

XIX.

**Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln.**

Von

**J. Sachs.**

(Fortsetzung.)

2.

**Nebenwurzeln der ersten Ordnung.**

§. 32. Unter Nebenwurzeln der ersten Ordnung verstehe ich solche Wurzeln, welche unmittelbar aus einer Hauptwurzel oder aus einem Stammgebilde z. B. aus aufrechten Stengeln, Rhizomen, Knollen und Zwiebeln entspringen.

Die Wachstumsverhältnisse derartiger Wurzeln und ihre durch Wachsthum vermittelten Reactionen gegen äussere Eingriffe sind verschieden, je nach der Natur und Lebensweise der Pflanze und des Organs derselben, aus welchem sie als seitliche Auswüchse entspringen, um dann bestimmten Functionen zu dienen, abwärts wachsend in die Erde einzudringen oder als Luftwurzeln Kletter- und Haftorgane darzustellen. Gegenstand der hier folgenden Mittheilungen sind jedoch ganz vorwiegend nur die aus senkrecht abwärts wachsenden Hauptwurzeln entspringenden Nebenwurzeln und im Zusammenhang mit den im ersten Theil dieses Aufsatzes beschriebenen Beobachtungen beziehen sich die folgenden Angaben zunächst auf die Nebenwurzeln von *Vicia Faba*; doch wurden zum Vergleich auch *Pisum sativum*, *Phaseolus multiflorus*, *Cucurbita Pepo*, *Zea Mais* herbeigezogen. Diesen ähnlich verhalten sich die aus den Knollentrieben von *Solanum tuberosum* und aus den Zwiebeln von *Allium Cepa*, sowie die aus den Knoten abgeschnittener Halme von *Phragmites arundinacea* hervorkommenden Wurzeln, wenn auch immerhin leichtere Verschiedenheiten bei den ge-

nannten Arten sich geltend machen. Auffallend unterscheiden sich dagegen von den genannten die Luftwurzeln, welche näher zu beobachten ich Gelegenheit hatte, die verschiedener Aroideen besonders und einer Vitis-Art; die Luftwurzeln der Orchideen werden wahrscheinlich noch auffallendere Unterschiede darbieten, die ich jedoch bisher aus Mangel an Material nur gelegentlich beobachten konnte. Jedenfalls steht soviel fest, dass es vorzüglich wäre, die hier von den gewöhnlichen in Erde eindringenden Nebenwurzeln beschriebenen Eigenschaften ohne Weiteres auf ächte Luftwurzeln zu übertragen; ich werde weiter unten Gelegenheit nehmen, auf die grosse Verschiedenheit in der Länge der wachsenden Region derselben gegenüber den Erdwurzeln hinzuweisen, da ich gerade in dieser Beziehung Gelegenheit hatte, einige Beobachtungen im Laufe der letzten Jahre zu machen; was dagegen die sonstigen Besonderheiten der als Kletter- und Haftorgane dienenden Luftwurzeln betrifft, so muss ich die Vervollständigung meiner Beobachtungen noch weiter hinausschieben.

Die Beschränkung auf das oben angedeutete engere Gebiet erschien schon insofern geboten, als auch die Beobachtung der aus Hauptwurzeln entspringenden Nebenwurzeln so gemeiner Pflanzen, die man leicht in Hunderten und Tausenden von Exemplaren cultiviren kann, mit manchen Weitläufigkeiten und unerwarteten Schwierigkeiten verbunden ist, welche oft die Geduld des Beobachters auf eine harte Probe stellen; es wird nöthig selbst für Fragen der einfachsten Art zahlreiche Pflanzen zu cultiviren und immer wiederholt bald diese bald jene Kleinigkeit an den Versuchen zu corrigiren, und hat man zufällig nicht Pflanzen im richtigen Entwicklungsstadium zur Hand, so vergehen vier bis acht Tage bis das Beobachtungsmaterial von Neuem beschafft ist. Die hier mitgetheilten Resultate sind aus Beobachtungen gewonnen, welche in den Frühjahrsmonaten 1872, 1873 und 1874 angestellt wurden; ein Theil derselben ist übrigens schon in der dritten Auflage meines Lehrbuchs und in der vierten (p. 812 und 816) verwerthet worden.

§. 33. Betreffs der morphologischen, zumal der Stellungsverhältnisse der Nebenwurzel an ihrer Hauptwurzel darf ich das hier Nöthige als hinlänglich bekannt voraussetzen. Was speciell die Zahl der Nebenwurzelreihen an einer Hauptwurzel betrifft, so ist darüber bei Du Clos (Ann. d. se. nat. 1852 T. 48) und in meiner Abhandlung »Ueber die gesetzmässige Stellung der Nebenwurzeln« (Octoberheft der Sitz.-Ber. der Wiener Akad. 1857) das Nöthige mitgetheilt. Hier will ich nur kurz hervorheben, dass bei *Vicia Faba* regelmässig 3 Orthostichen von Nebenwurzeln an einer Hauptwurzel vorhanden sind, nämlich zwei auf der Rückenseite, eine vorn und je eine rechts und links unterhalb der Cotyledonen; bei *Pisum sativum* sind drei Orthostichen: Eine hinten und je eine rechts und links nach vorn gewendet vorhanden. Bei *Phaseolus multiflorus* stehen so wie

bei *Cucurbita Pepo* die vorhandenen vier Nebenwurzelreihen rechtwinklig gekreuzt gegen einander, d. h. je eine vorn und hinten und je eine rechts und links unter den Cotyledonen; undeutlicher und viel zahlreicher stehen die Nebenwurzelreihen an der Hauptwurzel von *Zea Mais*. — Die Entstehungsfolge der Nebenwurzeln an einer Hauptwurzel ist bekanntlich acropetal, von der Wurzelbasis nach der Spitze hin fortschreitend und niemals beobachtet man während der Keimungszeit und während der ersten Vegetationsperiode adventive Wurzeln, welche zwischen den schon vorhandenen in einer Orthostiche oder gar zwischen den Orthostichen entstehen; dagegen ist hier hervorzuheben, dass sehr häufig Nebenwurzeln auch aus dem hypocotylen Stammgliede, besonders bei *Phaseolus multiflorus* und *Cucurbita* entspringen, die sich zwar mit den anderen in Reihen stellen, sich aber, wie wir später sehen werden, bezüglich ihrer Wachstumsrichtung von ihnen unterscheiden. — Die Grenze zwischen Wurzelbasis und hypocotylen Glied verlege ich für unsern vorliegenden Zweck an diejenige Stelle, wo die Bildung der Wurzelhaare beginnt; wie ich schon vor vielen Jahren mittheilte, lässt sich diese Grenze auch dadurch sehr leicht auffallend sichtbar machen, dass man die Pflanze in eine sehr verdünnte Lösung von übermangansaurem Kali legt, wo sich alsdann nur die nicht cuticularisirte Wurzeloberfläche durch Niederschlag von Braunstein bräunt.

Die acropetale Entstehungsfolge der Nebenwurzel an einer Hauptwurzel bringt es mit sich, dass man in einem mittleren Entwicklungszustand der Keimpflanzen Nebenwurzeln der verschiedensten Alterszustände antrifft: während die oberen an der Wurzelbasis schon mehrere Centimeter lang sind, beginnen die untersten eben die Rinde der Hauptwurzel zu durchbrechen. Denkt man sich in diesem Zustand die Spitzen sämtlicher Nebenwurzeln einer Reihe durch Linien, diese aber durch Flächen verbunden, so zeigt das ganze Wurzelsystem ungefähr den Umriss einer dreiseitigen, vier- oder mehrseitigen Pyramide, deren Spitze nach unten gekehrt ist. Indessen finden sich innerhalb der Orthostichen gewöhnlich einzelne kürzere oder auffallend längere Nebenwurzeln als ihrer Reihenfolge entspricht. Wenn die Hauptwurzel während einiger Tage eine gewisse, wenn auch nicht streng begrenzte aber doch der Species eigenthümliche Anzahl von Nebenwurzeln erzeugt hat, so pflegt sie dann noch lange weiter fortzuwachsen, ohne dass sie neue Nebenwurzeln bildet, die Hauptwurzel erscheint dann unterhalb der mit Nebenwurzeln besetzten Region als ein einfacher, nicht selten zehn bis zwanzig Centimeter langer Faden.

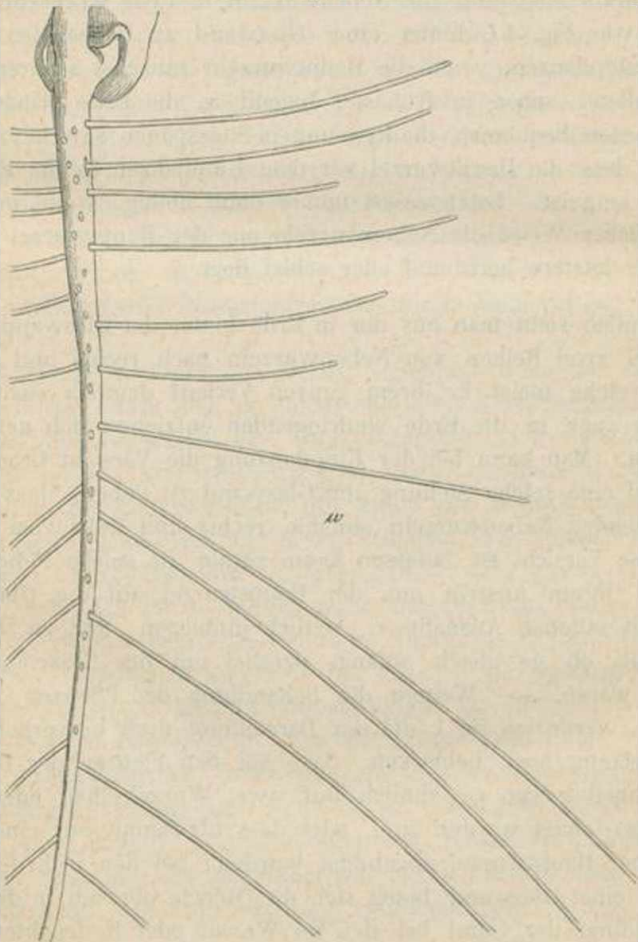
§. 34. Die zu den Culturen benutzten Apparate, Beobachtungs- und Messungsmethoden waren in der Hauptsache die schon im §. 2—8 bei den Hauptwurzeln beschriebenen, nur dass hier der Natur der Objecte entsprechend manche Abänderungen getroffen werden mussten. Abgesehen

von manchen, fast selbstverständlichen Einzelheiten will ich nur hervorheben, dass in solchen Fällen, wo es darauf ankommt die Nebenwurzeln in umgekehrter oder schiefer Richtung der Einwirkung der Schwere oder der Centrifugalkraft auszusetzen, die Hauptwurzel vorher soweit entwickelt sein muss, dass derjenige Theil derselben, welcher im Stande ist Nebenwurzeln zu bilden, sein Längenwachsthum beendigt hat und also selbst keine Krümmung mehr macht. Diess ist nun ohnehin der Fall, wenn man die Pflanze vor dem Versuch soweit wachsen lässt, dass die Mehrzahl der Nebenwurzeln bereits äusserlich sichtbar ist, denn die jüngsten untersten Nebenwurzeln sind immer um viele Centimeter von der Hauptwurzelspitze entfernt. — Wenn es darauf ankommt, die Nebenwurzeln in Erde wachsend in einem Glaskasten wie Fig. 1 C hinter einer Glaswand zu beobachten, so kann man die Keimpflanzen, wenn die Hauptwurzeln zunächst senkrecht hinabwachsen sollen, schon in frühester Jugend in die Erde bringen, es ist jedoch zuweilen bequemer, die Keimung in Sägespänen soweit fortschreiten zu lassen, dass die Hauptwurzel vor dem Einpflanzen in die Erde 6—8 Centimeter lang ist. Letzteres ist immer dann nöthig, wenn man wissen will, in welcher Weise die Nebenwurzeln aus der Hauptwurzel austreten, während die letztere horizontal oder schief liegt.

Gewöhnlich sieht man aus der in Erde hinter der Glaswand liegenden Hauptwurzel zwei Reihen von Nebenwurzeln nach rechts und links ausstrahlen, welche meist in ihrem ganzen Verlauf deutlich sichtbar sind; die übrigen ganz in die Erde eindringenden entziehen sich natürlich der Beobachtung. Man kann bei der Einpflanzung die Vorsicht brauchen, der Hauptwurzel eine solche Stellung zur Glaswand zu geben, dass die später hervorbrechenden Nebenwurzeln ohnehin rechts und links vom Beschauer liegen; diese Vorsicht ist indessen kaum nöthig, da solche Nebenwurzeln, welche bei ihrem Austritt aus der Hauptwurzel auf die Glaswand zu wachsen mit seltenen Ausnahmen, seitlich umbiegen, und an ihr so hinwachsen, als ob sie gleich anfangs parallel mit der Glaswand hervorgekommen wären. — Weitere die Behandlung der Pflanzen betreffende Einzelheiten werde ich im Laufe der Darstellung noch hervorheben. Hier will ich vorläufig noch bemerken, dass bei den Figuren der Deutlichkeit und Einfachheit wegen gewöhnlich nur zwei Wurzelreihen oder nur eine derselben gezeichnet worden sind, oder dass überhaupt nur einige Nebenwurzeln einer Hauptwurzel abgebildet wurden; bei den in Erde wachsenden (hinter einer Glaswand) boten sich die Objecte ohnehin in dieser Weise der Nachbildung dar, und bei den im Wasser oder in feuchter Luft gewachsenen Wurzelsystemen würde die Darstellung solcher Nebenwurzeln, welche dem Beschauer zu- oder abgekehrt sind, perspectivische Ansichten ergeben haben, welche überall da, wo es sich um Richtungsverhältnisse handelt, leicht zu Missverständnissen Anlass geben konnten.

§. 33. Das Wachstum der Nebenwurzeln in feuchter Luft, in Wasser und in Erde zeigt ähnliche Verschiedenheiten, wie das der Hauptwurzeln; ich habe sie nicht gerade zum Gegenstand ausführlicher messender Beobachtungen gemacht, sondern nur bei meinen zahlreichen Experimenten insoweit beachtet, als davon der Erfolg der Versuche abhängt, bei denen je nach Umständen die Nebenwurzeln bald in feuchter Luft, in Wasser oder in Erde sich entwickeln müssen. Als Hauptsache ist das bereits von den Hauptwurzeln Mitgetheilte auch hier hervorzuheben, dass bei längerer Dauer das Längenwachstum der Nebenwurzeln in feuch-

Fig. 21.



Vicia Faba; bei *w* das Wasserniveau im Cultureylinder; die Nebenwurzeln oberhalb *w* in feuchter Luft, die unterhalb *w* in Wasser gewachsen.

ter Luft langsamer als im Wasser, und in diesem langsamer als in feuchter Erde ist, dass besonders in feuchter Luft das Längenwachstum auch viel

früher erlischt. Auch hier kann durch häufige Benetzung der in feuchter Luft befindlichen Nebenwurzeln jedoch die Geschwindigkeit und die Dauer des Wachstums beträchtlich begünstigt werden. Einen Vortheil, den die Hauptwurzel nicht bietet, kann man bei Versuchen insofern gelegentlich benutzen als es möglich ist, beinahe horizontal ausstrahlende Nebenwurzeln oberhalb einer Wasseroberfläche in feuchter Luft ohne Benetzung lange Zeit fortwachsen zu lassen, weil ihnen die in das Wasser hinabtauchende Hauptwurzel Wasser zuführt; übrigens zeigt sich dabei, dass die Benetzung doch in hohem Grade begünstigend auf das Wachstum der Nebenwurzeln auch dann einwirkt, wenn nicht nur die Hauptwurzel, sondern auch tiefere Nebenwurzeln in das Wasser hinabtauchen; von diesem Verhalten mag zunächst Fig. 24 ungefähr eine Vorstellung geben, wo  $w$  das Wasserniveau in einem der Cultureylinder, wie er in Fig. 1A abgebildet ist, anzeigt. Die hier abgebildete Pflanze war in demselben befestigt worden, als die oberen Nebenwurzeln schon 10—15 Millim., die jetzt im Wasser vorhandenen noch gar nicht sichtbar waren; nach sechs Tagen, zu der Zeit, wo das Wurzelsystem abgebildet wurde (Temperatur 18—20° C.), waren die älteren in feuchter Luft entwickelten Wurzeln nur 30—50 Millim. lang, während die jüngeren innerhalb des Wassers schon 140—160 Millim. Länge erreicht hatten. Ganz ähnlich verhalten sich die aus der Hauptwurzel von Zea Mais entspringenden Nebenwurzeln. Befestigt man dagegen eine Keimpflanze so in einem Cultureylinder, dass die 6—10 Centim. lange Hauptwurzel horizontal etwa 3—4 Millim. hoch über dem Wasserniveau schwebt, so entwickeln sich die Nebenwurzeln aus der Oberseite aufwärts in die Luft hinein, während die aus der Unterseite entspringenden sehr bald in das Wasser hinabtauchen; in diesem Falle sind die Wurzeln, welche in Luft, und die, welche in Wasser tauchen, von gleichem Alter; in den ersten Tagen bemerkt man noch keinen sehr beträchtlichen Unterschied; nach 3—6 Tagen ist dieser jedoch sehr auffallend: in einem derartigen Fall z. B. waren die in die Luft hinaufgewachsenen Nebenwurzeln nur 25—30 Millim., die in das Wasser hinabwachsenden bis 120 Millim. lang. So beträchtlich ist der Unterschied im Wachstum, in feuchter Luft und Wasser jedoch nur dann, wenn die in Luft befindlichen Wurzeln entweder gar nicht oder nur nach einigen Tagen benetzt werden; werden sie täglich 2—3 mal oder noch öfter benetzt, oder lässt man sie täglich einmal eine halbe bis eine ganze Stunde in Wasser verweilen, dann wird die Wachstumsfähigkeit in hohem Grade gesteigert, was zumal für Beobachtungen am Rotationsapparat sehr vorteilhaft ist, da dort einige der wichtigsten Fragen zu entscheiden sind, obgleich man genöthigt ist, die Nebenwurzeln in feuchter Luft wachsen zu lassen.

Partialzuwachse und Länge der wachsenden Region.

§. 36. Bei den aus Hauptwurzeln entspringenden Nebenwurzeln lassen sich die Partialzuwachse und die Länge der wachsenden Region nur dann beobachten, wenn sie sich in Luft oder Wasser entwickeln, da es kaum thunlich ist, eine mit Theilstrichen markirte Nebenwurzel sammt ihrer Hauptwurzel so in Erde zu bringen, dass die Markirung hinter der Glaswand deutlich sichtbar bleibt, ohne die Nebenwurzel selbst bei dieser Manipulation zu beschädigen, was bei der geringen Dicke derselben nur zu leicht stattfindet. Schon die Markirung mit Tuschestrichen ist unbequem und muss in kurzer Zeit vollbracht werden, jenes, weil die dicke Hauptwurzel und die Cotyledonen eine zweckmässige Lage der Pflanze für die Markirung hindern, Letzteres, weil die Nebenwurzeln soweit abgetrocknet werden müssen, um die Tuschestriche fest zu halten, wobei jedoch wegen ihrer geringen Dicke leicht ein zu grosser Wasserverlust und dem entsprechende Contraction, wenn nicht gar eine weitergehende Beschädigung eintritt. Diese Uebelstände lassen sich nicht wohl beseitigen und führen allerdings leicht zu Ungenauigkeiten, die aber, wie die Resultate ergeben, nicht weiter ins Gewicht fallen, insofern nämlich die ohnehin auch hier etwas variable Länge der wachsenden Region und die Lage der am stärksten wachsenden Querzone deutlich genug hervortreten, um einerseits die Vergleichung mit der Hauptwurzel, andererseits die Beziehungen dieser Thatsachen zu den geotropischen Krümmungen durchführen zu können; wie aus folgenden Beispielen zu ersehen ist.

