

XXIV.

Über die von Ch. Darwin behauptete Gehirnfunction der Wurzelspitzen.

Von

Dr. Emil Detlefsen.

«It is hardly an exaggeration to say that the tip of the radicle thus endowed and having the power of directing the movements of the adjoining parts, acts like the brain of one of the lower animals; the brain being seated within the anterior end of the body, receiving impressions from the sense organs and directing the several movements.»¹⁾

Mit diesem Satze schließt CH. DARWIN das Résumé seiner Untersuchungen über die Reizbarkeit der Wurzeln. Alle Krümmungen wachsender Wurzelspitzen, mit alleiniger Ausnahme der durch Druck auf die einige Millimeter oberhalb der Wurzelspitze liegende Partie hervorgebrachten, werden von DARWIN betrachtet als Reizkrümmungen, dadurch hervorgerufen, dass der Reiz allein auf die Wurzelspitze einwirkt, und dass diese dann die über ihr liegenden Partien der Wurzel zu Krümmungen veranlasst. Für eine derartige Krümmung reizbarer Pflanzentheile, hervorgerufen durch einen Reiz, der auf von ihnen entfernt liegende, sich selbst nicht oder doch nur unmerklich bewegend Organe einwirkt, lassen sich leicht Analogien im Pflanzenreiche auffinden. Dagegen steht es bis jetzt ohne Beispiel da, dass ein und dasselbe Organ nicht bloß Reizempfindungen verschiedener Art aufnimmt, sondern dieselben auch zu unterscheiden im Stande ist, und je nach der Art der empfundenen Reize verschiedene Bewegungen ausführen lässt.

1) CHARLES DARWIN, The power of movement in plants, pag. 573. Die kritische Studie von WIESNER über dies Werk, betitelt: »Das Bewegungsvermögen der Pflanzen«, erhielt ich leider erst, als meine Arbeit schon vollendet war, und ich konnte dieselbe daher nicht berücksichtigen. Es freut mich, constatiren zu können, dass ich in manchen wesentlichen Punkten zu Resultaten gelangt bin, die mit denen WIESNER'S übereinstimmen.

Auch die Vergleichung der Wurzelspitze mit dem Gehirn eines niederen Thieres vermag seine Ansicht nicht plausibler zu machen, denn die einzelnen Centra des Gehirns reagiren doch auch auf sämtliche sie treffenden Reize in derselben Weise. Außerdem erhalten sämtliche reizbaren Organe im Thier- und Pflanzenreich ihre Perceptionsfähigkeit erst, wenn sie auf einer bestimmten Stufe der Entwicklung angelangt sind; embryonale Gewebe ermangeln der Reizbarkeit. Nun sind es aber gerade die im Zustande embryonaler Gewebe befindlichen Vegetationspunkte der Wurzeln, von denen DARWIN behauptet, dass sie eine völlig beispiellose Perceptionsfähigkeit besitzen sollen. Zwar könnte man bei oberflächlicher Lectüre des DARWIN'schen Buches darüber in Zweifel sein, ob er wirklich den Vegetationspunkt als das Centralorgan für alle Bewegungen betrachtet, denn er spricht immer nur von der Wurzelspitze. Doch folgender Satz¹⁾ benimmt darüber jeden Zweifel: »the sensitiveness of the tip cannot be accounted for by its being covered by a thinner layer of tissue than the other parts, for it is protected by the relatively thick root-cap.« Von dem Gewebe des Vegetationspunktes, das die Wurzelhaube umschließt, sind nun nicht etwa bestimmte, verschieden gelagerte Zellcomplexe als die Centra für die verschiedenen Bewegungen zu betrachten, denn DARWIN sagt ausdrücklich²⁾, die Empfindlichkeit der Wurzelspitze für Gravitation, Differenzen der Luftfeuchtigkeit und Druck betreffend: »and it would be an advantage, perhaps a necessity, for the interweighing and reconciling of these three kinds of sensitiveness, that they should be all localised in the same group of cells which have to transmit the command to the adjoining parts of the radicle, causing it to bend to or from the source of irritation.«

Da mir aus den oben angeführten Gründen das Vorhandensein einer solchen Organisation der Wurzelspitze unwahrscheinlich war, auch DARWIN's Experimente, wie weiter unten genauer mitgetheilt werden soll, mancherlei Bedenken zulassen, habe ich über diesen Gegenstand eine Experimental-Untersuchung angestellt, deren Resultate hier vorliegen.

Die Arbeit wurde von mir während der diesjährigen Sommerferien im botanischen Institute zu Würzburg begonnen und in den wesentlichsten Punkten vollendet. Herrn Hofrath v. SACHS, der mich dabei in jeder Weise aufs freundlichste unterstützt hat, sage ich hiermit meinen ergebensten Dank.

Die Temperatur war während der Monate Juli und August eine ziemlich hohe, das Wachsthum der Wurzeln daher ein recht ausgiebiges, doch habe ich sämtliche für die vorliegenden Fragen irgendwie in Betracht kommenden Versuche während der folgenden Herbstmonate September

1) l. c. pag. 550.

2) l. c. pag. 544.

und Oktober bei einer Temperatur, die zwischen 10 und 20° schwankte, wiederholt, um dem Einwurfe zu entgehen, dass ich Wesentliches übersehen hätte, weil ich nicht bei günstiger Temperatur arbeitete.

I. Reizbarkeit der Wurzelspitzen für Berührung und seitlichen Druck.

Um zu sehen, wie Wurzeln Hindernisse im Boden, auf die sie aufstoßen, überwinden, befestigte DARWIN Bohnenwurzeln (*Vicia Faba*) so, dass sie nahezu senkrecht auf unter ihnen liegende Glasplatten aufstießen, oder er kittete dünne Holzsplitter auf mehr oder weniger steil aufgerichtete Glasplatten, so dass an den Glasplatten hinabwachsende Wurzeln auf die Holzsplitter aufstoßen mussten. Er beobachtete dann immer eine nach kurzer Zeit eintretende Krümmung der Wurzeln. Leider ist nicht angegeben, in welchem Medium die Wurzeln sich bei diesen Versuchen entwickelten. Es scheint fast, als ob sie sich in feuchter Luft befunden hätten. Jedenfalls waren die Bedingungen keine normalen, denn an gesunden, in Erde wachsenden Wurzeln habe ich eine Abplattung der Wurzelhaube beim Auftreffen auf einen festen Gegenstand niemals bemerken können. Auch passt der Ausdruck »zart« (»delicate«) durchaus nicht für die Beschaffenheit der Haube einer gesunden Wurzel. Dieselbe ist vielmehr ein sehr derbes und festes Gewebe, was man sofort bei Anfertigung eines mikroskopischen Längsschnittes durch eine Wurzelspitze an dem Widerstande fühlt, den das Messer beim Hindurchdringen durch die Wurzelhaube zu überwinden hat. Da sich die Krümmung auf eine Strecke von 8—10 mm erstreckte, so folgert DARWIN daraus, dass dies nicht eine direkte Wirkung des Druckes auf die Wurzelspitze sein kann, denn: »the radicles did not present the appearance of having been subjected to a sufficient pressure, to account for their curvature.«¹⁾ DARWIN selbst hat gezeigt, dass eine senkrecht abwärts wachsende Faba-Wurzel, wenn sie in ihrer Verlängerung gehemmt wird, einen Druck von $\frac{1}{4}$ Pfund (?) ausüben kann.²⁾ Wenn auch die Anstellung des Versuches, der zu diesem Resultate führte, nicht ganz vorwurfsfrei ist, immerhin wird doch der Druck, den eine nach unten vordringende Wurzelspitze beim Auftreffen auf eine feste Unterlage auszuhalten hat, hinreichend sein, um die Biegung der Wurzel zu erklären, und dass diese Biegung nicht in der älteren ausgewachsenen Wurzel, sondern vorwiegend innerhalb der wachsenden Region derselben stattfindet, kann nicht befremden, da Wurzelspitzen für längere Zeit andauernde Druckwirkungen sich wie plastische Körper verhalten.³⁾ Doch kann bei dicken, wenig biegsamen Wurzeln ein seitlicher Druck auf die Spitze immerhin.

1) l. c. pag. 130.

2) l. c. pag. 74.

