

Untersuchungen über den Hydrotropismus.

Von Dr. Hans Molisch,

Assistent am pflanzenphysiologischen Institut.

(Arbeiten des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. Wiener
Universität. XXIV.)

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 12. Juli 1883.)

Geschichte und Kritik.

Während der Geotropismus und der Heliotropismus der Wurzeln von den Physiologen auf das Eingehendste und mit einer gewissen Vorliebe untersucht wurde, hat man dem Hydrotropismus, wiewohl derselbe seit Langem bekannt ist und im Leben der Pflanze eine sehr wichtige Rolle spielt, verhältnissmässig wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Die Arbeiten, welche über diesen Gegenstand bis zu Anfang der 70er Jahre erschienen sind, stellten sich gewöhnlich nur die eine Aufgabe: zu prüfen, ob der Hydrotropismus existirt oder nicht. So ist es denn gekommen, dass unsere Kenntnisse darüber an mehr als einem Mangel leiden. Manche Lücke ist noch auszufüllen, manches Zweifelhafte noch zu entscheiden.

In der vorliegenden Arbeit habe ich nun versucht durch eine Reihe von Untersuchungen unsere bisherigen Erfahrungen über die Ablenkung der Wurzeln von ihrer gewöhnlichen Richtung durch feuchte Körper zu fördern und habe ferner den Einfluss einseitig wirkender Feuchtigkeit auf oberirdische, wachsende Pflanzenorgane geprüft. Hierbei bin ich von meinem hochverehrten Lehrer, dem Herrn Prof. Dr. J. Wiesner durch Rathschläge so vielfach unterstützt worden, dass ich mich gedrängt fühle, ihm hierfür verbindlichst zu danken.

Die ältesten Nachrichten über die Eigenthümlichkeit der Wurzeln, sich zu einem feuchten Körper hinzuwenden, tauchen

schon in der Mitte des vorigen Jahrhunderts auf. Bonnet¹ erzählt (1754) in seinem berühmt gewordenen Werke „Über den Nutzen der Blätter“ unter Anderem, es sei ja bekannt, dass Würzelchen sich einem feuchten Schwamme zuwenden.

Sein Zeitgenosse Du Hamel² machte (1758), als er die Ursache der Abwärtskrümmung der Wurzel zu ergründen suchte, über den Einfluss der Feuchtigkeit auf die Richtung der Wurzel folgendes Experiment: „Er legte eine Eichel zwischen zwei nasse Schwämme, die an einem Faden an der Decke hingen. Das Würzelchen bog sich unterwärts und die Feder ging in die Höhe.“ Auf Grund dieses ziemlich rohen Versuches bestreitet Du Hamel im Gegensatz zu Bonnet den Einfluss der Feuchtigkeit auf die Wachstumsrichtung der Wurzel.³

Lefebure dagegen machte bei seinen Keimungsstudien (1801) wiederum die Beobachtung, dass Wurzeln sich einem feuchten Schwamme anlegen. Letzterer befand sich in einer mit Samen versehenen Nusschale, die mit der Öffnung nach unten aufgehängt war. Die Würzelchen wuchsen nach abwärts, so wie sie aber die Luft erreichten, flochten sie sich in den Schwamm ein.⁴ Leider hält sich Lefebure bei dieser Erscheinung nicht weiter auf, er begnügt sich mit der blossen Constatirung der Thatsache, ohne über ihr Zustandekommen etwas Näheres zu sagen.

¹ Untersuchungen über den Nutzen der Blätter etc. 2. Auflage 1803. Übersetzung, 2. Abl. pag. 35. Citirt nach Wiesner (die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche...), der zuerst auf diese in historischer Beziehung interessante Thatsache aufmerksam machte.

² Naturgeschichte der Bäume etc. Übersetzt von Schöllenbach 1764, II. Th., IV. Buch, 6. Cap., pag. 110.

³ Von historischem Interesse ist, dass Erasmus Darwin die Richtung der Stämme und Wurzeln durch die Einwirkung der Luft und Feuchtigkeit zu erklären suchte. Die Stengel sollten durch die Luft gereizt werden und daher aufwärts wachsen, die Wurzeln dagegen sollten durch die Feuchtigkeit beeinflusst nach abwärts wachsen. „La racine est stimulée par l'humidité, et dès lors elle s'allonge dans la direction selon laquelle elle est le plus vivement excitée.“ (Phytologia; or the philosophy of agriculture and gardening, in —4°, Londres 1800 pag. 144.) Citirt nach Duchartre's Abhandlung: „influence de l'humidité sur la direction des racines“, Bulletin de la société botanique de France 1856, pag. 584.

⁴ Lefebure, expériences sur la germination des plantes, Strasbourg 1801, pag. 50.

Die ersten schönen und beweisenden Versuche über den Hydrotropismus verdanken wir dem Engländer Knight. Er, dem die Pflanzenphysiologie so mancher schöne Entdeckung verdankt, er hat auch hier eine solide Basis geschaffen, auf der spätere Forscher weiter bauen konnten. Ihm gebührt das Verdienst, zum ersten Male mit Hilfe gut ersonnener Versuche gezeigt zu haben, dass einseitig wirkende Feuchtigkeit Wurzeln von ihrer normalen Wachstumsrichtung abzulenken vermag (1811). Beweis dafür sind folgende Versuche:¹

Er brachte auf die Oberfläche von in Gartentöpfen befindlicher Erde Samen der gemeinen Bohne. Auf jedem Topf wurde ein aus Holzstäbchen gefertigtes Gitter derart befestigt, dass, mochte man den Töpfen welche Lage immer geben, weder Samen noch Erde herabfielen. Die Töpfe wurden sodann umgekehrt in einem warmen Glashause aufgehängt. Da durch das Loch des Blumentopfes immer soviel Wasser zugeführt wurde, dass die Erde beständig mässig feucht blieb, so keimten die zum Theile der Erde eingedrückten, zum Theile in der Luft befindlichen Samen alsbald. Die Würlzeln wuchsen jedoch nicht wie gewöhnlich vertical abwärts, sondern sie krochen horizontal auf der Oberfläche der feuchten Erde einher; an der Oberseite dieser Wurzeln entstanden zahlreiche Nebenwurzeln, welche in die Erde eindrangten, gerade so als ob sie, wie Knight sich ausdrückt, gleich den Thieren von irgend einem Instinkt geleitet worden wären. Als nun der genannte Forscher das Experiment mit der Modification wiederholte, dass er durch überreiche Wasserzufuhr sämmtliche Theile der Wurzeln gleicher Feuchtigkeit ansetzte, da verliessen sie alsbald die Oberfläche der Erde, um vertical nach abwärts zu dringen.² Der geschilderte Versuch wäre vollkommen correct gewesen, wenn er auch bei Abschluss von Licht vollzogen worden wäre. Es könnten ja — so könnte man einwenden —

¹ Knight, On the direction of the growth of roots. A selection from the physiological and horticultural papers, 1 gr. in — 8. Londres, 1841, pag. 157 — 164. (Citiert nach Duchartre's Abhandlung.)

² Die geschilderten Experimente las Knight der königl. Gesellschaft zu London am 7. März 1811 vor. Die Originalabhandlung darüber ist mir leider ebenso unzulänglich gewesen, wie die gleich zu besprechende Arbeit Johnson's. Als Quelle für beide Arbeiten diente mir Duchartre's Abhandlung über den Hydrotropismus.

die Würzelchen, falls sie einseitiger Belenchtung ausgesetzt gewesen wären, negativ heliotropisch geworden sein und sich in Folge dessen der feuchten Erde angedrückt haben. Allein dieser Einwand hat nicht viel zu besagen, weil ja der negative Heliotropismus auch im zweiten Falle hätte eintreten müssen, als die Wurzeln allseitig gleich feucht gehalten wurden. Ganz ähnliche Experimente und zwar mit demselben Resultate machte 18 Jahre später (1829), angeregt durch E. Darwin's Ansicht über die Abwärtskrümmung der Wurzel, Henry Johnson¹. Da sie in methodischer Beziehung auf derselben Stufe stehen, wie die Versuche Knight's, so will ich es mir nicht versagen, darüber das Wichtigste mitzutheilen. Ein breiter und kurzer, mit Erde gefüllter Cylinder, dessen Basis aus einem kleinmaschigen Netz bestand, wurde, nachdem in die Erde Senfsamen gegeben worden, in freier Luft, von drei Flüssen getragen, aufgestellt. Sobald die Samen zu keimen begannen, wuchsen die Würzelchen nach abwärts; kaum hatten sie jedoch das Netz verlassen, so krümmten sie sich aufwärts, krochen an der Oberfläche der stets feucht gehaltenen Erde einher und drangen oft zwei- bis dreimal in das Netz hinein und wieder heraus. Als Johnson als Keimbett einen flach geschnittenen feuchten Schwamm benutzte, der die Mündung eines im Garten hängenden umgekehrten Bierglases verschloss, erhielt er wiederum dasselbe Resultat, wie mit seinem vorhin erwähnten Cylinder. Nicht zufrieden mit dem schönen Erfolg, suchte er auch die Frage zu lösen, was denn geschehen würde, falls aus feuchter Erde tretende Wurzeln in mit Wasserdampf gesättigte Atmosphäre gelangen. Folgender Versuch gab die Antwort darauf. 3 Ctm. unter dem Rande eines grossen Bierglases wurde ein Netz angebracht, dazu bestimmt, feuchte, mit Senfsamen versehene Erde zu tragen. Die Würzelchen der keimenden Samen durchsetzten im Laufe des Versuchs die Maschen des Netzes, wurden jedoch weiter wachsend nicht durch die feuchte Erde abgelenkt, sondern sie behielten in dem dunstgesättigten Luftraume, der sich in Folge des abtropfen-

¹ The unsatisfactory nature of the theories proposed to account for the descent of the radicles in the germination of seed sown by experiments; Edinburgh new philosophical journal, pag. 312—317.

den Wassers und der feuchten Umgebung gebildet hatte, ihre verticale Richtung bei. So ist dem in einfacher, aber doch sicherer Weise von Neuem der Beweis erbracht worden, dass eine psychrometrische Differenz der Luft die Wurzel zu einer Bewegung veranlassen kann; und dieser Beweis wird — aus Gründen, die schon gelegentlich der Besprechung der Knight'schen Versuche betont wurden — nicht durch den Umstand erschüttert, dass Johnson bei seinen Experimenten das Licht nicht ausgeschlossen hat. Knight's und Johnson's Arbeiten blieben leider lange Zeit unbekannt. Dutrochet, der sich vorübergehend mit unserem Gegenstande beschäftigt hatte, kannte sie nicht und fing wieder von Vorne an. Seine zu negativem Resultat führenden Versuche waren jedoch im Vergleich zu jenen der beiden Engländer so wenig sorgfältige, dass sie eigentlich nur historisches Interesse verdienen. Wie schon früher, so gab auch hier das Bestreben, die Ursache der Abwärtskrümmung der Wurzel zu finden, den Anstoss dazu, den Einfluss der Feuchtigkeit auf Wurzeln zu studiren. Dodart hegte nämlich die Ansicht (1700), dass die gewöhnliche Richtung der Wurzeln durch die Feuchtigkeit veranlasst wird; durch die Einwirkung der letzteren sollten sich diejenigen Partien der Wurzeln, auf welche sie am meisten wirkt, zusammenziehen und demzufolge nach abwärts wachsen. Ausgehend von Dodart's Idee suchte Dutrochet¹ zu prüfen, ob thatsächlich die Feuchtigkeit einen richtenden Einfluss auf die Wurzeln habe. Zu diesem Zwecke füllte er eine Schachtel, deren Boden mit Löchern versehen war, mit Erde, steckte in die letzteren Samen der gemeinen Bohne (*Phaseolus vulg.*) und hing das Ganze über den Erdboden in freier Luft auf. Aus dem Umstande, dass die Würzeln das Keimbett verliessen, eine Strecke nach abwärts wachsen und hierauf vertrockneten, schliesst Dutrochet, dass die Feuchtigkeit auf die Wurzeln nicht richtend wirkt.

Wenn bei dieser Versuchsanstellung die Wurzeln die Löcher verliessen und sich nicht wieder zurückbogen, so darf dies nicht Wunder nehmen, da ja die Trockenheit der Luft und vielleicht

¹ De la direction opposée des tiges et des racines, in den mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux etc. 2. Bd. pag. 2—5. 1837.

auch die des Keimbettes gewiss eine zu starke war, als dass die Wurzeln hätten am Leben bleiben können. Der Versuch beweist also nichts, denn es war für eine wesentliche Wachstumsbedingung, für genügende Feuchtigkeit, nicht gesorgt. Auch das Experiment, in welchem Dutrochet eine Bohne an der Seite eines nassen Schwammes wachsen liess, wobei deren Wurzel unbeeinflusst durch die Feuchtigkeit desselben vertical nach abwärts wuchs, spricht nicht im Mindesten gegen die Existenz des Hydrotropismus. Es musste sich ja in dem allseitig geschlossenen Glase, in welchem sich der Schwamm auf einer mit Wasser gefüllten Schale befand, die Luft alsbald gleichmässig mit Wasserdampf gesättigt haben. Sobald aber in der Nähe der Wurzel eine psychrometrische Differenz nicht vorhanden war, konnte auch keine Ablenkung eintreten. Nichtsdestoweniger glaubte Dutrochet auf Grund dieser Versuche, deren Mängel von Duchartre und später von Sachs genügend beleuchtet wurden, den Einfluss der Feuchtigkeit auf die Wachstumsrichtung der Wurzeln leugnen zu müssen; er sagt ausdrücklich:¹ „Que la radicule des embryons séminaux ne possède aucune tendance spéciale vers les corps humides“ und an anderer Stelle: „la radicule ne manifesta aucune tendance vers l'éponge imbibée d'eau.“

Glücklicherweise wurden dann später Knight's und Johnson's Versuche durch Duchartre² wieder an's Licht gebracht und gebührend gewürdigt. Wir verdanken ihm nicht nur einen sehr guten historischen Abriss über den Hydrotropismus, sondern auch eigene Versuche, dazu bestimmt, denselben in anderer Weise hervorzurufen, als es bisher geschehen war. In der Natur wird besonders die Wurzel der Keimlinge häufig zwischen feuchter Erde und trockener Luft entstehen. Diese Bedingungen wurden nun auch thatsächlich in Knight's und Johnson's Experimenten nachgeahmt. Duchartre kehrte jedoch dieses natürliche Verhältniss um und liess Wurzeln zwischen dunstgesättigter Luft und fast trockener Erde wachsen. Er nahm Pflanzen (*Aster*, *Veronica Lindleyana*, *Hortensia*) und umgab den Blumentopf und

¹ l. c. pag. 4 und 5.