Nebenwurzeln von *Vicia Faba* in Wasser.

Bei zwei Keimpflanzen, deren Hauptwurzeln bis zur Basis in Wasser tauchten, wurden an je einer der obersten Nebenwurzeln 10 Zonen von je 1 Millim. Länge mit chinesischem Tusche markirt, so dass die Zone I an der Spitze auch den vor dem Vegetationspunkt gelegenen Theil der Wurzelhaube mit enthielt. Die Nebenwurzel A war zu dieser Zeit erst 13, die B 26 Millim. lang.

Zuwachse in 23 Stunden bei 17° — 20° C.

Zone	Wurzel A — B.	
	Wurzel A	Wurzel B
X	0,0 Mill.	0,0 Mill.
IX	0,0 „	0,0 „
VIII	9,0 „	0,0 „
VII	0,0 „	0,0 „
VI	0,0 „	0,3 „
V	0,4 „	0,5 „
IV	1,2 „	1,3 „
III	4,5 „	4,0 „
II	2,5 „	1,2 „
Spitze I	0,4 „	0,3 „
Gesammtzuwachs	9,0 Mill.	7,6 Mill.

Nach den in § 17 dargelegten Gesichtspunkten war die wachsende Region bei A länger als 4 und kürzer als 5, bei B länger als 5 und kürzer als 6 Millim.; das Maximum der Partialzuwächse lag innerhalb der dritten Millimeterzone, oder ungefähr 2,5 Mill. von der Spitze der Wurzelhaube entfernt und wenn man, wie ich aus einigen Messungen schliessen darf, die Lage des Vegetationspunktes ungefähr 0,4—0,5 Mill. hinter der Haubenspitze annimmt, so lag das Zuwachsmaximum ungefähr 2 Mill. hinter dem Vegetationspunkt; hätte die Messung jedoch nach kürzerer Zeit stattgefunden, so wäre das Zuwachsmaximum vielleicht um etwas entfernter von der Spitze gefunden worden (vergl. §. 19).

#### Nebenwurzeln von *Vicia Faba* in Luft.

An einer Keimpflanze wurden zwei der oberen Nebenwurzeln A von 12, B von 15 Mill. Länge so markirt, dass der erste Strich dem Vegetationspunkt nahezu entsprach; Zonen je 1 Mill. lang. Die Hauptwurzel tauchte so tief in das Wasser, dass die beobachteten Nebenwurzeln nur mehrere Mill. über dem Niveau in der feuchten Luft schwebten und durch gelegentliche Bewegung des Wassers leicht benetzt wurden.

#### Zuwächse in 24 Stunden bei 17° C.

Zone	Wurzel A—B.	
X	0,0 Mill.	0,0 Mill.
IX	0,0 „	0,0 „
VIII	0,0 „	0,0 „
VII	0,3 „	0,0 „
VI	0,3 „	0,2 „
V	0,6 „	0,3 „
IV	1,6 „	1,0 „
III	<b>4,0</b> „	<b>4,5</b> „
II	2,5 „	4,5 „
Spitze I	0,5 „	0,8 „
Gesamttzuwachs	9,8 Mill.	11,3 Mill.

Die Länge der wachsenden Region war also bei A grösser als 6 und kleiner als 7 Mill., bei B grösser als 5 und kleiner als 6 Mill. Das Maximum der Partialzuwächse lag bei A ungefähr 2,5 Mill. hinter dem Vegetationspunkt, bei B erscheint es in Folge des stärkeren Wachstums nach 24 Stunden bereits an die Grenze der zweiten Zone vorgerückt; hätte man früher gemessen, so wäre voraussichtlich das Maximum auch hier in der dritten Millimeterzone gefunden worden (§. 19).



## Phaseolus multiflorus.

Nebenwurzel in Wasser (ursprünglich 12 Mill. lang). Zuwachs in 13 Stunden bei 24—25° C.

Zonen urspr. = 1 Mill.

V	1,0 Mill.
IV	2,5 „
III	8,0 „
II	4,0 „
Spitze I	0,5 „

Gesamtzuwachs 16,0 Mill.

Die wachsende Region war also jedenfalls länger als 4, wahrscheinlich sogar länger als 5 Mill. und das Maximum der Zuwachse lag ungefähr 2,5 Mill. hinter dem Vegetationspunkt.

Vergleicht man diese Ergebnisse mit den bei der Hauptwurzel von Faba und Phaseolus in § 17—19 angegebenen Zahlen, so ist zunächst zu beachten, dass auch bei der Hauptwurzel die Länge der wachsenden Region nicht constant ist, um 2—3 Mill. schwanken kann, dass also eine genauere Vergleichung nur dann gemacht werden könnte, wenn man für die Nebenwurzeln wie für die Hauptwurzeln Mittelwerthe aus sehr zahlreichen Beobachtungen besäße. Indessen lässt sich doch soviel sagen, dass bei den Hauptwurzeln der genannten Pflanzen häufig genug noch die 9te und selbst die 10te Millimeterzone im Wachsen begriffen ist, während ich bei den Nebenwurzeln höchstens noch an der 7ten Millimeterzone einen Zuwachs fand. Dem entsprechend scheint auch die Stelle des stärksten Zuwachses der Nebenwurzeln nicht leicht über die dritte Zone hinaus zu liegen, während sie bei Hauptwurzeln bis in der 5ten und 6ten Millimeterzone hinter dem Vegetationspunkt gefunden wird. Hierüber, wie über die Steilheit der Curve der Partialzuwachse werden noch zahlreichere Messungen zu entscheiden haben. Ich begnüge mich mit dem hier Mitgetheilten, da es zum Verständniss der weiter unten beschriebenen Erscheinungen hinreicht.

Nachträglich habe ich noch zu erwähnen, dass auch bei den Nebenwurzeln, wie ich es früher bei den Hauptwurzeln beschrieben habe, die ausgewachsenen Querzonen sich nachträglich nicht unbeträchtlich verkürzen, wenn die Nebenwurzeln in feuchter Luft sich entwickeln.

§. 37. Obgleich ich nicht beabsichtige, mich hier mit den Luftwurzeln ausführlicher zu beschäftigen, will ich doch nicht versäumen, einige Messungen mitzutheilen, welche ich an Luftwurzeln von Aroideen und von Vitis velutina zu machen Gelegenheit hatte; es zeigte sich nämlich, dass die Länge der wachsenden Region eine unerwartet grosse ist; selbst mehr als zehnmal so gross, als bei den Erdwurzeln. Diese Beobachtungen wur-

den jedoch nur an frei in die Luft hinauswachsenden oder herabhängenden Wurzeln gemacht; ob sich die Verhältnisse ändern, wenn sie in die Erde eindringen, oder sich an feste Körper anschmiegen und an diesen hinwachsen, wird sich an besserem und reicherem Material, als mir zur Verfügung stand, entscheiden lassen.

*Monstera deliciosa.* (1872 Septb.)

Die beobachteten Luftwurzeln entsprangen unter dem Gipfel des Stammes eines grossen Exemplars, welches damals im Kalthaus stand. Die Wurzeln A—D waren bereits 1 bis 1,5 Meter lang und hingen herab, die E hatte sich erst bis auf 15 Ctm. verlängert und wuchs unter ungefähr 45° schief abwärts. — Die erste der je 10 Mill. langen Querzonen beginnt mit der Spitze der Wurzelhaube.

Zonen à 10 Mill. Zuwachse in 24 Stunden. — Mitteltemp. 19,4° C.

	A	B	C	D	E
	9 Mill.	3,5 Mill.	2,8 Mill.	4,0 Mill.	9 Mill. dick.
VIII	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0
VII	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0
VI	1,5	0,0	0,0	2,0	0,0
V	1,5	0,0	1,0	4,0	1,0
IV	3,0	1,0	3,5	3,5	3,0
III	4,0	4,0	4,5	3,5	2,5
II	4,0	4,0	4,0	3,0	2,5
Spitze	1 4,0	2,0	4,0	3,0	1,0
Gesamtwachstum	13,5 Mill.	11,0 Mill.	17,0 Mill.	19,0 Mill.	10,0 Mill.

Demnach war die Länge der wachsenden Region bei

- A über 70 Mill.
- B über 30 „
- C über 40 „
- D über 50 „
- E über 40 „

Nehmen wir an, dass die Maxima der Partialzuwächse in der Mitte der entsprechenden Zonen liegen, so findet sich die Stelle des raschesten Wachstums

bei A ungefähr 25 Mill. hinter der Spitze

„ B	„	20	„	„	„	„
„ C	„	25	„	„	„	„
„ D	„	45	„	„	„	„
„ E	„	35	„	„	„	„

Wie die Länge der wachsenden Region ist also auch die Entfernung der Stelle des Maximalzuwachses bei diesen Luftwurzeln ungefähr 10 mal so gross, wie bei den in Erde wachsenden Nebenwurzeln. — Mit der Länge der Strecke, auf welche sich das Wachsthum hier vertheilt, hält jedoch die Ausgiebigkeit desselben nicht gleichen Schritt; die Gesamttzuwächse sind denen von Erdwurzeln ungefähr gleich, und da sie auf eine ungefähr 10 mal so lange Strecke vertheilt sind, so folgt, dass gleichlange homologe Zonen dieser Luftwurzeln nur ungefähr ein Zehntel des Zuwachses der Erdwurzeln zeigen würden. Diess tritt besonders deutlich hervor, wenn wir die Grösse des Zuwachses in denjenigen Zonen vergleichen, wo die Maximalwerthe liegen; sie ist bei Faba wie p. 590 und p. 594 zeigen, bei den Erdwurzeln 4,0 bis 4,5 Mill. in 24 Stunden, bei den Luftwurzeln 3—4,5 in demselben Zeitraum und bei ähnlicher Temperatur; aber dieser Zuwachs vertheilt sich bei Faba auf eine Zone von ursprünglich 1 Mill.; bei den Luftwurzeln auf eine Zone von ursprünglich 10 Mill. Länge. Wir können dieses Ergebniss auch so ausdrücken, die Curve der Partialzuwächse der beobachteten Luftwurzeln sei viel flacher als die der Erdwurzeln. — Indessen trifft diese Vergleichung eben nur die unmittelbar vorliegenden Beobachtungen; eine tiefer eindringende Untersuchung würde die Luftwurzeln und die Erdwurzeln in gleich feuchter Luft und bei den respectiven Optimaltemperaturen vergleichen müssen. — Zu ähnlichen Betrachtungen führen übrigens auch die folgenden Messungen.

#### Philodendron Selloum.

Ein kräftiges Exemplar dieser Art mit sechs grossen, ungefähr 1 Meter langen Blättern und einem 10 Ctm. aus der Erde hervorragenden Stamme, aus welchem sieben Luftwurzeln von 7 bis 10 Mill. Dicke entsprangen, wurde in das Zimmer genommen; die längste und dickste Luftwurzel von ungefähr 90 Ctm. Länge wurde von der Spitze aus in Zonen von je 5 Mill. Länge eingetheilt und dann die markirte Endregion in einen Kasten mit Glaswänden, dessen Luft feucht gehalten wurde, eingeführt; das Licht blieb von der beobachteten Stelle der Wurzel ausgeschlossen.

Zonen à 5 Mill. Zuwachse in 24 St. bei 17,5—20,0° C.

X	0,0	Mill.
IX	0,3	„
VIII	0,4	„
VII	1,0	„
VI	1,2	„
V	<b>2,0</b>	„
IV	1,7	„
III	1,0	„
II	1,0	„
Spitze I	0,8	„
Gesamttzuwachs		9,4 Mill.

Dieselben Zonen zeigten ferner folgende

	Zuwachse in je 24 Stunden:	
	am 2ten Tag	am 3ten Tag
	bei 19,1—20,8°C.	bei 20,0—22,0°C.
X	0,0 Mill.	0,0 Mill.
IX	0,0 „	0,0 „
VIII	0,2 „	0,0 „
VII	0,5 „	0,0 „
VI	1,3 „	0,5 „
V	2,0 „	2,5 „
IV	2,8 „	3,5 „
III	<b>3,0</b> „	<b>5,0</b> „
II	2,0 „	3,5 „
	1,2 „	2,0 „

Gesamttzuwachs = 13,0 Mill.

17,0 Mill.

Die Wurzel war horizontal schwebend in den feuchten dunklen Raum eingeführt worden und hatte sich während der Beobachtungszeit schwach abwärts gekrümmt, nämlich so, dass am Ende der ersten 24 Stunden der Krümmungsradius der Oberseite 17 Ctm., am Ende des zweiten Tages 15 Ctm., am Ende des dritten 13 Ctm. betrug; dabei erschien am Ende des ersten Tages das aus den Zonen I bis IV bestehende Stück fast genau als ein Kreisbogen, am Ende des dritten Tages aber erschien die nun verstärkte Krümmung nur noch an den Zonen III bis VI; die verlängerten Zonen I und II bildeten jetzt ein fast grades schief abwärts gerichtetes Stück<sup>1)</sup>.

Die Messungen wurden immer auf der convexen Seite (Oberseite) der Wurzel gemacht. Sie zeigen, dass die Gesamttzuwachse mit der täglich zunehmenden Temperatur merklich steigen, ohne jedoch selbst bei einer Mitteltemperatur von nahezu 21°C. (am dritten Tag) mehr als 17 Mill. zu ergeben. Der geringe Gesamttzuwachs von 9,4 Mill. des ersten Tages vertheilt sich aber auf eine wachsende Region von mehr als 40 Mill. Länge, der Zuwachs von 13 Mill. am zweiten Tag vertheilt sich auf eine wachsende Länge von mehr als 56 Mill., der Zuwachs 17 Mill. des dritten Tags auf eine solche von mehr als 59 Mill. Länge. — Man sieht aus diesen Angaben zugleich, dass die Länge der wachsenden Region derselben Wurzel nicht constant ist, sondern mit der Grösse des Gesamttzuwachses zunimmt.

Das Maximum der Partialzuwachse lag in den ersten 24 Stunden in der fünften Zone, also um mehr als 20 Mill. von der Spitze entfernt. Entsprechend dem in §. 19 Gesagten findet sich aber am Ende des zweiten

1) Man vergl. wegen dieser Erscheinungen §. 28 und ferner Flora 1873 No. 21.

und dritten Tages der grösste Zuwachs in der dritten Zone; da sich jedoch die Zonen I, II, III während dieser Zeit um die Summe ihrer Zuwachse verlängert haben, so zeigt sich bei näherer Betrachtung, dass die Stelle des stärksten Wachstums dennoch auch jetzt noch um mehr als 20 Mill. hinter der Spitze liegt, ja es scheint, als ob sie jetzt, entsprechend der grösseren Länge der wachsenden Region sogar etwas weiter als am ersten Tage von der Spitze entfernt wäre.

Dass bei den Luftwurzeln der Aroideen die wachsende Region aber auch viel kürzer sein kann, als in den vorigen Fällen, zeigten mir zwei Wurzeln von *Philodendron grandifolium*, wo ich sie nur 10—15 Mill. lang fand, also nicht viel länger als an den Hauptwurzeln von *Faba*.

Ueberraschend war mir dagegen die ausserordentliche Länge der wachsenden Region bei zweien, im Gewächshaus ungefähr ein Meter lang herabhängenden 1 Mill. dicken Luftwurzeln von

*Vitis velutina*.

Zonen anfangs 10 Mill. lang.	Zuwachse in 42 Stunden bei 14—15° C.	
	A	B
X	1,0 Mill.	0,0 Mill.
IX	1,0 „	0,6 „
VIII	1,8 „	1,7 „
VII	2,3 „	2,4 „
VI	2,3 „	3,4 „
V	2,8 „	3,5 „
IV	3,0 „	3,7 „
III	3,0 „	3,3 „
II	3,0 „	3,0 „
Spitze I	2,8 „	3,0 „
Gesammtzuwachs	23,0 Mill.	24,3 Mill.

Die Länge der wachsenden Region betrug also bei A mehr als 90, vielleicht selbst mehr als 100 Mill., bei B mehr als 80 Mill. Die Stelle des raschesten Wachstums ist aus der Tabelle nicht mehr zu erkennen, da in der zu langen Zeit von 42 Stunden die jüngeren Zonen Zeit gefunden haben, sich beträchtlich zu verlängern, worüber auf §. 19 zu verweisen ist.

Geotropismus der Nebenwurzeln erster Ordnung.

§. 38. Eigenwinkel der Nebenwurzeln. Da es sich im Folgenden darum handelt, den Einfluss zu untersuchen, den die Gravitation und die Centrifugalkraft auf die Wachstumsrichtung der Nebenwurzeln

ausüben, so war vorher zu entscheiden, welche Richtung die Nebenwurzeln bei ihrem Wachstum dann einschlagen, wenn sie der geotropischen Einwirkung, so wie jeder anderen äusseren, richtenden Ursache (z. B. dem Heliotropismus) entzogen sind, oder mit anderen Worten, es war zu untersuchen, welche Richtung die Nebenwurzeln bezüglich der Hauptwurzel einschlagen, wenn ausschliesslich die in der Pflanze selbst thätigen Wachstumsursachen zur Geltung kommen.

Kommt es nun darauf an, die Richtung eines wachsenden Organs vom Heliotropismus unabhängig zu machen, so stehen zwei Wege offen: 1) man kann die ganze Pflanze oder das betreffende Organ während des Wachsens vom Licht ganz abschliessen oder 2) man kann dafür sorgen, dass das wachsende Organ von allen Seiten her gleichmässig beleuchtet wird. Diese allseitig gleichmässige Beleuchtung aber kann dadurch erreicht werden, dass man das einseitig einfallende Licht durch Spiegelung richtig vertheilt, oder dadurch, dass man die Pflanze langsam sich so drehen lässt, dass sie nach und nach alle Seiten dem einfallenden Licht zukehrt.

Handelt es sich dagegen um Ausschliessung geotropischer Krümmungen, so ist man nicht in der Lage, die Schwerkraft, gleich dem Licht, von der Pflanze abzuschliessen; es bleibt daher nur der andere Weg übrig, die Pflanze mit ihren wachsenden Organen so in drehender Bewegung zu erhalten, dass sie nach und nach von allen Seiten her dem Zug der Schwere in gleicher Weise ausgesetzt wird, so nämlich, dass das wachsende Organ niemals Zeit gewinnt, eine geotropische Krümmung nach dieser oder jener Richtung hin zu machen. Dass diese langsame Drehung um eine horizontale Drehungsaxe stattfinden muss, versteht sich bei der verticalen Richtung der Schwere von selbst; dagegen ist es ganz gleichgültig, in welcher Lage die Pflanzen an der Drehungsaxe befestigt sind. Die drehende Bewegung muss so langsam sein, dass eine Centrifugalwirkung nicht zu Stande kommt; diess ist bei meinem bereits §. 4 beschriebenen Apparat schon dadurch ausgeschlossen, dass die Drehung stossweise, den Schwingungen des Pendels am Uhrwerk entsprechend, stattfindet. Unerlässlich ist dagegen zur Erzielung reiner Ergebnisse, dass die Drehungsaxe genau horizontal liegt und dass ihre Belastung allseitig gleich ist, um eine gleichmässige Drehung zu ermöglichen; läge der Schwerpunkt der zu drehenden Last ausserhalb der Axe, so würde die Drehung auf der Seite, welche das grössere Drehungsmoment besitzt, bei dem Aufsteigen langsamer als bei dem Absteigen erfolgen; die sich drehenden Pflanzen würden also der Erde die eine Seite länger als die andere zukehren und so nach längerer Zeit geotropische Krümmungen zeigen.

