

Über den Durchbruch der Seitenwurzeln.

Von **Dr. Friedrich Lenz,**

Assistent am Königlichen Botanischen Institut in Münster i. W.

Einleitung.

Die Untersuchungen, über die im folgenden berichtet werden soll, gingen von der Frage aus, auf welchem Wege die bekanntlich endogen, d. h. im Innern der Hauptwurzel, entstehende Seitenwurzel das Rindengewebe des Mutterorgans durchdringt. Aus der Literatur über diese Frage sieht man, daß allmählich ein Umschwung in der Auffassung vom Wachstum der Seitenwurzel eingetreten ist.

Als Reinke¹⁾ 1871 sich in eingehender Weise mit der endogenen Entstehung der Wurzeln beschäftigte, sprach er die Ansicht aus, das Vordringen der Seitenwurzel geschähe durch Auflösung der im Wege liegenden Zellen des Rindengewebes. Diese Auffassung war die nahe-
liegende und natürlichste.

Auch Vönhöne²⁾ vertrat später dieselbe Ansicht, daß nämlich die junge Seitenwurzel eine Substanz absondere, die auf das Rindengewebe der Hauptwurzel auflösend wirke, genau so, wie es das Enzym tut, welches der keimende Embryo im Samen abscheidet, um das Endosperm zu lösen.

Mit dem gleichen Gegenstande beschäftigten sich van Tieghem und Douliot³⁾ in einer umfangreichen Arbeit, die im Jahre 1888 erschien. Auf Grund von sehr ausgedehnten anatomischen Untersuchungen über die Entstehung der Seitenwurzeln kamen diese Forscher ebenfalls zu dem Ergebnis, daß die junge Seitenwurzel sich ihren Weg durch Auflösung des davorliegenden Gewebes mit Hilfe von Enzymen bahne. Als Abscheidungsorgan für diese wurde bei vielen Pflanzen eine „poche digestive“ unterschieden, deren Rolle bei den Phanerogamen die meristematische Endodermis spielte. Wie diese Forscher zu ihrem Schluß kamen, geht aus ihrem umfangreichen

¹⁾ Reinke, Untersuchungen über die Wachstumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel. Hanst. bot. Abh. a. d. Geb. d. Morphol. u. Physiol. III, S. 1—38.

²⁾ Vönhöne, Über das Hervorbrechen endogener Organe aus dem Mutterorgane. Flora 1880.

³⁾ Van Tieghem et Douliot, Origine des racelles des Dicotylédones. Annales des sciences naturelles. 7. Série, Tome 8. 1888.

Werke nicht ganz klar hervor. Ihre Begründung fußt auf der Beobachtung von Korrosionen der Zellwände; auf den Zellinhalt wurde keine Rücksicht genommen, ja, dieser wurde sogar auf chemischem Wege möglichst vollständig entfernt. Es ist klar, daß auf diese Weise nichts über die Gründe der Zerstörung ausgesagt werden konnte; denn solche Zerstörungen von Membranen sind durch mechanische und chemische Kräfte möglich, und manche der dem Werke beigegebenen Abbildungen zeigen auch nicht eine Andeutung von den angeblich korrodierten Zellen.

Im Gegensatz zu den früheren Autoren führten Pfeffer¹⁾ 1893 seine Experimente über die enorme Kraftentfaltung, die von wachsenden Pflanzenteilen ausgeübt werden kann, zu der Ansicht, daß der Durchbruch der Seitenwurzeln durch das Muttergewebe auf rein mechanischem Wege erfolge.

Peirce²⁾, ein Schüler von Pfeffer, fand dann, bei experimenteller Fortführung der Ideen seines Lehrers, daß Keimwurzeln, z. B. von *Vicia Faba* und *Pisum sativum*, in die verschiedensten Gewebe hineinwachsen, sobald die Epidermis der letzteren verletzt ist. Eine Korrosion von Stärkekörnern in den Zellen des Wirtsgewebes war nicht zu bemerken. Die Zellen, welche in direktem Kontakt mit der eindringenden Keimwurzel lagen, teilten sich vielmehr und differenzierten sich zu Kork. Von Enzymwirkung oder sonstigen chemischen Auflösungsprozessen war bei Peirces Versuchen also nichts zu spüren; das Eindringen der Keimwurzeln erfolgte auf rein mechanischem Wege.

Als letzte Veröffentlichung erschien schließlich eine Arbeit von Pond³⁾, die mir erst zu Händen kam, als meine Untersuchungen bereits im Gange waren. Da die Gesichtspunkte, von denen Pond ausgeht, große Ähnlichkeit mit den meinen besitzen, möchte ich auf seine Arbeit hier etwas näher eingehen.

Pond untersuchte zunächst an Schnitten durch *Vicia Faba* die der jungen Seitenwurzel benachbarten Rindenzellen auf Veränderungen ihres Inhalts, speziell der Stärke, hin. Seine Resultate waren negativ. Bei *Vicia Faba* war Stärke auch noch in den an die junge Seitenwurzel angrenzenden Zellen vorhanden, und er konnte keinen Unterschied zwischen dieser Stärke und derjenigen aus anderen Teilen der Rinde feststellen. Selbst in zerquetschten Zellen, in denen das Proto-

¹⁾ Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abhandl. d. mathem.-physik. Klasse d. Kgl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, Bd. 20, Nr. 3. 1893.

²⁾ Peirce, Das Eindringen von Wurzeln in lebende Gewebe. Bot. Zeitung 52. 1894.

³⁾ Pond, Emergence of lateral roots. Botanical Gazette XLVI. 1908.

plasma zerstört war, fand er die Stärke noch völlig intakt vor. Er sieht hierin einen Beweis dafür, daß stärkelösende Enzyme nicht tätig sind, dagegen nimmt er an, daß der Zellsaft der durch Druck zerstörten Rindenzellen sowohl vom noch intakten benachbarten Rindengewebe als auch von der neuen Seitenwurzel aufgesogen wird.

Hat die junge Seitenwurzel reichlich die Hälfte ihrer Bahn durchgewachsen, so zerreißt die Rinde vor der Wurzelanlage, und die vor derselben liegenden Zellen werden einfach zur Seite gedrängt.

In Übereinstimmung mit diesen seinen Versuchen stehen die folgenden. Pond versuchte, Keimwurzeln derselben Spezies (*Vicia*, *Lupinus* und *Phaseolus*) ineinander wachsen zu lassen, nachdem sie mit Hilfe eines Gipsverbandes senkrecht aufeinander befestigt waren. Die Versuche mißlangen stets, wenn die Epidermis der zu durchdringenden Wurzel unverletzt war. Wurde sie aber an der Berührungsstelle mit der anderen Wurzel verletzt, so konnte diese eindringen und wuchs dann im Rindengewebe unter Meidung des Zentralzylinders weiter. Auch dann fand Pond keine korrodierten Zellen. In gleicher Weise konnten Wurzeln von einer Querschnittsfläche eines älteren Hypokotyls aus bei entsprechender Versuchsanordnung in dasselbe eindringen; von einer Auflösung der Zellen oder des Zellinhaltes war auch hier nichts zu beobachten. Die Zerstörungen des Gewebes waren genau dieselben, wie sie ein der Wurzelspitze konformer Glasstab hervorbrachte, der durch ein Gewicht langsam ins Hypokotyl getrieben wurde. Das Mikroskop zeigte in beiden Fällen die gleichen Zerstörungen des Gewebes. — Aus sämtlichen Versuchen zieht Pond den allgemeinen Schluß, daß die Seitenwurzeln von *Vicia Faba* und *Lupinus albus* auf mechanischem Wege durch das Rindengewebe wachsen und keinerlei lösende Tätigkeit auf das sie umgebende Gewebe ausüben.

Meine eigenen Versuche, die sich in ähnlicher Richtung, wie die von Pond, bewegen, führten mich zu den gleichen Resultaten. Sie dürften indessen eine gewisse Ergänzung und Erweiterung bieten; denn solche Erweiterungen sind bei genauerer Betrachtung der Arbeit von Pond in verschiedener Hinsicht wünschenswert. Die meisten seiner Versuche wurden mit Hauptwurzeln angestellt, wie es auch seine beiden Zeichnungen zeigen. Daß auch mit Seitenwurzeln gearbeitet wurde, wird nur gelegentlich erwähnt; da aber keine besondere Versuchsanordnung gegeben wird, handelte es sich offenbar um Seitenwurzeln, die schon etwas älter und aus der Hauptwurzel hervorgebrochen waren.

Nun liegt aber die Annahme nahe, daß die Seitenwurzeln in ihren ersten Entwicklungsstadien möglicherweise Enzyme abscheiden, solange sie nämlich das Rindengewebe durchbrechen müssen, daß sie aber in späteren Stadien, nachdem sie die Hauptwurzel verlassen haben, diese Fähigkeit der Enzymabsonderung als für sie wertlos ein-

gebüßt haben, weil sie ja normalerweise ebenso wie die Hauptwurzeln, mit denen, wie schon gesagt, Pond hauptsächlich seine Eingipsversuche machte, nie mehr dazu kommen, lebendes Gewebe zu durchwachsen.

Dieser Umstand bietet der Kritik eine gewisse Handhabe.

Wenngleich zuzugeben ist, daß auf Grund von Ponds anatomischen Untersuchungen es wahrscheinlich ist, daß Haupt- und Seitenwurzeln in diesem Falle dasselbe Verhalten zeigen, so ist dieses doch von vornherein nicht unbedingt nötig, wie z. B. aus dem verschiedenen Verhalten der Haupt- und Seitenwurzeln gegenüber der Schwerkraft hervorgeht. Die Versuche Ponds, Wurzeln ineinander wachsen zu lassen, bieten somit keinen exakten Beweis.

Einzig und allein auf Grund seiner ersten anatomischen Untersuchung über den Durchbruch der Seitenwurzel durch das Rindengewebe kann Pond einwandsfrei behaupten, daß keine Enzyme im Spiele sind.

Auch noch einen zweiten Einwand kann man gegen Ponds Versuche mit Hauptwurzeln machen, der auch für die nicht näher beschriebenen Versuche mit Seitenwurzeln gilt. Läßt man nämlich nach seinen Methoden Keimlinge in ältere Gewebe hineinwachsen, was auch schon Peirce¹⁾ in ähnlicher Weise tat, so ist es nie absolut ausgeschlossen, daß Bakterien mit in die Wunde geraten und z. B. durch eine Lockerung der Mittellamellen, die auf einer Gärwirkung beruht, der ins Gewebe wachsenden Wurzel den Weg vorbereiten. In den allermeisten Fällen wird man auch eine Braunfärbung der an die eindringende Wurzel grenzenden Gewebselemente bemerken können. Wenn auch nach den mikrochemischen Funden von Peirce²⁾ ein Angriff von Bakterien unwahrscheinlich ist, so wäre es doch für das Experiment wichtig, daß der Durchbruchvorgang sich in derselben aseptischen Weise vollzieht, wie er auch in der Natur vor sich geht. — Es sind dieses zwei Punkte, die ich bei meinen Untersuchungen besonders zu berücksichtigen versuchte.

Das Wachstum der Seitenwurzeln im Gipsverbande.