² Influence de l'humidité sur la direction des racines. Bulletin de la société botanique de France. 1856, pag. 583.

unteren Stamtheil mit einem Glasgefäss, um durch Abschluss hier einen dampfgesättigten Raum zu erzeugen. Ein solcher musste sich bilden, da ja das in der Topferde befindliche, ferner das durch das Loch des Topfes beim Begiessen durchrieselnde Wasser, welches sich nach und nach am Boden des Glasgefässes zu einer mehrere Millimeter hohen Schichte ansammelte, beständig verdampfen konnte. Andererseits suchte Duchartre aber die Topferde möglichst trocken, gerade nur so feucht zu halten, dass die Pflanzen gut vegetirten. Oberhalb der Erde und zwar wahrscheinlich in verschiedener Entfernung von derselben — für einen Fall ist 1 Ctm. angegeben — entwickelten sich an Stämme in dem feuchten Raume Adventivwurzeln. Diese wuchsen jedoch nicht abwärts, sondern breiteten sich in der Luft entweder horizontal aus oder sie wuchsen schief aufwärts im feuchten Ranne weiter. Einzelne kamen auch aus der Erde hervor, um sich entweder an der Oberfläche derselben auszubreiten oder schief aufwärts in die feuchte Luft zu wachsen. Duchartre stellte sich nun vor, dass die Wurzeln deshalb horizontal oder schief aufwärts wachsen, weil sie durch die dunstgesättigte Luft von dem trockenen Boden abgelenkt werden. Diese Vorstellung wäre auch gewiss ganz berechtigt und wäre auch mit allen Thatsachen, die man heute über den Hydrotropismus kennt, in Einklang zu bringen. Niemand wird daran zweifeln, dass eine Wurzel, welche knapp an der Grenze zwischen trockener Erde und feuchter Luft wächst sich von ersterer wegwenden wird. Allein waren bei Duchartre's Experimenten diese Bedingungen wirklich vorhanden? Muss man nicht vielmehr annehmen, dass die Erde, in beständigem Contact mit dem dunstgesättigten Raum, bei ihrem hohen Absorptionsvermögen für Wasserdampf wenigstens in ihren obersten Schichten bald sehr feucht geworden war? War sie aber feucht, wo sollte sich dann jene psychrometrische Differenz bilden, die die Ablenkung der Wurzeln veranlassen sollte? Wenn also ein Feuchtigkeitsunterschied nicht vorhanden war, wie ist dann die von den Adventivwurzeln eingenommene Richtung zu erklären? Ich glaube, dass die in den geschilderten Versuchen entstandenen Wurzeln im Grossen und Ganzen überhaupt keine Ablenkung erfahren haben, sondern dass sie allseitig von gleicher Luftfeuchtigkeit umgeben und — wie dies ja gewöhnlich bei Neben-

wurzeln höherer Ordnung und Adventivwurzeln der Fall ist — vom Geotropismus entweder gar nicht oder sehr wenig beeinflusst, einfach in jener Richtung weiter wuchsen, in welcher sie schon aus dem Stamme heranstraten. Was die Wurzeln anbelangt, die aus der Erde hervortraten und entweder an die Oberfläche derselben sich anlegten oder in die feuchte Luft drangen, so sprechen die gerade auch nicht für eine vorhanden gewesene psychrometrische Differenz, da Wurzeln, wenn sie in ganz feuchter Erde vegetiren, ebenfalls daraus hervorkommen, und sich schief aufwärts wenden, wofern die umgebende Luft mit Wasserdampf ziemlich gesättigt ist. (Dahlien, Mays, Kartoffeln etc.) Es sind dies gewöhnlich Nebenwurzeln höherer Ordnung, welche, weil gar nicht geotropisch, einfach in der Richtung ihrer Anlage gerade weiter wachsen.

Obwohl Duchartre die Wichtigkeit einer genaueren Kenntniss vom Hydrotropismus stark betont hatte, musste doch eine lange Zeit verstreichen, bevor derselbe einer neuerlichen Prüfung unterzogen wurde. Sachs war es, der unsere Frage wieder aufnahm und in einem kurzen Aufsätze auf den Hydrotropismus die Aufmerksamkeit unter Anderem auch deshalb lenkte, weil, wie er meinte, durch ein gründlicheres Studium der genannten Erscheinung sich möglicherweise auch für das Zustandekommen der Abwärtskrümmung der Wurzel neue Gesichtspunkte eröffnen könnten. Wenn auch im Wesentlichen die schon durch Knight und Johnson über den Hydrotropismus festgestellten Thatsachen durch Sachs keine Bereicherung erfuhren, so bekundet seine Arbeit doch wegen der präciseren Fragestellung, der zahlreichen methodischen Winke und der anregenden Behandlung einschlägiger Fragen gewiss einen Fortschritt.

Um hydrotropisch gekrümmte Wurzeln zu erhalten, bediente er sich, die Johnson'sche Methode etwas modificirend, eines mit Sägespännen gefüllten und schief hängenden Siebes. Der Boden desselben bestand aus weitmaschigem Tüll, der Rand aus einem Zinkreifen. Waren die Samen — Sachs experimentirte mit *Pisum*, *Phaseolus*, *Faba*, *Zea*, *Helianthus*, *Tropaeolum*, *Ipomoea* — in die Sägespäne eingesenkt und ordentlich begossen worden, so wurde das Sieb in einem dunklen Schrank und zwar schief unter einem Neigungswinkel von 45° gegen den Horizont aufgehängt. Die nach dieser Methode angestellten Versuche lieferten ganz dieselben

Resultate, wie wir sie bereits durch Knight und Johnson kennen gelernt haben: hing das Sieb im verhältnissmässig trockenen Raume, so schmiegeten sich die Würzelchen an das feuchte Substrat an, befand sich dasselbe jedoch in nahezu dunstgesättigter Atmosphäre, so fand keine Ablenkung von der normalen Richtung statt. Dass in Folge des Schiefhängens des Siebes die Bedingungen für das Eintreten des Hydrotropismus sich günstiger gestalten mussten, als bei Horizontalstellung, ist wohl leicht ersichtlich. Indem die eine Seite der Wurzel dem feuchten Keimbett näher war, als die andere, oder mit anderen Worten, indem die eine Wurzelseite in einer feuchteren Luftschichte hing als die andere entgegengesetzte, waren die Chancen für den Hydrotropismus günstiger als es der Fall wäre, wenn das Sieb horizontal hänge; denn im letzteren Falle ist die Wurzel, sobald sie vertical aus dem Keimbett herantritt, allseitig von gleicher Luftfeuchtigkeit umgeben und unterliegt erst dann einer psychrometrischen Differenz, wenn sie durch irgend welche Nutationen aus der Lotrechten herauskommt.

Neben dem hängenden Sieb wurden auch mit Wasser getränkte und an der Unterseite mit Samen versehene Torfziegel zu hydrotropischen Versuchen verwendet, desgleichen auch feuchte Gypsplatten, Badeschwämme, mit feuchter Erde oder Sägemehl gefüllte Säcke; da jedoch die genannten Gegenstände mindere Vortheile boten, als das Sieb, so will ich mich mit dem Hinweis auf dieselben begnügen. Bisher hatte sich Niemand die Frage vorgelegt, wie so denn eine psychrometrische Differenz ein ungleiches Wachsthum an den beiden Seiten der Wurzel und damit ein Zuwenden zum feuchten Körper bedingen könne; und als Sachs endlich an diese Frage herantrat, da stellten sich gar bald solche Schwierigkeiten entgegen, dass von einer Lösung dieses interessanten Problems gar nicht die Rede sein konnte. Es wächst nämlich — und darin liegt eben die Schwierigkeit einer befriedigenden Erklärung — merkwürdigerweise die trockene Seite der Wurzel stärker (in die Länge) als die entgegengesetzte feuchte. Von Vornherein würde man nach den über das Wachsthum bekannten Erfahrungen gerade das Gegentheil vermuthen. Wie ist also dieses höchst auffallende Verhalten der Wurzel zu erklären? Sachs dachte daran, dass der Hydrotropismus

möglicherweise eine Wärmewirkung sei; das feuchte Keimbett muss, so meinte er, in Folge der beständigen Wasserverdunstung sammt den daran grenzenden Luftschichten alsbald eine Temperaturerniedrigung erleiden. Ist aber eine Abkühlung eingetreten, so wird auch die dem feuchten Substrate nähere Wurzelseite davon in stärkerem Masse betroffen werden, als die andere weiter entfernte. Da also die feuchte Seite der Wurzel kälter ist als die trockene, so wächst die letztere stärker und bedingt die hydrotropische Krümmung. Ich bin der Mühe enthoben, auf die Prüfung dieses Gedankens näher einzugehen, denn die von Sachs selbst gemachten Einwände genügen, um die Unrichtigkeit der vorgetragenen Idee darzuthun.¹ Wie schwierig eine mechanische Erklärung bei dem damaligen Stande der Kenntnisse über den Hydrotropismus erschien, geht auf's Deutlichste aus Sachs eigenen Worten hervor, wenn er sagt: „Demnach wäre also weder die gewöhnliche durch die Schwerkraft vermittelte Abwärtskrümmung, noch die einseitige Einwirkung feuchter Körper auf die Wurzelrichtung bis jetzt erklärt; zu dem alten Räthsel ist ein neues hinzugekommen.“²

Soweit war man in der Erforschung des Hydrotropismus gekommen, als Charles Darwin in seinem inhaltsreichen Werke „über das Bewegungsvermögen der Pflanzen“³ die auf den ersten Blick höchst merkwürdig erscheinende Ansicht aussprach, dass die „Empfindlichkeit gegen eine Verschiedenheit in dem Feuchtigkeitsgehalte der Luft auf den beiden Seiten eines Würzelchens in der Spitze ihren Sitz hat, welche einen gewissen Reiz dem oberen Theile überliefert und hierdurch ihn nach der Feuchtigkeitsquelle hinzubiegen veranlasst“. Also die Spitze und nicht der darüberliegende Theil sollte unmittelbar von der psychrometrischen Differenz beeinflusst werden.

Da diese ganz neue Auffassung, durch welche die Wurzelspitze als ein höchst empfindliches Organ gekennzeichnet wird,

¹ l. c. p. 217.

² l. c. p. 219.

³ The power of movement in plants, London, John Murray 1880. Deutsche Übersetzung v. J. Victor Curus. Stuttgart, Schweizerbart 1881, pag. 154—159.

von der grössten Tragweite ist, da ferner die darauf bezugnehmenden Experimente, wie von Wiesner¹ zuerst ganz mit Recht hervorgehoben wurde, nicht jene Exactheit an sich tragen, um als einwurfsfrei zu gelten, so werde ich im experimentellen Theil meiner Arbeit noch des Ausführlichen darauf zurückkommen. Hier im historischen Theil will ich nur kurz die von Darwin angestellten Versuche erwähnen und die Methode, deren er sich dabei bediente, auseinandersetzen. Er cultivirte in ganz derselben Weise wie Sachs Keimlinge von *Phaseolus multiflorus*, *Vicia Faba*, *Avena sativa*, *Triticum vulgare* in einem schiefhängenden Sieb. Um nun zu prüfen, ob die Wurzelspitze oder die darangrenzende Region von der Feuchtigkeit beeinflusst wird, überzog er die Spitze der aus dem Sieb vertical heraustretenden Würzelehen in einer 1—2 Mm. laugen Strecke mit einem breitartigem Gemisch aus Lampenruss und Olivenöl. Die Mehrzahl also behandelter Würzelehen wurde nicht hydrotropisch, während unter sonst gleichen Bedingungen stehende, aber nicht eingölte Würzelehen sich meistens dem feuchten Substrat zuwandten; den Umstand, dass nach 1—2 Tagen einzelne trotz des Ölüberzuges von ihrer normalen Richtung abgelenkt wurden, erklärt Darwin damit, dass die Ölkappe durch das endliche Auswachsen der Spitze in ein feines Netz ausgezogen wurde, durch dessen Maschen hindurch die Feuchtigkeit die Spitze beeinflussen konnte. Wenn gleich ich mich auf Grund eigener Untersuchungen von der Richtigkeit der Darwin'schen Idee über die Function der Wurzelspitze der Feuchtigkeit gegenüber überzeugt habe, so kann ich doch den Ausführungen Wiesner's² und den später darauf publicirten Detlefsen's, welche die Beweiskraft der Darwin'schen Versuche in Abrede stellten, nur beistimmen. Wiesner hat mit vollem Recht darauf aufmerksam gemacht, dass die Wurzel, deren Spitze ja nach den Untersuchungen von Darwin als ein höchst empfindliches Organ anzusehen ist, möglicherweise durch den Ölüberzug — abgesehen von dem mangelhaften Sauer-

¹ Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Eine kritische Studie über das gleichnamige Werk von Ch. Darwin nebst neuen Untersuchungen. Wien, 1881, pag. 131.