3) SACHS, Lehrbuch, IV. Aufl. pag. 752.

sich bis zu beträchtlicher Größe steigern, ehe sie sich biegen. Feuchte Löschpapierblätter unter einem Winkel von circa 45° von den Wurzeln getroffen, werden von ihnen durchbohrt, auch wenn sie in mehrfacher Lage übereinander liegen. ¹⁾ Horizontale Wurzeln von *Vicia Faba* sind, während sie sich in feuchter Luft geotropisch abwärts krümmen, im Stande, einen vertikal nach oben wirkenden Druck von fast 1 g zu überwinden. ²⁾

Hiermit steht ein Experiment von DARWIN in direktem Widerspruch. Er ließ eine senkrecht hinabwachsende Fabawurzel auf ein Blatt Stanniol auftreffen, das über feuchten Sand ausgebreitet war; die Wurzel bog sich seitwärts, ohne auf dem dünnen Stanniolblatt die geringste Vertiefung hervorzubringen. ³⁾ Da die Annahme, dass schon der geringste seitliche Druck das Wachstum der gedrückten Stelle alterirt (pag. 434), nicht genügt, die Krümmung der höher gelegenen Partien der Wurzelspitze zu erklären, so kommt DARWIN zu der Vermuthung, dass die vorliegende Erscheinung eine Reizbewegung sei, eine Vermuthung, die er durch Versuche über die Wirkung von an die Wurzelspitze angeklebten kleinen Körperchen bestätigt findet.

Den von DARWIN beschriebenen Versuch habe ich oft wiederholt, aber immer mit entgegengesetztem Erfolge: Die Stanniolblätter wurden immer von den Wurzeln durchbohrt. Die benutzten Stanniolstücke waren selbstverständlich ohne Löcher und hatten eine mittlere Dicke von 0,0074 mm. Dieselbe wurde berechnet aus dem Gewicht eines genau rechteckigen Stanniolblattes von gemessener Größe (120 qcm wiegen 0,6656 g) mit Zugrundelegung eines spec. Gewichtes von 7,47 für gewalztes Zinn. ⁴⁾ DARWIN giebt die Dicke der von ihm benutzten Stanniolplatte zu 0,00042 bis 0,00079 engl. Zoll (0,003—0,02 mm ⁵⁾) an, ohne mitzutheilen, wie er diesen Werth, der zwischen auffallend weiten Grenzen schwankt, gefunden hat.

Von meinen Versuchen mögen nur folgende hier angeführt werden:

1) Drei in Sägespänen gezogene Keimpflanzen von *Vicia Faba* mit Wurzeln von 2—3 cm Länge wurden in mit lockerer feuchter Erde gefüllte Blumentöpfe so gesetzt, dass die vertikal nach unten gerichteten Wurzeln ungefähr einen Centimeter weit von einem Stanniolblatte entfernt waren. Dies Stanniolblatt war mit Siegellack fest über eine ebene, weit ausgebohrte Korkplatte gespannt, die auf dem Boden des Blumentopfes lag, so dass die Stanniolplatte die runde dort vorhandene Öffnung bedeckte. Beginn des Versuches 11. August 10 Uhr Vormittags. Am Abend desselben Tages war noch nichts zu bemerken, am nächsten Morgen aber hatten sämtliche

1) SACHS, diese »Arbeiten« Bd. I, pag. 213 Anm.

2) SACHS, ibidem pag. 454.

3) l. c. pag. 73 u. 434.

4) WAGNER, Chemische Technologie, VI. Aufl. pag. 75.

5) 0,02—0,03 mm loc. cit. pag. 73 ist ein Druckfehler.

Wurzeln das Stanniol durchbohrt und waren noch 2—3 mm durch dasselbe hinabgewachsen. Temperatur der Erde 20—21° C.

2) Einen großen Blumentopf füllte ich zur Hälfte mit feuchten Sägespänen. Darauf legte ich ein Stanniolblatt. Auf dasselbe wurden wieder feuchte Sägespäne geschichtet, in die ich mit der einige Millimeter langen Wurzel senkrecht nach unten 7 Keimpflanzen von *Vicia Faba* legte, 4—2 cm oberhalb des Stanniolblattes. Dann wurde der Topf ganz mit Sägespänen angefüllt. Nach 2 Tagen hatten alle Wurzeln das Stanniol durchbohrt, mit Ausnahme von zweien, die schlecht gewachsen waren und die Stanniolplatte in dieser Zeit noch nicht erreicht hatten. Temperatur im Mittel 19° C. 9.—11. September 1884.

3) An die Korkplatte eines großen Glasrecipienten, wie SACHS dieselben bei seinen Versuchen über Wurzelwachsthum in feuchter Luft und in Wasser anwandte¹⁾, wurden drei Keimpflanzen von *Vicia Faba* an langen Nadeln so befestigt, dass ihre senkrecht nach unten ragenden Wurzeln nur wenige Millimeter von einer auf dem Boden des Recipienten wagerecht ausgebreiteten Schicht lockerer Erde entfernt waren. Die Cotyledonen der Pflanzen waren mit einer dünnen Lage nasser Watte bedeckt. Auf der Erde lag ein Blatt Stanniol. 11. August 1884 11 Uhr Vormittags. Als die hinabwachsenden Wurzeln das Stanniolblatt erreichten (ihre Länge war jetzt 1—2 cm), brachten sie auf demselben einen Eindruck hervor, der, während das Stanniol sich ringsum faltete, von Stunde zu Stunde tiefer wurde. Als ich dann um 3 Uhr Nachmittags am folgenden Tage den Deckel des Recipienten abhob, hatten alle Wurzeln das Stanniol durchbohrt und waren in der darunter liegenden weichen Erde gerade weiter gewachsen. Temperatur 20—21° C.

4) Ein kreisförmiger Ring von starkem Zinkblech, Durchmesser 15 cm, Höhe 3 cm, wurde auf seiner Unterseite mit einem Netz von kreuzweis verlaufenden Bindfäden überspannt (Abstand der Fäden 1,5 cm). Darauf wurde ein Blatt Stanniol gelegt. Den so gebildeten Behälter füllte ich mit feuchten Sägespänen, als Keimboden für 27 Erbsen, die vorher 24 Stunden lang im Wasser gelegen hatten. Die Entfernung der Erbsen von dem Stanniolblatt betrug 1 cm. Der so hergerichtete Apparat wurde an der Wand eines Zimmers mit einem am oberen Rande des Blechringes befestigten Bindfaden so aufgehängt, dass der durch das Stanniolblatt gebildete Boden desselben mit dem Horizont einen Winkel von 30—40° bildete. Die Temperatur schwankte während des Versuches zwischen 12 und 15° C. Beginn des Versuches am 28. November 1884. Nach 2 Tagen waren 12 und nach 3 Tagen waren 22 Wurzelspitzen durch das Stanniol hindurch gewachsen. Da die Luft in dem Zimmer recht trocken war, hörten sie auf zu wachsen, nachdem sie 3—4 mm weit senkrecht nach unten gewachsen

1) Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg, Bd. I, pag. 387.

waren. Als nach 5 Tagen die Sägespäne ausgeleert wurden, zeigte sich, dass eine Erbse überhaupt nicht gekeimt hatte, also waren von 26 Erbsenwurzeln nur 4 nicht steif genug gewesen, um das Stanniolblatt zu durchbohren.

Diese Versuche zeigen mit Bestimmtheit, dass durch einen Druck, auch wenn derselbe seitlich auf die Wurzelspitze wirkt, und wenn die Temperatur ziemlich niedrig ist, wie in unserm letzten Versuche, doch nicht ein Reiz auf die Wurzelspitze ausgeübt wird, der sie veranlasst, sich zu krümmen. Selbst ziemlich dünne und biegsame Wurzeln (Erbsenwurzeln) können recht beträchtliche mechanische Widerstände überwinden, ohne sich zu krümmen. Wenn DARWIN ein anderes Resultat erhielt, so kann nur eins die Ursache davon sein: die von ihm benutzte Wurzel ist welk gewesen. DARWIN giebt an¹⁾, dass die Empfindlichkeit der Wurzelspitzen am größten sein soll bei 55—60° F. (12,8—15,5° C.) und dass sie bei höherer Temperatur abnimmt und schon bei einer Temperatur von wenig über 20° C. verschwindet. »It appears that a temperature of about or rather above 70° F. destroys the sensitiveness of the radicles, either directly or indirectly through abnormally accelerated growth.« (Wie man sich das letztere zu denken habe, ist mir unverständlich.) Wenn also in der Mitte des Sommers die Temperatur der oberen Bodenschichten dem Wachsthum der Wurzeln am günstigsten ist und dieselben sich dort nach allen Richtungen hin ausbreiten, ermangeln sie dieses Tastvermögens, das ihnen ermöglichen soll, ihren Weg auf den Linien des geringsten Widerstandes zu suchen, und das dann vorhanden sein soll, wenn die Wurzeln nur wenig wachsen. Die vorliegenden Versuche beweisen, dass die Wurzeln bei keiner Temperatur für Druck empfindlich sind.