Die von mir angestellten Versuche gingen von folgender Überlegung aus. Da die Strecke, welche die Seitenwurzel normalerweise im Rindengewebe der Hauptwurzel durchwächst, nur klein, und die Beobachtung daher außerordentlich erschwert ist, andererseits aber, wenn Seitenwurzeln in fremde Gewebe hineinzuwachsen gezwungen werden, bakterielle Mitwirkungen nicht auszuschließen sind, stellte ich

¹⁾ l. c. S. 3. ²⁾ l. c. S. 3.

mir die Aufgabe, die Seitenwurzeln so zu beeinflussen, daß sie, ohne erst nach außen durchzubrechen, auf längere Strecken im Rindengewebe der eigenen Hauptwurzel weiterwachsen.

Um dieses zu ermöglichen, bot eine Beobachtung Nordhausens¹⁾ eine Handhabe, die auf Seite 579 seiner Arbeit beschrieben wird. Wenn nämlich Keimwurzeln im Gipsverbande gehalten werden, so erweist sich ihr Wachstum als sehr verschieden, und Nordhausen sagt darüber folgendes: „Während z. B. bei Faba und Pisum das Wachstum der Seitenwurzelnanlagen sehr bald sistiert wird, wachsen nach meinen Erfahrungen an *Lupinus* nach längerer Versuchsdauer die älteren von ihnen nicht selten mehr oder minder weiter, indem sie unter scharfer Biegung nach abwärts sich zwischen Rinde und Gips oder häufiger durch die Rinde selbst einen Weg bahnen, wobei Längen bis zu 1 und selbst 2 mm erreicht werden können.“

Wenn es also auf diese Weise gelang, die Seitenwurzeln auf längere Strecken als bei normaler Entwicklung im Rindengewebe wachsen zu lassen, so konnte auf diesem Wege vielleicht einiges Licht auf die Frage nach der mechanischen oder chemischen Zerstörung des Rindengewebes geworfen werden, und die Versuche wären frei von den Einwänden, die gegen diejenigen von Pond gemacht werden konnten.

Als Versuchsmaterial dienten für die im folgenden beschriebenen Versuche Keimlinge von *Lupinus albus*, *Zea Mays*, *Vicia Faba* und *Pisum sativum*. Die einzelnen Pflanzen mögen der Reihe nach besprochen werden.

Ich begann zunächst mit einigen Vorversuchen, um mich über das Verhalten der Seitenwurzeln zu orientieren. Vollständige Keimwurzeln von *Lupinus albus* (5—7 cm lang) wurden mit einem Glasstreifen eingegipst, wie es Nordhausen²⁾ schildert. Das Hypokotyl wurde teilweise mit eingeschlossen. Der Glasstreifen diente dazu, um den Verband nach Beendigung des Versuches ohne Verletzung der Wurzel entfernen zu können. Es wurde nämlich bis auf die Kanten des Glasstreifens der Gips mit einem Messer weggeschnitten, worauf der Verband leicht in zwei Hälften zerfiel, in deren einer oberflächlich die Wurzel sich befand. Mit einem kleinen Messer wurde dann seitlich von der Wurzel so viel Gips vorsichtig weggebröckelt, bis dieselbe ganz frei dalag und unbeschädigt entfernt werden konnte. Nach 5—8 Tagen wurde der Verband auf diese Weise gelöst, und die Wurzel in Längs- und Querschnitten mikroskopisch untersucht.

¹⁾ Nordhausen, Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluß äußerer u. innerer Faktoren. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XLIV, 4. 1907.

²⁾ l. c. S. 8.

Es bestätigten sich die Angaben Nordhausens; die Seitenwurzeln waren um einige Millimeter in der Rinde weitergewachsen.

Bei dieser Art des Versuches stellte es sich aber als ein Übelstand heraus, daß die Seitenwurzeln, wenn sie in größerer Zahl angelegt waren, das Rindengewebe so durchsetzten, daß dasselbe völlig zerrissen wurde. Dies lag zum größten Teil daran, daß die Rinde eine verhältnismäßig zu geringe Dicke gegenüber der der Seitenwurzel besaß. Diesem Übelstande suchte ich auf andere Weise zu begegnen, indem ich das Dickenwachstum der Wurzel vor dem Eingipsen künstlich zu steigern suchte. Dies war möglich¹⁾ durch Dekapitation der Wurzelspitzen um die jeweilige Zuwachszone, und es wurden in dieser Hinsicht Versuche unternommen.

Bei eingehender Beobachtung dieses eigenartigen Dickenwachstums der Wurzel fand es sich, daß Rinde und Zentralzylinder sich in ganz ungleicher Weise daran beteiligten. Es schien mir daher wünschenswert, diese Verhältnisse etwas näher in einem besonderen Abschnitt zu behandeln und mit den Wachstumsverhältnissen der normalen Wurzel zu vergleichen. — Um Mißverständnissen vorzubeugen, sei noch bemerkt, daß es sich nur um das Dickenwachstum im primären Zustande handelte.

Über das Dickenwachstum des Zentralzylinders und des Rindenkörpers bei normalen, dekapitierten und eingegipsten Wurzeln.

5—7 cm lange Lupinenkeimwurzeln, vom Wurzelhals ab gerechnet, wurden um etwa 1 cm, also entsprechend der Länge der Zuwachszone, dekapitiert und in Erde wieder ausgepflanzt. Nach 2—3 Tagen, je nach den Wärmeverhältnissen des Versuchsraumes, fanden sie sich stark verdickt, und wenn man sie gegen das Licht hielt, waren die ersten Seitenwurzelanlagen am Wurzelhalse als helle Pünktchen in akropetaler Reihenfolge im Rindengewebe der Hauptwurzel sichtbar. Diese Anlagen erschienen reichlicher als unter normalen Verhältnissen. — Außer diesen soeben erwähnten, normal in zwei Reihen angeordneten Seitenwurzeln wurden am Wurzelhalse alternierend mit den anderen Wurzeln ebenfalls solche (nach Nordhausen²⁾ „Extrawurzeln“ genannt) angelegt, die bei normalem Wachstum erst spät und meistens nur vereinzelt hervorbrechen.

Für mich handelte es sich zunächst um die Frage, in wie weit unter normalen Verhältnissen die in Betracht kommenden Gewebe am Dickenwachstum beteiligt sind. Zu diesem Zwecke wurde an Querschnittspräparaten aus verschiedener Höhe von nicht dekapitierten

¹⁾ l. c. S. 8, S. 578.

²⁾ l. c. S. 8, S. 562, Anm. 1.

Wurzeln (5—7 cm lang) das Verhältnis des Flächeninhalts des Rindengewebes zu dem des Zentralzylinders festgestellt. Von demselben Pflanzenmaterial, das also unter denselben Bedingungen gewachsen war, wurde sodann die eine Hälfte dekapitiert und in die Erde ausgepflanzt, die andere Hälfte ohne Dekapitation wieder in Erde gebracht. Nachdem innerhalb von 3 Tagen sich bei den dekapitierten Wurzeln eine starke Verdickung eingestellt hatte, wurden bei diesen und bei gleichalterigen nicht dekapitierten Kontrollwurzeln die Verhältniszahlen der Querschnittsflächen vom Rindengewebe und Zentralzylinder in gleicher Weise ausgerechnet. Schließlich wurde noch eine besondere Versuchsserie von 8 Tage lang eingegipsten Wurzeln untersucht, von denen die einen 3 Tage lang dekapitiert, die anderen gleich alt, aber nicht dekapitiert waren.

Was die Methode der Berechnung anbetrifft, so ist dabei Rücksicht darauf zu nehmen, daß das Querschnittsbild einer Lupinenkeimwurzel annähernd eine Ellipse darstellt; auch der Zentralzylinder hat angenähert elliptischen Querschnitt. Dies ist vor allem der Grund dafür, daß ich nicht die Durchmesser oder Radien, was ja bei kreisförmigem Querschnitt der Wurzel das einfachste gewesen wäre, mit einander vergleiche, sondern die Flächen selbst. Wenn A und B die großen und kleinen Halbmesser der Rindenellipse und a und b diejenigen des Zentralzylinders bedeuten, so ist die Fläche des Zentralzylinders $a \cdot b \cdot \pi$, die des Rindenquerschnitts $A \cdot B \cdot \pi - a \cdot b \cdot \pi$; das gesuchte Flächenverhältnis Q beträgt also:

$$\frac{A \cdot B \cdot \pi - a \cdot b \cdot \pi}{a \cdot b \cdot \pi} \text{ oder}$$

$$Q = \frac{A \cdot B}{a \cdot b} - 1$$

Mit Hilfe des Okularmikrometers lassen sich die für die Berechnung von Q nötigen Werte A, B, a und b leicht und zuverlässig an nicht zu dünnen Querschnitten ablesen. Es wurde natürlich frisches Material benutzt. Weil damit gerechnet werden mußte, daß die Werte von Q an verschiedenen Stellen derselben Wurzel verschieden sein konnten, wurden die Schnitte in bestimmten Abständen von einander gemacht. In den folgenden Tabellen gebe ich für jedes Versuchsmaterial eine aus der großen Zahl von Einzeltabellen beliebig herausgegriffene. Die andern waren ähnlich und ergaben dieselben Durchschnittswerte.

Es wurde zunächst das Ausgangsmaterial untersucht, Wurzeln von 5—7 cm Länge. Von der Wurzelspitze angefangen, wurden in gleichen Abständen Querschnitte entnommen bis zu einer Höhe von 4 cm¹⁾, und

¹⁾ Der obere Rest ist nicht brauchbar, weil dort die Wurzel mit Hilfe des Wurzelhalses allmählich ins Hypokotyl übergeht.

die gefundenen Werte zu Tabellen zusammengestellt. Eine derselben ist Tabelle I.

Tabelle I.¹⁾

Entfernung von der Wurzelspitze	A =	B =	a =	b =	Q =
1 cm	33,5	31,5	13	9	8,0
2 "	36	36	14	10	8,0
3 "	41	38	15	11,5	8,0
3,5 "	47,5	43,2	17,5	13	8,0
4 "	52	50	19	15	8,1

Im Mittel
Q_I = 8,0.

Hieraus geht also hervor, daß der Flächeninhalt der Rindenschicht bei 5—7 cm langen Keimwurzeln von *Lupinus albus* ziemlich unabhängig von der Lage der Schnittzone 8 mal größer als der des zugehörigen Zentralzylinders ist. Dabei können die absoluten Durchmesserwerte ziemlich schwanken, wie es der allmählichen Dickenzunahme der Wurzel nach dem Hypokotyl zu entspricht. Zum Beispiel bewegt sich in diesem Falle der größte Durchmesser der Hauptwurzel, in Millimetern ausgedrückt, zwischen 0,58 und 0,90, der größte Durchmesser des Zentralzylinders zwischen 0,23 und 0,34.

Die zweite Messung derselben Serie wurde mit dekapitierten, 3 Tage älteren Wurzeln ausgeführt. Die Verkürzung erfolgte um 1 cm, und der Stumpf besaß eine Länge von ca. 5 cm. Eine der gefundenen Tabellen ist die folgende.

Tabelle II.

