie die Schwerkraft ruft auch die Schwungkraft die Krümmung einer Wurzel hervor.

Nach dem bekannten physikalischen Versuche ordnen sich Flüssigkeiten von verschiedenem specifischen Gewicht in einer in rasche Rotation versetzten Röhre in Folge der Centrifugalkraft dergestalt, dass die dichtesten und schwersten am meisten nach Aussen, die leichteren nach Innen zu liegen kommen. Es ist daher auch anzunehmen, dass in einer der Rotation ausgesetzten Wurzel sich die concentrirteren Säfte an der von der Drehungsachse abgewendeten, die verdünnteren an der ihr zugewendeten Kante der Wurzel anhäufen werden, was, wie wir eben gesehen haben, eine Krümmung in der Richtung der Schwungkraft bedingen muss.

¹⁾ Bot. Zeitung 1869. Sp. 92.

²⁾ A. a. O. Sp. 92 ff.

Dass aber in den oben beschriebenen Versuchen, wo das Rad, an dem die Samen zum Keimen angebracht sind, um eine nahezu horizontale Achse so langsam sich dreht, dass die Schwerkraft nicht zur Geltung kommt, und nur in jedem Augenblicke die Stellung des Keimlings zu der Normalen geändert wird, die Wurzel parallel mit der Rotationsachse wächst, erklärt sich daraus, dass nur dann, wenn die Wurzel parallel mit der Drehungsachse gerichtet ist, die Diffusion der Säfte nach allen peripherischen Zellreihen derselben gleichwerthig sein kann, und sie diese Stellung in Folge dessen aus den oben erörterten Gründen einzunehmen genöthigt ist.

Unsere Versuche haben die merkwürdige Erscheinung constatirt, dass die Abwärtskrümmung der Wurzel nur dann stattfindet, wenn die Wurzelspitze unverletzt ist, dass aber mit der Entfernung derselben die Fähigkeit zur Krümmung abwärts aufgehoben wird. Nun ist aber klar und durch die mikroskopische Beobachtung leicht zu erweisen, dass der in steter Zellvermehrung begriffene Bildungsherd an der Wurzelspitze eine grosse Menge Protoplasma, dagegen die nach allen Dimensionen wachsenden Zellen der Verlängerungszone der Wurzel einen sehr wasserreichen Zellinhalt verbrauchen, was beides in den nach unserer Methode angestellten Keimversuchen ausschliesslich aus den Cotyledonen herkommen und im Leitbündel zugeführt werden muss. Ist dagegen der Vegetationskegel entfernt, so hört die Entstehung neuer Zellen an der Spitze der Wurzel und der diesem Vorgange entsprechende Verbrauch von Protoplasma, sowie natürlich auch der Zuleitungsstrom desselben im Leitbündel auf, es wird daher mit dem Abschneiden der Wurzelspitze auch die Ursache entfernt, welche in dem wachsenden Wurzelstücke die Anhäufung von Flüssigkeiten verschiedener Dichtigkeit bewirkt, und es ist demnach nicht zu verwundern, dass in einem solchen Falle die Abwärtskrümmung unterbleibt, da dieselbe nach unserer Auffassung nur das Resultat der Anordnung von Bildungssäften nach ihrem specifischen Gewichte ist. —

Aus den in unserer Arbeit auseinandergesetzten Versuchen ergeben sich folgende Sätze:

1) Bei Keimlingen kann man das normale Wachsthum in einer mit Wasserdampf gesättigten Luft beobachten, wenn man die Cotyledonen oder den Eiweisskörper beständig feucht erhält, ohne dass die Wurzel selbst in Wasser oder feuchten Boden eingesenkt zu sein braucht.

Das Wachsthum der Wurzel hört jedoch auf, sobald die Reservestoffe des Samens erschöpft sind.

2) Das Längenwachsthum der Wurzel findet ausschliesslich in einer verhältnissmässig kleinen Zone hinter der Spitze statt.

3) Die Abwärtskrümmung der Wurzel erfolgt an der Stelle, wo das Längenwachsthum der Zellen sein Maximum erreicht.

4) Die Schwerkraft ruft die Abwärtskrümmung hervor.