² l. c. pag. 131.

stoffzutritt — in einen abnormen Zustand kommt und deshalb auf einseitig wirkende Feuchtigkeit gar nicht reagirt. Und ich füge weiter hinzu: ist es denn, besonders bei Anwendung eines Siebes, wo man also nicht jede Wurzel bequem handhaben kann, überhaupt möglich, das Ölgemisch mit jener Gleichmässigkeit um die Spitze aufzutragen, dass Darwin'sche Krümmung ausgeschlossen ist? Muss man nicht vielmehr annehmen, dass der Ölbrei an der einen Seite in dickerer Schicht aufgetragen wurde, als an einer anderen, dass er auf einer Seite höher hinaufkroch, als vielleicht auf der entgegengesetzten? Diese Umstände würden aber, wie aus den Versuchen Darwin's¹ und Wiesner's² über die Empfindlichkeit der Wurzelspitze hervorgeht, genügen, Darwin'sche Krümmung hervorzurufen — vorausgesetzt, dass das angewandte Ölrußgemisch einen ähnlichen Einfluss auf die Wurzelspitze auszuüben vermag wie Gummi, Schellack etc.³ Dass dies aber wirklich der Fall ist, davon habe ich mich durch Versuche direct überzeugt. Man könnte also mit Recht den Verdacht hegen, dass vielleicht die psychrometrische Differenz die wachsende Region trotz des an der Spitze angebrachten Feuchtigkeitsschirmes in der gewöhnlichen Weise beeinflusste, dass aber gleichzeitig aus den eben dargelegten Gründen auch Darwin'sche Krümmung eintrat, welche, weil gerade im entgegengesetzten Sinne wirkend, das Zustandekommen der hydrotropischen Krümmung verhinderte. Selbst die vertical gebliebenen Wurzeln konnten auf beide Einflüsse, nämlich auf die psychrometrische Differenz und auf den Ölüberzug reagirt haben, ohne dass die Reaction zum Ausdruck gekommen wäre. Hydrotropismus und Darwin'sche Krümmung bekämpften einander derart, dass die Gleichgewichtslage mit der Lothrechten zusammenfiel.

Ganz dieselben Erwägungen gelten auch für jene Versuche, bei welchen die Wurzelspitze durch Höllenstein getödtet wurde. Trotz der erstaunlich grossen Anzahl der in Darwin's Buche

¹ l. c. pag. 126.

² l. c. pag. 139.

³ Dass diese Stoffe es sind, welche die Darwin'sche Krümmung hervorzurufen und nicht, wie Darwin meinte, der Druck der darauf klebenden Papierstücke, hat Wiesner überzeugend dargegan l. c. pag. 144.

veröffentlichten Versuche, ist seine Idee von der Empfindlichkeit der Wurzelspitze nicht einer so streng methodischen Prüfung unterzogen worden, wie es bei der Wichtigkeit des Gegenstandes wünschenswerth gewesen wäre. Dies hat zuerst Wiesner betont. Er selbst neigt sich zwar der Ansicht hin, dass nicht die Spitze, sondern unmittelbar die wachsende Region der Wurzel beeinflusst wird, allein er drückt sich darüber, weil er gerade bei den hydrotropischen Versuchen zu keinem völlig sicheren Resultat kam, sehr vorsichtig aus.

Ganz entschieden gegen Darwin's Ansicht trat jedoch Detlefsen an.¹ Indem er die Resultate, zu welchen Darwin gelangte, für falsch erklärt, stellt er sich auf den von den Physiologen früher eingenommenen Standpunkt: dass nicht die Spitze, sondern die darüber liegende ganze wachsende Region von der Feuchtigkeit gereizt wird. Leider beschreibt der genannte Forscher nur einen einzigen mit sechs Erbsenwurzeln ausgeführten Versuch und diesem kommt jedoch gewiss nicht jene Beweiskraft zu, die ihm von Detlefsen beigegeben wird.

Die Frage über die Bedeutung der Wurzelspitze beim Hydrotropismus ist also noch eine offene. Da der Gegenstand zweifelsohne von der grössten Wichtigkeit ist, so habe ich denselben einer neuerlichen Prüfung unterzogen und werde darüber ausführlich in einem späteren Abschnitt berichten. Im Jahre 1881 hat E. Mer² den Versuch gemacht, für den Hydrotropismus eine Erklärung zu geben.

Nach Mer hat derselbe gar nichts Räthselhaftes an sich, sondern er lässt sich vollständig aus den zwischen Geotropismus und Längenwachsthum bestehenden Beziehungen erklären. (Il résulte, que l'hydrotropisme ne paraît pas être une faculté spéciale, instinctive de la racine, ainsi qu'on semble l'avoir admis jusqu'ici.) Die Annahme, dass der Geotropismus bei der Abnahme des Längenwachsthums stets geringer wird, ja sogar vollkommen

¹ Über die von Ch. Darwin behauptete Gehirnfunktion der Wurzelspitzen. In den Arb. d. bot. Instit. in Würzburg, II. Band, 4. Heft, pag. 646—647.

² De l'hydrotropisme des racines. Bull. Soc. bot. de France XXVIII. Nr. 3, pag. 115—121.

verschwindet, wenn die Intensität des Längenwachsthums unter eine bestimmte Grenze sinkt — ferner die von ihm constatirte Erscheinung, dass das Längenwachstum der Wurzel bei dem Übergange aus einem Mittel in ein anderes auffallend verlangsamt wird, werden herangezogen, um das Anschmiegen der Wurzeln an feuchte Körper zu erklären. Man denkt sich die Sache ungefähr so: Dringt eine vertical wachsende Wurzel aus feuchter Erde in trockene Luft, so wird ihr Längenwachstum bei dem Übergange in das neue Medium sehr verlangsamt; in Folge dessen sinkt die geotropische Krümmungsfähigkeit auf ein Minimum. Da nun gleichzeitig bei dem Übertritt aus dem feuchten Substrat in trockene Luft die Wurzel oft die Verticale verlässt, und knapp hinter der Spitze reichlich lange Wurzelhaare entstehen, welche die träge wachsende Wurzel an dem feuchten Boden anheften, so wird dieselbe gewissermassen gezwungen, demselben sich anzulegen und hier weiter zu wachsen.

Leider ist dieser Erklärungsversuch mit den Thatsachen nicht in Einklang zu bringen. Wenn es auch wahrscheinlich ist, dass der Geotropismus bei schwach wachsenden Wurzeln geringer zu sein pflegt, als bei gut ernährten, so ist er doch niemals so schwach, dass die Wurzel nicht das beständige Bestreben hätte, nach abwärts zu wachsen, wie man sich an in ziemlich trockenem Raume horizontal aufgehängten Zeawurzeln überzeugen kann. Man würde einwenden, dass nach seinen Versuchen auf wenig feuchtem Sande keimende Linsen nicht das Vermögen besitzen, sich mit den Wurzeln in denselben einzubohren, sondern mit der Spitze den Boden berührend, auf dem Substrat einherkriechen; er meint, sie seien, weil mit Wurzelhaaren und mit Nebenwurzeln nicht versehen, bei der schlechten Ernährung gar nicht geotropisch und vergisst dabei, dass eine Einbohrung, ein gewaltsames Beiseiteschieben der Sandtheilehen durch die Spitze erst dann eintreten kann, wenn die Wurzel irgend einen Rückhalt gefunden hat, wo sie sich anstemmen kann.

Doch ganz abgesehen davon, gibt Mer's Ansicht über die höchst wichtige Thatsache gar keinen Aufschluss, dass Wurzeln, wenn sie parallel und in einiger Entfernung von einer verticalen feuchten Wand (Torfziegel etc.) aufgehängt werden, sich gleichsinnig zu dieser hinwenden. Warum krümmen sich alle —

von einer Anheftung durch Wurzelhaare kann ja hier nicht die Rede sein, die Wurzeln hängen ja längs ihrer ganzen Ausdehnung frei in der Luft — nach derselben Seite hin, nämlich zur feuchten Fläche? Die Unmöglichkeit mit Hilfe der Mer'schen Annahmen, selbst wenn man sie sämmtlich theilen würde, das Verhalten also aufgehängter Würzelehen zu erklären, genügt allein, seine für den Hydrotropismus gegebene Erklärung als verunglückt zu erweisen.

Man muss sich, da doch der Hydrotropismus schon im vorigen Jahrhundert bekannt war, geradezu wundern, dass die Frage, ob auch oberirdische Pflanzentheile in ihrer Wachstumsrichtung von psychrometrischen Differenzen beeinflusst werden, erst verhältnissmässig spät aufgetaucht ist. Geprüft wurden nur die Sporangienträger von *Phycomyces nitens*.

Nach einer Beobachtung von Sachs¹ stellen sich die Fruchträger dieses Pilzes, wenn durch Rotation Geotropismus und Heliotropismus ausgeschlossen wird, senkrecht auf das Substrat, während die Mycelzfäden in dasselbe eindringen. Die von demselben Forscher bestimmt ausgesprochene Vermuthung, dass es die Feuchtigkeit sein könnte, welche die Sporangienträger in die auf das Substrat senkrechte Lage bringe, wurde von J. Wortmann² einer genaueren Prüfung unterzogen und zwar mit positivem Resultat. Werden die Fruchträger von *Phycomyces* in unmittelbarer Nähe eines feuchten Körpers (durchnässte Pappplatte) gezogen und dafür gesorgt, dass die Feuchtigkeit des Substrates durch eine Glasplatte abgeschlossen wird, so krümmen sich dieselben von der feuchten Wand weg. Der Ablenkungswinkel von der Verticalen betrug im günstigsten Falle 90°. Wurde derselbe Versuch jedoch nur mit der Modification angestellt, dass neben dem Pilz anstatt einer feuchten, eine trockene Platte stand, so erfolgte keine Krümmung, zum Beweise, dass es nicht die Masse der Wand, sondern lediglich die Feuchtigkeit allein war, welche die Wegkrümmung veranlasste. Unentschieden blieb bei

¹ Über Ausschliessung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen während des Wachstums. Arb. d. bot. Instit. in Würzburg. II. Bd., 1879, pag. 209.

² Ein Beitrag zur Biologie der Mucorineen. Bot. Ztg. 1881, Sp. 368 etc.

Wortmann's Versuchen, ob das Mycelium auf Feuchtigkeit reagirt oder nicht.

Es tritt also hier dieselbe Erscheinung auf, wie beim Helio- und Geotropismus: denn gleich wie Schwerkraft und Licht (jede Kraft für sich) an Pflanzenorganen gerade entgegengesetzte Richtungs- bewegungen hervorrufen können, so auch die psychrometrische Differenz. Wurzeln und Phycomyces-Fruchtträger werden von derselben in entgegengesetztem Sinne beeinflusst, die ersteren sind, wie ich mich von nun an ausdrücken will, positiv hydrotropisch, die letzteren dagegen negativ hydrotropisch.

Indem wir Schritt für Schritt die historische Entwicklung unserer dermaligen Kenntnisse über den Hydrotropismus verfolgten, bildete sich zugleich wie von selbst auch jener Fragenkreis hervor, der noch seiner Lösung harret. Diese aber herbeizuführen, bezwecken die folgenden eigenen Untersuchungen.

Hydrotropismus der Wurzeln.

I.

Ein neuer zur Beobachtung des Hydrotropismus geeigneter Apparat. (Vgl. d. Tafel.)

Als ich meine Untersuchungen begann, wollte ich, um hydrotropisch gekrümmte Wurzeln zu erhalten, anfänglich nach den bisher gebräuchlichen Methoden vorgehen; allein da mir diese nicht solche Resultate lieferten, wie sie mir wünschenswerth erschienen, so cultivirte ich die Wurzeln auf einem Apparat, der, weil er sich als höchst praktisch und vorthellhaft erwies, im Folgenden beschrieben werden soll. Er besteht aus einem etwa 13—19 Ctm. langen und 14—15 Ctm. breiten soliden Thontrichter, dessen von zahlreichen zur Seite bliekenden Löchern durchbohrter Rand *t* sich etwa 1 Ctm. senkrecht aufwärts erhebt. Der letztere bildet demnach eine Art Ringwall, der einerseits den Wurzeln *w* durch die Löcher den Durchtritt gestattet, andererseits aber das Herabgleiten der die Samen bedeckenden Sägespäne *s* verhindert. Wurde ein solcher Trichter zum Versuche benützt, so liess ich denselben etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunde unter Wasser

getaucht liegen, während welcher Zeit der sehr poröse Thon sich mit Wasser vollständig vollzog. Dann wurde der Trichter mit seinem Stiel in ein mit Wasser vollständig gefülltes Hyazinthen-glas gestellt, was vollständig genigte, um ihn tagelang gleich-mässig feucht zu erhalten. Sollte der Thon nicht so viel Wasser auffangen, als er durch Verdunstung an seiner Oberfläche ver-liert, so empfiehlt es sich, die sich abdachende Fläche des Trichters sammt einem Theil des Stiels mit einem Filterpapiermantel *p* zu umgeben. Dies hat auch den Vortheil, dass die hydrotropisch gewordene Wurzel nunmehr sich viel besser mit ihren Wurzel-haaren festankern kann, als an dem nackten Thon. Ist der Trichter in der angegebenen Weise vorbereitet worden, so werden die Keimlinge mit ihren 1—3 Ctm. langen Würzelehen, so auf die obere plane Fläche desselben gelegt, dass gerade nur die Wurzelspitzen aus den Löchern des Randes hervorkommen. Hierauf werden die Samen — sehr schön gelangt der Versuch mit Zea-Mays — und die Wurzeln mit einer 1—2 Ctm. hohen nassen Sägemehl-schichte bedeckt und der im Wasser stehende Trichter in einem finsternen Kasten bei einer Temperatur von ungefähr 18—20° C. aufgestellt. Der Raum, in welchem der Trichter steht, darf nicht allzu trocken sein, der Feuchtigkeitsgrad meines Versuchskastens war gewöhnlich 72. Betrachtet man nun im Laufe des Versuchs die Würzelehen, so sieht man, wie dieselben aus den Löchern hervor-kommen, sich zuerst geotropisch nach abwärts krümmen¹ und sich dann im scharfen Bogen rasch dem feuchten Papiere (oder Thon) nähern, um demselben mehr minder anliegend hier weiter zu wachsen. Die am Schlusse der Abhandlung beigegebene Tafel stellt das naturgetreue Bild eines mit jungen Zea-Keimlingen besetzten Thontrichters dar.² Die Würzelehen befinden sich auf

¹ Für gewisse Versuche, bei welchen man diese geotropische Krüm-mung vermeiden will, empfiehlt es sich, einen Trichter zu verwenden, dessen Löcher nicht zur Seite, sondern nach abwärts gerichtet sind. Zu diesem Zwecke müsste der Trichterrand einen Centimeter etwa horizontal vorstehen, hier mit Löchern versehen sein und sich alsdann in derselben Weise wie bei dem gewöhnlichen Trichter senkrecht erheben. Die Würzelehen würden dann nicht horizontal durch die Löcher gesteckt werden, sondern gleich vertical.

