Beiträge zur experimentellen Morphologie, zur Biologie und Anatomie der Luftwurzeln.

Von **Walter Bruhn.**

(Mit 30 Abbildungen im Text.)

Von einer eingehenden historischen Darstellung unserer Kenntnisse über die Luftwurzeln und einer genauen Aufzählung aller der Forscher, die sich mit den anatomischen, physiologischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen dieser Organe beschäftigt haben, glaube ich absehen zu können, da sie bereits in letzter Zeit in erschöpfender Weise von Richter[1]) gegeben wurde. Nur den einen Gedanken möchte ich hervorheben, der sich einem unwillkürlich beim Lesen der reichhaltigen Literatur aufdrängt: Während die beschreibende Anatomie in so überaus schnellem Maße durchgeführt wurde, ist auch hier die biologische Forschung vollständig zurückgedrängt, trotz der in dieser Hinsicht durch ihre zahlreichen Anpassungen so interessanten und auffallenden Gruppe der Epiphyten, an denen die Luftwurzeln meistens auftreten. Vor allem gilt dies von den experimentellen Untersuchungen; abgesehen von gelegentlichen, daher immerhin nun unsicheren Beobachtungen in der Natur sind nirgends einwandfreie Angaben einer exakten experimentellen Prüfung der Verhältnisse vorhanden. Genauere Kenntnis der Lebensverhältnisse der Luftwurzeln, der Funktion und des Entwicklungsganges dieser Organe verdanken wir Forschern, wie Schimper[2]), Goebel[3]), Went[4]) u. a.

War es auch das Ziel dieser Forscher, uns in erster Linie eine Schilderung der epiphytischen Vegetation zu geben, so mußten doch auch in ihren Werken den Luftwurzeln hin und wieder längere Abschnitte gewidmet werden, da sie vielfach zur Einteilung der Epiphyten benutzt wurden. Eine allgemeine Definition oder Charakteristik der

---

1) Richter, Physiologisch-anatomische Untersuchung über Luftwurzeln mit besonderer Berücksichtigung der Wurzelhaube. Bibliotheca Botanica 1900, Heft 54.

2) A. F. W. Schimper, Über Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. Bot. Zentralbl. 1884, XVII.

3) K. Goebel, Organographie der Pflanzen.
Ders., Pflanzenbiologische Schilderungen, I u. II.
Ders., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908.

4) F. A. F. C. Went, Über Haft- und Nährwurzeln der Kletterpflanzen und Epiphyten. Annales du jardin botanique de Buitenzorg., Vol. XII.

Luftwurzel zu geben, wie sie noch Leitgeb[1]), Chatin[2]), Janzcewski[3]), van Tieghem[4]) aufgestellt haben, ist nach dem heutigen Stande der biologischen Forschung unmöglich, da die Grenze zwischen Luft- und Erdwurzeln vielfach verwischt ist und die Luftwurzeln sich den verschiedensten Funktionen angepaßt haben. An Sumpf- und Wasserpflanzen sind sie als Atemwurzeln, bei einigen Palmen, bei Dioscorea-Knollen oder bei der von Treub[5]) untersuchten Myrmecodia als mechanische Schutzorgane, als Dornen, bei Pandanaceen als Stelzwurzeln entwickelt. Besonders tiefgreifende Veränderungen in den anatomischen und morphologischen Eigenschaften des Wurzelsystems hat die epiphytische Lebensweise hervorgerufen. Es kam zur Ausbildung von humussammelnden Nestwurzeln, von Luftwurzeln, die mit einem wasseraufnehmenden Velamen versehen sind, von dorsiventralen abgeplatteten Assimilationswurzeln, die die Tätigkeit der Blätter unterstützen oder ersetzen. Außer Haftwurzeln, die ausschließlich zur Befestigung am Substrat dienten, wurden sog. Nährwurzeln entwickelt, die unter möglichst geringem Materialaufwand eine Verbindung mit dem Boden herstellen zur hinreichenden Zufuhr des Wassers und der Nährsalze.

Wir sind also über die Bedeutung der Anpassungsfähigkeit für das Leben der Pflanze und die damit erfolgende Funktionsänderung der Wurzel jetzt ziemlich genau unterrichtet. Was aber bei den meisten Pflanzen noch fehlt oder nur unvollkommen untersucht ist, ist die Beantwortung der Frage, inwiefern die bestimmten Eigenschaften, die spezifische Ausbildung der Wurzel, eine Anpassung an äußere Verhältnisse und von der Einwirkung äußerer Faktoren abhängig ist. Die in den Tropen reisenden Forscher berichten meistens direkt das Gesehene, das bereits fertig Ausgebildete; sie wurden größtenteils durch Mangel an Zeit verhindert, die Abhängigkeit der Gestalt von äußeren Bedingungen eingehender Prüfung zu unterziehen, vielfach fehlte es auch wohl an einer exakten Fragestellung und den nötigen Hilfsmitteln.

Diese Umstände lassen also hier ein weites Feld experimenteller Tätigkeit sich öffnen. In letzter Zeit hat Goebel[6]) bereits gezeigt,

---

1) H. Leitgeb, Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschrift der Kaiserl. Akad. d. Wiss., Mathem.-naturw. Klasse. Wien 1865, XXIV.

2) A. Chatin, Anat. des plantes aëriennes de l'ordre des Orchidées. Mém. de la Soc. Impériale des Sciences Naturelles de Cherbourg 1856, Tome IV.

3) E. Janzcewski, Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées. Annales des Sciences Naturelles, 7ième Série. Botanique 1885, Tome II.

4) Van Tieghem, Recherches sur la structure des Aroidées. Annales des Sciences Naturelles 5ième Série. Botanique 1866, Tome VI.

5) Treub, Annales du jardin botanique de Buitenzorg. 1883, Tome III.

6) K. Goebel, Experimentelle Morphologie.

wie sich auch an Gewächshauspflanzen vielfach für die Beurteilung des biologischen Verhaltens einigermaßen günstige Resultate erzielen lassen und, um das Ergebnis dieser Arbeit gleich vorweg zu nehmen, handelt es sich im folgenden auch größtenteils um eine Bestätigung und eingehendere experimentelle Untersuchung der von Goebel angeschnittenen Fragen.

Zu meinen Versuchen habe ich nur Pflanzen benutzt, deren Kulturzustand im Münchener Botanischen Garten ein derartiger war, daß ich im voraus von ihnen einigermaßen klare Resultate erhoffen konnte. Da ich aber unter den sich verwandtschaftlich nicht nahestehenden Familien des Pflanzenreichs in vielen Punkten eine überraschende Übereinstimmung hinsichtlich der Einwirkung verschiedener Faktoren feststellen konnte, wie sich im Verlauf der Arbeit zeigen wird, so glaube ich, daß man manche der vorliegenden Resultate auch auf eine große Zahl der Pflanzen anwenden kann, die ich aus leicht ersichtlichen Gründen, teils wegen Materialmangels, teils wegen schlechten Kulturzustandes, keiner genauen Untersuchung unterziehen konnte. Noch einmal aber möchte ich hervorheben, daß man bei allen weiteren Untersuchungen, die nicht in den Tropen gemacht werden, stets berücksichtigen muß, daß sich das betreffende Material in unseren Gewächshäusern trotz der günstigsten Bedingungen, die wir ihm anscheinend bieten, doch noch gewissermaßen in einem Zustand der „Indisposition“ befindet. Wir dürfen also von hiesigen Versuchspflanzen keineswegs mit absoluter Sicherheit darauf schließen, daß sie den Verhältnissen der Heimat entsprechen.

Vorliegende Arbeit wird sich in zwei Hauptteile gliedern, von denen der erste sich mit den lediglich als Haftorgane dienenden Luftwurzeln — den Haftwurzeln — beschäftigen soll; der zweite wird Untersuchungen, ebenfalls experimenteller und anatomischer Natur, der von ihnen deutlich unterschiedenen, größtenteils für die Nahrungszufuhr in Betracht kommenden Nährwurzeln enthalten. An diese Teile werde ich jeweils Abhandlungen über die Wurzeln anschließen, die sich ihnen nach meinen Untersuchungen am meisten nähern, in vielfacher Beziehung ihnen gleichen oder doch gewisse übereinstimmende Verhältnisse aufweisen.

Hedera Helix ist die einzige Pflanze unserer Flora, welche typische Luftwurzeln bildet. Ich sehe hier ab von den von einigen Forschern zu den Luftwurzeln gezählten latenten Wurzelanlagen an Sproßachsen von Salix viminalis, pruinosa u. a., Lycium barbarum, Solanum dul-

camara, Tradescantia, Vinca, Cardamine amara, Equisetum [1]), deren Entwicklung durch Einwirkung äußerer Faktoren, z. B. durch Feuchtigkeit und Dunkelheit hervorgerufen wird, die aber an den oberirdischen Trieben gewöhnlich nicht auswachsen und keine bestimmte Funktion erfüllen.

Die wichtigsten biologischen Eigenschaften eines Wurzelkletterers sind bei Hedera sehr deutlich ausgeprägt. Die zu Haftwurzeln umgebildeten Luftwurzeln entstehen normal auf der ventralen Flachseite des Efeusprosses unterhalb der durch die zweizeilige Blattinsertion gebildeten Knoten. Sie dienen zur Befestigung der negativ heliotropischen, dorsiventralen Sprosse des Wurzelkletterers an der von Bäumen, Mauern usw. gebildeten Stütze oder Unterlage. Sie erfüllen diesen Zweck durch ihr flaches Anliegen und durch inniges Verwachsen mit dem Substrat, durch Härte und Zugfestigkeit in so ausgezeichneter Weise, daß es schwer ist unverletzte Haftwurzeln zu erhalten, wenn man nicht die Unterlage, z. B. die Baumrinde, mit abschält.

Obwohl diese Araliacee, die nach Schenck [2]) eine der in unserer Flora vorhandenen wenigen Lianen mit holzigen Stämmen ist, sich verhältnismäßig häufig in unseren Breiten findet und durch ihre an tropische Pflanzen, z. B. Aroideen, erinnernde Haftwurzelbildung die Aufmerksamkeit auf sich lenken muß, ist sie in dieser Hinsicht wenig eingehend untersucht, und die verschiedenen, sich widersprechenden Angaben über Auftreten und Ausbildung der Haftwurzeln fordern eine genaue Nachuntersuchung.

Leitgeb [3]) findet, daß ihr Auftreten von einem durch die Unterlage auf die Epidermis des Sprosses ausgeübten Reiz abhängig ist, daß sie aber andererseits an dem im Gewächshaus gezogenen Efeu an Stellen, z. B. an der Blattbasis entstehen, die nicht mit einer Unterlage in Berührung kommen. Franke [4]) dagegen ist der Ansicht, daß die Haftwurzeln, erst infolge mangelhafter Beleuchtung angelegt, sich

---

1) K. Goebel, Organographie, pag. 476.

Fr. Regel, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaften, Bd. X, pag. 468.

J. Schuch, Ist der Efeu die einzige Pflanze, welche bei uns Luftwurzeln bildet? Bot. Zeitung 1876, pag. 817.

2) H. Schenck, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. Schimper's Bot. Mitteilung aus den Tropen, pag. 92.

3) H. Leitgeb, Die Haftwurzeln des Efeu. Sitzungsbericht der mathem.-naturw. Klasse der Kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien 1858, Bd. XXIX.

4) M. Franke, Beiträge zur Kenntnis der Wurzelverwachsungen. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. III, pag. 320.

ohne Ordnung und Lokalisation auf der vom Licht abgewandten Stengelseite entwickeln. Nach Royer[1]) ist die Ausbildung von Haftwurzeln sogar nur auf den mittleren Teil des Internods beschränkt, während in seinen Kulturen sich an den Knoten Adventivbildungen — pseudorhizes — entwickelten, eine Behauptung, die sich nur auf irrtümliche Deutung der durch ein an und für sich nicht ganz einwandfreies Experiment erhaltenen Resultate zurückführen läßt. Genaue Beobachtung zeigt, daß es sich bei der Haftwurzelbildung nicht um einen von der Unterlage ausgeübten Reiz handeln kann. Ich fand an vielen Sprossen, die sich nicht anlegen konnten, ebenfalls Haftwurzeln. Zur weiteren Prüfung der Reizwirkung leitete ich Internodien auf Rohkork, konnte aber, im Gegensatz zu Kulturen auf angefeuchtetem Torf, keine Haftwurzelbildung an den anliegenden Stellen bemerken. Für die Ausbildung und Entwicklung der Haftwurzeln ist, wie für jede Wurzelbildung, ebenfalls ein bestimmtes Maß von Feuchtigkeit, sei es der Luft, sei es der Unterlage notwendig; inwieweit auch das Licht als Faktor in Betracht kommt, wird sich aus den folgenden Versuchen ergeben.

Die Haftwurzeln entspringen an den plagiotropen Sprossen nur an der Unterseite. Kultiviert man aber abgeschnittene oder in Verbindung mit der Mutterpflanze stehende Sprosse im feuchten, dämmerigen bis dunklen Raum, oder hüllt man die jungen Sproßspitzen mit schwarzem Papier ein, so entwickeln sich auch auf der dorsalen Flachseite, an einer Stelle, wo sie normal nicht auftreten, teilweise auch rund um den Sproß, Haftwurzeln. (Ich gebrauche hier der Einfachheit halber noch die Bezeichnung „Haftwurzel", obgleich diese Wurzeln, sowohl der Funktion nach, als auch im Habitus und anatomischen Bau, nicht mehr typischen Haftwurzeln entsprechen.) Die Fig. 1 zeigt deutlich, daß die Induktion der Sprosse hinsichtlich der einseitigen Ausbildung der Wurzeln eine sehr labile ist. Schon durch einfache Feuchtkultur bei geringerer Lichtintensität läßt sich künstlich an jungen Sprossen Umstimmung hervorrufen, wie man auch an der Mutterpflanze selbst beobachten kann, wenn junge Sprosse im dichten Gewirr liegen. Ältere Sprosse sind bedeutend schwerer zu dieser Ausbildung der Wurzeln zu bringen.

Ein weiterer Beweis für die Beeinflussung der Wurzelbildung durch das Licht dürfte eine Tatsache sein, auf die bereits Leitgeb[2]) und Goebel[3]) hinweisen, nämlich, daß an älteren Pflanzen die ganze

1) Royer, Flor. de la Côte d'Or, pag. 213.
2) Leitgeb, l. c. pag. 355. Sep.-Abdr., pag. 8.
3) Goebel, Organographie, pag. 198.

Sproßoberfläche mit zahlreichen Wurzeln bedeckt ist. Nach Schenck's[1]) Beobachtung treten sie am stärksten an beschatteten, nicht, oder weniger an den vollem Licht ausgesetzten Stämmen auf. Ihre Ausbildung beginnt, sobald der Stamm mit einer dichten Korkschicht überzogen ist, die, wie das unter ihr liegende chlorophyllhaltige Rindenparenchym zeigt, doch für das Licht nicht völlig undurchlässig ist. Immerhin wird der vorhandene Lichtmangel, unter sonst günstigen Ernährungsbedingungen, Wurzelbildung hervorrufen. Auch in dieser

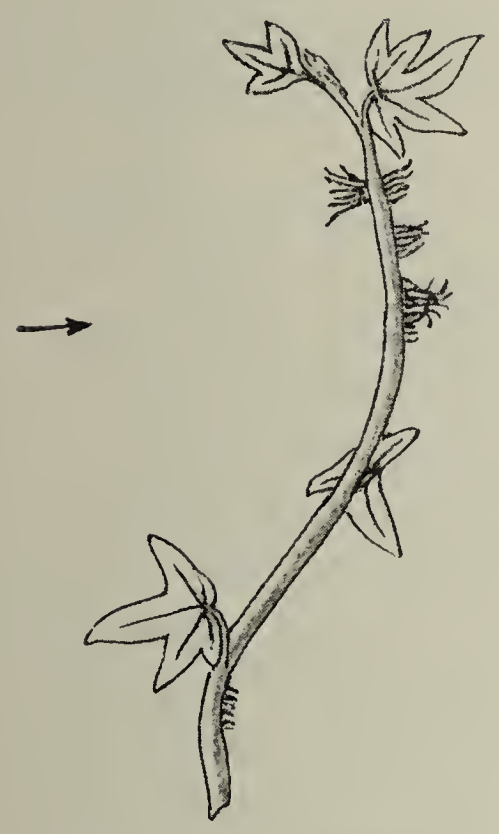

Fig. 1. Hedera Helix. Bei geringerer Lichtintensität kultivierter Steckling mit Wurzelbildung auf der beleuchteten Seite. → (Verkl.)

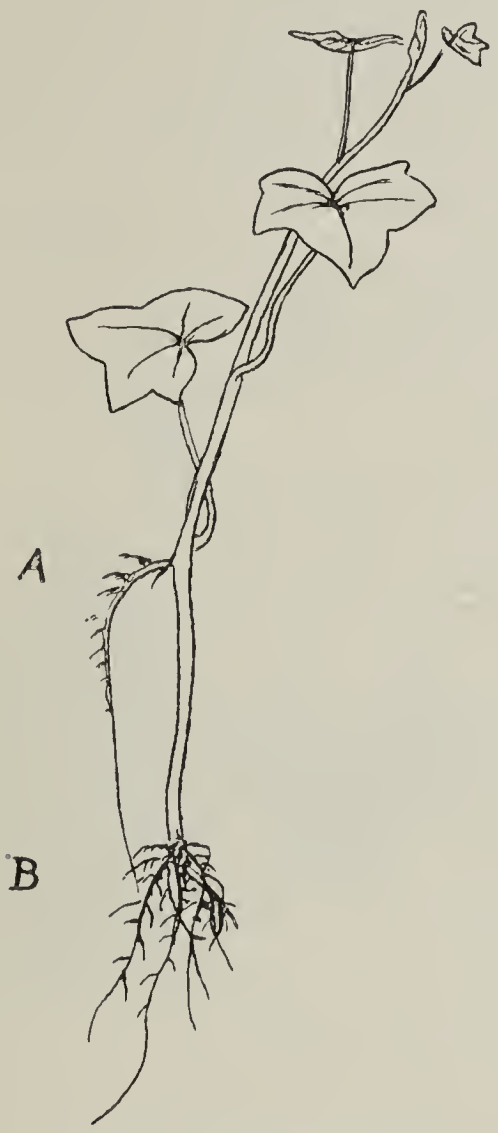

Fig. 2. Hedera Helix. In Wasser kultivierter Steckling, bei *A* ausgewachsene Haftwurzelanlage, bei *B* an der Schnittstelle entstandene Wurzeln. (Verkl.)

Hinsicht wurden Experimente gemacht. Ich entfernte von einem ca. 2 cm starken Efeusproß sorgfältig den Rindenkork; es bildeten sich in der Tat keine Wurzeln. Zur Kontrolle wurden junge Sproßinternodien, die keine Wurzelbildung zeigten, mit schwarzem Papier umhüllt. Wenn es auch nicht gelang, Wurzelbildung längs der ganzen Strecke hervorzurufen, wobei wohl die schlechteren Nahrungsverhältnisse der jungen

1) Schenck, l. c. pag. 95.

Sprosse in Betracht zu ziehen sind, so trat sie doch rings um den Knoten auf und zeigte sich teilweise auch weit über das Internod verschoben. Bessere Resultate erhielt ich, wenn ich die Internodien vollständig mit feuchtem Sphagnum umwickelte und dann zur Verhinderung der Verdunstung mit schwarzem Kautschukpapier umhüllte.

Schon mehrfach war es mir bei diesen feucht gehaltenen Kulturen aufgefallen, daß die sich aus den Haftwurzelanlagen entwickelnden Wurzeln in Größe, Form und Farbe von den normalen Haftwurzeln bedeutend abwichen, eine Erscheinung, die bisher vollständig übersehen wurde und die, wie ich später zeigen werde, zu vielen irrtümlichen anatomischen Beschreibungen der Haftwurzel Anlaß gegeben hat. Da auch schon Went[1]) bei der Untersuchung der Aroideenluftwurzeln Mittelbildungen zwischen Haft- und Nährwurzeln aufgefunden hatte, so beschloß ich diese Frage der etwaigen Umbildungsfähigkeit der Wurzeln hier an einer Pflanze mit typischen Haftwurzeln experimentell zu untersuchen.

Trécul[2]) sieht in der Haftwurzel des Efeu nur „des racines destinées non pas à nourrir la plante mais à la fixer". Leitgeb[3]) gesteht den von ihm untersuchten Wurzeln auf Grund seiner Experimente schon einen geringen Anteil an der Ernährung der Pflanze zu, während Royer ausdrücklich auf den nicht modifizierbaren Unterschied von Haft- und Nährwurzeln hinweist. Am einfachsten schien die Untersuchung dieser Angaben durch die Beobachtung eines Experiments, das die Natur selbst in großem Maßstabe vollführt, nämlich durch die Prüfung des Verhaltens der auf dem Waldboden kriechenden Efeusprosse, deren Haftwurzeln ja gleich mit dem feuchten Boden in Berührung sind. Kerner[4]) gibt von diesen Sprossen an, daß sie auf der vom Licht abgewendeten Seite eine Menge von Haftwurzeln bilden, mit denen sie sich an der Unterlage festhalten. Ich fand jedoch an allen untersuchten Sprossen, an Stelle der hiernach zu erwartenden Haftwurzeln, lange, reich verzweigte, positiv geotropische Wurzeln, die, vielfach tief in den Boden eingedrungen, klar erkennen ließen, daß sie sicher zur Ernährung der Pflanze dienten. Der das Auswachsen der Wurzelanlagen bedingende Faktor ist, wie aus den daraufhin von mir ange-

---

1) Went, l. c. pag. 1—72, spez. pag. 41.

2) Trécul, Origine des racines. Annales des Sciences Naturelles XIII, Série Botanique, Tome VI, pag. 319.

3) Leitgeb, pag. 10 u. 11 des Sep.-Abdr.

4) Kerner, Pflanzenleben, Bd. II, pag. 476.

setzten Kulturen hervorgeht, die hohe Feuchtigkeit der umgebenden Luft oder der Unterlage.

Es wurden Efeusprosse, deren Haftwurzeln nocht nicht ausgewachsen waren, sondern unterhalb der Blattinsertion als kleine Höcker erkennbar waren, abgeschnitten und teils frei im Wasser oder wasserdampfreicher Atmosphäre, teils in feuchtem Sphagnum, teils in Erde oder auf feuchtem Torf kultiviert. In allen Fällen gelang es diese Anlagen zum Auswachsen zu bringen. In Wasser wie in Erde entwickelten sich, bis zur Unterbrechung des Versuchs, einige reichverzweigte Wurzeln zu einer Länge von 25—30 cm, in Sphagnum von 8—12 cm, bei einer Dicke von 1,75 mm, während typische Haftwurzeln nur 4 bis

Fig. 3. Hedera Helix. Steckling auf feuchtem Torf, die Haftwurzeln sind völlig zu Nährwurzeln geworden.

Fig. 4. Hedera Helix. Steckling, an dem durch Feuchtkultur bei *a* und *b* Haftwurzeln, die zur Befestigung an die Rinde dienen, ausgewachsen sind.

Fig. 4.

7 mm lang werden. Diese Entwicklungsänderung steht im Zusammenhang mit einer Funktionsänderung, die durch die Einwirkung äußerer Faktoren bedingt wird. — Einen sicheren Beweis, daß diese Wurzeln vollständig die Ernährung des Sprosses — soweit sie durch die Wurzel geschieht — übernehmen können, glaube ich dadurch zu erbringen, daß ich von der Kultur auf feuchtem Torf stets alle in der Nähe der Schnittstelle sich bildenden Adventivwurzeln entfernte. Die Aufnahme des Wassers und der anorganischen Salze geschah also bei dem gut gedeihenden Sproß ausschließlich durch die dieser Funktionsänderung unterzogenen ursprünglichen Haftwurzeln (Fig. 3).

Man könnte bei diesen Versuchen einwenden, daß es sich ja größtenteils um dem Gewächshaus entnommene Sprosse handelt, die

eventuell durch die besonders günstige Ernährung in der Wurzelanlage und Ausbildung beeinflußt sind. Doch läßt sich dieser berechtigte Vorwurf leicht entkräften. Die Fig. 4 zeigt einen Efeusproß [1]), der sich mit seinen Haftwurzeln fest auf die Eschenrinde geheftet hatte und mit dieser Unterlage abgetrennt und in Wasser kultiviert wurde. Bei *a* und *b* sind nun zwei der kleinen Haftwurzeln bereits ausgewachsen, und auch die oberen jüngeren haben frischwachsende Spitzen. Dasselbe Resultat erhielt ich bei einigen Sprossen, die ich mit den Haftwurzeln sorgfältig von einer Mauer abgelöst hatte. Besonders charakteristisch für die Wirkung des Substrats dürfte es sein, daß es mir durch spätere Trockenkultur der betreffenden Wurzeln gelang, sie gewissermaßen auf dem Stadium großer, der Unterlage dicht anliegender Haftwurzeln zu erhalten und ihr weiteres Auswachsen, sowie die Ausbildung der Seitenwurzeln zu unterdrücken. Sie nahmen infolge der ringsum eintretenden Korkteilungen braune Farbe an, sämtliche Gewebeelemente zeigten infolge des plötzlich veränderten, für die Ernährung und Ausbildung ungünstig gewordenen Substrats einen Stillstand und teilweise auch eine Rückbildung in der Entwicklung.

Fig. 4 läßt aber auch erkennen, daß bei weitem nicht alle Haftwurzeln zu Nährwurzeln ausgewachsen sind. Nur die jungen Anlagen erweisen sich, wie aus zahlreichen Versuchen hervorgeht als umbildungsfähig, während ältere Wurzeln, die ihre ursprüngliche Funktion als Haftwurzeln bereits ausgeübt haben, nicht mehr in derselben Weise reagieren. Offenbar handelt es sich hier um eine frühzeitige Induktion der Haftwurzelanlagen, da mir bis jetzt die Umwandlung nur gelang, wenn die Wurzelanlage außerhalb der Durchbruchstelle die Länge von ca. 1 mm noch nicht überschritten hatte. Bei älteren Wurzeln, die, wie sich nachher bei der Besprechung der anatomischen Verhältnisse deutlich zeigen wird, typische Hemmungsbildungen sind, ist infolge der mangelnden Feuchtigkeit die Differenzierung der Gewebe in allen Teilen, besonders an der Spitze, schon zu weit vorgeschritten; sie haben infolgedessen ihre Reaktionsfähigkeit eingebüßt. Daraus erklären sich auch Royer's [2]) Mißerfolge.