5) Die Krümmung der Wurzel ist keine passive, sondern eine active; d. h. die Schwerkraft ruft in der Wurzel, sobald sie nicht in der Richtung der Normale steht, eine Gewebespannung hervor, welche dann ihre Abwärtskrümmung bewirkt.

6) Diese in der Wurzel ausgelöste Gewebespannung beruht auf dem stärkeren Wachsthum derjenigen Zellen, die an der dem Zenith zugekehrten Hälfte der Wurzel liegen.

7) Das günstigere Wachsthum der Zellen dieser Hälfte wird dadurch bedingt, dass der Zellinhalt in der oberen, dem Zenith zugekehrten Seite der Wurzel weit minder concentrirt ist, als in der unteren, dem Nadir zugekehrten Hälfte; was wiederum davon abhängt, dass die concentrirten Säfte, als die schwereren sich nach dem Gesetze der Schwere auf der Unterseite der Wurzel ansammeln.

8) Wird die äusserste Spitze (Vegetationskegel oder Bildungsherd) einer Wurzel abgeschnitten, so wächst diese durch Streckung ihrer Gewebe zwar weiter, ist aber einer Krümmung abwärts nicht mehr fähig.

9) Bildet sich jedoch nach einiger Zeit — was unter Umständen stattfindet — ein neuer Bildungsherd an der jetzigen Wurzelspitze und verlängert sich in Folge dessen an der Schnittfläche die Wurzel weiter, so ist sie auch wieder der Krümmung abwärts fähig.

10) Die Schwungkraft bedingt in analoger Weise und aus analogen Ursachen die Krümmung der Wurzel in der Richtung der Centrifugalkraft, wie die Schwerkraft in derjenigen der Lothlinie.

Figuren - Erklärung.

Tafel I.

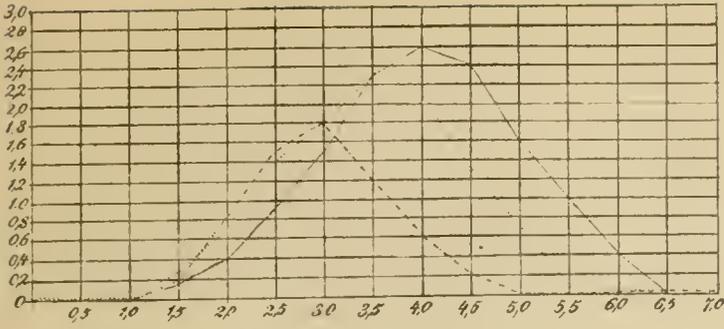
- Fig. I. Curven zur Darstellung der Zuwachsintensität der Wurzeln von *Pisum Vicia*, Lens, wobei die Zeit constant (20 h.) genommen ist; die Länge der Abscissen in der Richtung von A. nach X. entspricht der Grösse des markirten Wurzelstückes von der Spitze aufwärts; die Coordinaten entsprechen der Grösse des Zuwachses des entsprechenden Wurzelstückes nach 20 stündigem Wachstum. (Zu Seite 3.)
- Fig. II^a. Eine ursprünglich gerade und in Abständen von 0,5 mm. graduirte Wurzel der Erbse in der Richtung aufwärts aufgestellt (α), dann in der Zone des grössten Wachsthums zwischen 3,5 und 4 mm. abwärts gekrümmt. (Zu Seite 4.)
- Fig. II^b. Eine gerade, senkrecht abwärts gewachsene und in Abständen von 0,5 mm. graduirte Erbsenwurzel, deren äusserste Spitze (Sp.) abgeschnitten, wurde in horizontaler Stellung befestigt; die Wurzel verlängert sich beträchtlich, ist aber einer Abwärtskrümmung unfähig. (Zu Seite 21.)
- Fig. II^c. Eine auf gleiche Weise (wie II^b) behandelte Erbsenwurzel; sie hatte zunächst sich ebenfalls gerade weiter entwickelt; nach 3 Tagen brach aber aus der Schnittfläche (sf) eine neue Wurzelspitze (nws) hervor, die dann der Schwere folgend sich abwärts krümmte. (Zu Seite 21.)
- Fig. III. versinnlicht den auf Seite 8 beschriebenen Apparat, wo das Wasserrad (wr) bei seiner Umdrehung mittelst der in den Pendelschlitz (psch) des um die Achse (a) drehbaren Pendels (p) eingreifenden Kurbel (k) das Pendel in eine schnelle Schwingung versetzte. Oben am Pendel befindet sich der Glaskolben (glk), in dem die Samen zum Wachsen angebracht waren.