Entfernung von der Dekapitationsstelle	A =	B =	a =	b =	Q =
Schnitt 1) 1 cm	52	38	16,5	10	11,0
" 2) 2 "	55	38	15,5	11	11,2
" 3) 3 "	60	44,5	20	11	11,1
" 4) 3,5 "	65	47	21	12	11,1
" 5) 4 "	68	51	22	13	11,1

Im Mittel
Q_{II} = 11,1.

Da dieses Material infolge seines höheren Alters mit dem in Tabelle I zusammengestellten Ausgangsmaterial nicht direkt verglichen werden konnte, so war es nötig, eine dritte Messung vorzunehmen an einem Material, welches mit dem für Tabelle II gebrauchten gleichaltrig, aber nicht dekapitiert und daher länger geworden war.

¹⁾ Die Zahlen bedeuten Mikrometerteilstriche. 1 Skalenteil = 17,25 μ .

Die Schwierigkeit, die Lage der einzelnen Schnitte zum Zwecke des Vergleiches mit der Tabelle II zu identifizieren, wurde dadurch umgangen, daß von der Wurzelbasis ausgehend die Schnitte 1) aus 4 cm Entfernung von ihr entnommen wurden, die Schnitte 2) aus 3 cm Entfernung u. s. f., so daß in Tabelle II und III die Schnitte gleicher Bezeichnung gleichen Höhen der Wurzeln entsprechen (siehe auch Skizze).

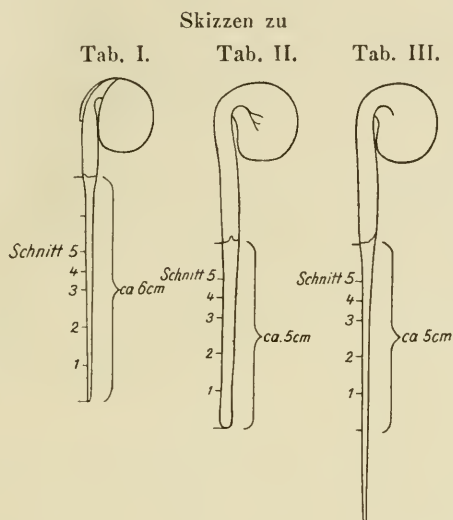


Fig. I.

Tabelle III.

Schnitt- nummer	A =	B =	a =	b =	Q =
1)	50	46	24	15	5,4
2)	52	45	24	15	5,5
3)	56	48	26	16	5,5
4)	60	50	28	15,5	5,5
5)	64	51	30	17	5,4

Im Mittel
 $Q_{III} = 5,5$.

Vergleichen wir nunmehr die in den vorstehenden Tabellen niedergelegten Werte, so zeigt sich, daß die Werte des größten Durchmesser (A) in Tabelle II am größten sind, entsprechend der augenfälligen Dickenzunahme nach der Dekapitation. So beobachtete ich z. B. bei einer direkten Messung an einer dekapitierten Wurzel eine Dickenzunahme von 20%. Die Werte für A und B in den Tabellen II und III weisen nicht sehr große Unterschiede auf, anders liegen aber die Verhältnisse für den Zentralzylinder. Für diesen findet sich das Maximum seines Querschnitts nicht in Tabelle II, sondern in

Tabelle III. Und zwar stellt es sich heraus, daß seine beiden Durchmesser a und b in der Tabelle II sich nur unwesentlich von denen der Tabelle I unterscheiden. Die Dekapitation hat also lähmend auf das Wachstum des Zentralzylinders eingewirkt, und der Umstand, daß der größte Durchmesser der dekapitierten Wurzel nach drei Tagen doch noch größer ist als derjenige einer gleich alten, nicht dekapitierten Wurzel (natürlich gleichliegende Stellen vorausgesetzt), kommt nur durch das abnorme Dickenwachstum des Rindengewebes zustande. Jetzt sind wir auch in der Lage, den Wechsel in den Flächenverhältnissen zu verstehen. In den drei Tagen zwischen Versuch I und den gleichalterigen Versuchen II und III war in normalem Zustande ein Dickenwachstum des Zentralzylinders eingetreten, welches dasjenige des Rindenkörpers überholte, so daß das bei Versuch I gefundene Verhältnis der Flächen von Rindengewebe zu Zentralzylinder nicht mehr $8:1$, sondern nur noch $5,5:1$ betrug. Bei den gleich alten dekapitierten Wurzeln (Versuch II) nahm dagegen die Rinde den $11,1$ fachen Raum des Zentralzylinders ein, dessen Zuwachs in den 3 Tagen nur ganz minimal geblieben war. Die Rinde ist also im Wachstum selbständiger als der Zentralzylinder, dessen Wachstum stark durch Dekapitation beeinflußt wird.

Das Längenwachstum der dekapitierten Wurzeln war natürlich vollständig während der drei Versuchstage sistiert. — Nicht unerwähnt bleibe, daß das Hypokotyl sich in dieser Hinsicht anders verhält. Es streckte sich bedeutend mehr als bei normalen Wurzeln, wohl eine Folge der reichlicheren Nahrungszufuhr.

Anschließend an die vorstehenden Beobachtungen war es für mich weiterhin von Interesse, das Verhalten der Wurzeln im Gipsverbande zu verfolgen und einen eventuellen Wechsel der Flächenverhältnisse unter diesen Umständen festzustellen.

Um den Zusammenhang mit den Versuchen II und III zu wahren, wurden Wurzeln, die den Bedingungen der früheren Versuche entsprachen, eingegipst, ausgepflanzt und nach acht Tagen untersucht, eine Zeitdauer, die der von mir späterhin angewandten entsprach. Es erübrigt sich wohl, auch hier Tabellen zu geben.

Bei den nicht dekapitierten Wurzeln, die vor dem Eingipsen für Q den Wert $5,5:1$ aufgewiesen, hatte sich dieser in $4,1:1$ geändert, also um 25% vermindert. Ähnlich war bei den dekapitierten Wurzeln, die vorher den Wert von $Q = 11,1:1$ zeigten, dieses Verhältnis auf $5,8:1$ zurückgegangen, also um 48%. Der Zentralzylinder war also in beiden Fällen, natürlich auf Kosten des Rindengewebes, da der äußere Durchmesser der Wurzeln im Gipsverbande konstant bleiben mußte, in die Dicke gewachsen. Zerquetschen oder Auflösung von Zellen des Rindengewebes war ausgeschlossen, das Gewebe war voll-

kommen normal geblieben, nur die Interzellularen waren kleiner, was auch schon Prein¹⁾ näher untersucht hat. Nach Pond²⁾ weist der Zentralzylinder einen höheren Turgor auf als das umgebende Rindengewebe. Die Kompression der Rinde erfolgt also auf rein mechanischem Wege. — Die erwähnten Flächenverhältnisse bleiben auch bei einer längeren Versuchsdauer als acht Tagen annähernd konstant.

Für unsere praktischen Zwecke liegen die Verhältnisse folgendermaßen. Die Methode, die Wurzeln zu dekapitieren und erst nach erfolgtem Dickenwachstum einzugipsen, hat nach vorstehendem zweierlei Vorteile. Erstens ist nach Beendigung des Versuchs die Fläche des Rindenquerschnitts im Verhältnis zum Zentralzylinder größer geworden (5,8 : 1 mit Dekapitation gegen 4,1 : 1 ohne Dekapitation), und zweitens sind auch außer den Verhältniszahlen die absoluten Flächen- und natürlich auch Raummaße des Rindengewebes infolge der Dekapitation gestiegen; die Seitenwurzeln finden viel mehr Rindengewebe auf ihrem Wege vor, als wenn sie normal gewachsen wären.

Nunmehr wurde zur endgültigen Versuchsanordnung geschritten. Die einzelnen Versuchsobjekte mögen getrennt besprochen werden. Begonnen wurde mit *Lupinus albus*.

Versuche mit *Lupinus albus*.

Ausgesuchte Samen von *Lupinus albus* wurden 24 Stunden lang in Wasser angequellt und darauf in ziemlich große Pflanzkästen, die mit stets locker gehaltener, fein gesiebter Gartenerde gefüllt waren, ausgepflanzt, so daß die Keimwurzel ohne Krümmung senkrecht nach unten wachsen mußte. — Versuche, die Keimlinge in Sägespänen statt Erde zu ziehen, zeitigten nicht ausreichende Erfolge; die Wurzeln waren oft krumm. — Die Kästen wurden möglichst gleichmäßig feucht und, namentlich in den ersten Tagen, bedeckt gehalten. Nach 3 bis 4 Tagen hatte die Mehrzahl der Keimlinge eine Länge von 5—7 cm erreicht. Diese wurden dann mit scharfem Rasiermesser um die Länge der Zuwachszone dekapitiert und wieder in die Erde zurückgebracht, wobei Krümmungen der Hauptwurzel vermieden wurden. Zur ungestörteren Entwicklung war außerdem die Samenhaut entfernt worden. Gewöhnlich nach drei Tagen war dann die oben besprochene Verdickung des Rindengewebes eingetreten und die durch die Dekapitation im Entstehen begünstigten Seitenwurzelanlagen waren als helle Pünktchen im Rindengewebe zu sehen, am deutlichsten natürlich am Wurzelbalse. Die Keimwurzeln wurden sodann auf die früher beschriebene Weise

¹⁾ Prein, Über den Einfluß mechanischer Hemmungen auf die histologische Entwicklung der Wurzeln. Bonner Diss. 1908.

²⁾ l. c. S. 3.

mit einem Gipsverband versehen, welcher auch noch das Hypokotyl bis zu den Kolyledonon einschloß, und wieder in die Pflanzkästen ausgepflanzt. Nach einer bestimmten Zahl von Tagen, gewöhnlich waren es 8—12, wurden die Gipsverbände gelöst.

An frischen Quer- und Längsschnitten durch die Hauptwurzel zeigte es sich in Bestätigung unserer Vorversuche, daß die Seitenwurzeln, die vor dem Eingipsen nur als Anlagen zu erkennen gewesen waren, sich stark weiterentwickelt hatten. Sie waren in etwas älteren Stadien bis zur Peripherie vorgedrungen oder wuchsen nach einem scharfen Bogen im Rindengewebe weiter. Um nun zu sehen, ob die Zellen, die vor der wachsenden Seitenwurzel lagen und infolge des immerhin doch stark verlangsamten Wachstums einer intensiveren Einwirkung von Seiten der letzteren ausgesetzt gewesen waren, irgendwelche Veränderung in ihrem Aufbau erlitten hatten, wurden an Längsschnitten Kern- und Plasmafärbungen mit Hämalaun, Methylenblau und Boraxkarmin vorgenommen. Aber selbst an dieser Stelle, wo doch etwaige Enzymwirkungen am leichtesten sich hätten zeigen müssen, waren an den Kernen nie Spuren von Auflösung, Formänderung oder Differenzen in der Farbstoffspeicherung sichtbar. Völlig intakte Kerne fanden sich selbst in unmittelbarer Nachbarschaft der Seitenwurzelspitze, selbst in dem Material der zerdrückten Zellen waren die Zellkerne oft noch färbbar, vielleicht sogar noch lebend. — Wanderungen der Kerne nach der Wunde wurden nicht beobachtet.