Die Haftwurzeln haben zu ihrer Bildung jedenfalls ein bestimmtes Maß von Feuchtigkeit nötig; wird dieses, was an der relativ trockenen

---

1) Fräulein E. Ohmann, durch deren freundliches Entgegenkommen ich diese sterilen und andere fertile Sprosse erhielt, sage ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank.

2) Royer, l. c. pag. 213.

Baumrinde allerdings selten vorkommt, überschritten, so können sie zu Nährwurzeln umgebildet werden.

Eine Korrelation in dem Sinne, daß die Erdwurzeln die Weiterentwicklung der Haftwurzeln hemmen, und daß diese Hemmung durch das Abschneiden der Sprosse aufgehoben wird, besteht nicht. Mit gleichem Erfolge wie in den Stecklingskulturen gelang es mir auch, an den in Verbindung mit der Mutterpflanze stehenden Sprossen die Weiterentwicklung der Haftwurzeln zu veranlassen.

Zwischen den sich an der Schnittstelle neu bildenden Regenerationswurzeln und den, wie schon vorher erwähnt, normal auf der ventralen Seite unterhalb des durch die Blattinsertion gebildeten Knotens auswachsenden Haftwurzelanlagen sind jedenfalls Korrelationen vorhanden (Fig. 2). Es wuchsen die Wurzeln bei A schlechter, sobald die bei B in größerer Menge gebildet wurden, eine Erscheinung, die wohl infolge der Polarität des Sprosses auftritt und mit den für die Wurzelbildung hauptsächlich nach unten geleiteten Baumaterialien in Zusammenhang zu bringen ist. Nur in wenigen Fällen konnte ich beobachten, daß Absterben des Stecklings an der Basis und die dadurch eingetretene Schädigung der unteren Teile eine stärkere Entwicklung am Knoten zur Folge hatte. Wurden die Wurzeln am Knoten entfernt, so trat nur zuweilen Neubildung an dieser Stelle auf, wurden jedoch die Wurzeln an der ursprünglichen Schnittfläche entfernt, z. B. durch Abschneiden der Sproßbasis, so zeigten die unterhalb des Blattes befindlichen Wurzeln zwar besseres Wachstum, doch traten nach kurzer Zeit infolge der Nachwirkung der Polarität an der Basis Neubildungen auf.

Die jungen Haftwurzeln entstehen, wie Trécul[1]), Leitgeb[2]), van Tieghem[3]), Regel[4]) und Franke[5]) ziemlich übereinstimmend angeben, an der Seite eines Gefäßstranges aus der Cambialregion unter Beteiligung der angrenzenden Parenchymzellen. Schon mehrfach wurde hervorgehoben, daß die Wurzeln zuerst hauptsächlich in Reihen unterhalb der Blattinsertionen entstehen, also am oberen Ende eines Internods, an einer anderen Stelle, als die Polarität verlangt. Goebel[6]) weist nun bereits darauf hin, daß nicht alle Stellen eines Sprosses zur

1) Trécul, l. c. pag. 319.

2) Leitgeb, l. c. pag. 354. Sep.-Abdr., pag. 7.

3) Van Tieghem, Symétrie de Structure des plantes. Annales des Sciences Naturelles, V. Série, Tome XIII, pag. 231.

4) Regel, l. c. pag. 468.

5) Franke, l. c. pag. 319.

6) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 226.

Ausbildung von Wurzeln gleich geeignet sind. Bei den Gräsern findet normal eine örtliche Begrenzung durch innere Verhältnisse, durch eine in den Knoten sich geltend machende Stauung der Leitungsbahnen statt. Wie die anatomische Untersuchung an Querschnitten unterhalb der Blattansatzstelle von Hedera beweist, sind auch hier tatsächlich die Leitungsbahnen der Assimilate für die Anlage der Wurzeln ausschlaggebend. Mit Chlorzinkjod behandelte Objekte zeigten, daß auf der der Anlage entsprechenden Strecke das Markgewebe, sowie die Holzparenchymzellen und zahlreiche Rindenparenchymzellen viele Stärke aufgespeichert hatten, während an anderen Stellen des chlorophyllhaltigen Sprosses dieses Assimilationsprodukt in geringerer Menge auftrat. Durch die aus dem Blatt abgeleiteten Assimilate werden die unterhalb der Basis gelegenen Teile besser ernährt; hier kommt es zu einer relativen Anhäufung von Baumaterialien und dadurch zur Wurzelbildung. Die Gefäßbündel des Blattes schließen sich ohne Drehung oder Kreuzung an das Gefäßsystem des Stammes an. Ich möchte deshalb für diesen Fall auch die Richtigkeit der Angaben Fockens[1]) „daß die gedrehte oder verschlungene Richtung der Gefäße an einigen Stellen des Stammes eine ungleiche Anhäufung von Säften hervorruft, wodurch die Wurzeln am leichtesten gebildet werden“, bezweifeln. Auch in den von ihm beobachteten Fällen, es handelt sich hauptsächlich um Orchideen und Aroideen, war die Ableitung der Assimilationsprodukte der für die Wurzelbildung ausschlaggebende Faktor.

Die Beeinflussung durch die Blattinsertion macht sich, eine nur unklar ausgesprochene Vermutung Kraus[2]) vollauf bestätigend, durch die ganze Länge des Internods bemerklich, ja, sie zieht sich in der Richtung der Orthostichen bis zum nächsten Knoten als deutliche Nachwirkung hin. Es gelingt auf verhältnismäßig einfache Weise den Beweis zu erbringen, daß der Sproß gewissermaßen in bestimmter Richtung induziert ist. Hedera-Sprosse wurden oberhalb eines Knotens abgeschnitten und dann als Stecklinge noch einige Zentimeter über den nächsten Knoten in Gartenerde gesteckt oder in Wasser kultiviert. Bei der Kontrolle zeigten die in der Nähe der Schnittstelle entstandenen Regenerationswurzeln in vielen Fällen eine Entwicklung in zwei entgegengesetzten Reihen oder Zonen, die mit geringen Abweichungen mit der Verlängerung der Linie der Blattinsertion zusammenfielen. Auf-

---

1) J. Fockens, Über die Luftwurzeln der Gewächse. Inaug.-Dissert., Göttingen 1857, pag. 12.

2) C. Kraus, Untersuchungen zum Geotropismus von Hedera. Flora 1880.

tretende Unregelmäßigkeiten fanden durch eine Drehung der Sproßachse ihre Erklärung. Noch deutlicher trat diese Bevorzugung zweier Seiten am Knoten der Erdkulturen hervor. Hier hatten sich, entsprechend der mehrreihigen Anordnung der Primärgefäße, einzelne Reihen von Nährwurzeln entwickelt, und zwar auf der, der betreffenden Blattbasis entsprechenden Seite am stärksten; auf der gegenüberliegenden Seite hatten sich ebenfalls Wurzeln gebildet, offenbar in Zusammenhang und Beziehung mit dem nächst höheren Blatt, doch infolge der größeren Entfernung der Assimilationsquelle weit spärlicher und schwächlicher. Bei dem normal wachsenden Efeu werden hier die Wurzeln sonst überhaupt nicht ausgebildet. Auf der zwischen der Basis und dem Knoten gelegenen Strecke des Internods hatten sich nur wenige Wurzeln entwickelt. Auch hier trat deutlich eine Bevorzugung der durch die Blattinsertion gebildeten „Dispositionslinien" hervor. Auch in der von Gentner[1]) erwähnten stärkeren Wurzelbildung an der Oberseite des Begoniensprosses und der Sproßstecklinge von Elatostemma sessile, die in der Ausbildung der Gefäßbündel ebenfalls die bevorzugte und durch die nach oben verschobene Blattinsertion auch die besser ernährte ist, sehe ich eine weitere Bestätigung der ersterwähnten Abhängigkeits- und Beeinflussungsverhältnisse.

Leitgeb[2]) hat nun die Beobachtung gemacht, daß sich Haftwurzeln sowohl auf der konvexen wie auf der konkaven Seite eines gekrümmten Sprosses entwickeln. Ich konnte bei einer Nachprüfung dieser eigentümlichen Erscheinung nicht zu dem gleichen Ergebnis kommen und glaube, daß es sich bei den Leitgeb'schen Versuchen nicht um eine bloße Krümmung, sondern um eine direkte Knickung des Sprosses handelte, die, ähnlich wie eine Ringelung wirkend, Neubildung von Wurzeln hervorrief. Sachs[3]), Goebel[4]) und Vöchting[5]) haben dieselbe Erscheinung ebenfalls experimentell an Weiden und anderen Pflanzen hervorgerufen. Auch bei Hedera gelang es mir leicht, durch eine Anhäufung abwandernder Assimilate infolge künstlicher Unterbrechungen der Leitungsbahnen des Rindenparenchyms und der Siebröhren, Wurzelbildung an einer Stelle zu erzielen wo sie an Sprossen,

---

1) G. Gentner, Untersuchungen über Anisophyllie und Blattasymmetrie. Flora 1909, Bd. XCIX, pag. 290.

2) Leitgeb, l. c. pag. 10, Sep.-Abdr.

3) Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen 1865, pag. 382.

4) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 223 u. f.

5) Vöchting, Über Organbildung im Pflanzenreich. Bonn 1878.

die sich nicht anheften, normalerweise nicht auftritt. Ich entfernte durch tiefgehende Flächenschnitte die ursprünglichen Wurzelanlagen unterhalb des Blattes und umwickelte dann die Knoten mit feuchtem Sphagnum. Nach kurzer Zeit zeigten sich vereinzelt unterhalb, oberhalb oder seitlich der Schnittfläche Wurzeln, die jedenfalls Anlagen entstammten, die nicht mit fortgeschnitten waren. In zahlreichen Fällen aber war aus den oben angeführten Gründen Verschiebung der Wurzelbildung auf die basale Strecke des nächst höheren Internods aufgetreten. Die anatomische Untersuchung zeigte, daß die Schnitte bis tief in den Holzteil des Sprosses geführt waren, und daß die aus dem Blatt kommenden Leitungsbahnen, da auch sie vielfach geschädigt waren, neue Anschlüsse oberhalb des Knotens gebildet hatten. Infolgedessen war es hier zu einer Stauung in der Stoffleitung gekommen, die, noch durch die Feuchtigkeit begünstigt hier starke Wurzelbildung veranlaßte (Fig. 5).

Ich will hier einige Experimente und Kulturen einfügen, die in ihrem Endresultat — soweit davon überhaupt die Rede sein kann — weniger mit der vorliegenden Arbeit zu tun haben. Immerhin verdienen sie angeführt zu werden, teils, um zu weiteren Untersuchungen zu veranlassen, teils, weil sie ihren Ausgang nahmen von den Versuchen, an blühbaren, orthotropen Efeusprossen Wurzelbildung zu erhalten.

Wie nach Schenck's Beobachtungen bei den meisten Wurzelkletterern, tritt auch bei Hedera ein Dimorphismus der Sprosse, der sich in der Blattbildung in auffälliger Weise äußert, auf. Fertiler Efeu zeigt eine von der normalen zweizeiligen abweichende Beblätterung nach der Blattstellung 2/5 (auch 5/8, 8/13 jedoch seltener), die Blattform ist von der drei- bis fünflappigen in eine mehr eiförmig zugespitzte, mit größter Breite in der Mitte der Spreite, übergegangen. Genaue Beobachtung, die ich an zahlreichen alten Efeustämmen zu Rothenburg o. d. T. machte, zeigte nun, daß, im Gegensatz zur Schenckschen Angabe, die Haftwurzelbildung unterhalb der Blattinsertion eines Sprosses auch dort noch stattfindet, wo der dorsiventrale Sproß bereits orthotrop geworden und die Blätter teils die abweichende Form, aber noch nicht die für die fertilen Sprosse charakteristische, radiäre 2/5 Anordnung angenommen. Jedenfalls unterblieb die Bildung der drei- bis fünflappigen Blätter wohl nicht deshalb, weil, wie in vielen populären Werkchen erklärt wird, diese blühbaren Sprosse sie nicht mehr

1) Schenck, l. c. pag. 93.

gebrauchen, da das mosaikartige Nebeneinanderlegen der Spreiten zur Ausnutzung des Raumes ohne Überdeckung benachbarter Spreiten hier unmöglich ist. An typisch radiären Sprossen konnte ich auch keine Wurzelbildung auffinden.

Ich versuchte sie nun künstlich an ihnen hervorzurufen. Schon Hoffmann[1]) hatte beobachtet, daß sich diese orthotropen Sprosse nur sehr schwer bewurzelten, und da Goebel[2]) als wahrscheinlichen Grund für die Änderung der Blattform fertiler Sprosse allseitige, intensive Beleuchtung und Anhäufung von organischer Substanz in diesen Teilen angibt, so lag die Vermutung nahe, für das Ausbleiben der Bewurzelung ebenfalls diesen Faktor als bewirkende Ursache heranzuziehen.

Es wurden nun bewurzelte „Efeubäumchen" zur Verminderung der organischen Substanz längere Zeit im halbdunklen, feuchten Raum kultiviert, um eventuell unterhalb der Blattinsertion, sei es am Knoten oder Internodium, Wurzelbildung zu erhalten. Einzelne Stämmchen wurden mit feuchtem Sphagnum umwickelt; doch ist ein Erfolg bis jetzt nicht eingetreten.

Nicht besser ging es mit einer anderen Kulturreihe von verdunkelten Stecklingen, denen ich größtenteils auch noch die Blätter wegschnitt. Es bewurzelten sich relativ viele, doch entsprangen die Wurzeln nicht unterhalb des Blattansatzes, sondern aus dem Internodium, nachdem der Sproß oberhalb der Schnittstelle etwas gefault war. Wurzelbildung an oberirdischen Sprossen ließ sich nicht herbeiführen, ebensowenig wie sie an älteren, $^3/_4 - 1$ cm starken Sprossen, die ringsherum starke Korkbildung zeigten, auftritt. Es besteht hier also ebenfalls ein Gegensatz zu dorsiventralen Stammteilen, die, sobald Korkbildung eingetreten ist, ringsherum Wurzeln entwickeln.

Im Anschluß an diese Versuche suchte ich den experimentellen Nachweis zu bringen für Goebel's[3]) Beobachtung, daß alte fünfzeilige, blühbare Efeusprosse an der Spitze wieder in zweizeilige übergingen. Hoffmann[4]) ist mit Kulturen, wobei er jedoch nicht mit dem Einflusse organischer Substanz auf die Blattgestalt rechnete, bereits zu dem gegenteiligen Ergebnis gekommen, daß nämlich Sprosse aus der

---

1) H. Hoffmann, Kulturversuche über Variation. Botan. Zeitung 1884. pag. 213.

2) K. Goebel, Organographie, pag. 138.
Ders., Experimentelle Morphologie, pag. 13 u. 81, u. auch Kraus, l. c. pag. 484.

3) K. Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 81.

4) H. Hoffmann, l. c. pag. 214.

Blütenregion ihren einmal angenommenen morphologischen und physiologischen Wert oder Rang ziemlich vollständig beibehalten. Ich beobachtete mehrfach fertile Sprosse, an denen zwischen den radiären Blättern sich auch drei- bis fünfeckig gelappte fanden. Zu den Kulturversuchen wurden Sprosse mit abgeschnittenen Spitzen benutzt, die eine Zeitlang verdunkelt und dann im halbdunklen, feuchten Raum zum Treiben gebracht wurden. Aus den Blattachselknospen entwickelten sich bei einigen Stecklingen — viele gingen ein, da, wie schon erwähnt, die orthotropen Sprosse in der Kultur sehr empfindlich sind — kleine

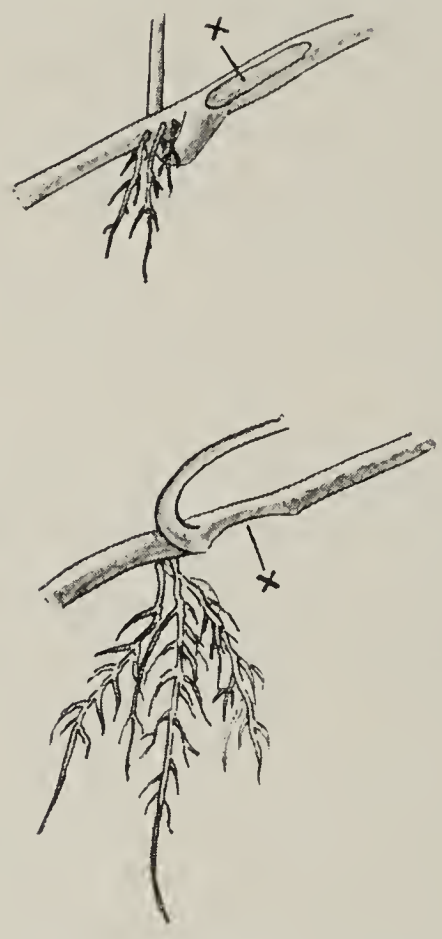

Fig. 5. Hedera Helix. Durch Wegschneiden der ursprünglichen Anlagen x wurde die Wurzelbildung auf die basale Strecke des nächst höheren Internods verschoben. (Verkl.)

Fig. 6 *a* u. *b*. Hedera Helix. *a* Haftwurzeln quer geschnitten; *b* Stück eines Haftwurzelquerschnitts, 1 mm hinter der Spitze.

Triebe, deren Blätter nicht mehr eiförmig zugespitzt, sondern lappig waren und den jungen Blättern dorsiventraler Sprosse auffallend glichen. Leider gelang es mir nicht, die jungen Sprosse weiter zu kultivieren, um an ihnen auch noch Abänderung der 2/5-Blattstellung, wodurch der Versuch erst völlig beweiskräftig ist, herbeizuführen.

Charakteristisch für die Beeinflussung der Blätter durch eine relative Anhäufung organischer Stoffe ist auch die Beobachtung, daß nach den Zeichnungen Buchenau's[1]) der sich mittelst des reservestoffreichen

1) Fr. Buchenau, Zur Morphologie von Hedera Helix L. Botan. Zeitung 1864, pag. 236 u. Taf. IX.

Endosperms entwickelnde Keimling im ersten Jahre Blätter besitzt, die als ursprüngliche und phylogenetisch ältere Form denen radiärer Sprosse auffallend gleichen und erst allmählich in die drei- bis fünfeckige des Klettersprosses übergehen. Schenck[1]) erblickt in der Blattform des Klettersprosses eine Anpassung und hält sie für vorteilhaft zunächst wegen der, nach meinen Beobachtungen jedoch keineswegs stets oder sehr ausgeprägt auftretenden, Mosaikanordnung der Blätter und der damit verbundenen Lichtausnutzung. Dann soll aber auch durch die größere basale Verbreiterung der Blattspreite eine Bedeckung der jungen, noch zarten Adventivwurzelchen mit einer vor dem Austrocknen schützenden Hülle stattfinden. Mag dies für andere tropische Wurzelkletterer, z. B. Marcgraviaceen, die Asclepiadee Conchophyllum imbricatum Bl. oder die Aroidee Pothos celatocaulis[2]), wo allerdings den kurzgestielten Jugendblättern diese Funktion des Schutzes zufällt, zutreffen, für Hedera kann ich es nicht bestätigen, da die jungen Blätter des Hederasprosses anfangs zu klein und später sehr bald zu lang gestielt sind, um die längs des Internods entstehenden Haftwurzeln decken zu können (vgl. Fig. 4).

Kehren wir nach dieser Abschweifung wieder zum Hauptgegenstand der Untersuchung der Wurzelbildung zurück. Bei den Haftwurzeln von Hedera unterliegt also, wie ich nachgewiesen habe, nicht nur die Stellung dieser Organe äußerer Beeinflussung, sondern auch die Art und Weise der Ausbildung. Diese Plastizität der Wurzeln ist die Ursache davon, daß die verschiedenen Forscher bei der anatomischen Untersuchung der Wurzeln, die sie fälschlich noch für Haftwurzeln hielten, zu so verschiedenen Ergebnissen gekommen sind.

Leitgeb[3]) findet an den Wurzeln von verschiedenen Unterlagen nur geringe Unterschiede, die sich hauptsächlich auf den Bau der Epidermiszellen und ihr Auswachsen zu Wurzelhaaren beziehen. Eine typische Haftwurzel hat er jedenfalls nicht untersucht, wie aus seinen Zeichnungen hervorgeht. Franke[4]) untersuchte dann im Anschluß an van Tieghem's[5]) Angaben Haftwurzeln, die er im feuchten Raume mehrere Zentimeter lang sich hatte entwickeln lassen, und die, wie auch in diesem Fall die Zeichnungen beweisen, natürlich keine ursprünglichen Haftwurzeln mehr waren. Um nun hierin Klarheit zu schaffen und auch

1) Schenck, l. c. pag. 94.
2) Goebel, Organographie, pag. 136.
3) Leitgeb, l. c. pag. 351. Sep.-Abdr., pag. 4.
4) Franke, l. c. pag. 319 u. Taf. XVII, Fig. 12.
5) Ph. van Tieghem, l. c. Pl. 7, Fig. 54 u. pag. 231 u. 243.

die Frage zu beantworten, welche anatomischen Veränderungen mit der Umwandlung der Haftwurzeln sich in diesen Organen vollziehen, untersuchte ich Wurzeln, die teils sich an Bäumen, Mauern usw. festgeheftet hatten, teils durch Kultur in Erde, Wasser, Torf, Sphagnum oder frei zur Entwicklung gebracht waren. Durch Schnitte in verschiedener Länge der Wurzeln gelang es mir, ein vollständiges Bild ihrer anatomischen Entwicklung zu erhalten, doch will ich mich darauf beschränken, hier in Kürze eine allgemeine Übersicht zu geben und bei den einzelnen Wurzeln die Gewebe vergleichend zu berücksichtigen, die durch die entsprechende Kultur eine andere Ausbildung erfuhren.

Die bräunlich gefärbten Haftwurzeln von Hedera erreichen eine Länge von 6—8 mm, sind unverzweigt ageotropisch und schmiegen sich, zuweilen miteinander verwachsend, in großer Zahl der Unterlage fest an, so daß dadurch haftscheibenähnliche Körper zustande kommen (Fig. 6*a* u. 6*b*). Infolge dieses Anliegens zeigen sie auf dem Querschnitt dorsiventralen Bau, verbunden mit exzentrischer Lagerung des Zentralzylinders. Auf der Unterseite sind die Epidermiszellen in großer Zahl zu unförmig verknäulten Wurzelhaaren ausgewachsen, was bereits Malpighi[1]) bekannt war. Ihre Membran färbt sich mit Phloroglucinsalzsäure rötlich, ist also verholzt. Daß sie nicht infolge von Kontaktreiz gebildet werden, sondern infolge der Feuchtigkeit der Unterlage, geht aus ihrem Auftreten auf der Oberseite der Wurzel hervor, sobald diese etwas feuchter gehalten wird. Das Rindenparenchym der Oberseite besteht aus fünf bis acht Schichten unregelmäßig angeordneter Zellen wechselnder Größe, das der Unterseite aus drei bis fünf Reihen kleiner, oft etwas verdrückter Zellen, die in beiden Fällen frühzeitig verholzen. Der Zentralzylinder läßt nur im jugendlichen Zustand die primären Gefäßgruppen deutlich erkennen, er zeigt triarchen bis pentarchen Bau, den man auch an älteren Wurzeln durch die sich mit Phloroglucin stärker rot färbenden Vasalprimanen noch feststellen kann. Es tritt bei der Haftwurzel schon 1 mm hinter der Spitze eine vollständige Verholzung des Zentralzylinders ein, nur wenige Ringgefäße sind in ihm erkennbar, das übrige Gewebe wird von stark verdickten Holzfasern mit einfachen Durchbrechungen gebildet. Der Siebteil ist nur sehr gering entwickelt und vielfach desorganisiert. Die geringe Entwicklung der Stoffleitungsbahnen dürfte auch erklären, weshalb die

1) M. Malpighi, Opera omnia, Tom. I, altera pars 1687, pag. 140 und auch Gasparrini, Ricerche sulla natura degli succiatori e la escrezione delle radici anno 1816, T. III, Fig. 19, pag. 33.

Wurzel frühzeitig ihr Wachstum einstellt und später auch nicht mehr umbildungsfähig ist. Aber noch ein anderer Faktor, nämlich die starke Ausbildung verkorkter Elemente wird neben dieser frühen Verholzung mit in Betracht zu ziehen sein. Eine Endodermis ist an den Haftwurzeln nicht deutlich erkennbar, dagegen beginnt schon früh rings um den Zentralzylinder eine starke Korkbildung, auf der Oberseite stärker als auf der Unterseite; auch in den Zellen der Rinde finden Korkteilungen statt, die teilweise zum Ersatz der beschädigten oder abgestoßenen Epidermis dienen.

Ich untersuchte nun auch eine Wurzel, die sich frei im Zimmer entwickelt hatte (Fig. 7). Sie zeigt schon einige Abweichungen von der eben beschriebenen Haftwurzel. Die Zellen des Rindenparenchyms

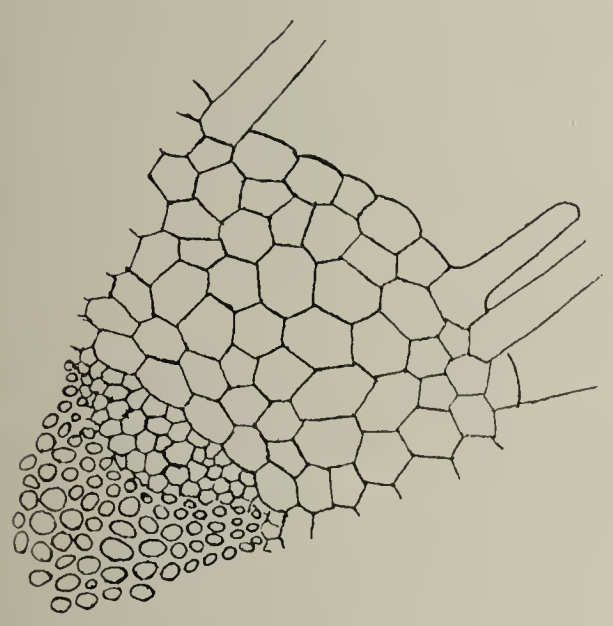

Fig. 7.

