Über kontraktile Luftwurzeln.

Von **M. Nordhausen**, Kiel.

(Mit 5 Abbildungen im Text.)

Die Fähigkeit vieler Wurzeln, sich zu verkürzen, ist eine Erscheinung, die im Pflanzenreich recht verbreitet ist. Nachdem zuerst Stroewer (pag. 44) ihr weiteres Vorkommen bei verschiedenen Pflanzen festgestellt hatte, konnte Rimbach (II, pag. 4) auf Grund ausgedehnter Beobachtungen 70 Spezies aufzählen, die den Mono- und Dikotylen angehören. Stets handelt es sich um krautige, meist ausdauernde Gewächse. Bei Kryptogamen und phanerogamen Holzpflanzen sind sie bisher nicht festgestellt worden.

Die Zugwurzeln der erwähnten Pflanzen sind stets Erdwurzeln [1]). Morphologisch besitzen sie bald den Charakter von Haupt-(Pfahl-) bzw. Seitenwurzeln, bald den von Adventivwurzeln. Sie können sich streckenweise bis zu 70 % verkürzen, nehmen dabei aber nicht unbeträchtlich an Dicke zu. Wie zuerst de Vries [2]) nachwies, findet die Verkürzung außerhalb der eigentlichen Zuwachszone statt und wird hauptsächlich durch die innere Rinde, sowie bei fleischigen Dikotylenwurzeln auch durch das zartwandige Parenchym des sekundären Holzkörpers verursacht. Die übrigen Teile verhalten sich passiv und stehen unter Druckspannung. Einzelne widerstandsfähigere Elemente, wie Leitbündel und Epidermis, werden unter Umständen wellig verbogen, in welch letzterem Falle die Wurzeloberfläche mit Querrunzeln bedeckt erscheint. Es ist verständlich, daß das Vorkommen größerer Mengen dickwandiger und verholzter Zellen im Innern der Wurzel die Verkürzung behindern muß und wie de Vries (pag. 40, 41) und Rimbach (II, pag. 20) hervorheben, auch augenscheinlich vermieden wird.

Von diesem gewöhnlichen Typus der Zugwurzeln weichen gewisse Wurzeln der Moracee Coussapoa Schottii Miq., denen nach meinen Beobachtungen die Fähigkeit, sich zu kontrahieren, ebenfalls zukommt, in einer Reihe von Punkten wesentlich ab, so daß man von einem besonderen Typus zu sprechen berechtigt ist. Zunächst handelt es sich

---

1) Vgl. pag. 124.

2) Ältere Literatur findet sich daselbst angegeben.

nämlich um ein Holzgewächs, und zwar einen ansehnlichen Baum. Weiterhin sind die betreffenden Wurzeln typische Luftwurzeln. Sie führen ferner vom Beginn der Kontraktion an, sowie während ihres Verlaufes, der mit dem sekundären Dickenwachstum parallel geht, reichlich dickwandige und verholzte Zellelemente, besonders Holz- und Bastzellen. Am eigenartigsten ist aber der äußere Verlauf der Kontraktion selbst. Dadurch, daß nämlich stets nur eine Längshälfte einer Wurzel an der Verkürzung teilnimmt, kommt es zur Bildung von mehr oder minder korkzieherartigen Windungen, wie wir sie z. B. bei vielen Ranken zu sehen gewohnt sind (vgl. Fig. 4). Wie bei letzteren kommt dann auf indirektem Wege, nach dem Prinzip einer gespannten Spiralfeder, die eigentliche Spannung zustande, ohne daß jedoch, wie dort, eine Kontaktreizbarkeit mitspielte.

Meine Beobachtungen stellte ich an zwei Gewächshausexemplaren unseres Palmenhauses an [1]). Es sind dies zwei Bäume von ca. 3,5 bzw. 4,5 m Höhe. Trotz ihres, offenbar durch die Kultur bedingten, relativ langsamen Wachstums — sie sind ca. 15—20 Jahre alt —

---

1) Bezüglich der Identifizierung unserer Pflanzen wurden einige Feststellungen nötig, die sich mangels Blüten und Früchten etwas umständlich gestalteten. Sie seien hier kurz wiedergegeben, wobei gleichzeitig den Herren Privatdozent Dr. E. Lehmann und Oberlehrer Dr. E. Pritzel für ihre freundliche Hilfe, sowie den Vorständen des Berliner und Münchener Museums, den Herren Geheimräten Prof. Dr. Engler und Prof. Dr. Radlkofer für die leihweise Überlassung von Herbarmaterial mein verbindlichster Dank ausgesprochen sei.

Pflanzen, die mit unseren Kieler Exemplaren durchaus übereinstimmen, wurden bzw. werden z. T. noch jetzt in verschiedenen botanischen Gärten unter ganz verschiedenen Namen kultiviert. Am häufigsten kehrt die Bezeichnung Brosimum Alicastrum wieder, unter welchem Namen auch bis jetzt die Kieler Pflanzen gingen, ferner: Brosimum microcarpum (München, Berlin), Br. spurium (Petersburg), Ficus spuria (Berlin), Coussapoa Schottii Miq. (Tübingen) usw. Die Zugehörigkeit zu dem letzten, offenbar richtigen Namen (zu Brosimum gehören die Pflanzen nicht. Vgl. Swartz, pag. 17), der auch die Einordnung im Berliner und Münchener Herbar entspricht, erscheint zunächst nicht ohne weiteres überzeugend, da die meisten der in ihrer Heimat Brasilien gesammelten Pflanzen z. T. recht erheblich von ihnen abweichen, allerdings auch unter sich stark variieren. Nur zwei Exemplare zeigen eine weitergehende Übereinstimmung (Ule, Herb. Brasil. No. 4862 und Glaziou No. 4983, bestimmt von Taubert). In letzter Linie geht die Bestimmung der Kulturpflanzen wohl auf Miquel, den Autor der C. Schottii, zurück. Neben einer var. lanceolata beschreibt er eine var. longifolia und nimmt dabei auf ein lebendes Exemplar des Münchener Gartens Bezug (Miquel, p. 137). Ein Stück eines solchen aus dem Jahre 1835 befindet sich noch jetzt im Münchener Herbar und stimmt vollständig mit unserer Pflanze überein. — Maßgebend für die Be-

machen sie mit ihrem glattrindigen Stamm und Ästen und deren regelmäßiger Verzweigung ganz den Eindruck normal ernährter, durchaus nicht kümmerlicher Pflanzen. In ungefähr 1 m Höhe messen die Stämme 3,5 cm im Durchmesser. Hier liegt auch das Maximum ihrer Dicke, denn nach der Basis zu nimmt diese nicht unerheblich ab, so daß sie z. B. bei der einen Pflanze in ca. 30 cm Höhe nur noch 2 cm beträgt. In entsprechendem Maße sind aber eine größere Zahl kräftiger, stelzenartiger Luftwurzeln, die den Stamm stützen, hinzugetreten. Diese bilden nur einen Teil der uns hier näher interessierenden Luftwurzeln, welche in sehr großer Zahl vorhanden sind und schon äußerlich der Pflanze ein eigenartiges Gepräge geben. Namentlich im Sommer zeigen sie ein recht lebhaftes Längenwachstum und umkleiden in dichtem, eigenartig lockigem Gewirr den Stamm bis zu 1,25—1,50 m Höhe, gleichsam als ob ein tropischer Epiphyt sich auf ihm angesiedelt hätte (vgl. Fig. 1). Die Mehrzahl von ihnen ist sehr dünn und besitzt nur einen Durchmesser von ca. 0,3—0,8 mm, doch gibt es eine Anzahl dickerer Wurzeln, die einen Durchmesser von 8—10 mm, an ihrer Basis sogar über 15 mm aufweisen.

Genauer betrachtet lassen sich, abgesehen von den eigentlichen Erdwurzeln, die in mächtigen Schöpfen aus den unteren Abflußöffnungen der Kübel hervortreten, zwei Arten von Luftwurzeln unterscheiden. Es sind dies einmal lange Luftwurzeln, die ihren Ursprung direkt aus dem Stamm nehmen und anfänglich senkrecht zu diesem, sehr bald aber in vertikaler Richtung nach unten wachsen und ferner als deren Auszweigungen kürzere Seitenwurzeln. Beide sind in den jungen Teilen dicht mit äußerst kurzen Wurzelhaaren bekleidet.

Die hier nur kurz zu behandelnden Seitenwurzeln werden kaum länger als 10—20 cm und bleiben stets sehr dünn, d. h. 0,3—0,6 mm. Sie wachsen in horizontaler Richtung; offenbar sind sie transversalgeotropisch, außerdem aber ausgesprochen negativ heliotropisch. Sie bilden die Hauptmasse des schon erwähnten Wurzelfilzes. Ein Teil von ihnen umklammert auch nach Art der Aroideen-Haftwurzeln den Stamm bzw. dessen Stützpfahl. Hydrotropismus, sowie eine recht weitgehende Kontaktreizbarkeit, dürften in diesen Fällen ihre Wachstums-

---

stimmung sind die einzelnen, zusammengerollten Stipeln, die eigenartige Behaarung und vor allem die Umrollung des Blattrandes an der Spreitenbasis, Merkmale, die bei unseren Pflanzen charakteristisch hervortreten. — Erwähnt sei noch, daß schon Miquel das Vorkommen von zahlreichen Luftwurzeln an den Gewächshausexemplaren hervorhebt, was auf den später noch genauer zu erwähnenden epiphytischen Charakter unserer Pflanzen hinweist.

richtung bestimmt haben. Ohne Unterlage oder Zufuhr von Feuchtigkeit sterben sie bald ab, scheinen aber auch sonst kurzlebig zu sein. Die Stammbasis ist frei von ihnen. Anatomisch sind sie von den übrigen Luftwurzeln nicht merklich verschieden. Biologisch spielen sie wohl die Rolle von Haftwurzeln.