Bei meinen ersten derartigen Versuchen im Frühjahr 1872 befestigte ich die Keimpflanzen in einem aus Glastafeln zusammengesetzten Recipienten, der hinten und vorn mit Korkscheiben geschlossen war und durch das Uhrwerk um eine horizontale Axe gedreht wurde. Da die Luft in einem

solchen Recipienten niemals ganz mit Wasserdampf gesättigt ist, müssen die Pflanzen täglich ein- bis zweimal neu benetzt, die Drehung also unterbrochen werden. Später ersetzte ich diesen Glasrecipienten, der auch noch eine besondere Verdunkelung verlangte, durch eine leichte cylindrische Trommel von dünnem Zinkblech, die hinten und vorn mit Korkscheiben von kleinerem Durchmesser geschlossen war, durch welche die Drehungsaxe hindurchging. In dieser Trommel waren die Pflanzen nicht nur gut verfinstert, sondern auch beständig in hinreichend feuchter Luft, da sie ein Quantum Wasser enthielt, welches die gleichmässige Drehung nicht hinderte. Zuletzt verwendete ich jedoch eine einfachere Einrichtung, der ich vor den andern den Vorzug gebe: die horizontale Drehungsaxe wurde mit starker Reibung durch eine im Centrum durchbohrte Korkscheibe geschoben, die sich nun wie ein Rad in senkrechter Ebene drehte. Am Umfang derselben werden mit je zwei Nadeln die keimenden Samen oder die Keimpflanzen in verschiedenen Richtungen so befestigt, dass die Last annähernd gleich vertheilt ist, was bei der Stärke des Uhrwerks nicht allzu genau zu sein braucht. Unter dem rotirenden Kork steht ein grosses mit Wasser gefülltes Bassin so, dass die am Kork befestigten Pflanzen bei jeder Umdrehung einen Theil ihres Weges unter Wasser tauchend zurücklegen, dann aber frei in der Luft schweben. Da eine ganze Drehung ungefähr 48 Minuten dauert, und jede Pflanze etwa 4—2 Minuten in Wasser tauchte, so schwebte sie dann 46—17 Minuten in der Luft. So wird eine hinreichende Befeuchtung mit genügendem Luftzutritt für die Athmung zweckmässig verbunden.

Der ganze, ziemlich umfangreiche, auf einem tischähnlichen Gestelle befestigte Apparat steht in einem völlig verfinsterten kleinen Zimmer.

Da man in den Recipienten 40—42, an den Kork der letzten Einrichtung 15—20 keimende Bohnen der grössten Varietäten befestigen kann, so erhält man im Laufe von 3—5 Tagen nicht nur eine hinreichende Zahl von Beobachtungsobjecten, sondern man hat auch zugleich eine genaue Controlle darüber, ob die Rotation immer gleichmässig gewesen ist, wenn man die Keimpflanzen in den verschiedensten Richtungen gegen die Drehungsaxe befestigt, so nämlich, dass die Wurzelspitzen der einen auswärts, die anderer einwärts, die noch anderer schief gegen oder parallel mit der Axe gerichtet sind, indem die einen Wurzelspitzen dem vorderen, die anderen dem hinteren Ende derselben zugekehrt sind. Bei dieser Einrichtung würde eine nicht horizontale Lage der Axe, oder eine nicht gleichmässige Rotation nach 4—2 Tagen sich dadurch verrathen, dass alle Hauptwurzelspitzen geotropische Krümmungen in gleichem Sinne zeigten. Bei keinem der von mir gemachten Versuche war diess der Fall; die Hauptwurzeln machen zwar gelegentlich Krümmungen, die aber von dem Einfluss der Schwere ganz unabhängige Nutationen sind.

Kommt es nun darauf an, die Richtung zu erfahren, in welcher die

Nebenwurzeln aus der Hauptwurzel und dem hypocotylen Stengelglied hervorzunehmen, wenn die langsame Rotation die geotropischen Krümmungen hindert, so müssen die Keimpflanzen schon vor dem Sichtbarwerden der Nebenwurzeln in Rotation versetzt werden; denn die Nebenwurzeln erfahren grade bei ihrem Austritt aus dem Mutterorgan kräftige geotropische Krümmungen (s. unten).

Um ganz sicher zu gehen, ist es gerathen, die keimenden Samen schon dann in Rotation zu versetzen, wenn die Hauptwurzeln eben erst aus der Samenschale herausgetreten sind, zu einer Zeit also, wo die Nebenwurzeln noch nicht angelegt oder doch in einem Zustand vorhanden sind, wo an eine geotropische Einwirkung noch nicht zu denken ist. Wenn es in diesem Falle auch nöthig ist, die Pflanzen 5—10 Tage (bei 18—25° C.) in Rotation zu erhalten, so hat man davon doch keine weitere Mühe, als das Uhrwerk täglich ein- bis zweimal aufzuziehen (das meinige läuft beinahe 24 Stunden).

Das Resultat ist bei den verschiedenen drei Einrichtungen in der Hauptsache dasselbe; mag die Lage der Hauptwurzel der langsam rotirenden Keimpflanzen bezüglich der Rotationsaxe sein, welche sie will, so wachsen die Nebenwurzeln erster Ordnung unter bestimmten Winkeln aus jener hervor; des kürzeren Ausdrucks wegen will ich den Winkel, welchen eine Nebenwurzel mit dem jüngeren acroscopischen Theil der Hauptwurzel einschliesst und welcher nach dem Gesagten nur von inneren Wachstumsursachen abhängt, jedenfalls aber von Licht und Schwere unabhängig ist, den Eigenwinkel der Nebenwurzel nennen. Es zeigt sich nun, dass die Grösse dieses Eigenwinkels nicht bei allen Nebenwurzeln erster Ordnung einer Keimpflanze die gleiche ist und dass verschiedene Keimpflanzen derselben Art bezüglich des Eigenwinkels ihrer Nebenwurzeln erhebliche individuelle Verschiedenheiten zeigen. Bei *Vicia Faba*, *Pisum sativum* und *Phaseolus multiflorus* finde ich, dass diejenigen Nebenwurzeln, welche aus der Basis der Hauptwurzel entspringen, vorwiegend gradlinig und unter rechtem Winkel aus der Hauptwurzel herauswachsen; bei ihnen ist also der Eigenwinkel ein rechter; die Nebenwurzeln, welche weiter unten an der Hauptwurzel entspringen, haben dagegen einen spitzen Eigenwinkel; ihre Spitzen sind dem Scheitel der Hauptwurzel mehr oder weniger zugewendet; endlich solche Nebenwurzeln, welche an der Grenze von Wurzel und Stamm, oder aus dem hypocotylen Gliede selbst entspringen, haben dagegen einen stumpfen Eigenwinkel, d. h. ihre Spitze ist dem Gipfel des Keimstengels mehr oder weniger zugekehrt, wie man aus Fig. 23 A und B, die allerdings nicht nach rotirenden Keimpflanzen gezeichnet ist, wenigstens zum Theil entnehmen kann. Am deutlichsten treten diese Verschiedenheiten des Eigenwinkels an einer und derselben Pflanze, bei *Phaseolus* hervor, wo auch die Nebenwurzeln erster Ordnung gewöhnlich gradlinig fortwachsen und wo auch ganz gewöhnlich aus dem hypocotylen Gliede



mehrere Nebenwurzeln entspringen. Bei *Vicia Faba* dagegen sind Nebenwurzeln aus dem hypocotylen Gliede nicht immer vorhanden und wo sie auftreten, kommen sie meist nur vereinzelt zum Vorschein; auch ist es hier häufig der Fall, dass die aus dem Wurzelhals entspringenden Nebenwurzeln nicht rechtwinklig aus der Mutteraxe hervorzunehmen, sondern einen spitzen Eigenwinkel darbieten; ferner haben die Nebenwurzeln von *Faba* eine viel entschiedener Neigung bogenförmige Gestalt anzunehmen und zwar so, dass wenigstens anfangs immer die convexe Seite des Bogens nach der Lage des Wurzelhalses hinsieht. Aehnlich wie bei *Faba* gestalten sich die Verhältnisse auch bei *Pisum*. Die Krümmung dieses Bogens ist übrigens jederzeit eine ziemlich geringe, der Krümmungsradius kann zwischen 2—5 Ctm. wechseln.

Bei fortgesetzter Rotation sah ich wiederholt an *Pisum* und *Faba* die Krümmung der aus der Hauptwurzel kommenden Nebenwurzeln sich umkehren, so dass die früher concave Seite jetzt convex wurde, wahrscheinlich eine Folge des Wassermangels bei den in dem Glasrecipienten rotirenden Pflanzen, da auch die Nebenwurzeln nicht rotirender Pflanzen (wie bei Fig. 21) dieselbe Bogengestalt annehmen, wenn sie in feuchter Luft wachsen, die Richtung der Hauptwurzel mag sein, welche sie will (Fig. 23).

Die unterhalb der Wurzelbasis entspringenden bei weitem zahlreichsten Nebenwurzeln einer Pflanze haben gewöhnlich nahezu denselben Eigenwinkel, doch kommen Unregelmässigkeiten in dieser Beziehung nicht selten vor, indem einzelne Nebenwurzeln einen merklich spitzeren oder stumpferen Eigenwinkel als die Mehrzahl der übrigen besitzen und gewöhnlich nimmt die Grösse des Eigenwinkels ab, wenn man von den oberen Nebenwurzeln zu den jüngeren unteren fortschreitet.

Die flache ursprüngliche Bogengestalt der Nebenwurzeln weist darauf hin, dass die convexe Seite in Folge innerer Symmetrieverhältnisse ein wenig stärker wächst als die concave; bei den aus dem hypocotylen Gliede entspringenden Wurzeln liegt aber diese stärker wachsende Seite der Nebenwurzeln, wenn wir uns die ganze Pflanze in normaler Lage aufrecht denken, nach unten gekehrt; bei den aus der Hauptwurzel selbst entspringenden, mit spitzem Eigenwinkel versehenen Nebenwurzeln ist es dagegen bei dieser gedachten Lage der Pflanze die Oberseite, welche anfangs convex wird und also stärker wächst. Legen wir unserer Betrachtung also eine Keimpflanze zu Grunde, welche in normaler Lage aufrecht steht, so dass die Spitze der Hauptwurzel abwärts sieht, so können wir nach der früher von Hugo de Vries eingeführten Bezeichnungsweise die obersten aus dem hypocotylen Gliede entspringenden Nebenwurzeln als hyponastische, die aus der Hauptwurzel selbst entspringenden aber als epinastische bezeichnen; die an der Grenze von Wurzel und hypocotylen Gliede, oft rechtwinklig und geradeaus fortwachsenden Nebenwurzeln dagegen, die besonders bei *Phaseolus* häufig vorkommen, sind weder hyponastisch noch epinastisch, sie

könnten als neutrale bezeichnet werden; bei *Faba* sind solche neutrale Nebenwurzeln ziemlich selten<sup>1)</sup>.

Die Stärke der Hyponastie und Epinastie der Nebenwurzeln bestimmt einerseits den Krümmungsradius derselben, andererseits, insofern die Krümmung schon an der Basis der Nebenwurzeln eintritt, hängt davon auch die Grösse der Eigenwinkels ab. Da es jedoch vorkommt, dass der Eigenwinkel ein spitzer oder stumpfer ist, ohne dass eine erhebliche Krümmung wahrzunehmen ist, so scheint es, dass der Eigenwinkel auch ohne die Intervention der Hyponastie und Epinastie eine bestimmte Grösse erreichen kann, oder dass die Krümmung nur an der Basis der Nebenwurzeln, also in frühester Jugend stattfindet, worauf die Wurzeln gradlinig weiter wachsen.

Gewöhnlich ist der Bogen ein so flacher, dass man wenigstens bei Wurzeln von 2—4 Ctm. Länge die Bogengestalt vernachlässigen und sie bei der Beurtheilung des Eigenwinkels, als gradlinig betrachten kann. Die Grösse dieses Eigenwinkels ist nun, wie schon erwähnt, bei den aus einer Hauptwurzel selbst entspringenden Nebenwurzeln ziemlich constant; vergleicht man aber verschiedene Exemplare derselben Species, die gleichzeitig der Rotation unterworfen waren, so findet man den Eigenwinkel bei verschiedenen Pflanzen sehr verschieden gross; bei manchen Exemplaren von *Faba* und *Pisum* beträgt er nahezu 45°, bei anderen 60—70°, zuweilen sogar 80—90°, weniger variabel scheint dieses Verhalten bei *Phaseolus* zu sein, wo der Eigenwinkel der unterhalb des Wurzelhalses entspringenden Wurzeln meist 70—80° beträgt. Für die Beurtheilung der geotropischen Krümmungen ist es sehr wichtig, diese individuellen Verschiedenheiten des Eigenwinkels der Nebenwurzeln zu kennen, weil man ohne die Kenntniss dieser Thatsache leicht in Irrthümer verfallen kann.

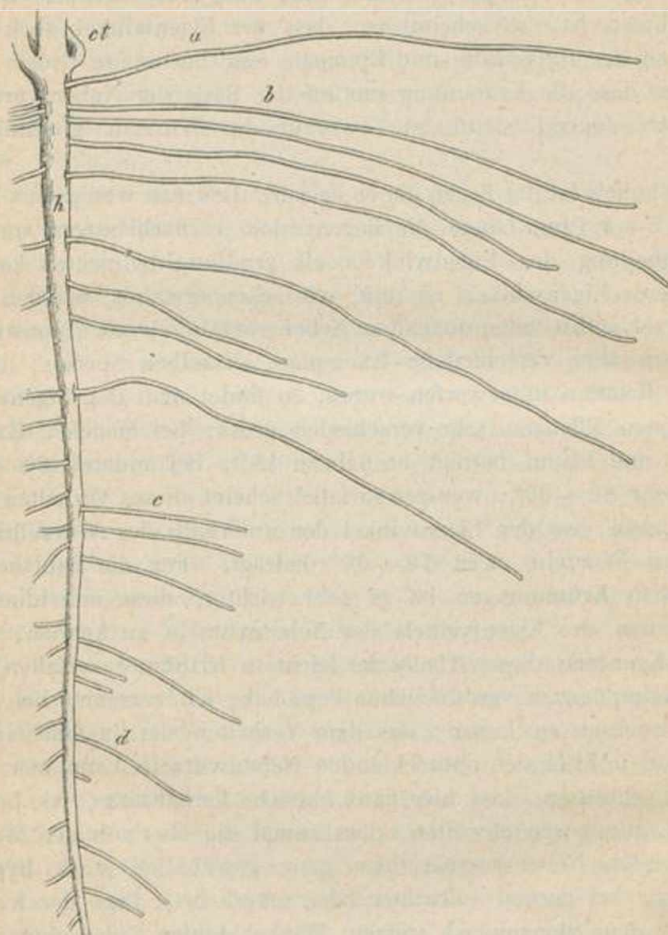
Die Keimpflanzen von *Cucurbita Pepo* habe ich versäumt bei langsamer Rotation wachsen zu lassen; aus dem Verhalten der in feuchter Luft, in Wasser und in Erde sich entwickelnden Nebenwurzeln kann man aber mit Sicherheit schliessen, dass hier ganz ähnliche Verhältnisse, wie bei den genannten Leguminosen obwalten, dass zumal die oberhalb der Wurzelbasis entspringenden Nebenwurzeln hier ganz gewöhnlich stark hyponastisch sind, da sie bei normal aufrechter oder umgekehrter Lage der Keimpflanze einen mit dem Stengelglied spitzen Winkel bilden, also einen stumpfen Eigenwinkel haben. Die aus der Hauptwurzel selbst entspringenden Nebenwurzeln sind auch bei *Cucurbita* epinastisch mit spitzem Eigenwinkel von 50—80°.

<sup>1)</sup> Mit Rücksicht auf das Mutterorgan sind eigentlich auch die oben als epinastisch bezeichneten Nebenwurzeln hyponastisch, wenn wir nämlich die Wurzelbasis so wie die Stengelbasis als unten bezeichnen; ich vermeide jedoch diese der inneren Symmetrie der Pflanze angemessenere Ausdrucksweise, weil sie bei der Beschreibung sehr leicht zu Missverständnissen führen könnte.

§. 39. Nachweis, dass die Nebenwurzeln erster Ordnung geotropisch sind.

Dass die Nebenwurzeln erster Ordnung, welche aus Hauptwurzeln entspringen, ebenso wie die aus Stämmen, Knollen, Zwiebeln austretenden Nebenwurzeln positiv geotropisch sind, wird zwar, wie es scheint, von

Fig. 22.



Vicia Faba in Erde hinter Glaswand gewachsen. *ct* Stiele der Cotyledonen; *a* Nebenwurzeln aus dem hypocotylen Glied, *b* aus der Wurzelbasis entspringend; *cd* tiefere Nebenwurzeln, *h* Hauptwurzel.

den meisten Botanikern stillschweigend angenommen; mir ist aber nicht bekannt, dass irgend Jemand einen Beweis dafür geliefert, einen Versuch zur Bestätigung dieser Annahme gemacht habe.

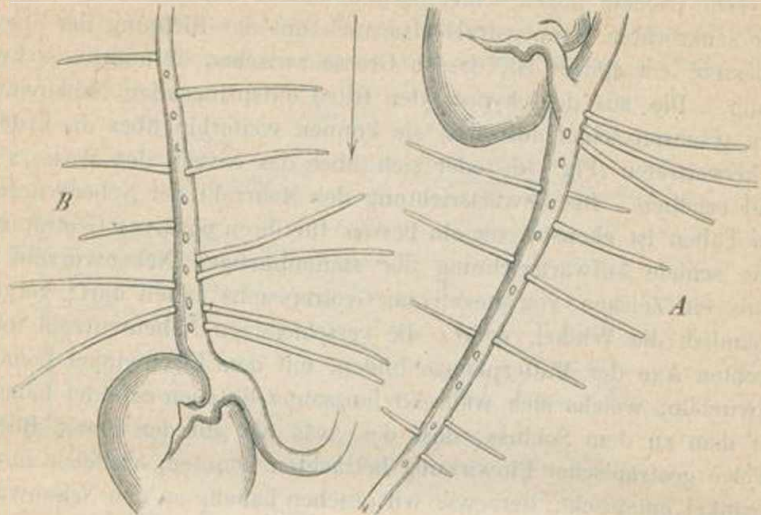
Lässt man die Wurzelsysteme der genannten Leguminosen oder von Cucurbita oder Zea in einem Erdkasten wie Fig. 1 C sich entwickeln oder

befestigt man die Keimpflanzen in einem Cylinder wie Fig. 1A in normaler senkrechter Lage so, dass die Hauptwurzel ganz in Wasser hängt, so wachsen die Nebenwurzeln der letzteren gerade aus oder in abwärts concavem, sehr flachem Bogen schieb nach unten, so dass der Winkel, den sie mit der senkrechten Hauptwurzel also auch mit der Richtung der Schwere einschliessen, ein spitzer ist, dessen Grösse zwischen  $50$  und  $80^\circ$  schwanken kann. Die aus dem hypocotylen Glied entspringenden Nebenwurzeln dagegen wachsen schieb aufwärts, sie können weiterhin über die Erdoberfläche hervortreten (Fig. 36) oder sich über das Niveau des Wassers aufsteigend erheben. Die Abwärtsrichtung der Mehrzahl der Nebenwurzeln in solchen Fällen ist ebensowenig ein Beweis für ihren positiven Geotropismus, wie die schiebe Aufwärtsrichtung der stammbürtigen Nebenwurzeln nicht etwa als ein Zeichen von negativem Geotropismus gelten darf; vergleicht man nämlich die Winkel, welche die verschiedenen Nebenwurzeln mit der senkrechten Axe der Mutterpflanze bilden, mit dem Eigenwinkel homologer Nebenwurzeln, welche sich während langsamer Rotation gebildet haben, so kommt man zu dem Schluss, dass das, was wir auf den ersten Blick als eine Folge geotropischer Einwirkung betrachten könnten, vielleicht nur dem Eigenwinkel entspricht, der, wie wir gesehen haben, an den Nebenwurzeln derselben Pflanze verschieden ist und bei verschiedenen Individuen derselben Species zwischen circa  $45$  und  $80^\circ$  schwanken kann. Man bleibt also zunächst im Ungewissen, ob die Richtungen der Nebenwurzeln aus einer senkrecht in Erde oder in Wasser wachsenden Hauptwurzel bloss aus inneren Symmetrieverhältnissen entspringen oder ob dabei der Geotropismus mitgewirkt hat.