Fig. IV. stellt die in Fig. 2^a mit sg bezeichnete Stelle eines senkrecht zu der Krümmungsebene dieser Wurzel geführten Schnittes dar; (ep) Epidermis, (rp) Rindenparenchym, (gbs) Gefässbündelscheide, (lzb) Leitzellbündel, (h) Holzzellen, (g) Gefässe. (Zu Seite 17.) Die Zellen der dem Nadir zugekehrten Wurzelhälfte sind kleiner als diejenigen der dem Zenithe zugewendeten; auch sind die Zellreihen der oberen Kante (b) regelmässig gespannt, während die der unteren in ihrer Anordnung gestört und Falten (a) bilden. (Vergl. Seite 18.) Der Inhalt der unteren Zellschichten der Wurzel ist viel dichter als derjenige der oberen. (Vergl. Seite 24.)

Fig. V. Eine Wurzel von Zea Mays, die zunächst in der Lage a. an die Wasseroberfläche (wo) angelangt, sich in Richtung von b. aufwärtskrümmte, dann wiederum in der Richtung von c. abwärts, in jener von d. aufwärts, und 16 Mal hintereinander dergleichen Krümmungen ausführte; die Adventivwurzeln wurden bald bei ihrem Hervorbrechen abgeschnitten. (Vergl. Seite 25.)

Taf. I.

I.