Mehr interessieren uns die erstgenannten, längeren Luftwurzeln. Je nach der Höhe, in der sie in akropetaler Reihenfolge am Stamm, vereinzelt auch an der Basis eines Astes, entspringen, besitzen sie sehr verschiedene Längen; die längsten maßen 2,25 m. Normalerweise gelangen sie bei vertikaler Wachstumsrichtung in den Erdboden, wo sie sich dann reichlich verzweigen. Tatsächlich wurde aber bei unseren Pflanzen dieses Ziel von einer größeren Zahl von Wurzeln überhaupt nicht, oder nicht direkt erreicht. Anscheinend war die nicht immer hinreichende Luftfeuchtigkeit daran schuld, daß ihre Spitzen nicht selten beschädigt wurden und abstarben. Alsdann bildeten sich allerdings in nächster Nähe eine bis mehrere Ersatzwurzeln, die aber leicht demselben Schicksal verfielen, so daß häufig eine längere Wurzel sich aus einer Reihe sympodial verketteter Stücke aufbaut, ähnlich wie dies übrigens an Luftwurzeln infolge anderer traumatischer Einflüsse verschiedentlich beobachtet worden ist (vgl. Goebel und W. Docters von Leeuwen). Derartige Wurzeln erscheinen auch im Gegensatz zu den fast kahlen, langen, kräftigen Wurzeln[1]) als eine korrelative Folge ihres kümmerlichen Spitzenwachstums förmlich übersät von Nebenwurzeln und mit diesen verfilzt. Dabei dürften die Nebenwurzeln nur wenig an eine bestimmte Entstehungsfolge gebunden sein, denn selbst an älteren, sekundär verdickten Wurzelstücken brachen sie zwischen schon vorhandenen älteren regelmäßig hervor.

Physiologisch sind die langen Luftwurzeln stets durch ihr offenbar positiv geotropisches Wachstum und das Fehlen einer merklichen heliotropischen Reaktion charakterisiert. Nur vereinzelt habe ich einen ganz schwach negativen Heliotropismus konstatieren können, und zwar besonders bei Ersatzwurzeln, was wohl als Rest des ursprünglichen Nebenwurzelcharakters zu deuten war. Außerdem vermögen sie aber auch erheblich in die Dicke zu wachsen.

Wie schon früher erwähnt, sind sie ursprünglich sehr dünn, 0,6—0,8 mm, und bleiben es auch, so lange sie nicht mit Feuchtigkeit in Berührung kommen. Sobald sie sich aber im Erdboden eingewurzelt

---

1) Reste von verkümmerten Nebenwurzeln lassen sich aber auch an ihnen stets nachweisen.

haben, nehmen sie, namentlich in ihren Basalteilen, in augenfälliger Weise an Dicke zu. Am leichtesten und schnellsten wird dies natürlich von den älteren, nahe am Erdboden entspringenden Wurzeln erreicht, die dann auch ansehnliche Dicke aufweisen und als Stelzwurzeln funktionieren. Letztere gehen übrigens, wiederum an gewisse Epiphyten erinnernd, häufig untereinander Verwachsungen ein, die durch das Dickenwachstum und die dichtgedrängte Lage der Wurzeln an der Stammbasis begünstigt wird. Eine gewisse Dickenzunahme läßt sich aber auch dann feststellen, wenn sie zwar nicht in den Erdboden, wohl aber in den schon genannten dichten Wurzelfilz, der den Stamm umkleidet, eindringen, wo ihnen naturgemäß nur recht nährstoffarmes Wasser zur Verfügung steht.

Zu bemerken ist noch, daß nicht selten die Seitenwurzeln mehr oder weniger den Charakter der Mutterwurzel annehmen können. Abgesehen von den früher erwähnten Ersatzwurzeln geschieht dies regelmäßig, wenn eine längere Wurzel sich im Erdboden fixiert hat. Es entspringen dann nacheinander in einer Höhe von wenigen Zentimetern bis zu fast ½ m über dem Erdboden mehrere Seiten-



Fig. 1.

Fig. 1. Stammpartie des einen Baumes. Eine Anzahl längerer Luftwurzeln und einige Zweige sind fortgelassen. Links einer der angestellten, noch unvollendeten Versuche; eine stärkere Seitenwurzel ist über den Rand des kleinen Topfes nach unten in die Erde des großen Topfes gewachsen.

wurzeln, welche mehr oder minder steil abwärts in den Erdboden hineinwachsen [1]) und schnell an Dicke zunehmen, ja, bei günstiger Ernährung sehr schnell den Spitzenteil der Mutterwurzel an Dicke überholen (vgl. Fig. 1, Versuchswurzel). Daß sie zur Befestigung der Mutterwurzel wesentlich beitragen, bedarf kaum besonderer Erwähnung.

Alle längeren Luftwurzeln — möge es ihnen nun gelungen sein, den Erdboden zu erreichen, oder nicht — haben die Eigentümlichkeit, sich von einem gewissen Zeitpunkt an in ihren basalen Abschnitten scheinbar regellos zu verbiegen; auch Seitenwurzeln, die den Charakter von Hauptwurzeln angenommen haben, können sich genau wie diese verhalten. Dieser Vorgang, der den Wurzeln ein eigenartiges, lockenförmiges Aussehen gibt, erfolgt sehr langsam und erstreckte sich an unseren Pflanzen nachweislich über mehrere Jahre, so daß schon aus diesem Grunde von einer Kontaktreizbarkeit mit Rücksicht auf die äußere Ähnlichkeit mit Ranken nicht die Rede sein kann. An der Verbiegung beteiligt ist hauptsächlich eine Strecke von $^1/_4$—1 m, doch ist eine scharfe Grenze gegenüber dem geraden apikalen Teile nicht zu ziehen. An diesen Stellen ist auch die Cambiumtätigkeit bzw. das sekundäre Dickenwachstum besonders lebhaft. Während beides aber an allen übrigen Teilen der Wurzeln in konzentrischer Weise verläuft, erfolgt es hier ganz einseitig, so daß Holzkörper und Rinde stark exzentrisch werden. Die Konkavseite ist die im Wachstum begünstigte bzw. die allein wachsende.

Bevor wir auf weitere Einzelheiten eingehen, sei noch in Kürze ein Blick auf die innere Ausgestaltung der Wurzeln geworfen. Anatomisch lassen sich, wie schon gesagt, prinzipiell wichtige Unterschiede zwischen Haupt- und Seitenwurzeln nicht feststellen [2]). Ein Querschnitt durch das primäre Stadium einer längeren Luftwurzel zeigt einen 4—7strahligen Zentralzylinder, der von einer zarten Endodermis umgeben ist. Das Mark, das im Zentrum aus einigen zarteren, nach der Peripherie hin aber aus dickwandigen Zellelementen besteht, sowie der größte Teil der primären Rinde erweisen sich schon frühzeitig verholzt. Aus der Epidermis entspringen eine große Zahl kurzer

---

1) Nicht selten verfehlen sie ihr Ziel und wachsen über den Topfrand hinaus nach unten, wo sie, wenn möglich, an dem feuchten Boden des Gewächshauses weiterkriechen (vgl. Fig. 1).

2) Es mag darauf hingewiesen sein, daß Keller (pag. 29, 30) bei Brosimum Alicastrum nur geringe Unterschiede zwischen Luft- und Erdwurzeln fand, wie dies auch bei unseren Pflanzen der Fall ist.

Wurzelhaare. In nur wenig älterem Stadium beginnt bereits die Cambiumtätigkeit und erfolgt das Absterben der primären Rinde.

Fassen wir zum Vergleich nunmehr eine dickere Wurzel ins Auge, so findet sich innerhalb des Cambiumringes inzwischen ein derber Holzkörper ausgebildet. Er besteht aus gruppenweise zusammenstehenden, dickwandigen Holzfasern (Libriform), die meist kaum ein Lumen mehr erkennen lassen, ferner aus zerstreut liegenden, weitlumigen Gefäßen und reichlichen Mengen von dickwandigen Parenchymzellen (Holz- und Markstrahlparenchym), die ebenso wie das unverändert gebliebene Mark mit ziemlich großen Stärkekörnern vollgepfropft sind (vgl. Fig. 2). Die Markstrahlen sind auf dem Querschnitt 1—3-, selten 4reihig. Alle diese Elemente sind verholzt. Außen ist die Rinde von

Fig. 2.

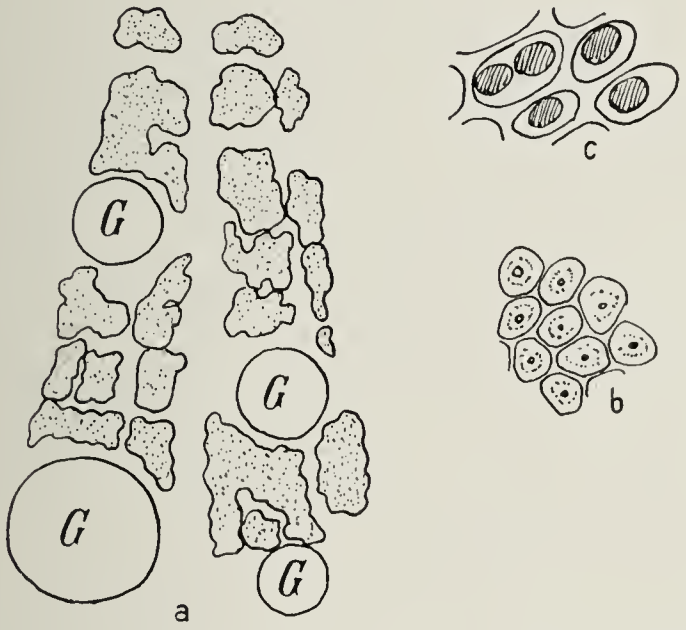


Fig. 3.

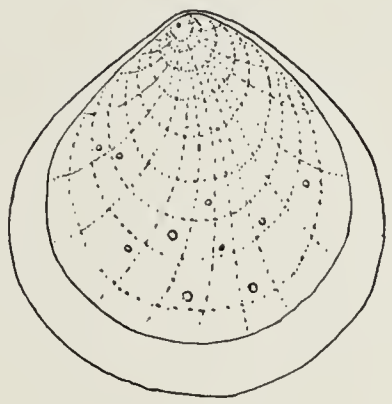


Fig. 2. Zur Holzanatomie einer 3 mm dicken Wurzel. *a* Teil eines Sektors, der von Markstrahlen begrenzt und einem solchen halbiert wird. Alle parenchymatischen Zellelemente sind farblos, das Libriform punktiert gezeichnet; *G* Gefäße. *b* Libriformzellen, *c* Holzparenchymzellen bei stärkerer, doch unter sich gleicher Vergrößerung.
Fig. 3. Querschnitt durch eine Krümmungsstelle einer ca. 10 mm dicken Wurzel.