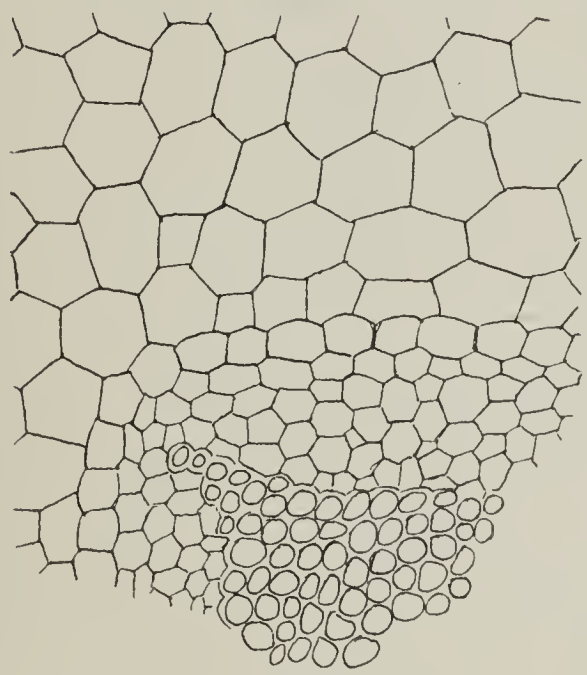

Fig. 8.

Fig. 7. Hedera Helix. Stück aus dem Querschnitt einer Wurzel, die frei in der Luft gewachsen, 2 mm von der Spitze.

Fig. 8. Hedera Helix. Stück aus dem Querschnitt einer in Sphagnum gewachsenen Wurzel, 3 cm von der Spitze.

der radiär gebauten Wurzel waren regelmäßiger angeordnet, auch war eine durch ihre Verholzung auffallende, den Gefäßbündelecken folgende Endodermis vorhanden. Der Zentralzylinder verholzt frühzeitig, doch zeigte sich auf Längsschnitten schon bessere Gefäßausbildung: außer Ringgefäßen und Holzfasern einzelne Spiralgefäße und Tracheiden mit Hoftüpfeln. Der Siebteil zeigt ebenfalls stärkere Entwicklung. Die Verholzung der Rinde beginnt unterhalb der Epidermis sowie auch oberhalb der Endodermis, während der den Zentralzylinder im Alter umgebende Korkmantel unterhalb der Schutzscheide angelegt wird.

Ich habe vorher die Haftwurzeln von Hedera als Hemmungsbildungen bezeichnet im Vergleich ihrer äußeren Entwicklung zu der

der kräftiger entwickelten Sphagnum-Erd- und Wasserwurzeln und dies dadurch bewiesen, daß ich sie unter günstigen Bedingungen zum Auswachsen brachte. Es zeigt sich die Einwirkung des Substrats und der dadurch bedingten besseren Ernährungsverhältnisse aber auch im Bau der Wurzeln.

Die Epidermis der Sphagnumwurzeln ist häufig zu Papillen und Wurzelhaaren ausgewachsen, das Rindenparenchym ist sehr stark entwickelt und besteht aus etwa 12 Reihen regelmäßig angeordneter, mit Interzellularen aneinander stoßender Zellen, von denen nur die äußersten im Alter verholzen (Fig. 8). Die den Zentralzylinder in der Jugend in der Form eines Penta- oder Hexagons umgebende Endodermis nimmt später eine mehr kreisrunde Gestalt an. Sie ist anfangs nur auf den radialen Wänden, später erst einseitig hufeisenförmig verdickt und läßt dann zum ungehinderten Wasseraustausch zwischen der primären Rinde und dem Zentralzylinder kleine Gruppen von Durchlaßzellen erkennen. Bei dieser Wurzel tritt eine Korkbildung unterhalb der Schutzscheide nur in seltenen Fällen auf; es ist ein gut entwickeltes Pericambium vorhanden, das den Ursprung der zahlreichen Seitenwurzeln bildet. In den Winkeln des Gefäßbündelsterns liegt der durch seine Größe auffallende Siebteil. Eine völlige Verholzung des Zentralzylinders tritt erst einige Zentimeter von der wachsenden Spitze ein. Die Wurzel zeigt im Gegensatz zu der Haftwurzel deutlich sekundäres Dickenwachstum. Der innere, dem Mark und den ersten Gefäßanlagen entsprechende Teil ist stärker verholzt als der später gebildete äußere, dessen Gefäße auch ein weiteres Lumen zeigen. Die Gefäßausbildung ist infolge besserer Ernährung weiter fortgeschritten. Es sind hier Ringgefäße, Spiralgefäße, Tüpfelgefäße, Tracheiden und vereinzelte Holzfasern vorhanden.

Erd- und Wasserwurzeln (Fig. 9 u. 10) wiederholen in ihren Grundzügen den Aufbau der Sphagnumwurzel, zeigen aber noch deutlicher wie sehr die Ausbildung von dem umgebenden Substrat beeinflußt wird. Es kommen ja allerdings bei denselben Wurzeln immer geringe Abweichungen vor, die vielfach wohl darauf zurückzuführen sind, daß die inneren Verhältnisse, die „Form“ einer Wurzel, auch unter denselben äußeren Bedingungen nicht die gleichen sind.

Um mich nicht immer wiederholen zu müssen, will ich Erd- und Wasserwurzeln hier zusammen besprechen. Ich glaube dies um so eher tun zu können, da sie im anatomischen Verhalten ziemlich ähnlich sind und ihre Hauptunterschiede: die bei der Erdwurzel frühzeitig in der primären Rinde auftretende Korkbildung und das ebenfalls bei ihr

sehr frühzeitig beginnende sekundäre Dickenwachstum, hauptsächlich durch das Substrat, in dem sie wachsen, bedingt sein dürften. Erstere ist ein vorzüglicher Schutz gegen zu große Wasserverdunstung und mechanische Verletzung durch Druck usw., letztere ist eine infolge der ausgiebigen Nahrstoffaufnahme und des wahrscheinlich langsameren Wachstums auftretende Erscheinung. Bei einer Wasserwurzel konnte ich sekundäres Dickenwachstum an einer $5^1/_2$ cm langen Wurzel erst 4 cm, an einer 28 cm langen Wurzel erst 22 cm von der wachsenden Spitze feststellen, während eine 25 cm lange Erdwurzel den Zuwachs durch kambiale Tätigkeit bereits 3 cm von der wachsenden Spitze zeigte. Die Gewebe, die wir bei der Haftwurzel schon sehr frühzeitig

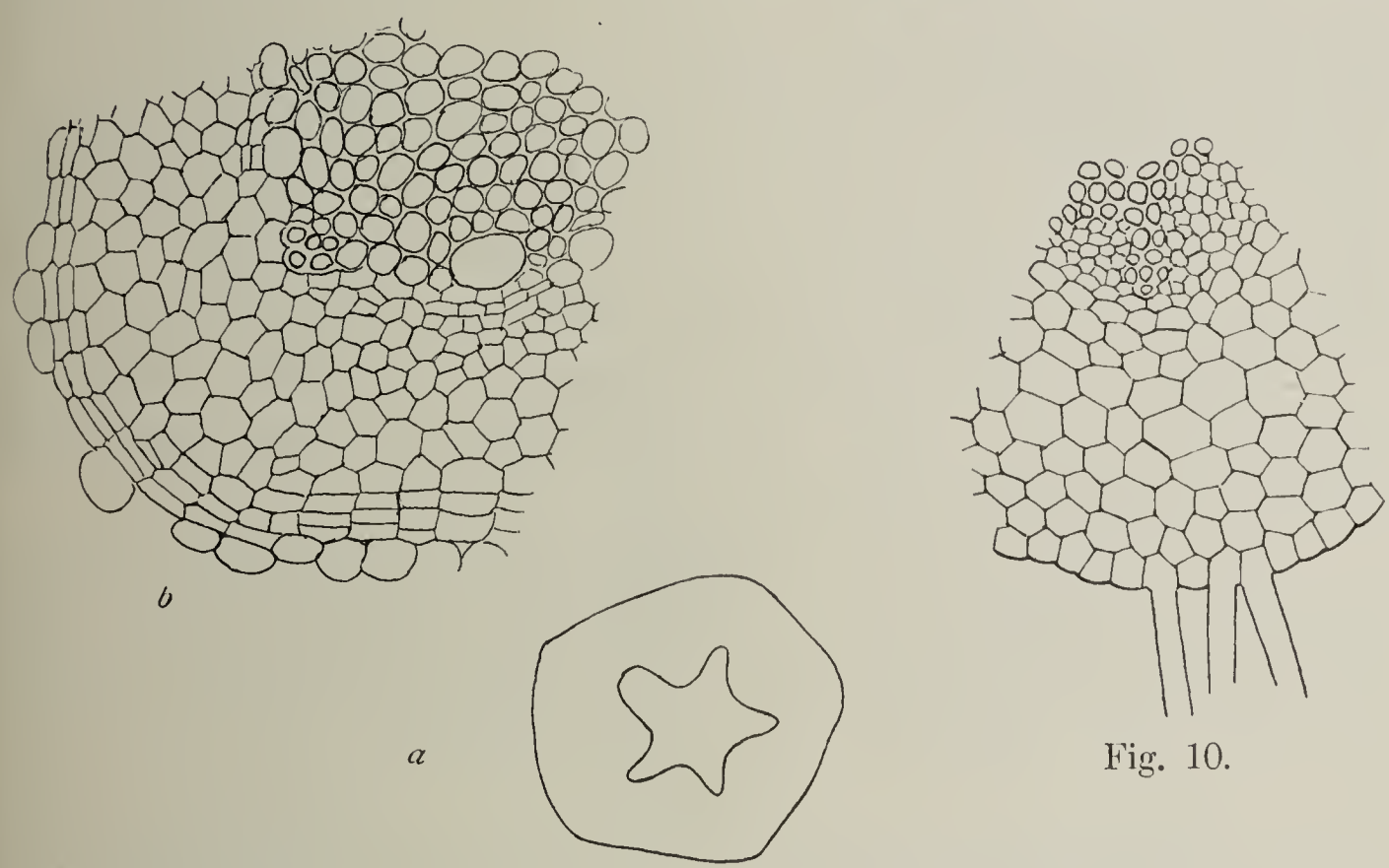

Fig. 10.

Fig. 9.

Fig. 9. Hedera Helix. *a* Querschnitt einer Erdwurzel; *b* Stück aus dem Querschnitt einer in Erde gewachsenen Wurzel, 2,3 cm von der Spitze.
Fig. 10. Hedera Helix. Stück aus dem Querschnitt einer in Wasser gewachsenen Wurzel, 3 cm von der Spitze.

in den Dauerzustand übergehen sahen, z. B. das Grundgewebe des Zentralzylinders, beginnen hier erst sehr spät mit der Verholzung, ja teilweise fällt sie z. B. in vielen Schichten des Rindenparenchyms, wie auch andere Gewebeausbildungen überhaupt weg. Die innerste Zellreihe des sieben- bis neunschichtigen, regelmäßigen Rindenparenchyms bildet eine deutliche Endodermis, unter der ein Pericambium vorhanden ist. Durch das Dickenwachstum werden diese Schichten jedoch bald verdrückt und die stark entwickelten Siebteile aus den Winkeln des Gefäßbündelsterns rausgedrängt. Die Erdwurzel zeigt in der Jugend,

dem tetrarchen bis hexarchen Gefäßbündel folgend, rautenförmigen bis sechseckigen Umriß. Die Wasserwurzel ist, wenn auch ihre Endodermis anfangs den Gefäßecken folgt, mehr rund gebaut und besitzt zahlreiche lange Wurzelhaare. Es ist dies ein neuer Fall, wo entgegen der Frank Schwarz'schen Angabe[1]), daß für Landpflanzen die Haarbildung unterbleibt, sobald die Feuchtigkeit eine gewisse Grenze überschreitet, sobald die Wurzel im Wasser wächst, doch Wurzelhaare gebildet werden. In beiden Wurzeln sind die ursprünglichen Zentralzylinder von dem sekundären gefäßereichen Zuwachs durch stärkere Verholzung ausgezeichnet.

Auf einem Längsschnitt tritt hier im Gegensatz zu der an der Luft wachsenden Haftwurzel besonders deutlich hervor, wie sehr guter Boden und ausgiebige Wasserversorgung die Ausbildung der Leitungsbahnen beeinflussen. Es sind zahlreiche Gefäße: Ringgefäße, Spiralgefäße, Tüpfelgefäße, Tracheiden mit Hoftüpfeln und vereinzelte Holzfasern vorhanden. Da letztere bei der Erdwurzel überdies fast alle lebenden Inhalt, nämlich Stärke führen, so sind sie als Ersatzfasern zu bezeichnen. Die Stärkekörner liegen oft zu großen Haufen zusammengeballt in der Zelle und werden später bei der Anlage zahlreicher Nebenwurzeln wieder verbraucht.

Im Anschluß an die voraufgehenden Untersuchungen gebe ich jetzt einige Tabellen, die in allerdings nur relativen Werten einen zahlenmäßigen Überblick über die besprochenen Verhältnisse gestatten und wohl ohne eingehendere Erklärung verständlich sind:

Tabelle I.

Haftwurzel, an Mauer gewachsen (vgl. Fig. 6*a*).

Expl.	Schnitt bei	Zentralzylinder	Kork		Rinde	
			unterseits	oberseits	unterseits	oberseits
I.	0,5 mm	10 Teilstr.	2 Teilstr.	3 Teilstr.	5 Teilstr.	10—11 Teilstr.
	1,5 mm	10 „	5 „	7 „	8 „	11 „
	4 mm	11 „	8 „	9 „	7 „	10 „
II.	0,5 mm	10 „	2 „	3—4 „	8—10 „	14 „
	2 mm	11 „	3—4 „	5—6 „	8 „	13—14 „
III.	1 mm	10 „	3—4 „	5—6 „	10 „	16—17 „
	2 mm	10 „	4 „	7 „	7—8 „	17—18 „

Die Tabelle zeigt deutlich, daß die den Zentralzylinder bildenden Gewebe kein oder nur ein sehr geringes nachträgliches Wachstum er-

1) Frank Schwarz, Die Wurzelhaare der Pflanzen. Ein Beitrag zur Biologie und Physiologie dieser Organe. Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen, Bd. I, pag. 160.

fahren, daß die allmähliche Entwicklung des Korkmantels vielfach mit einem Stillstand oder Rückgang der Ausdehnung der Rindengewebe verbunden ist.

Tabelle II.

In Sphagnum gewachsene Wurzel.

Schnitt bei	Zentralzylinder	Rinde
1 cm	25—27 Teilstr.	27—35 Teilstr.
3 cm	27—28 „	24—31 „
5 cm	28 „	25—28 „
6 cm	33 „	18—24 „

Mit der Entwicklung der Gewebe des Zentralzylinders tritt eine langsame, allmähliche Reduktion und Verdrückung des Rindengewebes ein.

Tabelle III.

In Wasser gewachsene Wurzel.

Expl.	Schnitt bei	Zentralzylinder	Rinde
I.	0,5 cm	13 Teilstr.	14—15 Teilstr.
	2 cm	12 „	11—13 „
	5 cm	23—26 „	8 „
	8 cm	32—40 „	11—12 „
II.	0,5 cm	12—13 „	14—15 „
	2 cm	14 „	12 „
	5 cm	26 „	10 „
	8,5 cm	46 „	6—10 „

Tabelle IV.

In Erde gewachsene Wurzel (vgl. Fig. 9*a*).

	Diagonale des Zentralzylinders	Höhe des Zentralzylinders	Rinde von der Pentagonecke bis zur Verkorkung	Größte Rindenstärke	Kork
		I. Expl. (pentarch.)			
1 cm	23 Teilstr.	11 Teilstr.	7—8 Teilstr.	6— 7 Teilstr.	2
4 cm	23 „	20 „	7—8 „	6— 7 „	4
10 cm	27 „	22 „	12 „	16—24 „	5
15 cm	29—30 „	28 „	14 „	18—19 „	4—5
20 cm	31 „	27—28 „	15 „	20 „	4—5
		II. Expl. (tetrarch.)			
0,5 cm	25 Teilstr.		5 Teilstr.		3
2,5 cm	25 „		9—10 „		4—5
4,5 cm	22 „		9 „		4—5
8,5 cm	27 „		12—15 „		4—5
13,5 cm	59 „		23 „		2—3

Diese beiden letzteren Tabellen III—IV lassen besonders deutlich den sekundären Zuwachs und die Entwicklung der sekundären Rinde hervortreten.

Überblicken wir nosh einmal die an Querschnitten von Hedera gewonnenen Resultate, so macht sich von der Haftwurzel bis zur ausgewachsenen Erdwurzel ein allmählicher Rückgang in der Verholzung und Ausbildung sklerotischer Zellen, entsprechend der abgeänderten Funktion, ein Fortschritt in der Entwicklung der Gefässe und Siebteile bemerkbar.

Ein weiterer Teil der Untersuchungen beschäftigte sich mit der Ausbildung der Wurzelhauben und der Differenzierung der leitenden Gewebe in den verschiedenen Wurzelspitzen. Auch hier wurden je nach dem Substrat bemerkenswerte Unterschiede gefunden.

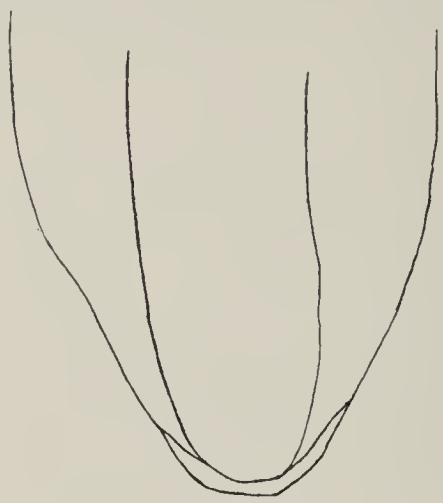

Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 11. Hedera Helix. Längsschnitt durch die Wurzelspitze einer Haftwurzel.
Fig. 12. Hedera Helix. Längsschnitt durch die Wurzelspitze einer in Sphagnum gewachsenen Wurzel.

Die Haftwurzeln müssen in ihrer ersten Entwicklung eine gewisse Ähnlichkeit mit den Spitzen von Erd- und Wasserwurzeln haben, da sie sich ja zu diesen umbilden lassen. Man kann in der Tat in jüngeren Stadien deutlich eine Wurzelhaube und meristematisches Gewebe erkennen. Nach kurzer Zeit, sobald die Wurzel sich der Unterlage fest angelegt hat, zeigt sich mit der schwindenden Plastizität ein wesentlich verändertes Bild (Fig. 11). Die ganze Wurzel hat eine Hemmung des Wachstums erfahren, die sich in der Organisation der Gewebe aufs schärfste bemerkbar macht. Es hat die schon bei den Querschnitten besprochene Korkbildung begonnen. Doch wird das Einstellen des Wachstums nicht, wie man leicht anzunehmen geneigt ist, durch einen den Vegetationspunkt umgebenden Korkmantel verursacht. Auch bei alten Wurzeln konnte ich wohl Korkteilungen bis nahe zur Stütze erkennen, ohne daß jemals ein völliges Herumgreifen

erfolgte. Wohl aber scheinen die Zellen in der Nähe des Vegetationspunktes verkorkt zu sein, so daß man hier zwischen Korkgewebe und Zellen mit Korkeinlagerung zu unterscheiden hätte. Mit der Hemmung des Wachstums infolge Trockenheit des Substrates erfolgt eine völlige Verholzung des Zentralzylinders und ein Vertrocknen der Wurzelhaubenzellen, die im Gegensatz zu den anderen untersuchten Wurzeln keine Schleimreaktion zeigten. Die Ringgefäße werden auch nicht bis in die Nähe des Vegetationspunktes ausgebildet, sondern durch skerenchymatische Zellen mit einfachen Durchbrechungen ersetzt, ein Zeichen, daß das Wachstum der Wurzel nicht lange anhält.

Der Haftwurzel am nächsten stehen im Sphagnum gewachsene Wurzeln, die, sei es, daß das Substrat hin und wieder austrocknet, sei es, daß sie mit der Spitze aus der Umhüllung herauswuchsen, teil-

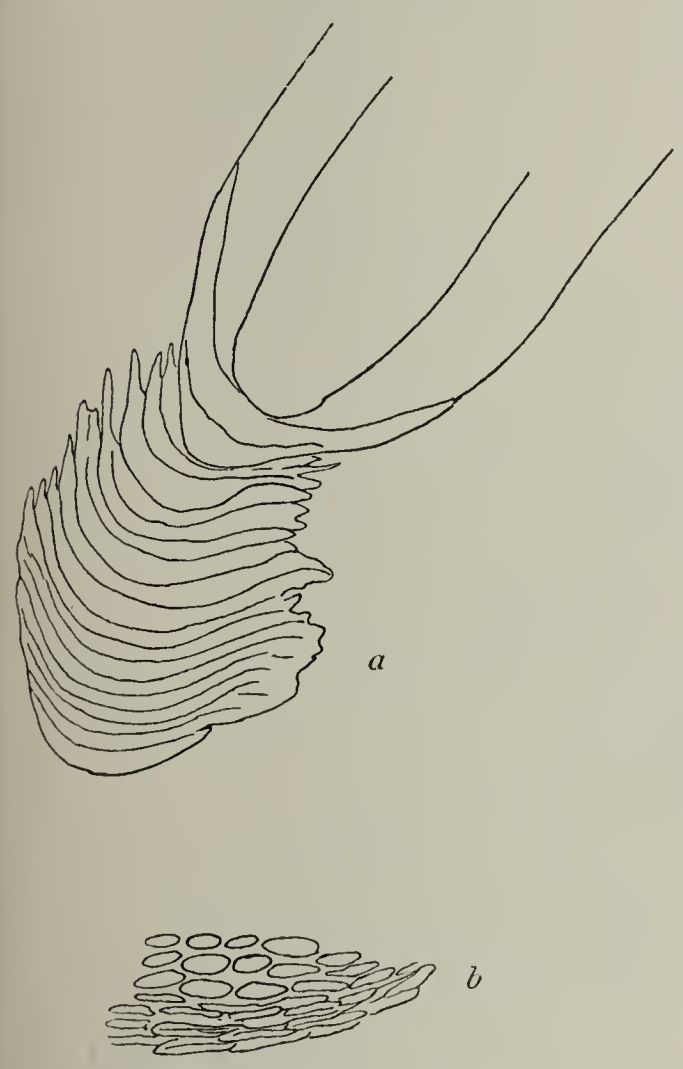

Fig. 13*a* u. *b*. Hedera Helix. *a* Längsschnitt durch die Wurzelspitze einer in Wasser gewachsenen Wurzel; *b* Stück aus der Wurzelhaube.

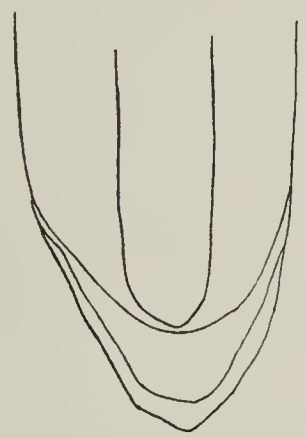

Fig. 14. Hedera Helix. Längsschnitt durch die Wurzelspitze der in Erde gewachsenen Wurzel.

weise mit der Luft in Berührung gekommen waren (Fig. 12). Hier war eine der Größe und Stärke der Wurzel entsprechende Haube vorhanden, deren äußere, heller gefärbte Schichten abgestoßen wurden und Schleimreaktion zeigten. Darunter lagen dunkle, braun gefärbte Schichten, aus verholzten und verkorkten Zellen bestehend, die jedenfalls gerbstoffähnliche Stoffe enthalten. Sie färbten sich z. B. mit $FeCl_3$ grauschwarz bis schwarz, ohne irgendwelche bestimmte Farbe blau oder grün, die auf Gerbstoffe hindeutet, erkennen zu lassen. Stärke konnte ich nur in geringen Mengen, in einzelnen Körnern in den Zellen der Wurzelhaube nachweisen, die auch die braunen Inhaltsstoffe enthalten.

Die Differenzierung des Zentralzylinders, speziell die Ausbildung der Gefäße und Tracheiden, geht ziemlich bis in die Nähe des Vegetationspunktes und deutet auf langsames Wachstum hin, was ja, da die Wurzel sich zuweilen aus den oben angegebenen Gründen unter ähnlichen ungünstigen Verhältnissen wie eine an der Luft wachsende Haftwurzel befand, in der Tat zutrifft.

Die Wasserwurzel zeigt deutlich die Wirkung des veränderten Substrats, sie besitzt ebenfalls eine sich durch Neubildung von Zellen beständig regenerierende Wurzelhaube, ohne das jedoch die älteren Schichten vollständig abgestoßen werden (Fig. 13). Verholzte oder verkorkte Zellen waren nicht vorhanden, auch waren außer einer mit Eisenchlorid eintretenden dunkleren Färbung Gerbstoffe nicht nachzuweisen. Die äußeren Partien der Wurzelhaube sind verschleimt (Fig. 13 *a*) ebenso einzelne zwischen den verschiedenen Kappen liegende Schichten, während die inneren Teile zwar auch Schleimreaktion zeigten, aber außerdem noch einigermaßen Zellstruktur erkennen lassen. In den unterhalb der meristematischen Schicht der Wurzelhaube liegenden Teilen und den seitlich des Pleroms liegenden Periblemschichten der Spitze ist sehr viel Stärke vorhanden. Die Differenzierung des Zentralzylinders ist infolge des schnellen Wachstums noch nicht so weit vorgeschritten wie bei der Sphagnum- oder Erdwurzel, die doch im Boden eine gewisse Hemmung des Wachstums erfährt.