Dazu kommt aber noch eine andere Wahrnehmung, die, wie es scheint, Niemand beachtet hat; wenn nämlich die im Wasser oder in feuchter Erde aus senkrechter Hauptwurzel entspringenden Nebenwurzeln in derselben Weise geotropisch wären, wie es die Hauptwurzeln sind, so müsste man erwarten, dass sie sich gleich diesen so lange abwärts krümmen, bis ihre Spitze senkrecht hinabgerichtet ist, um dann gradlinig nach unten fortzuwachsen; statt dessen aber bemerkt man, dass die Nebenwurzeln schon, wenn sie eine gewisse schiebe Richtung, ja eine oft nur geringe Neigung gegen den Horizont (Fig. 22) erreicht haben, mehr oder weniger gradlinig fortwachsen, wenn man nämlich von gelegentlichen Störungen, welche die Rauheiten der Erde veranlassen, absieht. Würde man kräftig wachsende Hauptwurzeln, zumal in feuchter Erde in dieselbe schiebe Lage bringen, in welcher die Nebenwurzeln geradeaus fortwachsen, so würden sich jene abwärts krümmen, bis ihre Spitzen senkrecht gestellt wären, um erst dann wieder geradeaus zu wachsen. Diese Betrachtungen könnten also zu dem Schluss verleiten, dass die Nebenwurzeln überhaupt nicht geotropisch sind und zu ähnlichen Schlussfolgerungen würde man bei den aus den Zwiebeln und Knollen entspringenden Wurzeln gelangen. Noch mehr bestärkt könnte

man in dieser Annahme werden, wenn man die Nebenwurzeln in feuchter Luft, zumal ohne Benetzung sich entwickeln lässt.

Fig. 23.



*Vicia faba* in feuchter Luft gewachsen, *A* in schief aufrechter, *B* in umgekehrter Lage.

Werden Keimpflanzen der genannten Arten, nachdem ihre Hauptwurzel 5—10 Ctm. Länge erreicht hat und bevor die Nebenwurzeln ausgetreten sind, in einem Cultureylinder wie Fig. 4 *A* so befestigt, dass die austretenden Nebenwurzeln sich nur in feuchter Luft entwickeln können, gleichgültig ob man dabei der Hauptwurzel die normale oder umgekehrte oder eine horizontale Lage giebt, so schlagen die Nebenwurzeln Richtungen ein, welche denen bei langsamer Rotation entsprechen, mit dem Unterschied jedoch, dass hier eine grössere Neigung zur rechtwinkligen Stellung gegen die Hauptwurzel hervortritt, wie es Fig. 23 *A* und *B* zeigt. In solchen Fällen ist gewöhnlich nicht die leiseste Spur einer geotropischen Krümmung zu erkennen, selbst dann, wenn man in diesen Dingen eine lange Uebung besitzt. Diesen Beobachtungen darf man jedoch keinen allzugrossen Werth für die Frage nach dem Geotropismus der Nebenwurzeln beilegen, denn schon in § 26 habe ich gezeigt, dass auch die Hauptwurzeln, wenn sie in feuchter Luft ohne hinreichende Benetzung wachsen, nur sehr unvollkommene oder gar keine geotropische Krümmungen machen. Es kann also bei unseren in Luft entwickelten Nebenwurzeln der Mangel geotropischer Krümmung dem Wassermangel oder überhaupt dem ungewohnten Medium zugeschrieben werden.

Nach dem bisher Mitgetheilten liegt die Sache demnach so, dass wir aus den zuerst genannten Beobachtungen überhaupt nicht schliessen können, ob die Nebenwurzeln geotropisch sind, während die zuletzt erwähnten

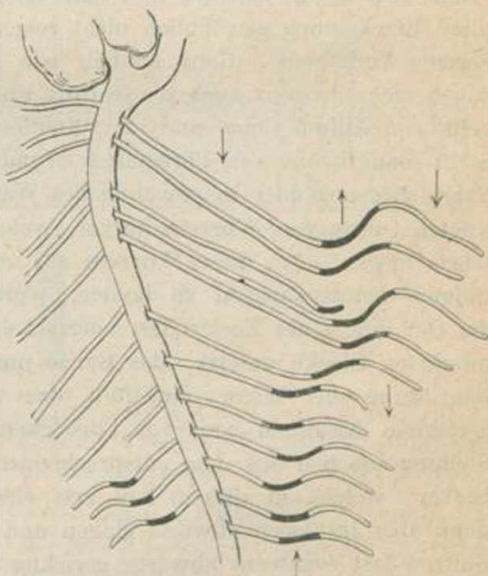
Beobachtungen uns doch nicht berechtigen, ihnen den Geotropismus wirklich abzusprechen.

Und dennoch sind diese Nebenwurzeln wirklich positiv geotropisch, wenn auch in geringerem Grade und in etwas anderer Weise als die Hauptwurzeln, wie die folgenden Beobachtungen zeigen werden.

Wenn man die Keimpflanzen in dem Culturcylinder Fig. 4 A so befestigt, dass die schon 8—10 Ctm. lange Hauptwurzel mit der Spitze senkrecht aufwärts gerichtet ist oder so, dass sie horizontal liegt, und wenn man täglich für zwei- bis dreimalige Benetzung sorgt, dann erfolgen sehr deutliche Krümmungen an den nach verschiedenen Richtungen aus der Hauptwurzel hinaus wachsenden Nebenwurzeln, im Sinne geotropischer Krümmungen, jedoch mit der Eigenthümlichkeit, dass sie niemals bis zur Verticalstellung der Nebenwurzeln fortgesetzt werden, worauf ich weiter unten noch ausführlich zurückkomme.

Noch deutlicher werden die geotropischen Krümmungen, wenn man das Wurzelsystem in einem Erdkasten wie Fig. 4 C hinter einer Glaswand sich entwickeln lässt, so dass die Hauptwurzel in der lockeren feuchten Erde senkrecht abwärts wächst. Haben nun die Nebenwurzeln eine Länge von 1—5 Ctm. erreicht, indem sie schief abwärts und nahezu gradlinig an der Glaswand hinlaufen, und kehrt man nun den Erdkasten so um, dass die Hauptwurzelspitze nach oben gerichtet wird, wobei man für eine hinreichende Ueberneigung der Glaswand sorgt, so krümmen sich sämtliche Nebenwurzeln an ihren fortwachsenden Enden abwärts, ohne jedoch jemals ihre Spitzen senkrecht zu stellen; wird der Kasten nun abermals umgedreht, so dass das Wurzelsystem wieder seine ursprüngliche normale Stellung gewinnt, so erscheinen nun die Wurzelenden zunächst schief aufwärts gerichtet; sie krümmen sich aber nach einigen

Fig. 24.



Vicia Faba in Erde hinter Glaswand gewachsen, anfangs in normaler, dann in umgekehrter, zuletzt wieder in normaler Stellung, die Pfeile zeigen, in welcher Richtung die Schwere die Nebenwurzeln in den verschiedenen Lagen traf.

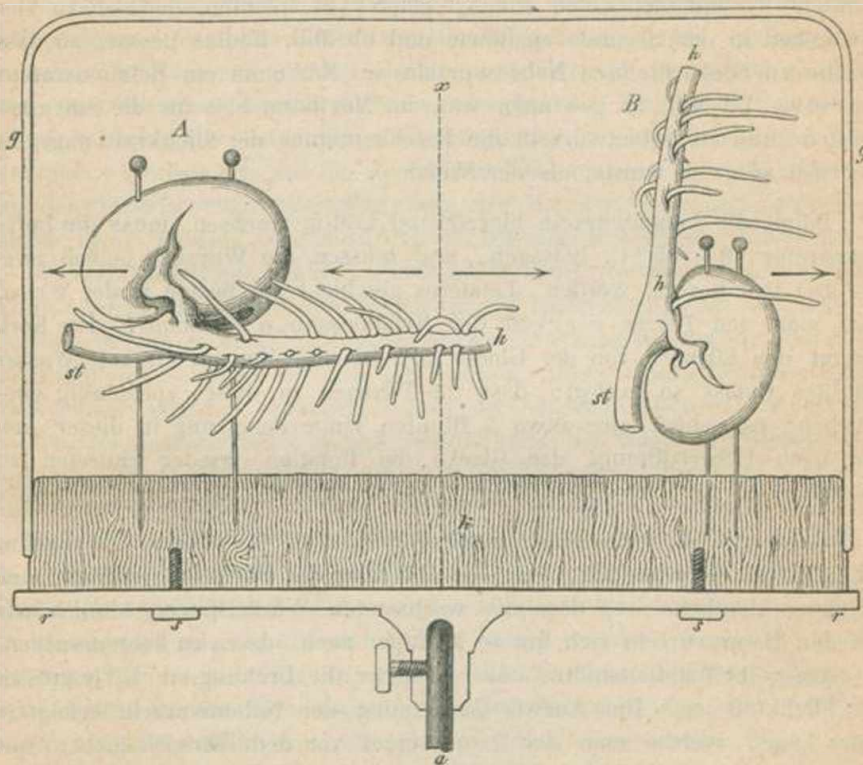
Stunden, indem sie weiter wachsen, wieder abwärts, und wenn die Spitzen ungefähr wieder denselben Winkel mit der Verticalen bilden, unter welchem sie vor der ersten Umdrehung fortgewachsen waren, so wachsen sie nun wieder schief gradlinig fort. In dieser Weise wurde z. B. das in Fig. 24 abgebildete Wurzelsystem von *Faba* behandelt, wo die geschwärzten Theile der Nebenwurzeln diejenigen Partien darstellen, welche während der inversen Lage der Pflanze zugewachsen sind, wo also die Schwerkraft im Sinne des hier aufwärts gerichteten Pfeiles eingewirkt hat; kehrt man das vorliegende Buch so um, dass dieser Pfeil abwärts gerichtet erscheint, so hat man das Bild in derselben Lage, wie die Pflanze zu der Zeit, wo die Nebenwurzeln sich abwärts gekrümmt haben und die hier geschwärzten Theile derselben gewachsen sind.

Diese Versuche, welche leicht anzustellen sind und jedes Mal gelingen, zeigen, dass die Erdwurzeln in ihrem natürlichem Medium geotropische Krümmungen machen, wenn auch die Krümmung aufhört, noch bevor die Wurzelspitzen eine senkrecht abwärts gehende Richtung erreicht haben. Wenn also die in feuchter Luft ohne Benetzung wachsenden Nebenwurzeln diese Erscheinung gewöhnlich nicht zeigen, so ist diess nur ein Beweis abnormen Verhaltens. Ganz ähnlich wie bei den genannten Pflanzen verhalten sich übrigens auch die in Erde wachsenden Nebenwurzeln der Zwiebeln von *Allium Cepa* und der Knollentriebe von *Solanum tuberosum*. Stellt man Halme von *Phragmites arundinacea* in eine geeignete wässrige Nährstofflösung oder in gewöhnliches Wasser, so brechen aus den unteren Knoten Quirle von Wurzeln hervor, welche in ziemlich scharfen Bogen abwärts biegen. Um diese Wurzeln aus auf den Kopf gestellten *Phragmites*-Halmen herauswachsen zu lassen, wurden diese mit ihrem Basaltheil in die Oeffnung eines Korkes fest eingeschoben, der Kork auf den Hals einer tubulirten Glocke gesetzt, das Ganze umgekehrt und in die Glocke soviel Nährlösung oder Wasser eingefüllt, dass der innerhalb der Glocke aufwärts gerichtete Basaltheil ganz von Flüssigkeit umgeben war. Auch in dieser Stellung brachen aus dem entsprechenden Knoten Quirle von Nebenwurzeln hervor, welche in diesem Fall erst eine Strecke horizontal fortwuchsen, dann aber im Bogen abwärts gingen und sich so lange krümmten, bis ihre Spitzen fast senkrecht abwärts gerichtet waren. Es sind also auch diese aus den Schilfhalmern entstehenden Nebenwurzeln geotropisch ebenso wie die aus den unteren Stammknoten von *Zea Mais* entspringenden.

Endlich kann auch die Wirkung der Centrifugalkraft auf die Nebenwurzeln erster Ordnung als ein Beweis für ihren Geotropismus angeführt werden. Um die sich entwickelnden oder schon vorher bis zu einer gewissen Länge herangewachsenen Nebenwurzeln der Einwirkung der Fliehkraft auszusetzen, benutzte ich ein Laufwerk mit circa 60 Pfund schwerem Gewicht, welches durch zwei Stockwerke hinabfallen kann und 10—12 Stunden lang das Räderwerk in Bewegung hält, wenn die letzte sich dre-

hende Axe in einer Secunde 4—5 Umdrehungen macht. Auf diese Axe *a* (Fig. 25) wird der aus Messing gearbeitete, einem Speichenrad ähnliche Halter *rr* mittelst seiner centralen Hülse aufgesetzt, nachdem auf demselben die kreisrunde Korkscheibe *k* mittelst der Schrauben *ss* befestigt

Fig. 25.



*Vicia Faba* in dem um senkrechte Axe rasch rotirenden Recipienten gewachsen; der Versuch begann, als die Nebenwurzeln noch nicht ausgetreten waren. — *st* Stengel, *h* Hauptwurzel; beide abgeschnitten.

worden ist. Vor Beginn des Versuches muss der Kork mit Wasser durchtränkt sein; die Keimpflanzen *A*, *B* werden mit je zwei Nadeln über dem Kork schwebend in verschiedenen Stellungen befestigt und nun eine innen mit feuchtem Filtrirpapier ausgeschlagene Glasglocke *gg* über das Ganze so gestülpt, dass die Glocke durch die Korkscheibe fest verschlossen wird. Die Grösse der Fliehkraft, welche in diesem nunmehr um eine verticale Axe rotirenden Recipienten auf eine gegebene Nebenwurzel einwirkt, hängt bekanntlich von der Umdrehungszeit des Recipienten (*t*) und von dem Rotationsradius (*R*), d. h. von der Entfernung der betreffenden Nebenwurzel von der Rotationsaxe (*ax*) in der Weise ab, dass die Beschleunigung der Fliehkraft  $f = \frac{4\pi^2 R}{t^2}$  ist. In dem durch unsere Figur repräsentirten



Falle betrug der Rotationsradius für die Nebenwurzeln von *B* und für die ältesten Nebenwurzeln von *A* ungefähr 40 Mill., die Beschleunigung der Fliehkraft *f* war daher bei fünfmaliger Umdrehung des Recipienten in der Secunde viermal so gross, als die Beschleunigung der Schwere, wenn man den Werth  $g = 9800$  Mill. setzt. Bei der Mehrzahl meiner Versuche verwendete ich indessen einen umfangreicheren Recipienten, der nahezu vier Drehungen in der Secunde ausführte und 80 Mill. Radius besass, so dass für die zu beobachtenden Nebenwurzeln im Maximum ein Rotationsradius von etwa 65 Mill. zu gewinnen war, im Maximum also für die am günstigsten situirten Nebenwurzeln die Beschleunigung der Fliehkraft ungefähr vier mal so gross wurde, als der Werth *g*.

Damit die Nebenwurzeln hinreichend kräftig wachsen, muss die Lufttemperatur 18 — 25° C. betragen, und müssen die Wurzeln täglich zwei bis drei mal benetzt werden. Letzteres geschieht am besten in der Weise, dass man den Träger *r r* von der Rotationsaxe *a* abnimmt, den Kork sammt den Pflanzen von der Glocke abhebt und ihn auf ein mit Wasser gefülltes Gefäss so auflegt, dass die Pflanzen in dieses vollständig eintauchen; es genügt eine etwa 5 Minuten lange Benetzung in dieser Art, um nach Ueberstülpung der Glocke die Rotation wieder eintreten zu lassen.

Ohne auf die Ergebnisse dieser Versuche hier ausführlich einzugehn, will ich nur hervorheben, dass die Wirkung der Fliehkraft jederzeit eine durchaus deutliche ist, dass die wachsenden Wurzelspitzen ähnlich wie bei den Hauptwurzeln sich um so kräftiger nach aussen zu kehren suchen, je grösser ihr Rotationsradius und je rascher die Drehung, d. h. je grösser die Fliehkraft ist. Die Auswärtskrümmung der Nebenwurzeln erfolgt in jeder Lage, welche man der Hauptwurzel vor dem Versuch giebt; nur muss selbstverständlich bei Beurtheilung der Richtung, welche die Nebenwurzeln in dem rasch rotirenden Recipienten einschlagen, der Umstand in Betracht gezogen werden, dass sie zugleich der Schwerkraft mit unterliegen, ihre Richtung also aus der gleichzeitigen Wirkung der Fliehkraft und Schwerkraft resultirt; aus diesem Grunde sieht man z. B. dass die abwärts gerichteten Nebenwurzeln der Pflanze *A* (Fig. 25) mit der Hauptwurzel einen grösseren Winkel bilden, als die auf der Oberseite derselben entspringenden, denn indem die Schwere jene sowohl wie diese abwärts zu richten sucht, werden jene von der Hauptwurzel gewissermaassen hinweggebogen, diese dagegen ihr genähert. — Es leuchtet ein, dass die Fliehkraft für jede einzelne Nebenwurzel in Betracht gezogen werden muss, da ihre Entfernungen von der Rotationsaxe je nach der Lage der Keimpflanze sehr verschieden sein können; Fig. 25 *A* zeigt z. B. ziemlich deutlich, wie die von der Rotationsaxe *x x* ferneren Nebenwurzeln stärker gekrümmt sind als die ihr näheren. Eine ausführliche Betrachtung dieser

Verhältnisse liegt hier jedoch ausserhalb meiner Absicht, die nur dahin geht, zu zeigen, dass die Nebenwurzeln erster Ordnung in demselben Sinne geotropisch sind und der Fliehkraft unterliegen, wie die Hauptwurzeln; auf einige andere Ergebnisse komme ich in einem der folgenden Paragraphen zurück.