² Für die gelungene Ausführung der Tafel bin ich meinem Collegen Herrn Dr. P furtscheller zu grossem Dank verpflichtet.

demselben 48 Stunden und sind bereits wundersehön hydrotropisch gekrümmt. Sie legen sich entweder mit der feuchten Seite ganz dem Trichter an oder sie kriechen in einer flachen Wellenlinie auf demselben einher oder aber — und dies geschieht besonders dann, wenn der Neigungswinkel der sich kegelförmig abdaehenden Trichterwand mit dem Horizont ein sehr kleiner ist, sie stehen streckenweise beiläufig parallel zur feuchten Fläche, ähnlich sowie die rechts am Ende liegende Wurzel *w*.

Nach wenigen Tagen treten an den Hauptwurzeln zahlreiche Nebenwurzeln erster und höherer Ordnung auf, welche, mögen sie an welcher Seite der Hauptwurzeln immer angelegt werden, sich stets dem feuchten Trichter zuwenden, und demselben sich dicht anschmiegend hier schief nach abwärts wachsen. Wird derselbe Versuch mit dem Trichter unter einem durch eine dünne Wasserschicht abgesperrten Glassturz (Mikroskopsturz), also im dunstgesättigten Raume gemacht, so bieten die Wurzeln ein wesentlich anderes Bild: sie streben nicht dem feuchten Trichter zu, sondern wachsen einfach vertical abwärts. Man kann den Einfluss der psychrometrischen Differenz und der gleichmässigen Luftfeuchtigkeit auf wachsende Wurzeln auch an ein und demselben Trichter demonstrieren, man lässt einfach die Wurzeln auf demselben hydrotropisch werden und gibt dann, wenn sie die in der Tafel bezeichnete Lage und Länge erreicht haben, den Glassturz darüber. Von diesem Augenblicke geben sie ihre bisherige Richtung sofort auf, um vertical weiter zu wachsen. Ich operirte mit Trichtern von verschiedener Grösse. Der Neigungswinkel der zum Stiele abfallenden Trichterwand mit der horizontalen ist für hydrotropische Versuche nicht gleichgiltig. Er soll nicht unter 40° sinken. Ist nämlich dieser Winkel kleiner, so gelangen die an einen solchen Trichter sich anlegenden Wurzeln in eine für den positiven Geotropismus so günstige Lage, dass der letztere den Hydrotropismus besiegt und die Wurzel alsbald in die lothrechte Richtung bringt, womit dieselbe aber zugleich in eine solche Entfernung von der feuchten Fläche kommt, dass sie auf die hier vorhandene, gewiss sehr kleine psychrometrische Differenz nicht mehr reagirt. Legt man beispielsweise bei Ausschluss von Licht auf eine allseitig mit feuchtem Filterpapier belegte, horizontal hängende Glasplatte Keimlinge (*Phuscolus*,

Zea, Brassica etc.), deren Wurzelspitzen gerade über den Rand ragen, so beginnen sich dieselben als bald längs der Dicke der Platte geotropisch abwärts, knapp unterhalb derselben senkrecht darauf, nämlich hydrotropisch zu krümmen; hier an der Unterseite der Platte wachsen sie gewöhnlich nur eine sehr kurze Strecke weiter; die Wurzel kann in der horizontalen Lage dem Einflusse der Schwerkraft nicht widerstehen und wendet sich nach kurzer Zeit nach abwärts.

Die im Vorstehenden angegebene „Trichtermethode“ bietet, abgesehen davon, dass der Hydrotropismus durch dieselbe in sehr instructiver Weise demonstriert wird, mannigfache Vortheile dar: der ganze Apparat ist ungemein leicht transportabel und kann an jedem beliebigen Orte leicht untergebracht werden. Ergestattet leicht das Verhalten der Wurzeln im trockenen und feuchten Raume zu beobachten. Indem der Trichter das Wasser von selbst aufsaugt, erhält er seine Oberfläche beständig gleichmässig feucht und macht das Begiessen also eine plötzliche Zufuhr von viel Wasser ganz unnöthig. Dies ist aber von grosser Bedeutung, weil wie später noch erörtert werden wird, die dem Substrate anliegenden Wurzeln, wofern ihnen von einer Seite auf einmal viel Wasser geboten wird, Turgescenzenkrümmungen eintreten, die, besonders bei verhältnissmässig wasserarmen Wurzeln, fast momentan eine Wegkrümmung vom Substrat und hiermit dem Beobachter unwillkommene Störungen veranlassen.

II.

Der Hydrotropismus ist eine Wachsthumsercheinung.

Dass der Heliotropismus und Geotropismus als Wachsthumsercheinungen anzufassen sind, darüber kann nach den Untersuchungen von Wiesner¹ und Frank² kein Zweifel bestehen. Über den Hydrotropismus liegen in dieser Hinsicht keine genaueren

¹ Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche etc. I. Th. p. 58 etc. 39. Bd. d. Denkschr. d. math. naturw. Classe d. kais. Akad. d. Wissensch. (1878).

² Beiträge zur Pflanzenphysiologie p. 35. Leipzig 1868.

Beobachtungen vor. Man hat zwar stets vermuthet, dass die Ablenkung der Würzelchen von ihrer normalen Richtung durch feuchte Körper gleichfalls eine Wachsthumsercheinung ist und hat öfters angegeben, dass die hydrotropische Krümmung sich oberhalb der Wurzelspitze vollzieht — niemand aber hat genauere Messungen darüber angestellt, niemand hat geprüft, ob der Hydrotropismus sich nur unter den Wachstumsbedingungen vollzieht und ob nicht etwa die eingetretenen Krümmungen durch blosse einseitige Turgorerhöhung zu Stande kommen, ohne Intervention von Wachsthum.

Um zuerst darüber ins Klare zu kommen, ob die sich beim Hydrotropismus krümmende Zone mit der wachsenden Region zusammenfällt oder nicht, prüfte ich diesbezüglich eine Anzahl von Zea-Wurzeln, welche sich für hydrotropische Versuche wegen ihrer ausserordentlichen Empfindlichkeit psychrometrischen Differenzen gegenüber ganz besonders eignen.

Die etwa 2 Ctm. langen, im feuchten Sägemehl (vertical) erzeugten, fast vollkommen geraden Wurzeln wurden in äquidistanten Entfernungen von 1 Mm. mit Tusch markirt. Die erste Marke befand sich genau 1 Mm. von der Spitze entfernt. Hierauf steckte ich, nachdem die übrigen Keimlingstheile (Früchte und plumula) in nasse Baumwolle eingestülft worden waren, die Wurzeln durch die in einer Reihe stehenden Löcher¹ einer quadratförmigen Glasplatte und fixirte dieselben in einer bestimmten Lage, indem ich die Maiskörner mittelst Nadeln an neben den Löchern angesiegelten Korken befestigte. An der Unterseite der Glasplatte war parallel zu den vertikal herabhängenden Wurzeln und etwa 2—3 Mm. davon entfernt eine vollständig mit Wasser vollgesogene Pappendeckelplatte angebracht, welche durch einen in ein Wassergefäss tauchenden Papierstreifen fortwährend gleichmässig feucht erhalten wurde. Wird die horizontal liegende Glasplatte an der rechten und linken Seite in passender Weise gestützt, so befinden sich oberhalb derselben die feucht gehaltenen und durch ein umgekehrtes Becherglas vor Verdampfung geschützten Maiskörner, unterhalb aber

¹ In einer solchen 9 Ctm. langen Glasplatte befanden sich in gleichen Entfernungen von einander 3 Löcher, deren Durchmesser 3 Mm. betrug.

lingen vertikal nach abwärts die Wurzeln in nächster Nähe der feuchten Platte. Bei dieser besonders für feinere Versuche höchst empfehlenswerthen Methode machte sich in der Umgebung der Wurzeln eine so günstige Feuchtigkeitsdifferenz geltend, dass der Hydrotropismus sich schon nach 6—8 Stunden einstellte. Alle Versuche wurden in dem schon genannten Dunkelkasten bei einer Temperatur von 16—18° C. angestellt. Von 13 in dieser Weise untersuchten Wurzeln krümmten sich 10 sehr schön zur feuchten Platte. Die andenselben vorgenommenen Messungen sind in der folgenden Tabelle enthalten.

Bezeichnung der Wurzel.	Grösse der markirten Distanzen in Mm. von der Spitze nach rückwärts. Bei den Wurzeln 1 und 2 nach 17 Stunden bei 3—10 nach 48 Stunden.	Länge des gekrümmten Wurzelendes in Mm.
Nr. 1	1·2, 3·0, 3·4, 1·5, 1·0	7·5
„ 2	1·5, 2·9, 4·0, 2·2, 1·0	10·5
„ 3	2·5, 9·0, 10·0, 3·5, 2·0, 1·5, 1·0	28·5
„ 4	2·0, 5·0, 3·8, 2·2, 1·5, 1·0	11·0
„ 5	1·0, 2·0, 4·0, 2·0, 1·5, 1·0	9·0
„ 6	1·4, 3·0, 4·5, 2·0, 1 2, 1·0	12·0
„ 7	3·0, 10·0, 4·0, 1·5, 1·0	19·0
„ 8	8·0, 11·0, 3·0, 1·5, 1·0	24·0
„ 9	5·0, 16·5, 4·0, 2·5, 1·0	25·5
„ 10	3·0, 7·5, 4·5, 1·5, 1·0	15·0

Die vorstehenden Zahlen beweisen 1. dass die wachsende Region bei *Zea-Mays*, die Spitze eingerechnet, gewöhnlich nicht 6 Mm. übersteigt, 2. dass nur innerhalb dieser wachsenden Region sich die Krümmung vollzieht und dass sie, wie ich noch hinzufügen kann, gerade dort am prägnantesten auftritt, wo die Streckung der Wurzel ihr Maximum erreicht. Versuche mit *Pisum sativum* lehrten im Wesentlichen dasselbe.

Wenn der Hydrotropismus eine Wachsthumsercheinung ist, so kann derselbe auch nur unter den Wachsthumbedingungen zu Stande kommen. Würde durch das Experiment ein beim Wachsthum wesentlich beteiligter Factor z. B. die nöthige Wärme ausgeschlossen und der Hydrotropismus hierbei unterbleiben, so spricht dies eben dafür, dass wir es bei demselben mit einem Wachsthumphänomen zu thun haben. Als ich in derselben Weise wie oben Zea-Keimlinge mit ihren Wurzeln in unmittelbarer Nähe (3 Mm.) einer nassen Pappendeckelplatte aufhing und zwar bei einer Temperatur von nur 6—7° C. — das Temperaturminimum für Wachsthum liegt bei Zea nach Köppen¹ bei 9.6° C. — so trat weder eine Verlängerung noch eine hydrotropische Krümmung ein.

Bezeichnung der Wurzeln	Länge der Wurzeln am Beginne des Versuchs	Länge der Wurzeln nach 48 Stunden	Anmerkung
Nr. 1	12 Mm.	12 Mm.	Alle Wurzeln blieben gerade.
2	15 "	15 "	
3	14 "	14 "	
4	18 "	18 "	
5	12 "	12 "	
6	13 "	13 "	

Obwohl die Wurzeln während der 48 Stunden gar nicht gewachsen waren, so blieben sie doch gesund und turgeszent, denn als ich hierauf die Temperatur des dunklen Versuchskastens auf 14° erhöhte, begannen sie alsbald zu wachsen und sich im scharfen Bogen zur feuchten Platte zu wenden. Beweist schon dieser Versuch mit grosser Sicherheit, dass der Hydrotropismus in einer wichtigen Relation zum Wachsthum steht und dass er sich nur unter Intervention des letzteren vollzieht, so spricht nicht minder die Thatsache dafür, dass hydrotropisch gekrümmte

¹ Citirt nach Pfeffer's Pflanzenphysiologie II. Bd. p. 127. Leipzig 1881.

Wurzeln durch Plasmolyse nicht gerade werden. Derartige Wurzeln können 24 Stunden lang in 15% Salzlösung liegen, ohne ihre Krümmungen einzubüssen. Es wäre wohl möglich, dass ein kleiner Theil der Krümmung, weil auf einseitiger Turgorerhöhung beruhend, durch das Einlegen in die Salzlösung aufgehoben wird; obwohl ich mich durch Bestimmung der Krümmungsradien bemühte dies zu constatiren, kam ich doch zu keinen entscheidenden Resultaten. Nur das Eine kam mit Sicherheit behauptet werden, dass die Krümmung zum grössten Theil nicht auf erhöhtem Turgor beruht, sondern auf Wachsthum. Auf Grund der gemachten Versuche sind wir zu folgenden Behauptungen berechtigt:

Die hydrotropische Krümmung vollzieht sich nur innerhalb der wachsenden Region.

Die Krümmung unterbleibt, falls die Temperatur tiefer liegt als das für das Wachsthum nöthige Temperatur-Minimum. Die Krümmung ist nicht eine direkte Folge von grösserem Turgor auf der convexen Seite.

Diese drei gewonnenen Prämissen gestatten den Schluss, dass der Hydrotropismus eine Wachsthumsercheinung ist.

