

## 9. G. Lopriore: Homo- und Antitropie in der Bildung von Seitenwurzeln.

Mit Tafel XVII—XVIII.

Eingegangen am 18. Dezember 1907.

Homotrope, d. h. gleichgerichtete Seitenwurzeln bilden sich bei normalen, radiärgebauten Hauptwurzeln vor den primären Xylemplatten längs jedes Strahles des Leitbündelkörpers. Die Zahl der Längszeilen entspricht meist der Zahl der Leitbündelstrahlen.

Die normale strahlige Anordnung kann durch Verbänderung oder durch Krümmung der Hauptwurzel gestört werden, indem die Bildung der Seitenwurzeln an die Flanken bzw. an die Konvexseiten der Hauptwurzel verlegt wird. Im ersten Fall wird die Anordnung eine bilaterale oder neigt zu einer solchen. Im zweiten Fall wird sie örtlich auf die Konvexseite der gekrümmten Stellen angewiesen und beschränkt (NOLLS „Morphästhesie“ I, S. 406).

Sowohl bei der strahligen als bei der bilateralen Anordnung sind die Seitenwurzeln in longitudinaler Richtung homotrop, was wohl mit dem Wachstum der Wurzel in die Länge erklärlich ist.

Homotropie in transversaler Richtung kommt in dem seltenen Fall zustande, wenn Seitenwurzeln in gleicher Höhe und Richtung hervorbrechen. Die sogenannten Zwillingswurzeln stellen ein Beispiel von transversaler Homotropie dar. Ihre Bildung setzt aber besondere Bauverhältnisse in der Mutterwurzel voraus, die nur selten erfüllt werden. (Vgl. van TIEGHEM II. und LOPRIORE IV.)

Longitudinale und transversale Homotropie zeigen besondere Komplikationen, wenn der zylindrische Bau der Wurzel durch Verbänderung in den bilateralen übergeht. Der meist polystelische Bau der Bandwurzeln bietet mannigfaltigere Bildungsverhältnisse als der normale monostelische dar; denn bei der Entstehung mehrerer Stelen

werden auch die correlativen Verhältnisse der Seitenwurzeln hinsichtlich ihrer Entstehung und Richtung sehr verschieden.

Das Zustandekommen und das verschiedene Verhalten der Breit- und Schmalseiten, die Einrollung und Tordierung derselben nach verschiedener Richtung komplizieren noch weiter diese Verhältnisse. Erstens, weil die Schmalseiten in der Bildung der Seitenwurzeln bevorzugt werden, zweitens, weil die Seitenwurzeln an der Konvexität der bald nach der Schmal-, bald nach der Breitseite hin gekrümmten Bandwurzeln aus mehreren Stelen zugleich hervorbrechen.

Die Neigung, die Bildung der Seitenwurzeln an die Schmalseiten oder Pole der Stelen zu verlegen, wird hier einfach als polare Seitenbewurzelung bezeichnet. Infolge dieser Eigentümlichkeit äussert sich bei polystelischen Bandwurzeln nicht nur eine longitudinale Homotropie längs der Aussenflanke der Bandwurzel und längs der nach aussen gerichteten Flanken der einzelnen Stelen, sondern auch eine transversale, so oft Seitenwurzeln aus den Polen oder Flanken mehrerer Stelen in gleicher Höhe und Richtung hervorbrechen. Könnten sich die Seitenwurzeln mono- oder polystelischer Bandwurzeln mit gleicher Gesetzmässigkeit bilden (und nicht bloss die Aussenflanke vorziehen), so würden sie bei ihrem Hervorbrechen in diametral entgegengesetzter Richtung antitrop sein. Echte antitrope Seitenwurzeln bilden sich aber nicht an ungleich-, sondern an entgegengerichteten Polen und streben einander zu.

Beide Formen der Antitropie kommen äusserst selten vor. Während aber die erste auch bei monostelischen Wurzeln auftreten kann, die entweder von der Basis an verbändert sind oder von der zylindrischen in die bandförmige Gestalt übergehen, wurde die andere Form nur bei distelischen Bandwurzeln beobachtet, deren beide Innenpole je eine Seitenwurzel in gleicher Höhe und in entgegengesetzter Richtung entsandten.

In der Wahl des Versuchsmaterials wurde den Keimwurzeln von *Zea Mays* unter den Monocotylen, denen von *Vicia Faba* unter den Dicotylen der Vorzug gegeben. Die Keimwurzeln wurden dekapitiert als sie 4 - 8 cm lang waren. Die so behandelten Keimlinge wurden dann entweder in Wasserkultur oder in Sägemehl oder endlich in den natürlichen Vegetationsboden gebracht und hier weiter kultiviert.

Die Möglichkeit, durch Dekapitation der Hauptwurzeln die Verbänderung der Seitenwurzeln hervorzurufen, gestattet die Verhältnisse leicht zu verfolgen, unter denen die Bandwurzeln ihre Seitenwurzeln bilden. Letztere sind aber als Seitenachsen zweiter Ordnung mit denen erster Ordnung normaler Wurzeln nicht zu vergleichen.