Periderm umgrenzt. Unter diesem liegen Steinzellen, z. T. als Phelloderm in geschlossenen Reihen, z. T. in lockeren Gruppen mit zartwandigen Zellen untermischt. Weiterhin folgen nach innen außer Parenchym- und leitenden Prosenchymzellen dickwandige Bastzellen mit kaum sichtbarem Lumen.

Wie schon angedeutet, zeichnet sich das Querschnittsbild einer gekrümmten Stelle vor dem eines gerade gebliebenen Stückes durch eine außergewöhnlich große Exzentrizität aus. Auf der Konvexseite hat das Cambium nach ganz geringfügiger Tätigkeit sein Wachstum definitiv oder doch zum mindesten für lange Zeit eingestellt. Dementsprechend besteht es nur aus ganz wenigen Zellagen: Libriform- und Bastzellen

sind häufig nur durch eine einzige Cambiumzelle getrennt. Größere Gefäße fehlen hier im Xylemteil ganz. Da auf der gegenüberliegenden Konkavseite namentlich bei den in den Erdboden gelangten Wurzeln lebhafteste Cambiumtätigkeit herrscht, so nimmt entsprechend die Exzentrizität mit dem Alter dauernd zu. Bei einer 3,5 mm dicken Wurzel betrug z. B. das Verhältnis des sekundären Holzzuwachses 8:1, bei einer 10 mm dicken Wurzel 40:1 (vgl. Fig. 3). Die entsprechenden Werte für die sich im Prinzip ähnlich verhaltende Rinde waren 4:1 bzw. 15:1. Ob hierin später bei sehr dicken Wurzeln in der freien Natur ein Wandel eintritt, bleibe dahingestellt. Naturgemäß sind auf der Konkavseite viel mehr Bast- und Steinzellen vorhanden. Erstere, namentlich aber auch die zartwandigen Elemente der Rinde, zeigen häufig einen merklich größeren Querschnitt als die der Konvexseite. Vor allem zeigen sich auch die Parenchymzellen in tangentialer Richtung gestreckt und mit nachträglichen Teilungswänden versehen. Auf die äußere Form des Querschnittes wirkt die Exzentrizität in verschiedener Weise. Jüngere und kümmerlich wachsende Wurzeln sind z. T. sogar recht erheblich abgeplattet. Kräftigere und ältere Wurzeln zeigen aber meist einen fast runden Querschnitt. Offenbar hängt es mit nachträglichen Torsionen der Wurzel zusammen, wenn nicht selten die Achse der Exzentrizität sich im späteren Verlaufe des Dickenwachstums etwas nach einer Seite umbiegt, wie dies an Fig. 3 in geringem Grade, in anderen Fällen schärfer hervortritt.

Die Krümmungsstellen der Wurzeln beanspruchen nun auch weiterhin unsere besondere Aufmerksamkeit, da sie den Sitz der eigentlichen Wurzelkontraktion darstellen. Es ist klar, daß die ihnen zugrunde liegenden Wachstumsvorgänge — und um solche kann es sich hier nur handeln — ähnlich wie bei Ranken eine elastische Verkürzung bzw. Zusammenziehung der ganzen Wurzel zur Folge haben müssen, die allerdings anfänglich infolge der großen Biegsamkeit der noch zarten Wurzel zu keiner größeren Spannung führt. Ganz anders, wenn die Wurzelspitze mit der Erde in Berührung geraten und durch Bildung von Erdwurzeln daselbst fixiert[1]) und somit auch besser ernährt ist. Jetzt treten erhebliche Spannungen auf. Die Wurzeln erscheinen voll-

1) Bei den wenig günstigen Raum- und Kulturbedingungen im Gewächshaus gelingt dies durchaus nicht immer, zumal die Wurzel, wie ich mich überzeugen konnte, nicht genügend Steifheit besitzt, um sich direkt in den Erdboden einbohren zu können, vielmehr sich mit Hilfe von Wurzelhaaren und kleinen Seitenwurzeln erst ein Widerlager schaffen muß. Es kommt daher nicht selten vor, daß die Wurzeln sich wiederholt losreißen.

kommen straff, ja in ihrem unteren gerade gebliebenen Teil können sie direkt mit den gespannten Saiten eines Musikinstrumentes verglichen werden. Eine ungefähre Vorstellung von dem Maße der Spannung habe ich mir durch Messungen zu verschaffen gesucht. Es wurden einige Wurzeln unweit des Erdbodens durchschnitten bzw. durchsägt. Die Schnittflächen klafften sofort auseinander und es wurde das Gewicht bestimmt, welches, am unteren Ende befestigt, die Wurzel so weit wieder dehnte bis der Spalt ganz oder doch annähernd geschlossen war. Bei einer 3—5,5 mm[1]) dicken Wurzel von fast 2 m Länge, wovon ca. 1 m spiralig gewunden war, waren 700 g nötig, um den 1 cm breiten Spalt zu verschließen. Eine andere 8—10 mm dicke und 1,60 m lange Wurzel (wovon die Hälfte gewunden war), klaffte 8 mm auseinander und 10,5 kg schlossen den Spalt nicht ganz vollständig. Da die Belastungsversuche stets mehrmals hintereinander mit gleichem Erfolge wiederholt werden konnten, so war die Elastizitätsgrenze nicht überschritten worden. Zweifellos entsprechen die soeben genannten Werte bei weitem noch keinem Maximum. Sie dürften sicher durch eine andere Wurzel derselben Pflanze, die in ihren Abmessungen der zuerst genannten gleichkam, aber im Interesse der ganzen Pflanze ebenso wie noch andere nicht verletzt werden sollte, übertroffen werden. Ein 1,5 kg-Gewicht, welches am unteren Ende des gewundenen Teiles angehängt wurde, bewirkte absolut keine meßbare Verlängerung des oberen oder eine Verkürzung des unteren Teilstückes[2]).

Um das Auftreten der Spannungen zeitlich besser verfolgen zu können, wurden im Mai bzw. im Laufe des Sommers eine Reihe von Versuchen angestellt, in denen kleinere, mit Erde gefüllte Blumentöpfe an Holzstützen in einer solchen Höhe angebracht wurden, daß die Spitzen der ursprünglich noch freischwebenden Wurzeln bequem eingepflanzt werden konnten, diese selbst aber ganz lose blieben. Diese Wurzeln waren ca. 1—2 m lang und zeigten bereits zahlreiche Spiralwindungen. — Ganz junge Wurzeln standen mir zu wenig zu Gebote und hätten auch zeitlich eine zu weite Ausdehnung des Versuches erfordert. — Die Spitzen bewurzelten sich in wenigen Tagen. Der Erfolg war, daß allmählich die ursprünglich nach dem Einpflanzen ganz lose und leicht beweglich hängenden Wurzeln im Laufe von $^1/_2$—$^3/_4$ Jahr

---

1) Gemessen an der dünnsten und der dicksten Stelle.

2) Letzteres war zu dünn und biegsam, um etwa als Stütze zu wirken und damit das Resultat beeinflussen zu können.

vollkommen straff gespannt waren. Die Verkürzung selbst läßt sich nun allerdings in Anbetracht der elastischen Dehnbarkeit kaum zahlenmäßig angeben (vgl. pag. 119), doch genügt die Feststellung, daß z. B. in einem Falle der ganze Wurzelballen, der durch zahlreiche, aus der unteren Topföffnung hervorgetretene Erdwurzeln ziemlich fest mit dem Topf zusammenhing, um ca. 1½ cm aus dem Topf herausgehoben worden war, bzw. der Holzstab, an dessen oberem Ende die Wurzel befestigt war (vgl. Fig. 1, links), gewaltsam aus seiner Lotstellung schief gezogen wurde. Inzwischen hatten die Wurzeln naturgemäß an Dicke zugenommen. Z. B. maß die letztgenannte Wurzel in ihren physikalisch unteren Teilen statt 0,8 jetzt 3,5 mm, an der Basis war sie jetzt 5,5 mm dick. Auch die Spiralwindungen hatten nach Vergleich mit früher angefertigten Skizzen etwas zugenommen, namentlich nach dem apikalen Ende zu, während in den mittleren Teilen ihre Krümmungsradien sich verkleinert hatten. Diese Beobachtungen bestätigen einmal das schon früher Gesagte, daß nämlich die Verkürzung sehr langsam erfolgt; sie lehren ferner, daß Wurzeln von einer Dicke bis zu .7 mm an ihrer Basis sich jedenfalls aktiv verkürzen, vermutlich aber noch weit dickere Wurzeln hierzu befähigt sind.

Was die Art der Krümmungen anbelangt, so tritt diese an den straffgespannten Wurzeln besonders deutlich hervor. Es handelt sich um mehr oder minder regelmäßige Spiralen, deren Windungen in den mittleren Partien z. T. sehr eng beieinander liegen können, nach oben, vor allem aber nach dem apikalen unteren Wurzelende zu immer steiler und in größerem Abstande verlaufen, um schließlich kaum merklich in das gerade Stück überzugehen. Die Windungsrichtung bleibt nicht konstant, sondern wechselt an derselben Wurzel häufiger und ist dementsprechend durch Umkehrstellen unterbrochen, ähnlich wie dies bei Ranken hinlänglich bekannt ist (vgl. Fig. 4). Ob diese Umkehrstellen ausschließlich eine Folge der Fixierung der Wurzelspitze sind, wie nach Analogie mit den Ranken angenommen werden könnte, erscheint zweifelhaft. Freihängende Wurzeln zeigten sie auch, doch ist immerhin möglich, daß diese sich früher in dem Wurzelfilz etwas verfangen hatten und an Torsionen gehindert worden waren.