Im Anschlusse daran soll hier eine Wurzelkrümmung besprochen werden, welche zwar bei hydrotropischen Versuchen sehr häufig eintritt, aber mit dem Hydrotropismus gar nichts zu thun hat und von demselben streng geschieden werden muss. Ciesielski¹ hat diese Krümmung zuerst genauer beobachtet, jedoch falsch erklärt. Legt man eine Wurzel nur mit einer Kante horizontal auf eine Wasserfläche, so krümmt sich dieselbe in der gewöhnlichen Krümmungszone nach aufwärts, wodurch die Spitze 3—4 Mm. über dem Wasserniveau zu liegen kommt. Richtig gedeutet wurde diese Beobachtung zuerst von Sachs.² Da dieser Versuch am besten mit einer etwas welk gewordenen Wurzel gelingt und die Krümmung sich oft innerhalb einer Minute vollzieht, so schliesst Sachs daraus mit Recht, dass die

¹ Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel, in Cohn's Beiträgen zur Biologie der Pflanzen. I. Bd. II. Heft, p. 25.

² Arb. d. bot. Instit. in Würzburg. III. Heft, p. 397.

Ursache derselben eine durch energische Wasseraufnahme einseitige Turgordehnung ist. Die die Wasseroberfläche berührenden Zellen nehmen rasch Wasser auf, verlängern sich und bewirken somit die Aufwärtskrümmung.

Dass diese mit dem Wachstum nichts zu thun hat, geht mit voller Sicherheit aus einem Versuche Wiesner's¹ hervor, der das Eintreten dieser Krümmung auch auf einer schmelzenden Eisplatte constatirte.

Diese Krümmung ist es nun, welche, wie ich fand, auch dann eintritt, wenn zwei entgegengesetzte Seiten der Wurzel einer bedeutenderen psychrometrischen Differenz ausgesetzt sind. Jeder, der hydrotropische Versuche anstellt, wird gar bald die Wahrnehmung machen, dass solche Wurzeln in der ersten halben Stunde, mitunter noch viel früher, sich häufig von der feuchteren Luftschichte wegwenden, — ein im Experimente höchst störender Umstand, weil dadurch die Wurzeln in eine Entfernung von dem feuchten Körper gelangen, in welcher die psychrometrische Differenz wegen ihrer Kleinheit keinen Hydrotropismus hervorzurufen vermag. Diese mit keiner nachweisbaren Verlängerung der Wurzel verbundene Krümmung beruht offenbar wie die durch einseitige Berührung mit Wasser veranlasste auf denselben Ursachen; hängt eine Wurzel in der Nähe eines feuchten Körpers, so transpirirt die von demselben abgewendete Seite gewiss mehr als die entgegengesetzte; da die erstere mithin in Folge der starken Transpiration kürzer wird als die andere, so muss nothwendigerweise die verschiedene Turgorgröße auf den beiden Seiten zu einer Wegkrümmung führen.

Die Kenntniss dieser Thatsache ist nicht ohne Bedeutung, weil sie lehrt, dass die Tendenz zu dieser Krümmung erst überwunden werden muss, wenn die hydrotropische Krümmung zum Ausdruck kommen soll.

¹ Bewegungsvermögen p. 32.

III.

Über die Function der Wurzelspitze beim Hydrotropismus.

Im historischen Abschnitte dieser Abhandlung wurde schon dargelegt, dass Darwin beim Zustandekommen des Hydrotropismus der Wurzelspitze eine besondere Function zuschrieb.¹ Nach dem genannten Forscher wird nicht die wachsende Region, wie man bisher annahm, von der psychrometrischen Differenz direkt beeinflusst, sondern nur die Spitze; diese ist es, welche gereizt wird und den aufgenommenen Reiz auf die darüber liegende Region überträgt. Leider sind jedoch die von Darwin zur Begründung dieser Idee angestellten zahlreichen und mühevollen Experimente nicht von jener methodischen Exaktheit, um als beweiskräftig zu gelten — ein Umstand, den Wiesner² zuerst kritisch beleuchtete. Indem ich diesbezüglich auf den historischen Abschnitt verweise, will ich es hier nicht unterlassen der schon genannten Arbeit Detlefsens³ zu gedenken, in welcher sich derselbe entschieden gegen Darwins Idee aussprach. Er erklärt die von Darwin auf Grund seiner Versuche erhaltenen Schlüsse für falsch und stellt sich auf den von den Physiologen früher eingenommenen Standpunkt: dass die ganze wachsende Region und nicht die Spitze von der ungleichen Feuchtigkeit beeinflusst wird. Leider beschreibt der genannte Forscher nur einen einzigen auf diese Frage bezugnehmenden Versuch und diesem kommt meiner Meinung nach nicht jene Beweiskraft zu, die ihm von Detlefsen zugeschrieben wird.

Sechs Erbsenwurzeln, deren Spitzen in einer Ausdehnung von genau 2 Mm. gekappt wurden, wurden vertical abwärts hängend, 2 Mm. entfernt von der feuchten Fläche eines Torfziegels in passender Weise befestigt. Das Ganze kam in eine dunkle Kammer, deren Temperatur constant 10° C. betrug. „Schon nach 24 Stunden, sagt Detlefsen, hatten sich vier Wurzeln gegen den Torfziegel gekrümmt. Drei, deren Krümmungsebene genau senkrecht auf der nassen Oberfläche stand, lagen derselben

¹ L. c. p. 145.

² L. c. Bewegungsvermögen, p. 130.

³ L. c. p. 646—647.

mit ihrem unteren Ende fest an, während das untere Ende der vierten, die zugleich eine unbedeutende seitliche Krümmung gemacht hatte, sich um 1 Mm. dem Torfstück genähert hatte. . . .

Nur von zwei Wurzeln hatten sich die unteren Enden unter gleichzeitiger seitlicher Krümmung bei Beginn des Versuchs etwas von der nassen Oberfläche entfernt, doch verminderte sich ihre Krümmung schon im Laufe des zweiten Tages.“

Vor Allem erscheint es auffallend, dass dieser Versuch, der doch unter möglichst günstigen Wachstumsbedingungen hätte vollzogen werden sollen, bei einer Temperatur von nur 10° C. angestellt wurde. Da das Temperatur-Minimum für das Wachstum von *Pisum sativum* nach Köppen¹ bei 6·7° C. liegt, so dürften wohl die im Versuche benützten Wurzeln, zumal ihre Temperatur in Folge der verhältnissmässig grossen verdunstenden Oberfläche noch tiefer als 10°, somit nicht sehr weit von dem unteren Cardinalpunkt des Wachstums gewesen ist, wohl nur sehr wenig gewachsen sein.

Wenn man ausserdem erwägt, dass Torf und Pflanzen täglich zweimal mit einer Spritzflasche begossen wurden, so ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die beobachteten Wurzelbewegungen auf durch plötzliche Wasseraufnahme hervorgerufene ungleichmässige Turgoränderungen zurückzuführen sind.² Dazu gesellt sich noch die Thatsache, dass wie noch weiter unten ausführlicher erörtert werden wird, bei geköpften Wurzeln in Folge der etwas schrägen Schnittfläche sehr häufig Darwin'sche Krümmung auftritt, wodurch der Experimentator oft getäuscht wird und das für eine hydrotropische Krümmung hält, was eigentlich Darwin'sche Krümmung ist.³ Man glaubt allerdings die Spitze durch einen wirklich queren Schnitt zu entfernen, allein dies ist meiner Meinung nach nur in den seltensten Fällen möglich.

Die Frage über die Bedeutung der Wurzelspitze beim Hydrotropismus ist daher noch durchaus nicht entschieden,

¹ Vergl. Pfeffer's Pflanzenphysiologie, II. Bd. p. 127.

² Vergl. auch das auf p. 24 Gesagte.

³ Vergl. Darwin, l. c. p. 453, ferner O. Kirchner, Über die Empfindlichkeit der Wurzelspitze für die Einwirkung der Schwerkraft, Stuttgart, 1882, p. 14.

sondern noch immer eine offene. Um daher über diesen, wie mir scheint, höchst wichtigen Gegenstand ein eigenes Urtheil zu gewinnen, wiederholte ich zuvörderst einen grossen Theil der Darwin'schen Versuche und führte überdies eine Reihe von neuen Experimenten durch, welche letztere mir den Beweis lieferten, dass Darwin's Ansicht in der That vollständig berechtigt ist.

Ich prüfte zunächst eine grosse Anzahl von Zea-Wurzeln, deren Spitzen entweder mit Höllenstein getödtet oder mit dem von Darwin angewandten Feuchtigkeitschlamm (Ölrussgemisch) versehen waren, auf ihren Hydrotropismus und fand ebenso wie Darwin, dass nur wenige zum feuchten Substrat sich krümmten; die anderen waren jedoch nicht immer vertikal, sondern nahmen weiter wachsend verschiedene Richtungen an. Dies kann auch nach dem auf pag. 12 Gesagten nicht befremden. Ist nun auch das von Darwin unmittelbar Beobachtete richtig, so müssen es noch nicht seine daraus gezogenen Schlussfolgerungen sein, seine Versuche sind ja in der That ganz anders interpretirt worden, als es von ihm gesehehen ist. Auch die Versuche, die ich mit in einer Ausdehnung von 1—2 Mm. geköpften Wurzeln auf dem Trichter¹ oder in der Nähe einer feuchten Platte ausführte, lehrten ganz Ähnliches: die Wurzeln wuchsen entweder in der ihnen gegebenen Richtung weiter oder sie krümmten sich nach verschiedenen Richtungen, manche auch zum feuchten Substrat. Wie ist aber das letztere möglich, wenn Darwin's Ansicht von der Empfindlichkeit der Wurzelspitze richtig ist?

Ich muss gestehen, dass ich ursprünglich meinte, die Thatsache, dass geköpfte Wurzeln sich dennoch zum feuchten Körper wenden, sei vollständig genügend, die Grundlosigkeit der Darwin'schen Ansicht zu erweisen, allein ich wurde im Laufe der Untersuchung auf eine auch schon von Darwin gekannte Thatsache aufmerksam, welche das erwähnte Verhalten geköpfter Wurzeln vollständig erklärt. Nach Darwin krümmt sich eine Wurzel, deren Spitze unter einem schiefen Schnitt abgetragen wurde, von der kürzeren Seite weg.² Ich habe mich nicht nur

¹ Der hierzu verwendete Thontrichter war mit abwärts gerichteten Löchern versehen. Siehe Anmerkung p. 17.

² l. c. p. 453. Ich stimme Kirchner vollkommen bei, wenn er diese Krümmung als einen Spezialfall der Darwin'schen Krümmung auffasst. l. c. p. 14.

von der Richtigkeit dieser Beobachtung überzeugt, sondern habe überdies gefunden, dass selbst dann, wenn die Schnittfläche von der wahren Querfläche nur wenig abweicht, mit derselben also nur einen kleinen Neigungswinkel bildet, Krümmung eintritt.

Obwohl dieselbe bei stark schräger Schnittfläche am prägnantesten erscheint, so ist sie doch selbst dann häufig zu constatiren, wenn man die Spitze quer abgetragen zu haben vermeint; dies darf auch nicht Wunder nehmen, wenn man bedenkt, dass das an der etwas längeren Seite der Wurzel vorhandene Plus an Zellen im Laufe der Zeit auswächst und auf diese Weise dort, wo man mit blossem Auge eine fast quere Schnittfläche zu sehen glaubte nach 12—24 Stunden eine deutlich schiefe Fläche zu Stande kommt.

Nunmehr dürfte es auch einleuchtend sein, warum selbst geköpfte Wurzeln mitunter sich zu einer feuchten Fläche hinwenden, solche Wurzeln sind meiner Meinung nach nicht, wie man bisher allgemein annahm, hydrotropisch gekrümmt, sondern die Krümmung derselben ist in diesem Falle höchst wahrscheinlich auf die Schrägheit des Schnittes zurückzuführen.

Da es selbst dem geschicktesten Experimentator nur in den seltensten Fällen gelingen dürfte, die Wurzelspitze mittelst des Rasirmessers wirklich quer abzuschneiden, da ferner möglicherweise durch die Amputation der Spitze in der Wurzel uns ganz unbekannt Störungen hervorgernfen werden können, so habe ich mir die Meinung gebildet, dass, wenn die Frage über die Bedeutung der Wurzelspitze beim Hydrotropismus ihrer endgiltigen Entscheidung entgegengeführt werden soll, dies weder in der von Darwin versuchten Weise, noch mit geköpften Wurzeln geschehen kann. Wie aber könnte die Sache entschieden werden?

Wenn es, so dachte ich, möglich wäre, die Wurzelspitze einer psychrometrischen Differenz anzusetzen, die wachsende Region aber gleichzeitig im beständigen Kontakt mit liquiden Wasser zu erhalten — und wenn sich unter diesen Bedingungen die Wurzel zur feuchteren Luftschichte krümmen würde, dann wäre Darwin's Ansicht vollkommen bewiesen. Es ist mir nun thatsächlich gelungen, solche Bedingungen in höchst einfacher

Weise herzustellen und unter denselben den Eintritt des Hydrotropismus zu beobachten, wie folgendes experimentum crucis zeigt.

Vier in feuchtem Sägemehl vertikal gezogene und vollkommen gerade Zea-Wurzeln wurden längs ihrer ganzen Ausdehnung mit Ausnahme der 1 Mm. langen Spitze mit feinem Seidenpapier vorsichtig unwickelt. Damit dieses Papier der Wurzel allseitig knapp anliegt, ist es gut dasselbe zuerst um eine Stricknadel oder ein Holzstäbchen von etwa gleichem Durchmesser wie die Wurzel zu wickeln. Rollt man dann das Papier — es ist gewöhnlich ein rechteckiger Streifen — von dem Stäbchen oder der Nadel auf und versucht man hierauf die Wurzel mit demselben einzufüllen, so gelingt dies ausserordentlich leicht; das Papier legt sich, besonders wenn es endlich durch ein Wassertröpfchen nass gemacht wird, der Wurzel allseitig und knapp an, etwa so wie ein Handschuh an die Finger der Hand. Das Papier umgab gewöhnlich in dreifacher Lage die Wurzel. Nachdem noch die Maiskörner selbst mit einem nassen Baumwollbausch umgeben worden waren, legte ich je einen Keimling an die Ecke eines am Boden einer glasirten Keimchale befindlichen, quadratförmigen und stets nass gehaltenen Filterpapiers derart horizontal auf, dass das Wurzelende sammt der nackten Spitze etwa $\frac{1}{2}$ —1 Cm. senkrecht über den Rand des Papiers hervorstand. Parallel und etwa 1—2 Mm. von der Wurzel entfernt, lag ein schmaler (1 Cm.) nasser Filterpapierstreifen, welcher den Zweck hatte, an der einen Seite der Wurzelspitze eine feuchte Atmosphäre zu erzeugen. Gewöhnlich genügte derselbe, um von den beiden Seiten der Wurzelspitze eine günstige psychrometrische Differenz zu bilden, war dies nicht der Fall, so legte ich neben die andere Seite der Spitze ein Deckglas, auf welchem sich ein kleines Tröpfchen Schwefelsäure befand.