## Homotropie.

Seitenwurzeln zweiter Ordnung bilden sich an den wie oben erwähnt hervorgerufenen Bandwurzeln in unbeschränkter Anzahl und Zeitdauer und erreichen eine beträchtliche Länge (bis 6 cm), während sie sich sonst bei normalen Wurzeln von *Vicia Faba* erst nach Entfaltung der Blüten einzustellen pflegen und von diesem Zeitpunkte an nur ganz ausnahmsweise und alsdann auch wenig zahlreich und von geringer Grösse erscheinen (vgl. KÖHLER, I, S. 36).

Im Gegensatz zum Verhalten der Seitensprosse verbänderter Hauptspitze, die meist ebenfalls zur bandförmigen Gestalt neigen, nehmen die Seitenwurzeln zylindrische Form an. Und wenn sie auch in meristematischem Zustand verbleiben, so lassen sich ihre Vegetationskegel bei in Alkohol aufbewahrten, etwas durchsichtiger gewordenen Bandwurzeln leichter unterscheiden, zumal da ihre Anfänge als dunklere Punkte in dem weissen, durchscheinenden Band erscheinen.

Bei Mikrotomschnitten lassen sich die Vegetationskegel in den gefärbten Präparaten auch mit blossem Auge verfolgen, denn sie heben sich durch ihre intensiv gefärbten Zellkerne sehr deutlich vom übrigen Gewebe ab. Daher lässt sich auch ihre Anzahl bestimmen, obwohl nur wenige von den vielen Anlagen zur völligen Entwicklung kommen.

Die Seitenwurzeln brechen fast ausschliesslich aus den Polen, — Schmalseiten oder Flanken — der Bandwurzeln hervor, eine Erscheinung, die ihr Analogon in der Bildung von Seitensprossen aus den Kanten verbänderter Stämme oder aus Cladodien (z. B. *Muehlenbeckia platyclada* Meisn.) hat.

Um die Bedingungen klarzulegen, unter denen sich diese Wurzeln bilden, muss man unterscheiden, ob sie aus mono- oder aus polystelischen Bandwurzeln hervorbrechen und ob die betreffenden Stellen eine oder mehrere Xylemplatten besitzen.

### Monostelische Bandwurzeln.

Bei monostelischen, aus einer tafelförmigen Xylemplatte bestehenden, jedoch als diarch zu betrachtenden *Faba*-Wurzeln brechen die Seitenwurzeln aus den Polen der Platte — vorwiegend aus dem äusseren — hervor. Wir bezeichnen sie kurzweg als polar, da sie, auf Querschnitten betrachtet, aus den Polen der Platte hervorbrechen, ohne uns jedoch mit diesem Ausdruck in irgend einer Weise auf die bekannte von VÖCHTING (I) studierte Erscheinung zu be-

ziehen. Löst sich die tafelförmige Xylemplatte in einzelne auf, so brechen die Seitenwurzeln zuweilen auch aus den Seitenplatten hervor. Die Erscheinung tritt sogar regelmässig ein, wenn sich die Bandwurzel nach der Breitseite hin biegt. Die aus der Breit- oder — wie im letzteren Fall — aus der Konvexeite hervorbrechenden Seitenwurzeln werden kurzweg als lateral bezeichnet.

Bei polyarchen Wurzeln ist die Bildung der Seitenwurzeln vorwiegend eine polare, nur ausnahmsweise kann sie auch eine laterale sein.

Bei den monostelischen Bandwurzeln vom Mais ist die Seitenwurzelbildung auch eine polare. Bei jenen Wurzeln aber, deren Leitbündelkörper im Begriff ist, sich einzuschnüren, erfolgt die Bildung der Seitenwurzeln gerade an der Einschnürungsstelle, und zwar regelmässig an ihrer Konvexeite, wenn die Wurzel von selbst oder infolge einer Verletzung flach rinnenförmig wird. An der Konkavseite des Leitbündelkörpers erfolgen dann ebenfalls lebhaftere Teilungen im Pericambium, so dass man auf den ersten Blick glauben könnte, dass auch die Elemente dieser Seite sich an der Neubildung beteiligen.

Ob man die Bildung der Seitenwurzeln an der Einschnürungsstelle als eine Folge des sich fortpflanzenden traumatischen Reizes oder der an der Konvexeite herrschenden Zugspannung des Pericambiums aufzufassen ist, bleibt dahingestellt.

### Polystelische Bandwurzeln.

Bei distelischen Bandwurzeln brechen die Seitenwurzeln fast regelmässig aus zwei gleichgerichteten Polen in gleicher Höhe und Richtung hervor. Wenn nämlich eine Seitenwurzel aus dem Aussenpole der Aussenstele hervorbricht, so entsteht zugleich aus dem Innenpole der Innenstele eine zweite (Fig. 7 u, 8, Taf. XVII). Das Verhalten ist dasselbe wie bei monostelischen Bandwurzeln, denn der Innenpol ist in Bezug auf die Innenstele auch ein äusserer, er ist also von der Mutterwurzel abgewandt und mit dem Aussenpole der Aussenstele gleichgerichtet.

Stehen die zwei Stelen so nahe aneinander, dass der Vegetationskegel die ganze zwischen ihnen vorhandene Breite einnimmt, so bricht der Kegel nicht in der Richtung der Mediane, sondern senkrecht zu derselben hervor. Auf den ersten Blick sollte man annehmen, dass sich beide Polarplatten an der Bildung des Kegels beteiligen.