Die zarten Gewebe des Vegetationspunktes der Erdwurzel werden durch eine Wurzelhaube geschützt, deren äußere Zellmembranen durch Verschleimung das Vordringen im Boden erleichtern (Fig. 14). Die inneren, im Gegensatz zu den verquollenen, mehr farblosen, mehr hellgelb gefärbten Zellen enthalten sehr viel Stärke. Eine Verkorkung der Wurzelhaubenzellen war nicht nachweisbar. Ringgefäße sind ziemlich weit nach unten entwickelt, aber bis zum Vegetationspunkt bleibt doch noch eine bedeutende Zone meristematischen Gewebes, auch ist das Mark unverholzt. Die Wurzel konnte in Funktion und Aufbau vollständig der gewöhnlichen Erdwurzel gleichgesetzt werden und zeigte, wie alle die besprochenen Experimente und die anatomischen Untersuchungen beweisen die direkte Abhängigkeit der Gestaltung von äußeren Bedingungen.

Da es interessant war festzustellen, ob sich auch tropische Gewächse ähnlich verhalten, setzte ich auch in dieser Richtung zahlreiche Versuche an. Haftwurzeln finden sich ja bei einer ganzen Anzahl von Kletterpflanzen der tropischen Urwälder: Aroideen, Clusiaceen, Artro-

carpeen, Moraceen, Bignoniaceen, Asclepiadaceen. Vor allem schienen sich die Haftwurzeln einiger Ficus-Arten, deren Sprosse in üppigem Wachstum die Wände eines Gewächshauses des Münchener Botanischen Gartens mit einem dichten grünen Teppich überzogen oder frei in der Luft hingen, sehr zur Nachprüfung und Vervollständigung der an Hedera gewonnenen Resultate zu eignen. Viele Ficus-Arten heften sich außerordentlich fest mit ihren Wurzeln an, wie daraus hervorgeht, daß sie nicht infolge der starken negativen Spannung der Nährwurzeln von ihrer Stütze herabgezogen werden, trotzdem nach den Went'schen[1]) Belastungsproben der Zug ein außerordentlich großer ist. Bei vielen Arten ist es zu einer Arbeitsteilung der Wurzeln in Haft- und Nährwurzeln gekommen. Die von mir untersuchten **Ficus scandens Linn.** und **Ficus pumila Roxbg.** hatten insofern große Ähnlichkeit mit Hedera, als bei ihnen an oberirdischen Teilen gewöhnlich keine Nährwurzeln gebildet werden, sondern der Sproß die Leitung des Wassers und der anorganischen Stoffe beibehalten hat. Auch findet sich hier der Dimorphismus des Sprosses mit plagiotropen Langtrieben, die mir für meine Untersuchungen als die in den Gewächshäusern häufigeren ausschließlich zur Verfügung standen, und den orthotropen Blütensprossen. Die Haftwurzeln entstehen normal auf der ventralen Seite des abgeplatteten Sprosses in Längsreihen unterhalb eines Knotens, die bei Ficus pumila kürzer sind, während sie bei Ficus scandens sich häufig weiter als über die Hälfte des Internods erstrecken.

Die Bildung dieser Wurzeln, abweichend von der Polarität des Sprosses unterhalb eines Knotens, sucht Massart[2]) auf noch unbekannte innere Reize zurückzuführen, da nach seinen Untersuchungen die anatomische Beschaffenheit des Sprosses in der Nähe der Knoten und längs des ganzen Internods die gleiche ist. Durch Aufhellen junger Sproßspitzen und älterer Sproßteile von Ficus pumila in Chloralhydrat gelang es mir jedoch, deutlich zu erkennen, daß die letztere Annahme keineswegs zutrifft. Vielmehr zeigte sich in der Nähe des Knotens ein außerhalb des normalen Gefäßbündelstrangs peripherisch verlaufender halbkreisförmiger Leitungsring, der von den aus dem Sproß in das Blatt eintretenden Leitungsbahnen gebildet wird. Durch beständiges Entfernen der sich an der Spitze neu bildenden Blätter konnte ich feststellen, daß bei Ficus pumila die Wurzelanlage unabhängig von der

1) Went, l. c. pag. 16 u. f.

2) J. Massart, Sur L'irritabilité des plantes superieures, T. LXII des Mémoires couronnés et autres Mémoires publiés par l'Academie royale de Belgique 1902, pag. 52.

Assimilation des Blattes oder der anfangs kräftig entwickelten Nebenblätter unter dem Einfluß der dem Blatt und der Sproßspitze zugeleiteten Stoffe erfolgt. — Wir werden in einem anderen Teil der Arbeit noch eine Pflanze — Vitis pterophora — kennen lernen, bei der der umgekehrte Fall vorliegt, und die assimilatorische Tätigkeit des Blattes und die anatomische Struktur der ableitenden Bahnen ausschlaggebend sind für die Entstehung der Luftwurzeln. Durch die obenerwähnte anatomische Eigentümlichkeit der aus dem Sproß abzweigenden Zuführungsbahnen wird es vielmehr unterhalb des Knotens zu einer Stauung der Baustoffe kommen, die die Wurzelbildung an diese Stelle lokalisiert. Es kommen also für ihre Entstehung unterhalb eines Knotens ebensowenig wie für die vom Knoten ab gewissermaßen in zentrifugaler Richtung erfolgende Ausbildung in Längsreihen „unbekannte innere Reize" in Betracht.

Massart[1]) gibt nun für die von ihm untersuchten Ficus repens usw. eine Entstehung der Haftwurzeln „dans le péricycle au devant les faisceaux" an, während bereits van Tieghem[2]) und Lemaire[3]) einen Ursprung ähnlich wie bei Hedera an der Seite der Fibroversalstränge und vor den Markstrahlen beobachtet haben. Auch bei Ficus scandens und pumila entstehen nach meinen Untersuchungen die Wurzeln stets seitlich der Gefäße, und zwar wird ihre reihenförmige Anordnung durch ihre Anlage seitlich der Primärgefäße bedingt, die auf einem Querschnitt gitterartig in einzelnen Gruppen beisammen liegen. Es wird dann sehr bald eine Verbindung mit den Primärgefäßen hergestellt, wie man aus den ringförmigen Verdickungen mancher in ihrer Nähe liegender Zellen sehen kann.

Massart[4]) ist der Ansicht, daß die Haftwurzeln von Ficus solange weiter wachsen, bis sie auf einen Gegenstand, an den sie sich anheften können, gestoßen sind. Ich kann diese Beobachtung nicht bestätigen, Die von mir untersuchten Haftwurzeln erreichten selten eine größere Länge als 1 cm. Dann hatten sie ihr Wachstum völlig eingestellt und waren, nachdem eine starke Verholzung der Gewebe eingetreten war, vertrocknet, ohne sich an eine ganz in der Nähe befindliche Mauer anzuklammern. Auch wenn die Wurzeln an einem Stamm oder Ge-

---

1) Massart, l. c. pag. 52.

2) van Tieghem, l. c. pag. 231—234.

3) Lemaire, Origine et développement des racines laterales. Annales des Sciences Naturelles, VII. Série botanique, Tome III, pag. 224.

4) Massart, l. c. pag. 60.

mäuer wirklich als Haftwurzeln in Funktion treten, erreichen sie infolge der Trockenheit der Unterlage immer nur beschränkte Größen.

Nach dem Eintritt des sekundären Dickenwachstums, das ja fast ausschließlich auf der vom Licht abgewandten Seite des Ficus-Sprosses stattfindet, entstehen die später gebildeten Wurzeln bei Ficus scandens nicht, wie Massart bei seinen Untersuchungen, trotz richtiger Zeichnung, angibt, „à la limite de l'ombre et la lumiére", sondern ihre Bildung tritt zuerst in zwei Längslinien seitlich der Stelle ein, wo der sekundäre Zuwachs und der auf dem primären Stadium verharrende, als deutlich mediane Kammlinie erkennbare Teil des Sprosses aneinander stoßen. Auch konnte ich vielfach Bildung dieser später auftretenden Haftwurzeln an der dem Substrat aufliegenden Seite beobachten, so daß ihre Entstehung keineswegs, wie Massart vermutet, durch Kontakt verhindert wird. Die Wurzeln entstanden ebenfalls deutlich vor den das sekundäre Holz durchziehenden Markstrahlen.

Durch Umhüllen jüngerer wie auch älterer Sprosse mit feuchtem Sphagnum, das durch Kautschukpapier gegen Austrocknung geschützt war, gelang es mir leicht, ähnlich wie bei Hedera, die ursprünglichen Haftwurzeln zu langen verzweigten Nährwurzeln umzubilden. Einpflanzen von abgeschnittenen Stecklingen, Einleiten von Sprossen in Wasser oder feuchte Erde, Wachsenlassen der Wurzeln an sehr feucht gehaltener Kalkmauer oder Torfplatte hatten denselben Erfolg. Nachdem die Umbildung der Wurzel erfolgt war, konnte ich die Verbindung mit der Mutterpflanze aufheben, ohne daß die neuen Stecklinge irgendwelche Störung der Entwicklung zeigten. Daß lediglich auch hier die Feuchtigkeit des Substrats und die damit ermöglichte Nahrungsaufnahme für die Funktionsumbildung der ursprünglichen Haftwurzeln in Betracht kommen, zeigten Kulturen auf trockenem Kork, Stein usw., wo die Wurzeln ihren Charakter als typische Haftwurzeln unverändert beibehielten.

Diese Umbildung gelang mir auch dann noch, wenn die Haftwurzeln bereits eine Länge von mehreren Millimetern (ca. 4—6 mm) erreicht hatten. Es ist in unseren Gewächshäusern, wo der Feuchtigkeitsgehalt der Luft stets ein relativ hoher ist, die Plastizität der Wurzel eine größere, länger ausdauernde, wie man schon äußerlich bei der Betrachtung der frischen hellgelben, oft von Wurzelhaaren bedeckten Wurzelspitze sehen kann.

Bei Ficus scandens ist es verhältnismäßig leicht die Dorsiventralität der jüngeren Sprosse hinsichtlich der Wurzelentstehung zu ändern. Ein Beleuchtungsunterschied, der genügt um eine Drehung der Blatt-

spreite aus der Vertikalen in die Horizontale herbeizuführen, bewirkt hier bereits Wurzelbildung auf der Unterseite wie auf der Oberseite des Sprosses. Gleiche Resultate erhielt ich bei Kulturen im Dunklen, wozu ja auch die Umwicklungsversuche mit Sphagnum zu rechnen sind. Die Dorsiventralität des Ficus scandens tritt also hauptsächlich in der Abplattung seines Sprosses zutage. Bei Ficus pumila dagegen konnte ich trotz vieler Versuche keine direkt entgegengesetzte, sondern nur seitliche Verschiebung der Wurzelentwicklung herbeiführen. Offenbar ist die Dorsiventralität hier, wie auch Massart[1]) für Ficus repens angibt, sehr schwer veränderbar, wenn nicht gar erblich fixiert. Auch an hängenden Zweigen, die ihre ventrale Seite starkem Licht zukehrten, erfolgte die Wurzelbildung stets auf dieser Seite.

Ebenso wie bei Hedera sind auch hier die Haftwurzeln als Hemmungsbildungen aufzufassen, deren Umwandlung und weitere Entwicklung bei geeignetem Substrat sehr leicht erfolgt. Eine genaue Untersuchung der anatomischen Verhältnitse betreffs der verschiedenartigen Ausbildung der Haftwurzeln und der zu Nährwurzeln umgewandelten Wurzeln werde ich erst in einer anderen Arbeit geben. Ich will hier nur im allgemeinen die Unterschiede erwähnen, die mir an den untersuchten Exemplaren bis jetzt hauptsächlich aufgefallen sind, und die uns einigermaßen einen Einblick in die durch die Funktion begründete anatomische Ausbildung dieser Wurzeln gewähren. Während bei der Haftwurzel Wurzelhaare hauptsächlich auf der Substratseite gebildet werden und durch ihr pseudoparenchymatisches Gewirr sehr zum festen Anklammern beitragen, wachsen die Epidermiszellen der Nährwurzeln infolge der allseitigen Feuchtigkeit ringsherum zu Haaren aus. Der Zentralzylinder der typischen Haftwurzeln, die durch das Anliegen etwas abgeplattet ist, hat vielfach eine exzentrische Verschiebung seiner Lage erfahren, bei der in Wasser oder Erde befindlichen Wurzel liegt er zentral. Die unter günstigen Ernährungsbedingungen wachsende Wurzel zeigt dementsprechend eine viel reichlichere und größere Ausbildung der Gefäße und Siebteile als die trocknem Substrat aufliegende Wurzel. Infolge des langandauernden Wachstums, das sich ja schon in der Länge, die die der Haftwurzel um das 10—20fache übertrifft, und in der zahlreichen Seitenwurzelbildung äußert, geht die Verholzung des Zentralzylinders nicht so frühzeitig vor sich. Vielfach tritt sogar im Alter sekundäres Dickenwachstum auf, das sich bei der unter ungünstigeren Außenverhältnissen wachsenden Wurzel nicht einstellt. Die Zellen des

1) Massart, l. c. pag. 53 u. f.

Rindenparenchyms sind besser und regelmäßiger entwickelt, und in ihren Membranen sind im Gegensatz zu denen der Haftwurzeln keine sich mit Phloroglucinsalzsäure rot färbenden Holzstoffe eingelagert.

Auch bei diesen Haftwurzeln zeigt sich deutlich, daß sie morphologisch wie anatomisch Hemmungsbildungen sind, deren Plastizität jedoch keineswegs verloren, sondern die unter günstigen Außenbedingungen wohl zur Weiterentwicklung gebracht werden können.

In der Gestaltung mancher Organe von Pflanzen der verschiedensten systematischen Gruppen herrscht vielfach eine große Übereinstimmung, die eben nur durch den Einfluß äußerer Reize und die durch sie in bestimmte Bahnen gelenkte Entwicklung erklärbar ist. Das beweisen auch auf das Deutlichste die bei den Asclepiadaceen, z. B. an Hoya [1]) auftretenden Haftwurzeln, deren Untersuchung im folgenden näher besprochen werden soll.

Hauptsächlich wurde mit **Hoya carnosa R. Br.** experimentiert; doch verhält sich Hoya Cumingiana Decne. in vielen Beziehungen gleich. Die Haftwurzeln von Hoya carnosa wurden zuerst von Fockens [2]), dann auch von Franke [3]) und Keller [4]) beschrieben. Eingestreut in diese rein anatomischen Untersuchungen finden sich einige biologische Bemerkungen, die, da sie nur gelegentlich erwähnt und meist weit entfernt vom Thema der betreffenden Arbeiten lagen und auch nicht experimentell festgelegt sind, wohl kaum für die Beurteilung der Haftwurzeln maßgebend sein können. Die Wurzeln werden im Cambium des Stammes angelegt und durchbrechen den den Siebteil umgebenden Ring von Stereiden und das Rindenparenchym. Bei der Entstehung der ersten jungen Wurzeln macht sich sicher eine gewisse Beeinflussung von den aus den großen fleischigen Blättern abgeleiteten Assimilaten geltend, da ich die ersten Wurzeln sehr häufig, in Übereinstimmung mit der Went'schen [5]) Angabe, an den Knoten unterhalb der Blattinsertion beobachten konnte. Später wird die Anlage der Wurzel jedoch vollständig vom Licht beeinflußt. Sie werden nur auf der vom Licht abgewandten Seite gebildet, die ja in den meisten Fällen als der Unterlage anliegend auch die feuchtere ist. Doch treten die Wurzeln zuweilen auch auf der Oberseite auf, z. B. dann, wenn die Licht-

---

1) Went, l. c. pag. 61.

2) Franke, l. c. pag. 323.

3) Fockens, l. c. pag. 62 u. f.

4) Keller, Anatomische Studien über die Luftwurzeln einiger Dikotylen. Dissert. Heidelberg 1889, pag. 8—10.

5) Went, l. c. pag. 61.

intensität auf ihr durch ein darüberliegendes Blatt bedeutend abgeschwächt wird. Mit Sphagnum umhüllte Sprosse zeigten allseitige Entstehung der Wurzeln.

Wie sehr das Licht als die Entstehung der Wurzeln in bestimmter Weise beeinflussender Faktor in Betracht kommt, konnte ich durch ein Experiment sehr gut nachweisen. Ein Steckling von Hoya carnosa wurde derartig gebogen, daß mehrere Internodien eine starke Krümmung erfuhren, deren offener Bogen nach unten lag. Es befand sich also die wachsende Spitze der Erde zugekehrt. Das Licht fiel von oben teilweise auch etwas seitlich (jedoch nur von der einen Seite) auf den Sproß. Die nach einiger Zeit entstandenen Wurzeln hatten sich nur auf der vom Licht abgewandten konkaven Seite entwickelt, sowohl direkt unterseits als auch etwas seitlich verschoben. Die anatomische Untersuchung junger Sprosse ergab, daß die Wurzeln wohl schwerlich schon vorher in dieser örtlichen Verteilung angelegt waren. Es handelt sich vielmehr um eine Lichtwirkung, die in diesem Falle so stark auftritt, daß die nach den sonstigen Erfahrungen auftretende Ausbildung gehemmt wird. Hat doch Noll[1]) an (vor Entwicklung der Seitenwurzeln) gebogenen Hauptwurzeln Seitenwurzeln nur an der konvexen Seite erhalten und diese Erscheinung auf „Morphästhesie“ zurückgeführt. Goebel[2]) hat dann an Ligustrum vulgare und Equisetum Schaffneri nachgewiesen, daß auch eine Biegung des Sprosses in bestimmter Weise auf die Entwicklung der Seitenorgane wirkt, so daß die konvexe Seite als die in der Leitung der Stoffe bevorzugte und besser ernährte, eine Förderung, die konkave jedoch eine Hemmung erfährt. Im vorliegenden Falle haben wir es also mit einer durch das Licht ausgeübten, starken hemmenden Wirkung zu tun, die jedoch nicht vereinzelt dasteht, da wir an einem anderen Beispiel später noch sehen werden, daß in ähnlicher Weise auch die Feuchtigkeit als hemmender Faktor in Betracht kommt.

Die Haftwurzeln von Hoya carnosa erreichen sehr verschiedene Größen. Während einige, nur wenige Millimeter lang, im Wachstum still stehen, erreichen andere freiwachsend eine Länge bis ca. $2^1/_2$ cm. Es hängt dies damit zusammen, daß die in unseren Gewächshäusern sich bildenden Wurzeln meistens keine spezifischen Haftwurzeln sind,

---

1) Noll, Über den bestimmenden Einfluß der Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landwirtschaftliche Jahrbücher 1900, pag. 145.

2) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 82 u. f. Vgl. auch Vöchting, Organbildung, II, pag. 41.

da infolge der Kultur und des Anbindens der Pflanzen am Spalier sich ihnen vielfach keine günstige Gelegenheit zum Anheften bietet. Ferner trägt das häufige Bespritzen der Pflanze dazu bei, teils die Plastizität der typischen Haftwurzel zu erhöhen, teils, wie bei den im Gewächshaus kultivierten Efeupflanzen, direkte Übergangsstadien zu den in feuchter Luft ausgewachsenen Wurzeln zu bilden. Es gelang mir infolgedessen auch hier, Wurzeln, die bereits die Länge von $1^1/_2$—2 cm erreicht hatten, durch Kultur im feuchten Sphagnum oder in mit Wasser gefüllten Reagenzrohren zu weiterem Auswachsen zu bringen. Die in

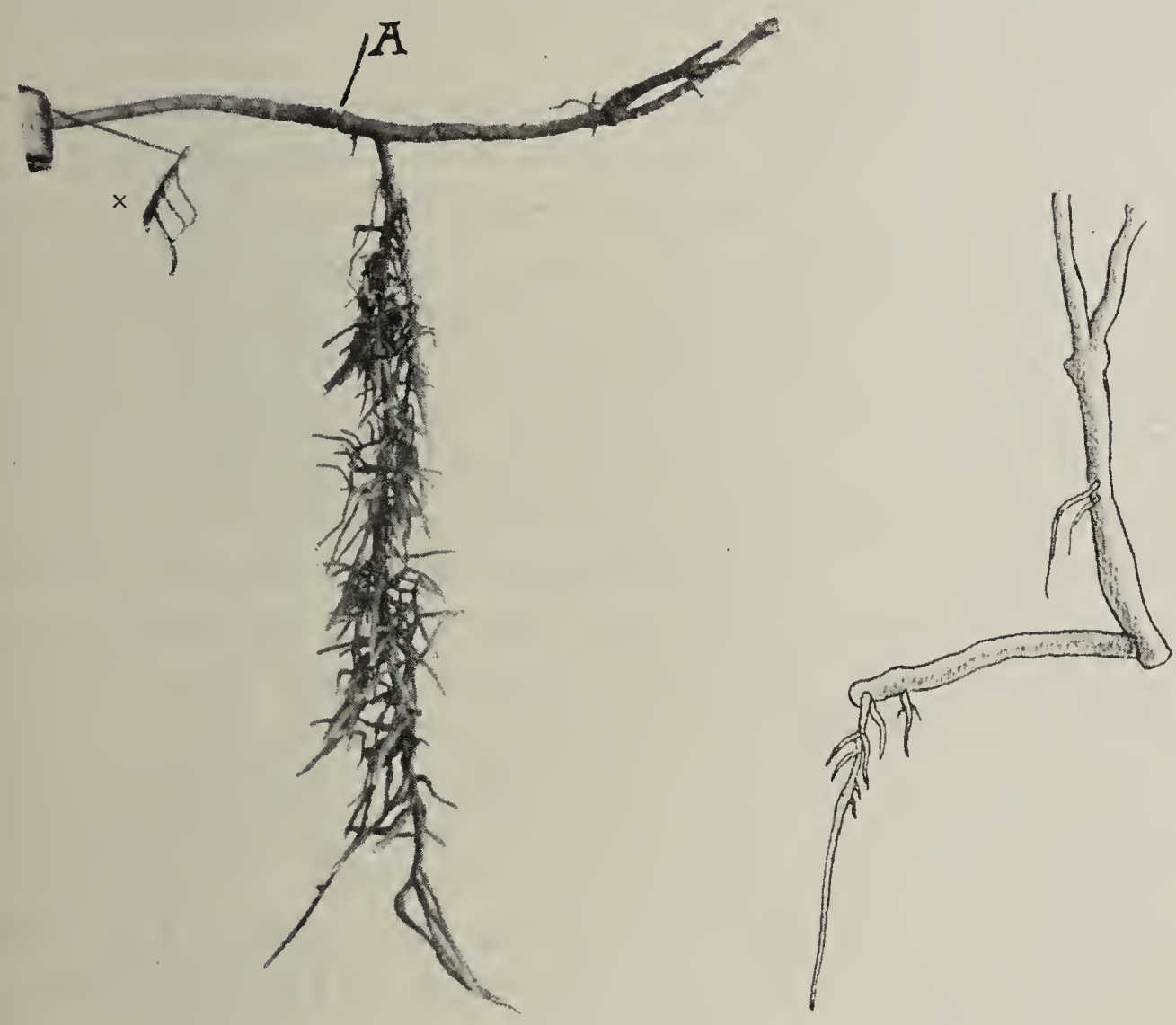

Fig. 15. Fig. 16.

Fig. 15. Hoya carnosa. In Wasser ausgewachsene Haftwurzel, links oben: × ursprüngliche Haftwurzeln. Bei *A* ringförmige Einschnürung. (Verkl.)
Fig. 16. Hoya carnosa. Regeneration einer alten, im Wasser ausgewachsenen Wurzel. (Verkl.)

Fig. 15 abgebildete Wurzel mußte sogar, nachdem sie im Reagenzröhrchen eine beträchtliche Größe erreicht hatte, in einem weitbauchigen Glasgefäß weiter kultiviert werden. Sie hatte, als ich sie zur anatomischen Untersuchung abschnitt, bei einer Dicke von $3^1/_2$—4 mm die Länge von 23 cm erreicht. Wie die daneben ausgebildeten Haftwurzeln zeigen, war sie habituell vollständig von ihnen verschieden durch Größe, überaus reichliche Seitenwurzelbildung und Entwicklung

zahlreicher Wurzelhaare, die die Wurzeln mit einem dichten Pelz umgeben und jedenfalls für ausgiebige Wasseraufnahme sorgten. Daß die Wurzel vollständig zur Nährwurzel geworden, sieht man sehr deutlich an der bei *A* befindlichen, durch einen Draht verursachten Einschnürung, welche die ursprüngliche Stärke des Sprosses vor der Funktionsänderung der Wurzel bezeichnet. Durch die fortgesetzte Wasseraufnahme und die damit verbundene Zuleitung darin gelöster organischer Stoffe ist es zu dieser Anschwellung der Sproßachse gekommen, die, wie die anatomische Untersuchung lehrt, sowohl durch das Wachstum des Holzkörpers, als auch durch Vermehrung des Rindenparenchyms bewirkt wurde.

Es wurde an dieser Wurzel auch die Regenerationsfähigkeit im Alter geprüft und zu diesem Zwecke die Wurzel nach Entfernung sämtlicher Seitenwurzeln und Abschneiden der Hauptwurzel auf 5 cm in Wasser kultiviert (Fig. 16). Nach einiger Zeit hatten sich in der Nähe der Schnittfläche drei Ersatzwurzeln gebildet, die sich im Verlauf des weiteren Wachstums, in der Ausbildung von Seitenwurzeln ebenso wie die ursprüngliche Hauptwurzel verhielten. Diese Beobachtung stimmt völlig überein mit dem von mir an einer Phaseoluswurzel beobachteten Resultat. Die Wurzel hatte in Nährlösung die Länge von 53 cm erreicht, war dann auf 5 cm abgeschnitten, der obere dicke Wurzelstumpf wurde in Erde kultiviert und hatte nach einiger Zeit mehrere neue Seitenwurzeln gebildet, die für die Ernährung der ohnehin nur schwächlichen Pflanze ausreichten. Wir werden in einem anderen Teil dieser Arbeit sehen, daß auch ältere, durch Eindringen in den Boden zu Nährwurzeln gewordene Luftwurzeln, die bis in die Nähe ihrer Ansatzstelle abgeschnitten waren, in derselben Weise reagieren. — Die Hemmung der ursprünglichen Haftwurzel war also hier durch günstige Ernährungsverhältnisse aufgehoben, und die Wurzel war in jeder Beziehung zu einer gewöhnlichen Nährwurzel umgebildet.