Mit fortschreitendem Alter ändert sich das Bild einer straffgespannten Wurzel. Die Fortdauer des exzentrischen Dickenwachstums auf der Konkavseite hat zur Folge, daß die Spiralwindungen auf ihrer Innenseite immer mehr ausgefüllt werden und schließlich ganz verschwinden müssen. Die Wurzel geht so einem Zustande entgegen, in welchem sie einem vollkommen zylindrischen, geraden, achsenförmigen

Organe gleicht. Bei der stärksten, von mir genauer untersuchten längeren Wurzel von 10 mm durchschnittlicher Dicke war dies streckenweise schon eingetreten, wie aus Fig. 5 hervorgeht[1]). Hier war die ursprüngliche Konvexseite nur noch als ein schmaler, glatter, etwas scharfkantig vorspringender Streifen zu erkennen, während auf der Konkavseite die Rinde infolge mechanischer Druckwirkungen mehr oder minder wulstartig gestaucht war. An anderen Stellen derselben Wurzel waren die Spiralen jedoch noch deutlich erkennbar[2]). Zunächst glaubte ich, daß diese Wurzel bereits als Stütze funktioniere, d. h. auf Druck in Anspruch genommen werde. Überraschenderweise war dies aber nicht der Fall, denn beim Durchsägen klafften, wie bereits auf pag. 109 angegeben, die Schnittflächen um 8 mm auseinander. Daß tatsächlich aber die aktive Verkürzung und damit auch schließlich der Spannungs-

Fig. 4. Fig. 5.

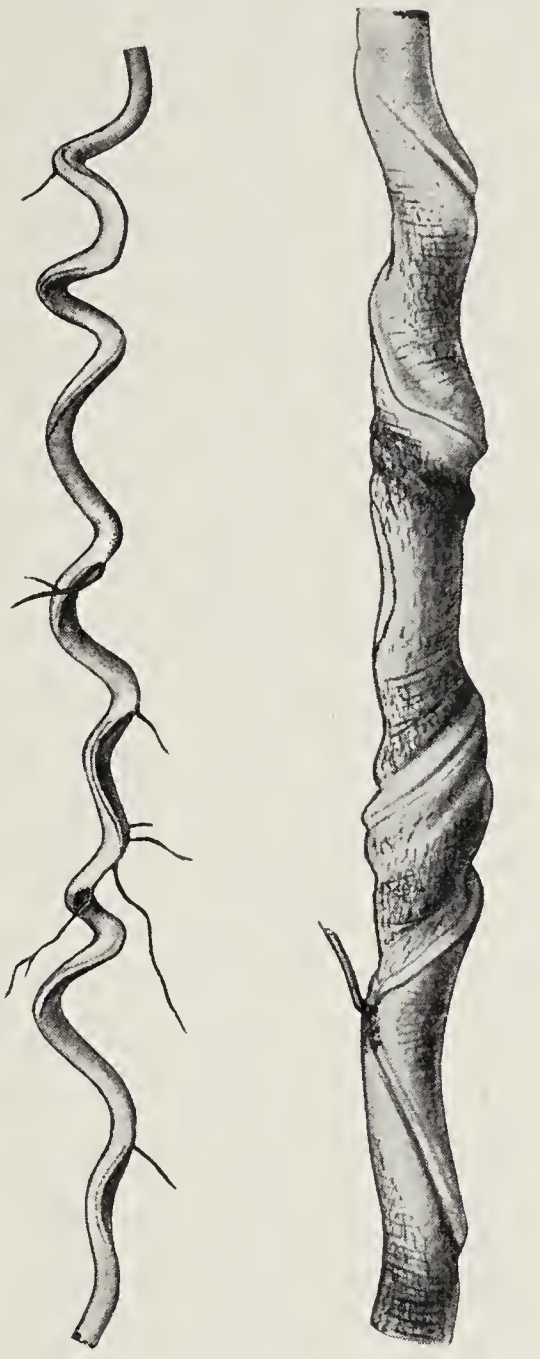


Fig. 4. Teilstück einer 1,5 m langen Wurzel. ($^2/_3$ nat. Größe.) Es sind drei Umkehrstellen sichtbar. Der primäre, einseitig anhaftende Rindenstreifen ist gewaltsam entfernt worden.

Fig. 5. Ein ziemlich gerades Teilstück einer ursprünglich spiralig gewundenen Wurzel. Die ehemalige Konvexseite ist als schmaler, etwas kantig vorspringender, glatter Streifen in Gestalt einer Spirale mit zwei Umkehrstellen noch zu erkennen. Die Konkavseite zeigt Querrunzeln und Wülste, sowie abschilfernde Peridermfetzen. Links eine abgestorbene, merkwürdig nach oben gerichtete Seitenwurzel.

1) Diese Wurzel ist auf Fig. 1 nicht mit gezeichnet.

2) Auffällig erscheint es zunächst, daß die allerältesten Stelzwurzeln aus der unteren Stammhälfte, wie Fig. 1 zeigt, noch weit entfernt von einer Geradstreckung sind. Abgesehen von etwaigen gegenseitigen Verbiegungen wird man sich vergegenwärtigen müssen, daß diese Wurzeln inzwischen durch das mehrmals erfolgte Umpflanzen des Baumes nicht mehr ihre ursprüngliche Anordnung aufweisen, sondern höchstwahrscheinlich dabei mehrmals vom Erdboden losgerissen worden sind und Verbiegungen angenommen haben, die wegen der Größe ihrer Krümmungsradien nur sehr schwer und spät durch Dickenwachstum ausgeglichen werden können. In ähnlicher Lage befinden sich weiter oben am Stamm manche Wurzeln, die ihres kümmerlichen Wachstums wegen schon seit Jahren nicht den Erdboden erreicht haben. Im übrigen wäre es denkbar, daß die ersten kurzen Luftwurzeln sich abweichend verhalten.

zustand einmal verschwinden muß, ist nach allem eine unabweisbare Konsequenz. Ebenso kann es aber auch keinem Zweifel unterliegen, daß solche dicken Wurzeln, die nach der Martiusschen Abbildung (Tafel 29) im Freien recht beträchtlich dick werden können, später als Stützen fungieren.

Es wird nunmehr die Frage zu erörtern sein, in welcher Weise die Verkürzung der Wurzel genauer zustande kommt. Wir waren von der Voraussetzung ausgegangen, daß die Spiralwindungen der Wurzel deren indirekte Ursache darstellen. Die höchst unwahrscheinliche Möglichkeit, daß die ganze Wurzel oder mindestens der gerade gebliebene Teil sich als Ganzes zu kontrahieren vermöge, konnte leicht durch die folgende Messung erledigt werden. Es wurden nämlich gelegentlich der auf pag. 109 erwähnten Kontraktionsversuche beim Einpflanzen die gerade gebliebenen, apikal gelegenen Teile der Wurzeln nach Anbringung zweier möglichst weit voneinander entfernter Marken (im Maximum 98 cm) gemessen. Nach Ablauf von $^1/_2$—$^3/_4$ Jahren waren trotz nachweislich sehr deutlicher Verkürzung keine merklichen Längenänderungen zu verzeichnen. Die Kontraktionsfähigkeit der Wurzeln konnte somit nur auf ihre basalwärts gelegenen Teile beschränkt gewesen sein, eine Eigentümlichkeit, die übrigens den meisten typischen Zugwurzeln zukommt.

Unser Hauptaugenmerk hat sich demnach auf das Zustandekommen der Spiralkrümmungen selbst zu richten. Da kein Anhaltspunkt vorliegt, etwa besondere physikalische Eigentümlichkeiten der derben Zellmembranen des Holzkörpers dafür verantwortlich zu machen, so bleibt allein die Annahme von typischen Wachstumsvorgängen übrig, für die die zartwandigen Gewebe der sekundären Rinde und vor allem des Cambiums in Betracht kämen. Hierauf deutet ja auch ohne weiteres die eigenartige Parallele zwischen Krümmung und regerer Cambiumtätigkeit, auf die schon früher hingewiesen worden war.

Da den Krümmungen Längenänderungen zweier antagonistischer Seiten zugrunde liegen müssen [1]), so ergeben sich theoretisch drei Möglichkeiten: 1. Verlängerung der Konvexseite. 2. Verkürzung der Konkavseite. 3. Kombination von 1. und 2. Am einfachsten, so sollte man meinen, wäre natürlich die Entscheidung durch direkte, exakte

1) Im Folgenden will ich mich nur auf dieses Problem beschränken, dagegen gewisse, für das Zustandekommen von Spiralwindungen zwar wichtige, aber sehr komplizierte Nebenfragen beiseite lassen. Als solche kämen z. B. in Betracht, inwieweit die antagonistischen Flanken keine geraden Linien, sondern homodrome Spiralen darstellen, ob Torsionen vorkommen und wodurch sie bedingt sind usw.

Messungen der beiden Seiten zu treffen gewesen. Berücksichtigt man aber, daß die hierfür anzubringenden Marken bei der zwischen ca. ½ und 1 mm liegenden Dicke der jungen Wurzeln ganz besonders genau sein, und, um überhaupt stärkere Krümmungen abzuwarten, daselbst ein bis mehrere Jahre hindurch verbleiben müßten, daß ferner die primäre Rinde mittlerweile abstirbt, so wird man diese Methode als unsicher und undurchführbar verwerfen. Indessen können wir auch auf andere Weise zu einer sicheren Entscheidung gelangen.

Schon eine nähere Betrachtung der anatomischen Verhältnisse einer etwas älteren, gekrümmten Wurzel läßt eine Verlängerung und aktive Beteiligung der Konvexseite so gut wie ausgeschlossen erscheinen. Dieser Teil der Wurzel befindet sich andauernd seit dem primären Stadium in fast vollkommener Ruhe. Die nur kleine Zahl von Rinden- und Cambiumzellen erscheint für größere Kraftleistungen durchaus ungeeignet und läßt selbst auf dem Längsschnitt keinerlei Spuren besonders regen Wachstums und Zellteilungen erkennen. Vor allem machen aber die vorhandenen Bastzellen und der hier dicht an die Peripherie herantretende Holzkörper eine erheblichere Verlängerung ganz unmöglich. Wesentlich günstiger liegen die Verhältnisse dagegen auf der Konkavseite. Es ist ein mächtiges Rindengewebe vorhanden und das vielschichtige Cambium in regster Tätigkeit. Da es sich hier nur um eine Kontraktion handeln kann, so würden die allerdings ebenfalls vorhandenen Bastzellen insofern nicht stören, als sie zerstreut liegen und einem Druck in der Längsrichtung wenig Widerstand entgegenzusetzen vermögen.