Dieser Fall tritt besonders dann ein, wenn der Vegetationskegel vor der völligen Trennung zweier Schizostelen zwischen diesen und

innerhalb der sie noch verbindenden Endodermis entsteht. Ein solcher, allerdings äusserst seltener Fall beweist, dass das Pericambium sich vor der definitiven Differenzierung der Schizostelen ausbildet und frühzeitig in Tätigkeit tritt.

Bei tri- und tetrastelischen Bandwurzeln ist die Bildung der Seitenwurzeln eine polare, wenn die Stelen diarch sind. Sie kann zuweilen bei polyarchen Stelen auch eine laterale sein. Diese tritt aber im Vergleich zur polaren Seitenbewurzelung weit zurück. Wie Fig. 1, Taf. XVIII zeigt, bilden sich in der tetrastelischen Bandwurzel nicht weniger als drei polare Vegetationskegel in gleicher Höhe und Richtung, obwohl sich zugleich auch laterale Seitenwurzeln aus den tetrarchen und pentarchen Schizostelen hätten bilden können.

Die aus den Aussenpolen hervorbrechenden — polar-äusseren — Seitenwurzeln streben in gerader Richtung nach aussen. (Fig. 7 und 8 Taf. XVII rechte Stelen.)

Die aus den Innenpolen hervorbrechenden — polar-inneren — Seitenwurzeln erreichen dieses Ziel durch bogenförmige Krümmungen. (Fig. 3 u. 4, Taf. XVII rechte Stelen.)

Im Vergleich zu dem Verhalten der *Faba*-Wurzeln fällt beim Mais auf, dass die polar-inneren Seitenwurzeln nicht bogenförmig auf dem kürzesten Weg hervorbrechen, sondern in horizontaler Richtung auf lange Strecken durch die Rinde wandern und die Schwerkraft nicht zu empfinden scheinen. Das Vorhandensein einer kleinzelligen, schwer zu durchbohrenden Aussenrinde bietet dem Heraustreten einen gewissen Widerstand. Dieser ist aber sehr gering, wenn die Kegelspitze durch eine Durchlassstelle hindurchdringen kann.

In dem auf Taf. XVIII Fig. 6 dargestellten Fall entsteht an dem Innenpole der kleineren Schizostele eine Wurzel, die sich um die grössere Schizostele herum biegt und dann in gerader Richtung fort den ganzen Rindenmantel durchbohrt. In der Richtung dieser Seitenwurzel hat sich an dem Aussenpole der grösseren Stele — in der Figur links — eine zweite gebildet, die aber wegen ihrer etwas höheren Lage vom Schnitt quer getroffen ist.

Ein derartiges Verhalten ist bei normalen Maiswurzeln nicht selten, wurde aber bis jetzt von mir nur an vertikal, nicht an horizontal wachsenden Seitenwurzeln beobachtet.

Homotropie kann in den Bandwurzeln nicht nur in der Richtung der Schmalseite, sondern auch in der der Breitseite zustande kommen. Krümmen sich die Bandwurzeln nach dieser Seite hin, so brechen aus der Konvexseite der gekrümmten Stelle Seitenwurzeln hervor, mögen die Bandwurzeln mono- oder polystelisch sein. In diesen Fällen sind die Stelen fast regelmässig polyarch und zeigen an der Knickstelle ihre Holzgefässe nicht zu keilförmigen Platten gestaltet, sondern tief einwärts verlegt. Die Seitenbewurzelung wird also von

den Polar- nach den Lateralplatten verlegt (Fig. 3, Taf. XVIII). Im Vergleich aber zur vorwiegend polaren Seitenbewurzelung treten die übrigen Fälle an Zahl und Bedeutung sehr zurück. Also auch davon abgesehen, dass die meisten Vorgänge sich in der Richtung der Längsmediane abspielen, finden wir den Ausdruck einer Exotropie darin, dass die Flanken der Bandwurzeln — besonders aber die äussere — auch anatomisch bevorzugt wird.

### Antitropie.

Antitrope Seitenwurzeln können entweder aus den Aussen- oder aus den Innenpolen hervorbrechen. Sie sind also entweder polar-äussere oder polar-innere. Im ersten Fall gehen sie auseinander (Fig. 2, Taf. XVIII), im zweiten streben sie gegeneinander zu (Fig. 5, Taf. XVIII) und stellen Fälle echter Antitropie dar.

Die polar-äusseren wurden bis jetzt nur an monostelischen, die polar-inneren nur an distelischen Bandwurzeln beobachtet. Bei den ersteren wird die Aussenflanke — d. h. die von der Mutterwurzel abgewandte — bevorzugt. Nur selten kann sich an der Bildung auch die Innenflanke beteiligen. Noch seltener brechen die Seitenwurzeln aus beiden Flanken in gleicher Höhe und zu gleicher Zeit hervor. Eine derartige Antitropie bietet keinen ökologischen Vorteil; denn die aus der Aussenflanke hervorbrechenden Seitenwurzeln können das Substrat besser ausbeuten als die aus der Innenflanke hervorbrechenden. Jedoch behalten die zwei Flanken bei den häufigen Tordierungen der Bandwurzeln ihre Lageverhältnisse gegenüber der Mutterwurzel nicht immer bei.