Die häufigste Wachstumsablenkung der sich im Gipsverbande krümmenden Seitenwurzeln war naturgemäß die nach unten. Dies ist leicht zu erklären durch die der Hauptsache nach nur schwach konische Form der Hauptwurzel, und da die Seitenwurzeln einen, wenn auch manchmal nicht viel, unter 90° bleibenden Eigenwinkel besitzen, so treffen sie auf die Epidermis oder den diese stützenden Gipsverband unter einem spitzen Winkel, und ein Abgleiten nach unten ist gegeben.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn die Hauptwurzel stark konisch ist, wie es für den Wurzelhals zutrifft. Da dort die Seitenwurzeln gelegentlich unter einem stumpfen Winkel auftreten, so ist es verständlich, daß die daselbst entstehenden Wurzeln innerhalb des Gipsverbandes nach oben hin abgleiten, bzw. abgelenkt werden, zumal hier der Eigenwinkel gewöhnlich ziemlich genau 90° beträgt. Und in der Tat finden sich solche Seitenwurzeln, die, wie gesagt, in den allermeisten Fällen dem Wurzelhalse entstammen; nur ausnahmsweise kann es vorkommen, daß die nach oben gewachsenen Seitenwurzeln einer etwas tieferen Zone, bis zu 2,5 cm Entfernung vom Hypotokyl, entstammen. Diese Fälle waren aber sehr selten.

Für die Erklärung der oben beschriebenen Ablenkung ist übrigens auch das geotropische und autotropische Verhalten der Seitenwurzeln

sehr wichtig. Durch die Dekapitation haben die untersten Seitenwurzelanlagen die Tendenz erhalten, einen spitzeren Grenzwinkel einzunehmen, während die weiter entfernten Seitenwurzeln am Wurzelhalse überhaupt nicht mehr davon berührt werden. Es ist dies ein Moment, wodurch der obengenannte Gegensatz der Ablenkungen noch weiter verschärft wird.

Um die Ablenkung der Seitenwurzeln nach dem Hypokotyl zu womöglich zu fördern, wurde folgender Versuch angestellt. Auf gewöhnliche Weise gezogene, dekapitierte und nach drei Tagen eingegipste Lupinenkeimwurzeln wurden mit den Kotyledonen nach unten, d. h. in inverser Lage, in einen Kasten gepflanzt, der am Boden entsprechend geformte Löcher aufwies, durch welche die Kotyledonen hindurchgesteckt wurden. Dann wurde der Kasten mit Erde vollgefüllt und gut feuchtgehalten. Nach 8—14 Tagen hatte das Hypokotyl der Pflanzen sich stark verlängert und gleichzeitig geotropisch, bzw. heliotropisch, umgebogen, so daß die Kotyledonen wieder nach oben gerichtet waren.

Tatsächlich zeigte sich jetzt, daß eine Ablenkung der Seitenwurzeln nach dem Hypokotyl zu in diesem Falle weit häufiger erfolgte als bei normaler Lage der eingegipsten Wurzeln. Schon bei den letzteren hatte ich die Beobachtung gemacht, daß vereinzelte Seitenwurzeln bis ins Hypokotyl hineingewachsen waren; diese Erscheinung zeigte sich in erhöhtem Maße bei den in umgekehrter Stellung kultivierten Wurzeln: sehr oft fanden sich mehrere Seitenwurzeln im Hypokotyl vor, darunter oft solche, die nicht mehr allein dem Wurzelhalse entstammten. Es bedarf wohl kaum einer besonderen Erwähnung, daß die erhöhte Zahl von Ablenkungen mit dem positiv geotropischen Verhalten der Seitenwurzeln zusammenhängt. Diese Tatsache verdient insofern besondere Beachtung, als sie zeigt, daß eine geotropische Reaktionsfähigkeit auf einer so frühen Entwicklungsstufe der Seitenwurzeln, wo die Ablenkung stattfand, festgestellt werden kann.

Die soeben besprochenen, nach dem Hypokotyl zu abgelenkten Seitenwurzeln konnten, gleichgültig, ob es sich um Pflanzen in normaler oder inverser Lage handelte, bedeutende Längen erreichen. Ich habe sie in extremen Fällen bis zu 5 cm lang werden sehen. Werden sie länger als der eingegipste Teil des Hypokotyls, so wachsen sie meistens doch im Rindengewebe desselben mehr oder weniger dicht unter der Epidermis, oft mit starken, seitlichen Krümmungen, nach den Kotyledonen zu weiter. Die Festigkeit der Hypokotylepidermis gestattet offenbar in den meisten Fällen nicht das Durchdringen der Seitenwurzel, zumal diese ja nie unter einem größeren Winkel auf sie auftrifft. Auch ist wegen der in Richtung der Längsachse der Pflanze

gestreckten Rindenzellen das Vordringen der Seitenwurzel in der Längsrichtung erleichtert.

Gelingt es aber der Seitenwurzelspitze, die Epidermis des Hypokotyls oberhalb des Gipsverbandes zu durchbrechen, so tritt eine scharfe Krümmung nach abwärts ein. Sie wächst dann in der neuen Richtung weiter, meistens aber nur wenige Millimeter, um dann wegen zu geringer Feuchtigkeit der umgebenden Luft zugrunde zu gehen.

Lag die Seitenwurzel direkt unter der Epidermis des Hypokotyls, so traten manchmal an ihren älteren Stellen, d. h. in größerer Entfernung von ihrer Spitze Zerreißen der Epidermis und der darunter liegenden Rinde auf. Es geschah dieses in Form von Längsrissen, die durch die in der Querrichtung etwas geringere Festigkeit der Epidermis und durch den Druck der in die Dicke wachsenden Seitenwurzel bedingt waren. War ein solcher Längsriß aufgetreten, so bot sich eine ganz charakteristische Erscheinung. Die Seitenwurzel trat dann in einem zunächst flachen Bogen aus der Rinde hervor, während ihre Spitze noch im Rindengewebe stecken blieb. Die Krümmung des flachen Bogens verstärkte sich im späteren Verlaufe, eventuell unter weiterer Auftrennung der Epidermis.

Das bogenförmige Herausspringen der Seitenwurzel ist so zu verstehen, daß in dem Moment des Einreißen die durch den in ihr herrschenden Überdruck etwas in der Längsrichtung gestauchte Seitenwurzel sich gleich einer zusammengedrückten Spiralfeder verlängerte. Hinzu kommt später noch die Tätigkeit der Wachstumszone, welche mit der Wurzelspitze im Rindengewebe stecken blieb. Alles, was in der Wachstumszone zuwächst, schiebt sich nach hinten aus dem Riß hinaus. Die Wurzelspitze bleibt beständig an derselben Stelle des Rindengewebes, da die feste Führung der Seitenwurzel verloren gegangen ist. Der Zuwachs fördert lediglich die Größe des Bogens.

Daß die Seitenwurzel im Rindengewebe der Hauptwurzel gleitet, mögen folgende Beobachtungen erläutern, die zugleich zeigen, daß der Turgor der Seitenwurzel größer ist als der des sie umgebenden Gewebes. Schneidet man eine lebende Hauptwurzel oder ein hypokotyles Glied, in dessen Rindengewebe eine Seitenwurzel nach unten oder nach oben unter dem Einfluß des Gipsverbandes gewachsen ist, unter der Seitenwurzelspitze quer durch, so schnellst die im Rindengewebe steckende Spitze heraus, vom eigenen Turgor und dem des vor der Spitze komprimierten Rindengewebes getrieben. Ebenso quellen bei Schnitten, die gerade über der Seitenwurzelspitze gemacht sind, die Wurzelhaubenzellen, durch den Turgor beider Gewebe getrieben, leicht hervor.

In der Hauptsache wuchsen jedoch die Seitenwurzeln, wie schon früher gesagt, im normalen Gipsverbande nach unten weiter und erreichten dann nicht mehr solche enorme Längen wie die ins Hypokotyl

gewachsenen; ihre Maximallänge, die aber oft erreicht wurde, betrug 8 mm. Auf Längsschnitten zeigte es sich, daß sie meistens dicht unter der Hauptwurzelepidermis nach einem scharfen Bogen mit mehr oder minder starken seitlichen Krümmungen nach unten weitergewachsen waren (Fig. 2). Sind sie auf ältere Anlagen gestoßen, so haben sie sich seitlich gekrümmt und sind an der inneren Peripherie der Rinde entlang gewachsen. Gerieten sie in die Nähe des Zentralzylinders, so vermochten sie niemals die Endodermis desselben zu durchdringen, auch wenn ihre Wachstumsrichtung infolge von Ablenkung durch andere Wurzeln gerade auf diese zu gerichtet war. Vielmehr ging der Riß stets zwischen Zentralzylinder und Rindengewebe weiter, und die Seitenwurzel wuchs um den Zentralzylinder herum, wie es auch Pond¹⁾ auf Grund seiner Versuche fand, oder oben am Zentralzylinder entlang, plattete sich aber dabei entsprechend der äußeren Form desselben stark ab. Letzterer ist, wie bekannt, nur schwach mit dem Rindenkörper verbunden, und bei Verletzungen oder Quetschungen löst sich leicht die Rinde ab.

Die Berührung der im Gipsverbande auf längere Strecken ausgewachsenen Seitenwurzel mit dem umgebenden Rindengewebe war stets sehr eng, alle Winkel und kleinen Ausbuchtungen fanden sich mit zusammengepreßtem Detritus der zerstörten Zellen erfüllt. War an irgend einer Stelle der Widerstand des Rindengewebes schwächer gewesen, so daß mehrere Zellen gleichzeitig zerdrückt worden waren, so hatte sich die Seitenwurzel dieser Unebenheit angepaßt, was manchmal unregelmäßige Konturen der Seitenwurzel im Querschnitt zur Folge hatte. Darauf ist offenbar auch zurückzuführen, daß die Seitenwurzeln häufig linsenförmigen Querschnitt zeigten; die Wurzeln drangen nämlich in vor ihrer Schmalseite entstehende, durch ihr Dickenwachstum hervorgerufene Risse des Rindengewebes hinein.

Erwähnt sei noch, daß die Dicke der Seitenwurzeln innerhalb des Gipsverbandes natürlich geringer als außerhalb desselben war. Übrigens bleibt auch in normalen Verhältnissen die Dicke der Seiten-

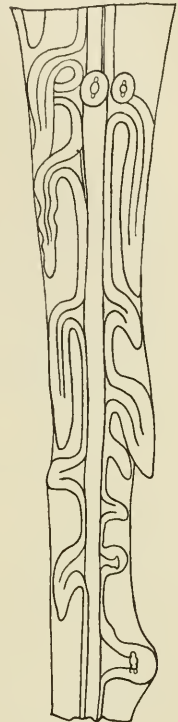


Fig. 2.

Lupinus albus.
Dekapitierte Keim-
wurzel nach 3 Tg.
eingegipst, nach
8 Tg. Verband gelöst.
Längsschnitt.
Vergr. 6 : 1.

¹⁾ l. c. S. 3.

wurzel in der Rinde hinter derjenigen außerhalb derselben zurück und markiert sich als Absatz.