Genauere Schlußfolgerungen ermöglicht die Betrachtung der primären Rinde. Wie schon erwähnt, stirbt diese sehr frühzeitig ab, bleibt aber noch lange an der Wurzel erhalten. Sobald nun das einseitige Dickenwachstum und damit auch die Krümmung der Wurzel einsetzt, platzt sie auf der Konkavseite auf und bleibt als aufgeschlitzte Röhre auf der Konvexseite sitzen. Infolge der ursprünglichen Verwachsung mit dem Zentralzylinder haftet sie hier noch lange recht fest. Selbst an ziemlich dicken und sehr stark gebogenen Wurzeln kann man sie daselbst noch in langen Streifen vorfinden; erst später wird sie schließlich ganz abgestreift. Diese Rindenstreifen bilden nun einen guten Maßstab für die ursprüngliche Länge des betreffenden Wurzelstückes. Aus ihrer äußerst labilen Gleichgewichtslage wären sie bei der geringsten Spannungsdifferenz, wie sie notwendigerweise entstehen müßte, wenn die darunterliegende Konvexflanke der Wurzel sich nachträglich verlängerte, seitlich herabgeglitten, was übrigens an ganz besonders

scharf gekrümmten Wurzelstellen auch tatsächlich eintreten kann, weil passive Spannungen sich naturgemäß immer etwas geltend machen. Allerdings ist dieser primäre Rindenstreifen streng genommen wohl kein ganz unveränderlicher Maßstab, denn er dürfte bei Wasserverlust, d. h. beim Absterben, die Tendenz haben, sich zu verkürzen, dagegen nicht, sich zu verlängern. Somit kann auch unbedenklich die Schlußfolgerung gezogen werden, daß die Konvexseite der gekrümmten Wurzeln sich seit dem primären Stadium nicht wesentlich und nicht aktiv verlängert hat.

Weitere Belege liefert uns das anatomische Verhalten des Wurzelkörpers. Fertigen wir durch ein stark gekrümmtes Wurzelstück einen medianen Längsschnitt, so fallen an den peripher gelegenen Zellen, d. h. dem Periderm, Phellogen und der äußeren Rinde, sehr deutliche Längenunterschiede auf, die ungefähr dem Verhältnis der zugehörigen Krümmungsradien entsprechen: Auf der Konkavseite sind sie wesentlich kleiner als auf der Konvexseite. Beispielsweise zeigten an einer stark gekrümmten Wurzelstelle die Zellen der inneren Korkschicht eine durchschnittliche Länge von 0,5 Teilstrichen auf der Konkav- und von 1,18 Teilstrichen auf der Konvexseite. Hierbei sei daran erinnert, daß die Peridermzellen denen des Phellogens an Längenausdehnung entsprechen, welch letzteres aus dem Pericambium hervorgegangen ist. Die darunterliegenden Rindenzellen bzw. die später nach und nach entstandenen Steinzellen verhalten sich im Prinzip gleich; beide zeigen auf der Konkavseite bei unregelmäßiger Orientierung meist runde bis schwach ovale Umrißformen, während sie auf der Konvexseite gestreckten Vier- oder Sechsecken ähneln. Alle diese Unterschiede würden nun an und für sich noch nicht ausreichen, irgendwelche Schlußfolgerungen zu ziehen, und ich kann daher auch nicht Baranetzky (pag. 193, 213) folgen, wenn er auf Grund ähnlicher Beobachtungen die geotropischen Krümmungen mehrjähriger Holzsprosse auf eine Verlängerung der Konvexrinde zurückführt. Wir müssen vorerst gerade Stücke desselben Organs, womöglich aus nächster Nähe der Krümmungsstelle, zum Vergleich heranziehen [1]). An unserer Wurzel zeigte das Periderm an den betreffenden Stellen, auf zwei gegenüberliegenden Seiten, durchschnittliche Zellängen von 1,17 und 1,28, die Rindenzellen entsprechende Werte. Messungen dieser Art wurden verschiedentlich an mehreren Wurzeln mit gleichem Resultat wiederholt. Sieht man von den un-

1) Hierzu eignen sich sowohl die dickeren, basalwärts gelegenen Teile, als auch die mehr apikal gelegenen, dünneren Partien der Wurzel.

ausbleiblichen kleineren Differenzen ab, so folgt hieraus deutlich, daß die Zellen der Konvexseite gegenüber den gerade gebliebenen Wurzelstrecken sich nicht verändert haben, daß dagegen die Konkavseite sich mit ihren Zellen verkürzt hat. Etwa in letzterem Falle außergewöhnliche Zellteilungen anzunehmen, wäre durchaus unbegründet und zwecklos.

Mit dem Vorstehenden stimmt durchaus überein, was auch äußerlich an dem Periderm zu beobachten ist. Auf der Konvexseite — bei dickeren Wurzeln in Gestalt eines schmalen Streifens — erscheint es vollkommen glatt, ohne die geringsten Spuren von Zerreißungen oder Abschilferungen zu zeigen, genau wie dies auch an dünneren, geraden Wurzelpartien der Fall ist (vgl. Fig. 5). Bei der bekannten geringen Elastizität der Korkmembranen, die nach Schwendener (pag. 140) durchschnittlich meist nur 2 % ausmacht, würde aber beides schon bei geringer Krümmung zu erwarten sein, wenn daselbst wirklich eine Längsdehnung stattgefunden hätte. Im Gegensatz hierzu sieht man auf der Konkavseite schon mit bloßem Auge eine deutliche Ablösung feiner Korklamellen, die eine Folge der tatsächlich eingetretenen Kontraktion darstellt. Übrigens findet Borkenbildung nicht statt. Hinzu kommt noch, daß an stark gekrümmten, dickeren Wurzeln die Konkavseite mit zahlreichen feinen Querrunzeln, ja selbst Querwülsten bedeckt ist, wie dies an den gewöhnlichen typischen Zugwurzeln so häufig beobachtet wird. Es beweist dies, daß zum mindesten in etwas älteren Stadien, wenn nicht überhaupt, die inneren Rindenschichten bzw. das Cambium sich stärker verkürzen als die äußeren Rindenschichten, die somit gleichzeitig passiv etwas zusammengedrückt werden können. Dies ist eigentlich insofern auch leicht verständlich, als das Periderm und die darunter sich allmählich immer mehr anhäufenden Steinzellen einen wachsenden passiven Widerstand leisten. Übrigens wiederholen die letzteren ziemlich genau das Verhalten des Periderms. Auf der Konkavseite, wo sie eine mehrschichtige Lage bilden, ist diese unter Umständen mehr oder weniger wellig verbogen, ja an besonders dicken Wurzeln (10 mm) schollenartig zerklüftet, wobei die einzelnen Teilstücke sich übereinander schieben oder ihre Ränder sich gegeneinander aufrichten können [1]). Auf der Konvexseite dagegen ist nur eine wenige Zellagen tiefe, vollkommen regelmäßig zusammenhängende Schicht vorhanden, die wiederum keine Spuren einer stattgehabten Zerreißung, wie sie bekanntlich bei manchen Pflanzen tatsächlich beobachtet wird, erkennen läßt.

1) Sehr wahrscheinlich dürften in solchen Fällen einzelne Reihen des Phellogens zugrunde gehen.

Für genauere Messungen, wie sie oben ausgeführt wurden, eignen sich die übrigen Zellelemente der Wurzel wenig und zwar deshalb, weil sie meist Prosenchym darstellen bzw. sich direkt oder indirekt aus dem prosenchymatischen Cambium ableiten und daher zu gleitendem Wachstum und sekundären Längenänderungen befähigt erscheinen. Bei den Markstrahlen bot ihr selten gerader Verlauf Schwierigkeiten, längere zusammenhängende Reihen auf Radialschnitten zu erhalten. Im übrigen ist bemerkenswert, daß selbst an stark gekrümmten Wurzelstellen die einzelnen Elemente des Holzkörpers auf Quer- und Längsschnitten stets genau so gleichmäßig und regelmäßig angeordnet sind, wie an geraden Wurzeln. Verlagerungen oder Verbiegungen, speziell der Libriformzellen und Gefäße, wie sie bei einer aktiven Betätigung der parenchymatischen Holzelemente erwartet werden müßte, fehlen durchaus. Dagegen gaben noch die Bastzellen einen gewissen Aufschluß. Fertigt man tangentiale Längsschnitte durch die innere Rinde in der Nachbarschaft des Cambiums an, so findet man die Bastzellstränge unabhängig von dem Vorhandensein einer Wurzelkrümmung stets in Form eines Netzwerkes angeordnet, dessen Maschen ganz schmale und langgestreckte Rhomben darstellen. Liegen die Schnitte mehr peripher, so erscheinen z. B. auf der Konvexseite einer gekrümmten Wurzel die Rhomben deutlich breiter: als notwendige Folge der mit jedem Dickenwachstum parallel gehenden tangentialen Ausdehnung. Auf der gegenüberliegenden Konkavseite dagegen erweisen sich die Maschen unter gleichen Umständen nicht nur viel breiter, sondern auch absolut kürzer und die einzelnen Baststränge häufig mehr oder minder verbogen. Es sind dies im Prinzip offenbar ähnliche Verbiegungen, wie sie besonders an den Gefäßsträngen innerhalb sich kontrahierender Gewebe von typischen Zugwurzeln häufig gefunden und als Beweismittel für die stattgehabte Verkürzung angesehen werden.

Das Ergebnis unserer Beobachtungen läßt sich dahin zusammenfassen, daß die Krümmung der Wurzel durch eine aktive Verkürzung der sekundären Rinde und vor allem des Cambiums auf der Konkavseite zustande kommt, während die Konvexseite sich unverändert verhält, jedenfalls nicht aktiv an Länge zunimmt. Es wäre nun nicht unerwünscht gewesen, zur Kontrolle näheres über die in den gekrümmten Wurzelstellen bestehenden Gewebespannungen zu erfahren. Leider scheiterten dahingehende Versuche. Die Heterogenität der Gewebe und die Schwierigkeit, längere Gewebestreifen einwandfrei zu isolieren, zeitigten so widerspruchsvolle Resultate, daß auf deren Wiedergabe verzichtet werden kann. Auch eine Prüfung des optischen

Verhaltens der Zellmembranen ergab keine verwertbaren Anhaltspunkte.