Zur Entscheidung der Frage: wodurch kommen die Krümmungen wachsender Wurzelspitzen zu Stande, wenn dieselben im Boden auf Hindernisse treffen? können nur Versuche mit gesunden Wurzeln, die unter durchaus normalen Bedingungen in Erde wachsen, dienen. Solche Versuche hat DARWIN aber nicht angestellt.

Ich ließ die Wurzeln in mit lockerer Erde gefüllten Zinkkästen hinter Glaswänden wachsen²⁾, auch in der Behandlung der Erde richtete ich mich genau nach den von SACHS³⁾ gegebenen Vorschriften. Benutzt wurden zu den Versuchen die Hauptwurzeln von *Vicia Faba* (große und kleine Varietät), *Quercus Robur*, *Pisum sativum* und *Zea Mais*. Am meisten wurden Erbsenwurzeln angewandt. Nachdem die Pflanzen in Sägespänen so weit gekeimt waren, dass ihre Wurzeln eine Länge von 3—5 cm hatten, wurden dieselben, der Glasscheibe anliegend, so weit in möglichst verti-

1) l. c. pag. 142.

2) SACHS, Arbeiten a. d. bot. Institut, Bd. I, pag. 388.

3) ibidem.

kaler Richtung in die lockere Erde hinabgeschoben, dass ihre Spitze nur noch 1,5 cm weit von dem Gegenstande (Plättchen aus Kork, Holz oder Glas), auf den sie aufstoßen sollte, entfernt war. Da unter diesen Umständen immer noch mehrere Stunden vergingen, ehe die Wurzelspitze das Hindernis erreichte, war somit Gelegenheit geboten, zu sehen, ob nicht durch das Umpflanzen Störungen des Wachstums, die Krümmungen zur Folge hatten, hervorgerufen waren. Durch Beobachtung dieser in Erde gerade abwärts wachsenden Wurzeln überzeugt man sich leicht, dass die Ansicht DARWIN'S¹⁾, wonach bei dem Hineindringen der Wurzeln in den Boden das Dickenwachsthum ihrer Spitzen, die den Boden aus einander drängen, mitwirken soll (wie trockene Holzkeile, wenn man sie anfeuchtet, Steinblöcke spalten), auf einem Verkennen der thatsächlichen Verhältnisse beruht.

Von den vielen, mehrere Tage hindurch von mir beobachteten und während dieser Zeit wiederholt gezeichneten Wurzeln mögen folgende hier als Beispiele aufgeführt werden. Eine 3 cm lange Erbsenwurzel war am 12. October Abends in die feuchte lockere Erde vertikal eingesetzt. Am 13. October, 2 Uhr Nachmittags, erreichte sie einen horizontalen, der Glasplatte fest anliegenden Holzstreifen. Die Lage ihrer Spitze wurde durch ein auf das Glas aufgeklebtes Dreieck von gummirtem Papier genau markirt, was, wenn die Lage der Spitze sich änderte, von Zeit zu Zeit wiederholt wurde. Auf jedes dieser Papierdreiecke wurde vorher mit Bleistift der Zeitpunkt vermerkt, wann es aufgeklebt wurde. Schon nach 20 Minuten ist eine geringe Krümmung der Wurzel bemerkbar, die dann von Stunde zu Stunde deutlicher wird und nach 7 Stunden, nachdem die Wurzel die feste Unterlage berührte, ihr Maximum erreicht hat (13. October, 9 Uhr Nachmittags). Die Länge der gekrümmten Partie der Wurzel bleibt immer, wenn Wurzeln, die auf feste Unterlagen drücken, sich krümmen, vom Beginne der Krümmung an unveränderlich dieselbe, d. h. die Krümmung schreitet nicht von der Spitze aus nach oben hin vor, wie ich dies immer bei Krümmungen, die durch Verletzung der Wurzelspitze hervorgerufen werden, fand. Auch ist in diesem Falle die Lage der am stärksten gekrümmten Stelle der Wurzel eine völlig andere, was weiter unten genauer aus einander gesetzt werden soll. In vorliegendem Falle war die sich krümmende Partie der Wurzel 13 mm lang, wahrscheinlich sogar noch ein wenig länger, doch ist es ja, wenn der Krümmungsradius eine gewisse Grenze überschreitet, ganz unmöglich, die Krümmung noch zu erkennen. Das Verhalten der Wurzel am 13. October, 9 Uhr Nachmittags, ist folgendes: Die Wurzelspitze liegt jetzt dem Holzstreifen unter einem Winkel von 40° an, sie ist während der letzten 7 Stunden um 2 mm vorwärts geglitten, entsprechend ihrer Lage und dem auf sie wirkenden Druck, der

1) l. c. pag. 76 und 77.

sich jetzt in zwei Componenten, eine vertikale und eine horizontale, zerlegen lässt. Die am stärksten gekrümmte Partie der Wurzel ist jetzt 7 mm von der Spitze entfernt. Der Krümmungsradius derselben beträgt auf der concaven Seite 3 mm. Die am stärksten gekrümmte Stelle der Wurzel ist seit dem Anfang des Versuches dieselbe geblieben, nur hat sie sich durch das Wachsthum der zwischenliegenden Partien der Wurzel um 4 mm von der Spitze entfernt, oder richtiger gesagt: die Spitze hat sich von ihr entfernt. Die unterste, 5 mm lange Partie der Wurzel ist noch immer so wenig gekrümmt, dass man das Vorhandensein der Krümmung nur durch Anlegen eines Lineals erkennen kann. Bei verletzten Erbsenwurzeln liegt dagegen das Maximum der Krümmung nur 3—4 mm von der Spitze entfernt. Am 14. October, 9 Uhr Vormittags, ist die Spitze der Wurzel seit der letzten Beobachtung um 5,5 mm weiter über das Holzstückchen in horizontaler Richtung hingeglitten. Dies ist nicht einfach durch Wachsthum der Wurzel bedingt, denn die Krümmung der oberen, nach unten gerichteten Partie hat sich bedeutend verringert, sie umfasst jetzt bei einem Krümmungsradius von 5 mm auf der concaven Seite einen Bogen von 105° . Der hinter der Spitze liegende Theil der Wurzel ist nahezu horizontal. Die Spitze selbst ist schräg abwärts gerichtet, so dass sie die Oberfläche des Holzstückchens unter einem Winkel von 50° berührt. Die Wurzel hat jetzt die von SACHS beschriebene und abgebildete Form¹⁾ angenommen, die man immer an den Spitzen von horizontal über eine feste Unterlage hin wachsenden Wurzeln findet. Die Wurzel wurde noch bis zum 16. October beobachtet: immer war ihre Spitze seitlich der Unterlage fest angedrückt, ohne sich jemals von derselben wegzukrümmen. Temperatur $17,5—19^{\circ}$ C. Die anfängliche Krümmung der älteren Partie der Wurzel war am 16. October fast völlig verschwunden.

Beobachtungen bei verschiedenen Temperaturen zwischen 10 und 20° C. ergaben immer dasselbe Resultat, nur traten die Erscheinungen bei niedrigeren Temperaturen langsamer ein.

Die von mir benutzten Holzstückchen hatten keine völlig glatte Oberfläche, dadurch vermehrten sie den Reibungswiderstand, den die Wurzelspitze beim Seitwärtsgleiten überwinden muss, wodurch die Krümmung der Wurzel bedeutend vermehrt wird. Bei einer anderen, gleichzeitig beobachteten Erbsenwurzel lag die am stärksten gekrümmte Stelle der Wurzel 5 mm über der Wurzelspitze. Oberhalb derselben war die Wurzel ebenfalls, aber in sehr flachem Bogen und nach entgegengesetzter Richtung gekrümmt, so dass die Wurzel also S-Form hatte, ein Fall, der bei senkrecht aufstoßenden Wurzeln ziemlich häufig ist. 46—47 mm oberhalb der Spitze wurde die Krümmung unmerklich.

1) l. c. pag. 447 ff.

Eine Erbsenwurzel war nicht völlig vertikal nach unten gewachsen, sie traf die horizontale Holzunterlage daher unter einem Winkel von 86° . Die Spitze begann sofort sich seitwärts zu schieben. Schon nach $3\frac{1}{2}$ Stunden war sie 3 mm von der Stelle entfernt, wo sie die Unterlage getroffen hatte, und bildete mit derselben einen Winkel von 40° . Das Maximum der Krümmung lag 4,5 mm oberhalb der Spitze. Die merklich gekrümmte Partie der Wurzel war 6 mm lang.