Die Rindenzellen, welche die Seitenwurzel seitlich umgaben, fanden sich ebensowenig wie die vor der Wurzelspitze liegenden Zellen anatomisch verändert. Der Zellinhalt war, wie besonders schön auch an Querschnitten durch ein Seitenwurzeln enthaltendes Hypokotyl zu sehen war, stets normal; von Enzymwirkung war nichts sichtbar. Traumatotropische Wanderungen der Kerne auf die Seitenwurzel zu wurden auch hier nicht beobachtet.

Die Zellwände der Hauptwurzelrindenzellen, welche senkrecht zur Peripherie der Seitenwurzel standen, zeigten manchmal Faltungen, und die Interzellularen waren stets in der Nähe der Seitenwurzel nur klein, während sie naturgemäß im Gipsverbande zwar kleiner als bei normalem Wachstum sind, aber immerhin doch noch einige Größe besitzen. — Der Zentralzylinder hat ja im Verbande auf Kosten des Rindengewebes an Dicke zugenommen und dabei naturgemäß zuerst die Interzellularen durch Druck verkleinert. — Mit zunehmender Entfernung von der Seitenwurzel wächst auch die Größe der Interzellularen wieder.

In der Nachbarschaft der im Rindengewebe wachsenden Seitenwurzel machte ich auf Querschnitten in einer Reihe von Fällen einige Beobachtungen, die offenbar auf sekundäre Längs- und Querzellteilung des Hauptwurzelrindengewebes zurückzuführen sind. Es fanden sich dann 2—4 Zellreihen, die aus langgestreckten, rechteckigen oder rhombischen Zellen bestanden, von bedeutend geringerer Größe als die normalen Rindenzellen und mit sehr kleinen oder gar keinen Interzellularen. Oft grenzten diese Zellreihen direkt an die Seitenwurzel, manchmal fanden sie sich dagegen erst in einem gewissen Abstand von ihr. Diese Zellteilungen sind wahrscheinlich durch Zug- und Druckanomalien ausgelöst worden. Kny¹⁾ sagt darüber: „Die Spannungen entwicklungsfähiger Pflanzenteile, welche auf die einzelne Zelle als Zug und Druck wirken, sind wesentlich mitbestimmend für die Richtung des überwiegenden Wachstums der Zellen und für die Orientierung ihrer Teilungswände.“ — „Bei Zellteilungen suchen sich die Scheidewände in die Richtung des Druckes und senkrecht zur Richtung des Zuges zu stellen.“ Das Vorkommen der Zellteilungen im Gipsverband ist mindestens bemerkenswert; ich habe sie aber auch im Hypokotyl gefunden.

Äußerst selten wurden im Gipsverbande größere Zerreißen des Rindengewebes der Hauptwurzel durch die wachsende Seitenwurzel

¹⁾ Kny, Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände usw., S. 96. Pringsheims Jahrb., Bd. 37. 1901.

beobachtet. Die Regel war vollkommener Anschluß an das Rindengewebe. Traten diese Zerreißen aber auf, so erfolgten sie regelmäßig vor der Endodermis, und das Rindengewebe wurde vom Zentralzylinder durch die sich einkeilende Seitenwurzel abgehoben. Im Anschluß daran erfolgte regelmäßig Wundwucherung, auch ein Zeichen dafür, daß Enzyme nicht das Gewebe beeinflussen konnten; denn sonst wäre doch wohl das Wachstum sistiert worden. Waren diese Stellen schon älter, so war Braunfärbung des Gewebes eingetreten. Wahrscheinlich handelte es sich um Zutritt von Sauerstoff der Luft durch defekte Stellen der Epidermis.

Verwachsungen der Seitenwurzeln mit dem Rindengewebe der Hauptwurzel wie auch des Hypokotyls erfolgten nie, obgleich dazu durch die lange Dauer des Verbandes und die Länge, die die Seitenwurzeln im Verbande erreichten, die beste Gelegenheit gegeben war. Dies gilt nicht nur für die Spitze, wie schon früher erwähnt¹⁾, sondern auch die älteren Partien der Seitenwurzel lassen nie Verwachsungen mit dem Rindengewebe der Hauptwurzel erkennen.

Zwar gibt Vohnhöne²⁾ über Beiwurzeln an, daß „infolge des Dickenwachstums eine Verwachsung des Wurzelkörpers mit dem anliegenden Gewebe des Mutterorganes einträte, wenn letzteres noch bildungsfähig ist“. Für unseren Fall kann ich aber den stets gefundenen guten Anschluß des Rindengewebes der Seitenwurzel an das der Hauptwurzel mit Ausnahme der Ansatzstelle am Zentralzylinder nur als einen durch Druck und Verkittung durch Detritus der zerstörten Zellen sowie der Reste der Wurzelhaube entstandenen ansprechen. Aus Querschnitten fallen nämlich, weil der Druck dann aufgehoben ist, die getroffenen Seitenwurzeln oft heraus, verwachsen konnten sie somit nicht sein.

Miteinander können dagegen, wie ich fand, Seitenwurzeln auch im Rindengewebe der Hauptwurzel wohl verwachsen. Namentlich in etwas älteren Verbänden, in denen die Hauptwurzeln nach allen Richtungen hin von Seitenwurzeln durchsetzt sind, kann man erwarten, solche Verwachsungen anzutreffen. Die Seitenwurzeln platten sich dabei an der Verwachsungsstelle sehr stark ab und verlaufen von da ab parallel zu einander, trennen sich also nicht wieder. Auch mechanisch sind sie nur schwer von einander zu trennen. Von anderer Seite³⁾ werden zwar derartige Verwachsungen von Seitenwurzeln, die auch bei normaler Kultur sich manchmal außerhalb der Hauptwurzeln zeigen, für bloße Verkittungen angesehen, aber hier scheint es sich doch um

¹⁾ Siehe S. 248. ²⁾ l. c. S. 1.

³⁾ Figdor, Experimentelle und histologische Studien über die Erscheinung der Verwachsung im Pflanzenreiche. Sitzungsber. d. Akad. Wien, 100: 1891.

echte Verwachsungen zu handeln. Ein abschließendes Urteil vermag ich nicht abzugeben, da ich die Vorgänge bei der Verwachsung im einzelnen nicht weiter verfolgt habe.

Wurzelhaare fehlten stets bei den im Rindengewebe gewachsenen Seitenwurzeln, wie auch schon Peirce¹⁾ angibt, daß bei Hauptwurzeln, die zwangsweise in Kartoffelstücke hineinwuchsen, Wurzelhaare nur selten ausgebildet waren. Auch Höveler²⁾ erwähnt: „Wurzelhaare werden beim Eindringen der Wurzeln (sc. in Holz) nicht angelegt. Erst wenn die Humifikation durch die Tätigkeit der Wurzeln weiter vorangeschritten ist, treten Wurzelhaare auf.“

Wurde die normale Dauer des Gipsverbandes von 8—12 Tagen um ein bedeutendes überschritten, so fand sich das Hypokotyl um mindestens 10 cm gestreckt, während es nur unbedeutend in die Dicke gewachsen war; die Kotyledonen waren zum Teil eingetrocknet, und es hatten sich neue Blätter entwickelt.

Seitlich aus dem Hypokotyl hervorgehende Beiwurzeln fanden sich nie; möglicherweise steht damit im Zusammenhang, daß die Endodermis des Hypokotyls stark verholzt ist und den Zentralzylinder starr umgibt. Übrigens liegen die Verhältnisse bei der Wurzel anders. Hier zeigen die rhizogenen Streifen im Gegensatz zu den übrigen Teilen der Endodermis keine Verholzung, mit Ausnahme der Casparischen Punkte, die selbst in den ersten Entwicklungsstadien schon verholzt sind.

Wurden die Versuche bis zu vier Wochen ausgedehnt, so war die ursprünglich etwa 5 cm lange Hauptwurzel bis auf ein kurzes Stück abgestorben. Dieser Stumpf fand sich vollständig durchsetzt mit einem Gewirr von Seitenwurzeln, in denen in einigen Fällen sogar Seitenwurzeln zweiter Ordnung angelegt waren. Dies bietet ein gewisses Interesse daher, weil Bloch³⁾ fand, daß oft im Rindengewebe fleischiger Wurzeln Seitenwurzeln zweiter Ordnung in akropetaler Reihenfolge angelegt werden. Man sieht also, daß es möglich ist, diese Erscheinung auch künstlich hervorzurufen.

Nach Jodbehandlung von Durchschnitten dieser alten Wurzeln sah man, daß sämtliche Stärke aus den Seitenwurzeln verschwunden war, ein Zeichen, daß das Wachstum aufgehört hatte; denn bei kürzerer Dauer des Verbandes, wo die Seitenwurzeln noch weiterwuchsen, fand sich regelmäßig Stärke in den Wurzelspitzen vor. Diese Tatsache ist bemerkenswert. Später, bei Besprechung der Versuche mit *Vicia Faba*, werde ich darauf zurückkommen.

¹⁾ l. c. S. 3.

²⁾ Höveler, Über die Verwertung des Humus bei der Ernährung chlorophyllführender Pflanzen. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 24; 1892.

³⁾ Bloch, Verzweigung fleischiger Phanerogamenwurzeln. Berl. Diss. 1880.

Alles in allem gestaltet sich der Durchbruchvorgang der Seitenwurzeln bei *Lupinus albus* folgendermaßen. Die entstehende Seitenwurzel komprimiert infolge ihres höheren Turgors das vor ihr liegende Rindengewebe, bis die ihr zunächst liegenden Rindenzellen mechanisch zerstört werden. Deren Zellsaft ergießt sich in die benachbarten Interzellularen und wird schließlich von der Seitenwurzel und dem noch intakten Rindengewebe resorbiert. Die festen Substanzen der zerstörten Zellen füllen als Detritus alle Ecken und Winkelchen aus und werden nicht aufgelöst. Durch derartige Zerstörung von Zellen bahnt sich die Seitenwurzel allmählich ihren Weg, bis kurz vor ihrem Hervortreten das Rindengewebe in einem Längsspalt aufreißt und ihr den Durchbruch gestattet.

Versuche mit *Zea Mays*.

Da die Ergebnisse, welche Eingipsversuche mit *Zea Mays* zeitigten, mit den bei *Lupinus albus* erhaltenen nahezu gleich waren, mögen sie hier abschließend besprochen werden.

Körner von *Zea Mays* wurden 24 Stunden eingeequell und in den erwähnten Pflanzkästen ausgepflanzt. Nach 6—7 Tagen waren bei einem großen Teile des Versuchsmaterials die Hauptwurzeln 6—8 cm lang geworden. Da auf dieser Entwicklungsstufe die Seitenwurzelanlagen bereits meistens als helle Pünktchen im Rindengewebe sichtbar sind, war es überflüssig, eine Dekapitation zur Förderung des Seitenwurzelwachstums vorzunehmen, umsomehr, als auch die bei Verkürzung der Hauptwurzel bei *Lupinus* so beträchtliche Dickenzunahme des Rindengewebes bei *Zea Mays* nur sehr gering war.