Der einzige Fall derartiger Bildung wird in Fig. 2, Taf. XVIII dargestellt. Die bedeutend stärkere Entwicklung des äusseren — in der Figur rechten — Vegetationskegels im Vergleich zum inneren — in der Figur linken — scheint eine Folge der bevorzugten Lage der Aussen- im Vergleich zu der Innenflanke zu sein.

Was die Bildung von polar-inneren Seitenwurzeln betrifft, so habe ich bis jetzt einen einzigen Fall beobachtet, bei dem (Fig. 5, Taf. XVIII) eine Seitenwurzel aus je einem Innenpole einer distelischen Bandwurzel hervorbrach und bogenförmig nach aussen zustrebte, einen zu der anderen fast parallelen Verlauf zeigend.

Das bogenförmige Hervorbrechen dieser antitropen Seitenwurzeln erscheint sehr rationell; denn es vermeidet nicht nur das Gegeneinanderstreben derselben, sondern gestattet ihnen auch eine bessere Ausbeutung des Substrates an beiden Seiten der Mutterwurzel.

## Polare Seitenbewurzelung.

Die polare Seitenbewurzelung weist auf Strukturverhältnisse hin, auf Grund deren sich die Breit- und Schmalseiten der Stelen hinsichtlich der Neubildungen verschieden verhalten.

Die polaren Seitenwurzeln unterscheiden sich von den lateralen meist durch verschiedene Dimensionen. Der Unterschied tritt besonders bei tetrarchen Schizostelen hervor, die auf dem Querschnitt elliptisch erscheinen und zwei grosse kreuzweise mit zwei kleinen angeordnete Xylemplatten aufweisen. Hier sind die lateralen Seitenwurzeln, bzw. auch ihre lateralen Vegetationskegel viel breiter als die polaren. Das Pericambium beteiligt sich bei den ersteren mit einer Länge, die fast gleich dem Längsdurchmesser des Leitbündelkörpers ist, bei den anderen dagegen mit einem relativ sehr schmalen Bogen.

Die Neigung der Seitenwurzeln, sich in polarer Richtung zu bilden, ist so gross, dass bei einer tetrastelischen Bandwurzel nicht weniger als drei Vegetationskegel in gleicher Höhe und Richtung aus drei parallel zu einander verlaufenden Schizostelen hervorbrachen (vgl. Fig. 1, Taf. XVIII).

Sie findet ihren höchsten Ausdruck in dem in der Fig. 5, Taf. XVII dargestellten Fall. Hier streben die zwei Seitenwurzeln der rechten Stele in polarer Richtung zu und verschmelzen trotz der zwischen ihnen liegenden Sklerenchyminsel zu einem einzigen Kegel. Zu ihrer leichteren Verschmelzung trägt ohne Zweifel die besondere Lage der zwei Xylemplatten bei, die eine Neigung von etwa  $45^\circ$  zu der Längsebene der Wurzel zeigen.

Diese Neigung äussert sich auch in anderer Weise. Wenn nämlich ein Pol des Leitbündelkörpers von einem Phloëmbündel besetzt ist, krümmt sich der in der Richtung der nahen, senkrecht liegenden Xylemplatte hervorbrechende Kegel um  $90^\circ$ , bis er die polare Stellung einnimmt. Die Täuschung, als ob er aus einer Polarplatte wirklich hervorgeht, ist dann vollständig.

Ein Unterschied in der Tendenz zur Seitenbewurzelung äussert sich nicht nur zwischen Aussen- und Innenpol, sondern auch zwischen Aussen- und Innenflanke einer Wurzel.

Dass die Aussenflanke einer Bandwurzel in der Bildung der Seitenwurzeln bevorzugt wird, ist nicht nur ein Beispiel von Morphästhesie, sondern bietet auch ökologische Vorteile. Diese Flanke stellt in der Tat die konvexe, daher die morphologisch für die Wurzelbildung geeignete Seite dar. Die aus derselben hervorbrechenden Seitenwurzeln können überdies das Substrat besser ausnutzen, als wenn sie aus der Konkavseite entstanden wären.

Der Verlauf der Seitenwurzeln, die aus den Innenpolen di- und polystelischer Wurzeln hervorbrechen, ist wie die vergleichende Untersuchung zeigt, meist um so gerader, je weiter die betr. Stelen voneinander entfernt liegen. Ist der Abstand zwischen letzteren etwa gleich dem Durchmesser der kleineren Stele, so brechen die Seitenwurzeln bogenförmig hervor. Sämtliche Figuren der Tafel XVII bestätigen dies.

Das bogenförmige Hervorbrechen der Seitenwurzeln dürfte die Annahme rechtfertigen, dass ihre Vegetationskegel die Nachbarschaft der gegenüberliegenden Stele in irgend einer Weise, sei es mechanisch, sei es chemisch, fühlen und daher in gerader, gegen die Mediane geneigter (Fig. 1 und 2) oder in krummer (Fig. 3 und 4, Taf. XVII) Richtung nach aussen zu streben, je nachdem die betr. Stele näher oder entfernter liegt.

Das bogenförmige Hervorbrechen der Seitenwurzeln aus den Innenpolen erfordert ja einen grossen Kraftaufwand. Ihr Bestreben, auf dem kürzesten Wege nach aussen zu gelangen, wird so auf das Beste erreicht.