Die bisher angeführten Thatsachen werden nun gewiss keinen Zweifel darüber lassen, dass Gravitation und Centrifugalkraft an den wachsenden Nebenwurzeln Krümmungen veranlassen und zwar in demselben Sinne, wenn auch nicht in demselben Maasse wie bei den Hauptwurzeln, dass wir also berechtigt sind, diese Nebenwurzeln als positiv geotropisch zu betrachten. Indem ich auf die Verschiedenheit des geotropischen Verhaltens der Nebenwurzeln gegenüber dem der Hauptwurzeln noch zurückkomme, will ich hier noch ausdrücklich auf eine Erscheinung hinweisen, die im Vorhergehenden schon gelegentlich berührt worden ist, ich meine die auffallende Unfähigkeit der Nebenwurzeln sich abwärts zu krümmen, wenn sie sich in feuchter Luft ohne häufige Benetzung entwickeln; besonders auffallend ist dabei noch die Erscheinung, dass die Nebenwurzeln sehr verschiedener Pflanzen in feuchter Luft die Neigung haben eine zu ihrer Hauptwurzel nahezu rechtwinklige Stellung und bei längerem Wachsthum eine flache, nach dem Stengel hin concave Bogenform anzunehmen, bei welcher ihre organische Unterseite convex wird, wie z. B. Fig. 21 und 23 erkennen lässt. Die Erscheinung wird ganz besonders auffallend dann, wenn man bei Fig. 21 die in Wasser und die in Luft entwickelten Nebenwurzeln bezüglich ihrer Richtung vergleicht oder wenn man Fig. 23 A (in Luft gewachsen) mit Fig. 22 und 26 (in Erde gewachsen) vergleicht; ganz ebenso verhält es sich bei *Pisum* und bei *Zea Mais*; bis zu einem gewissen Grade besteht auch sogar bei den in Wasser wachsenden Nebenwurzeln diese Neigung, mit der Hauptwurzel einen grösseren Winkel zu bilden und gegen den Geotropismus mehr oder weniger unempfindlich zu werden. Bei den Nebenwurzeln tritt diess viel auffallender hervor als bei den Hauptwurzeln, für welche ich ein ähnliches Verhalten bereits §. 26 betrieben habe; besonders auffallend fand ich es bei den Nebenwurzeln von *Zea Mais*; tauchte die Hauptwurzel so in Wasser, dass der obere 3—4 Ctm. lange Theil in feuchter Luft blieb, so wuchsen die aus diesem entspringenden Nebenwurzeln ganz horizontal, die im Wasser entspringenden bildeten einen Winkel von circa  $70-80^\circ$  mit dem unter ihnen liegenden Theil der Hauptwurzel, auch wo diese nicht ganz vertical war; die in der Erde hinter Glaswand gewachsenen Nebenwurzeln dagegen machten mit der senkrechten Hauptwurzel einen Winkel von circa  $45^\circ$ . — Ich wage jetzt noch nicht, über die Ursache dieses mangelhaften Geotropismus in Luft und Wasser mich auszusprechen; hier genügt es, darauf hinzuweisen, dass wenn man den Geotropismus der Nebenwurzeln in seiner normalen Form studiren will, man gerade so wie bei den Hauptwurzeln

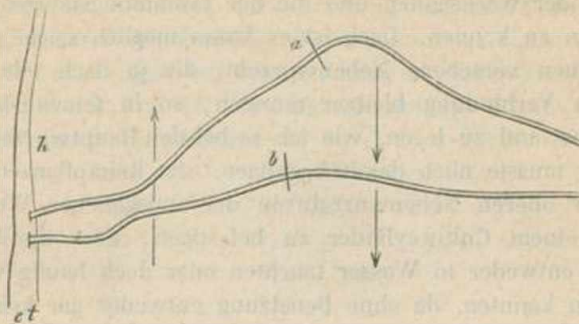
die in feuchter lockerer Erde wachsenden Nebenwurzeln benutzen muss, wodurch die Beobachtung allerdings sehr erschwert wird.

§. 40. Die krümmungsfähige Region und Form der Krümmung. So wie bei der Hauptwurzel ist es auch bei den Nebenwurzeln erster Ordnung die ganze wachsende Region von 4—6 Mill. Länge, welche die geotropische Krümmung annimmt oder durch die Wirkung der Centrifugalkraft gekrümmt wird. So wie dort ist auch hier die Krümmung nur anfangs, wo sie noch sehr schwach ist, eine scheinbar kreisbogeuförmige, mit fortschreitender Einwirkung der krümmenden Kraft zeigt sich aber auch hier, dass die am raschesten wachsenden Querzonen sich auch am stärksten krümmen, dass also die Krümmung von dieser Stelle aus sowohl nach der Spitze hin wie auch nach rückwärts hin sich continuirlich abflacht. Es lässt sich ferner zeigen, dass die bei der Hauptwurzel dargestellte Bedeutung des Neigungswinkels auch hier ganz in derselben Weise in Betracht kommt und dass man bei Beurtheilung der Länge der gekrümmten Region darauf zu achten hat, dass die hinteren Querzonen schon aufhören können zu wachsen, also auch aufhören krümmungsfähig zu sein, bevor eine deutliche Krümmung an ihnen zu Stande kommt, weshalb man die deutlich gekrümmte Region gewöhnlich etwas kürzer findet als die wachsende Region. Sowie bei der Hauptwurzel muss auch hier zur Beurtheilung der Krümmungsform mit in Betracht gezogen werden, dass der Neigungswinkel der vorderen Querzonen horizontaler Nebenwurzeln sich vermindert dadurch, dass die weiter hinten liegenden sich krümmen. Da ich diese Verhältnisse bei der Krümmung der Hauptwurzel §. 28 und die entsprechenden Verhältnisse auch bei den geotropischen Krümmungen der aufrechten Stengel in der Flora 1873 No. 21 hervorgehoben habe, so wird es nicht nöthig sein, hier noch einmal darauf ausführlich zurückzukommen, jedoch ist auch hier wieder auf den später noch ausführlich zu besprechenden Punkt hinzuweisen, dass zwischen der Hauptwurzel und ihren Nebenwurzeln insofern ein auffallender Unterschied besteht als die letzteren ihre Krümmung nur so lange fortsetzen, bis die Wurzelspitze einen gewissen Winkel mit der Richtung der Schwere oder der Centrifugalkraft bildet, dann hört die weitere Krümmung auf und die Wurzel wächst gerade fort, obgleich sie die Richtung der Schwere oder der Centrifugalkraft noch nicht gewonnen hat.

Zur Erläuterung des Gesagten diene zunächst Fig. 26, wo *h* die Hauptwurzel und *ct* das hypocotyle Glied von *Phaseolus multiflorus* darstellt, *a* und *b* zwei Nebenwurzeln bedeuten. Die Pflanze war aufrecht in gewöhnlicher Weise in Erde gewachsen, die Wurzelspitze abwärts gekehrt, die beiden Nebenwurzeln hatten sich bis zu den Punkten *a* und *b* schief abwärtsgehend entwickelt; man würde die wahren Richtungsverhältnisse auch hier dadurch gewinnen, wenn man das vorliegende Buch so umkehrt, dass

der in der Figur aufwärts gerichtete Pfeil senkrecht abwärts gerichtet erscheint. Als die Nebenwurzeln mit ihren Spitzen die Punkte *a* und *b* erreicht hatten, wurde ihre Lage mit je einem Papierindex an der Glaswand

Fig. 26.



*Phaseolus multiflorus*, zwei Nebenwurzeln einer Hauptwurzel (*h*) in Erde hinter Glaswand gewachsen.

bezeichnet, der Kasten umgekehrt und der betreffenden Seite desselben die nöthige Ueberneigung gegeben und so die Nebenwurzeln gezwungen, auch fernerhin der Glaswand angeschmiegt, weiter fortzuwachsen; die Richtung, in welcher nunmehr die Schwerkraft auf die Nebenwurzeln einwirkte, ist durch den in der Figur abwärts gekehrten Pfeil angedeutet. Die Figur zeigt uns, in welcher Richtung die Wurzeln während der nächsten vier Tage bei  $15-18^{\circ}$  C. fortgewachsen sind. Unmittelbar nach der Umkehrung begann die Abwärtskrümmung, und als die Wurzelspitzen einen gewissen Winkel mit der Verticalen gewonnen hatten, wuchsen sie annähernd gradeaus, denn die kleinen wellenförmigen Schwingungen derselben, welche sie in ihrem Verlauf sowohl vor wie nach der geotropischen Krümmung zeigen, können wir als durch die Rauigkeit und den Widerstand der Erde veranlasste Nebenerscheinungen hier unbeachtet lassen. Man bemerkt, dass die beiden Nebenwurzeln sich nach der Umkehrung in verschiedener Weise gekrümmt haben; die Wurzel *a*, welche vor der Umkehrung stärker abwärts gewachsen war, hat sich jetzt auch stärker als die andere abwärts gekrümmt und bei beiden hat die geotropische Krümmung aufgehört, als die fortwachsende Wurzelspitze wieder denselben Winkel mit der Verticalen eingeschlagen hatte, den sie vor der Umkehrung mit derselben bildete; die beinahe horizontal gewachsene Wurzel *b* wurde daher durch den Geotropismus zu einer viel flacheren Krümmung veranlasst, als die vorher stärker geneigte Wurzel *a*.

Ganz ähnlich wie dieses Beispiel es erläutert, verhalten sich auch die in Erde wachsenden Nebenwurzeln von *Faba*, *Allium Cepa*, *Solanum tuberosum*, *Cucurbita Pepo*, *Zea Mais*.

Schon bei dieser Beobachtungsmethode erkennt man, wenn man nach der Umkehrung wenigstens stündlich einmal beobachtet, dass es eine 4—6 Mill. lange Region der Wurzelspitze ist, nicht aber bloss eine bestimmte schmale Querzone, in welcher die geotropische Krümmung auftritt. Dasselbe zeigt sich, wenn man die Nebenwurzeln mit Querstrichen versieht, um die Länge der wachsenden und die der krümmungsfähigen Region direct vergleichen zu können. Doch ist es kaum möglich solche mit schwarzen Farbestrichen versehene Nebenwurzeln, die ja doch mit der ganzen Keimpflanze in Verbindung bleiben mussten, so in feuchte lockere Erde hinter eine Glaswand zu legen, wie ich es bei den Hauptwurzeln beschrieben habe; ich musste mich damit begnügen, die Keimpflanzen, an denen ich einige der oberen Nebenwurzeln in der angegebenen Weise markirt hatte, so in einem Culturcylinder zu befestigen, dass die betreffenden Nebenwurzeln entweder in Wasser tauchten oder doch häufig von solchem benetzt werden konnten, da ohne Benetzung entweder gar keine oder nur abnorme, knieförmige Krümmungen eintreten. Es wird nicht überflüssig sein, einige Beispiele ausführlicher mitzutheilen.

Eine Keimpflanze von Faba war vor dem Austritt der Nebenwurzeln in einem Culturcylinder in umgekehrter Lage so befestigt worden, dass die Hauptwurzel aufwärts gerichtet war; in dieser Lage entwickelten sich nun aus ihr die Nebenwurzeln; als die der Wurzelbasis benachbarten 7—8 Mill. lang waren, wurde die Pflanze herausgenommen und drei dieser Nebenwurzeln wie gewöhnlich in 4 Mill. lange Zonen (deren erste auch die ganze Wurzelhaube umfasste) eingetheilt; darauf wurde die Pflanze in dem Cylinder so befestigt, dass die Hauptwurzelspitze abwärts gerichtet, also die ganze Pflanze normal gestellt war. Da die Nebenwurzeln in der früheren umgekehrten Lage der Pflanze sich ein wenig schief abwärts gerichtet hatten, so wären sie also nach der beschriebenen Umkehrung jetzt etwas aufgerichtet. Bei wiederholter Benetzung trat nun binnen sieben Stunden eine deutliche Abwärtskrümmung ein, die, soweit es sich beurtheilen liess, die ganze wachsende Region umfasste, innerhalb der am stärksten gewachsenen 2—3 Zonen aber den kleinsten Krümmungsradius von 3—4 Mill. zeigte. Die Zuwächse in diesen 7 Stunden waren bei den Wurzeln A, B, C bei 24—26° C. folgende:

Zone	A	B	C
VI	0,0 Mill.	0,0 Mill.	0,0 Mill.
V	0,2 „	0,0 „	0,0 „
IV	0,3 „	0,3 „	0,2 „
III	0,6 „	0,6 „	0,3 „
II	0,5 „	0,4 „	0,8 „
Spitze I	0,0 „	0,0 „	0,0 „

Bei derartigen Versuchen beobachtet man auch, dass die geotropische Krümmung, wenn die Wurzeln längere Zeit in feuchter Luft oder Wasser fortwachsen, ähnlich wie bei den Hauptwurzeln wieder flacher wird und auch hier leuchtet ein, dass diese Aenderung innerhalb der Erde nicht eintreten kann. Daher findet man bei einem Versuch wie der vorige, wenn man eine längere Zeit zwischen der Markirung und der Beobachtung verstreichen lässt, auch einen flacheren Bogen; so zeigte beispielsweise eine bei  $17,7^{\circ}$  C. in Luft 24 Stunden lang gewachsene Nebenwurzel einen kleinsten Krümmungsradius von 45 Mill. und die anfangs 4 Mill. langen Querzonen ergaben folgende Zuwächse:

Zone	
V	0,2 Mill.
IV	0,2 „
III	1,5 „
II	2,3 „
Spitze I	0,3 „

Auch in diesem Fall umfasste die Krümmung die ganze wachsende Region.

Ganz entsprechend fand ich die Verhältnisse bei der Einwirkung der Centrifugalkraft. Zwei Exemplare von *Faba* wurden in den grossen Recipienten so befestigt, dass die beobachtete Nebenwurzel *A* der einen einen Rotationsradius von 40 Mill., die Nebenwurzel *B* einen solchen von 70 Mill. anfangs hatte, während der Recipient 4 Umdrehungen in der Secunde machte. Temperatur  $24-25^{\circ}$  C. Es ist noch zu bemerken, dass die Wurzel *A* aus horizontaler radial gelegter Hauptwurzel entspringend sich an der letzteren zurückkrümmen musste; dass dagegen *B* aus vertical umgekehrter Hauptwurzel hervorwachsend sich von rechts nach vorn an der Pflanze seitwärts krümmen musste.

In 7 Stunden erfolgten folgende Zuwächse, an den ursprünglich 4 Mill. langen Querzonen

Zone	A	B
VII	0,0 Mill.	0,2 Mill.
VI	0,3 „	0,2 „
V	0,4 „	0,3 „
IV	0,5 „	0,5 „
III	1,0 „	0,8 „
II	0,8 „	0,7 „
Spitze I	0,3 „	0,3 „

Die Länge der gekrümmten Region umfasste bei *A* und *B* die Zonen I—V; der Krümmungsradius von *A* betrug an der stärkst gekrümmten Stelle 3—4 Mill. bei *B* 10 Mill. Die Krümmung umfasste, soweit ich beurtheilen konnte, nicht mehr die VI. Zone, die offenbar schon vor dem Eintritt der krümmenden Wirkung zu wachsen aufgehört hatte.

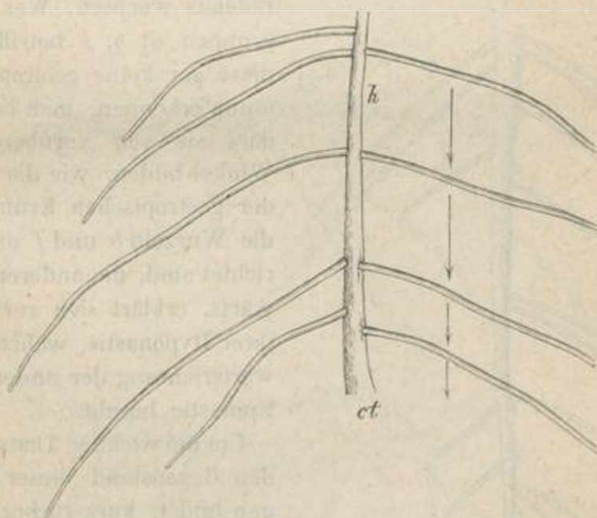
der Hauptwurzel, nachdem die Nebenwurzeln 3—5 Mill. lang geworden waren, im Längsschnitt schwach vergrössert; man bemerkt, wie die Nebenwurzeln ihrer ganzen Länge nach gekrümmt sind; später wachsen die Spitzen in der Richtung, die sie jetzt bereits eingeschlagen haben, ohne weitere Krümmung gerade fort; ein in dieser Weise weiter entwickeltes Wurzelsystem zeigt uns daher gerade Nebenwurzeln, anscheinend ursprünglich unter spitzen Winkeln aus der Hauptwurzel hervortretend, die Beobachtung zeigt aber, dass sie diese Richtung einer jähen Krümmung verdanken, welche sie während ihres Austrittes aus der Mutterwurzel zum Theil innerhalb des Rindengewebes derselben vollzogen haben. Noch auffallender ist diese Krümmung junger Nebenwurzeln innerhalb der Rinde der Mutterwurzel, wenn sie in Folge der Centrifugalkraft eintritt, deren Beschleunigung  $f$  dem 3—4fachen Werthe von  $g$  gleichkommt. In diesem Falle beobachtete ich auch bei *Phaseolus multiflorus*, dass die Rinde der gekrümmten Nebenwurzel auf der concaven Seite beträchtlich dicker war als auf der convexen, ganz ähnlich wie bei scharf gekrümmten Hauptwurzeln (§. 29). Wird ein Längsschnitt durch die Hauptwurzel so hergestellt, dass eine 3—5 Mill. lange Nebenwurzel ihrer ganzen Länge nach median gespalten erscheint wie in Fig. 27 B, wo  $rr$  die Rinde der Hauptwurzel bezeichnet, und ist diese Nebenwurzel durch Einwirkung der Schwere oder der Fliehkraft wie in der genannten Figur ihrer ganzen Länge nach gekrümmt, so hat man dabei Gelegenheit, noch eine andere beachtenswerthe Beobachtung zu machen; nämlich die, dass der Wurzelkörper der Nebenwurzel seine Krümmung nicht nur innerhalb der Wurzelhaube fortsetzt, sondern dass auch das Gewebe der Wurzelhaube selbst sich an der Krümmung gerade so betheiltigt, als ob es ein integrierender Theil der Wurzel selbst wäre. Dieser innerhalb der Wurzelhaube eingeschlossene und dennoch gekrümmte Theil des Körpers der Nebenwurzel ist bei *Faba* und *Phaseolus* 0,9—1,5 Mill. lang. Diese Wahrnehmung ist insofern von Interesse, als sie deutlich zeigt, dass das Gewebe der Wurzelhaube nicht nur kein Hinderniss für die geotropische Krümmung der Wurzelspitze ist, sondern dass es selbst an der geotropischen Krümmung sich betheiltigt. Mit der Constatirung dieser Thatsache aber widerlegt sich die von HOFMEISTER gemachte Annahme (Berichte der k. sächs. Gesellsch. der Wiss. 1860 p. 202 u. bot. Ztg. 1868 p. 280), dass die Wurzelhaube eine starre Hülle darstelle, welche den vorderen Theil der wachsenden Region der Wurzel hindere, geotropische Krümmungen zu machen; mit der Widerlegung dieser Annahme fallen natürlich auch die daraus gezogenen Folgerungen, vor Allem auch die, dass die Nebenwurzeln höherer Ordnung deshalb keine geotropischen Krümmungen zeigen, weil bei ihnen die krümmungsfähige Region von der Wurzelhaube ganz umschlossen sei; wir werden also, wo geotropische Krümmungen an Wurzeln nicht vorkommen, die Ursache in der Molecular-structur, nicht aber in einem äusserlichen Hinderniss, wie es die Wurzel-

haube darstellen soll, was sie aber thatsächlich nicht ist, zu suchen haben.

**Verschiedenheit des geotropischen Verhaltens der Nebenwurzeln erster Ordnung von dem der Hauptwurzel.**

§. 42. Der geotropische Grenzwinkel der Nebenwurzeln. Wiederholt habe ich im Vorausgehenden auf die sonderbare Eigenschaft der Nebenwurzeln erster Ordnung hingewiesen, dass dieselben, obgleich mit positivem Geotropismus begabt, ihre Krümmung doch niemals soweit fortsetzen, dass dadurch die fortwachsende Spitze senkrecht gestellt oder bei rasch rotirenden Pflanzen in die Richtung des Rotationsradius gebracht würde, dass sie vielmehr der einwirkenden Schwere oder Centrifugalkraft anfangs zwar willig folgen, dann aber, wenn die Wurzelspitze einen ge-

Fig. 28.