Soll der angegebene Versuch für Darwin's Ansicht beweisend sein, dann muss auf folgende zwei Umstände mit grosser Sorgfalt geachtet werden: 1. das der Wurzel allseitig knapp anliegende Seidenpapier muss beständig vom liquiden Wasser durchtränkt sein; ist dies der Fall, dann ist auch die Oberfläche der eingehüllten Wurzel von einer Wasserschicht umzogen; 2. wird im Laufe des Versuchs die Wurzelspitze in Folge von Wachsthum aus der Hülle hervorgeschoben, so dass etwas mehr als 1 Mm.

hervorsieht, so muss sofort die Papierhülle entsprechend weit nachgeschoben werden, was sich un schwer bewerkstelligen liess — mit anderen Worten: während der ganzen Versuchszeit — sie währte 6—8 Stunden — darf höchstens ein 1—1.5 Mm. langes Stück des Wurzelendes frei zu Tage liegen. Ein Nachschieben der Papierhülle war 1—2mal nöthig.

Die auf dem Filterpapierquadrate liegenden Sämlingstheile wurden ausserdem noch mit nassen Papierstreifen bedeckt, beständig gleichmässig feucht erhalten und hierauf das Ganze in dem finstern Versuchskasten bei einer Temperatur von 19° C. aufgestellt.

Nach 6 Stunden waren alle 4 Wurzeln zu dem feuchten Papierstreifen hingekrümmt, trotzdem während der ganzen Zeit die Wurzelspitze nur in einer Ausdehnung von 1—1.5 Mm. aus der nassen Papierhülle hervorragte. Die Krümmung vollzog sich am schärfsten hinter der Spitze, nämlich in dem vom Wasser umgebenen Theile der wachsenden Region, auf welche begreiflicherweise keine psychrometrische Differenz gewirkt haben konnte. Der Versuch ergab mit *Zea* bei viermaliger Wiederholung immer dasselbe Resultat; auch mit *Phaseolus multiflorus* gelang er, aber nicht in so schöner Weise, wie mit den viel zarteren und hydrotropisch höchst empfindlichen *Zea*-Wurzeln.

Nach dem geschilderten Versuche kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Wurzelspitze von der psychrometrischen Differenz gereizt wird, diesen Reiz auf die darüber liegende wachsende Region überträgt und dieselbe veranlasst, sich zu dem feuchteren Orte zu wenden.¹

¹ Bekanntlich hat Darwin für den Geotropismus der Wurzeln Analoges behauptet: auch hier sollte nur die Spitze für die Schwerkraft empfindlich sein. Den Beweis für die Richtigkeit dieser Behauptung zu erbringen, ist jedoch viel schwieriger, weil man selbstredend die Einwirkung der Schwerkraft nicht auf bestimmte Stellen der Wurzel lokalisieren kann, etwa in ähnlicher Weise, wie oben der direkte Einfluss der psychrometrischen Differenz nur auf die Spitze beschränkt wurde. Da man also

IV.

Der Hydrotropismus ist ein Specialfall der Darwin'schen Krümmung.

Die im vorigen Abschnitt bewiesene Thatsache, dass die 1—1.5 Mm. lange Wurzelspitze für Feuchtigkeitsunterschiede empfindlich ist, führt naturgemäss zu einer neuen Auffassung des Hydrotropismus, welche mit allen bis jetzt über denselben bekannten Erscheinungen in vollständigem Einklang steht. Um dies genauer zu begründen und meine Ansicht über das Wesen des Hydrotropismus der Wurzeln darzulegen, will ich ein wenig ausholen und jene Erscheinung etwas näher betrachten, welche Wiesner¹ zu Ehren ihres Entdeckers die Darwin'sche Krümmung nannte. Diese Krümmung tritt ein, wenn eine Wurzel an ihrer Spitze irgendwie etwa durch Höllenstein oder durch Abschneiden eines Scheibchens einseitig verletzt wird, oder wenn an einer Seite der Wurzelspitze mittelst Gummiwasser oder weingeistiger Schellaeklösung ein winziges Cartonviereck angeklebt wird. In allen diesen Fällen krümmt sich die Wurzel in der wachsenden Region von der verletzten, beziehungsweise beklebten Seite weg.

bezüglich des Geotropismus gezwungen ist, mit geköpften Wurzeln zu operiren so erheischt die Beantwortung der Frage grosse Vorsicht und zwar haupt, sächlich aus zweierlei Gründen: 1. Wenn decapitirte und horizontal gelegte Wurzeln sich nicht geotropisch abwärts krümmen, sondern in der ursprünglichen Richtung weiter wachsen, so ist man wohl noch nicht berechtigt zu sagen, die Wurzelspitze ist das direct reizbare Organ, darf doch nicht übersehen werden, dass eine derartige Wurzel nicht nur keine Spitze hat, sondern überdies mit einer mächtigen Schnittwunde versehen ist, welche möglicherweise unbekannt, dem Zustandekommen des Geotropismus entgegenwirkende Störungen veranlasst. 2. Krümmt sich aber eine decapitirte und horizontal gelegte Wurzel nach abwärts, so darf diese Krümmung aus oben p. 924 erörterten Gründen nicht gleich als eine geotropische angesprochen werden, denn welche Garantie hat man denn dafür, dass sie nicht die Folge eines wenig schiefen Schnittes also gewissermassen Darwin'schen Krümmung ist? Weiter auf diesen Gegenstand einzugehen, liegt ausserhalb des Planes meiner Untersuchung, weshalb ich mich begnüge, auf die hierhergehörige Literatur, besonders auf Wiesner's gehaltvolles Werk, das Bewegungsvermögen der Pflanzen, ferner auf die schon citirten Schriften Dettlisen's und Kirchner's hinzuweisen.

¹ Bewegungsvermögen, p. 146.

Weil nun auch im letzteren Falle, nämlich wenn die Spitze mit dem Papierehen versehen war, eine Wegkrümmung von demselben eintrat, so schloss Darwin daraus, dass die Wurzelspitze gegen Berührung empfindlich ist.¹ Dass diese im hohen Grade interessante und merkwürdige Wurzelbewegung nicht durch die blossе Berührung, sondern durch das auf die Wurzelspitze schädlich einwirkende Klebmittel, also durch Verletzung hervorgerufen wird, hat Wiesner² ausser Zweifel gestellt. Wäre die Wurzelspitze gegen Berührung empfindlich, wie kommt es dann — so argumentirte Wiesner mit Recht — dass sie ins Quecksilber einzudringen, Papier zu durchbohren und auf eine Federwage einen Druck von 1 Grm. auszuüben vermag?

Nach Wiesner ist es nicht die Berührung, sondern die von der weingeistigen Schellacklösung erzeugte Verletzung der Wurzelspitze, die zur Darwin'schen Krümmung führt.

Je nach der Art des angewandten Klebmittels wird die Schädigung eine verschieden intensive sein: in dem einen Falle werden die Zellen factisch absterben, in dem andern wird der Sauerstoffzutritt gehindert werden oder ein Wasserentzug sich geltend machen.

Legt man beispielsweise ein kleines Gummitröpfchen auf die eine Seite der sich abdachenden Wurzelspitze, so tritt nicht selten Darwin'sche Krümmung ein;³ die durch dasselbe hervorgerufene Schädigung ist ganz anderer Art, als die durch die Schellackperle bewirkte, denn unter dem Gummi bleiben die Zellen noch wachsthumsfähig. Der Einfluss der Gummilösung äussert sich in einem beständigen Wasserentzug, wie schon daraus hervorgeht, dass dieselbe im Contact mit der Wurzelspitze stets dünnflüssiger wird; dies wird noch einleuchtender, wenn man sich der Untersuchungen Wilson's⁴ erinnert, der unter Anderem auch den Nachweis lieferte, dass ein auf die Epidermis

¹ Darwin, *Bewegungsvermögen*. p. 109 etc.

² *Bewegungsvermögen*. p. 138—147. Vgl. auch Detlefsen l. c., ferner A. Burgerstein, *Über das Empfindungsvermögen der Wurzelspitze etc.*, Wien, 1882.

³ Detlefsen l. c. p. 638. Vgl. auch Burgerstein l. c. p. 13.

⁴ *The cause of the excretion of water*. *Unters. aus d. bot. Inst. z. Tübingen* 1881. 1. Hft., p. 3.

von Blättern gelegter Gummitropfen auf die darunter befindlichen Zellen stark wasserentziehend wirkt. Nach dem Gesagten ist es höchst wahrscheinlich, dass die Darwin'sche Krümmung bei Anwendung eines Gummitröpfchens durch einseitigen Wasserentzug (osmotische Saugung) hervorgerufen wird.

Vergleicht man nun die Bedingungen, unter denen hier die Darwin'sche Krümmung zu Stande kömmt, mit jenen unter denen der Hydrotropismus eintritt, so ergibt sich eine auffallende Ähnlichkeit: hier wie dort wird der Wurzelspitze einseitig Wasser entzogen und in beiden Fällen biegen sich die Wurzeln in der wachsenden Region von der trockenen Seite weg; es drängt sich daher gewissermassen von selbst der Schluss heran, dass Hydrotropismus und Darwin'sche Krümmung ein und dasselbe ist, oder genauer gesagt, der Hydrotropismus ist nur ein specieller Fall der genannten Krümmung.

Wenn man behauptet, dass eine in der Umgebung der Wurzel herrschende psychrometrische Differenz den Hydrotropismus bedingt, so ist dies zweifelsohne richtig; allein man darf damit, wie dies bis heute geschehen ist, nicht die Vorstellung verknüpfen, als ob es der an der einen Seite der Wurzel vorhandene grössere Feuchtigkeitsgehalt wäre, welcher die Wurzel reizt, sich zur Feuchtigkeitsquelle hinzubiegen.¹ Eigentlich ist es gerade umgekehrt, da ja die trockene Luftschicht die angrenzende Wurzelspitze zur stärkeren Transpiration zwingt, wodurch Hydrotropismus, oder wenn man will Darwin'sche Krümmung eintritt — mit anderen Worten: während man früher meinte, die concave Seite der hydrotropisch gekrümmten Wurzel sei die gereizte und die Wurzel bewege sich nach der Quelle des Reizes hin, sage ich, die convexe Seite ist die beeinflusste und die Wurzel wendet sich von dem Orte des Reizes (der Trockenheit) weg; wenn sie dadurch in die feuchteren Luftschichten kömmt, so ist dies eben nur eine Consequenz davon. Eine einer psychrometrischen Differenz ausgesetzte Wurzel reagirt demnach nicht auf die Feuchtigkeit, sondern auf die Trockenheit und wenn man das Entgegengesetzte behauptet, so ist dies ebenso unrichtig, wie wenn Jemand sagen

¹ Dass z. B. Darwin den Hydrotropismus so auffasste, geht aus seinen auf p. 154 und 159 niedergelegten Ausführungen hervor.

würde, negativ heliotropische Pflanzentheile sind nicht für das Licht, sondern für die Dunkelheit empfindlich.

Deshalb kann ich auch Darwin nicht beistimmen, wenn er sagt: „die hydrotropische Bewegung ist genau das Umgekehrte von der (Darwin'schen Krümmung), welche durch die bis jetzt betrachteten Reizmittel erregt wird, welche den wachsenden Theil des Würzelschens veranlassen, sich von der Quelle des Reizes wegzubiegen“.¹

Im Anschlusse an die obigen Erörterungen und Untersuchungen dürfte es sich empfehlen, einige auf den Hydrotropismus bezugnehmende Bemerkungen nachzutragen. Was vor Allem die biologische Bedeutung des Hydrotropismus für die Pflanze anbelangt, so liegt dieselbe wohl klar auf der Hand. Indem die Wurzeln die Trockenheit fliehen, gelangen sie an feuchte Orte, gewöhnlich in die Erde, wo sie Wasser und Nährsalze vorfinden. Gelangen sie im Bodenzwischen trockene und feuchte Erdschichten, so wachsen sie in die letzteren hinein, wie ich mich durch folgenden Versuch überzeuge.

Eine 24 Cm. lange, 10 Cm. hohe und ebenso breite Glaswanne wurde, nachdem quer durch die Mitte eine Glaswand eingeschoben worden war, rechts von derselben mit feinem trockenen Flusssand, links mit mässig feuchter feiner Mistbeeterde gefüllt, die Glascheidewand hierauf entfernt, so dass sich die beiden Bodenarten unmittelbar berührten. An die Grenze zwischen Sand und Erde wurden nun Bohnen gesetzt, deren etwa 2 Cm. lange vertikale Wurzeln auf der einen Seite von dem trockenen Sand, auf der entgegengesetzten von der feuchten Mistbeeterde umgeben waren. Unter diesen Bedingungen verliess schon nach einigen Stunden die Keimwurzel die Grenzlinie der beiden Erdarten, um das feuchtere Terrain, also die Mistbeeterde aufzusuchen; die Folge davon war, dass sich das ganze später entstehende Wurzelsystem in der feuchten Erde breit machte, während nur wenige Nebenwurzeln in den trockenen Sand drangen und hier infolge der Trockenheit recht kurz blieben. Der Versuch verlief im Finstern bei einer Temperatur von 22—27° C. Als er mit Mais und Gerste wiederholt wurde, ergab sich dasselbe Resultat.