Obgleich, wie die oben beschriebene Durchbohrung von Stanniolblättern zeigt, und wie auch besonders bei senkrecht auftreffenden Wurzeln leicht aus den oft über die Grenze der wachsenden Zone hinaus sich erstreckenden Krümmungen zu sehen ist, die Wurzelspitze mit beträchtlichem Drucke sich der Unterlage anpresst, findet doch niemals ein Fortkrümmen derselben von der Unterlage statt. DARWIN'S eigene Versuche lassen erkennen, dass Wurzeln, die mit ihren Spitzen auf berusste, mehr oder minder gegen den Horizont geneigte Glasplatten aufstießen, 20 bis 40 mm weit, also Tage lang, den Glasplatten angedrückt, über dieselben hinwuchsen, ohne sich, wie die zurückgelassenen Spuren zeigen, von den Glasplatten fortzukrümmen. Man vergleiche bei DARWIN die Figuren 18, 19, 21, 27 und 41 (p. 29, 30, 39 und 55). Es sind völlig zusammenhängende Linien von beträchtlicher Länge, von denen nur einzelne in Folge der von der Wurzelspitze ausgeführten Nutationen auf sehr kurze Strecken an einer Stelle unterbrochen sind (Fig. 19 B und C, 27 A, 41 B). Diese Unterbrechungen sind nur Bruchtheile von Millimetern lang, ein Beweis dafür, dass das Aufhören des Contactes zwischen Wurzelspitze und Glasplatte nur sehr kurze Zeit gedauert haben kann. Wäre wirklich eine Empfindlichkeit der Wurzelspitzen für Druck vorhanden, dann hätten auf den berusteten Platten nicht zusammenhängende, sondern nur unterbrochene Linien entstehen können, denn es ist ja gerade das Charakteristische einer Reizbewegung, dass sie durch im Organismus vorhandene Spannkkräfte bewirkt wird, deren Auslösung durch eine von außen auf ihn übertragene Bewegung stattfindet. Darum sind erstens der Impuls und die geleistete Arbeit incommensurabel, und zwar so, dass die in der Reizbewegung sich äußernde Energie unvergleichlich viel größer ist, als die Energie des Impulses, zweitens aber muss eine Reizbewegung auch dann noch fort-dauern, wenn der sie auslösende Reiz aufgehört hat. Wurzelspitzen, die in ihrem Wachsthum gehemmt werden, krümmen sich aber nur dann, wenn der Druck, den sie auszuhalten haben, eine bestimmte, von der Steifheit der Wurzel abhängige Grenze überschreitet, und die Krümmung dauert nur so lange an, bis der sie bedingende Druck aufhört. Es ist also diese Krümmung der Wurzelspitze eine, durch den Druck und die damit zusammenhängende Dehnung der einen Seite und Compression der anderen bedingte Änderung des Wachsthums derselben,

was ja ohne Weiteres verständlich ist nach dem, was man über den Einfluss von Druck und Dehnung auf wachsende Pflanzentheile weiß.

Ferner sind die Reizbewegungen der Organismen doch immer Vorgänge, die für dieselben in irgend einer Weise nützlich sind. Hier hätten wir aber ein Beispiel von Reizbarkeit, die schädlich für die Pflanze wirken müsste. Denn eine in den Boden eindringende Wurzel muss Widerstände in demselben überwinden. Eine Wurzel, die aber schon durch Berührung veranlasst wird, sich wegzukrümmen, würde hierzu untauglich sein.

Vergleicht man die Zeit, die unter sonst gleichen Umständen und bei nahezu gleichem Wachsthum verschiedener Wurzeln vergeht, bis sie sich beim Aufstoßen auf einen Widerstand krümmen, so zeigt sich, dass sie nur von der Steifheit derselben abhängig ist. Die dünnen Spitzen von mehrere Centimeter langen Hauptwurzeln des *Phaseolus multiflorus* krümmen sich z. B. viel rascher, als diejenigen von *Vicia Faba*, von denen DARWIN auf Grund seiner Versuche mit angeklebten Cartonstückchen behauptet¹⁾, dass sie viel empfindlicher für Druck sein sollen. Als eine Eichenhauptwurzel von 20 mm Länge in Erde auf ein um 45° gegen den Horizont geneigtes Glasplättchen aufstieß, glitt sie mit ihrer Spitze 4,5 mm weit über dasselbe abwärts, ohne dass irgendwo eine Krümmung bemerkbar wurde. Wenn ich die Wurzelspitzen auftreffen ließ auf glatte Glasplatten, oder mattgeschliffene oder solche, die mit feinen Sägespänen oder mit Glasstaub beklebt waren, immer trat, wie dies nach dem Obigen ja auch gar nicht anders zu erwarten war, die Krümmung der Wurzelspitze ganz in derselben Weise ein, wie bei der Anwendung von Holz- oder Korkstückchen, was doch nicht hätte der Fall sein können, wenn die Wurzeln durch die Berührung harter Gegenstände mehr als durch diejenige weicher gereizt würden.

Da bei den im Boden vorwärts dringenden Wurzelspitzen eine solche Reizbarkeit für Druck eben so wenig existirt, als bei solchen, die in feuchter Luft oder in Wasser wachsen, so müssen die von DARWIN bei Bedeckung einer Seite der Wurzelspitze mit einem fest anhaftenden kleinen Gegenstände beobachteten, höchst merkwürdigen Krümmungserscheinungen in anderer Weise als durch einen Reiz, den die Berührung auf die Spitze ausübt, erklärt werden. Es war mir schon von vornherein unklar, wie man von Berührung der Wurzelspitze durch einen festen Körper reden kann, wenn ein Stückchen Carton oder Glas mit Gummiwasser, das in der feuchten Luft natürlich nicht eintrocknen konnte, an dieselbe angeklebt ist. Die Wurzelspitze berührt ja nur das Gummiwasser, nicht aber den Gegenstand, der überall durch das Gummiwasser von ihr getrennt ist. Wollte man also behaupten, dass die Wurzelspitze dennoch das Vorhandensein des Cartonblättchens fühlte und sich deshalb von demselben fort-

1) l. c. pag. 164.

krümmte, so müsste man annehmen, dieselbe sei mit einer Art Tastsinn begabt, der nicht bloß bei direkter Berührung, sondern auch auf geringe Entfernungen hin wirkt. DARWIN scheint in der That Ähnliches anzunehmen. Wie hätte er sonst die Gegenstände, die er an die Wurzelspitze befestigen wollte, mit dicker Schellacklösung, die sich in kurzer Zeit durch Verdunsten des Alkohols in einen festen Körper verwandelt, daran festkleben können. Wusste er doch aus seinen eigenen Versuchen (p. 147), dass selbst ein sehr dünner Schellacküberzug, an einer Seite der conischen Wurzelspitze angebracht, dieselbe veranlasst, sich von dieser Seite fortzukrümmen. Und doch klebte er auf entgegengesetzte Seiten von Fabawurzeln mit Schellacklösung je ein Stück Carton und ein Stück dünnes Papier, und als die Wurzeln dann auf der Seite convex wurden, wo das Cartonstückchen befestigt war, schließt er¹⁾: »These experiments suffice to prove that the apex of the radicle possesses the extraordinary power of discriminating between thin card and very thin paper, and is deflected from the side pressed by the more resisting or harder substance«. Also durch die harte Schellackkruste hindurch sollen die Wurzeln im Stande sein, zu fühlen, ob hinter derselben Carton oder dünnes Papier sich befindet! Ja noch mehr. An die Spitze einer Fabawurzel wurde ein Stückchen Goldschlägerhaut gelegt, darüber eine Schicht Schellack und dann noch ein viereckiges Cartonstückchen.²⁾ Dass die Wurzelspitze auch das Vorhandensein des letzteren noch fühlen sollte, scheint doch nicht gerade wahrscheinlich.

Wie übrigens durch einen, an einer vertikal abwärts hängenden Wurzelspitze befestigten Gegenstand ein Druck auf dieselbe ausgeübt werden soll (p. 149: »prolonged, though very slight, pressure«), ist mir unerfindlich. Darum kann ich auch nicht einsehen, welchen Nutzen es gewährt, zu bestimmen, welche Gewichtsmenge Schellack, in Lösung an die Wurzelspitze gebracht und dann dort zu einer harten Kruste eingetrocknet, noch eine Krümmung derselben hervorrufft.³⁾

Die Anwendung von Klebstoffen zur Befestigung der Cartonstückchen u. s. w. bringt überhaupt große Übelstände mit sich. Wendet man dickflüssige, alkoholisirte Schellacklösung an, so ist eine schädigende Wirkung des Alkohols auf die Wurzelspitze nicht ausgeschlossen. Noch bedenklicher ist die Benutzung von Asphaltlack oder Canadabalsam, womit DARWIN an den Spitzen der in Wasser tauchenden Keimwurzeln von *Gossypium herbaceum* Stückchen Glas oder Carton befestigte.⁴⁾ Es ist bei der Giftigkeit des in diesen Klebemitteln enthaltenen Terpentins⁵⁾ durchaus nicht zu

1) l. c. pag. 149.