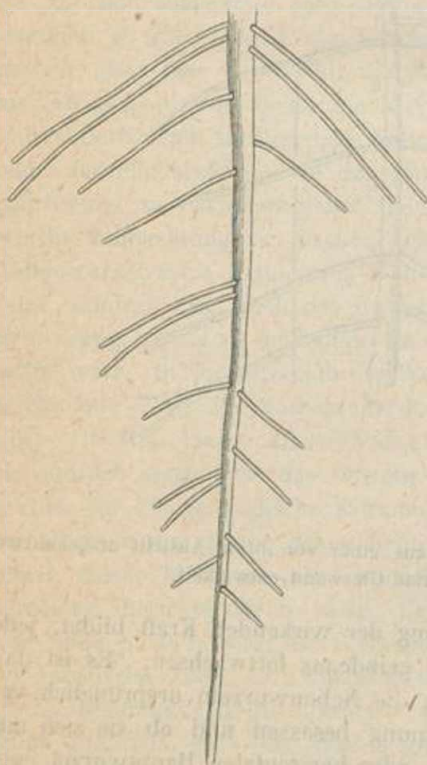
*Vicia Faba*, die Nebenwurzeln haben sich aus einer vor ihrem Austritt umgekehrten Hauptwurzel *h* in Erde hinter Glaswand entwickelt.

wissen spitzen Winkel mit der Richtung der wirkenden Kraft bildet, jede weitere Krümmung aufgeben und nun geradeaus fortwachsen. Es ist dabei ganz gleichgültig, welche Richtung die Nebenwurzeln ursprünglich vor dem Eintritt der geotropischen Krümmung besaßen und ob sie sich aus einer normal gerichteten umgekehrten oder horizontalen Hauptwurzel entwickeln, wie Fig. 28, 29 und Fig. 26 zeigt: die geotropische Krümmung hört nicht nur auf, sobald dieser schiefe Winkel erreicht ist, sondern sie tritt auch überhaupt gar nicht ein, wenn sich die Wurzeln von vorneherein aus anderen Gründen z. B. in Folge der Epinastie schon so entwickeln,



dass sie mit der Verticalen diesen spitzen Winkel bilden, daher kommt es, dass man bei den in normaler Lage der Keimpflanze entwickelten Nebenwurzeln, wie bei Fig. 22 und 29 diejenigen Richtungen vorfindet, welche bei langsamer Rotation, also bei Ausschluss des Geotropismus durch innere Kräfte bewirkt, sich einstellen, und welche, wie oben hervorgehoben wurde, zu der Annahme verleiten könnten, als ob die Nebenwurzeln erster Ordnung überhaupt nicht geotropisch wären; dass sie es aber sind, wurde hinreichend bewiesen. Die Thatsache, um die es sich hier handelt, wird aus der Betrachtung der Fig. 26, 28 und 30 hinlänglich veranschaulicht werden; besonders auffallend tritt sie, wie Figur 30 zeigt, dann hervor, wenn Hauptwurzeln, deren Nebenwurzeln soeben auszutreten anfangen, horizontal in Erde gelegt werden. Man bemerkt in Fig. 30 *A* und *B*, wie die Wurzeln *a*, *c*, *e*, *i* aus der horizontalen Hauptwurzel *h* aufwärts schief emporwachsend geotropische Krümmungen machen, dann aber im weiteren

Fig. 29.



*Vicia Vaba* in Erde hinter Glaswand entwickelt.

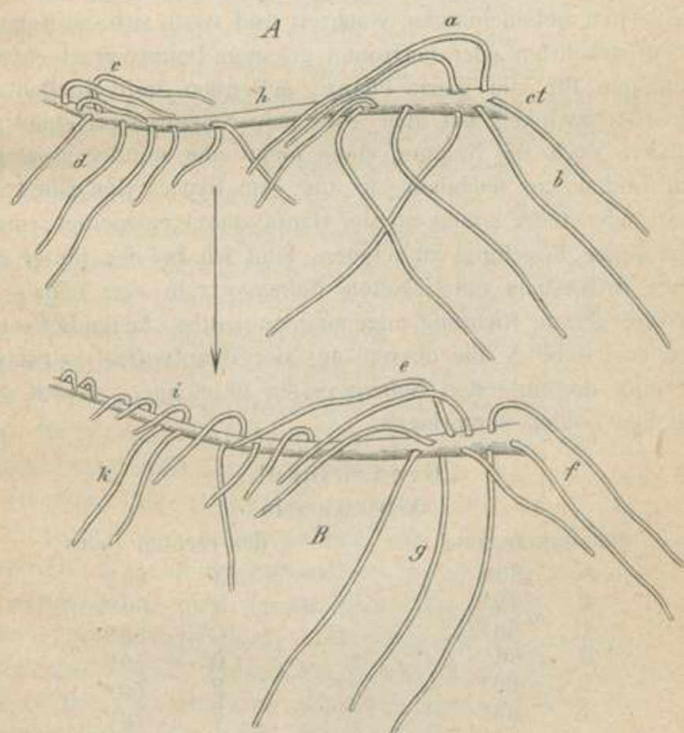
Verlauf schief abwärts ziemlich geradeaus wachsen. Was die Wurzelgruppen *d*, *g*, *k* betrifft, so lassen diese gar keine geotropische Krümmung erkennen, man bemerkt aber, dass sie von vornherein ähnliche Winkel bilden, wie die vorigen nach der geotropischen Krümmung. Dass die Wurzeln *b* und *f* nach vorn gerichtet sind, die anderen nach rückwärts, erklärt sich zur Genüge aus ihrer Hyponastie, während die Rückwärtsrichtung der anderen auf ihrer Epinastie beruht.

Um die wichtige Thatsache, welche den Gegenstand dieser Betrachtungen bildet, kurz zu bezeichnen, will ich denjenigen Winkel, unter welchem Nebenwurzeln erster Ordnung gegen die Verticale geneigt sein können, ohne eine geotropische Krümmung zu erfahren oder denjenigen Neigungswinkel, nach dessen Erreichung die geotropische Krümmung an der Wurzelspitze aufhört, als den geotropischen Grenzwinkel bezeichnen.

Bevor wir aber auf die nähere Betrachtung desselben eingehen, sind noch einige Nebenumstände hervorzuheben. Vor Allem tritt hier der

Umstand störend hervor, dass die dünnen Nebenwurzeln innerhalb der Erde vielfach unregelmässigen Hin- und Herbiegungen ausgesetzt sind, durch welche ihr gradliniger Verlauf mehr oder weniger entstellt wird, wie die citirten Figuren hinreichend zeigen; dass daran jedoch nur die Rauhigkeit des Bodens schuld ist, ersieht man aus dem Umstand, dass bei der Cultur in feuchter Luft und in Wasser die Nebenwurzeln in den hier betrachteten Verhältnissen solche Verbiegungen nicht zeigen, sondern völlig geradeaus wachsen oder auch einen sehr flachen, abwärts concaven, aber glatten Bogen beschreiben; da jedoch die geotropischen Krümmungen in feuchter, lockerer Erde viel kräftiger und normaler auftreten und da es trotz der zufälligen Verbiegungen doch immer leicht ist, die von der Schwerkraft unabhängige Hauptrichtung zu erkennen, so halte ich mich an die Beobachtungen von in Erde wachsenden Nebenwurzeln.

Fig. 30.



*Vicia Faba*, in Erde hinter Glaswand, die Nebenwurzeln entwickeln sich aus horizontalen Hauptwurzeln.

Eine zweite störende Thatsache liegt ferner darin, dass Nebenwurzeln, welche z. B. 3 — 5 Ctm. weit unter einem bestimmten Grenzwinkel geradeaus fortgewachsen sind, plötzlich steiler abwärts biegen, um dann wieder

geradeaus fortzuwachsen, also unter einem kleineren Grenzwinkel als bisher; da diess jedoch bei Nebenwurzeln in Wasser nicht vorkommt, und andererseits auch in lockerer Erde das Gegentheil auftreten kann, so möchte ich diese Vorkommnisse doch auf zufällige Störungen zurückführen, welche vielleicht durch ungleichmässige Beschaffenheit der Erde, durch verschiedene Dichtigkeit derselben an verschiedenen Stellen und besonders auch durch ungleichmässige Vertheilung der Feuchtigkeit hervorgerufen werden.

Drittens ist zu beachten, dass die Grösse des Grenzwinkels, also die Steilheit der Abwärtsrichtung der Nebenwurzeln ähnlich wie der Eigenwinkel derselben von individuellen Eigenschaften der Keimpflanze bedingt ist; in wie hohem Grade diess der Fall sein kann, zeigt die Vergleichung von Fig. 22 und Fig. 29, wo die Nebenwurzeln des einen Exemplars von *Faba* unter  $70-80^\circ$  gegen die Verticale geneigt sind, bei dem anderen dagegen unter  $40-50^\circ$  abwärts wachsen. Diese individuelle Eigenthümlichkeit tritt auch dann hervor, wenn die verschiedenen Exemplare in demselben Erdkasten nebeneinander wachsen und wenn sich die Nebenwurzeln aus einer umgekehrten oder horizontal gelegten Hauptwurzel entwickeln.

Neben der für die ganze Pflanze geltenden individuellen mittleren Grösse des Grenzwinkels hat aber auch jede Nebenwurzel einer und derselben Pflanze noch die Neigung einen mehr oder minder grossen Grenzwinkel zu bilden, je nachdem sie aus dem hypocotylen Glied, aus der Wurzelbasis oder tiefer unten an der Hauptwurzel entspringt; um nur ein Beispiel in dieser Beziehung zu nennen, fand ich bei den hinter der Glaswand eines Erdkastens entwickelten Nebenwurzeln von *Faba*, nachdem dieselben ihre gerade Richtung angenommen hatten, folgende Grenzwinkel, wobei der Buchstabe A die oberste aus der Hauptwurzel selbst entspringende, F eine der untersten Nebenwurzeln bezeichnet, B—E der Reihe nach zwischen beiden entspringen.

#### Grenzwinkel.

##### Nebenwurzeln

der linken Seite		der rechten Seite	
A	$80^\circ$	A'	$60^\circ$
B	$70^\circ$	B'	$60^\circ$
C	$60^\circ$	C'	$50^\circ$
D	$60^\circ$	D'	$50^\circ$
E	$60^\circ$	E'	$50^\circ$
F	$65^\circ$	F'	$40^\circ$

Dass diese Verschiedenheit irgendwie mit der Epinastie der Nebenwurzeln zusammenhängt, ist sehr wahrscheinlich, besonders auch aus dem Grunde, weil die obersten aus dem hypocotylen Glied entspringenden, von denen wir schon wissen, dass sie hyponastisch sind, doch selbst bei normaler Stellung der Keimpflanze in Erde schief aufwärts wachsen und sogar aus der Erdoberfläche hervortreten, wie Fig. 35 zeigt. In welcher Weise sich jedoch die Epinastie oder Hyponastie jeder einzelnen Neben-

wurzel mit ihrer specifischen geotropischen Fähigkeit verbindet, um unter gegebenen äusseren Umständen gerade diesen oder jenen Grenzwinkel herbeizuführen, ist schwer zu entscheiden.

Es leuchtet ein, dass alle diese Umstände, welche die Grösse des Grenzwinkels beeinflussen und welche in so hohem Grade variabel sind, einer genaueren auf vergleichende Messung gestützten Erforschung der Ursache des Grenzwinkels sich hindernd entgegenstellen.

Legen wir uns nun die Frage vor, was wir uns darunter zu denken haben, dass Wurzeln, obgleich sie geotropisch sind, doch aufhören sich zu krümmen, wenn die fortwachsende Spitze einen Grenzwinkel mit der Richtung der Schwere oder mit der Richtung der Centrifugalkraft bildet, so bietet sich zur Beantwortung zunächst die schon bei den Hauptwurzeln §. 28 benutzte Annahme dar, dass die Wirkung der Schwere (resp. der Centrifugalkraft) auf jede krümmungsfähige Zone der Wurzel einen Maximal-effect ausüben wird, wenn sie die Wachstumsaxe derselben unter einem rechten Winkel trifft; je spitzer der Winkel wird, unter welchem die Richtung der Schwerkraft (resp. Centrifugalkraft) die Längsaxe der krümmungsfähigen Stelle schneidet, desto schwächer wird die krümmende Wirkung selbst ausfallen. Der Unterschied zwischen Haupt- und Nebenwurzeln läge nun darin, dass die ersteren auch dann noch in merklichem Grade sich krümmen, wenn dieser Neigungswinkel ein sehr spitzer geworden ist, so dass die Hauptwurzelspitze schliesslich wirklich die Richtung der Schwere oder der Centrifugalkraft oder der Resultante beider annimmt; während dagegen bei den Nebenwurzeln die krümmende Wirkung schon dann aufhört, oder doch äusserst klein wird, wenn die Längsaxe der krümmungsfähigen Stelle mit der Richtung der Schwere oder Centrifugalkraft einen spitzen Winkel von beträchtlicher Grösse bildet; dieser Winkel, bei welchem die Einwirkung unserer Annahme nach aufhört, wäre dann eben der genannte Grenzwinkel. Das Vorhandensein dieses Grenzwinkels liesse sich in gewissem Sinne also auch so auffassen, dass bei den Nebenwurzeln mit abnehmendem Neigungswinkel die krümmende Wirkung rascher abnimmt als bei den Hauptwurzeln; diess durch Versuche und Messungen nachzuweisen, würde jedoch noch beträchtlich mehr Zeit in Anspruch nehmen, als ich der Sache bisher widmen konnte und so mag es einstweilen genügen, die Frage, um welche es sich hier handelt, für eine zukünftige Beantwortung klar gestellt zu haben, und es ist zu hoffen, dass die wirkliche Kenntniss der Ursache des Grenzwinkels der Nebenwurzeln uns einen tieferen Blick in das Wesen der geotropischen Wirkung gestatten wird.

Dass die hier versuchte Auffassung der Wahrheit nahe kommt, schliesse ich zunächst daraus, dass mit zunehmender Grösse der einwirkenden Kraft der Grenzwinkel immer kleiner wird; unterwirft man Keimpflanzen einer raschen Rotation um senkrechte Axe so, dass die Beschleunigung der Centrifugalkraft  $f$  zwei-, drei-, viermal so gross wird als die Beschleunigung

der Schwere  $g$ , so sieht man, dass der Grenzwinkel immer kleiner wird, dass mit zunehmender Grösse von  $f$  die Nebenwurzeln immer mehr der Richtung des Rotationsradius sich annähern.

Auf die Bedeutung des Grenzwinkels für die Natur des Geotropismus wirft die Thatsache einiges Licht, dass eine vorher in irgend einer Richtung gewachsene Nebenwurzel, wenn die ganze Pflanze umgekehrt wird, sich so lange krümmt, bis der Grenzwinkel nahezu wieder derselbe ist, wie vor der Umkehrung; hatte eine Nebenwurzel z. B. vor der Umkehrung den Grenzwinkel  $70$  oder  $80^\circ$ , so krümmt sie sich nach der Umkehrung so lange, bis sie dann wieder unter  $70 - 80^\circ$  geradeaus fortwachsen kann; hatte sie dagegen vor der Umkehrung den Grenzwinkel  $40$  oder  $50^\circ$ , so krümmt sie sich auch in diesem Falle so lange, bis sie wieder unter  $40$  oder  $50^\circ$  geneigt gerade fortwachsen kann, eine Thatsache, welche durch Fig. 26 hinreichend veranschaulicht wird. Der Grenzwinkel ist also eine, jeder einzelnen Nebenwurzel zukommende Eigenschaft, doch muss ich schon hier darauf hinweisen, dass, wie ich unten zeigen werde, in der stattgefundenen Krümmung selbst eine Ursache liegt, durch welche der Grenzwinkel eine Vergrösserung erfährt; die Nebenwurzeln pflegen nämlich nach der Umkehrung der Pflanzen nicht genau denselben Grenzwinkel zu erreichen, sondern einen etwas grösseren als vorher, was zumal bei wiederholter Umkehrung deutlich hervortritt.

Man kann, um eine leichtere Ausdrucksweise zu gewinnen, die Grösse des Grenzwinkels als eine Art Maass für die Fähigkeit zum Geotropismus der Wurzeln betrachten, d. h. solche Wurzeln, deren Grenzwinkel kleiner ist, können als in höherem Grade geotropisch betrachtet werden. Wir könnten in diesem Sinne daher auch sagen, die Nebenwurzeln sind im Allgemeinen weniger geotropisch als die Hauptwurzeln und zwar um so weniger, je grösser ihr spezifischer Grenzwinkel ist. Es scheint nun, dass die geotropische Fähigkeit, oder wenn man will, die Empfindlichkeit für den krümmenden Einfluss der Schwere und der Centrifugalkraft, insofern sich dieselbe durch den Grenzwinkel messen lässt, durch äussere Eingriffe gesteigert oder geschwächt werden kann. Hierher gehört vor Allem die Beobachtung, dass, wenn man eine Hauptwurzel 3 oder 4 Ctm. unterhalb ihrer Basis quer durchschneidet, die Nebenwurzeln, welche dann nahe an dem Querschnitt hervorbrechen, in viel höherem Grade die Fähigkeit besitzen, sich senkrecht abwärts zu richten, als die von dem Querschnitt entfernteren Nebenwurzeln. Es tritt das ganz besonders auffallend dann hervor, wenn man die Keimpflanze mit abgestutzter Hauptwurzel in umgekehrter Lage sich weiter entwickeln lässt; während die vom Querschnitt entfernteren Nebenwurzeln Grenzwinkel von  $50 - 70^\circ$  bilden, krümmen sich die dicht unter dem Querschnitt austretenden so stark, dass sie dann beinahe senkrecht abwärts wachsen oder Grenzwinkel von  $10 - 20^\circ$  bilden. Man sieht sofort, dass hier ein ähnliches Verhalten obwaltet, wie bei aufrechten Stengeln mit schiefen Seitensprossen; wird der Gipfel des Haupt-

stengels oberhalb eines Seitensprosses weggeschnitten, so richtet sich dieser stärker auf und kann senkrecht fortwachsend den Gipfel des Hauptsprosses gewissermassen ersetzen.

Von äusseren Umständen, welche die Grösse des Grenzwinkels oder die geotropische Krümmungsfähigkeit beeinflussen, ist die Feuchtigkeit der Erde und vielleicht auch die Höhe der Temperatur zu nennen. Was zunächst den Einfluss des Wasserreichthums der Erde betrifft, so gelang es mir allerdings nicht, ganz befriedigende Ergebnisse zu gewinnen. Durch gelegentliche Beobachtung wurde ich darauf aufmerksam, dass wenn die Keimpflanzen von Faba ihr Wurzelsystem in sehr wasserarmer Erde entwickelten, die Nebenwurzeln häufig fast horizontal oder doch unter sehr grossen Grenzwinkeln fortwuchsen, während sie in sehr feuchter Erde und in Wasser häufig unter  $30-40^\circ$  schief abwärts wuchsen. Diese Wahrnehmung veranlasste mich zu einigen Versuchen, von denen ich nur einen hier beschreiben will. Eine Keimpflanze von Faba, die vorher in Wasser einige Zeit gelegen hatte, um sich recht vollzusaugen, wurde in einen Erdkasten mit sehr mässig feuchter Erde hinter die Glaswand eingesetzt, bevor die Nebenwurzeln ausgetreten waren. Bei niedrigerer Temperatur ( $12$  bis  $15^\circ$  C.) und in Folge der geringen Erdfeuchtigkeit entwickelten sich die Nebenwurzeln sehr langsam; als sie eine hinreichende Länge erreicht hatten, wurden die Spitzen einiger an der Glaswand mit Papierindices bezeichnet, dann wurde die Erde mit Wasser gesättigt und nachdem die Wurzeln abermals 3 Tage fortgewachsen waren, die Richtung und Länge der vor und nach dem Begiessen gewachsenen Theile bestimmt. Es fand sich folgendes Resultat:

Vor dem Begiessen (in trockener Erde).