Der nun folgenden anatomischen Untersuchung von Haft- und Nährwurzeln muß ich voraufschicken, daß die von mir untersuchten Haftwurzeln jedenfalls zu denen gehörten, die infolge der hohen Luftfeuchtigkeit des Glashauses und der mangelnden Anheftungsgelegenheit die Differenzierung einer typischen Haftwurzel bereits überschritten hatten, so daß der spezifische Hemmungsgrad nicht mehr prägnant zum Ausdruck kam. Doch standen mir vorläufig keine anderen Wurzeln zur Verfügung, besonders da die auf rauhe Korkplatten geleiteten Sprosse zunächst in der Ausbildung der Haftwurzeln versagten. Ich glaube aber, daß die aus den von mir untersuchten Haftwurzeln erhaltenen

Resultate ziemlich sichere Schlüsse auf die wirklichen Verhältnisse gestatten und den natürlichen Voraussetzungen und den an den voraufgehenden Wurzeln gemachten Beobachtungen entsprechend, die größte Wahrscheinlichkeit für sich haben.

Die Epidermiszellen der Haftwurzeln wachsen an der dem Substrat anliegenden Seite häufig zu Wurzelhaaren aus. Unter der Epidermis liegt ein deutlich ausgebildetes, einreihiges, aus verhältnismäßig großen Zellen bestehendes Hypoderm, das früher infolge einer auf dem Längsschnitt auftretenden anatomischen Eigentümlichkeit der Exodermis der Luftwurzeln der epiphytischen Orchideen gleichgesetzt wurde, wobei die Epidermis als Rest eines Velamens gedeutet wurde[1]). Epidermis- und Hypodermiszellen sind verkorkt. Dann folgt das sechs- bis acht-

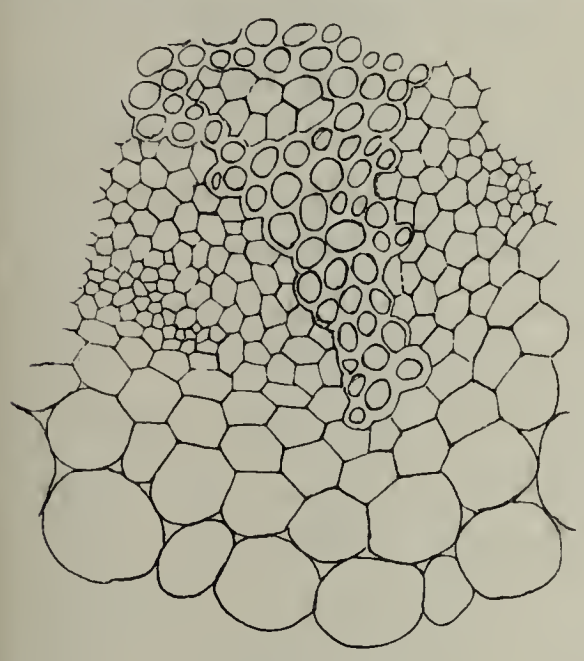

Fig. 17.

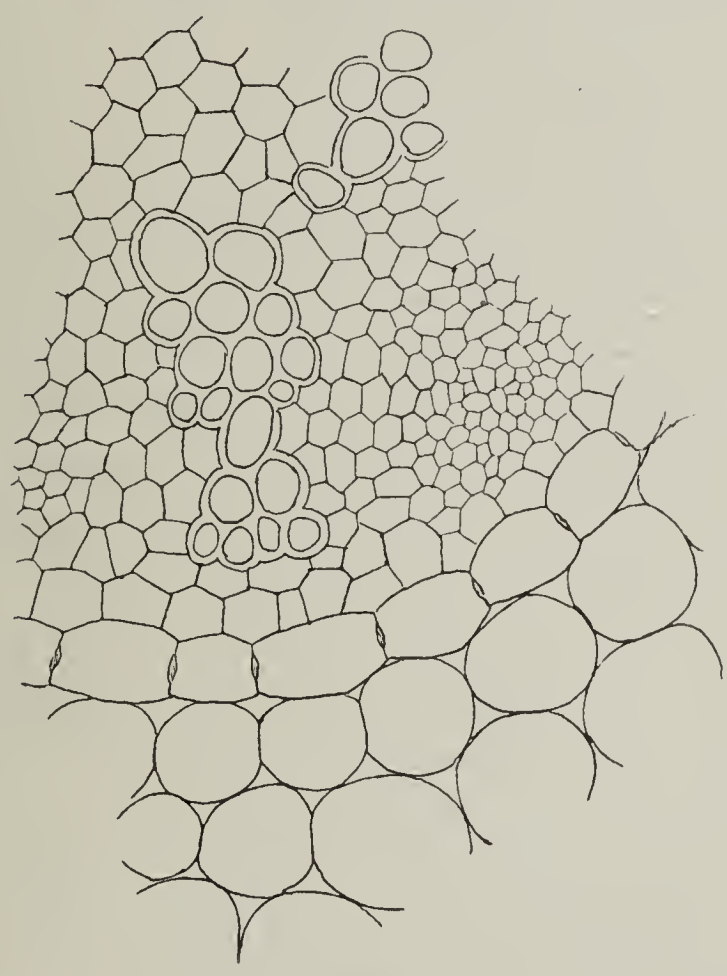

Fig. 18.

Fig. 17. Hoya carnosa. Stück aus dem Querschnitt einer Haftwurzel, $^1/_2$ cm von der Spitze.

Fig. 18. Hoya carnosa. Stück aus dem Querschnitt einer in Wasser ausgewachsenen Wurzel, $2^1/_2$ cm von der Spitze.

schichtige Rindenparenchym. Es besteht aus kleineren und größeren Zellen, von denen manche morgensternförmige Drusen von Calciumoxalatkristallen enthalten. Im Rindenparenchym treten schon frühzeitig allseitig stark verdickte Zellen auf, deren verholzte Wände von einfachen Kanälen durchbrochen sind. Sie erreichen zuweilen die vielfache Länge der sie umgebenden Parenchymzellen, liegen anfangs einzeln oder zu kleinen Gruppen vereinigt, werden mit dem Alter immer stärker

1) De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, pag. 241.

verdickt, zahlreicher und machen schließlich in Gruppen von 10—25 Steinzellen einen Hauptbestandteil der Rinde aus. Unterhalb der Hypodermis setzt frühzeitig, nachdem die Epidermis vielfach verdrückt ist, eine Korkbildung ein, die später die Haftwurzel mit einem dichten, aus 8—10 Reihen tafelförmiger Zellen bestehenden Mantel umgibt. Die Endodermis hebt sich zwar als solche, erkennbar durch kleinere und etwas regelmäßiger angeordnete Zellen, von dem umgebenden Gewebe deutlich ab, ist aber nicht besonders differenziert (Fig. 17). Sie folgt den Umrissen des tri- bis pentarchen Gefäßbündelsterns. Auch hier sind zuweilen den Zentralzylinder, ähnlich wie bei der Hederahaftwurzel, umgebende Korkteilungen bemerkbar. Unter der Endodermis, die an einigen Stellen Caspary'sche Punkte erkennen läßt, liegt ein einschichtiges Pericambium. Der größte Teil des Zentralzylinders besteht aus sklerotischen Zellen. Er verholzt frühzeitig, so daß bereits $^1/_2$ cm von der wachsenden Spitze die Ecken der Xylemplatten aneinander stoßen. Zwischen ihnen, also der Zahl der Xylemstrahlen entsprechend, liegen die durch hellglänzende Wände auffallenden Siebteile. Die Gefäße sind sehr klein und heben sich auf dem Querschnitt nicht scharf von den ebenfalls stark verholzten Zellen des Füllgewebes ab. Doch erkennt man auf dem Längsschnitt deutlich, daß die stark verholzten Elemente aus Ringgefäßen, einigen Tracheiden mit ring- und spiralförmigen Verdickungen und Holzfasern ähnliche Zellen mit porenförmigen Durchbrechungen bestehen. In der Nähe der Wurzelspitze sieht man häufig verholzte, lang gestreckte, parenchymatische Zellen und Übergänge von prosenchymatischem zu parenchymatischem Gewebe. Da mit zunehmendem Alter auch eine Verholzung der unterhalb der Siebteile gelegenen Zellen und zuweilen, aber nur an sehr wenigen Stellen und wahrscheinlich im Zusammenhang mit den vorhin angeführten Ursachen, ein geringes sekundäres Dickenwachstum erfolgt, geht die ursprünglich sternförmige Gestalt des Zentralzylinders in die mehr länglich ovale über.

Auf die habituellen Unterschiede der Haft- und Nährwurzeln hatte ich bereits hingewiesen. Hand in Hand mit ihnen und vielfach durch sie bedingt gehen die anatomischen. Die Epidermiszellen sind allseitig zu Wurzelhaaren ausgewachsen, so daß keineswegs hierin zwischen beiden Wurzeln die Übereinstimmung herrscht, wie sie Keller[1]) angibt. Ebenso wie die Epidermis ist die darunter liegende hypodermale Schicht verkorkt. Das Hypoderm ist großzelliger und tritt, namentlich

1) Keller, l. c. pag. 10.

sobald die Wurzel etwas älter geworden, durch die an die Epidermis stoßende dickere Zellwand, die mit Phloroglucinsalzsäure Einlagerung von Holzstoffen zeigt, stark hervor. Das Rindenparenchym ist acht- bis zehnschichtig und besteht aus ungleich großen Zellen, die mit Interzellularen aneinander stoßen. Es sind auch hier Zellen mit Calciumoxalat-Drusen vorhanden. Doch finden sich die bei der Haftwurzel so zahlreichen Steinzellen bedeutend später und in geringerer Anzahl. Bei 5 cm Entfernung von der wachsenden Spitze konnte ich sie vereinzelt als Zellen mit schwach verholzten Wänden beobachten, und erst in den älteren Teilen der Wurzel (bei ca. 13 cm) treten sie in Gruppen von vier bis zehn Zellen auf. Keller[1]) hat eine ähnliche Beobachtung gemacht an den von ihm untersuchten Erdwurzeln und spricht die Ansicht aus, daß die Haftwurzeln „der Sklerenchymzellen als Festigungselemente bedürfen". Ich habe aber dieselben Zellen in ebenso großer Zahl in Haftwurzeln gefunden, die frei in der Luft wuchsen und keineswegs auf Zug in Anspruch genommen wurden. Die Korkausbildung unterhalb der Hypodermis beginnt, den veränderten Außenbedingungen entsprechend, ebenfalls bedeutend später. Bei 8 cm hatten nur ganz vereinzelt Korkteilungen stattgefunden und bei 18 cm hatte sich die Zahl erst auf drei- bis vier tafelförmige Korkzellen erhöht. Die wohlausgebildete Endodermis (Fig. 18) ist schon in der Jugend durch ihre regelmäßigen Zellen mit den Caspary'schen Punkten sehr deutlich erkennbar. Das darunter liegende Pericambium ist ein-, selten zweischichtig. Die Verholzung des Zentralzylinders steht, wie bei allen untersuchten Nährwurzeln, weit hinter der des gleichen Schnittes der Haftwurzel zurück. Die frühe Ausbildung der sklerenchymatischen Bestandteile, die bei der Haftwurzel die genaue Gefäßbestimmung unmöglich macht, fällt hier fast vollständig fort. Es sind einige Vasalprimanen vorhanden, und daran anschließend folgt die Ausbildung größerer Gefäße. Auch sind der Siebteil und das ihn umgebende parenchymatische Gewebe stärker entwickelt als bei der Haftwurzel. Das Füllgewebe des Zentralzylinders bleibt lange Zeit hindurch unverholzt. — Auf einem Längsschnitt zeigt sich sehr deutlich, wie die bessere Ernährung der Wurzel günstig auf die Ausbildung der wasserleitenden Elemente gewirkt hat. Ring-, spiral- und leiterförmige Gefäße, sowie Tracheiden mit gehöften Tüpfeln und verholzte Parenchymzellen mit porenförmigen Durchbrechungen ermöglichen eine ausgiebige Wasserversorgung des ganzen Sprosses. Die Keller'sche Ansicht[2]), daß die größeren Gefäße

1) Keller, l. c. pag. 10.
2) Ders., Ebenda.

auf ein größeres Durchlüftungssystem der Erd- bzw. Nährwurzel schließen lassen, ist mir unverständlich, da die Gefäße doch nur, wie bereits Stephen Hales[1]) in seinen klassischen Versuchen nachgewiesen, als wasser- und nährsalzleitende Stränge in Betracht kommen.

Schon frühzeitig, bereits 5 cm von der wachsenden Spitze, setzt das sekundäre Dickenwachstum ein, wodurch die Siebteile nach außen verschoben werden, schließlich auch der durch die verdickten Radialwände stark hervortretende Endodermisring gesprengt und das Rindenparenchym vielfach verdrückt wird. Durch diesen starken sekundären Zuwachs ist hauptsächlich der gegenüber der Haftwurzel beträchtlich vergrößerte Durchmesser der Nährwurzel bedingt.

Bei einem Vergleich der beiden untersuchten Wurzelarten zeigt sich, daß zwischen ihnen vielfach nur graduelle Unterschiede vorhanden, die eben durch die ganz verschiedene Ernährung bedingt sind. Es bildet keine Wurzel, mit Ausnahme größerer Gefäße und direkt der Wasserleitung dienender Elemente und der bei der Haftwurzel auftretenden schwachen Korkbildung unterhalb oder in der Nähe der Endodermis um den Zentralzylinder, bestimmte Zellen oder Gewebe aus, die nur der einen Wurzel eigentümlich sind. Es fanden sich z. B. die Ausbildung des Korkes und die Steinzellen in der Rinde der Haftwurzel eher und zahlreicher als bei der Wasserwurzel. Doch ist diese besondere Ausbildung kein Spezifikum der Wurzel, sondern wie durch Untersuchung von älteren Teilen der Wasserwurzel hervorgeht, handelt es sich in diesem Fall nur um eine abgestufte Differenzierung, bedingt durch ungleich schnelles Wachstum der Wurzeln und abhängig von der Ernährung. Bei der Haftwurzel ist auch hier eine starke Hemmung des Wachstums eingetreten, die bei einer typischen Haftwurzel jedenfalls noch beträchtlicher sein dürfte.

Diese Hemmung zeigt sich auch bei der anatomischen Untersuchung der Wurzelspitzen, bei denen wir hier ähnliche Verhältnisse wie bei den Hederawurzeln antreffen. Je nach dem Medium ist die Differenzierung der leitenden Gewebe und auch der zum Schutz dienenden Wurzelhaube verschieden. Die Gefäßausbildung und Verholzung im Innern des Zentralzylinders geht auch bei jungen noch wachsenden Haftwurzeln bis in die Nähe des Vegetationspunktes und deutet darauf hin, daß die wachsende Region nur sehr kurz ist (Fig. 19). Die Spitze und das meristematische Gewebe der Wurzelhaube werden von einer starken

---

1) Stephen Hales, Statical essays, London 1727, u. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, pag. 264.

Schicht verkorkter, vielfach kollabierter oder verdrückter Zellen bedeckt, die sukzessive aus dem außerordentlich regelmäßig gebauten Meristem hervorgehen. Diese Schutzschicht ist schon durch ihre graugelblich bis braune Farbe deutlich vom Meristem und von den anderen noch nicht desorganisierten Zellen abgehoben. Stärke war in der Wurzelhaube nicht nachweisbar, wie denn die Wurzeln auch keinerlei geotropische Reaktion zeigen, sondern nach den verschiedensten Richtungen des Raumes hin wachsen. Die äußere Korkschicht wird allmählich abgeschülfert, zieht sich aber noch eine Strecke über die Epidermis hin, die sich ebenso wie die Hypodermis bald aus ihrem Ursprungsgewebe heraus differenziert. In diesen jungen Stadien ist von einer Differenzierung der Hypodermis in größere und kleinere Zellen, die in regel-

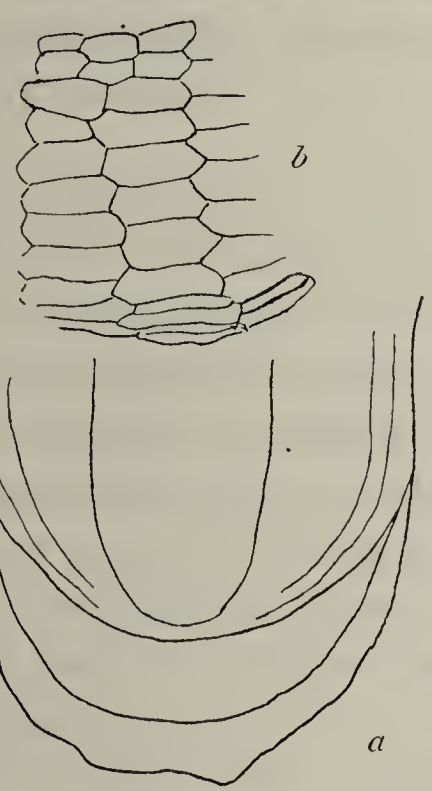

Fig. 19.

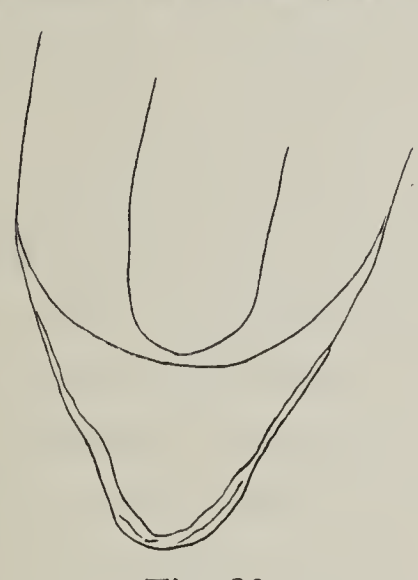

Fig. 20.

Fig. 19. Hoya carnosa. *a* Längsschnitt durch die Wurzelspitze der Haftwurzel; *b* Stück der Wurzelhaube.

Fig. 20. Hoya carnosa. Längsschnitt durch die Wurzelspitze einer in Wasser gewachsenen Wurzel.

mäßiger Abwechslung konisch zwischen erstere geschoben sind, was hauptsächlich zur Annahme einer der der Monokotylen ähnlichen Exodermis und einer unvollkommenen Form von Velamen bei Hoya geführt hat, nichts zu sehen. Alle Zellen sind vielmehr gleichmäßig quadratisch ausgebildet, der Größenunterschied tritt erst später auf und wird dann, wie Keller angibt, im Alter wieder ausgeglichen.

Sobald durch das Auftreten anderer als der bisher obwaltenden Faktoren die Entwicklung der Wurzel in neue Bahnen gelenkt wird, finden auch in der Wurzelspitze, Gestalt- und Strukturveränderungen statt.

Die Wurzelspitze der Wasserwurzel (Fig. 20) ist schlanker gebaut, läuft viel spitzer zu als bei der vorigen Wurzel. Die Differenzierung der Gefäße und die Verholzung des Zentralzylinders und seines Füllgewebes tritt hier nicht so frühzeitig ein, wie bei einer Wurzel be-

grenzten Wachstums. Das meristematische Gewebe der Wurzelhaube ist besser entwickelt. Es findet ebenfalls eine Abstoßung der äußeren, kollabierten Zellschichten statt, doch ist die Verkorkung dieser desorganisierten Zellen eine schwächere als bei der Haftwurzel, außerdem erhielt ich an ihnen mit Ruthenrot eine deutliche Schleimreaktion.

Auch bei den an diesen Wurzeln gemachten Beobachtungen hat sich also deutlich der das Wachstum und die Ausbildung der einzelnen Organe oder Gewebe teils beschleunigende, teils verlangsamende, immer aber auf die Gesamtentwicklung hemmend einwirkende Einfluß der Luft gezeigt. Es ist ferner auch für tropische Pflanzen der Beweis gebracht worden, daß Schimper's[1]) Auffassung, daß zwischen den Haft- und Nährwurzeln keine Übergänge bestehen, und daß eine Haftwurzel, die zufällig in ein feuchtes Substrat gelangt, zwar Verzweigungen bildet, die jedoch in Bau und Eigenschaft mit der Haftwurzel übereinstimmen, nicht zutreffend ist.

Die vorliegenden Untersuchungen haben gezeigt, daß nicht nur Luftwurzeln und speziell Nährwurzeln, wie Goebel in seiner experimentellen Morphologie bereits näher untersucht, imstande sind, sich bei genügender Feuchtigkeit zu verzweigen, sondern daß auch die kleinen Haftwurzeln unter vielfachem Verlust oder teilweiser Aufgabe ihrer ursprünglichen Funktion sich zu reichverzweigten Nährwurzeln entwickeln können. Es bilden alle diese Luftwurzeln eine, von der durch Wakker[2]) gemachten Beobachtung, daß die Wurzeln der Landpflanzen in Wasser gehemmtes Wachstum zeigen, abweichende Gruppe. Wie bei der Ausbildung aller Organe, so macht sich auch bei den Haftwurzeln einer Pflanze eine Bestimmung und Beeinflussung durch äußere Faktoren geltend, die sich je nach den wirkenden Einflüssen als Hemmung oder Fortschritt in der Entwicklung zeigt und vielfach den Charakter der Nützlichkeit an sich trägt. Gestalt und Funktion der Organe hängen — ein Satz, dessen volle Gültigkeit Goebel durch so zahlreiche Experimente nachgewiesen — auch hier auf das innigste zusammen, eines ist durch das andere bedingt.

---

1) Schimper, l. c. pag. 285.

2) J. Wakker, Die Beeinflussung des Wachstums der Wurzeln durch das umgebende Medium. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik 1898, Bd. XXXII, pag. 91.

Anm. Auch die Behauptung Sachs, „daß die Eigenschaften der Luftwurzeln im Vergleich zu den gewöhnlichen Erdwurzeln nichts wesentlich Neues enthalten, sondern nur als weiter ausgebildete Eigenschaften der Erdwurzeln“ zu betrachten sind, trifft in diesem Falle, wie auch aus einer Angabe Goebel's hervorgeht, nicht zu. Flora, 77. Jahrg., 1893, pag. 5 d. Abhdlg.: Über latente Reizbarkeiten.

Worin liegt nun die Bedeutung der von mir experimentell nachgewiesenen Umwandlungsmöglichkeit der Haftwurzeln in Nährwurzeln? Abgesehen von der in der Praxis des Gärtners wohl bereits bekannten leichten und schnellen Vermehrung der Pflanzen mit Haftwurzeln durch abgeschnittene Stecklinge, da die kleinen vorhandenen Adventivwurzelanlagen sehr gut auswachsen, und der eventuell durch sie gewährleisteten besseren Ernährung der Pflanze, scheint mir das Ergebnis hauptsächlich wichtig für die phylogenetische Ableitung der Wurzelkletterer und weiter der Epiphyten. Schenck[1]), Schimper[2]), Went[3]) und Goebel[4]) haben sich hauptsächlich mit der Frage der Abstammung der Epiphyten beschäftigt und sind ziemlich übereinstimmend zu derselben, durch zahlreiche Beispiele gestützten, Hypothese gekommen, die, da den natürlichen Voraussetzungen entsprechend, auch die größte Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Die Wurzelkletterer werden einerseits abgeleitet von kletternden oder windenden Pflanzen, die wie z. B. die Composite Gynura aurantiaca im feuchten Urwald leicht Adventivwurzeln bilden, andererseits dürfte die biologische Stammform wohl der meisten Wurzelkletterer in Gewächsen mit auf dem Boden kriechenden gestreckten Stengeln, deren Knoten sich mit Wurzeln fest heften, zu suchen sein, oder in solchen, die ein Rhizom besaßen und am Grunde der moosigen Stämme oder Felsen ihre Existenzbedingungen fanden. Noch jetzt sind einige Ficusarten, Aroideen und Orchideen auf dieser Stufe stehen geblieben. Von diesem Standorte aus, der das Auftreten der Wurzelkletterer in gewisser Weise lokalisiert, können die erstgenannten Pflanzenfamilien höher emporwachsen. Die vorhandenen Adventivwurzeln werden nach und nach zu Haftwurzeln differenziert, um die Pflanzen vollends zu typischen Wurzelkletterern zu machen. Zu dem bereits vorhandenen negativen Heliotropismus und der von Mohl[5]) und besonders Sachs[6]) genauer erkannten und anderen Forschern nachgewiesenen Reaktion auf Kontakt-

---

1) Schenck, l. c.
2) Schimper, l. c.
3) Went, l. c.
4) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderung, I, pag. 149—236.
Ders., Organographie, pag. 488.
5) Mohl, Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827, pag. 48.
6) Sachs, Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1873, pag. 437 und auch Treub, Ann. d. jardin botanique de Buitenzorg 1883, Vol. III, pag. 178.

reiz, die an der feuchteren Substratseite auch die einseitige Ausbildung der zur Befestigung dienenden Wurzelhaare mit sich brachte, kamen der das Wachstum hemmende Einfluß der Luft, vielfach auch der des Substrats, sowie Verlust des positiven Geotropismus. Diese Faktoren bewirkten die allmähliche Herausbildung typischer Haftwurzeln, die ausschließlich zur Festheftung einer Pflanze an eine Stütze dienen. Diese Wurzelkletterer sind, wie Went[1]) und Goebel[2]) an mehreren Beispielen, z. B. an der Pandanacee Freycinetia mit allen Stufen der Anpassung und ihren Übergängen bis zum vollendeten Epiphyten, nachweisen, die Ursprungsform der Wurzelkletterer mit Nährwurzeln, der Pseudo-, Hemi- und Ganzepiphyten geworden. Haben sich viele Nährwurzeln gebildet, so hört oft die Leitung des Wassers und der anorganischen Stoffe im unteren Teil des Stengels auf, er stirbt ab, und die Pflanze wird zum Pseudoepiphyten. Leichte Verbreitung der Samen oder der Früchte wird dann die Hauptbedingung, um eine Pflanze zum Hemiepiphyten zu machen, der nur in der Jugend die anorganische Nahrung der Baumrinde usw. entnimmt, bald jedoch den Boden erreichende Nährwurzeln treibt. Durch Reduktion der Nährwurzeln und völlige Anpassung an die oberirdische Lebensweise wird sich leicht der wahre Epiphyt — der Ganzepiphyt — herausbilden können.