War im Vorstehenden die Tatsache der Gewebeverkürzung auf der Konkavseite der Spiralkrümmungen festgestellt worden, so entsteht nunmehr die schwierige Frage, wie die Verkürzung im Einzelnen zustande kommt. Eine definitive Auskunft werden wir allerdings in unserem Falle um so weniger erwarten dürfen, als selbst die viel einfacher liegenden, typischen Beispiele, wie sie de Vries und Rimbach untersuchten, uns solche bisher nicht gebracht haben. Ein wichtiger Punkt darf jedoch auch für unsern Fall als geklärt betrachtet werden, nämlich, daß ebenso, wie in jenen Beispielen die Kontraktion mit einer Formänderung aktiv sich verkürzender Zellen, d. h. speziell einer Ausdehnung in der Querrichtung verknüpft ist[1]). Auf dem Querschnittbilde war dies bei einzelnen Zellelementen unter Vergleich mit denen der Konvexseite durch Messung direkt feststellbar gewesen. Wenn solche Unterschiede in anderen Fällen, wie z. B. beim Periderm fehlten, so zeigt dies nur, daß durch nachträgliche Zellteilungen die Zellgröße dauernd auf einem bestimmten Niveau gehalten wurde. Die Vergrößerung als solche ist natürlich schon allein mit der Vergrößerung des Wurzelquerschnittes durch die rege Cambiumtätigkeit der Konkavseite gegeben. Den Cambiumzellen und deren Nachbarn dürften übrigens nach früheren Angaben, sowie nach Analogie mit den de Vries'schen Beobachtungen an Dikotylen-Wurzeln gegenüber den übrigen Rindenzellen das größere Arbeitspensum zufallen. Auch kann kein Zweifel darüber bestehen, daß in unserem Beispiel typische Wachstumsvorgänge und nicht etwa Herabsetzung des Turgors der Verkürzung der einzelnen Zellen zugrunde liegt.

Theoretisch sind mit der hier vertretenen Anschauung die auf unseren speziellen Fall anwendbaren Erklärungsmöglichkeiten allerdings noch nicht erschöpft. Suchen wir nach anderen, etwa vergleichbaren Wachstumsvorgängen im Pflanzenreich, so dürften sich unverkennbare Beziehungen zu den geotropischen Krümmungen mehrjähriger Holzsprosse ergeben. Wie von verschiedenen Seiten exakt nachgewiesen, handelt es sich dort wie in unserem Falle um nachträgliche Wachstumsvorgänge außerhalb der eigentlichen Zuwachszone und zwar in einem Stadium, wo ebenfalls im Innern reichliche Holzelemente vorhanden sind. Eine passende Erklärung liegt bis jetzt nicht vor, denn

---

1) Erinnernd an das Verhalten elastischer Körper, z. B. Kautschuk. Betreffs weiterer Literatur usw. vgl. Pfeffer, pag. 16.

die Angabe Baranetzky's (pag. 193), daß die Rinde der Konvex-(Unter)seite sich aktiv verlängere, wird, wie schon weiter oben besprochen wurde, durch seine Messungen nicht erwiesen. Dagegen hat Jost (pag. 22) die Vermutung ausgesprochen, daß Verlängerung des Cambiums[1]) auf der einen und Verkürzung desselben auf der anderen Seite zu gleicher Zeit wirksam sein könnten. Uns interessiert hierbei, daß Jost bezüglich der Verkürzung ganz bestimmte Wachstumsvorgänge im Auge hat, die von ihm an ganz anderen Objekten näher studiert worden sind und hier kurz besprochen werden sollen.

Das sekundäre Dickenwachstum der Holzgewächse bringt in den Winkeln ober- und unterhalb eines Astansatzes gewisse Komplikationen mit sich, die auf einen Platzmangel für die sekundär entstehenden Zellen, in erster Linie der Rinde, hinauslaufen und wie Jost nachweisen konnte, vor allem durch eine entsprechende Flächenverkleinerung bzw. -verkürzung des Cambiums ausgeglichen wird. Praktisch kommt das letztere nach Jost (pag. 7) entweder durch Wellung des ganzen Cambiums oder durch Schief- bzw. Querlagerung seiner einzelnen Zellen oder durch Gleiten derselben aufeinander zustande. Die beiden ersten, anatomisch leicht nachweisbaren Fälle schalten für unsere Wurzeln ganz aus, dagegen bedarf die letztgenannte Möglichkeit einer Prüfung. Jost nimmt an, daß durch „gleitendes Wachstum" der einzelnen Cambiumzellen diese sich in der Längsrichtung zwischeneinander zu schieben vermögen, wodurch das ganze Gewebe eine Verkürzung erfährt, die einzelne Zelle aber unter Umständen gleichzeitig an Länge zunehmen kann. Ausdrücklich wird hier die Frage offen gelassen, ob die einzelne Zelle nur an ihrer Spitze oder mit ihrer Gesamtoberfläche zu gleiten vermag; meines Erachtens bleibt aber keine Wahl: Eine Gewebeverkürzung kann doch theoretisch nur durch eine Verschiebung bzw. ein Gleiten der ganzen Zelle auf ihren Längswänden bewirkt werden. Hiermit ist aber auch die Anwendbarkeit dieser Erklärung auf unser Wurzelproblem in negativem Sinne entschieden. Während dort die Verkürzung des Cambiums gewissermaßen als Folge äußerer Druckwirkungen, die durch den festen Widerstand von Ast und Stamm gegenüber den Ausdehnungsbestrebungen des Cambiums bedingt ist, also rein passiv zustande kommt, liegen in unserem Falle die Verhältnisse gerade umgekehrt. Die Verkürzung ruft die dem Astwinkel entsprechende Krümmung aktiv hervor und leistet dem-

1) Die Vermutung, daß das Cambium hierbei überhaupt eine aktive Rolle spielt, ist noch von verschiedenen Seiten ausgesprochen worden (vgl. Frank, pag. 471; Hartig, pag. 85).

entsprechend Arbeit. Hier würde die Kraftquelle fehlen, die ja im Gleiten nicht liegen kann, im Gegenteil durch dieses direkt gehindert würde. Sie muß demnach wo anders gesucht werden, eben in der beschriebenen Kontraktion der einzelnen Zellen [1]).

Die Ähnlichkeit zwischen den Kontraktionsvorgängen bei unseren Wurzeln und denen der typischen Zugwurzeln legt es nahe, einen zahlenmäßigen Vergleich über die Leistungsfähigkeit beider anzustellen. Hierbei muß aber in unserem Falle genau unterschieden werden zwischen der Verkürzung der Wurzel als Ganzes und der einseitigen Kontraktion der Konkavseite einer Krümmungsstelle. Wie weit die erstere gehen kann, lehrt eine einfache Messung der absoluten Länge einer Wurzel und der kürzesten Entfernung ihrer Endpunkte. Bei gespannten Wurzeln ist sie natürlich viel kleiner als bei freihängenden, fast spannungslosen Wurzeln. Im ersten Falle wurden z. B. 23 %, im zweiten Falle 57 % Verkürzung nachgewiesen und zwar unter alleiniger Berücksichtigung des spiralig gewundenen Teiles. Selbstverständlich werden derartige Werte stets enorm variieren, denn die Art der Verkürzung hängt von dem Verlauf der Spiralkrümmungen

---

1) In Anbetracht der mehr passiven Rolle, welche die einzelnen Cambiumzellen bezüglich des Gleitens in der Astwinkelfrage spielen, würden die Bedenken gegen ein solches auf der ganzen Zelloberfläche, welche ich gegenüber dem typischen gleitenden Wachstum von Libriformzellen, Gefäßen usw. in einer früheren Arbeit (N., pag. 48) erhoben hatte, wohl fortfallen können. Indessen möchte ich doch glauben, daß hier oder zum mindesten bei den aktiven Krümmungsvorgängen verholzter Sprosse, vorausgesetzt, daß bei ihnen, wie ich annehmen möchte, ebenso wie bei unserer Wurzel Gewebeverkürzungen nachgewiesen werden sollten, ein Gleiten mit Spitzenwachstum den Tatsachen besser gerecht wird, unter der Voraussetzung, daß gleichzeitig eine Zellverkürzung in dem früher behandelten Sinne angenommen würde. Die Möglichkeit einer Zellverkürzung hat zwar Jost (pag. 5) für die Cambiumzellen ebenfalls erwogen, jedoch abgelehnt, als sich herausstellte, daß diese nach dem Verhalten der Gefäße bzw. Tracheiden zu schließen sich häufig trotz der Gesamtverkürzung des Cambiums sogar verlängert hatten. (Eine allmähliche Längenzunahme von Gefäßen und Tracheiden [Kiefer] vom Zentrum nach der Peripherie des Holzkörpers wird auch an geraden Stammstücken beobachtet und beruht nach Jost offenbar auf gleitendem Wachstum seitens der Cambiumzellen.) Längenwachstum und Verkürzung brauchen aber meines Erachtens durchaus nicht in Widerspruch miteinander zu stehen. Jede typische Zugwurzel zeigt, daß ein pflanzliches Organ sich verkürzen und trotzdem im ganzen recht erheblich an Länge zunehmen kann, wenn nur beides zeitlich oder räumlich getrennt voneinander erfolgt. Die Verlängerung der Cambiumzellen durch gleitendes Wachstum würde sogar die scheinbar paradoxe Möglichkeit zulassen, daß jede von ihnen sich im Laufe der Zeit um einen Betrag verkürzen kann, der, absolut genommen, ihre ursprüngliche Größe übertrifft.

ab und wird dementsprechend nicht allein durch die Größe der jeweiligen Krümmungsradien, sondern auch durch andere, kompliziertere, mechanische Momente, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann, bedingt.