2) pag. 137, Versuch 11.

3) l. c. pag. 147.

4) l. c. pag. 168.

5) Die schädliche Wirkung der Terpentindämpfe zeigt sich deutlich, wenn man ein mit Terpentin begossenes Blatt Fließpapier unter eine Glasglocke legt, unter der sich lebende, abgeschnittene Pflanzentheile, z. B. Blüten, befinden. Schon nach 2 Stunden

verwundern, wenn »the radicles did not keep healthy for long time«. Daher ist immerhin der Verdacht nicht ausgeschlossen, dass eine locale Schädigung durch das Terpentinöl schon wenige Stunden nach Anwendung des Lackes oder des Balsams stattgefunden hat. Selbst dickes Gummiwasser ist nicht ohne Wirkung auf die Wurzelspitzen, wie das ja auch kaum anders zu erwarten war, nachdem von WILSON (Unters. d. bot. Inst. zu Tübingen, Heft 1, p. 3) nachgewiesen ist, dass ein Tropfen Gummilösung selbst durch die stark cuticularisirte Haut der Epidermiszellen auf der Blattoberseite von *Buxus sempervirens*, *Ilex* und *Ficus elastica* hindurch Wasser den unterliegenden Geweben entzieht. Dem entsprechend fand ich auch, dass einige Fabawurzeln, deren Spitzen seitwärts¹⁾ mit dickflüssigem Gummiwasser betupft waren, nach 10 Stunden sich deutlich von der benetzten Seite fortgekrümmt hatten. Wenn also DARWIN sagt: »thick gum-water by itself induces no action« (p. 133), ist dies dahin zu berichtigen, dass Gummilösung eine geringe, kaum bemerkbare Krümmung hervorruft. Ich habe daher bei meinen Versuchen die Anwendung von Klebstoffen ganz vermieden, indem ich ungeheuer dünne Glasblättchen anwandte, die wegen ihrer Biogsamkeit den Wurzelspitzen sich gut anschmiegen und ohne Klebemittel Tage lang an denselben haften bleiben. Diese Glasblättchen stellte ich mir her, indem ich die zugeschmolzene Spitze einer Glasröhre von 1—2 mm Durchmesser über einer Gebläselampe bis zum Schmelzen erhitzte und sie dann zu einem so dünnen Ballon aufblies, dass dessen Wände im auffallenden Lichte ein lebhaftes Farbenspiel zeigten. Nur solche Stückchen, die dieses Irisiren in hohem Grade besitzen, sind dünn genug, um für unsere Versuche dienen zu können.

Da Wurzeln nach längerem Verweilen in feuchter Luft immer mehr oder weniger welk sind (man vergleiche die Versuche von SACHS über diesen Gegenstand l. c. p. 409 und 410), konnte ich mich nicht entschließen, meine Pflanzen in feuchter Luft sich entwickeln zu lassen, bis die Wurzeln die gewünschte Lage hatten, wie DARWIN dies bei seinen Versuchen mit *Vicia Faba* that. Er weichte Samen 24 Stunden lang in Wasser ein und befestigte sie dann, die Mikropyle unten, in Recipienten, wie die

sind dieselben schlaff und durchscheinend geworden. Sie sehen aus wie erfroren. Ebenso wirken Nelkenöl und Zimmtöl. Das letztere bewirkte, in der oben angegebenen Weise angewandt, schon nach 35 Minuten ein Aufhören der Protoplasmaströmung in den Filamenthaaren von *Tradescantia virginica*. Nach 1 $\frac{1}{2}$ Stunde war das Protoplasma aller Fäden getödtet. Ein Streifen Jodkaliumstärkepapier hatte sich in der mit Zimmtöldampf gesättigten Luft während dieser Zeitdauer stark gebläut, wie ein völlig gleicher Streifen unter einer daneben stehenden Glocke, die neben den *Tradescantiablüthen* feuchten Phosphor enthielt. Hier war die Plasmaströmung in den Filamenthaaren auch noch nach 3 Stunden völlig normal. Die giftige Wirkung ätherischer Öle beruht also nicht auf der Ozonbildung durch dieselben.

1) Die verschiedenen Seiten der Papilionaceenwurzeln bezeichne ich nach SACHS l. c. pag. 402.

von SACHS benutzten, die halb mit Wasser gefüllt waren und deren Wände und Deckel feucht gehalten wurden. Dass unter solchen Verhältnissen die Wurzeln kränkelten, ist leicht verständlich, und so kommt es wohl, dass DARWIN Wurzeln von nur 4 cm Länge ($1\frac{1}{2}$ engl. Zoll) als »oldish and therefore less sensitive« bezeichnete (p. 452). Eben so sagt er p. 530: »nine radicles (which were rather too old for they had grown to a length of from 3 to 5 cm)«. Stehen doch unter normalen Bedingungen wachsende Fabawurzeln, wenn sie diese Länge erreicht haben, gerade auf der Höhe ihrer Entwicklung. Ich ließ die 24 Stunden lang eingeweichten Samen immer in feuchten Sägespänen keimen, bis die Wurzeln eine Länge von 3—4 cm hatten (DARWIN verwandte die Wurzeln von *Vicia Faba* bisweilen schon bei einer Länge von 4 mm und weniger). Ehe sie zu den Versuchen benutzt wurden, ließ ich sie dann noch gewöhnlich eine halbe Stunde lang in reinem Brunnenwasser liegen. Krumme Wurzeln waren selbstverständlich von den Versuchen ausgeschlossen. Etwa denselben noch anhängende Sägespäne wurden durch Abspülen entfernt, dann wurde die Wurzelspitze mit einem weichen Leinwandläppchen sorgfältig abgetrocknet und an dieselbe ein kleines Stückchen von dem oben erwähnten dünnen Glase behutsam mit einem Bausch Watte angedrückt, worauf sie in derselben Weise, wie bei DARWIN'S Versuchen, in einem Recipienten vertikal über Wasser befestigt wurden. Der Recipient wurde dann völlig verdunkelt. Schon nach 8—10 Stunden war in den meisten Fällen eine Krümmung der Wurzeln bemerkbar, die dann oft noch bis zum nächsten Tage zunahm. Die Convexität der Krümmung lag ausnahmslos auf der von dem Glasblättchen bedeckten Seite. Dass diese überaus merkwürdige Erscheinung nicht durch die Verhinderung der Transpiration und somit durch höhere Turgescenz der Zellen der convex werdenden Seite hervorgerufen ist, zeigt folgender Versuch: 7 in der oben angegebenen Weise hergerichtete Eichenwurzeln ließ ich mit den Spitzen in Wasser eintauchen. Von 4 Wurzeln fielen im Laufe des Tages die Glasblättchen ab, sie blieben daher auch gerade. Die übrigen 8 krümmten sich in durchaus normaler Weise, die eine so sehr, dass ihre Spitze am zweiten Tage senkrecht nach oben gerichtet war. Es ist somit nur noch die Möglichkeit vorhanden, dass der Abschluss des atmosphärischen Sauerstoffs von der einen Seite der Wurzelspitze und eine dadurch hervorgerufene, mehr oder weniger weit gehende Schädigung derselben die Ursache der Krümmung ist. Hiervon überzeugt man sich leicht durch mikroskopische Untersuchung von Wurzelspitzen, die mehrere Tage lang einseitig mit Glasblättchen bedeckt waren. So fand ich, als ein Glasblättchen der Spitze einer Erbsenwurzel in Luft 2 Tage lang angelegen hatte, unterhalb desselben alles Gewebe bis an den Pleurorocylinder zerstört, die Zellen waren geschrumpft und lösten sich beim Schneiden von den tieferen, gesund gebliebenen Geweben ab.