Um die anatomischen Verhältnisse der polaren Seitenbewurzelung zu studieren und einen Einblick in diesen eigentümlichen Vorgang zu gewinnen, wurde die Ausbildung der polaren Xylemplatten besonders ins Auge gefasst. Eine Beziehung zwischen Gestaltung der Xylemplatten und ihrer Fähigkeit zur Bewurzelung scheint aber nicht zu bestehen. Echt keilförmige, ins Pericambium ragende oder stumpfe, einwärts verlegte Xylemplatten haben keine Bedeutung für eine ausgiebige Bewurzelung. Es fällt vielmehr auf, dass sich an der Bildung der Seitenwurzeln meist sehr schwächliche Xylemplatten beteiligen, die entweder eine geringe Anzahl kleiner Gefässe (bis sechs) enthalten oder infolge besonderer, im Leitbündelkörper entstandenen Lücken eine Reduktion und eigentümliche Orientierung der Elemente aufweisen. Im letzteren Falle ist die Wirkung eines infolge der Zellvermehrung entstandenen Reizes nicht ganz ausgeschlossen. Die darauf folgende Verdrängung der Xylemelemente nach der Peripherie scheint die Bildung der Seitenwurzeln nicht zu fördern. Auch die peripherische Lagerung des Phloëms und seine guirlandenartige Ausgestaltung stehen ebenfalls in keiner Beziehung zu der Bildung der Seitenwurzeln.

Das Pericambium ist gerade bei jenen Wurzeln am wenigsten tätig, bei welchen sowohl die Zellen als die Zellschichten am meisten entwickelt sind. Noch auffallender ist es, dass an den Innenpolen der Schizostelen, wo gerade das Pericambium nicht aus älteren Anlagen, sondern aus der Verbreiterung der schon vorhandenen entstanden ist, sich die grösste Tätigkeit äussert. Ob letztere eine



Folge des fortdauernden meristematischen Zustandes oder des durch die Spaltung der Stele entstandenen Reizes ist, bleibt dahingestellt.

— Dass bei diarchen Wurzeln die Seitenwurzeln nur aus den zwei Polen oder Flanken der tafelförmigen Xylemplatte hervorbrechen, kann vielleicht auf den Umstand zurückgeführt werden, dass die Initialgefässe nur an beiden Polen, nicht etwa längs der Platte sich befinden, und dass sie nur hier mit dem Pericambium in direkte Berührung kommen.

Die polare Seitenbewurzelung fällt bei diarchen Bandwurzeln um so mehr auf, als die tafelförmige Xylemplatte an der Wurzelbasis auftritt, wo gerade die Bildung der Seitenwurzeln am ausgiebigsten ist und deshalb nicht nur an den Polen, sondern auch an den Breitseiten auftreten müsste. Es fällt aber nicht weniger auf, dass eine derartige Neigung auch dann an den Polen der tafelförmigen Platte fort dauert, wenn sich diese nach dem Scheitel hin in mehrere einzelne aufgelöst hat, und dass sie sich erst später von den polaren in die lateralen Platten fortpflanzt.

Löst sich die tafelförmige Xylemplatte in mehrere auf, welche keilförmige Gestalt annehmen und nach der Peripherie zustreben, so kann mit der Bildung von polaren auch die von lateralen Seitenwurzeln stattfinden. Die bis dahin aufgehaltene Tätigkeit des Pericambiums an den Breitseiten der Stele wird auf einmal wieder aufgenommen und äussert sich oft in sehr ausgiebiger Weise. In einem besonderen Falle hatten sich nicht weniger als drei Seitenwurzeln an der Breitseite einer Stele gebildet, so dass die drei an dieser Seite vorhandenen Xylemplatten sich alle in gleicher Höhe und Richtung an der Bildung der Seitenwurzeln beteiligt hatten. Nur die relativ grosse Breite der Pericambiumbogen hatte verhindert, dass letztere zu einem einzigen Kegel verschmolzen.

Eine besondere Beachtung verdienen die Schizostelen, die bei den Bandwurzeln durch Spaltung der ursprünglichen Stele entstehen. Die Schizostelen verhalten sich in Bezug auf die Seitenbewurzelung je nach ihrer Lage verschieden. Die in der Mitte liegenden bilden im Vergleich zu den polaren meist keine Seitenwurzeln. Ein solcher Mangel ist vielleicht dadurch bedingt, dass die Trennung der einen von den anderen schon weit von der Basis der Mutterwurzel erfolgt, ferner auch dadurch, dass die in der Mitte liegenden eher als die polaren schwinden. In beiden Fällen sind sie arm an bildungsfähigen Elementen.

Auch im Vergleich zu den serialen, nur an der Basis mit ihrer Rinde verwachsenen Wurzeln zeichnen sich die Schizostelen durch ihre ausgiebigere Seitenbewurzelung aus. Aus einem derartigen Verhalten könnte man auf einen meristematischen Zustand der Schizo-

stelen schliessen. In der Tat brauchen die eben erst entstandenen Schizostelen keine grosse Selbständigkeit zu erreichen; denn auch kleine, aus einer einzigen Xylemplatte bestehende Stelen können bald nach ihrer Trennung von der Hauptstete Seitenwurzeln bilden. (Fig. 3, Taf. XVII.)