¹ l. c. p. 154 und 159.

Eine bei hydrotropischen Versuchen leicht zu beobachtende Erscheinung ist die, dass die Nebenwurzeln, besonders diejenigen höherer Ordnung, sich dem feuchten Substrate leichter und schöner anschmiegen als die zugehörigen Hauptwurzeln. Bekanntlich verhalten sich die Wurzeln bezüglich des Geotropismus gerade umgekehrt. Die grössere hydrotropische Empfindlichkeit der Nebenwurzeln scheint offenbar mit folgenden Thatsachen im Zusammenhang zu stehen. Bei einer dünnen Wurzel wird ein verhältnissmässig geringer Längenzuwachs auf der einen Seite genügen, um eine Krümmung herbeizuführen, weil der Widerstand, den die nicht im gleichen Grade wachsenden Zellen der concav werdenden Seite darbieten, nicht so bedeutend ist, wie bei einer dicken mit einem breiten centralen Gefässbündelcylinder versehenen Hauptwurzel.

Ferner sind die Nebenwurzeln entweder gar nicht oder nur wenig geotropisch; der Geotropismus aber wirkt dem Hydrotropismus sehr oft entgegen. Daher ist es dem begreiflich, dass eine Nebenwurzel, weil vom Geotropismus fast gar nicht beeinflusst, auf eine psychrometrische Differenz viel leichter wird reagiren können, als eine stark geotropische Hauptwurzel.

Krümmt sich eine in der Nähe einer feuchten vertikalen Wand wachsende Wurzel zu derselben hin, so ist die sich vollziehende Bewegung gewiss keine rein hydrotropische, sondern die resultirende aus mehreren zusammenwirkenden Bewegungen. Eine solche Wurzel steht nicht nur unter dem Einfluss einer psychrometrischen Differenz, sondern sie ist auch geotropisch, sie nährt spontan, ist vielleicht auch heliotropisch. Wenn man den von einer solchen Wurzel eingeschlagenen Weg in den aufeinanderfolgenden Zeittheilen verfolgen würde, so würde man diejenige Bewegung wahrnehmen, welche Darwin als Circumnutation bezeichnet hat.¹ Dass diese keine den Pflanzentheilen inhärente Urbewegung ist und der Hydrotropismus ebenso wie die anderen paratonischen Nutationsbewegungen keine von der Circumnutation abgeleiteten Bewegungen sind, hat schon Wiesner² in seiner schönen kritischen Studie über Darwin's oft genanntes Werk überzeugend dargethan.

¹ l. c.

² l. c. p. 157 etc.

Sind die Rhizoiden der Marchantiaceen hydrotropisch?

Die einzelligen Rhizoiden der genannten Lebermoose fungiren als Wurzeln; es würde daher gar nicht Wunder nehmen, wenn sie auf äussere Kräfte in ähnlicher Weise reagiren würden, wie die Wurzeln höherer Pflanzen; dass sie positiv geotropisch¹ und negativ heliotropisch² sind, ist bereits längere Zeit bekannt, sind sie aber auch hydrotropisch? Folgende Versuche geben die Antwort auf die gestellte Frage.

Eine kreisrunde Glasscheibe von 10 Cm. Durchmesser, wurde an der Oberseite mit einem kreisförmig zugeschnittenen nassen Filterpapier derart bedeckt, dass dasselbe 1·5 Cm. über den Rand der Scheibe vertikal herabreichte. Über das Papier kam eine dünne Sandschicht und darauf frische und kräftig wachsende Thalluslappen von *Marchantia polymorpha*, *Lunularia* oder *Fegatella*, deren jüngste Endtheile über den Rand der Glasscheibe beiläufig $\frac{1}{2}$ Cm. hervorsahen.

Nachdem alles wohl befeuchtet worden war, legte ich die Glasscheibe mit ihrer Unterseite auf eine um eine vertikale Achse rotirende Scheibe,³ stürzte über dieselbe einen grossen Glassturz und setzte hierauf das Ganze an einem hellen Fenster bei einer Temperatur von etwa 20° C. einseitiger Belichtung aus. Der Versuch musste deshalb im Lichte angestellt werden, weil nach Pfeffer⁴ die Rhizoiden sich nur in ziemlich starkem Lichte schön entwickeln. Da bei dieser Versuchsanstellung die einseitige Wirkung des Lichtes ausgeschlossen war, so sollten die entstehenden Rhizoiden, positiven Hydrotropismus bei ihnen vorausgesetzt, unter dem Einfluss der Schwerkraft und des beständig gleichmässig feuchten Papierrandes zu dem letzteren schief hinwachsen. Dies liess sich nun thatsächlich nach einigen Tagen constatiren. An der Unterseite der Thalluslappen, welche über den Papierrand horizontal hervorragten, entwickelten sich schon nach 2—3 Tagen reichlich Wurzelhaare und diese wuchsen nicht

¹ Mirbel, mémoire de l'Acad. royale de Paris 1835 Bd. 13. p. 354.

² W. Pfeffer, Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Arb. d. bot. Inst. in Würzburg, I. Bd., 1. Hft. p. 88.

³ Die Rotation wurde durch ein horizontal liegendes Uhrwerk bewerkstelligt, welches die Scheibe stündlich einmal um ihre Achse drehte.

⁴ l. c. p. 93.

vertikal nach abwärts, wie es ja hätte sein müssen, wenn nur die Schwerkraft wirksam gewesen wäre, sondern sie wuchsen, echten Wurzeln gleich, dem feuchten Papiere im Bogen zu und erwiesen sich hiermit als positiv hydrotropisch. Die Wurzelhaare schienen oft gegen die feuchte Fläche wie gekümmert, und wenn man den Thalluslappen etwas emporhob, so zogen die Rhizoiden, weil sie mit dem Papier ganz verfilzt waren, dasselbe mit. Wiederholt man denselben Versuch, jedoch mit der Abänderung, dass man über die mit dem Thalluslappen versehene Glasscheibe eine an der Innenseite mit nassem Papier ausgekleidete kleine Glasglocke stülpt, so wachsen bei dem Mangel einer psychrometrischen Differenz die sich bildenden Rhizoiden in dem dunstgesättigten Raume nicht dem feuchten Papierrande zu, sondern mehr oder minder vertikal nach abwärts.

Auch nicht rotirende also einseitig belenchtete Wurzelhaare, erweisen sich als + hydrotropisch; werden nämlich die vertikal und der feuchten Papierfläche parallel gedachten Rhizoiden senkrecht vom einfallenden Lichte getroffen, so wenden sich dieselben doch dem feuchten Papiere zu, zum Beweise, dass hier der Hydrotropismus den Anschlag gibt und sowohl den negativen Heliotropismus als den Geotropismus überwindet.

An der Oberfläche von feuchten Blumentöpfen bemerkt man in Glashäusern oft hunderte von Farnprothallien. Betrachtet man nun solche, welche den Flanken des Blumentopfes angehören und deren Rhizoiden dem einfallenden Lichte gegenüber eine ähnliche Orientirung zeigen, wie die eben betrachteten Lebermoosrhizoiden, so findet man dieselben trotz ihres negativen Heliotropismus¹ gleichfalls dem feuchten Substrat zugekrümmt. Zahlreiche in dieser Weise besonders an den Prothallien von *Pteris serrulata* angestellte Beobachtungen machen es im hohen Grade wahrscheinlich, dass auch die Rhizoiden der Farnprothallien + hydrotropisch sind.

Gelegentlich meiner Untersuchungen über den Hydrotropismus der Lebermoosrhizoiden machte ich auch die Beobachtung, dass dieselben durch ziemlich dickes Papier hindurchwachsen. Wird über die Öffnung einer kleiner Glasschale ein

¹ Derselbe wurde von Leitgeb constatirt; Studien über die Entwicklung der Farne 1879, p. 7. Separatab. a. Sitzb. d. Wr.-Akad. Bd. 80, Abth. 1.

beständig feucht gehaltenes Filterpapier gebreitet, darauf tippig wuchernde Thallusstücke von *Marchantia* oder *Lunularia* gelegt und das Ganze im dunstgesättigten Raume an einem gut beleuchteten Fenster aufgestellt, so treten schon nach 48 Stunden die Rhizoiden, das Papier durchdringend, an der Unterseite desselben hervor, trotzdem sich in dem letzteren selbst bei mikroskopischer Betrachtung keine sichtbaren Poren nachweisen lassen. Man muss sich also vorstellen, dass die Wurzelhaare, obwohl nur aus einer Zelle bestehend und von mikroskopischem Querschnitt, dennoch die Fähigkeit haben, sich zwischen den Papierfasern gewaltsam durchzubohren. Filtrirt man durch das zu unserem Versuche verwendete Filterpapier Maisstärke, von der, wie ich mich überzeugte, die kleinsten Körner 2μ die grössten 24μ betragen, so geht nicht das kleinste Korn durch das Papier. Nun messen die *Lunularia*-Rhizoiden zwischen 10 und 35μ , wodurch auf das Klarste hervorgeht, dass dieselben sich durch das Flechtwerk der Papierfasern mit grosser Gewalt durchzwängen. Selbst Filterpapier in vierfacher Lage wird durchbohrt.

Hydrotropismus der Pilze.

Vor kurzer Zeit hat J. Wortmann,¹ anknüpfend an eine Beobachtung von Sachs,² für die Fruchträger von *Phycomyces nitens* negativen Hydrotropismus³ dargethan. Bei Feststellung dieser interessanten Thatsache ging Wortmann im Wesentlichen folgendermassen vor: Eine mit einer kleinen Öffnung versehene Glasplatte wurde über einen auf flach geschnittenem Brod wachsenden 1—3 Cm. hohen *Phycomyces*-Fruchträger so gestülpt, dass er aus dem Loche vertikal hervorragte. Parallel und in unmittelbarer Nähe befand sich eine mit Wasser durchtränkte Pappplatte. Wurde das Ganze durch einen dicken Pappcylinder verdunkelt, so krümmte sich der Sporangienträger schon nach 4—6 Stunden von der feuchten Wand weg. War die Wand trocken, so erfolgte keine Wegkrümmung.

¹ l. c.

² Arb. des bot. Instituts in Würzburg, II. Bd., p. 209.

³ Pflanzentheile, welche unter dem Einflusse einer psychrometrischen Differenz sich vom feuchten Substrate wegwenden, bezeichne ich als negativ hydrotropisch, im Gegensatze zu den positiv hydrotropischen Wurzeln.

Nachdem ich die Versuche mit *Phycomyces* wiederholt und mich von der Richtigkeit der Wortmann'schen Beobachtungen überzeugt hatte, suchte ich die Frage zu entscheiden, ob auch die Gattung *Mucor* und ferner ob auch mehrzellige Pilze (*Coprinus*) ein gleiches Verhalten zeigen wie *Phycomyces*. Zu diesem Zwecke bediente ich mich derselben Methode wie Wortmann, nur verwendete ich auch Glasplatten mit 2—3 Löchern und stellte bei den Versuchen mit *Mucor* bisweilen der feuchten Wand noch eine mit 2—3 Tropfen SO_4H_2 getränkte feine Bimsteinplatte entgegen; die psychrometrische Differenz erwies sich im letzteren Falle günstiger und einflussreicher.

Versuche mit *Mucor stolonifer*. Frischer Pferdemist wurde in einen 5 Cm. hohen und ebenso breiten Glasnapf gebracht und über den letzteren eine mit 3 Löchern versehene Glasplatte gelegt, um die Feuchtigkeit des Substrates anzuschliessen; die Löcher hatten einen Durchmesser von 1—2 Mm. und waren 1.5 Ctm. von einander entfernt.

Parallel zur Löcherreihe befand sich an der Oberseite des Glases in vertikaler Stellung die feuchte Pappwand. Dass diese beständig gleichmässig feucht erhalten und der Glasnapf durch einen schwarzen Papiercylinder verdunkelt wurde, ist wohl selbstverständlich. Temperatur 20—22° C. Nicht unerwähnt will ich lassen, dass es nothwendig ist, bei Beendigung des Versuchs (nach 24 Stunden) nach dem Abheben des Pappcylinders sogleich über die Cultur eine Glasglocke zu geben, weil sonst die zarten Fruchträger infolge von Luftströmungen leicht sich nach einer Seite biegen und hiermit Täuschungen veranlassen.

Nummer des Versuchs	Zahl der aus den Löchern hervorwachsenden Sporangienträger	Zahl der von der feuchten Wand weggeneigten
1	10	8
2	6	5
3	3	3
4	13	11
5	7	5
6	10	9
7	10	8
	Summe 59	Summe 49

Es erwiesen sich demnach 83% der beobachteten Fruchtträger als negativ hydrotropisch. Die gerade gebliebenen waren gewöhnlich von der feuchten Platte verhältnissmässig schon zu weit entfernt.

Versuche mit *Coprinus velaris* Fr. Wenn die im diffusen Lichte bei möglichst allseitiger Beleuchtung auf Pferdemist gezogenen Pilze eine Länge von 1 Cm. erreicht hatten, wurden sie zum Versuche verwendet. Je ein Pilz kam sammt seinem Substrate in den Glasnapf und erhielt stets eine solche Lage, dass er aus dem Loche der über ihn gestülpten Glasplatte hervorsehend 2—3 Mm. von der nassen Pappplatte entfernt und parallel zu ihr war. Sonst alles wie bei der vorigen Versuchsreihe. Dauer des Versuchs 17—24 Stunden.