Dickere Glasstückchen, z. B. Deckglassplitter, haften auch der Wurzel-

spitze Tage lang an, bringen aber, da sie dieselbe nur in wenigen Punkten berühren, keine Krümmung hervor. Dagegen rufen kleine Goldschaumblättchen, die man ohne Klebemittel an die eine Seite der Wurzelspitze andrückt, eine sehr starke Krümmung hervor. Doch handelt es sich hier offenbar, eben so wie bei manchen Experimenten DARWIN'S, nicht bloß um eine Schädigung der Wurzelspitze durch Luftabschluss, sondern daneben findet auch eine Verletzung durch aufgenommene giftige Stoffe statt. Das von mir benutzte Schaumgold war nämlich kupferhaltig und die Schwärzung der Wurzelspitze unterhalb des Goldschaumblättchens (Beobachtungen an Fabawurzeln) ließ ein Eindringen des Kupfers in dieselbe vermuthen.

Da bei Anwendung von Glasblättchen eine Krümmung der Wurzelspitzen schon dann eingetreten ist, wenn mikroskopisch noch keine Veränderung in den Zellen der Wurzelhaube unterhalb des Glasblättchens sich nachweisen lässt, folgt daraus, dass auch eine Schädigung derselben durch Luftmangel schon die beschriebenen Krümmungen bedingt.

Eben so ruft ein Tropfen Schellacklösung, an der Spitze der Wurzel seitlich angebracht, immer eine Beschädigung derselben hervor, die zwar nach 24 Stunden bei Eichenwurzeln noch nicht sichtbar war, obgleich alle sich deutlich gekrümmt hatten. Als ich dagegen die mikroskopische Untersuchung 3 Tage nach Anbringung des Schellacktropfens (Temperatur schwankend um 15°) vornahm, fand ich nicht bloß die Zellen der Haube und des Dermatogens, sondern auch eine mehr oder minder große Schicht von dem Periblem angehörenden Zellen unter dem Schellack getödtet. Das Protoplasma hatte sich gebräunt und war trübe geworden. Eine von den untersuchten Wurzeln war ringsum mit Schellack überzogen, aber auf der einen Seite war die Schellackschicht dicker. Hier war auch die Verletzung der Wurzel am bedeutendsten und die sich krümmende Wurzel war auf dieser Seite convex geworden (DARWIN'S »Unterscheidungsvermögen für verschieden harte Körper«!). Übrigens beschreibt DARWIN selbst eine Thatsache, die eine Schädigung der Spitze durch den Schellack beweist, und die ich auch bei Bedeckung der einen Seite der Wurzelspitze mit dünnen Glasblättchen bemerkte. Es krümmt sich nämlich die Wurzelspitze oft schon nach 24 Stunden, nicht selten aber auch erst nach längerer Zeit, so weit sie von Glas oder Schellack bedeckt ist, in entgegengesetzter Richtung, als die obere Partie der Wurzel, so dass also die bedeckte Seite der Wurzel hier concav wird. Diese Erscheinung, die man auch bei anderen einseitigen Verletzungen der Wurzelspitze beobachten kann, hat darin ihren Grund, dass die beschädigte Seite der Wurzel mehr als die ihr gegenüberliegende in ihrem Wachsthum gestört wird. Es ist das also ganz dieselbe Erscheinung, die auch an den älteren Theilen der Wurzel beobachtet werden kann, wenn man 3—4 mm oberhalb der Wurzelspitze auf einer kleinen Strecke einseitig den Zutritt der Luft zur Wurzel verhindert, oder

wenn man hier die Zellen der einen Seite mit Höllensteinlösung vergiftet. Die hierdurch hervorgerufenen Krümmungen betrachtet DARWIN¹⁾ als völlig analog den von SACHS beschriebenen Erscheinungen²⁾, die man beobachtet, wenn die wachsende Region einer Wurzel seitlich einem festen Körper anliegt, was zum mindesten sehr gewagt erscheinen muss. Dass eine so lange Zeit vergeht, bis eine verletzte Wurzelspitze concav wird, ist eine Folge ihres langsamen Wachstums und ihrer geringen Biogsamkeit.

Eben so wie Wurzelspitzen auf der verletzten Seite convex werden, wenn man sie einseitig mit Höllenstein ätzt, kann man auch dieselbe Krümmung durch Ätzung mit anderen giftigen Stoffen, z. B. Kupfervitriol oder Ätzkali, hervorrufen. Doch haben diese Versuche das Missliche, dass man nie genau weiß, wie weit das Gift in die Wurzel eingedrungen ist, und dass zweitens die Wirkung des Giftes keine momentane ist; daher eignen sich kleine Schnittwunden, und wenn man eine Zerstörung größerer Gewebepartien wünscht, Brandwunden viel besser zum Studium der durch Verletzungen hervorgerufenen Krümmungen. Die letzteren wurden dadurch hervorgerufen, dass ich mit dem Ende eines dunkelroth glühenden, dünnen Glasstabes die Wurzelspitze einen Moment berührte. Sowohl die Annäherung als die Entfernung des Glasstabes muss sehr rasch geschehen. Dadurch, dass man den Glasstab fester oder weniger fest an die Wurzelspitze andrückt, hat man es in seiner Gewalt, größere oder kleinere Wunden hervorzubringen. Um immer über die Natur der eintretenden Krümmung im Klaren zu sein, wurde vorher auf der Seite, die verletzt werden sollte, an der älteren Partie der Wurzel mit chinesischer Tusche eine feine Linie parallel der Achse der Wurzel gezogen. Dieser Methode, eine größere Partie der Wurzeloberfläche zu zerstören, gebe ich vor der von DARWIN angewandten (Entfernung einer größeren Gewebelamelle durch einen tangentialen Längsschnitt) den Vorzug, weil es leichter ist, so das Gewebe einer bestimmten, vorher genau markirten Seite der Wurzelspitze zu zerstören (bei den Papilionaceen immer einer der Flanken der Wurzel), ohne dabei andere Theile der Wurzel zu verletzen, und weil ferner, wie vergleichende Versuche zeigten, das Wachstum der Wurzelspitze viel weniger durch eine Brandwunde, als durch eine Schnittwunde gleicher Ausdehnung gestört wurde. Da die Krümmungen in völlig gleicher Weise eintreten an Wurzeln, die sich in Erde, in feuchter Luft oder in Wasser befinden, ließ ich die für den Versuch hergerichteten Wurzeln meist in Wasser eintauchen.

Trifft die seitliche Brandwunde die Wurzelspitze neben dem Vegetationspunkte oder nur wenig oberhalb desselben, so werden die verletzten Wurzeln ausnahmslos auf der Seite der Wunde convex. Aufgetragene Tuschmarken, deren gegenseitiger Abstand bei Beginn des Versuches 2 mm

1) l. c. pag. 455 ff.

2) l. c. pag. 437 und 438.

betrug, und von denen die unterste neben der Spitze des Vegetationspunktes lag, so dass ein durch sie hindurch gelegter Querschnitt diese Spitze getroffen hätte, ließen mich erkennen, dass die Krümmung der Wurzel an ihrer Spitze beginnt und von dort aus nach oben hin fortschreitet. Bei günstiger Temperatur (19° — 26° C.) fand ich die unterste, 2 mm lange Zone der Hauptwurzeln von *Phaseolus multiflorus*, die sich wegen ihrer Biogsamkeit gleich den Erbsenwurzeln gut zu derartigen Versuchen eignen, nach einer Stunde deutlich gekrümmt. Nach und nach krümmen sich nun auch die höher gelegenen Partien der Wurzel, und nach 3 Stunden erstreckt die Krümmung sich über 2 (Erbsenwurzeln) oder höchstens 3 Zonen (*Phaseolus vulgaris*). Dann ist die Ausbreitung der Krümmung nach oben hin beendet. Nur ausnahmsweise dauert sie bei dieser Temperatur noch kurze Zeit länger an. Die gekrümmte Partie ist also gewöhnlich weniger als 4, im Maximum aber 6 mm lang. Die am stärksten gekrümmte Partie liegt immer in der zweiten Zone, ist also 2 bis 4 mm von der Spitze entfernt, und hier fand, wie aus dem Auseinanderücken der Marken ersichtlich, bei den beobachteten Wurzeln auch das stärkste Wachsthum statt. Wenn man 8—9 Stunden nach der Verletzung die Länge der gekrümmten Partie der Wurzel misst, ist es klar, dass man dieselbe, da ja die Wurzel inzwischen gewachsen ist, zu lang finden muss. DARWIN sagt über die Länge der gekrümmten Partie bei *Phaseolus multiflorus* (pag. 165): »the curvature from the slightly cauterised side of the tip extended along the radicle for a length of nearly 10 mm«, was also nicht so zu verstehen ist, als krümmte sich nach der Verletzung ein Stück der Wurzel von dieser Länge. In den nächsten Stunden vermehrt sich dann noch die Krümmung der gekrümmten Partien beträchtlich, um dann nach längerer oder kürzerer Zeit sich wieder abzuflachen und fast völlig zu verschwinden. Nur die oberen, inzwischen ausgewachsenen Zonen der Wurzel bleiben schwach gekrümmt. Die meist schon vor dem Ablauf von 24 Stunden eintretende Einkrümmung der Spitze, an deren concaven Seite die Wunde liegt und die immer nur ein sehr kurzes Stück der Wurzel umfasst, wurde bereits oben besprochen.