Dass diese Neigung, von der Basis nach dem Scheitel hin allmählich erlischt, entspricht ja dem normalen Verhalten. Allein sie hört nicht ganz auf, sondern äussert sich auch weit von der Basis durch die Bildung kleiner Vegetationskegel, die nur selten den ganzen Rindenmantel zu durchbohren vermögen.

Die Schizostelen verhalten sich in anderer Beziehung den sich regenerierenden Wurzeln ähnlich. Eben erst getrennte Schizostelen bilden Seitenwurzeln an ihren Innenpolen, also da, wo das Pericambium sich nachträglich gebildet hat. Bei längsgespaltenen sich regenerierenden Wurzeln erfolgt die Seitenbewurzelung meist an den Enden des rinnenförmigen Leitbündelkörpers, also da, wo das Pericambium sich ebenfalls regeneriert hat.

Stelen und Seitenwurzeln üben offenbar einen gewissen Einfluss auf einander aus. An der Berührungsfläche werden beide abgeflacht oder weisen sogar Spuren eines deutlichen Druckes auf. Die Spitze des Bildungskegels kann sogar wegen ihres meristematischen weichen Zustandes etwas ausgehöhlt werden (Fig. 2, Taf. XVII). Die Wirkung ist also eine gegenseitige, geht aber nie so weit, dass eine Durchbohrung der Stele durch die Seitenwurzel stattfindet, wie ich sonst in einem Fall bei einer Seitenwurzel erster Ordnung durch den Vegetationskegel einer Wurzel gleichen Grades im natürlichen Vegetationsboden beobachtet habe (LOPRIORE I, S. 20). Dass Ähnliches bei bandförmigen Wurzeln nicht vorkommt, ist meiner Ansicht nach auf verschiedene Gründe zurückzuführen: 1. handelt es sich um Wurzeln ungleichen Grades; 2. sind die Bildungskegel noch zu jung und daher nicht imstande, ältere Stelen zu durchbohren; 3. büssen die Vegetationskegel der Seitenwurzeln bei ihrem Vorschreiten in krummer oder in gegen die Mediane geneigter Richtung viel von ihrer mechanischen Kraft ein.

Nach PIERCE (I, S. 175) wuchsen die Nebenwurzeln von *Pisum*, deren Keimlinge auf lebende Zweige, Blätter oder Knollen verschiedener Pflanzen ausgesät und eingegipst worden waren, immer nur im Grundparenchym, nie durch Gefässbündel oder Sklerenchymmassen hindurch.

Wie lässt sich die Neigung zur polaren Seitenbewurzelung erklären? Handelt es sich etwa um einen aus der bandförmigen Gestalt der Mutterwurzel stammenden Reiz oder um besondere anatomische oder trophische Verhältnisse?

Das Bestreben, die primären Xylemplatten und damit die über diesen befindlichen Stellen der Seitenwurzelbildung möglichst in die freie Richtung zu verlegen, wo die Nebenwurzeln ungehindert nach aussen gelangen können, würde man nach NOLL (I, S. 406) auf die „Morphästhesie“, d. h. auf das von ihm angenommene Empfindungsvermögen der Pflanze für Form und Lage des eigenen Körpers zurückführen. Demzufolge brechen die Seitenwurzeln gekrümmter Mutterwurzeln aus der Konvex-, nicht aus der Konkavseite hervor.

Auf Grund dieser Vorstellung wäre die Bildung von Seitenwurzeln an den Aussen-, nicht aber an den Innenpolen distelischer Bandwurzeln erklärlich, denn nur die ersteren sind nach aussen verlegt und können deshalb viel leichter als die Innenpole Seitenwurzeln hervorbrechen lassen. Abgesehen aber davon, dass die Wurzelbildung an den Polen bandförmiger Wurzeln nicht so regelmässig wie an der Konvexseite gekrümmter Wurzeln auftritt, werden polare Seitenwurzeln zweifellos nicht nur an bandförmigen, sondern auch an fast zylindrischen Schizostelen gebildet werden, die im Vergleich zu den ersteren nicht so gedrückt sind und deshalb keinen Gegensatz zwischen Schmal- und Breitseite erkennen lassen (Fig. 5 und 7, Taf. XVII). In diesem Falle sieht man nicht ein, weshalb die in der Mitte, nicht an beiden Flanken polystelischer Wurzeln liegenden Stelen trotz ihrer inneren Lage zu einer polaren Seitenbewurzelung veranlasst werden (Fig. 1, Taf. XVIII).

Will man annehmen, dass die Schmalseite nur deshalb bevorzugt wird, weil sie im Vergleich zu der Breitseite die grösste Konvexität bietet, so beweist ein von mir beim Mais beobachteter Fall das Gegenteil, indem nicht weniger als vier parallel zueinander hervortretende Seitenwurzeln aus der flachen Breitseite und nicht aus der entgegengesetzten, weit nach aussen aufgetriebenen Seite hervorbrechen.

Dass die eine Stele irgend einen Reiz auf den aus der anderen hervorbrechenden Kegel ausübt und seine Richtung gewissermassen beeinflusst, ist kaum anzunehmen, denn der Kegel strebt nie in gerader Richtung nach der anderen Stele zu, sondern er biegt sich etwas seitwärts, so dass die Stele weder gedrückt noch durchbohrt wird. Um so weniger ist irgend ein anderer trophischer Reiz anzunehmen, denn solche in der Rinde kriechenden Seitenwurzeln können sowohl in horizontaler als auch — wie beim Mais — in vertikaler Richtung in der Rinde verlaufen.