Wurzel	Grenzwinkel <sup>1)</sup>	Länge des geraden Stückes
obere A	$85^\circ$	48 Mill.
B	$60^\circ$	33 "
C	$60^\circ$	22 "
D	$50^\circ$	12 "
untere E	$50^\circ$	40 "

Nach dem Begiessen erfolgte schon binnen einiger Stunden eine plötzliche Abwärtskrümmung der Nebenwurzeln, worauf sie in den folgenden drei Tagen wieder geradeaus fortwuchsen; die Messung ergab nach dem Begiessen

Wurzel	Grenzwinkel	Länge des geraden Stückes
A	$35^\circ$	15 Mill.
B	$40^\circ$	30 "
C	$20^\circ$	14 "
D	$20^\circ$	14 "
E	$15^\circ$	7 "

<sup>1)</sup> Diese und ähnliche Winkelmessungen wurden mit Hilfe eines auf einem dünnen Glimmerplättchen eingeritzten Transporteurs ausgeführt.

Gleiche Ergebnisse erhielt ich von einigen anderen ähnlichen Versuchen, in anderen Fällen jedoch war es nicht möglich, durch Begiessen eine Verminderung des Grenzwinkels zu erzielen; dadurch wird jedoch das positive Ergebniss um so weniger entwerthet, als die Nebenwurzeln in ihrem Verhalten gegen äussere Einflüsse der mannigfaltigsten Art bald sehr empfindlich, bald sehr unempfindlich sind; so dass das Experimentiren mit ihnen zu den zeitraubendsten und unerfreulichsten Beschäftigungen gehört.

Noch weniger Sicheres weiss ich in Bezug auf die Temperaturwirkung zu sagen; gelegentliche Wahrnehmungen, die ich erst künftig experimentell prüfen werde, legen mir die Annahme nahe, dass Nebenwurzeln, welche bei einer relativ niedrigen Temperatur unter einem bestimmten Grenzwinkel schief abwärts gewachsen sind, durch erhebliche Steigerung der Temperatur dazu veranlasst werden könnten, von Neuem steiler abwärts zu biegen und dann unter kleinerem Grenzwinkel weiter zu wachsen. Doch ist diess zunächst eine blosser Vermuthung, die ich hier einstweilen angedeutet haben möchte.

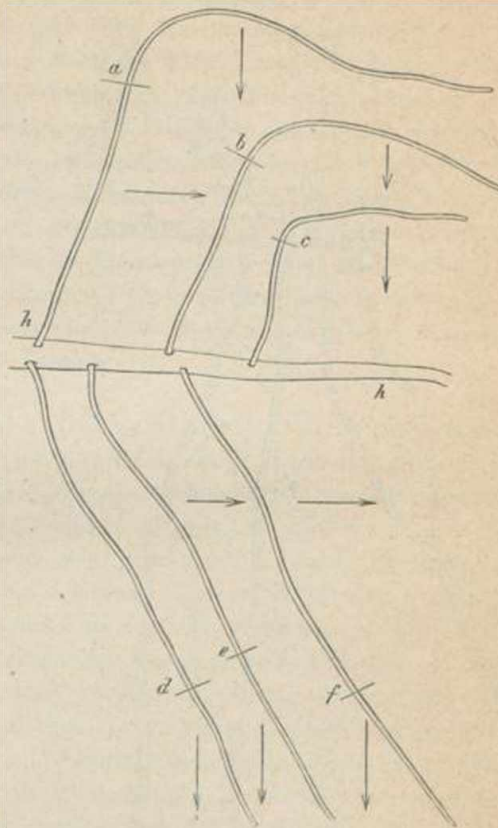
§. 43. Verhalten auf- und abwärts gerichteter Nebenwurzeln. Das im vorigen § über den geotropischen Grenzwinkel Gesagte verhilft uns zu einer Erklärung derjenigen Erscheinungen, welche an auf- und abwärts gerichteten Nebenwurzeln auftreten. Lässt man das Wurzelsystem von *Faba*, *Phaseolus*, *Cucurbita* hinter der Glaswand eines Erdkastens in normaler Richtung sich entwickeln, und dreht man dann den Kasten so um, dass die vorher senkrechte Hauptwurzel (Fig. 31) *h h* jetzt horizontal liegt, bezeichnet man die Lage der Wurzelspitzen zu dieser Zeit, wie es bei *a-f* in Fig. 31 geschehen ist, und lässt man nun das Ganze einige Tage so stehen, so findet man dann die weiter gewachsenen Nebenwurzeln zum Theil geotropisch gekrümmt, zum Theil nicht; besonders fällt es auf, dass für gewöhnlich nur die in Folge der Umdrehung aufgerichteten Nebenwurzeln geotropische Krümmungen zeigen, während die in Folge der Umdrehung abwärts gerichteten gewöhnlich ohne geotropische Krümmung in der ihnen gegebenen Richtung fortwachsen (Fig. 31, 32). Um dieses anscheinend sehr auffallende Verhalten erklärlich zu finden, können wir das bisher über den Grenzwinkel Gesagte benutzen, wobei ich den Leser noch einmal daran erinnern muss, wohl zu beachten, dass wir unter Neigungswinkel einen Winkel verstehen, welchen die Verticale mit dem acroscopischen Theil einer Wurzel einschliesst und dass ferner der Grenzwinkel derjenige kleinste Neigungswinkel ist, bei welchem die geotropische Wirkung erlischt.

Betrachten wir nun zunächst nur diejenigen Nebenwurzeln, welche aus der Hauptwurzel selbst (nicht aber aus ihrer Basis oder dem hypocotylen Glied) entspringen, so leuchtet ein, dass alle diese Nebenwurzeln, wenn sie vor der Umlegung des Kastens unter einem bestimmten Grenzwinkel schief abwärts gewachsen waren, nach der Umlegung schief aufwärts oder schief

abwärts gerichtet sein müssen (vergl. Fig. 31). Betrachten wir nun zunächst wieder die in Folge der Umlegung schief aufgerichteten Nebenwurzeln, so leuchtet ein, dass, wenn sie vorher einen Grenzwinkel kleiner als  $90^\circ$  hatten, sie nun in Folge der Umkehrung einen Neigungswinkel grösser als  $90^\circ$  haben müssen; jedenfalls also ist der ihnen gegebene Neigungswinkel grösser als der ihnen eigenthümliche Grenzwinkel, es wird demzufolge eine geotropische Krümmung eintreten können, welche so lange dauert, bis die fortwachsenden Spitzen wieder eine Neigung gewinnen, welche dem Grenzwinkel der betreffenden Wurzel gleich ist; so geschieht es in der That, wie Fig. 31 bei *abc* und Fig. 32 bei *b* erkennen lässt; diese Figuren sind wie auch die anderen, wo es auf genaue Wiedergabe der Richtungsverhältnisse ankam, dadurch hergestellt worden, dass ich auf die Glaswand des Erdkastens, hinter welcher die beobachteten Wurzeln sich befanden, dünne Glimmerplatten auflegte; durch Einritzen wurde ein möglichst genaues Bild der betreffenden Wurzeln auf der Glimmerplatte gewonnen und von dieser dann auf Papier übertragen. Um die Grösse des Grenzwinkels vor und nach der geotropischen Krümmung besser beurtheilen zu können, ist auch in diesen Figuren die Richtung der Schwerkraft vor und nach der Umlegung des Kastens durch Pfeile angedeutet.

Betrachten wir nun ebenso die in Folge der Umdrehung des Kastens schief abwärts gerichteten Nebenwurzeln, welche aus der Hauptwurzel selbst entspringen, wie *d, e, f* in Fig. 31 und *c, d* in Fig. 32, so bemerkt man, dass dieselben in Folge der Umkehrung keinerlei geotropische Krümmung erfahren haben, sondern in der ihnen gegebenen Richtung geradeaus weiter gewachsen sind. Man bemerkt aber, dass der Grenzwinkel von

Fig. 31.

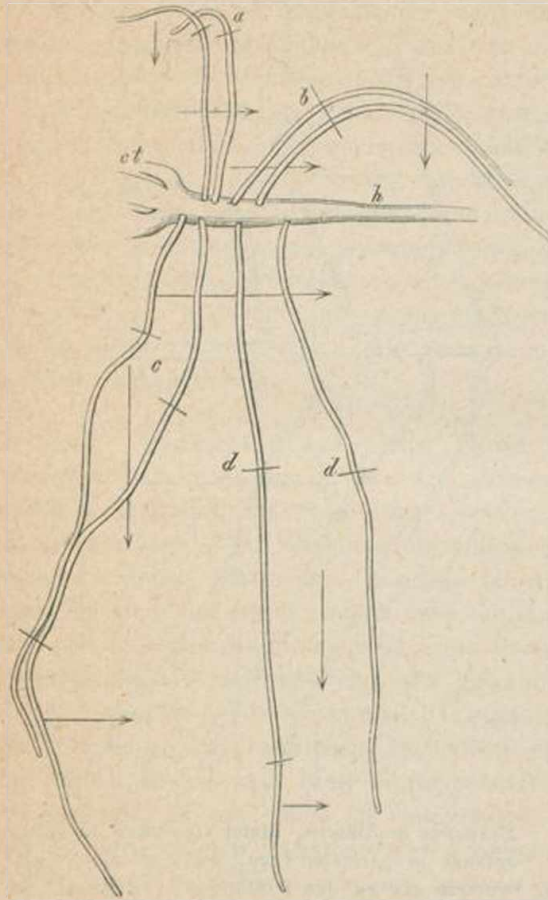


*Phaseolus multiflorus*, hinter Glaswand in Erde; anfangs in normaler Lage; nachdem die Nebenwurzeln bis zu den Punkten *a . . . f* gewachsen waren, wurde der Kasten so gestellt, dass die Hauptwurzel *h h* horizontal zu liegen kam.



*def* in Fig. 31 vor der Umkehrung ungefähr  $45^\circ$  betrug, folglich musste der Neigungswinkel in Folge der Umdrehung wieder  $= 45^\circ$ , also gleich dem Grenzwinkel sein; es

Fig. 32.



*Phaseolus multiflorus* in Erde hinter Glaswand; *ct* die Stiele der Cotyledonen; das Wurzelsystem anfangs in normaler Lage entwickelt; als die Nebenwurzeln bis zu den Punkten *abcd* gekommen waren, wurde der Kasten umgelegt, dass die Hauptwurzel *h* horizontal lag. Später wurde der Kasten wieder normal gestellt, wie die unteren (hier horizontalen) Pfeile andeuten.

Ueberhaupt wird im Allgemeinen in Folge der Umdrehung bei den hiedurch abwärts gerichteten Nebenwurzeln keine geotropische Krümmung eintreten können, wenn der Grenzwinkel derselben zwischen  $45$  und  $90^\circ$  liegt. Kommt dagegen der seltene Fall vor, dass der Grenzwinkel vor der Umdrehung kleiner als  $45^\circ$  war, so bekommt die Wurzel in Folge der Umdrehung einen Neigungswinkel, welcher grösser als  $45^\circ$  und folglich auch grösser als der betreffende Wurzel eigenthümliche Grenzwinkel ist; in diesem Falle wird sich also die abwärts gerichtete Nebenwurzel so lange krümmen, bis ihre Spitze wieder den Grenzwinkel erreicht hat. Ich unterlasse es ausführliche Nachweisungen mit Zahlen für das Gesagte zu geben, da es bei den häufigen Verbiegungen der dünnen Wurzeln in der Erde sehr schwer ist, genaue Winkelmessungen anzustellen; das hier Mitgetheilte stützt sich aber

dem Grenzwinkel sein; es war folglich kein Grund zu einer weiteren Krümmung vorhanden. Die Wurzeln *dd* in Fig. 32 dagegen waren vor der Umdrehung des Kastens unter einem Grenzwinkel von ungefähr  $80^\circ$  und  $90^\circ$  gewachsen, folglich betrug ihre Neigung nach der Umdrehung etwa  $40^\circ$ , resp.  $0^\circ$ , der Neigungswinkel war also viel kleiner als der Grenzwinkel und auch hier konnte also eine geotropische Krümmung nicht eintreten. Ueberhaupt wird im Allgemeinen in Folge der Umdrehung bei den hiedurch abwärts gerichteten Nebenwurzeln keine geotropische Krümmung eintreten können, wenn der Grenzwinkel derselben zwischen  $45$  und  $90^\circ$  liegt. Kommt dagegen der seltene Fall vor, dass der Grenzwinkel vor der Umdrehung kleiner als  $45^\circ$  war, so bekommt die Wurzel in Folge der Umdrehung einen Neigungswinkel, welcher grösser als  $45^\circ$  und folglich auch grösser als der betreffende

auf sehr zahlreiche Beobachtungen, die einer anderen Erklärung als der gegebenen gewiss nicht zugänglich sind.

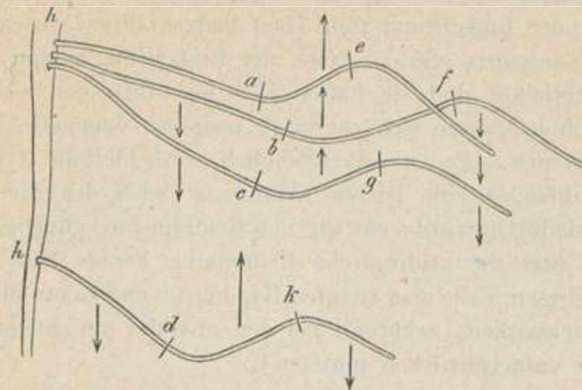
Gehen wir nun nochmals auf unsere Figur 32 zurück, so bemerkt man, dass die aus dem hypocotylen Glied entspringenden Nebenwurzeln (von Phaseolus) vor der Umkehrung zum Theil horizontal gewachsen waren wie *a* oder schief aufwärts wie *c*. Nach der Umkehrung waren die ersteren senkrecht aufgerichtet und sie hätten sich eigentlich gar nicht krümmen sollen; dennoch haben sie sich energisch nach der Stengelseite der Keimpflanze hingewendet. Es ist wahrscheinlich, dass hier die Hyponastie dieser Wurzeln zunächst eine leichte Krümmung nach der Stengelseite hin bewirkt hat; dadurch wurde ein für den Geotropismus günstiger Neigungswinkel erzielt und die geotropische Krümmung konnte nun weiter fortschreiten; in diesem Falle also konnten Hyponastie und Geotropismus gleichsinnig zusammenwirken, während bei den abwärts gerichteten Wurzeln *c* beide einander entgegenwirken mussten<sup>1)</sup>.

§. 44. Aenderung des Grenzwinkels bei wiederholter Auf- und Abwärtskrümmung. Wird ein in Erde hinter Glaswand entwickeltes Wurzelsystem, nachdem die Nebenwurzeln eine Strecke weit geradeaus gewachsen sind, vollständig umgekehrt, so dass die Hauptwurzel ihre Spitze aufwärts richtet, und wird die Pflanze in dieser Lage belassen, bis die Nebenwurzeln wieder ihren Grenzwinkel erreicht haben, wird sie dann wieder vollständig umgekehrt, so dass die Hauptwurzel wieder nach unten gerichtet ist, und lässt man die Nebenwurzeln abermals so lange wachsen, bis sie ihren Grenzwinkel erreicht haben und dem entsprechend geradeaus wachsen, wie es z. B. bei der in Figur 33 dargestellten Pflanze geschehen ist; wo die auf- und abwärts gerichteten Pfeile die Richtung der Schwerkraft in Bezug auf die Wurzeln in auf einander folgenden Zuständen andeuten, — so bemerkt man, dass die in den drei auf einander folgenden Zuständen erreichten Grenzwinkel für jede Wurzel beinahe dieselben sind. Sehr häufig tritt jedoch ganz besonders bei Faba und noch auffällender bei denen der Knollentriebe der Kartoffel die Erscheinung auf, dass der Grenzwinkel einer Nebenwurzel nach jeder erfolgten Krümmung etwas grösser wird als vorher. Würde nämlich die geotropische Krümmung nach jeder Umkehrung soweit fortschreiten, bis der Grenzwinkel wieder genau der frühere ist, dann müsste das nach der zweiten Umkehrung gerade gewachsene Stück genau parallel sein mit demjenigen Stück derselben Wurzel, welches vor der ersten Umkehrung gerade gewachsen ist; das ist jedoch sehr häufig nicht der Fall, sondern das nach der zweiten Umkehrung gerade gewachsene Stück verfolgt eine Richtung, welche, wenn man sie rückwärts verlängert, die Richtung desjenigen Stückes schneidet, welches vor der

<sup>1)</sup> Viel schlagender, als in den hier abgebildeten Fällen traten die fraglichen Erscheinungen später bei Versuchen mit Cucurbita hervor, die zu derartigen Beobachtungen sehr geeignet ist.

ersten Umkehrung geradeaus gewachsen ist; mit anderen Worten heisst das, der geotropische Grenzwinkel bei dem dritten Stück ist grösser als bei

Fig. 33.

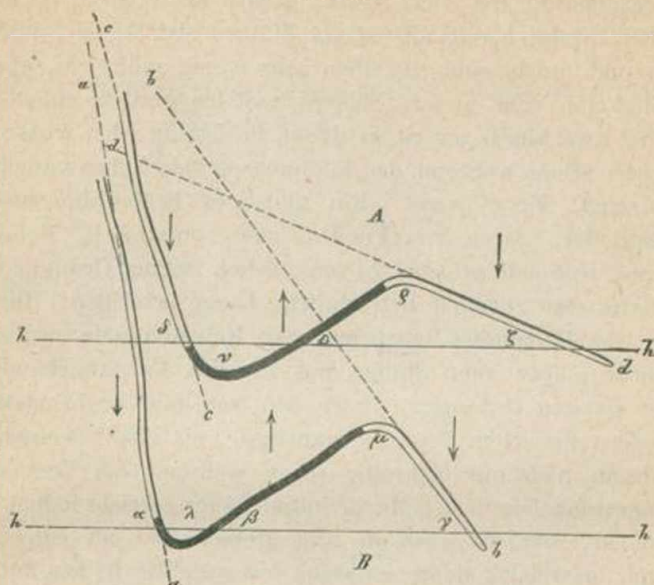


*Vicia Faba* in Erde hinter Glaswand; aufrecht in normaler, dann in inverser, dann wieder in normaler Stellung, wie die Pfeile angeben.

dem ersten. Ist man nun auf diese Thatsache aufmerksam geworden, so findet man dann auch leicht, dass das nach der ersten Umkehrung gerade gewachsene Stück schon einen etwas grösseren Grenzwinkel bildet, als das vorher gerade gewachsene Stück. Es zeigt sich also, dass nach jeder Umkehrung der Grenzwinkel etwas grösser geworden ist, oder mit anderen Worten, dass nach jeder Umkehrung die geotropische Krümmung unvollständiger wird. Sehr deutlich tritt dieses Verhalten in Figur 34 hervor, welche zwei Nebenwurzeln von *Solanum tuberosum* darstellt; die Erscheinung ist bei der oberen Wurzel A dieselbe, wie bei der unteren Wurzel B, nur dass bei A der Grenzwinkel von vornherein etwas grösser ist als bei B und dass dem entsprechend bei A auch die nach den Umkehrungen erreichten Grenzwinkel grössere sind. Die Linien *hh* repräsentiren die horizontale Richtung, die auf- und abwärts gerichteten Pfeile zeigen, in welcher Richtung die Wurzeln in den verschiedenen Zuständen von der Schwere afficirt wurden; die griechischen Buchstaben  $\delta$ ,  $\varepsilon$ ,  $\zeta$ , dann  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  zeigen die Winkel an, welche die Wurzelstücke mit der Horizontalen machen; diese Winkel sind natürlich um so kleiner, je grösser die geotropischen Grenzwinkel der betreffenden Wurzelstücke sind. Die schwarz gehaltenen Theile beider Wurzeln sind nach der ersten Umkehrung gewachsen, die bloss contourirten Theile vor der ersten und nach der zweiten Umkehrung gebildet. Die Krümmungen bei  $\nu$  und  $\lambda$  sind nach der ersten Umkehrung, die Krümmungen  $\mu$  und  $\rho$  nach der zweiten Umkehrung entstanden. Man sieht an der Figur sehr deutlich, wie nach jeder Umkehrung die Nebenwurzeln mit der horizontalen einen kleineren Winkel bilden, wie zumal der Winkel  $\zeta$  viel kleiner als  $\delta$ , der Winkel  $\gamma$  kleiner als  $\alpha$  ist und dass dem entsprechend die Grenzwinkel der entsprechenden Wurzelstücke grösser sind. Ueber die

Ursache dieser Veränderung des Grenzwinkels bei wiederholter Umkehrung weiss ich gegenwärtig keine Auskunft zu geben; man kann die Erschei-

Fig. 34.