Im engeren Sinne vergleichbar mit den typischen Zugwurzeln sind aber erst die zweitgenannten Gewebekontraktionen. An unseren Wurzeln sind sie leicht zu berechnen, wenn der Krümmungsradius und die Dicke des betreffenden Wurzelstückes bekannt und die Konvexseite gemäß früheren Beobachtungen als unveränderlich angenommen wird. Wählen wir z. B. eine etwas stärkere, jedoch noch nicht maximale Krümmung mit einem äußeren Krümmungsradius von 1 cm und einer Wurzeldicke von 2,5 mm, so ergibt dies eine Verkürzung von 25 % auf der inneren Peripherie. In Anbetracht dessen, daß dieser Fall schon etwas oberhalb des Durchschnitts liegt, kann diese Leistung gegenüber der mancher Zugwurzeln mit Maximalleistungen von 70 % zwar nur als mäßig, immerhin aber vielen anderen als ebenbürtig bezeichnet werden.

Lohnend wäre es gewesen, einen Vergleich über die Kraftleistungen beider Wurzelarten anzustellen. Leider fehlen Zahlenangaben für die typischen Zugwurzeln und stellen sich in unserem Falle ihrer Berechnung z. T. sehr erhebliche Schwierigkeiten entgegen. Einerseits hatten wir zwar festgestellt, welche Spannungen, in Gramm ausgedrückt, eine Wurzel als Ganzes annehmen kann (vgl. pag. 109), wobei es sich, wie angedeutet, nicht um Maximalwerte handelte. Andererseits müssen wir berücksichtigen, daß, entsprechend dem mechanischen Prinzip einer Spiralfeder, diese Spannungen nur einen Bruchteil derjenigen repräsentieren, die an jedem kleinen Teilstück der Wurzeln von den von uns genauer studierten Wachstumsvorgängen direkt oder indirekt überwunden werden müssen. Letztere, die erst in engerem Sinne mit den Leistungen der typischen Zugwurzeln verglichen werden könnten, müssen also recht beträchtliche sein, um so mehr als der sich größtenteils wohl passiv verhaltende Holzkörper mit gebogen bzw. tordiert [1]) werden muß. Allerdings darf man gerade diese Leistung insofern nicht allzusehr überschätzen, als ein größerer Teil der Zellen des Holzkörpers bereits in einer der jeweiligen Krümmung der Wurzel angepaßten Größe aus dem Cambium hervorgeht und demnach späterhin nur wenig Widerstand leistet. Im übrigen wissen wir aus der gewerblichen Praxis, daß Holz unter geeigneten Bedingungen sehr weitgehende Formänderungen

1) Torsionsspannungen spielen bekanntlich bei der Inanspruchnahme von Spiral-(Schrauben-)Federn eine hervorragende Rolle.

zuläßt und späterhin beibehalten kann, was auch bei unseren Wurzeln zutreffen dürfte. Auch läßt sich feststellen, daß der recht erheblichen Festigkeit des Holzes der Coussapoa-Wurzeln, wie sie beim Anfertigen mikroskopischer Präparate oder beim Durchschneiden einer Wurzel zum Ausdruck kommt, eine gewisse Biegsamkeit gegenüber steht, die auf der gruppenweisen Isolierung der Libriformfasern beruhen dürfte. Immerhin wird aber wohl von einer gewissen Dicke der Wurzel an der Widerstand des Holzkörpers mit die Ursache bilden, daß die Einkrümmung schließlich einmal zum Stillstand kommt und die weiter anhaltende Cambiumtätigkeit auf der Konkavseite sich nur noch darauf beschränkt, die Krümmungen auszufüllen und die Wurzel zu einem geraden zylindrischen Organ zu machen. Notwendigerweise muß aber auch jetzt noch für längere Zeit hier die Verkürzung weiter anhalten, wobei sich ganz ähnliche Verhältnisse ergeben wie die von Jost studierten Wachstumsvorgänge an den Astansätzen. Auch kann als Parallele an die Beobachtung Ursprungs (pag. 324) erinnert werden, wonach gekrümmte, mehrjährige Holzsprosse durch einseitig gefördertes Dickenwachstum die Konkavseite auszufüllen bestrebt sind.

Zum Schluß wäre noch die biologische Bedeutung der Wurzelverkürzung zu erörtern. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß den in Frage kommenden Luftwurzeln unserer Pflanze eine doppelte Bedeutung zukommt. Einmal fungieren sie als Nährwurzeln, worauf die ansehnlichen Gefäße, namentlich bei guter Ernährung, sowie die Fähigkeit, sich reichlich im Erdboden zu bewurzeln, hindeuten. Sodann dürften sie aber auch in mechanischem Sinne zur Festigung der Pflanze beitragen, ähnlich wie dies unter anderen z. B. bei der nahe verwandten Gattung Ficus in besonders auffälliger Weise durch Stützwurzeln geschieht. Für die unteren Luftwurzeln war dies ja an unseren Gewächshausexemplaren schon ohne weiteres zu erkennen: Als Stelzwurzeln dienen sie zur Unterstützung des nach unten sich verjüngenden Stammes und bilden durch teilweise Verwachsungen untereinander sogar ein festeres Gerüst. Die höher über dem Erdboden entspringenden, dementsprechend längeren und ganz frei verlaufenden Luftwurzeln sind allerdings der Mehrzahl nach noch zu dünn, um mechanischen Ansprüchen in bezug auf Druck zu genügen, jedoch zeigten einige von ihnen, daß auch sie zu erheblicher Dicke gelangen können, die unter natürlichen Bedingungen, wie die schon zitierte Abbildung [1]) von

1) Für weitergehende Entscheidungen reicht diese Abbildung allerdings nicht aus.

Martius lehrt, naturgemäß viel weiter geht und dementsprechend erhöhte Leistungsfähigkeit gegenüber den doch immerhin etwas kümmerlichen Gewächshausexemplaren zur Folge hat.

Größere Klarheit gewinnen wir, wenn wir die natürlichen Lebensbedingungen unserer Pflanze, über die einigermaßen brauchbare Angaben [1]) vorliegen, berücksichtigen. Nach diesen sind verschiedene Coussapoa-Arten, darunter C. Schottii, ansehnliche, baumartige Gewächse, die nach dem bekannten Beispiel vieler Ficus-Arten in der Jugend als Epiphyten sich auf anderen Bäumen ansiedeln und späterhin durch lange Nährwurzeln mit dem Erdboden in Berührung treten [2]). Ein Teil von diesen umkleidet den Stamm der Wirtspflanze und bildet mittelst seitlicher Haftwurzeln und gegenseitiger Verwachsungen ein dichtes Gewebe, ein anderer Teil verläuft vollständig frei. In extremen Fällen wird die Wirtspflanze erstickt und der Baum ruht jetzt selbständig auf seinem als Stelzwurzeln dienenden Wurzelsystem. Speziell zu diesen sogenannten Baumwürgern gehört auch unsere C. Schottii. Eine ältere handschriftliche Notiz im Kieler Herbar (Herb. Lucae), die offenbar von dem Sammler Luschnath herrührt, stellt direkt in diesem Punkt die Ähnlichkeit mit den baumwürgenden Feigen fest [3]).

Die Bedeutung der Wurzelkontraktion steht nun offenbar in engem Zusammenhange mit der Funktionsänderung der Nährwurzeln, indem diese gleichzeitig die Rolle von Stützwurzeln übernehmen. Von einer zweckentsprechenden Stütze müssen zum mindesten zwei Forderungen erfüllt sein: Biegungsfestigkeit und geradegestreckte Form ihrer Achse. Die erste Eigenschaft geht bekanntlich den Wurzeln im allgemeinen ab und findet sich nur in bestimmten Fällen, wie den übrigens nur kurzen und relativ dicken Stelzwurzeln des Mais, Pandanus usw. von vornherein verwirklicht. In unseren und ähnlichen Beispielen sind dagegen die langen Luftwurzeln ursprünglich mehr oder weniger dünn und biegsam, ja bindfadenartig und können ihre Biegungsfestigkeit erst durch sekundäres Dickenwachstum allmählich erreichen. Zweifellos kommt aber auch den schon für unsere Pflanze erwähnten Verwach-

---

1) Diese Angaben dürften hinreichenden Ersatz für den Mangel eigener Anschauung bieten.

2) Schimper (II, pag. 343) bezeichnet sie als Hemiepiphyten. Übrigens wird Coussapoa von ihm gelegentlich genannt (I, pag. 16, 60).

3) Daß unsere Pflanze auch als selbständiger Baum gedeihen kann, wie unsere Gewächshausexemplare zeigen, darf nicht überraschen, denn diese Fähigkeit besitzt z. B. auch Ficus elastica. Man wird sich übrigens auch stets gegenwärtig halten müssen, daß unsere Gewächshauspflanzen zweifellos aus ehemaligen Stecklingen erwachsen sind.

sungen der Wurzeln, die bei den Gattungen Ficus, Clusia usw. besonders typisch gefunden werden, in letzterer Hinsicht Bedeutung zu, insofern als diese ein biegungsfestes Gerüst bilden. Es wäre möglich, daß in unserem Falle die Spannung der langen Wurzeln durch ihre schnürende Wirkung die Verwachsung in gleicher Weise fördern, wie dies die Haftwurzeln tun.

Die zweite Forderung hängt mit der Biegungsfestigkeit eng zusammen. Wenn z. B. eine Pandanuswurzel auf den Erdboden trifft, so gelingt es ihr leicht in diesen einzudringen, ohne ihre Form zu verändern. Sie kann auch sofort als Stütze fungieren. Anders bei solchen Pflanzen, deren Luftwurzeln bei großer Länge nur einen relativ kleinen Durchmesser habe. Berühren z. B. die dünnen Coussapoa-Wurzeln den Erdboden, so fehlt es ihnen an einem geeigneten Widerlager, um direkt eindringen zu können; sie biegen sich um, um erst später nach Festheftung mit Wurzelhaaren und Seitenwurzeln ihr Ziel zu erreichen. Selbst wenn die Wurzel ursprünglich vollkommen gerade gewesen wäre, müßte sie jetzt, und zwar nicht nur in ihrem Spitzenteil, sondern auch höher hinauf verbogen sein, in welcher Form sie niemals, auch nicht späterhin bei erheblicherer Dicke, die Funktion einer Stütze oder Strebe übernehmen könnte. Hier würde nun die Verkürzung bzw. die durch sie erzeugte Spannung korrigierend eingreifen. Allerdings entstehen dabei, wie wir sahen, erneute Krümmungen in Gestalt von Spiralen, die aber infolge ihrer regelmäßigen Anordnung zur Längsachse der Wurzel durch die einseitige Tätigkeit des Cambiums leicht und vollständig ausgeglichen werden. Auf der anderen Seite bietet die Spiralfederkonstruktion insofern einen gewissen Vorzug, als mit einer relativ geringen Gewebeverkürzung ein ungewöhnlich großer Gesamteffekt erzielt wird. Allerdings bleibt die Kraftentfaltung in umgekehrtem Verhältnis zu dem zurückgelegten Wege entsprechend viel kleiner als dies bei einer gewöhnlichen Zugwurzel der Fall gewesen wäre. Hierauf kommt es aber auch erst in zweiter Linie an, da das Hauptziel in einer möglichst weitgehenden Verkürzung zur Geradestreckung der Wurzel bestehen würde. — Daß an unseren Gewächshauspflanzen ein beträchtlicher Teil von Wurzeln nicht den Erdboden erreicht und trotzdem Spiralwindungen gebildet hatte, ja bis zu einem gewissen Grade vielleicht durch sie daran verhindert wurde, kann natürlich unsere Auffassung nicht beeinflussen. Hier spielen eben Störungen mit, wie sie jede Gewächshauskultur zur Folge hat.