Dass die Spannungsdifferenz im Pericambium der zwei antagonistischen Aussen- und Innenflanken oder der Breit- und Schmalseiten als Reiz wirkt, ist vielleicht nach den in neuester Zeit erschienenen Untersuchungen von MAX NORDHAUSEN (I, S. 614) anzunehmen.

### Schlussbemerkungen.

Homotropie in der Bildung von Seitenwurzeln tritt als Regel, Antitropie nur als Ausnahme auf.

Entsprechend dem Wachstum der Wurzel in die Länge erscheint die longitudinale Homotropie als Regel, die transversale als Ausnahme.

Neigt die Wurzel zum bilateralen Bau, wächst sie also in der Querrichtung ungleichmässig, so zeigt sich dementsprechend auch eine transversale Homotropie, während die longitudinale Homotropie meist nach den Schmalseiten verlegt wird. Von diesen wird die äussere — d. h. die von der Mutterwurzel abgewandte Seite — meist bevorzugt.

Die polare Seitenbewurzelung erscheint als ein besonderer Fall der Exotropie, welcher wahrscheinlicherweise durch die Spannungsdifferenz im Gewebe der antagonistischen — Aussen- und Innen- — Flanken- oder der Breit- und Schmalseiten bedingt wird. Gegen diese Auffassung spricht jedoch die Bildung von Seitenwurzeln in polarer Richtung auch an zylindrischen Stelen polystelischer Bandwurzeln.

### Zitierte Literatur.

- KÖHLER, Über plastische und anatomische Veränderungen bei Keim- und Luftwurzeln durch partielle, mechanische Hemmung. Dissertation, Leipzig 1902.
- LOPRIORE, (I) La fasciazione delle radici in rapporto ad azioni traumatiche. Atti Accad. Gioenia, Vol. XVII. Catania 1903.
- , (II) Künstlich erzeugte Verbänderung bei *Phaseolus multiflorus*. Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XII, 1904.
- , (III) Verbänderung infolge des Köpfens. Jb.
- , (IV) Zwillingswurzeln. WIESNER-Festschrift, 1908.
- NOLL, Über den bestimmenden Einfluss von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln THIEL's Landwirtschafliche Jahrb., Bd. XXIX 1900.
- NORDHAUSEN, Ueber Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluss äusserer und innerer Faktoren. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XLIV. 1907.
- PIERCE, Das Eindringen von Wurzeln in lebendige Gewebe. Bot. Ztg., Bd. LII, I. Teil, 1894.
- VAN TIEGHEM, (I) Mémoire sur la racine. Ann. des sciences nat. V. Série, T. XIII, 1869.

- VAN TIEGHEM, (II) Sur les racines doubles et les bourgeons doubles des phanérogames. Journal de Botanique. T. I, 1887.
- VÖCHTING, Über Organbildung im Pflanzenreich. I. und II. Teil, Bonn 1878 und 1884.
- VONHÖHNE, Hervorbrechen endogener Organe aus dem Mutterkörper. Flora, Bd. LXIII, 1880.

### Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren wurden nach photographischer Aufnahme, die zuweilen auf Grund der mikroskopischen Präparate durch Zeichnung ergänzt wurde, lithographiert. Von der Vergrößerung sind nur annähernde Werte angegeben.

#### Tafel XVII.

Fig. 1–8 *Vicia Faba*.

Bildung homotroper Seitenwurzeln aus polar-inneren und polar-äusseren, sowie aus beiden Arten von Xylemplatten, auf Querschnitten dargestellt.

- Fig. 1. Aus der linken Stele bricht ein Vegetationskegel hervor, der um die rechte Stele etwas herumbiegt und aus der Rinde derselben einen Streifen abreisst. Vergr. 30:1.
- Fig. 2. Ein aus der rechten Stele hervorbrechender Vegetationskegel, der nicht in krummer, sondern in gerader gegen die Mediane geneigter Richtung der etwas weiter liegenden linken Stele zustrebt. An der Berührungsfäche werden sowohl der Leitbündelkörper als auch der Vegetationskegel abgeflacht und gar eingehöhlt. Vergr. 30:1.
- Fig. 3. Eine aus einer eben erst getrennten Schizostele stark bogenförmig hervorbrechende Seitenwurzel. Die Wirkung des von derselben auf die Mutterstete ausgeübten Druckes tritt deutlich hervor. In beiden Stelen zeigt die Endodermis nur den Xylemplatten gegenüber die charakteristischen Durchlasszellen. Vergr. 30:1.
- Fig. 4. Eine ebenfalls in krummer Richtung hervorbrechende Seitenwurzel. Der breite bogenförmige Verlauf derselben steht offenbar in Beziehung zu der grösseren Entfernung beider Stelen. Vergr. 30:1.
- Fig. 5. Die zwei Seitenwurzeln der rechten Stele streben in polarer Richtung zu und verschmelzen trotz der zwischen ihnen liegenden Sklerenchyminsel zu einem einzigen Kegel. Zu ihrer leichteren Verschmelzung trägt ohne Zweifel die besondere Lage der zwei Xylemplatten bei, die eine Neigung von etwa 45° zu der Längsebene der Wurzel zeigen. Es fällt dabei die fächerförmige Orientierung der Holzgefässstränge auf. Vergr. 30:1.
- Fig. 6. Ein polar hervorbrechender Vegetationskegel. An seiner Bildung beteiligen sich eine polare und eine laterale Xylemplatte. Der laterale Kegel verschmilzt mit dem polaren infolge des allgemeinen Bestrebens, die polare Richtung einzuschlagen. Vergr. 30:1.
- Fig. 7. Zwei in gleicher Höhe und Richtung aus einer äusseren und aus einer inneren Polarplatte einer distelischen Bandwurzel hervorbrechende Vegetationskegel. Der innere — in der Figur linke — Kegel zeigt schon frühzeitig das Bestreben, aus der Polarrichtung abzuweichen. Vergr. 30:1.
- Fig. 8. Zwei in gleicher Höhe und Richtung hervorbrechende Vegetationskegel. Der linke von diesen übt auf den Leitbündelkörper der rechten Stele einen bedeutenden Druck und bedingt seine Abflachung. Vergr. 30:1.