Sind zwei gegenüberliegende Seiten einer Wurzel verletzt, so wird bei der eintretenden Krümmung immer diejenige Seite der Wurzelspitze convex, deren Wunde eine größere Ausdehnung hat. Ist nur eine Seite verwundet, so tritt, so lange die Wunde sich allein auf den Vegetationspunkt und die unmittelbar angrenzenden Gewebe beschränkt, immer dieselbe Krümmung ein, die Wurzel wird immer auf der verletzten Seite convex, die Ausdehnung der Wunde möge sein, welche sie wolle. Die Art der Krümmung bleibt immer dieselbe, sei es, dass nur die Wurzelhaube verletzt wurde, oder dass ein mehr oder minder großer Theil des Vegetationspunktes zerstört wurde. Es kann also die Ursache der Krümmung nur die Verletzung der Wurzelhaube sein. Dadurch,

dass diese Krümmung auch dann in völlig normaler Weise eintritt, wenn die ganze conische Wurzelspitze durch die glühende Glasstange zerstört ist, bis auf die Wurzelhaube der gegenüberliegenden Seite und wenig derselben unmittelbar anliegende Zellschichten, sind alle anderen Erklärungsversuche dieser Erscheinungen ausgeschlossen, am gründlichsten und vollständigsten aber wohl der von DARWIN gewählte, denn wie kann von einer Reizung der Wurzelspitze noch die Rede sein, wenn überhaupt gar keine Wurzelspitze mehr vorhanden ist.

Bekanntlich umschließt die Wurzelhaube eine ziemlich lange Strecke der Wurzelspitze, bei einer kräftigen Fabawurzel z. B. fand ich sie 5,5 mm weit in festem Zusammenhang mit dem unterliegenden Gewebe. Zwischen der Wurzelhaube und dem inneren Gewebe besteht eine ziemlich bedeutende Gewebespannung, der Art, dass diese Gewebe in ihrem Ausdehnungsbestreben durch die Wurzelhaube gehemmt werden, die Wurzelhaube selbst also durch dieselben gedehnt ist. Dass eine solche Gewebespannung vorhanden ist, darauf weist schon die große Steifheit der Wurzelspitzen hin. Die geringe Dehnbarkeit der Wurzelhaube macht es erklärlich, warum nur ein geringes, kaum merkbares Auseinanderklaffen der beiden Hälften stattfindet, wenn man die Spitze einer dicken, in Wasser liegenden Wurzel durch einen medianen Längsschnitt spaltet. Wird ein Theil der Wurzel auf einer Seite getödtet oder stark beschädigt, so setzt derselbe der Ausdehnung der inneren Gewebe nur noch einen geringen Widerstand entgegen, und es ist klar, dass diese einseitige Verminderung der Gewebespannung auf der ganzen, von der Wurzelhaube eingeschlossenen Partie und selbst noch ein Stückchen oberhalb derselben ein vermehrtes Längenwachsthum zur Folge hat.

Wenn diese Erklärung richtig ist, müssen auch Verletzungen, angebracht an einer Stelle, die oberhalb der Wurzelspitze liegt, doch noch von der Wurzelhaube bedeckt ist, dieselben Krümmungen hervorbringen. Zahlreiche Versuche, die ich in dieser Richtung anstellte, haben diese Vermuthung durchaus bestätigt. Nur ist, weil die Wurzelhaube nach oben hin immer dünner wird, die Krümmung um so geringer, je weiter entfernt von der Spitze die Wunde ist. Da ferner, wie durch SACHS nachgewiesen¹⁾, in der wachsenden Region der Wurzel oberhalb des Vegetationspunktes der axile Strang durch die Rinde gedehnt ist, also eine Verletzung, die sich auch mit auf die Rindenzellen erstreckt, eine Krümmung der Wurzel hervorrufen muss, wobei die verletzte Seite concav wird, ist es erklärlich, dass es mir nicht gelang, durch Brandwunden, die weiter als 4—4,5 mm entfernt von der Wurzelspitze angebracht wurden, eine Krümmung, auf deren Convexität die Wunde lag, hervorzubringen. Dies gelang aber sehr leicht durch feine Quereinschnitte. Zunächst wurden auf den Wurzeln in

1) l. c. pag. 434 ff.

der bekannten Weise¹⁾ 2 Marken mit Tusche angebracht, ein Querstrich, um die Entfernung von der Spitze zu markiren, in der die Wunde angebracht werden sollte, und ein Längsstrich auf den älteren Theilen der Wurzel, um die verletzte Seite zu merken. Dann wurde, während die Wurzel noch in ihrer festen Lage auf der Korkplatte blieb, mit einem sehr scharfen Rasirmesser der feine Einschnitt gemacht, worauf die Pflanzen in den Recipienten vertikal befestigt wurden, die Wurzeln eintauchend in Wasser. Selbst wenn die Wunde 5 mm von der Spitze entfernt war, trat bei kräftigen Fabawurzeln oft noch eine Krümmung, hervorgerufen durch vermehrtes Wachsthum der verletzten Seite, ein, und zwar lag auch hier das Maximum der Krümmung dort, wo die Wurzel am meisten sich verlängert hatte, und war also vorwiegend eine unter der Wunde liegende Partie gekrümmt, manchmal sogar diese allein. Deutlicher sind die Wirkungen, wenn die Wunde etwas näher der Spitze liegt. So wurde in zwei Eichenwurzeln 2 mm oberhalb der Spitze ein Quereinschnitt gemacht (15. November, 9 Uhr Vormittags, Temperatur 15° C). Nach 4 Stunden waren alle Wurzeln auf der verletzten Seite convex. Die Krümmungen waren nicht sehr bedeutend, die Wurzelspitze bildete mit der älteren ungekrümmten Partie Winkel von 10—15°. Um 9 Uhr Nachmittags, an demselben Tage, also 12 Stunden nach der Verletzung, hatte sich bei allen Wurzeln, in unmittelbarer Nähe der Wunde, eine geringe Einbiegung gebildet, an deren tiefster Stelle die Wunde lag. Die Krümmung der Spitze war nur bei einer Wurzel vermehrt, bei den beiden anderen fast völlig wieder verschwunden.

Auch bei anderen Pflanzentheilen, bei denen eine äußere Hautschicht durch das innere Gewebe während des Wachsthums gedehnt ist, kann man durch Verletzungen dieselbe Erscheinung hervorrufen. Entfernt man von *Allium Cepa* die äußeren ausgewachsenen Blätter, und macht man nun in die kräftig wachsende Basis eines der inneren Blätter mit einem Rasirmesser mehrere parallele, dicht neben einander liegende Quereinschnitte, die sämmtlich so flach sind, dass sie nur die Epidermis und die unmittelbar darunter liegenden Zellschichten verletzen, so findet man nach einigen (8—12) Stunden, dass das Blatt auf der verletzten Seite convex geworden ist. 24 Stunden nach Beginn des Versuches ist das Blatt gewöhnlich schon wieder ganz gerade geworden. Natürlich muss man die Versuchspflanze in einem dunkeln Raume halten, nicht bloß während des Versuches, sondern auch schon mehrere Tage vorher, um möglichst gerade Blätter zu erzielen.

1) Vergl. SACHS l. c. pag. 394.

II. Die Wirkung der Schwere auf die Wurzelspitze und die dadurch bedingte geotropische Krümmung der wachsenden Region der Wurzel.