Nummer des Versuchs	Richtung des Strunkes am Ende des Versuchs	Grösse der Abweichung von der Vertikalen	Anmerkung
1	deutlich von der feuchten Wand weggewendet	30°	
2	"	30°	
3	"	15°	
4	gerade	0°	wenig gewachsen
5	deutlich von der feuchten Wand weggewendet	30°	
6	"	35°	
7	"	25°	
8	weggewendet	15°	
9	deutlich weggewendet	25°	
10	wenig weggewendet	10°	
11	deutlich weggewendet	20°	
12	"	20°	
13	wenig weggewendet	10°	
14	weggewendet	15°	
15	"	90°	war umgefallen und lag der Glasplatte an

Von den 15 untersuchten *Coprinus* krümmten sich also 14 von der feuchten Platte weg. Die eben geschilderten Versuche lehren, dass nicht nur die einzelligen Fruchtträger der Mucorineen,

sondern auch die verhältnissmässig dicken und vielzelligen Coprinus-Strünke auf einen Feuchtigkeitsunterschied reagieren. Bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse auf eine Discussion der Frage einzugehen, wieso es kommt, dass das Marchantia-Wurzellaar positiv hydrotropisch, der Fruchträger der *Mucorineen* jedoch negativ hydrotropisch ist, erscheint wohl wenig erfolgversprechend. Von einer Verschiedenheit der Turgorgrösse kann in einer und derselben Zelle nicht die Rede sein, verschieden grosse Turgescenz an den zwei opponirten Seiten der Zelle kann also die Erscheinung nicht veranlassen.

Man könnte allerdings für *Mucor* die aus mehr als einem Grunde berechnete Annahme machen, dass die grössere Feuchtigkeit die Dehnbarkeit der Membran an der betreffenden Seite erhöht und hiermit zum verstärkten Wachsthum führt; allein wer vermöchte wohl heute dafür Gründe anzugeben, warum die Membran der Lebermoosrhizoiden und der Mucorsporangienträger sich in dieser Beziehung gerade entgegengesetzt verhalten?

Über die Wachstumsrichtung von Hypocotylen unter dem Einflusse einer psychrometrischen Differenz.

Eine experimentelle Prüfung dieses Gegenstandes liegt bisher nicht vor. Die einzige auf denselben bezugnehmende Bemerkung findet sich bei Sachs vor, welcher bezüglich der Keimstengel sagt: „an ihnen ist irgend ein Einfluss des feuchten Körpers auf die Wachstumsrichtung nicht wahrzunehmen; soweit es die Umgebung erlaubt, wachsen sie senkrecht aufwärts, was besonders bei dem Tüllsieb klar hervortritt.“² Trotz dieser Angabe und obwohl bisher von Niemandem der negative Hydrotropismus irgend eines Keimstengels constatirt wurde, nimmt der genannte Forscher heute denselben für die Keimstengel dennoch an, um die Senkrechtstellung der Keimlinge auf dem Substrate (bei Ausschluss von heliotropischen und geotropischen Krümmungen) zu erklären. Bekanntlich machte Sachs (1878) die Beobachtung,¹ dass die Hypocotyle von *Lepidium sativum* und

¹ Über Ausschliessung der geotrop. und heliotrop. Krümmungen etc. l. c. p. 220.

Ablenkung der Wurzel. l. c. p. 217.

Sitzb. d. mathem.-naturw. Cl. LXXXVIII. Bd. 1. Abth.

Linum usitatissimum am Klinostaten, also bei Anschluss der einseitigen Wirkung von Licht und Schwerkraft, sich senkrecht auf das Substrat stellen.

In seinen vor kurzem erschienenen „Vorlesungen“ spricht er bestimmt die Ansicht aus, dass ebenso wie bei den Mucorineen auch bei diesen Keimlingen die Ursache der Senkrechtstellung der negative Hydrotropismus ist.¹ Um die Berechtigung dieser Ansicht zu prüfen, schien mir zuerst der Nachweis erforderlich, ob denn tatsächlich eine psychrometrische Differenz auf die Wachstumsrichtung der Keimstengel Einfluss hat.

Meine ersten Versuche machte ich mit äusserst zarten Hypocotylen, weil ich mir von diesen für die Entscheidung der gestellten Frage am besten Erfolg versprach. Ich operirte — unter Anwendung derselben Methode wie bei *Coprinus* — mit den dünnstengligen Keimpflänzchen von *Nicotiana*, *Trifolium*, *Camelina* etc., allein die zahlreichen in dieser Richtung ausgeführten Versuche lieferten mir kein positives Resultat. Eine Beeinflussung der Stengelrichtung durch den Feuchtigkeitsunterschied war nicht nachweisbar, denn die Hypocotyle blieben entweder mehr minder parallel zur feuchten Wand oder sie waren derselben bald zu, bald weggeneigt.

Als ich aus Befürchtung, dass möglicherweise die psychrometrische Differenz keine genug grosse sein dürfte, der nassen Pappplatte eine mit wenig SO_4H_2 getränkte Bimssteinplatte entgegengestellte, wuchsen die Keimlinge gleichfalls in der ursprünglichen Richtung weiter oder sie bogen sich bald zur feuchten, bald zur trockenen Platte hin. Ebenso verhielten sich auch die Hypocotyle von *Linum usitatissimum* und *Lepidium sativum*. Immerhin war es noch denkbar, dass ein in der Umgebung des Keimstengels herrschender Feuchtigkeitsunterschied denselben zwar beeinflusst, dass aber dieser Einfluss von dem starken negativen Geotropismus vollständig überwunden wird. Um daher die störende Wirkung des Geotropismus auszuschliessen, verfuhr ich in folgender Weise. Der zu untersuchende in einer mit Erde gefüllten cylindrischen Glashülse wachsende Keimling befand

¹ Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882, p. 878.

sich 2 Mm. entfernt und parallel zu einer an der Innenseite befestigten und viermal so langen Pappplatte. Die von der Erde ausgehende Feuchtigkeit wurde durch eine mit einem kleinen Loche versehene über den Keimling gestülpte Glimmerplatte abgehalten. Die Hülse wurde hierauf auf einen mit einem Uhrwerk in Verbindung stehenden und um eine horizontale Achse rotirenden Stift gesteckt. Stündlich erfolgte eine Umdrehung. Bei dieser Anstellung lag der aus dem Loche der Glimmerplatte hervorragende und rotirende Keimling horizontal; knapp an seiner Seite befand sich die Pappplatte, welche durch einen improvisirten Tropfapparat tagelang gleichmässig feucht erhalten werden konnte. Auch wurde dafür gesorgt, dass die Nutations-ebene des Keimlings beim Einpflanzen desselben in die Hülse parallel stand zur feuchten Platte, wodurch die infolge von spontaner und unwillkürlicher Nutation hervorgerufenen Krümmungen sich parallel zur feuchten Platte vollzogen und demnach nicht mit etwa auftretenden hydrotropischen Krümmungen verwechselt werden konnten. Die Versuche wurden im Dunkelkasten bei einer Temperatur von 17—19° C. ausgeführt. Die Länge des Hypocotyls betrug am Beginne des Versuchs etwa 1 Cm.

Linum usitatissimum.

Nummer des Versuchs	Richtung des Hypocotyls am Ende des Versuchs	Grösse des Ablenkungswinkels	Versuchsdauer in Stunden	Anmerkung
1	Von der feuchten Platte weggewendet	15°	48	
2	"	10°	24	
3	"	30°	48	
4	"	15°	48	
5	"	15°	48	
6	"	15°	48	
7	"	5°	48	
8	"	15°	48	
9	Zugeneigt	—	48.....	die Cotylen
10	Weggewendet	15°	48	stemten sich
11	"	10°	48	gegen die
12	"	15°	24	feuchte Platte

Lepidium sativum.

Nummer des Versuchs	Richtung des Hypocotyls am Ende des Versuchs	Grösse des Ablenkungswinkels	Versuchsdauer	Anmerkung
1	Zugewendet		48	Das Hypocotyl war mit seinem oberen Ende der feuchten Platte fest angedrückt.
2	Abgewendet	20°	44	Keimling sehr stark undulirend nutirend.
3	Zugewendet		48	Cotylen an die feuchte Platte angestemmt.
4	Unverändert	0°	48	In starker undulirender Nutation.
5	Zugewendet		48	
6	Unverändert	0°	48	In starker undulirender Nutation
7	Zugewendet		48	
8	Weggewendet	15°	48	"
9	Zugewendet		24	Nach weiteren 24 Stunden war das Hypocotyl schön weggeneigt.
10	"	0°	48	Hypocotyl, der feuchten Platte fest angedrückt.
11	Weggewendet	20°	48	
12	"	25°	48	

Die erste Tabelle lehrt, dass die Hypocotyle vom Lein bei Ausschluss von Geo- und Heliotropismus auf eine psychrometrische Differenz derart reagiren, dass sie sich von der feuchteren Luftschichte wegwenden. Sie sind also negativ hydrotropisch. Anders ist es jedoch bei *Lepidium*: von den 12 geprüften Hypocotylen wandten sich sechs der feuchten Platte zu, zwei behielten ihre ursprüngliche Richtung der Platte gegenüber bei und vier bogen sich von derselben weg. Daraus aber muss man schliessen, dass ein Feuchtigkeitsunterschied auf dieselben gar nicht einwirkt — offenbar vollziehen sich die spontanen Nutationen hier mit soleher Kraft, dass selbst dann, wenn eine hydrotropische

Tendenz vorhanden wäre, dieselbe nicht zum Ausdruck kommen kann. Dasselbe Verhalten wie die Kresse zeigten im Wesentlichen auch die Hypocotyle von *Nicotiana Camelina*, *Vicia sativa* ferner zahlreiche untersuchte ganz junge Graskeimlinge, *Phalaris canariensis*, *Aira flexuosa*, *Poa nemoralis*, sie alle orientirten sich unter dem Einflusse eines Feuchtigkeitsunterschiedes in höchst variabler Weise.

Auf Grund dieser Erfahrungen kam ich daher Sachs¹ nicht beistimmen, wenn er mit Bezug auf die von ihm gemachte Beobachtung, dass bei Ausschluss von Helio- und Geotropismus Lein- und Kressekeimlinge sich senkrecht auf das Substrat stellen, die Ansicht anspricht, dass diese Stellung in dem negativen Hydrotropismus derselben begründet ist. Für *Linum usitatissimum*, welches nach meinen Beobachtungen wirklich negativ hydrotropisch ist und für die Sporangienträger der Mucorineen könnte man dies vorläufig annehmen, keinesfalls aber für *Lepidium* und die anderen Keimlinge, da dieselben auf eine psychrometrische Differenz, wie aus den obigen Versuchen hervorgeht, gar nicht reagieren.

Ergebnisse.

Die wichtigeren Resultate meiner Arbeit lassen sich folgendermassen kurz zusammenfassen:

1. der Hydrotropismus ist eine Wachsthumsercheinung.
2. Darwins Ansicht, dass die 1—2 Mm. lange Wurzelspitze von der psychrometrischen Differenz gereizt wird, den erhaltenen Reiz auf die darüber liegende wachsende Region überträgt und hier die Krümmung veranlasst, ist richtig.
3. Der Hydrotropismus der Wurzeln ist nur ein specieller Fall der sogenannten Darwin'schen Krümmung. Er beruht auf einem einseitigen Wasserentzug der Wurzelspitze: die auf der convex werdenden Seite herrschende grössere Trockenheit der Luft bedingt eine stärkere Transpiration der angrenzenden Wurzelspitzenhälfte und diese im Vergleich

¹ l. c.

zur anderen Hälfte verstärkte Wasserverdunstung gibt den Anstoss zur hydrotropischen Krümmung.

4. Die Rhizoiden der Marchantiaaceen sind positiv hydrotropisch.
5. Nicht nur einzellige Pilze (*Mucor*, *Phycomyces*), sondern auch vielzellige (*Coprinus*) sind negativ hydrotropisch.
6. Werden Hypocotyle einer psychrometrischen Differenz ausgesetzt, so erweisen sie sich weder als positiv, noch als negativ hydrotropisch, selbst dann nicht, wenn die einseitige Wirkung des Lichtes und der Schwerkraft ausgeschlossen wird. Eine Ausnahme bildet im letzteren Falle das Hypocotyl von *Linum usitatissimum*; dasselbe ist nämlich negativ hydrotropisch. Es kann daher die Ansicht von Sachs, dass Keimstengel bei Ausschluss von heliotropischen und geotropischen Krümmungen sich deshalb senkrecht auf das feuchte Substrat stellen, weil sie negativ hydrotropisch sind, nicht allgemein richtig sein.
7. Bei vielen Versuchen wurde ein für die Beobachtung des Hydrotropismus höchst geeigneter neuer Apparat benützt.

Derselbe besteht im Wesentlichen aus einem oben mit einem durchlöcherten Ringwall versehenen soliden Thontrichter, der mit seinem Stiel ins Wasser tauchend seine Oberfläche stets gleichmässig feucht erhält. Steht der Trichter im dunstgesättigten Raume, dann wachsen die aus den Löchern des Ringwalles heraustretenden Wurzeln vertikal nach abwärts, befindet er sich jedoch an einem verhältnissmässig trockenen Orte, dann werden die Wurzeln von ihrer normalen Richtung abgelenkt und schmiegen sich an die kegelförmig geneigte Oberfläche des feuchten Trichters an.

Molisch: Untersuchungen über den Hydrotropismus



27. Photographie des App.

Zeichnung von Wagner, Wien.

Sitzungsber. d. kais. Akad. d. W. math. naturw. Classe LXXXVII Bd. I. Abth. 1883.

Erklärung der Tafel.

Die Figur stellt im verkleinerten Massstabe einen mit Zea-Keimlingen versehenen, soliden Thentrichter dar, der mit seinem Stiel in ein mit Wasser gefülltes Hyazinthenglas eingetaucht ist.

- k* Keimstengel.
 - w* Hydrotropisch gekrümmte Wurzeln.
 - s* Nasse Sägespäne.
 - tr* Mit Löchern versehener sich anwärts erhebender Trichterrand.
 - p* Filterpapiermantel.
 - h* Mit Wasser gefülltes Hyazinthenglas.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften
mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: [88](#)

Autor(en)/Author(s): Molisch Hans

Artikel/Article: [Untersuchungen über den Hydrotropismus. 897-943](#)