Dadurch, daß es mir gelungen ist, die Haftwurzeln wieder zur Aufgabe ihrer unter den Einflüssen äußerer Faktoren angenommenen Funktion zu zwingen und wieder zu gewöhnlichen Adventivwurzeln resp. zu Nährwurzeln umzubilden, erhält die eben in kurzen Zügen entwickelte Theorie eine neue, auf dem Experiment basierende positive Stütze und gewinnt durch sie sehr an Wahrscheinlichkeit. Wenden wir das erhaltene Resultat speziell auf den typischen Wurzelkletterer unserer Flora, auf Hedera Helix an: Dort, wo der Pflanze keine Gelegenheit zum Anklammern geboten ist, finden wir sie mit langausgewachsenen Adventivwurzeln an den Knoten, z. B. auf feuchtem Waldboden kriechend. Hat die Araliacee eine Stütze erreicht, so erfolgt an ihr ausschließlich die Ausbildung von Haftwurzeln. Doch ist es verhältnismäßig leicht, eine solche Pflanze zum Wurzelkletterer mit Nährwurzeln auszubilden, da sich an einem Baum, der stellenweise mit einer Humuslage oder mit feuchtem Moos bedeckt ist, wieder zahlreiche Nährwurzeln entwickeln. Durch Abschneiden des unteren Sproßteiles würde Hedera, vorausgesetzt, daß der obere Teil auf günstigem Substrat wächst,

---

1) Went, l. c. pag. 47.
2) Goebel, Organographie, pag. 488.

zu einer Art von Pseudoepiphyt gemacht werden können. Er würde sich jedoch von dem wirklichen Pseudoepiphyten im Sinne Went's dadurch unterscheiden, daß er seine Nährwurzeln wie eine terrestre Pflanze direkt in das Substrat schickt, ohne daß sie, erst eine Strecke durch die Luft wachsend, in den Boden eindringt. Durch experimentelle Eingriffe ist es mir aber auch gelungen, umgewandelte Haftwurzeln erst längere Zeit in der Luft wachsen zu lassen, also gewissermaßen zu Luftwurzeln zu machen und dann, in den Boden eindringend, ihre Herausbildung zu wirklichen Nährwurzeln herbeizuführen (Fig. 21), so daß also Hedera Helix unter entsprechenden Bedingungen sehr wohl als Pseudoepiphyt kultivierbar ist. Doch steht der natürlichen Aus-

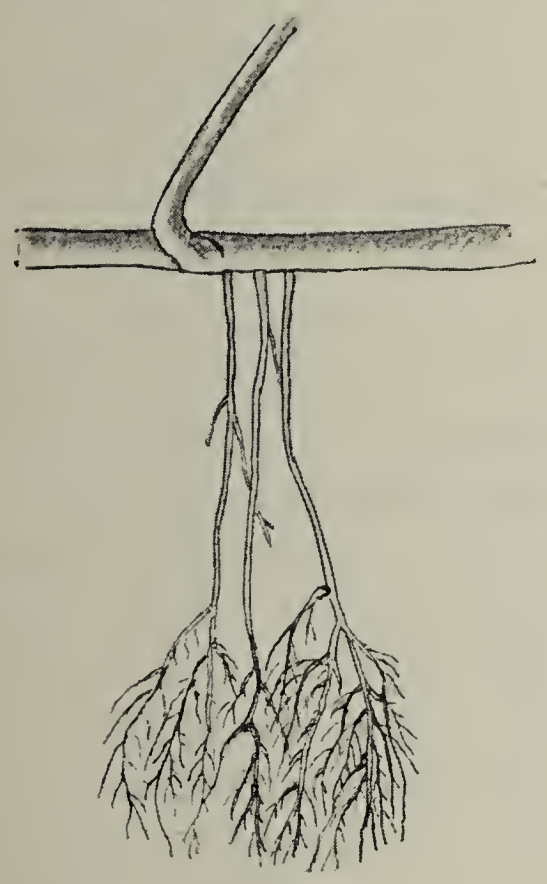

Fig. 21.

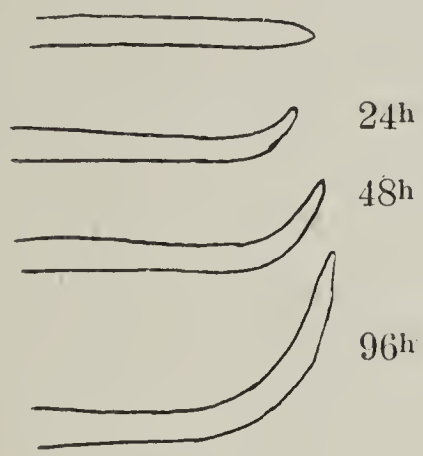

Fig. 22.

Fig. 21. Hedera Helix. Ausgewachsene Haftwurzelanlagen, die sich hauptsächlich erst beim Eindringen in den Boden verzweigen. (Verkl.)

Fig. 22. Anthurium ellipticum. Negativ geotropische Nestwurzel in verschiedenen Stadien der Reaktion.

bildung zum völligen Halbepiphyten oder wahren Epiphyten die schwere Verbreitung der Samen und das in unseren Vegetationsbedingungen nur in den seltensten Fällen günstige Substrat entgegen. Andere Pflanzen aus dieser Familie der Araliaceen, z. B. Paratropia- und Heptapleurumarten, haben sich ja schon von Wurzelkletterern zu Pseudoepiphyten entwickelt. Went[1]) gibt sogar bereits an, daß er mehrmals nicht näher bestimmbare, durch dicke Nährwurzeln mit dem Boden verbundene Araliaceen im Urwald gefunden, die nicht den Eindruck machten, als ob sie ursprünglich auf dem Boden gekeimt, also keine Pseudoepiphyten, sondern Halbepiphyten waren. Es geht hier mit der leichteren Ver-

1) Went, l. c. pag. 56.

breitung der Samen, also auch die Anpassung an andere Verhältnisse, Hand in Hand.

Ähnlich wie bei Hedera und den anderen Araliaceen scheinen mir die Verhältnisse bei vielen, nicht näher untersuchten, Wurzelkletterern, z. B. Orchideen (Cirrhopetalum Stramineum, Sarcochilus-, Rhenanthera- und Vanillaarten), Piperaceen (Cubebe und Chavicaarten), Moraceen, Solaneen, Bignoniaceen und hauptsächlich Aroideen zu liegen, die in ihrer höchsten Entwicklung oder Adaption bereits typische Hemiepiphyten gebildet haben. Leider stand mir zur Zeit, besonders von der letzten Familie, nicht das günstige Material zur Verfügung um auch an diesen Wurzeln die Umbildung, an deren Möglichkeit ich nicht zweifle, experimentell herbeizuführen. Deutet doch schon das Auftreten von Zwischenformen zwischen Haft- und Nährwurzel bei Scindapsus marantaefolius [1]) darauf hin, und bei Moraceen und Asclepiadaceen habe ich sie ja im Laufe dieser Untersuchung bestimmt nachgewiesen.

Die Philodendron-, Raphidophora- und Anthuriumarten der hiesigen Glashäuser hatten keine typischen Haftwurzeln entwickelt, jedenfalls weil sie nicht unter den natürlichen Bedingungen ihrer Heimat, an Baumrinden u. dgl. wuchsen, sondern teils frei, teils an einer rauhen Mörtelwand befestigt, bei geringer Luftfeuchtigkeit ihr Leben fristeten. Einige Exemplare aber zeigten, da sie unter höherer Temperatur und größerer Feuchtigkeit des Substrats kultiviert wurden, sehr günstiges Wachstum und hatten mehrere Meter (ca. 6—9 m) lange, große und starke Luftwurzeln gebildet. Da ich auch an diesen Pflanzen keine typischen Haftwurzeln finden konnte, wohl aber verschiedene schwächere Nährwurzeln, so möchte ich die Vermutung aussprechen, die allerdings noch experimentellen Beweises bedarf, daß hier unter günstigen Ernährungsbedingungen sich bereits die Haftwurzeln zu Nährwurzeln entwickelt hatten. Führt doch auch Linsbauer [2]) bei seinen Wachstumsmessungen mehrere Fälle von Aroideenluftwurzeln an, deren Charakter als Nähr- oder Haftwurzeln nicht erkennbar ist. Nur einzelne, sich infolge positiven Hydrotropismus an die Wand anschmiegende Luftwurzeln bildeten kleine, allenfalls Haftwurzeln in morphologischer und anatomischer Ausbildung ähnliche, Nebenwurzeln. Doch genügten diese Wurzeln immerhin, um die Unrichtigkeit der Keller'schen [3]) Annahme

---

1) Went, l. c. pag. 43.

2) K. Linsbauer, Über Wachstum und Geotropismus der Aroideen-Luftwurzeln. Flora 1907, Bd. XCVII, pag. 276.

3) L. Keller, l. c. pag. 43.

festzustellen, daß die Wurzeln der Monocotylen zum Unterschied von denen der Dycotylen bei äußerlich gleichem, durch dauernde Berührung mit der Mauer usw. verursachtem, dorsiventralem Bau stets einen kreisrunden Zentralzylinder aufweisen. Die Wurzeln zeigten, wie auch aus den Abbildungen Schimper's[1]) und Went's[2]) von Querschnitten typischer Haft- und Nährwurzeln von Carludovica Plumieri und Syngonium album hervorgeht, teilweise ovale Gestalt des Zentralzylinders.

Ich füge hier die Untersuchungen einiger Wurzeln an, die zwar nicht als Haftwurzeln ausgebildet werden, aber mit ihnen insofern Ähnlichkeit haben, als es sich um Wurzeln begrenzten Wachstums handelt, die sich bei genauerer experimenteller Prüfung der Erdwurzel, oder den in anderen Medien gewachsenen Wurzeln gegenüber, ebenfalls als Hemmungsbildungen herausstellen. Es handelt sich zunächst um die bei einigen Orchideen und Aroideen auftretenden sog. Nestwurzeln, deren erste genaue biologische Beobachtung wir Schimper[3]) verdanken, und deren Vertreter er zu seiner dritten Gruppe der Epiphyten vereinigt hat. Goebel[4]) gibt dann im Anschluß an seine Beschreibung der Einrichtungen zum Humussammeln, der Nischen- und Mantelblätter einige Farne, eine Schilderung des von ihm auf Java beobachteten Grammatophyllum speciosum Bl. und zählt auch noch andere, sich ähnlich verhaltende Orchideen, denen Raciborski[5]) noch einige hinzugefügt hat und eine Aroidee Anthurium Hügelii auf. Analoge Verhältnisse konnte ich an mehreren sehr kräftigen Exemplaren von **Anthurium ellipticum** im Münchener Botanischen Garten beobachten. Diese Pflanzen wurden nicht als Epiphyten, sondern mit gutem Erfolge vollständig als terrestre Pflanzen in großen Kübeln bei genügender Luftfeuchtigkeit (im Viktoriahaus) kultiviert. Deshalb konnte ich an ihnen auch nicht die sich der Baumoberfläche durch negativen Heliotropismus anschmiegenden und dadurch zur Befestigung am Substrat dienenden Haftwurzeln beobachten. Leider war es mir nicht möglich, so junge Pflanzen zu erhalten, um zu erkennen, ob diese ursprünglichen Wurzeln in der Kultur oder Aufzucht aus Samen vollständig zu Nährwurzeln umge-

---

1) Schimper, l. c. Taf. III, Fig. 2 u. 4.

2) Went, l. c. Taf. V seiner Abhandlung, Fig. 10*a* u. 10*b*.

3) Schimper, l. c. pag. 292 u. f.

4) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderung. I, pag. 235, u. Organographie, pag. 484.

5) M. Raciborski, Biologische Mitteilg. aus Java. Flora 1898, Bd. LXXXV, pag. 352.

bildet werden können und dann erst, was ja das Wahrscheinlichere ist, nach Erstarkung der Pflanze die Ausbildung der Humus sammelnden Nestwurzeln beginnt. Gibt doch auch Schimper[1]) für Keimpflanzen von Anthurium Hügelii an, daß zuerst Haftwurzeln gebildet werden, die für die erste Zeit auch die Ernährung der Pflanze besorgen. Die Nestwurzeln bedeckten, unterhalb, oberhalb und seitlich der Blattbasen entstehend, die ganze untere Stammregion mit einem umfangreichen, nestähnlichen, dichten Geflecht von schwammartiger Struktur. Staubteile und alle möglichen pflanzlichen Fragmente, angewehte Blätter, kleinere Zweigstückchen usw. werden hier leicht festgehalten, vermodern unter dem Einfluß und der Mitwirkung des Regens und des von der Baumoberfläche herabfließenden Wassers sehr schnell und bilden einen humusreichen Detritus, der von den Nestwurzeln und den an ihnen entstehenden zahlreichen Seitenwurzeln durchzogen und ausschließlich für die Ernährung des eine beträchtliche Größe erreichenden Epiphyten, ausgenutzt wird. Natürlich stellen sich, wie ich auch an den hiesigen Gewächshausexemplaren beobachten konnte, sehr bald noch andere Mitbewohner dieser Humusmassen ein, z. B. Moose, Farne und überhaupt Pflanzen, deren Sporen und Samen leicht verbreitet werden können.

Die Nestwurzeln von Anthurium ellipticum sind relativ dünn und steif, infolge ihres eigenartigen Wachstums leicht gebogen, so daß die konvexe Seite vom Stamm abgekehrt ist, durch eine negativ geotropische Wurzelspitze sind sie nach oben gewandt. Wie die Figuren zeigen, ist der Geotropismus stark ausgeprägt. Horizontal gebogene Wurzeln zeigten bereits nach 24 Stunden deutliches Aufrichten der wachsenden Region, das sich nach 2—3 Tagen zu einer stark hakenförmigen Krümmung und allmählichen Rückkehr der Wurzelspitze in die alte Lage gesteigert hatte (Fig. 22).

Die Verzweigung der Wurzeln erfolgt jedenfalls infolge großer Feuchtigkeit, sei es des Substrats, sei es der umgebenden Luft. Raciborski[2]) hat an den Cymbidiumarten, die in den während des Ostmossuns trockenen Ebenen Javas vorkommen, eine analoge Beobachtung unverzweigter Nestwurzeln gemacht. Unverzweigte Nestwurzeln von Anthurium ellipticum zeigten häufig in der Nähe des Stammes, also dort, wo unter unseren Verhältnissen die Feuchtigkeit am stärksten war, kleine kuppenförmige Erhebungen als Erstanlagen kleiner Seitenwurzeln. An einem anderen Exemplar, das in einem kühleren Haus

1) Schimper, l. c. pag. 319.
2) Raciborski, l. c. pag. 334.

überwintert wurde, konnte ich beobachten, wie nach dem Transport in das feuchtwarme Aquarium zahlreiche, ebenfalls negativ geotropische Seitenwurzeln gebildet wurden, und zwar erfolgte ihre Bildung fast ausschließlich auf der dem Licht zugewandten, konvexen Außenseite der Mutterwurzel. Die Fig. 23 zeigt deutlich, wie sehr die Wurzeln durch diese ihre Anlage die Funktion der Mutterwurzel in hohem Maße zu verstärken geeignet sind. Offenbar handelt es sich hier um den schon vorher einmal bei der Anlage seitlicher Organe am Hauptsproß erwähnten Einfluß der Krümmung auf die Entstehung der Seitenwurzeln. Kraus[1]) hat bereits nachgewiesen, daß die Zellen der Konvexseite gekrümmter Organe wasserreicher als die der konkaven Seite sind — eine Beobachtung, die durch die Angaben von Pollock[2]), der die Vorgänge bei der Wurzelkrümmung genauer untersuchte, gestützt wird. Mac Dougal[3]) hat bereits einige Jahre vorher auf die in den Zellen der konvexen und konkaven Krümmungslinien bestehenden anatomischen Differenzen hingewiesen. Noll[4]) führt nun die von ihm entdeckte Tatsache der Seitenwurzelentstehung an der Konvexseite der gekrümmten Hauptwurzel auf eine der Pflanze innewohnende „Reizbarkeit auf Grund der Wahrnehmung von Reizen, die von der Form und Haltung des eigenen Körpers einschließlich der Lage der Körperteile zueinander ausgehen", zurück. Goebel[5]) hält das Vorhandensein einer „Morphästhesie" für ausgeschlossen. Vielmehr ist auf Grund obiger Angaben die Stoffverteilung in der Hauptwurzel, deren innere Beschaffenheit auch mit der Form so verändert wurde, daß auf der einen Seite eine Hemmung, auf der anderen eine Förderung der Wurzelbildung eintritt, bei der Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln der ausschlaggebende Faktor. In der Tat erhielt ich als Bestätigung dieser Annahme an gerade gebogenen, unter völlig gleichen Bedingungen wachsenden Nestwurzeln, die ich mit feuchtem Sphagnum umhüllte oder in Wasser oder feuchte Erde leitete, regelmäßig eine allseitige Ausbildung zahlreicher Seitenwurzeln. Schwerkraftswirkungen kommen bei der einseitigen Anlage an horizontal liegender, gekrümmter Haupt-

1) G. Kraus, Über die Wasserverteilung in der Pflanze, II. Der Zellsaft und sein Inhalt. Sonderabdruck aus den Abhandlungen der naturforschenden Gesellsch. zu Halle 1880, 15, pag. 1—72.

2) James Pollock, The mechanism of root curvature. Botanical Gazette 1900, Vol. XXIX.

3) Mac Dougal, The curvature of roots. Botanical Gazette, Vol. XXIII, pag. 307—366.

4) Noll, l. c. pag. 145.

5) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 85.

wurzel (vgl. Fig. 23), wie ich durch verschiedene Biegungsversuche, bei denen die konvexe Seite bald nach unten, bald nach oben lag, feststellte, nicht in Betracht.

Bei Dekapitierung einer Nestwurzel erfolgt wohl stets die Bildung eines seitlichen Organs an der Spitze und Einstellung des Regenerates in die Richtung des entfernten Hauptteils (Fig. 23). Da die Pflanze aber bei uns mit Eintritt kühlerer Witterung in eine Ruheperiode eintritt, so findet diese Reaktion oft erst in der im Mai des nächsten Jahres beginnenden Wachstumsperiode statt, in der dann auch zahlreiche neue Nestwurzeln und Seitenwurzeln an den älteren Teilen gebildet werden. Direkten Ersatz der Wurzelspitze konnte ich mit Sicher-

Fig. 23.

Fig. 23. Anthurium ellipticum. Nestwurzel mit Seitenwurzeln und Ersatz der Spitze.

Fig. 24. Anthurium ellipticum. Positiv geotropische Nährwurzel in den verschiedenen Stadien der Reaktion.

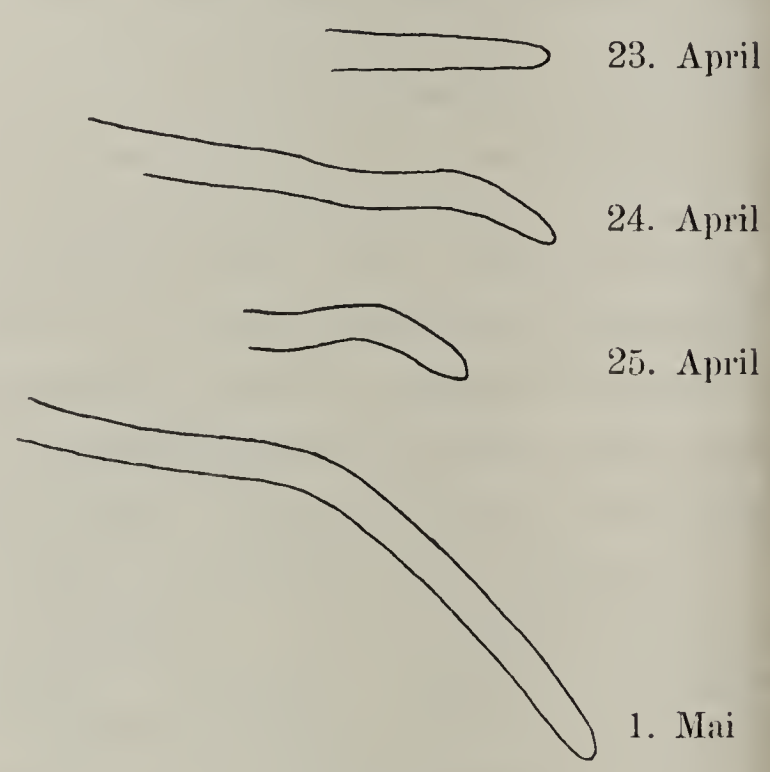

Fig. 24.

heit nicht nachweisen. Zuweilen fand ich an der Wurzel eigenartige, ringförmige Einschnürungen, ähnlich wie sie Goebel[1]) für Taeniophyllum nachgewiesen, die jedenfalls durch eine periodische Unterbrechung des Wachstums verursacht wurden. Manchmal erschien, äußerlich betrachtet, ein direkter Ersatz, eine Neubildung der Wurzelspitze, vorzuliegen, doch hatte es bei genauerer anatomischer Untersuchung, da die Anschlüsse an den alten Zentralzylinder und die übrigen Gewebe ohne jede Unterbrechung stattgefunden hatten, mehr den Anschein, als ob bei der Dekapitierung nur ein kleines Stück der Wurzelhaube ohne Verletzung der Initialen des Pleroms, des Pericambiums, des Periblems entfernt war. Die Frage, ob die entfernte Spitze durch direkte Neubildung des

1) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderung. I, pag. 196.

Vegetationspunktes, wie sie zuerst Ciesielski[1]) gelegentlich seiner Untersuchungen über den Geotropismus beobachtet hat, regeneriert wird, möchte ich an diesem Falle vorläufig unentschieden lassen. Haben doch auch nach Němeč's[2]) und Goebel's[3]) Beobachtungen die Luftwurzeln einiger Orchideen negative Resultate gegeben. Auch bei den Simonschen[4]) Versuchen, der bei seinen Untersuchungen ebenfalls einige Aroideenluftwurzeln benutzte, konnte ich keine genaue Angabe finden, ob nur Teile der sehr großen Wurzelhaube, oder wirklich Teile des meristematischen Gewebes des Zentralzylinders entfernt worden waren, und dadurch Spitzenregeneration veranlaßt wurde.

Während sonst die Nestwurzeln an den hiesigen Exemplaren nur eine Länge von 10—15 cm erreichen, einige wenige Seitenwurzeln bilden, dann im Wachstum stillstehen und die wachsende Spitze ihr frisches Aussehen verliert, unter dem Einfluß der Luft grau und unscheinbar wird, vielfach wohl sogar vertrocknet, gelang es mir durch Einleiten herabgebogener Nestwurzeln in Wasser, feuchtes Sphagnum oder Erde diese bis zur Unterbrechung des Versuchs bei Bildung zahlreicher Seitenwurzeln zu einer Länge von ca. 25—30 cm heranzuziehen. Es handelt sich, wie auch aus der anatomischen Untersuchung hervorgeht, bei den erstgenannten Wurzeln also lediglich um Hemmungsbildungen, bedingt durch das umgebende Medium und die damit verbundene schlechtere Ernährung.

Ich beobachtete an allen Exemplaren dieser Pflanze noch andere Wurzeln, die entweder bis jetzt vollständig übersehen worden sind, wenigstens konnte ich bei keinem der vorher genannten Forscher irgendwelche diesbezüglichen Angaben finden, oder an den übrigen Nestwurzeln bildenden Orchideen und Aroideen nicht auftreten. Schimper[5]) spricht sogar in seiner Abhandlung nur von den negativ geotropischen Nestwurzeln als alleinige Nährwurzeln, im Gegensatz zu den den Epiphyten befestigenden Haftwurzeln, und betont ausdrücklich die vorzügliche Anpassung dieser Wurzeln zur Verwertung des namentlich oberhalb des Wurzelkörpers befindlichen Substrats und der Nieder-

1) Ciesielski, Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen 1872, Bd. I, 2, pag. 21.

Prantl, Untersuchungen über Regeneration des Vegetationspunktes Angiospermen-Wurzeln. Arbeiten des Bot. Instituts zu Würzburg 1874, Bd. I, pag. 546.

2) Němeč, Studien über die Regeneration. Berlin 1905.

3) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 211.

4) S. Simon, Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik 1904, Bd. XL.

5) Schimper, l. c. pag. 292.

schläge. Zwischen den Nestwurzeln waren, allerdings in bedeutend geringerer Zahl, noch andere Wurzeln vorhanden, die sich äußerlich schon durch ihr Wachstum und ihren Geotropismus von ersteren unterscheiden. Sie sind stärker und kräftiger entwickelt und reagieren, wie aus zahlreichen Versuchen hervorgeht, wobei die wachsende Spitze völlig frei horizontal schwebte, ausgesprochen positiv geotropisch. Jedoch ist ihr (vgl. Fig 24) geotropisches Reaktionsvermögen, was bereits Linsbauer[1]) für die Nährwurzeln zahlreicher Aroideen nachgewiesen, nicht so stark ausgeprägt, daß schon nach wenigen Stunden oder Tagen ähnlich den gewöhnlichen Bodenwurzeln ihre Einstellung in die Vertikale erfolgt. Immerhin konnte man nach 24 Stunden eine deutliche Krümmung bemerken, die trotz ihres flachen Verlaufs nach ca. 6—8 Tagen bereits einen Winkel von 45° Ablenkung von der horizontalen Geraden bildete, der sich im Verlaufe des weiteren Wachstums noch vergrößerte.