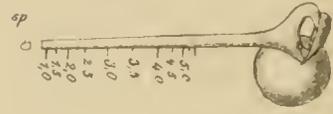


Pisum sativum

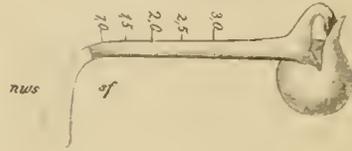
Vicia sativa

Lens esculenta

II b

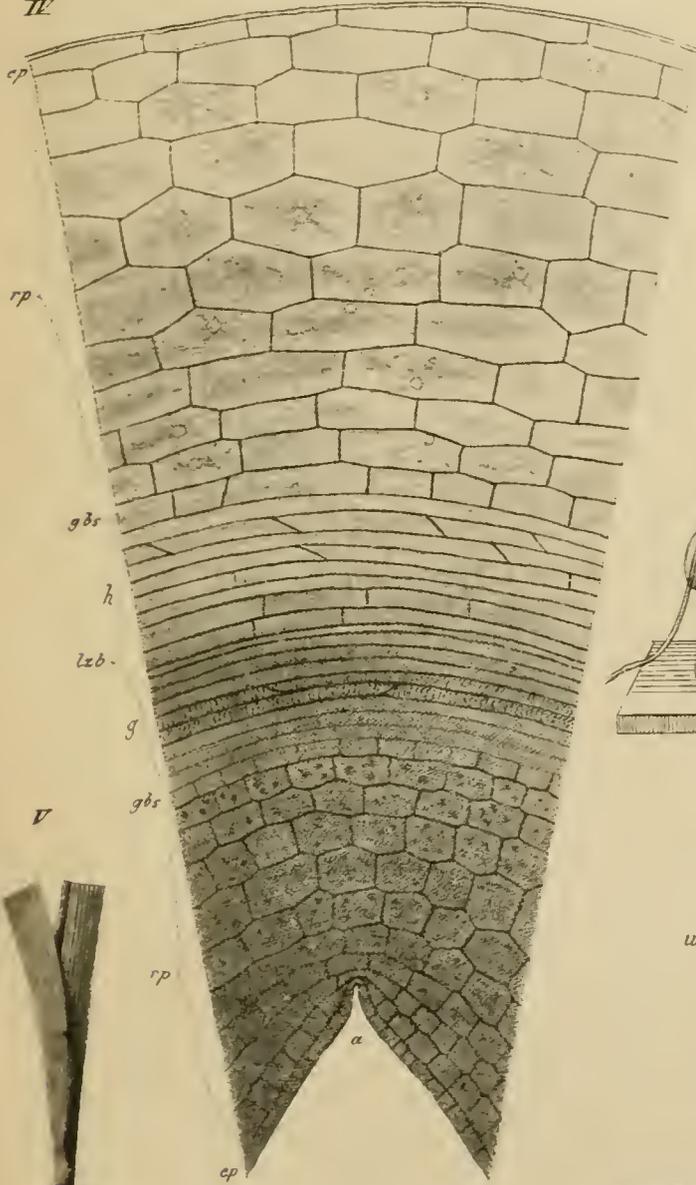


II c

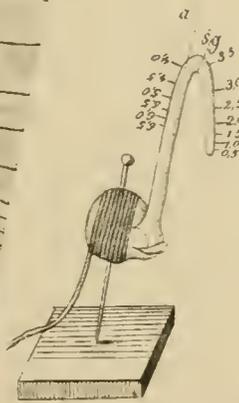


IV

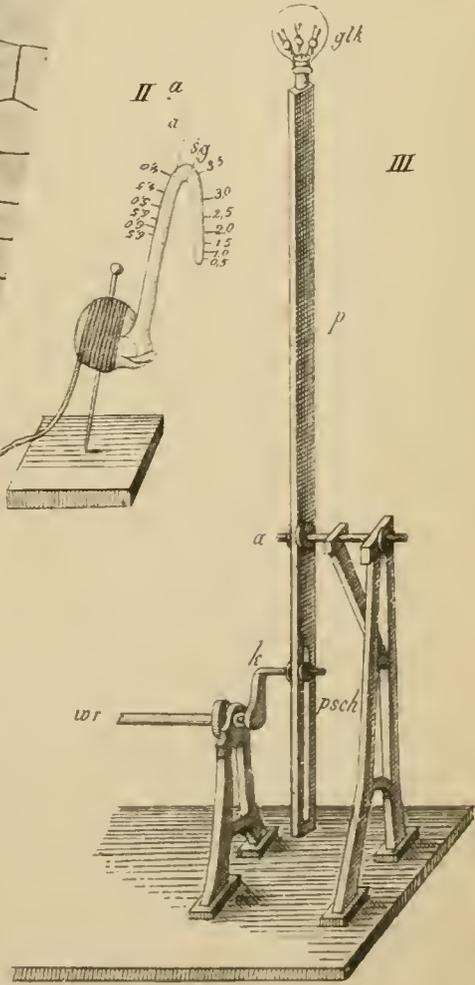
b



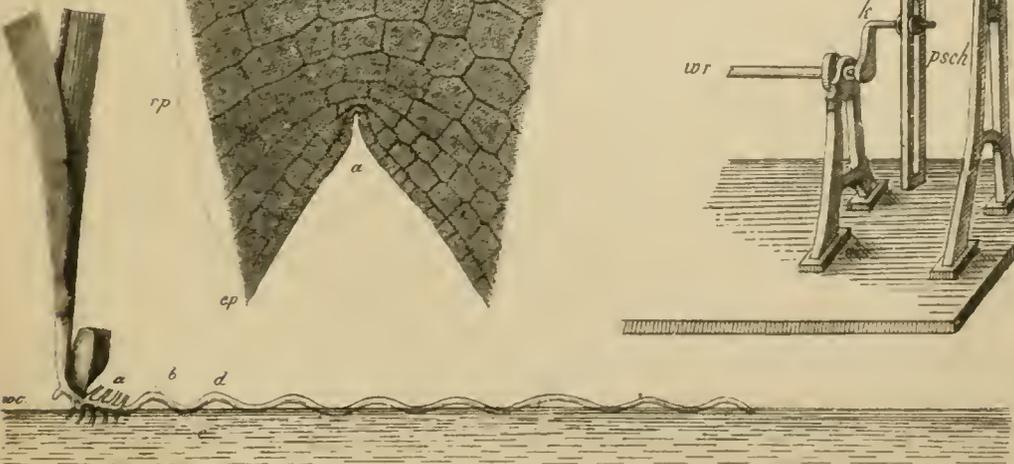
II a



III



V



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Biologie der Pflanzen](#)

Jahr/Year: 1872

Band/Volume: [1_2](#)

Autor(en)/Author(s): Ciesielski Theophil

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel 2-30](#)