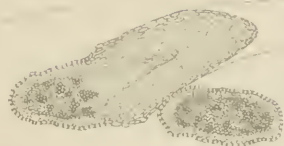
### Tafel XVIII.

Fig. 1—5. *Vicia Faba*. — Fig. 6. *Zea Mays*.

Bildung homotroper und antitroper Vegetationskegel aus mono- und polystelischen Bandwurzeln, auf Querschnitten dargestellt.

- Fig. 1. Drei in gleicher Höhe und Richtung aus einer unfertig tetrastelischen Bandwurzel hervorbrechende Vegetationskegel. Vergr. 20:1.
- Fig. 2. Leitbündelkörper einer monostelischen Bandwurzel mit zwei aus beiden Flanken derselben in gleicher Höhe und in ungleicher Richtung hervorbrechenden Vegetationskegeln. Der grössere — in der Figur rechte — Kegel bricht aus der Aussenflanke, der kleinere — in der Figur linke — Kegel bricht aus der Innenflanke der Wurzel hervor. Vergr. 60:1.
- Fig. 3. Leitbündelkörper einer nach der Breitseite hin gekrümmten Bandwurzel mit zwei in gleicher Höhe und Richtung hervorbrechenden Vegetationskegeln. Vergr. 40:1.
- Fig. 4. Ein aus einer inneren Polarplatte einer distelischen Bandwurzel senkrecht zur Richtung der Mediane hervorbrechender Vegetationskegel, welcher die ganze intersteläre Breite einnimmt. Vergr. 30:1.
- Fig. 5. Typischer Fall von Antitropie. Zwei in fast paralleler, entgegengesetzter Richtung aus je einer inneren Polarplatte einer distelischen Wurzel hervorbrechende Vegetationskegel. Die gegenseitige Behinderung erklärt die Abweichung aus der Polarrichtung. Vergr. 30:1.
- Fig. 6. Aus den zwei gleichgerichteten Polen beider Schizostelen brechen in fast gleicher Höhe zwei Seitenwurzeln hervor, von denen die linke, aus dem Aussenpole hervorbrechende vom Schnitte quer getroffen ist, während die aus dem Innenpole hervorbrechende Seitenwurzel an der gegenüberliegenden Stele vorbeiwächst und fast den ganzen Rindenmantel durchbohrt. Vergr. 40:1.

1.



2.



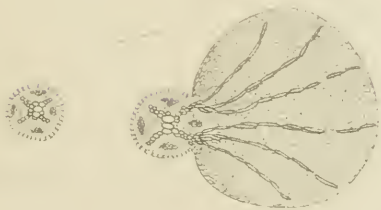
3.



4.



5.



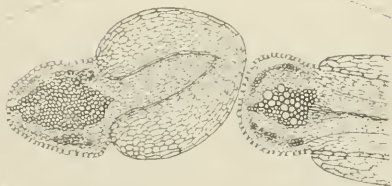
6.



7.



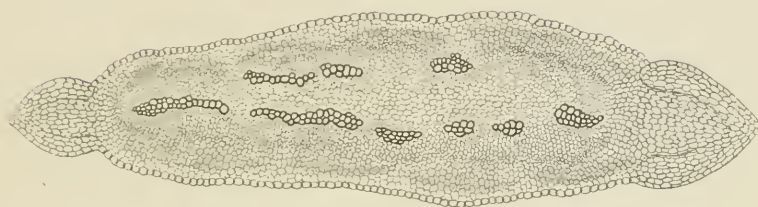
8.



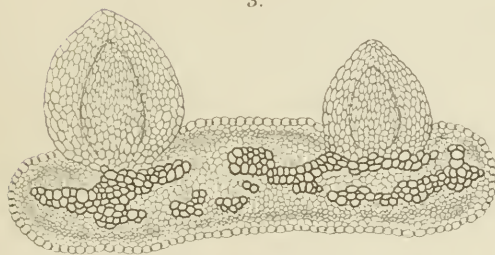
1.



2.



3.



4.



5.



6.





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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [26](#)

Autor(en)/Author(s): Lopriore Giuseppe

Artikel/Article: [Homo- und Antitropie in der Bildung von Seitenwurzeln.  
299-312](#)