Für die Schwere soll nach DARWIN (Kap. XI, pag. 523 ff.) die Wurzelspitze allein empfindlich sein und die Krümmungen der ganzen wachsenden Region der Wurzel sollen erst durch Vermittelung der Spitze zu Stande kommen. Diese Ansicht stützt sich auf Experimente, deren Beweiskraft womöglich noch geringer ist, als diejenige der oben erwähnten Versuche. Er zerstörte das Gewebe der Wurzelspitzen durch Höllenstein oder entfernte sie durch Abschneiden, und wenn die Wurzeln dann in feuchter, lockerer Torferde oder in feuchter Luft in horizontaler Lage der Einwirkung der Schwerkraft ausgesetzt waren, fand er, dass in den meisten Fällen keine geotropische Krümmung eintrat. Bei einem Versuche wurden die Wurzeln sogar wagerecht in Berührung mit einer Wasseroberfläche befestigt, so dass nur ihre untere Seite vom Wasser benetzt war¹⁾, was bei gesunden Wurzeln zu einer Krümmung sämtlicher Spitzen nach oben hätte führen müssen.²⁾ Bei DARWIN krümmte sich von 5 Wurzeln nur eine in dieser Weise. Höllenstein ist ferner eines der unbrauchbarsten Mittel, um einen Pflanzentheil zu zerstören. Das Argument DARWIN'S, dass eine seitliche Ätzung mit Höllenstein die Krümmungsfähigkeit der Wurzel nicht aufheben kann, da ja eine seitliche Ätzung als Ursache einer sehr energischen Krümmung erkannt wurde³⁾, ist nicht zutreffend, denn die Wirkung des Höllensteins ist je nach der Quantität, die auf die Wurzelspitze gebracht wurde, verschieden. Auch sind die von DARWIN benutzten Pflanzen aus irgend einem Grunde, vielleicht weil sie unter ungünstigen Verhältnissen keimten, krank gewesen. Dies beweist das Fehlen von Nutationen nach Amputation der Spitze, die bei SACHS' Versuchen auftraten, nicht, weil er, wie DARWIN meint, die Wurzelspitzen schräg abschnitt, sondern weil er mit gesunden Wurzeln experimentirte. Obgleich ich mir Mühe gab, die Spitzen der Wurzeln durch einen möglichst genauen Querschnitt abzutrennen, machten meine Wurzeln doch, besonders bei günstiger Temperatur, Nutationen nach allen Richtungen. Nur bei niedrigen Temperaturen (um 10°) fielen dieselben nicht sehr bedeutend aus.

Da horizontal gelegte, gekappte Wurzeln sich weit öfter nach unten, als nach anderen Richtungen krümmen, ist damit bewiesen, dass sie noch geotropisch sind, dass also die Gravitation nicht bloß auf die Wurzelspitzen, sondern auch auf die ganze sich krümmende Region der Wurzel einwirkt. Dass die Krümmung unter diesen Umständen geringer ist, als wenn die Wurzel intact gewesen wäre, ist für die Beantwortung der vorliegenden Frage gleichgültig.

1) l. c. pag. 524.

2) SACHS, l. c. pag. 397 ff.

3) l. c. pag. 530.

Von 12 Eichenhauptwurzeln (Länge: 2—4 cm), wurden die Spitzen in einer Länge von 2 mm abgeschnitten. Dann wurden sie alle wagerecht in feuchte, lockere Erde gelegt — die Oberseite war durch einen Tuschstrich markirt — und 1,5—2 cm hoch mit Erde bedeckt. Nach 24 Stunden war nur eine völlig gerade geblieben: es war die jüngste und kürzeste. Alle anderen waren, wenn auch schwach, doch deutlich gekrümmt. (Temperatur: 12,5—14° C.) Nur bei einer war die Krümmung sehr bedeutend und diese hatte sich nach unten gekrümmt. Von den 11 gekrümmten Wurzeln bogen sich: 6 nach unten, 4 seitwärts, 1 nach oben. Hätten die Wurzeln gleichmäßig nach allen Richtungen nutirt, dann hätten doch eben so viel Wurzeln sich nach oben als nach unten krümmen müssen.

Den eben beschriebenen Fall wählte ich deshalb als Beispiel aus meinen Versuchen aus, weil DARWIN meist bei derselben niedrigen Temperatur experimentirte und es mir darauf ankam, festzustellen, dass auch unter diesen Verhältnissen die Krümmungen der Wurzeln in derselben Weise vor sich gehen, wie SACHS dies für höhere Temperaturen beschrieben hat.¹⁾

III. Krümmungen der Wurzeln, hervorgerufen durch ungleichen Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung.

Um zu erfahren, ob eine Reizbarkeit der Wurzelspitze allein die Ursache der eigenthümlichen Krümmungen ist, die eintreten, wenn Wurzelspitzen in einem nicht allseitig gleich feuchten Medium wachsen¹⁾, ließ DARWIN Samen von *Phaseolus multiflorus*, *Vicia Faba*, *Avena sativa* und *Triticum vulgare* in gegen den Horizont geneigten Sieben, angefüllt mit feuchten Sägespänen, keimen, und wenn die Wurzelspitzen aus dem Boden derselben heraustraten, wurden sie entweder auf eine Länge von 1,5—2 mm mit einer dicken Schmiere aus Baumöl und Lampenruss bedeckt, oder ihre Spitzen wurden durch Ätzung mit Höllenstein getödtet. Die erstere Methode hatte nicht etwa den Zweck, die Wurzelspitzen krank zu machen, sondern sie sollte dazu dienen, die Feuchtigkeit von denselben abzuhalten. Als nun trotz dieser Behandlung eine nicht unbeträchtliche Anzahl von Wurzeln sich dennoch gegen den feuchten Boden des Siebes krümmte, folgert DARWIN daraus nicht, dass dies eine Wirkung auf die oberen Partien der Wurzeln ist, die ihre Reactionsfähigkeit noch nicht völlig eingebüßt haben, sondern er vermuthet, dass in dem einen Falle ungenügende Abhaltung der Feuchtigkeit, im andern unvollkommene Zerstörung der Wurzelspitze die Ursache dieses Ausfalls war.

1) l. c. pag. 432.

2) Cf. SACHS, Über Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Wachstumsrichtung durch feuchte Körper. Arbeiten a. d. bot. Inst. in Würzburg, Bd. I, pag. 209 ff.

Versuche, wie die von DARWIN angestellten, können wegen der leicht ersichtlichen Fehlerquellen zu keinem bestimmten Resultate führen. Dagegen zeigten mir nach anderer Methode angestellte Experimente, dass der ganze wachsende Theil der Wurzel, nicht bloß die Spitze, durch ungleichen Feuchtigkeitsgehalt der umgebenden Luft veranlasst wird, sich dorthin zu krümmen, wo die Luft feuchter ist.

Von mehreren in gleicher Weise angestellten Versuchen, die alle dasselbe Resultat ergaben, sei folgender hier beschrieben: 6 Keimpflanzen von *Pisum sativum* waren in Sägespänen cultivirt, bis ihre völlig geraden Wurzeln 4—10 cm lang waren. Von diesen wurde eine Spitze von genau 2 mm Länge abgeschnitten. Dann wurden die Cotyledonen und Wurzeln mit nasser Watte 2 mm dick umwickelt — nur die unteren Enden der Wurzeln wurden 3—4 mm weit frei gelassen — und dann mit Nadeln parallel den nassen Seiten eines Torfziegels befestigt, den ich vor dem Versuche (natürlich noch in trockenem Zustande) mit einer Holzraspel geglättet hatte. Die Cotyledonen wurden zwecks der Befestigung mit einer Nadel durchbohrt, die Wurzeln wurden durch paarweis einander gegenüberstehende, der Watte leicht anliegende, bisweilen auch durch kreuzweis gesteckte Nadeln so fest gehalten, dass ihr unteres, vertikal abwärts gerichtetes Ende 2 mm weit von der nassen Oberfläche entfernt war. Der Torfziegel wurde in eine völlig dunkle Kammer gestellt, in der die Temperatur während des Versuches fast constant gleich 10° C., die psychrometrische Differenz, 4 dm von dem Torfziegel entfernt, 1° C. war. Torf und Pflanzen wurden jeden Tag zweimal mit Hülfe einer Spritzflasche begossen, was vollständig genügt, um die Pflanzen viele Tage lang in einem gesunden Zustande zu erhalten. Schon nach 24 Stunden hatten sich 4 Wurzeln gegen den Torfziegel gekrümmt. Drei, deren Krümmungsebene genau senkrecht auf der nassen Oberfläche stand, lagen derselben mit ihrem unteren Ende fest an, während das untere Ende der vierten, die zugleich eine unbedeutende seitliche Krümmung gemacht hatte, sich um 4 mm dem Torfstück genähert hatte. Die seitliche Krümmung dieser Wurzel glich sich immer mehr aus, während sie sich dem Torfziegel näherte, dessen Oberfläche in 44 Stunden nach Beginn des Versuches sie erreichte. Nur von 2 Wurzeln hatten sich die unteren Enden unter gleichzeitiger seitlicher Krümmung bei Beginn des Versuches etwas von der nassen Oberfläche entfernt, doch verminderte sich ihre Krümmung schon im Laufe des zweiten Tages.

Wismar, Anfang December 1884.