Es wurden somit die Wurzeln in der bekannten Weise in unverletztem Zustande eingegipst, nachdem Beiwurzeln, die fast regelmäßig schon auf dieser Entwicklungsstufe aus den untersten Stengelknoten hervorbrechen, mit scharfem Messer entfernt waren. Die Frucht befand sich regelmäßig mit im Gipsverbande, um die Entwicklung dieser Beiwurzeln möglichst zu unterdrücken. Nur der obere Teil des Scheidenblattes ragte aus dem Verbande hervor. Bei längerer Dauer des Versuches treten, manchmal schon nach 4—6 Tagen, aus den unteren Stengelknoten wieder Beiwurzeln auf, die, falls sie nicht entfernt werden, über den Gipsverband hinüberwachsen und die Ernährung der Pflanze übernehmen. Nach 2—3 Wochen verkümmert die Pflanze allmählich, und die Hauptwurzel stirbt im Gipsverbande ab.

Nachdem die so behandelten Pflanzen 5—10 Tage in dieser Weise kultiviert waren, wurden die Verbände gelöst und die Wurzeln in Längs- und Querschnitten untersucht. Es zeigte sich, daß die Seitenwurzeln sich im Rindengewebe weiter entwickelt hatten, und zwar mehr als bei *Lupinus*. Nach fünf Tagen waren sie 3—8 mm, nach

10 Tagen sogar bis 15 mm in der Hauptwurzel ausgewachsen. Ihre Wachstumsrichtung war wie bei *Lupinus* in der Hauptsache nach unten, in einigen Fällen auch nach oben; aber nie konnte beobachtet werden, daß eine Seitenwurzel bis in die Stengelglieder vorgedrungen wäre.

Auch hier bei *Zea Mays* läßt eine genaue mikroskopische Nachprüfung unter Anwendung von Färbemethoden nichts von einer Enzymwirkung der wachsenden Seitenwurzel erkennen. Bei Kernfärbungen zeigte es sich, daß selbst in unmittelbarer Nähe der Seitenwurzelspitze resp. der Seitenwurzelflanken keine Veränderungen der Kerne sichtbar waren. Die Kerne zeigten normales Aussehen mindestens bis zu dem Augenblick, wo der Druck der Seitenwurzel die Zelle zerstörte, vielleicht auch noch länger. Denn in dem sich überall in wechselnder Menge vorfindenden Material der zerstörten Zellen konnten noch färbbare Kerne nachgewiesen werden.

Überall stand wiederum die Oberfläche der Seitenwurzel mit vollständig intakten Rindenzellen im engsten Zusammenhang. Eine Zerstörung von Zellen, welche der Dauer des Versuches entsprochen hätte, war nicht zu bemerken; die Menge des aus den festen Zellsubstanzen bestehenden Detritus entsprach, soweit dies zu beurteilen möglich ist, ganz der Zahl der zerstörten Zellelemente.

Durch das Wachstum der Seitenwurzeln werden anormale Druck- und Zugwirkungen auf das Hauptwurzelrindengewebe ausgeübt. Daß diese orientierend auf die Anordnung der Zellen wirken können, ist bekannt. In auffallender Weise fanden sich nun bei *Zea Mays*, ähnlich wie bei *Lupinus*, auf Querschnitten mit der Seitenwurzel konzentrische Zellreihen, fast ganz ohne Interzellularen und aus kleineren Zellen bestehend, welche in antikliner und perikliner Richtung angeordnet waren. Auf Längsschnitten durch Seitenwurzeln begleiteten sie die Kontur derselben. Allem Anschein nach war die Zahl dieser Zellen stets größer als die der früher dagewesenen, als die Seitenwurzel sich noch nicht entwickelt hatte. Danach hatte also außer passivem Wachstum auch noch eine nachträgliche Zellteilung im Rindengewebe stattgefunden in ähnlicher Weise, wie wir es schon bei *Lupinus* mutmaßten. Im allgemeinen ist Neubildung von Zellen im Rindengewebe nur selten, sie kommt hauptsächlich nur als Wundwucherung vor, wenn nämlich die wachsende Seitenwurzel den Rindenkörper vom Zentralzylinder abhebt.

Versuche mit *Vicia Faba* und *Pisum sativum*.

Wesentlich anders wie die besprochenen Pflanzen verhalten sich *Vicia Faba* und *Pisum sativum* im Gipsverbande. Da diese beiden viele Erscheinungen gemeinsam haben, mögen sie zusammen besprochen werden.

Bereits Pfeffer¹⁾ gibt für diese Pflanzen an, daß das Wachstum der Seitenwurzeln im Gipsverbande unterdrückt wird, eine Beobachtung, die auch Nordhausen²⁾ machte. Diese Tatsache bestätigten meine eigenen in dieser Hinsicht angestellten Versuche. Dazu wurden Keimlinge von *Faba* und *Pisum* in gewöhnlicher Weise ohne Dekapitation eingepist und ausgepflanzt. Die Seitenwurzeln entwickelten sich bis zu einem gewissen Grade, bis sie nämlich $\frac{2}{3}$ der Rindenbreite durchsetzten, um dann im allgemeinen ihr Wachstum einzustellen. Bei längerer Dauer des Gipsverbandes konnten sie auch bis an die Peripherie der Wurzel vordringen, wobei es fraglich ist, ob nicht die absterbende Rinde ihnen den Weg leicht machte.

Genau anatomische Vergleiche zeigten auch hier, wo doch die Seitenwurzel so lange Zeit hindurch im Verbande an derselben Stelle blieb und wo daher eine etwaige Enzymwirkung sich in ausgedehnterem Maße hätte bemerkbar machen müssen, daß eine solche nicht stattgefunden hatte; alles, was zu sehen war, ließ auf reine Druckwirkung schließen.

Nie machten die Seitenwurzeln Versuche, sich nach irgend einer Richtung umzubiegen und sich weiter zu verlängern, wie es bei *Lupinus* und *Zea Mays* geschah; nur die Zahl der Anlagen wurde vermehrt. Bei *Vicia Faba* könnte man als Grund für diese Wachstumsstockung annehmen, daß die Wurzeln infolge ihres ziemlich erheblichen Durchmessers zu steif zum Umbiegen sind; dies trifft aber bei *Pisum* nicht zu. Vielleicht läßt sich die Tatsache auch in folgender Weise mit dem Verschwinden der Statolithenstärke in Einklang bringen.

Nach einer Dauer des Gipsverbandes von acht Tagen war nämlich sämtliche Stärke aus Haupt- und Seitenwurzeln verschwunden. Die Wurzeln waren nicht mehr geotropisch empfindlich, wie in dieser Hinsicht angestellte Versuche zeigten. Aus dem Gipsverbande befreite *Vicia Faba*-Pflanzen wiesen für die Seitenwurzeln dasselbe Verhalten auf, wie es Němec³⁾ für Hauptwurzeln festgestellt hat. Wurden sie in horizontaler Lage in feuchter Kammer weiter gezogen, so zeigte es sich, daß die Seitenwurzeln nach allen Richtungen ohne Krümmungen hervorbrachen. Erst allmählich stellten sich die Stärkekörner und auch die geotropische Empfindlichkeit wieder ein.

Auch Versuche mit Entfernung der Hauptwurzelspitze vor dem Eingipsen hatten nur negativen Erfolg. Die Seitenwurzeln wuchsen im Gipsverbande nicht aus, nur die Zahl ihrer Anlagen wurde wiederum vermehrt. Eine Dickenzunahme trat nur in ganz geringem Maße ein.

1) l. c. S. 2, S. 357. 2) l. c. S. 8, S. 579.

3) Němec, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XVIII, 1900.

Im Anschluß an die Besprechung von *Vicia Faba* möchte ich noch eine andere Beobachtung erwähnen. Noll¹⁾ hatte gefunden, daß die akropetale Reihenfolge der Seitenwurzeln bei manchen Pflanzen typisch durchbrochen wird, und er beobachtete, daß nach Entfernung der vorhandenen Seitenwurzeln aus deren Stümpfen innerhalb der Hauptwurzel neue zweiter Ordnung entstanden. Nach meinen Erfahrungen können sekundäre Seitenwurzeln bei *Vicia Faba* unter denselben Umständen aus dem Zentralzylinder selber hervorgernfen werden. Bei unverletzten Pflanzen zeigen sie sich nur vereinzelt, in größerer Menge dagegen im dekapitierten Zustande der Hauptwurzel. Inwieweit diese Wurzeln auf völlige Neubildungen oder auf schon vorhandene, schlafende Anlagen zurückzuführen sind, läßt sich nicht so ohne weiteres sagen, da Anlagen auch in normalem Zustande, wie ich nachweisen konnte, bereits vorhanden sind. Im übrigen würde meines Erachtens auch die Entstehung von Neubildungen keine besonderen Voraussetzungen nötig machen. In Übereinstimmung mit dem Gesagten stehen meine Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte dieser Wurzeln, die nichts von der Norm abweichendes bietet, wie dies Noll offenbar mutmaßte. Eine derartige Annahme wäre nur für solche Fälle berechtigt, wo die Endodermis vollkommen verholzt wäre. Nach meinen Beobachtungen fand sich aber, daß sowohl in der Wurzel, als auch im Stengel die sogenannten rhizogenen Streifen, die für die Bildung von Nebenwurzeln überhaupt nur in Betracht kommen, selbst bis zu einem Alter von zwei Monaten stets unverholzt bleiben. Tatsächlich brechen sowohl bei *Vicia Faba* als auch bei *Pisum sativum* Beiwurzeln bekanntlich in größerer Zahl hervor, besonders aber, wenn die Hauptwurzel im Gipsverband sich befindet. Dabei ist zu bemerken der Gegensatz zu *Lupinus*, welcher unter denselben Bedingungen niemals dazu befähigt war, Beiwurzeln auszubilden, aber auch im Hypokotyl eine stark verholzte Endodermis zeigte.

In bezug auf die uns beschäftigende Hauptfrage sei noch bemerkt, daß die außer der Reihenfolge entstehenden Seitenwurzeln im Gipsverbande sich genau wie die normalen verhielten, also nicht weiter wuchsen.

Meine Versuche mit Gipsverbänden haben in Übereinstimmung mit denen von Pfeffer, Peirce und Pond gezeigt, daß eine Durchbrechung der Hauptwurzelrinde mit Hilfe von Enzymen der Seitenwurzel nicht stattfindet. Der Durchbruch erfolgt auf rein mechanischem Wege.

¹⁾ Noll, Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landw. Jahrb., Bd. XXIX. 1900.

Einige weitere Beobachtungen über den Durchbruch der Seitenwurzeln.

Bisher war schlechthin davon gesprochen worden, daß durch die wachsende Seitenwurzel ein gewisser Komplex von Zellen vernichtet wird. Die festen Überreste dieser Zellen finden sich ja auch stets als Verkittungssubstanz der Seitenwurzel und des Rindengewebes der Hauptwurzel vor. Würde die Seitenwurzel letzteres ähnlich wie eine Kalkalge ein Gestein durchdringen, also fast ausschließlich rein chemische Wirkung ausüben, so müßte sie fast genau so viel Rindengewebe töten als sie selber verdrängt. Dem widerspricht aber schon die Tatsache, daß z. B. bei *Phaseolus multiflorus* und *Vicia Faba* die Elastizität der Rinde der wachsenden Seitenwurzel nachgibt, so daß sich kurz vor dem Durchbruch äußerlich Kuppen bilden können, welche noch von mehreren Schichten des Hauptwurzelgewebes bedeckt sind. Erst wenn die Elastizitätsgrenze überschritten ist, reißt die Rinde in einem Längsriß auf und die Seitenwurzel tritt hervor.