Fig. 25. Anthurium ellipticum. In den Boden eingedrungene Nährwurzel mit negativ und positiv geotropischen Seitenwurzeln. (Verkl.)

Während nun die Hauptwurzel positiv geotropisch nach unten wächst, verhalten sich die in der Luft unter steter Bevorzugung der konvexen Seite entstehenden, nicht gerade zahlreichen Seitenwurzeln wie die Nestwurzeln (Fig. 25). Sie wachsen negativ geotropisch nach oben und bleiben dann nach einiger Zeit im Wachstum stehen. Fig. 25 zeigt zeigt aber deutlich — und das ist eine Erscheinung, für die ich bisher kein weiteres Beispiel gefunden habe, und die ohne eingehendere experimentelle Untersuchung auch nicht zu lösen sein wird —, daß die Hauptwurzel, sobald sie in die Erde eingedrungen ist, einige transversalgeotropische Seitenwurzel bildet, und daß die dann bei weiterem Eindringen entstehenden Seitenwurzeln meistens unter dem den Seitenwurzeln eigenen Neigungswinkeln positiv geotropisch weiterwachsen und sich wie normale Seitenwurzeln einer terrestren Pflanze verhalten. Diese Beobachtung würde übereinstimmen mit dem von Sachs[2]) gefundenen, je nach dem Ursprungsort verschiedenen, geotropischen Eigenwinkel

1) Linsbauer, l. c. pag. 286.

2) J. Sachs, Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeiten des Bot. Instituts Würzburg, Bd. I, pag. 584 u. 596 u. f.

Ders., Physiologische Notizen: Über latente Reizbarkeiten. Flora 1893, 77. Jahrg., pag. 3.

der Seitenwurzeln erster Ordnung, der bei den oberen der Wurzelbasis nahestehenden sich 90° nähert, bei den weiter nach unten entstehenden kleiner und spitzer wird. Auch führt dieser Forscher bereits die Tatsache an, daß geotropische Wurzeln, wenn sie ohne Benetzung in Luft wachsen, ihren Geotropismus ganz oder teilweise verlieren[1]). Weitere experimentelle Belege der eigenartigen Erscheinung, daß die an der Luft entstehenden Seitenwurzeln einer positiv geotropischen Hauptwurzel negativ geotropisch nach oben wachsen, andere Seitenwurzeln dagegen transversal-, und noch andere positiv geotropisch sind, kann ich leider nicht bringen, da ich diese Beobachtung erst machte, als die Arbeit bereits größtenteils abgeschlossen war. Es dürften nach meiner Vermutung hier jedenfalls auch der Heliotropismus und Hydrotropismus, sowie das unter gewissen Bedingungen eintretende jeweilige Überwiegen des einen oder des anderen dieser Faktoren eine wichtige Rolle spielen.

Die in der Erde auswachsenden Seitenwurzeln erreichen unter dem Einfluß besserer Ernährungsbedingungen naturgemäß eine Größe, welche die der in der Luft unverzweigt bleibender Seitenwurzeln um das Vielfache übertrifft: sie bilden häufig noch Seitenwurzeln zweiter und dritter Ordnung, sind also völlig zu Nährwurzeln geworden, während die anderen die humussammelnde Funktion der Nestwurzeln unterstützen. Ich habe bei beiden Wurzelarten vergleichende Wachstumsmessungen angestellt. Doch sind, wie aus dem den Tabellen zugrunde liegenden Zahlenmaterial ersichtlich ist, keine wesentlichen Unterschiede hervorgetreten.

Nährwurzeln.

Zone	urspr. Teilung in Zonen von 5 mm				Zuwachs pro Zone in 24 Stdn.
I.	3	1,75	4	3,5	1,8
II.	1	0,5	3	2,5	1
III.	0	0	0,5	0,5	0,3
IV.	0	0	0	0	0
Gesamtzuwachs	4	2,25	7,5	6,5	3,1 mm
Wachsd. Zone	10	10	15	15	15
Zuwachs in % d. Wachstumszone	40	22,5	50	43,3	20,6

Nestwurzeln.

Zone	urspr. Teilung in Zonen von 5 mm				Zuwachs in 24 Stdn.	
I.	2	2	1,5	3,5	3,5	3,5
II.	1	1,3	1,3	2,5	3	2
III.	0,1	0	0	0,5	1	0,5
IV.	0	0	0	0	0	0
Gesamtzuwachs	3,1	3,3	2,8	6,5	7,5	6
Wachsd. Zone	15	10	10	15	15	15
Zuwachs in % d. Wachstumszone	20,6	33	28	47,2	56,6	40

1) J. Sachs, l. c. und Goebel, Organographie, pag. 478.

Die Werte, die Linsbauer[1]) für die Wachstumszone der Nährwurzeln angibt, werden von diesen Wurzeln nicht erreicht, was ja immerhin mit dem Gewächshausleben der Pflanzen zusammenhängen mag, dagegen die der Haftwurzeln etwa inne gehalten, wie auch der Gesamtzuwachs etwa denen der Haftwurzeln entspricht. Schon der bei beiden Wurzeln sich einstellende flache Verlauf des geotropischen Krümmungsbogens beweist, daß das Wachstum mit der den Luftwurzeln eigentümlichen Gleichmäßigkeit ohne starkes Hervortreten einer maximalen Zuwachszone erfolgt.

Was die anatomischen Differenzen anbetrifft, so entsprechen sie hier in gewisser Weise, wenn auch infolge des feuchten Substrats nicht so ausgeprägt, den schon früher für Haft- und Nährwurzeln angegebenen Verhältnissen. Sowohl bei Nest- als Nährwurzeln ist ein mehrschichtiges Velamen vorhanden, das zu der, für die Epiphyten immerhin schwierigen, Wasserversorgung dient. Die Ausbildung der zahlreichen Wurzelhaare, die die Wasseraufnahme ausgezeichnet unterstützen, erfolgt bei den Nestwurzeln auf der vom Licht abgewandten Seite, die ja gleichzeitig auch die feuchtere ist. In den Boden eingedrungene Wurzeln oder solche, die bei ringsum gleichmäßiger Feuchtigkeit kultiviert wurden, zeigten allseitige Ausbildung. Schon vorher habe ich erwähnt, daß die Nährwurzeln, noch ehe sie in den Boden eingedrungen, kräftiger entwickelt sind als die Nestwurzeln; das beweisen die stärkere Ausbildung des Rindenparenchyms und die des Zentralzylinders. Ich fand in letzterem 12—16 Gruppen großer, wohl ausgebildeter Gefäßbündel, während die Nestwurzeln nur 8—10 Gruppen kleinerer Gefäßbündel mit englumigen Elementen enthielten. Da diese Wurzeln auch eher in den Dauerzustand übergehen, so erfolgte die ganze Differenzierung sowie die Ausbildung der sklerenchymatischen Bestandteile hier etwas frühzeitiger.

Bei den Nestwurzeln, die ich in mit Wasser gefüllte Reagenzröhrchen geleitet hatte, die also zu Nährwurzeln geworden waren, konnte ich ebenso wie bei solchen, die in feuchtem Boden gewachsen, nur die für die Nestwurzeln gewöhnliche Anzahl der Gefäßbündelgruppen feststellen; wohl aber hatte eine viel stärkere Ausbildung der einzelnen Elemente sämtlicher Gewebe, besonders der wasserleitenden, stattgefunden. Die Wurzeln näherten sich also in dieser Beziehung wie auch in der schwächeren Ausbildung früh verholzter Bestandteile den typischen Nährwurzeln.

Wie ist nun der hier auftretende Dimorphismus der Nest- und Nährwurzeln zu deuten? Viele Nestwurzeln werden ja, nachdem sich

1) Linsbauer, l. c. pag. 274 u. f.

größere Humusmassen angesammelt haben, unzweifelhaft zu Nährwurzeln, da sie in der Nähe des Stammes zahlreiche Seitenwurzeln in das Nährmaterial schicken. Ich habe selbst durch Herabbiegen, Auflegen auf den Boden oder Einleiten in Wasser usw. diese Umbildung leicht experimentell durchführen können. Da die späteren Nährwurzeln aber gleich mit den Nestwurzeln angelegt werden und sich infolge besserer Ernährnng stärker entwickeln, so ist es nicht gut möglich, sie von Nestwurzeln abzuleiten, die infolge vitaler Lastkrümmung, wie sie Wiesner[1]) vielfach für nickende Blüten nachgewiesen, nach unten wachsen. Dagegen sprechen der positive Geotropismus und das damit in Zusammenhang stehende, doch mit aktiver Kraft erfolgende Eindringen in den Boden. Vielmehr neige ich der Ansicht zu, daß es sich bei den nicht gerade sehr stark entwickelten Nährwurzeln[2]) von Anthurium ellipticum um das Ausklingen einer verwandtschaftlichen Beziehung zu den Aroideen handelt, die als Halbepiphyten mit Nährwurzeln versehen sind, durch die sie eine Verbindung mit dem Boden zur Aufnahme des Wassers und der anorganischen Nährsalze herstellen.

Anthurium ellipticum ist, verglichen mit den ebenfalls Nestwurzeln bildenden Orchideen, ein neues ausgezeichnetes Beispiel dafür, daß Pflanzen, die unter gleichartigen äußeren Verhältnissen leben, auch wenn sie dem System nach zu den verschiedensten Familien gehören, gleichartige Anpassungen zeigen, die ihnen das verleihen, was Schimper als „Standortshabitus“ bezeichnet hat.

Den Nestwurzeln der Anthurien und der genannten Orchideen ähnlich, jedoch nicht zum Humussammeln, sondern als mechanische Schutzorgane, zu Dornen ausgebildet, sind Wurzeln, die sich teils in der oberen Stammregion z. B. bei der Palme Acanthoriza aculeata Wendl., teils in der unteren z. B. bei Iriartea und anderen Monocotylen finden. Die Dornwurzeln der erstgenannten Palme sind anatomisch bereits ausführlich, wenn auch nicht mit völlig gleichem Ergebnis, von Friedrich[3]) und von Gillain[4]) untersucht. Was aber von

1) J. Wiesner, Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss., Mathem.-naturw. Klasse. Wien 1902, Bd. CXI, I. Abt.

2) Sie mögen ja immerhin an epiphytischen Exemplaren des Urwalds besser und stärker ausgebildet werden.

3) Friedrich, Acta Horti Petrapolitani, Tom. VII. Über eine Eigentümlichkeit der Luftwurzel von Acunthoriza aculeata, Wendl, pag. 535—540.

4) Gust. Gillain, Beiträge zur Anatomie der Palmen- und Pandanaceenwurzeln. Bot. Zentralbl. 1900, Jahrg. XXI, Bd. LXXXIII, Nr. 39, pag. 343.

beiden Forschern, weil vielleicht außerhalb des Bereichs der Arbeit liegend, nicht genügend berücksichtigt worden ist, sind vergleichende Untersuchungen der Dorn- und Erdwurzeln, die Beantwortung der Frage, ob sich auch hier ähnlich wie zwischen Haft- und Nährwurzeln Differenzen in Form, Bau- und Wachstumseigentümlichkeiten finden. Da mir im hiesigen Botanischen Garten zwei ziemlich kräftige Exemplare der in Gewächshäusern sonst seltenen **Acanthoriza aculeata Wendl.** zur Verfügung standen, habe ich im Anschluß an die bereits voraufgehenden experimentellen Untersuchungen der anderen Pflanzen der Beantwortung dieser Frage meine Aufmerksamkeit gewidmet und auch einige für den Entwicklungsgang dieser Organe bisher nicht bekannte Tatsachen feststellen können.

Die Natur der harten und spitzen Dornen als metaphorphosierte Luftwurzeln hat man bereits frühzeitig erkannt, da die Wurzeln keineswegs von vornherein graubraun und stark verholzt, sondern in der Jugend und überhaupt in der wachsenden Region frisch hellgrün, wasserreich und mit deutlich wahrnehmbarer, bräunlichweißer Wurzelhaube versehen sind, die keineswegs, wie Friedrich[1]) annimmt, frühzeitig durch mechanische Ursache abgeworfen wird und verloren geht, sondern häufig noch an Wurzeln von 10—14 cm Länge erhalten bleibt. Dies hängt jedenfalls mit den Feuchtigkeitsverhältnissen des betreffenden Gewächshauses zusammen. Im ausgewachsenen Zustand, der oft erst bei einigen 20 cm, ja oft erst bei 40 cm erreicht wurde, ist jedoch keine Wurzelhaube mehr vorhanden. Die Entwicklungsperiode dieser Wurzeln liegt hauptsächlich im Juni und Juli. Sie entstehen dann ziemlich zahlreich zwischen und unterhalb der Blattbasen und brechen aus dem eng verworrenen Filz, der sich in mehr oder weniger Fasern auflösenden, Stamm umfassenden Blattscheiden hervor. Wie ich durch Umhüllen verschiedener Teile des Stammes mit feuchtgehaltenem Sphagnum feststellen konnte, wird die Entstehung und das Wachstum der Wurzeln durch die Feuchtigkeit sehr günstig beeinflußt; auch deutet ihr besonders zahlreiches Entstehen in den feuchteren Blattscheiden darauf hin. Ich habe bereits darauf aufmerksam gemacht, daß die Dornen im jugendlichen Zustand zahlreiches, weiches, meristematisches Gewebe enthalten. Obwohl diese Gewebe durch eine sie rings umgebende, früh verholzende, sklerenchymatische Schicht — also der Funktion nach eine Art natürlicher Schutzhülle — bedeckt werden, erleiden sie, da sie sich zwischen den alten Blattansätzen sozusagen herausschieben müssen, an der Basis

1) Friedrich, l. c. pag. 539.

einen so starken Druck, daß sie hier platt, bandförmig zusammengedrückt werden, und der kreisförmige Umfang völlig in den ellipsoiden übergeht, wobei der Durchmesser sich oft bis um die Hälfte verkürzt.

Während Friedrich[1]) zwischen verzweigten und unverzweigten Dornwurzeln unterscheidet, und sein Untersuchungsmaterial im günstigsten Falle eine Länge von etwas mehr als 10 cm erreichte, konnte ich bei den hiesigen Exemplaren diese Differenzen nicht auffinden, jedenfalls infolge der günstigen Kulturbedingungen und des besseren Wachstums der betreffenden Pflanzen, worauf ja auch die bereits angegebenen maximalen Längen der Dornwurzeln hinweisen. Sämtliche Dornwurzeln besaßen wohl ausgebildete, oft mehrere Zentimeter lange, in akropetaler Reihenfolge entstehende Seitenwurzeln. Doch konnte ich an den Dornwurzeln weitere, bisher nicht bekannte Eigentümlichkeiten beobachten, die noch keine sichere Deutung gefunden haben. Nach den Friedrichschen[2]) Angaben wachsen die Dornwurzeln, im Gegensatz zu den normal in die Erde eindringenden Wurzeln der unteren Stammregion, stark nach oben gerichtet. Durch meine mehrfach nachgeprüften Untersuchungen konnte ich feststellen, daß auch die Dornwurzeln, deren Dicke und Länge ja häufig variieren, verschiedenartiges Wachstum aufweisen. Einige, und zwar die dickeren und kräftigeren, wachsen unterhalb des Blattansatzes wagerecht, ja sogar unter einem sehr stumpfen Winkel vom Stamme fort, andere dünnere dagegen von vornherein in einem mehr oder minder spitzen Winkel nach oben. Unter diesen dünnen, offenbar weniger gut ernährten Wurzeln, fand ich vielfach solche, die, nur $1^1/_2$—3 cm lang, teils ihre Wurzelhaube bereits verloren, teils ohne makroskopisch sichtbare Haube wuchsen und eine harte durch sklerenchymatische Zellen der äußeren Rinde gebildete dornige Spitze besaßen, während doch bei den anderen das Abwerfen der Wurzelhaube und die Verdornung der Spitze erst relativ spät erfolgten. Zu ihnen bilden anscheinend dünne, kleine, mit gut ausgeprägter Wurzelhaube versehene, auch im Habitus der Spitze etwas stumpfere Dornen einen Übergang.

Diese morphologischen Differenzen im Wachstum der Wurzeln zeigen in gewisser Weise einen Anklang an die bei Anthurium ellipticum aufgefundenen Verhältnisse. Ich versuchte auch hier eine Umbildung der Dornwurzeln zu Wurzeln, die durch Aufnahme von Wasser usw. der Pflanze Nährstoffe zuführen sollten, und leitete Wurzeln verschiedener

---

1) Friedrich, l. c. pag. 539.
2) Ders., l. c. pag. 535.

Länge und Dicke, vor allem die für den Versuch voraussichtlich am besten geeigneten, stärkeren und wachstumsfähigeren in Wasser, Erde oder feuchtes Sphagnum. Doch erhielt ich in keinem Falle ein bestätigendes Resultat[1]). Wahrscheinlich dürfte es damit in Zusammenhang zu bringen sein, daß die für das Experiment benutzten Wurzeln, obwohl äußerlich frisch grüngelb und mit Wurzelhaube versehen, bereits alle zu alt, in allen Teilen zu stark als Dornwurzeln differenziert sind. Es ist also auch hier die Induktion als Dornwurzel zu weit fortgeschritten, sie ist stabil geworden, und, wie wir aus zahlreichen Untersuchungen Goebel's[2]) — ich erinnere nur an die Umbildungsursache der Lateralität der Sproßformen von Phyllanthus lathyroides und der Araucaria excelsa — wissen, hält es nach den bis jetzt experimentell angewandten Methoden schwer ausgebildete Teile mit weniger labil induziertem Vegetationspunkt zur Aufgabe der Funktion und der damit verbundenen Gestaltsveränderung zu zwingen. Hat doch Raciborski[3]) bei Tylosepalum aurantiacum die Umbildungsmöglichkeit der beiden Sproßformen festgestellt, solange der Unterschied zwischen Haupt- und Nebenachse nur in der Blattanordnung, nicht in der Blattausbildung besteht und ähnliche Fälle labiler und stabiler Induktion sind mutatis mutandis auch für das Einstellen vorhandener Seitenwurzeln als Ersatz der abgeschnittenen oder sonst irgendwie inaktivierten Hauptwurzeln bekannt.

Neben dem Alter als wirkender Faktor wird auch noch die Tatsache in Betracht zu ziehen sein, daß die Wurzeln vielfach beim Einleiten gekrümmt und geknickt wurden, wodurch auch eine Störung und Schädigung in den Ernährungsverhältnissen verursacht wurde. Daß aber hauptsächlich die bereits eingetretene Differenzierung der Gewebe für das Ausbleiben der Weiterentwicklung einer Dornwurzel ausschlaggebend ist, geht aus später zu besprechenden Versuchen mit den in die Erde eindringenden Luftwurzeln hervor, eine Behauptung, die noch dadurch an Wahrscheinlichkeit gewinnt, daß es mir nicht gelang, nach etwa 16 Monate langer Kultur einer etwa 20 cm langen, braunen, allerdings stark verholzten Dornwurzel Weiterentwicklung der Spitze

---

1) Anmerkung. Um Verwechselungen vorzubeugen, möchte ich bemerken, daß in der Luft auch an den Stützwurzeln bisher nicht beachtete Dornwurzeln als seitliche Organe auftreten, deren Umwandlung mir, wie wir später sehen werden, völlig gelungen ist. Fig. 28*b*.

2) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 87 u. f.

3) Raciborski, Morphogenetische Versuche. Flora 1900, Bd. LXXXVII, pag. 30.

oder der zahlreichen Seitenwurzeln herbeizuführen. Mit dem Schwinden der meristematischen Bestandteile erlischt an diesen alten Wurzeln, wie vorauszusehen war, jede Wachstumsfähigkeit. Wegen der sich den Versuchen in der praktischen Ausführung entgegenstellenden Schwierigkeiten wurde mit ganz jungen und kurzen Wurzeln noch nicht experimentiert.

Trotz des langsamen Wachstums wurde auch die Regenerationsfähigkeit dieser Dornwurzeln einer eingehenden Prüfung unterzogen. Hauptsächlich handelte es sich hierbei um die Entscheidung der Frage, ob die an der Wurzel auftretenden dornigen Seitenwurzeln imstande sind, bei Verlust der Spitze der Mutterwurzel diese zu ersetzen, sich ungefähr in ihre Richtung einzustellen — ein ähnlicher Fall wie ihn Sachs[1]) und Goebel[2]) für Vicia Faba und andere Pflanzen aufgefunden — oder ob es sich bei den, wie auch aus der Fig. 26 ersichtlich, ziemlich zahlreich auftretenden Regeneraten ausschließlich um Neubildungen der Wundfläche, um eine reproduktive Nebenwurzelbildung im Sinne Simon's[3]) handelt. Zu diesem Zwecke wurden mehrere Wurzeln in verschiedener Entfernung von der wachsenden Spitze dekapitiert. Es wurden indessen keine, je nach der Größe des von der Spitze der Hauptwurzel entfernten Stückes, verschiedene Reaktion wahrgenommen. Eine direkte Regeneration der entfernten Spitze wurde niemals beobachtet, und auch ein Einstellen der vorhandenen Seitenwurzeln fand nicht statt. Die Fig. 26 zeigt vielmehr deutlich, daß die ebenfalls dornigen Seitenwurzeln als stabil induzierte Organe in ihrer bisherigen Richtung, fast im rechten Winkel von der Insertionsstelle weiter gewachsen sind, und daß sich an oder unmittelbar oberhalb der Schnittstelle Ersatzwurzeln, deren Anzahl zwischen eins bis vier schwankt, gebildet haben. Es kann sich ja schließlich in einzelnen Fällen um das Auswachsen kleiner, normal hier angelegter Seitenwurzeln handeln, was aber immerhin durch die Art und Weise des Entstehens und der Anlage sehr unwahrscheinlich wird. Der Annahme, daß auch größere Seitenwurzeln umbildungsfähig sind, steht entgegen, daß doch wohl kaum Organe, die wie die in Frage kommenden vielfach ihre Wurzelhaube bereits abgeworfen und vor der völligen Verholzung stehen, wieder die meristematische Wurzelspitze und die Wurzelhaube, wie sie doch diese Bildungen aufweisen, regenerieren und zu wachsenden Wurzeln sich umbilden werden. Daher werden sie natürlich auch nicht

1) Sachs, Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln, l. c.
2) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 85 u. 86.
3) S. Simon, l. c. pag. 141.

imstande sein, die bereits innegehabte Wachstumsrichtung so plötzlich zu ändern, daß sie die Funktion der Mutterwurzel übernehmen können. Obwohl diese Neubildungen eine Länge von mehreren Zentimetern erreichen — ich fand solche bis zu 3 cm — und auch wieder kleine dornige Nebenwurzeln bilden, bleibt eine Wurzel, deren Spitze durch eine Regenerat ersetzt wird, besonders wenn die Dekapitierung in der Jugend erfolgt, sehr viel kleiner als eine normal wachsende.

Noch eine andere Beobachtung will ich nicht unerwähnt lassen, da ihr bis jetzt bei Wurzeldekapitationen wohl zu wenig Beachtung geschenkt wurde. Es handelt sich bei diesen Dornwurzeln um ein be-

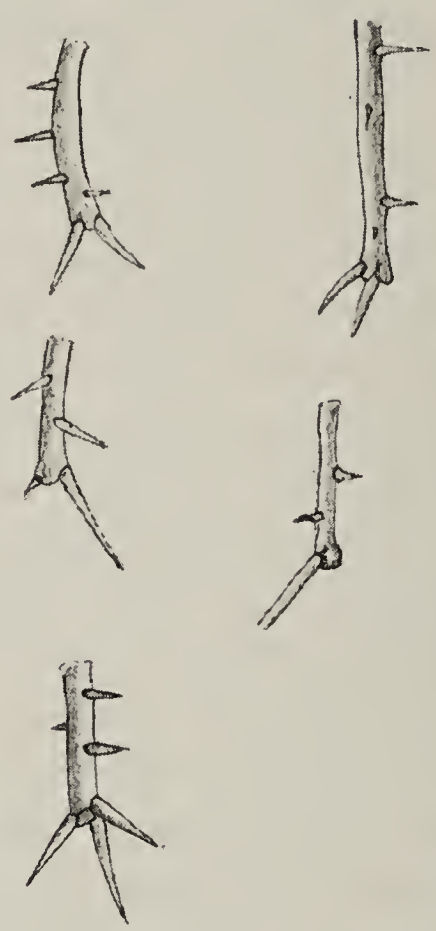

Fig. 26.

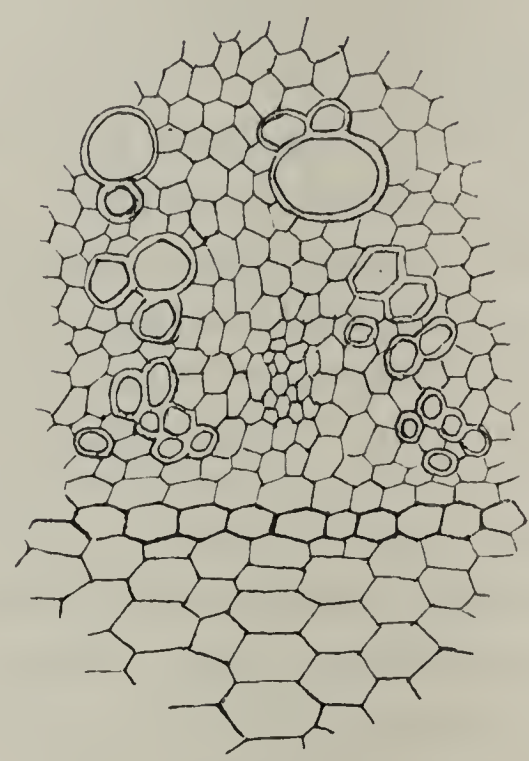

Fig. 27.