Nebenwurzeln aus einem Knollentrieb von *Solanum tuberosum*.

nung vielleicht auch so auffassen, dass durch jede vorausgegangene geotropische Krümmung die Krümmungsfähigkeit einer Wurzel vermindert wird. Auch hier wie bei verschiedenen anderen Erscheinungen an Nebenwurzeln kam es mir zunächst mehr darauf an, das thatsächlich Beobachtete im Zusammenhang hervorzuheben, um so die Eigenthümlichkeiten der Nebenwurzeln in einem Gesamtbild hervortreten zu lassen. Es wird Aufgabe noch weiterer und zum Theil sehr zeitraubender Untersuchungen sein, die hier noch unerledigt gelassenen Fragen vollständig zu beantworten.

3.

**Nebenwurzeln der zweiten Ordnung.**

§. 45. Als Nebenwurzeln zweiter Ordnung bezeichne ich alle diejenigen Wurzeln, welche aus Nebenwurzeln der ersten Ordnung entspringen. Ein genaues Studium ihrer Wachstumserscheinungen ist mit noch viel grösseren Schwierigkeiten verbunden, als bei den Nebenwurzeln der ersten Ordnung, da die Pflanzen in diesem Fall noch länger cultivirt werden müssen und die Nebenwurzeln der zweiten Ordnung sehr dünn sind, oft kaum 0,1—0,2 Mill. Dicke erreichen und dabei gewöhnlich ein be-

grenztes Wachstum zeigen, indem sie meist aufhören sich zu verlängern, wenn sie etwa 2—3 Ctm. lang geworden sind. Für eine genauere Beobachtung der Nebenwurzeln zweiter Ordnung ist übrigens unsere bisherige Hauptversuchspflanze, die *Vicia Faba*, höchst ungeeignet, da sie erst in höherem Alter, wenn bereits die ersten Blüten sich öffnen, solche Wurzeln bildet; und zudem sind dieselben sehr wenig zahlreich, nur ab und zu bildet die eine oder andere Nebenwurzel hie und da einige Tochterwurzeln. Viel zweckmässiger ist in dieser Beziehung schon *Phaseolus multiflorus*, welche schon während der Keimungsperiode Nebenwurzeln zweiter Ordnung erzeugt (Fig. 35 *nn*). Ein günstiges Beobachtungsmaterial ist auch die Kartoffel, deren aus Knollentrieben entwickelte Nebenwurzeln erster Ordnung eine sehr grosse Zahl von solchen zweiter Ordnung erzeugen, die noch dazu eine ziemlich beträchtliche Länge erreichen. Die aus den Halmknoten von *Phragmites* entspringenden Nebenwurzeln erzeugen zwar sehr zahlreiche, aber sehr dünne und ziemlich kurz bleibende Nebenwurzeln der zweiten Ordnung. Unter den von mir beobachteten Pflanzen ist insofern *Cucurbita Pepo* die günstigste, als ihre Nebenwurzeln der zweiten Ordnung nicht nur frühzeitig schon während der Keimung, wenn die Cotyledonen ungefähr ihre halbe definitive Länge erreicht haben, zum Vorschein kommen, sondern auch in sehr grosser Zahl an jeder einzelnen Mutterwurzel, an welcher sie in vier kreuzweis gestellten Reihen hervortreten.

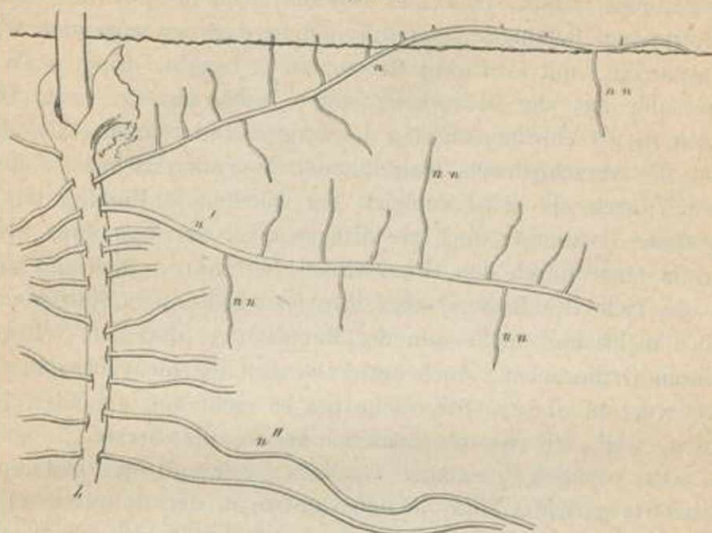
Messungen über die Vertheilung des Längenwachstums und über die Curve der Partialzuwächse an diesen dünnen Wurzeln zu machen, habe ich der praktischen Schwierigkeiten wegen und bei den voraussichtlich allzu grossen Irrthümern, denen man da ausgesetzt ist, nicht vorgenommen.

Das Wichtigste, was ich von den Nebenwurzeln zweiter Ordnung der genannten Pflanzen mitzutheilen habe, ist die Thatsache, dass es mir niemals gelungen ist, an denselben irgend eine geotropische Krümmung wahrzunehmen; sie wachsen aus ihren Mutterwurzeln meist rechtwinklig hervor und verlängern sich geradeaus, sei es senkrecht aufwärts, abwärts, horizontal oder in irgend einer schiefen Richtung gegen die Verticale; in dieser Beziehung verhalten sie sich in lockerer Erde ganz ebenso, wie wenn das Wurzelsystem von Wasser umgeben ist.

Doch verlaufen die Nebenwurzeln der zweiten Ordnung wahrscheinlich in Folge ihrer sehr geringen Dicke und Steifheit in noch höherem Grade als die der ersten Ordnung in geschlängelten Linien, wenn sie sich im Boden entwickeln, im Wasser dagegen wachsen sie geradeaus. Auch wenn man den Erdkasten, in welchem die Nebenwurzeln von *Cucurbita*, *Phaseolus*, *Solanum tuberosum* sich entwickeln, um 90 oder 180° umdreht, bemerkt man keinerlei Veränderung in ihren Richtungsverhältnissen, aus welcher man auf eine geotropische Wirkung an ihnen schliessen könnte. Es scheint daher, dass die Nebenwurzeln der zweiten Ordnung wirklich nicht oder nur in unmerklichem Grade geotropisch sind; dass daran jedoch nicht die Steifheit ihrer Wurzelhaube und die Kürze ihrer wachsenden Re-

gion schuld ist, wie HOFMEISTER (Berichte der kgl. sächs. Gesellschaft 1860 p. 202) annimmt, wird, wie ich glaube, hinreichend durch das bei Fig. 27 in §. 44 über die Nebenwurzeln erster Ordnung Gesagte dargethan.

Fig. 35.



Phaseolus multiflorus in feuchter Erde hinter Glaswand; *h* Hauptwurzel, *n* Nebenwurzeln der ersten, *nn* solche der zweiten Ordnung. Die rauhe Horizontallinie bedeutet die Erdoberfläche.

Das Fehlen des Geotropismus dieser Nebenwurzeln zweiter Ordnung hängt wahrscheinlich davon ab, dass der Geotropismus ihrer Mutterwurzeln, nämlich der Nebenwurzeln erster Ordnung, schon schwach ist; diese Annahme stützt sich auf die Beobachtung, dass, wenn die Nebenwurzeln erster Ordnung selbst stark geotropisch sind, ihre Nebenwurzeln zweiter Ordnung noch schwachen Geotropismus zeigen. So fand ich es bei Zea Mais; nimmt man kräftige Pflanzen vor der Blüthe aus der Erde, schneidet sämtliche Wurzeln ab, mit Schonung der oberen aus den Stammknoten austretenden und setzt diesen Theil in Erde (hinter Glaswand), so wachsen die Knotenwurzeln sehr rasch und unter sehr spitzem Grenzwinkel abwärts; auch die aus ihnen entspringenden Nebenwurzeln zweiter Ordnung sind sämtlich schief abwärts gerichtet; kehrt man nun den Kasten um, so bemerkt man an den letzteren sehr deutliche geotropische Krümmungen, ähnlich wie sonst an Nebenwurzeln erster Ordnung.

Beachtet man die merkwürdige Abstufung der geotropischen Fähigkeit bei den Wurzeln verschiedenen Grades eines Wurzelsystems, so bemerkt man leicht, dass hier eine sehr zweckmässige oder dem Pflanzenleben nützliche Einrichtung vorliegt: wären die Nebenwurzeln der ersten und zweiten Ordnung mit demselben Geotropismus versehen wie die Hauptwurzel, so würden natürlich sämtliche Wurzeln, die sich aus einer Hauptwurzel oder

aus einer die Hauptwurzel vertretenden Nebenwurzel entwickeln, dicht nebeneinander wie in ein Bündel zusammengedrängt abwärts wachsen, sich gegenseitig stören und die Nahrungsstoffe des Bodens, besonders aber die Feuchtigkeit desselben, höchst unvollkommen ausnutzen. Ganz anders dagegen gestaltet sich das Bild eines Wurzelsystems in Folge der verschiedenen geotropischen Befähigung der auseinander hervorstehenden Wurzeln: die Hauptwurzel, mit kräftigem Geotropismus begabt, dringt senkrecht in die Tiefe, die aus ihr hervorkommenden Nebenwurzeln erster Ordnung entspringen in verschiedenen Tiefen des Bodens und können schief abwärts wachsend die verschiedenen übereinander liegenden Schichten desselben ausnutzen; durch sie wird zugleich der horizontale Umfang des ganzen Wurzelsystems bestimmt; auch sie dringen zwar vermöge ihres Geotropismus und in einer durch den Grenzwinkel bestimmten Richtung nach und nach in die Tiefe des Bodens, aber ihre fortwachsenden Spitzen entfernen sich dabei mehr und mehr von der Hauptwurzel und den Nebenwurzeln der anderen Orthostichen; auch entfernen sich die fortwachsenden Spitzen der Nebenwurzeln einer Orthostiche um so mehr von einander, je länger sie werden, weil, wie wir oben gesehen haben, die obersten Nebenwurzeln beinahe oder wirklich horizontal wachsen, während die anderen um so steiler abwärts gerichtet sind, je tiefer unten an der Hauptwurzel sie entstehen. Indem so die Nebenwurzeln erster Ordnung von der Hauptwurzel aus in verschiedenen Tiefen den Boden nach drei, vier, fünf oder mehr Richtungen hin durchstrahlen, bleiben zwischen ihnen noch immer beträchtliche Räume übrig, in welchen Wasser und Nährstoff aufzusammeln ist; diese Räume nun werden von den Nebenwurzeln der zweiten Ordnung durchwachsen und es ist sehr nützlich, dass diese keine Neigung haben abwärts zu wachsen, sondern nach rechts und links, nach oben und unten die Erde durchsetzen, denn auf diese Weise werden die zwischen den Nebenwurzeln erster Ordnung liegenden Räume am besten nach allen Richtungen hin von Wurzeln durchzogen. So wird es dem Wurzelsystem möglich, den von ihm occupirten Bodenraum in merkwürdig vollständiger Weise auszunutzen, was in um so höherem Grade geschieht, als die Ausnutzung von der Hauptwurzel beginnend nach und nach in centrifugaler Richtung fortschreitet, und so immer neue und weiter entferntere Bodenräume der Pflanze tributär gemacht werden.

§. 46. Hervortreten der Wurzeln über die Erdoberfläche. Im zweiten Heft dieser »Arbeiten« p. 221 habe ich auf die Thatsache hingewiesen, dass, wenn man Pflanzen in Blumentöpfen cultivirt, deren Erde beständig feucht gehalten wird, zumal dann, wenn in geschlossenen Räumen die Erdoberfläche vor dem Austrocknen geschützt ist, dass dann zahlreiche Wurzeln aus der Erdoberfläche hervortreten und dabei eigenthümliche Krümmungen auf- und abwärts zeigen. Damals musste ich mich genügen, die Thatsache als solche mitzutheilen; seit ich aber die in der

hier vorliegenden Abhandlung beschriebenen Eigenschaften der Nebenwurzeln kennen gelernt habe, ist es möglich, jene Erscheinungen richtig zu deuten.

Die über die Erdoberfläche hervortretenden Wurzeln sind, wie Fig. 35 zeigt, zum Theil Nebenwurzeln erster, meist aber solche zweiter Ordnung. Von den Nebenwurzeln erster Ordnung sind es die oberhalb der Wurzelbasis aus dem hypocotylen Glied entspringenden, welche vermöge ihrer Hyponastie und bei ihrem sehr geringen Geotropismus schief aufwärts wachsen und so endlich unter sehr spitzem Winkel über die horizontale Erdoberfläche hervortreten. Die zahlreichen Nebenwurzeln zweiter Ordnung aber, welche auf der Oberseite derartiger Wurzeln, sowie solcher Nebenwurzeln erster Ordnung entspringen, welche horizontal oder fast horizontal wachsen, streben, da sie überhaupt nicht geotropisch sind und einfach geradeaus wachsen, aufwärts (senkrecht oder schief) und kommen so endlich aus der Erde heraus an die Luft, wie aus Fig. 35 ebenfalls leicht ersichtlich ist. — Dass diess bei der gewöhnlichen Cultur, wo die Blumentöpfe am Fenster eines Zimmers oder im Freien stehen, nicht bemerkt wird, geschieht offenbar aus dem Grunde, weil in diesen Fällen die obere Erdschicht bald nach dem Begiessen stark austrocknet, und weil die über der Erdoberfläche befindliche Luft zu trocken ist. Beides bewirkt, dass die an die Erdoberfläche kommenden meist sehr dünnen Wurzelspitzen vertrocknen und nicht weiter wachsen; ist dagegen die obere Erdschicht beständig feucht, und die darüber lagernde Luft nicht allzu trocken, so wachsen die betreffenden Wurzelspitzen nicht nur bis an die Erdoberfläche, sondern sie verlängern sich auch noch oberhalb derselben. Dabei verändern sie jedoch bald ihre aufwärts gehende Richtung; in Folge des im II. Heft p. 209 ff. beschriebenen Einflusses feuchter Flächen (hier der Erdoberfläche) auf in Luft wachsende Wurzeln, krümmen sich diese nun schief abwärts, der Erdoberfläche zu, bis sie diese berühren, wobei die fortwachsende Spitze unter meist sehr spitzem Winkel die Erde trifft. In diesem Fall kann nun zweierlei stattfinden: entweder die Wurzel wächst der Erdoberfläche angeschmiegt horizontal weiter oder sie erhebt sich wieder schief aufwärts, um dasselbe Spiel zu wiederholen und auf- und abwärts geschlängelt über die Erde hinzulaufen (Fig. 35). Ersteres mag in Folge des Reizes geschehen, den die Berührung eines festen Körpers auf die wachsenden Wurzeln übt, wie ich in §. 23 gezeigt habe; dieser Ursache ist es auch zuzuschreiben, wenn derartige aus der Erde herauftauchende Wurzeln am Rande des Topfes diesem dicht angeschmiegt empor, dann auf der Aussenseite wieder abwärts wachsen, wie es zumal bei den Aroideen häufig zu sehen ist. Das Auf- und Abschlängeln anderer Wurzeln auf der Erdoberfläche dagegen ist offenbar dieselbe Erscheinung, die ich im §. 11 beschrieben habe: die unter spitzem Winkel auf die Erdoberfläche sich herabneigenden Wurzelspitzen sind in der Luft erschlaft (gewelkt) und indem ihre Unterseite die feuchte Erdoberfläche berührt,



turgescirt sie stärker, die Spitze krümmt sich aufwärts, wie wenn eine erschlafte Wurzel horizontal auf Wasser gelegt wird; indem sie nun schief aufwärts weiter wächst, krümmt sie sich wieder schief abwärts, in Folge der Fernwirkung der feuchten Erdoberfläche, bis eine neue Berührung mit dieser und in Folge dessen eine neue Aufwärtskrümmung erfolgt.

Welche von diesen, die Richtung der ausgetretenen Wurzeln bestimmenden Ursachen, nämlich Berührungszreiz fester Körper, Fernwirkung feuchter Oberflächen und einseitige stärkere Turgescenz bei Berührung feuchter Oberflächen in jedem einzelnen Falle den Ausschlag giebt, lässt sich eben nur aus dem Erfolg errathen; dass aber die genannten Ursachen die Wachstumsrichtung von Wurzeln bestimmen, glaube ich zur Genüge nachgewiesen zu haben.

Ist die Abwärtskrümmung der in die Luft hinaufgewachsenen Wurzeln sehr energisch, treffen sie unter einem nahezu rechten oder doch nicht sehr spitzen Winkel auf die Erdoberfläche, so dringen sie in diese ein, weil in diesem Falle eine hinreichende Differenz der Befeuchtung von Ober- und Unterseite bei der Berührung mit der Erde nicht zu Stande kommt (vergl. p. 400).

Es bedarf schliesslich kaum der Erwähnung, dass auch Nebenwurzeln dritter und höherer Ordnung, wo sie sich bilden (z. B. solche dritter Ordnung bei dem Kürbis), aus der Erdoberfläche auftauchen können.

Wenn endlich in sehr feuchter Luft Wurzeln oberhalb der Erde aus dem Stengel hervorbrechen, wie DUCHARTRE bei *Hortensia*, *Veronica Lindleyana* beobachtete und auch sonst häufig vorkommt, und wenn diese Wurzeln dann horizontal oder schwach nach unten gewendet in der Luft fortwachsen, so mag daran zum Theil Mangel an Geotropismus, in manchen Fällen Aufhebung desselben durch Hyponastie schuld sein und auf alle Fälle haben wir da als mitwirkenden Factor dieselbe Erscheinung, welche in der vorliegenden Abhandlung mehrfach erwähnt wurde, dass nämlich auch geotropische Wurzeln, wenn sie in Luft (ohne Benetzung) wachsen, ihren Geotropismus theilweise oder ganz verlieren und von dem Mutterorgan geradeaus wachsen.

Ich schliesse diese Mittheilungen mit dem Hinweis, dass ich meine Untersuchungen über die Wurzeln noch nicht für abgeschlossen erachte.

Würzburg, 13. Juli 1874.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg](#)

Jahr/Year: 1874

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Sachs Julius

Artikel/Article: [Ueber das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln \(Fortsetzung\)  
584-634](#)