Umgekehrt bilden sich bei *Zea Mays*, wo das Rindengewebe eine sehr geringe Elastizität besitzt, keine von Rindengewebe überwölbten Kuppen, sondern die Seitenwurzel bricht gleich, nachdem sie die vor ihr liegende Strecke Rindengewebe durchwachsen hat, hervor.

Wenn es nun gelingt, festzustellen, wieviel von dem Rindengewebe durch die an dessen Stelle sich drängende Seitenwurzel zerstört und wieviel nur zur Seite gedrängt wird, so kann man die Frage nach einer eventuellen Enzymwirkung auch noch von einer anderen Seite aus betrachten.

Dringt eine Seitenwurzel infolge von Druckwirkung durch Rindengewebe, so verändert sie naturgemäß durch ihren Druck die Anordnung der Gewebe.

Ein Querschnittsbild durch die Hauptwurzel, welches eine oder auch mehrere Seitenwurzelanlagen enthält, ist allgemein infolge der Elastizität des Rindengewebes etwas umfangreicher als ein anderes, welches aus einer dicht darüber oder darunter liegenden Zone entnommen ist und keine Spur der betreffenden Seitenwurzeln mehr zeigt. Vergleicht man die Größenverhältnisse zweier solcher Schnitte, so muß die Differenz derselben abzüglich der Seitenwurzel den Raum der vernichteten Zellen darstellen.

Nun fand es sich, daß die fünf Versuchspflanzen *Lupinus albus*, *Zea Mays*, *Vicia Faba*, *Pisum sativum* und *Phaseolus multiflorus* in diesem Punkte sich sehr verschieden verhielten. Um genauere Vergleiche anstellen zu können, wurde die Menge des durch die Seitenwurzel zerstörten, früher an ihrem Platze befindlichen Rindengewebes in Prozenten des von der Seitenwurzel eingenommenen Raumes festgestellt.

Zu diesem Zwecke wurden Querschnitte durch Keimwurzeln der oben erwähnten fünf Versuchspflanzen, welche Seitenwurzelnanlagen schon makroskopisch sichtbar enthielten, gemacht. Ein solcher Querschnitt, welcher die Mediane einer oder mehrerer Seitenwurzelnanlagen in verschiedenen Entwicklungsstadien enthielt, durfte nicht zu dünn sein, um ein Schrumpfen zu verhüten. In den folgenden Tabellen ist er mit B bezeichnet. Ebendasselbst finden sich mit A solche Schnitte bezeichnet, die kurz über oder unter dem zugehörigen Schnitt B entnommen wurden und somit eine von Seitenwurzeln freie Stelle repräsentierten¹⁾. Beide Schnitte wurden bei gleicher, schwacher Vergrößerung mit dem Zeichenapparat nebeneinander auf denselben Bogen starken Zeichenpapiers in Umrissen gezeichnet. Die Konturen des Zentralzylinders und die der Seitenwurzel wurden in den entsprechenden Bildern mit eingetragen. Nach der bekannten Wägemethode wurden dann die Flächen selber in Gewichtseinheiten festgestellt. Es wurden dazu die Flächen A, B und aus B die Seitenwurzel C aus dem Zeichenpapier sorgfältig ausgeschnitten und gewogen (z. T. auf einer Präzisionswaage). Das Verhältnis der Gewichte von A, B, C entspricht den Größenverhältnissen der Flächen und, wie wir späterhin noch zeigen werden, annähernd auch denen der körperlichen Gewebe. B ist stets um ein geringes kleiner als A; aber B + C ist stets größer als A. Die Seitenwurzel hat also nicht alles ihr im Wege liegende Zellmaterial zerstört, sondern manches nur zur Seite geschoben.

Der Prozentsatz des zerstörten Rindengewebes, welches oben mit A — B in Rechnung zu setzen ist, betrug dann prozentual verglichen mit der Seitenwurzel C, in eine Formel gebracht:

$$x = \frac{(A - B) \cdot 100}{C} \%.$$

Von allen fünf Versuchspflanzen wurden je drei Versuchsreihen zu je sechs Einzelversuchen ausgeführt und die Mittelwerte genommen. In den folgenden Tabellen gebe ich für jede Pflanze eine beliebig herausgegriffene Versuchsreihe; die andern waren ähnlich und ergaben dieselben oder nur unwesentlich andere Durchschnittswerte.

Berücksichtigt man bei den Werten von x die Altersstadien der Seitenwurzeln (vgl. die Bemerkungen in der letzten Rubrik der Tabelle), so zeigt sich, daß die Seitenwurzel im Anfange ihres Wachstums einige Prozente mehr von dem ihr im Wege liegenden Rindengewebe vernichtet als später, wo sie schon größer geworden ist.

¹⁾ Ob der Schnitt darüber oder darunter gemacht wurde, war, wie Vergleiche es ergaben, ziemlich einerlei. Das Resultat änderte sich nur um Zehntelprozente.

Vicia Faba.

A =	B =	A - B =	C =	x =	Bemerkungen
1,75 g	1,72 g	0,03 g	0,28 g	10,7%	Seitenwurzel vor dem Durchbruch
1,29 "	1,26 "	0,03 "	0,23 "	13%	S.-w. klein
1,63 "	1,60 "	0,03 "	0,27 "	11%	S.-w. vor dem Durchbruch
1,89 "	1,85 "	0,04 "	0,31 "	13%	2 S.-w. klein
1,77 "	1,74 "	0,03 "	0,30 "	10%	S.-w. vor dem Durchbruch
1,34 "	1,31 "	0,03 "	0,25 "	12%	S.-w. hatte $\frac{3}{4}$ der Rindenbreite durchgewachsen

Im Durchschnitt und abgerundet $x = 12\%$.

Diese Tatsache könnte leicht zu der Annahme führen, daß in den ersten Wachstumsstadien Enzymabsonderung stattfindet, während später, wenn die Wurzel schon kräftiger geworden ist, mehr Druckwirkung auftritt. Zu berücksichtigen ist aber, daß die Seitenwurzel in ihren ersten Entwicklungsstadien viel mehr abgeplattet, also stumpfer, als später ist. Sie zerdrückt daher im Anfang leichter die Zellen, die sie später, wo sie mehr Keilwirkung entfalten kann, einfach zur Seite schieben würde. Ferner verkleinert ja, wie wir namentlich bei den Versuchen mit Gipsverbänden gesehen haben, die wachsende Seitenwurzel zuerst die Interzellularen des an sich sehr lockeren Rindengewebes und kann dadurch leicht ein paar Prozente von zerstörtem Gewebe mehr vortäuschen.

Unsere Berechnungen knüpfen an den Medianschnitt durch die Seitenwurzel an. Ich glaube keinen großen Fehler zu begehen, wenn ich die Elastizität nach oben und unten sowie nach rechts und links im Rindengewebe gleich setze und annehme, daß auch die ganze Seitenwurzel, räumlich genommen, im Rindengewebe $x\%$, also hier 12% der vorher an ihrer Stelle gewesenen Zellen zerstört.

Unter den gleichen Voraussetzungen wurden auch die folgenden Tabellen zusammengestellt.

Lupinus albus.

A =	B =	A - B =	C =	x =	Bemerkungen
1,30 g	1,27 g	0,03 g	0,17 g	18%	S.-w. vor dem Durchbruch
1,16 "	1,13 "	0,03 "	0,16 "	18%	S.-w. durchgebrochen. C = S.-w. nach Abzug d. vorstehenden Spitze
1,565 "	1,550 "	0,015 "	0,07 "	21%	S.-w. sehr klein
1,22 "	1,19 "	0,03 "	0,15 "	20%	S.-w. klein
1,40 "	1,38 "	0,02 "	0,11 "	18%	S.-w. vor dem Durchbruch
1,47 "	1,45 "	0,02 "	0,10 "	20%	S.-w. klein

Im Durchschnitt und abgerundet $x = 19\%$.

Pisum sativum.

A =	B =	A - B =	C =	x =	Bemerkungen
1,19 g	1,13 g	0,06 g	0,12 g	50%	S.-w. hatte $\frac{3}{4}$ d. Rinde durchwachs.
1,14 =	1,08 =	0,06 =	0,12 =	50%	" " $\frac{3}{4}$ " " "
1,210 =	1,135 =	0,075 =	0,15 =	50%	S.-w. groß.
1,33 =	1,26 =	0,07 =	0,15 =	47%	" "
1,64 =	1,57 =	0,07 =	0,14 =	50%	" "
1,25 =	1,19 =	0,06 =	0,11 =	55%	S.-w. klein

Im Durchschnitt und abgerundet $x = 50\%$.

Zea Mays.

A =	B =	A - B =	C =	x =	Bemerkungen
0,91 g	0,83 g	0,08 g	0,09 g	89%	S.-w. vor dem Durchbruch
1,043 =	0,945 =	0,098 =	0,104 =	94%	S.-w. klein
1,223 =	1,003 =	0,22 =	0,25 =	88%	Gleichzeitig 3 S.-w. getroffen
1,245 =	1,120 =	0,125 =	0,142 =	88%	" 2 " "
1,173 =	1,064 =	0,109 =	0,122 =	89%	S.-w. vor dem Durchbruch
1,091 =	0,992 =	0,099 =	0,110 =	89%	S.-w. mittelgroß

Im Durchschnitt und abgerundet $x = 90\%$.

Phaseolus multiflorus.

A =	B =	A - B =	C =	x =	Bemerkungen
1,075 g	1,070 g	0,005 g	0,140 g	3,6%	S.-w. vor dem Durchbruch
1,045 =	1,040 =	0,005 =	0,110 =	4,5%	S.-w. mittelgroß
0,909 =	0,908 =	0,001 =	0,020 =	5,0%	S.-w. sehr klein
1,349 =	1,345 =	0,004 =	0,095 =	4,2%	S.-w. mittelgroß
1,097 =	1,093 =	0,004 =	0,093 =	4,3%	" "
1,029 =	1,023 =	0,004 =	0,095 =	4,2%	" "

Im Durchschnitt und abgerundet $x = 4\%$.

Es lohnt sich, einen Vergleich der einzelnen gefundenen Werte vorzunehmen. Ordnet man die Versuchspflanzen nach fallenden Prozentsen, so erhält man die Reihenfolge:

Zea Mays	ca. 90%
Pisum sativum	= 50%
Lupinus albus	= 19%
Vicia Faba	= 12%
Phaseolus multiflorus	= 4%

Jede Versuchspflanze hat also nach meinen Beobachtungen einen ihr eigentümlichen, ziemlich konstanten Prozentsatz des durch die wachsende Seitenwurzel zerstörten Rindengewebes. Die Einzelwerte differenzieren nicht viel vom Mittelwert, höchstens um $\pm 5\%$. Auffallend ist der außerordentlich starke Gegensatz zwischen *Phaseolus multiflorus* und *Zea Mays*.