Im Anschluß an die vorstehenden Ausführungen erscheint es nicht ohne Interesse, zu prüfen, ob Einrichtungen der gleichen oder im

Prinzip ähnlicher Art bei den Luftwurzeln anderer Gewächse wiederkehren, wobei hauptsächlich an Tropenbewohner zu denken wäre. Tatsächlich existieren bald in unbestimmter, bald in präziserer Form Angaben über das Vorkommen von Spannungen, über deren Bedeutung und Herkunft aber noch durchaus Unklarheit herrscht. So kehrt ganz allgemein in den Schilderungen tropischer Regenwälder die Angabe wieder, daß die langen, vertikal verlaufenden Nähr-(Luft)wurzeln vieler Epiphyten und Kletterpflanzen gleich stramm gespannten Drähten die Verbindung mit dem Erdboden herstellen (vgl. Schimper II, pag. 324). Andererseits hat aber Stroever (pag. 12) an den Luftwurzeln von Gewächshaus-Aroideen, welch letztere Familie ja in erster Linie in Betracht käme, keine Kontraktionen feststellen können [1]) und zu gleichem Resultat scheint Went (pag. 19) durch seine Beobachtungen an Freiland-Aroideen in Buitenzorg gelangt zu sein [2]). Woher die beobachteten Spannungen stammen, ob vielleicht ihre Ursachen ganz außerhalb der Wurzeln liegen, ist also noch vollkommen unentschieden, auch können sie, da es sich allein um Nährwurzeln handelt, nicht in dem oben beschriebenen Sinne gedeutet werden. Dies ist dagegen zweifellos möglich in bezug auf Spannungen, die Went an den Luftwurzeln einer nicht näher bestimmten epiphytischen Feigenart auf Java machen konnte, deren bekanntester Vertreter, der Banyanbaum, durch die prachtvollsten Säulenwurzeln ausgezeichnet ist. Die beobachteten Spannungen waren enorm groß. Wurden derartige Wurzeln, die sich im Erdboden verankert hatten, in etwas über Meterhöhe über demselben durchschnitten oder durchsägt, so klafften sie unter allmählicher Erweiterung um mehrere bis zu 10 cm auseinander, bei einer Gesamtlänge von ca. 5 bis 11 m. Bei einer 17 mm dicken Wurzel brachten 226,5 kg noch nicht einmal die Hälfte der ursprünglichen Spannung hervor und bei einer 120 mm dicken Wurzel vermochte ein noch größeres Gewicht keine sichtbare Verengerung des Spaltes zu bewirken (Went, pag. 17/18). Über die Ursachen und Bedeutung der Spannung äußert Went keine bestimmte Ansicht. Er hebt nur hervor, daß der Turgor keine Rolle spielen dürfte, da isolierte Teilstücke beim Einlegen in Wasser keine Veränderungen erfahren und weist irgendwelche Beziehungen zu den von de Vries studierten Kontraktionswurzeln zurück. Begründet wird die letztere Behauptung nicht weiter und sie läßt sich auch mangels

---

1) Seine Methode, die in der Beobachtung von Verkürzungen der Wurzeln bei längerem Liegen in Wasser bestand, erscheint mir allerdings nicht für alle Fälle ausreichend.

2) Die Angaben Went's sind übrigens nach eigenen Worten lückenhaft.

anatomischer Details nicht kontrollieren. Ebensowenig gestatten seine unvollständig gebliebenen Versuche zum Nachweis einer Gewebespannung zwischen Rinde und Holzkörper, wobei die erstere negativ, die letztere positiv gespannt ist, bestimmte Schlußfolgerungen. Vor allem müßte auch hier die Bedeutung aller Faktoren, die außerhalb der Wurzel liegen, klargestellt werden. Zwar war nach Went eine Streckung der Stützpflanze ausgeschlossen, aber auch ein sekundäres Dickenwachstum des Epiphytenstammes, sowie besonders des Tragastes der Wirtspflanze [1]) wäre zu berücksichtigen gewesen. Am wichtigsten wäre aber zu prüfen, ob nicht die Erdwurzeln, mit denen sich die Luftwurzeln verankert haben, durch Kontraktion die Spannung hervorrufen können. Ganz unabhängig von den etwaigen Ursachen der Spannungen würde aber ihre Deutung in dem oben beschriebenen Sinne durchaus plausibel bleiben, zumal die Dicke der Luftwurzel darauf hindeutet, daß sie späterhin als Säulenstützen fungieren. Genauere Prüfungen und Messungen an den typischen Beispielen von Ficus religiosa usw. dürften in dieser Hinsicht noch manche interessante Aufschlüsse geben.

Beiläufig möchte ich noch erwähnen, daß die genauen Abbildungen und Beschreibungen Went's (pag. 50) von jungen hemiepiphytischen Ficuspflanzen meiner Meinung nach erkennen lassen, daß die von ihm als Speicherwurzeln beschriebenen Organe höchstwahrscheinlich teilweise typische Zugwurzeln darstellen. Sie sind mehr oder minder knollig angeschwollen und fleischig und ähneln anatomisch den von de Vries beschriebenen Zugwurzeln durchaus. Vor allem zeigen sie auf dem Längsschnitt auch den charakteristischen, welligen Verlauf des zentral gelegenen Gefäßbündelstranges, als Folge stattgehabter Verkürzung. Diese, die nach Went's Figur 21 auf Taf. IX von mir auf 8—10% berechnet wurde, zweifellos aber höher ist, erwähnt Went zwar auch, bringt sie aber nur in Zusammenhang mit Unregelmäßigkeiten im Dickenwachstum. Daß diese Wurzeln, die übrigens morphologisch nichts mit den früher erwähnten Nährwurzeln zu tun haben, tatsächlich der Anheftung, d. h. mechanischen Zwecken dienen, hebt Went besonders hervor. Im übrigen ist es bekanntlich ein nicht seltener Fall, daß Zugwurzeln gleichzeitig Speicherfunktionen übernehmen oder umgekehrt Speicherwurzeln sich zu kontrahieren vermögen. Die letztere Eigenschaft dürfte aber ökologisch für Epiphyten nicht minder bedeu-

---

1) Went (pag. 53) erwähnt gelegentlich Spannungen in adventiven Haftwurzeln von Ficus, die doch wohl meines Erachtens sicher durch das Dickenwachstum des Wirtsstammes hervorgerufen sein dürften.

tungsvoll sein wie die Speicherfunktion. Indessen fehlen bis auf die vereinzelte Beobachtung Berthold's (pag. 607) über das Vorkommen kontraktiler Rhizoiden an einer epiphytischen Alge nähere Angaben hierüber.

Literatur.

J. Baranetzky, Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora 1901, Bd. LXXXIX, pag. 138 f.

G. Berthold, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1882, Bd. XIII.

W. Docters van Leeuwen, Über die Ursachen der wiederholten Verzweigung der Stützwurzeln von Rhizophora. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1911, Bd. XXIX, pag. 476.

A. B. Frank, Lehrbuch der Botanik, Bd. I. Leipzig 1892.

Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908, pag. 170.

B. Hartig, Holzuntersuchungen, Altes und Neues. Berlin 1901.

L. Jost, Über einige Eigentümlichkeiten des Cambiums der Bäume. Bot. Zeitg. 1901, Bd. LIX, pag. 1.

L. Keller, Anatomische Studien über die Luftwurzeln einiger Dikotyledonen. Diss., Heidelberg 1889.

Martius, Flora brasiliensis, Vol. I, 1. Tabulae physionomicae. München 1840 bis 1906.

Miquel, Urticineen in Martius, Flora brasil., Vol. IV, 1. München 1852—1863.

M. Nordhausen, Zur Kenntnis der Wachstumsvorgänge im Verdickungsringe der Dikotylen. Sep.-Abdr. aus Fünfstück's Beiträgen zur wissenschaftl. Bot. 1898, Bd. II.

W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II. Leipzig 1904.

A. Rimbach, I. Die kontraktilen Wurzeln und ihre Tätigkeit. Fünfstück's Beiträge zur wissenschaftl. Bot. 1898, Bd. II.

Ders., II. Beiträge zur Physiologie der Wurzeln. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1899, Bd. XVII.

A. F. W. Schimper, I. Die epiphytische Vegetation Amerika's. Bot. Mitt. a. d. Tropen, Heft II. Jena 1888.

Ders., II. Pflanzengeographie. Jena 1898.

S. Schwendener, Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abhandl. d. Berl. Akad. d. Wissensch. 1882 (in gesammelten Mitteil.).

Valentin Stroever, Über die Verbreitung d. Wurzelverkürzung. Diss., Jena 1892.

O. Swartz, Flora Indiae occidentalis, Bd. I. Erlangen 1797.

A. Ursprung, Beitrag zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1901, Bd. XIX.

de Vries, Über die Kontraktion der Wurzeln. Landwirtsch. Jahrb. 1880, Bd. IX, pag. 37 f.

F. A. F. C. Went, Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. Ann. du jard. bot. d. Buitenzorg 1895, Vol. XII, pag. 1 f.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: 105

Autor(en)/Author(s): Nordhausen M.

Artikel/Article: Über kontraktile Luftwurzeln. 101-126