Bei *Phaseolus* liegen die Verhältnisse so, daß die Frage nach einer Enzymtätigkeit der Seitenwurzeln auf jeden Fall deplaziert erscheint, bei *Zea Mays* findet sich der entgegengesetzte Fall. Hier liegt der oben erwähnte Vergleich mit einer Kalkflechte, die in Kalkgestein eindringt, eigentlich sehr nahe, ein Fall, wo, wie erwähnt, fast ausschließlich chemische Kräfte in Frage kommen. Hinzu kommt, daß bei *Zea Mays* die Seitenwurzel beim Durchbruch sofort vollkommen frei von Rindengewebe ist, und nicht das Rindengewebe vor sich her schiebt, so daß schließlich Kuppen entstehen, wie z. B. bei *Vicia Faba*. Man könnte somit auf Grund der Differenzen in den gefundenen Werten zu der Annahme kommen, daß bei *Zea Mays* die Seitenwurzeln fast ausschließlich auf Grund von chemischen, bei *Phaseolus* auf Grund von mechanischen Kräften durch das Rindengewebe wachsen. Die erste Annahme steht schon mit unseren früheren Erfahrungen direkt in Widerspruch. Tatsächlich läßt sich aber in Übereinstimmung mit diesen Erfahrungen eine einleuchtende Erklärung geben, wenn wir an die soeben erwähnten Vorwölbungen des Rindengewebes über der Seitenwurzelkuppe anknüpfen. Es handelt sich nämlich um die physikalischen Eigenschaften oder, genauer gesagt, um die größere oder geringere Elastizität und Plastizität des Rindengewebes.

Ist im extremen Falle das Gewebe vollkommen plastisch oder gummiartig elastisch, so müßte der Prozentsatz der zerstörten Zellen annähernd gleich Null sein, insofern, als die junge Seitenwurzel das Rindengewebe hochhebt, bis sie schließlich durch einen einzigen Riß austritt, durch den höchstens ein ganz geringer Zellkomplex in Mitleidenschaft gezogen würde. Im Gegensatz dazu müßten auch bei rein mechanischem Vordringen der Seitenwurzel in einem vollkommen starren Gewebe ebensoviele Zellen zugrunde gehen, wie die Wurzel verdrängt, womit dann der andere Grenzfall von 100% erreicht wäre.

Nun sind aber tatsächlich im Gegensatz zu *Lupinus*, *Faba* und *Phaseolus* die Keimwurzeln von *Pisum* und *Zea* viel spröder. Durch die große Brüchigkeit ist ja auch, wie bekannt, das Arbeiten mit Maiskeimlingen sehr erschwert. Schon bei geringen seitlichen Biegungen brechen oft die Wurzeln und noch leichter die jungen Stengel.

Die Annahme, daß der bei den einzelnen Versuchspflanzen wechselnde Prozentsatz des zerstörten Rindengewebes mit der mehr

oder minder großen Sprödigkeit des Rindengewebes in Zusammenhang stehe, würde nun als richtig angesehen werden können, wenn es gelingt, zu der Zusammenstellung auf Seite 260 eine Parallelreihe experimentell zu finden, die die physikalischen Eigenschaften der verschiedenen Rindengewebe illustriert. Dies glaube ich mit Hilfe von zwei Methoden zeigen zu können, die zwar keinen Anspruch auf sehr große Genauigkeit haben, aber immerhin doch die mechanischen Eigenschaften der Rindengewebe in relativen Vergleichszahlen festzulegen gestatten.

Das Prinzip der ersten Methode besteht darin, daß die Versuchswurzel auf eine kurze Strecke von 2 mm gebogen wird, bis es bei einem gewissen Biegungswinkel zu einem Zerreißen des Rindengewebes kommt. Erreicht wurde dies dadurch, daß die Wurzel in einer in der Mitte auf ganz kurze Strecke unterbrochenen Rinne festgeklemmt wurde. Die eine Hälfte dieser Rinne war fest auf einer Kreisscheibe in Richtung des Radius angebracht, die andere Hälfte ließ sich mit dem an ihr befestigten Zeiger um den Mittelpunkt der Scheibe drehen. Der Winkel, um den die bewegliche Rinne gedreht werden mußte, um einen Bruch der Rinde der eingeklemmten Wurzel zu erreichen, wurde als Maß für die Festigkeit des Gewebes angenommen.

Untersucht wurden die ganz dicht unter den jüngsten Seitenwurzelanlagen befindlichen Stellen. Höher hinauf zu gehen, empfahl sich nicht, da das Rindengewebe dort durch die sich entwickelnden Seitenwurzeln zum Teil innerlich zerrissen ist und unter anormaler Spannung steht. Es bedarf wohl keiner Erwähnung, daß die Wurzeln, sobald sie der Erde entnommen waren, kurz abgespült wurden und in diesem feuchten Zustande zur Untersuchung gelangten. Das Material bestand wieder aus *Vicia Faba*, *Pisum sativum*, *Lupinus albus*, *Phaseolus multiflorus* und *Zea Mays*. Aus einer großen Reihe von Einzelwerten wurden die Mittelwerte bestimmt und folgende Reihenfolge erhalten:

<i>Zea Mays</i>	ca. 60°
<i>Pisum sativum</i>	≈ 70°
<i>Lupinus albus</i>	≈ 80°
<i>Vicia Faba</i>	≈ 94°
<i>Phaseolus multiflorus</i>	≈ 95°

Genau dieselbe Reihenfolge fand sich auch bei der Messung des durch die Seitenwurzel zerstörten Rindengewebes (siehe Seite 260).

Daß diese Reihenfolge die tatsächlichen Verhältnisse einigermaßen gut wiedergibt, bestätigt auch die folgende Methode.

Das Prinzip derselben beruht darauf, daß die Wurzel in der Querrichtung zwischen einer Glasplatte und einem schmalen Metallstreifen mit abgerundeten Kanten allmählich gesteigertem Drucke ausgesetzt wird, bis ein Durchsichtigwerden der Rinde den Austritt des Zellsaftes

in die Interzellularen und somit eine Zerstörung des Gewebes anzeigt. In einen schmalen, bis auf $\frac{3}{4}$ seiner Höhe mit Quecksilber gefüllten Standzylinder tauchte eine beiderseitig geschlossene Glasröhre, die unten der besseren Führung wegen eine Korkscheibe trug. An ihrem oberen Ende war horizontal der erwähnte Metallstreifen befestigt. Seine Breite wurde nach einigen Orientierungsversuchen auf 4 mm festgesetzt. Legte ich nun eine Keimwurzel mit der zu untersuchenden Stelle quer über den Metallstreifen, so konnte ich mit einem darüber gelegten Glasplättchen den Stab ins Quecksilber hineindrücken, also einen Druck auf das Versuchsobjekt ausüben. Als Maß für denselben diente die Größe der Senkung, die an einer cm-Skala festgestellt wurde. Bei einer bestimmten Millimeterzahl wurde die Wurzel in der Mitte durchsichtig, also die Elastizität des Gewebes wurde überschritten. Zur Untersuchung gelangten Keimwurzeln derselben Pflanzen wie vorhin, und in bezug auf die Prüfungsstelle gilt das vorhergesagte. Aus einer größeren Anzahl von Einzelwerten für jede Pflanze wurden wiederum die Mittelwerte gewonnen, und nach der Größe des Druckes geordnet, ergab sich wieder die alte Reihenfolge:¹⁾

<i>Zea Mays</i>	ca. 30 mm
<i>Pisum sativum</i>	= 49 =
<i>Lupinus albus</i>	= 75 =
<i>Vicia Faba</i>	= 89 =
<i>Phaseolus multiflorus</i>	= 97 =

Nach allem vorhergehenden ist somit die Annahme, daß die wachsende Seitenwurzel ihren Weg durch das Rindengewebe rein mechanisch nimmt, auch hier sicher begründet.

Die bei den einzelnen Pflanzen verschiedene große Zerstörung von Rindenzellen ist abhängig von den physikalischen Eigenschaften der Wurzelrinde. Ist diese spröde, so wird viel Gewebe durch den Druck der wachsenden Seitenwurzel zerstört, ist sie elastisch und biegsam, so wird das Gewebe größtenteils nur ausweichen.

Daß im Spezialfalle jedesmal besondere Verhältnisse herrschen, die wir nicht alle übersehen können, bedarf wohl keiner besonderen Betonung. Z. B. sei nur darauf hingewiesen, daß die bei der einen Pflanze mehr keilförmigen Seitenwurzelkuppen das Rindengewebe der Hauptwurzel mehr auseinanderschieben und schonen müssen, als die stumpferen Seitenwurzeln einer anderen Pflanze, die die Rindenzellen naturgemäß mehr zerquetschen. Abgesehen von den ganz jungen Entwicklungsstadien fanden sich aber keilförmige und stumpfe Seitenwurzelanlagen bei derselben Pflanze durcheinander, manchmal sogar auf demselben Querschnitt.

¹⁾ Eine Umstellung in der Reihenfolge resultiert aus der wechselnden Dicke der Versuchsobjekte in Anbetracht der primitiven Methode nicht.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Durch Anwendung eines Gipsverbandes ist es möglich, die Seitenwurzeln von *Lupinus albus* und *Zea Mays* sowohl im Rindengewebe der Hauptwurzel, als auch im fremden Gewebe des Hypokotyls zum Wachsen zu bringen, während bei *Vicia Faba* und *Pisum sativum* die Seitenwurzelanlagen im Gipsverbande sofort ihren Zuwachs einstellen und auch keine geotropische Empfindlichkeit mehr zeigen.

Bei *Lupinus albus* und *Zea Mays* treten im Gipsverbande keine Verwachsungen der Seitenwurzeln mit dem Rindengewebe des Mutterorgans ein, wohl aber können sie unter sich verwachsen. — Die Wachstumsablenkung konnte nach unten und auch nach oben erfolgen.

Von Enzymwirkung der wachenden Seitenwurzel ließ sich in allen Fällen, obwohl die Bedingungen für ein Sichtbarwerden besonders günstig waren, bei genauer anatomischer Untersuchung nichts erkennen. Das Wachstum der Seitenwurzeln erfolgt sowohl im Experiment als auch unter natürlichen Verhältnissen auf rein mechanischem Wege.

Durch Auswägen von Querschnittsbildern wurde festgestellt, daß bei jeder der fünf Versuchspflanzen die Seitenwurzeln einen für jene charakteristischen Prozentsatz des Rindengewebes zerstören.

Es ließ sich der Nachweis bringen, daß diese Werte abhängig sind von den physikalischen Eigenschaften der Hauptwurzelrinde, und zwar sind sie umgekehrt proportional der bei den einzelnen Pflanzen wechselnden Elastizität und Plastizität des Rindengewebes.

In der Lupinenwurzel wachsen Zentralzylinder und Rindengewebe je nach den Umständen in verschiedenem Maße in die Dicke, und zwar überwiegt unter normalen Verhältnissen und im Gipsverband das Dickenwachstum des Zentralzylinders allmählich über das des Rindenkörpers, welches im Gipsverbande völlig stockt. Verkürzt man eine Lupinenhauptwurzel aber um 1 cm, also um die Länge der Zuwachszone, so wird das Dickenwachstum des Zentralzylinders fast gänzlich sistiert, das des Rindengewebes aber stark gesteigert.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [10_2](#)

Autor(en)/Author(s): Lenz Friedrich

Artikel/Article: [Über den Durchbruch der Seitenwurzeln 235-264](#)