Fig. 26. Acanthoriza aculeata. Regenerationen der Dornwurzelspitze. (Verkl.)
Fig. 27. Acanthoriza aculeata. Stück aus dem Querschnitt einer Dornwurzel $1^1/_2$ cm von der Spitze.

stimmtes Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Wachstum der Haupt- und Seitenwurzeln, ähnlich wie es Goebel[1]) ja bereits für die Haupt- und Seitensprosse mancher Pflanzen nachgewiesen hat. Es trat nämlich nach dem Absterben der Spitze zunächst keine Regeneration, sondern ein stärkeres Wachstum der Seitenwurzeln auf. Offenbar strömten ihnen jetzt die sonst für das Wachstum der Spitze in Betracht kommenden Baustoffe in erhöhtem Maße zu und begünstigten ihre schnelle Entwicklung. Während bei einer Wurzel, die $6^1/_2$ cm lang war und eine unversehrte Wurzelspitze hatte, die Seitenwurzeln erst

1) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 70 u. f.

1—1½ mm lang waren, hatte eine kaum 4 cm lange Wurzel, deren Spitze 2 mm abgetragen war, 6 Seitenwurzeln von 4—13 mm Länge gebildet, und zwar waren die dem Stamme am nächsten liegenden die größten. Es tritt also hier eine deutliche Korrelation zutage, die sicher auf Ernährungsdifferenzen beruht, für deren genauere Ursachen wir aber bis jetzt keine Erklärung gefunden haben.

Die Anatomie der Dornwurzel ist ja bereits ziemlich eingehend untersucht. Immerhin bestehen zwischen den Angaben Friedrichs[2]) und Gillains[3]) einige Widersprüche, die der Klärung bedürfen, und außerdem mußte eine neue Untersuchung, der vorliegenden Arbeit entsprechend, unter Berücksichtigung anderer Gesichtspunkte als bisher erfolgen. Gillain kann die von Friedrich angegebene, die Wurzel bedeckende „Schutzhülle" nicht bemerken, wohl aber einen breiten Sklerenchymring. Eben dieses sich durch starke Verdickung und Verholzung auszeichnende Gewebe wird von Friedrich aber als „Schutzhülle" bezeichnet. Es handelt sich also nicht, wie Gillain zu glauben scheint, hier um eine, wie bei vielen Wurzeln auftretende, einschichtige, schützende Exodermis. Dieser starke Schutz ist um so notwendiger, da die Epidermis, deren Zellen ihren größten Längendurchmesser auf einem Wurzelquerschnitt erreichen, und die neben der Verkorkung noch Einlagerung von Holzstoffen zeigen, sehr bald abgeworfen werden. Auf das aus mehreren Schichten von Sklerenchymfasern bestehende Gewebe folgen 2—3 Zellschichten unverholzten oder weniger verholzten Rindenparenchyms, und da darunter wieder stark verholzte Zellen der Rinde liegen, so kommt es bei Anfertigung eines Querschnittes hier oft zu einem Zerreißen der Gewebe, zu einer Ringbildung. Die Verholzung des Rindenparenchyms geht nicht regelmäßig vor sich. Während nach außen hin durch Verholzung ganzer Zellverbände sehr bald ein geschlossener Ring gebildet wird, sind mehr im Innern häufig nur einzelne Zellen verholzt. Sie haben vielfach sklerenchymfaserähnlichen Charakter und entstehen aus den ziemlich langgestreckten Parenchymzellen. Weiter nach dem Innern zu hört diese, die Funktion der Schutzhülle verstärkende Verholzung auf, und das Rindenparenchym bleibt unverdickt. Der Zentralzylinder (Fig. 27) wird umgeben von einer wohl ausgebideten, aus sechseckigen, etwas verdickten Zellen bestehenden Endodermis, die bereits auf Schnitten durch jugendliche Teile der Wurzel deutlich sichtbar ist. Unter ihr liegt das ein- zuweilen

1) Friedrich, l. c. pag. 538.
2) Gillain, l. c. pag. 343.

auch zweischichtige Pericambium. Im Zentralzylinder sind, im Kreise angeordnet und mit kleinen Phloëmteilen alternierend, etwa 25 Gefäßgruppen vorhanden. Außerhalb des Zentralzylinders liegende, verkehrt konzentrisch gebaute Gefäßbündel, wie sie Gillain beobachtet hat, konnte ich bei keiner der untersuchten Wurzeln auffinden. Die Gefäße bestehen aus Ring-, Spiral- und Netzgefäßen. Sie sind nicht sehr zahlreich und relativ englumig, da sie nicht zur Wasserleitung in andere Teile der Pflanze in Anspruch genommen werden und nur die Versorgung der wachsenden Teile der Wurzel ihnen zufällt. Sie sind stark verholzt, wie ich überhaupt im Zentralzylinder der Dornwurzel, verglichen mit dem der in die Erde eindringenden Wurzeln, ein viel frühzeitigeres Verholzen, besonders der die Gefäße umgebenden parenchymatischen Zellen (Holzfasern) und des Markes konstatieren konnte. 2 cm von der wachsenden Spitze konnte ich bei Dornwurzeln schon deutliche Verholzung erkennen, während sie bei der Erdwurzel kaum erst bei 5 cm auftrat. Mit zunehmendem Alter gehen sämtliche Gewebe der Wurzel, mit Ausnahme der unverholzt bleibenden Siebteile in den Dauerzustand über.

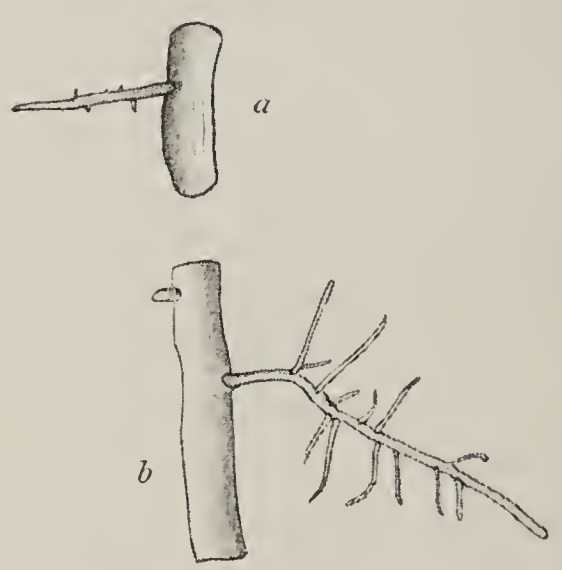

Fig. 28. Acanthoriza aculeata. *a* in der Luft ausgewachsene Seitenwurzel der in die Erde dringenden Luftwurzel; *b* in der Erde ausgewachsene Seitenwurzel. (Verkl.)

Gerade in dieser frühen Verholzung, die die Haftwurzeln als Befestigungsorgane so geeignet machte und die Dornwurzeln zur Funktion des Schutzes so befähigt, und in der geringen Entwicklung der wasserleitenden Elemente liegen gewisse Züge übereinstimmender Ausbildung mit den Haftwurzeln. Ich möchte sie deshalb ebenfalls als eine unter dem Einfluß der Luft und der geringen Nahrstoffzufuhr entstehende Art von Hemmungsbildung ansprechen, umsomehr, als mir die Umbildung eines Dorns zu einer Nährwurzel bei den in die Erde eindringenden Wurzeln, wie die Fig. 28 *b* zeigt, völlig gelungen ist.

Bei Acanthoriza entstehen in der unteren Stammregion die schon mehrmals erwähnten stärkeren Wurzeln, für die eigentlich die Bezeichnung „Luftwurzel“ schlecht angebracht ist, da sie ja sehr bald in die Erde eindringen und unter besonders günstigen Umständen ja direkt im Boden entstehen können. Es handelt sich hier genauer betrachtet um „Stützwurzeln“, wie sie ähnlich auch bei zahlreichen Chamaedoreaarten auftreten, und wie wir sie in charakteristischer Weise bei den durch

Trag- und Biegungsfestigkeit ausgezeichneten, strebepfeilerartigen Wurzeln der Pandanaceen finden. Die Farbe der aus dem Stamm hervorbrechenden, frisch wachsenden Wurzeln ist hellgelblich grün, doch geht sie bei zunehmendem Alter und Eindringen in den Boden in braungelb bis dunkelbraun über. Die braungelben Wurzelhauben dieser Wurzeln, die etwa im Durchmesser $^1/_2 - ^3/_4$ cm stark sind, blättern in ähnlicher Weise ab, wie die der später zu besprechenden Pandanusarten. Auch besteht insofern eine weitere Übereinstimmung, als die zuerst von Russow[1]) an Pandanus beobachteten, normal oft nur wenige Millimeter großen, an Gewächshausexemplaren als solche nicht erkennbaren, kleinen dornigen Seitenwurzeln, hier an diesen Wurzeln auch vorhanden sind, und zwar wachsen die an den Stützwurzeln ganz unregelmäßig auftretenden, ursprünglich kleinen, unscheinbaren und harten Auswüchsen sehr oft zu mehreren Zentimeter langen Dornen aus (Fig. 28 *a*), die zuweilen noch wieder kleine Seitenwurzeln bilden. Häufig jedenfalls dann, wenn die Bedingung der Entwicklung — ein bestimmtes Maß von Feuchtigkeit — nicht gegeben ist, bleibt aber auch der Auswuchs klein und läßt nur auf der kuppenförmigen Erhebung eine Wurzelhaube erkennen.

Die bessere Ernährung der Stützwurzel, die besonders deutlich in der anatomischen Ausbildung hervortritt, zeigt sich auch in der Anlage der Seitenwurzeln, die mit breiterer Basis inseriert, auch eine bedeutendere Größe als die Seitenorgane der Dornwurzeln erreichen. Da bei der Anlage der Seitenwurzeln ebenfalls mehrere Gefäßbündel beteiligt sind, so erhalten wir hier ein weiteres Beispiel für die von Rywosch[2]), der in letzter Zeit die Entwicklung von Seitenwurzeln an Monocotylen untersucht hat, festgestellten Tatsachen. Bei der Bildung des Seitenorgans einer typischen Dornwurzel war der Anschluß von etwa 6 Gefäßgruppen erfolgt, während bei der wachstumskräftigeren Stützwurzel 10 – 12 Gefäßbündel sich an der Wasserversorgung der Nebenwurzel beteiligten. Auch sind die Anlagen der jungen Wurzeln noch dadurch erwähnenswert, daß die Anschlüsse nicht nur zu den Primärgefäßen laufen, sondern daß die Verbindung durch tracheidale Zellreihen, weiter um das Gefäßbindel herumgreifend, auch zu den sekundär gebildeten Gefäßen, die teilweise noch gar nicht verholzt sind, erfolgt.

---

1) Russow. Über Pandanus odoratissimus. In dessen vergleichenden Untersuchungen.

2) Rywosch, Untersuchung der Seitenwurzelentstehung. Zeitschr. f. Bot., I. Jahrg., V. Heft.

Es ist also die Bildung dorniger Wurzeln keineswegs auf den oberen Teil des Stammes beschränkt, sondern der das Wachstum hemmende Einfluß der Luft macht sich auch bei den Seitenwurzeln der Stützwurzeln geltend und zwar so stark, daß die Verholzung dieser Wurzeln in gleicher Entfernung von der wachsenden Spitze vielfach noch stärker ist, als bei der gewöhnlichen Dornwurzel. Da es bei diesen Wurzeln experimentell einfach war, ganz junge an der Luft wachsende Wurzelanlagen in feuchte Erde zu leiten, so wurden auch hier zahlreiche Versuche angestellt. Das Resultat war durchaus günstig und lieferte den Beweis, daß bei der mißlungenen Umbildung der typischen Dornwurzel wohl hauptsächlich die mit dem Alter schon zu weit fortgeschrittene Differenzierung der Wurzel in Betracht zu ziehen ist. Leitete ich eine an der Luft wachsende Stützwurzel, deren seitliche Organe teils als junge Dornen von geringer Länge, teils nur als kleine kuppenförmige Auswüchse erkennbar waren, in Erde, so erfolgte nach einiger Zeit die Entwicklung dieser Organe zu einer längeren Erdwurzel (ca. 7 cm) mit gut ausgebildeten Seitenwurzeln zweiter Ordnung, deren Habitus, wie auch die Fig. 28 *b* zeigt, sich wesentlich von dem des in der Luft wachsenden Dorns (Fig. 28 *a*) unterscheidet, und die sicher als Nebenwurzel durch Wasserversorgung zur Ernährung der Pflanze beiträgt. Erreichen die Wurzeln an der Luft nur eine Länge von 2—4$^1/_2$ cm, so hatten sich in der Erde manche zu einer Größe von 6—8, ja auch 10 cm entwickelt und zahlreiche Seitenwurzeln gebildet. Häufig konnte man an der umgebildeten Wurzel die Stelle deutlich erkennen, wo unter dem Einfluß des geänderten Substrats das Wachstum als Erdwurzel eingesetzt hatte, und der Entwicklungsgang in andere Bahnen gelenkt wurde. Damit ist der Beweis erbracht, daß es sich bei diesen Dornwurzeln um einen Fall labiler Induktion handelt und um eine direkte Abhängigkeit der Gestaltungsverhältnisse von äußeren Bedingungen.

Ich füge hier gleich eine anatomische Untersuchung an, die, da kurz vor Abschluß der Arbeit gemacht, in aller Kürze nur die qualitativen Unterschiede beider Wurzeln hervorhebt. Wie den Befunden an umgebildeten Haftwurzeln entsprechend vorauszusehen war, konnte es sich als Hauptdifferenz infolge besserer Ernährung nur um die Ausbildung verholzter Bestandteile und der für die Stoffleitung in Betracht kommenden Elemente handeln. In der Tat hatte die in der Erde ausgewachsene Wurzel dem in der Luft entstandenen Dorn gegenüber bedeutend größere und zahlreichere Gefäße, besser ausgebildete Siebteile und ein viel geringer entwickeltes Sklerenchym, sowohl im Zentral-

zylinder, als auch außen in den Rindenschichten, die großzelliger und reicher an Interzellularräumen waren. Die Zahl der Gefäßgruppen, die in der Dornwurzel etwa durchschnittlich 10—15 betrug, hatte sich auch in der umgewandelten Wurzel nicht erhöht.

Auch an diesen großen und starken Stützwurzeln suchte ich die Frage zu entscheiden, ob bei Dekapitierung der Hauptwurzel wohl eine der vorhandenen kleinen Seitenwurzelanlagen durch stärkeres Wachstum und Einstellung in die Richtung, wie bereits vorher erwähnt Sachs und Goebel[1]) für Vicia, Phaseolus usw. konstatieren konnten, zum Ersatz des abgeschnittenen Stückes befähigt ist. Ich entfernte zu diesem Zweck verschiedene Wurzelspitzen in der Weise, daß oberhalb der Schnittstelle vorhandene und sichtbare Anlagen in erster Linie als Ersatz in Betracht kommen mußten. Fig. 29*a* aber zeigt deutlich, daß ebensowenig wie bei der typischen Dornwurzel die kleinen dornigen Seitenorgane die verlorene Spitze ersetzen konnten, hier auch diese Nebenwurzelanlagen zum Ersatz der Mutterwurzel befähigt sind. Die vorhandenen dornigen Wurzeln sind als solche weiter gewachsen — also auch hier der Fall stabiler Induktion —, und in ihrer unmittelbaren Nähe haben sich, dem kräftigen Wachstum der alten Wurzel entsprechend, mehrere Regenerate gebildet, von denen ein oder zwei, zuweilen aber drei bis fünf, sich völlig in die ursprüngliche Wachstumsrichtung einstellen und die verlorene Wurzelspitze ersetzen. Da diese Neuanlagen gleich mit breiterer Basis — an ihrer Bildung beteiligten sich etwa 17—25 Gefäßgruppen der alten Wurzel — inseriert sind, so entsprechen sie auch im Habitus gleich der Mutterwurzel und sind leicht von den viel schwächeren, ursprünglich vorhandenen, seitlichen Anlagen zu unterscheiden. Einen etwas anderen Fall, den ich relativ selten aufgefunden habe, zeigt die Fig. 29*b*. Hier hat sich ein der Schnittfläche nahegelegener Dorn jedenfalls unter der günstigen Einwirkung der Feuchtigkeit, und da ihm eine Zeitlang sehr viel Nährstoffe, die sonst der Spitze zugeführt wurden, zuströmten, kräftiger entwickelt, ja die Wurzel hat sogar die sonst den Seitenorganen eigene Wachstumsrichtung etwas verändert. Die dekapitierte Spitze der Wurzel aber konnte sie nicht ersetzen, wie das an der konvexen Außenseite bei *A* entstehende, jetzt noch kleine Regenerat deutlich beweist. Bei einer anderen Stützwurzel hatten sich sogar zwei seitliche Dornwurzeln in der angegebenen Weise verändert, waren 5—6 cm lang, kräftig aus-

1) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 85 u. 86; vgl. auch W. F. Bruck, Untersuchungen über den Einfluß von Außenbedingungen auf die Orientierung von Seitenwurzeln. Zeitschr. f. allg. Physiol. 1904. Bd. III, H. IV.

gewachsen, ohne jedoch korrelativ auf die Bildung der Regenerate an der Spitze einzuwirken. Höchstens kann man in der geringen Anzahl der Neuanlagen — es handelt sich fast stets nur um eine Ersatzwurzel — ein gewisse gegenseitige Beeinflussung, eine Korrelation erblicken.

Die anatomische Beschaffenheit der Stützwurzel wiederholt in großen Zügen den bereits bekannten Aufbau der Dornwurzel; nur ist unter dem Einfluß der vielfach veränderten Bedingungen die Ausbildung der einzelnen Teile in etwas andere Bahnen gelenkt. Die Wurzeln sind nicht so sehr dem hemmenden Einfluß der Luft ausgesetzt, und durch die spätere Verholzung der Rindenschichten ist die

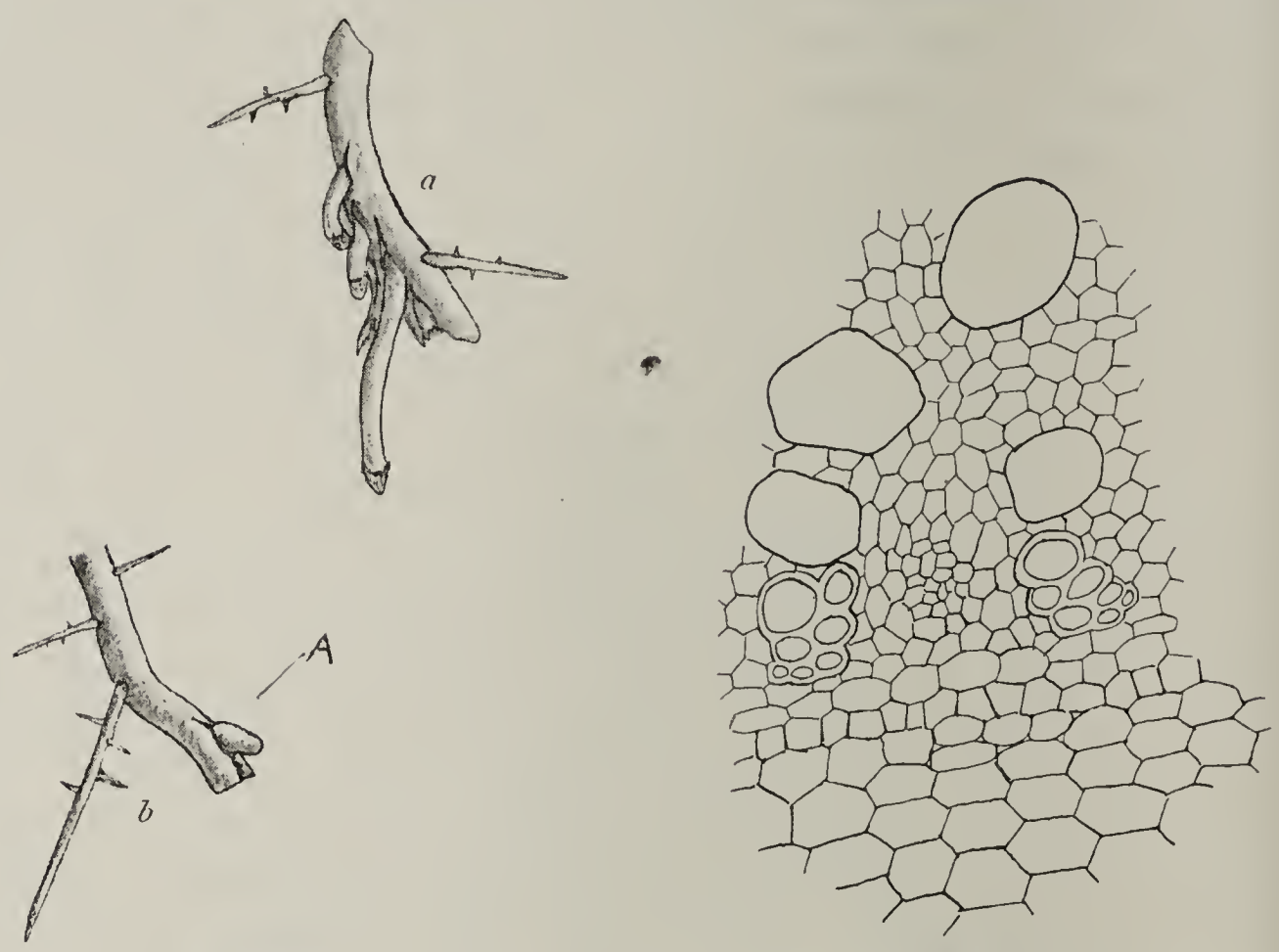

Fig. 29. Fig. 30.

Fig. 29. Acanthoriza aculeata. *a* und *b* Regeneration der in die Erde eindringenden Stützwurzeln. (Verkl.)

Fig. 30. Acanthoriza aculeata. Stück aus dem Querschnitt einer in die Erde dringenden Stützwurzel, $1^1/_2$ cm von der Spitze.

Stoffzufuhr zu den äußeren Gewebepartien anhaltender; daher bleibt auch die Epidermis an ihnen länger erhalten. Ein Auswachsen ihrer Zellen an den in den Boden eingedrungenen Teilen der Wurzel zu Wurzelhaaren konnte ich nicht bemerken. Unter ihr liegt der viel schwächer entwickelte, bei der Dornwurzel als „Schutzhülle“ bezeichnete Ring sklerenchymatischer Zellen. Auch hier finden sich in der Rinde verholzte, ineinander gekeilte, lang gestreckte, von einfachen Tüpfeln durchbrochene Zellen, die, obwohl ihre Verholzung nicht so stark ist, wie bei der Dornwurzel, doch als Verstärkung der Schutzhülle in Be-

Betracht kommen. Die Zellen des Rindenparenchyms sind bei dieser Wurzel sehr regelmäßig angeordnet, größer und zahlreicher. Das Gewebe wird von Interzellularräumen durchsetzt, die bei der Dornwurzel nicht in der Größe und Menge auftraten. Die Endodermis (Fig. 30) ist schon frühzeitig entwickelt und durch die Verdickung auf den radialen Wänden leicht erkennbar, sie verholzt später unregelmäßig, doch lange nicht so stark wie bei den in der oberen Stammregion entwickelten Wurzeln. Ein Hauptunterschied aber liegt in der sehr starken Entwickelung des Zentralzylinders dieser Stützwurzeln, die ja durch die im Gegensatz zu den Dornwurzeln außerordentlich günstigen Ernährungsverhältnisse und durch das Wegfallen des durch die Luft auf das Wachstum ausgeübten Hemmungsreizes erklärbar ist. Hier tritt besonders der Unterschied in der Verholzung, auf den ich bereits mehrmals hingewiesen, und den wir im Verlauf der Arbeit ja überall als wichtigen Faktor für das Vorhandensein einer Wachstumshemmung oder Förderung, des Stillstands oder der Entwicklung einer Anlage kennen gelernt haben, auf. Das Pericambium ist in ein bis zwei oft sehr großen Zellreihen entwickelt. Im Zentralzylinder sind fast doppelt so viel — etwa 40 — Gefäßgruppen und dementsprechend doppelte Anzahl Siebteile vorhanden als bei der Dornwurzel. Wie ferner die Fig. 30 zeigt, sind hier, verglichen mit der aus Fig. 27 ersichtlichen völligen Verholzung der Gefäßgruppen, in gleicher Entfernung von der wachsenden Spitze nur die Primärgefäße verholzt. Die einzelnen Gefäße, besonders die später erfolgenden Anlagen, sowie die Gewebe der Siebteile sind bedeutend größer. Dieser ganzen Ausbildung entsprechend, tritt auch die Verholzung des Markes und des Gefäßparenchyms viel später ein. Sie geht bei der Stützwurzel sehr langsam und unregelmäßig vor sich und zeigt anfangs nur einzelne verholzte Zellgruppen, während sie bei der Dornwurzel sehr regelmäßig zentripetal erfolgte, so daß das ganze Innere von einem sich mit Phloroglucinsalzsäure gleichmäßig rot färbenden Gewebe erfüllt ist.

Zusammenfassung.

Hedera Helix.

1. Die normal auf der ventralen Flachseite des Efeu unterhalb der durch die zweizeilige Blattinsertion gebildeten Knoten entstehenden Haftwurzeln werden nicht infolge eines Kontaktreizes gebildet.

2. Die Induktion des Sprosses hinsichtlich der einseitigen Ausbildung der Haftwurzeln ist sehr labil, da sie sich, wie auch aus der Beobachtung älterer Efeustämme hervorgeht, durch Kultur bei gerin-

gerer Lichtintensität zu einer allseitigen, d. h. auch auf der beleuchteten Seite erfolgenden, umgestalten läßt.

3. Es unterliegt aber nicht nur die Stellung der Haftwurzeln äußerer Beeinflussung, sondern auch die Art und Weise der Ausbildung. Die Haftwurzeln sind typische Hemmungsbildungun, die man durch Kultur in feuchten Substraten sehr leicht zum Auswachsen, zu einer Entwicklungsänderung und einer damit im Zusammenhang stehenden Funktionsänderung zwingen kann.

4. Nur junge Haftwurzelanlagen sind umbildungsfähig, da bereits frühzeitig eine Induktion der Anlagen dadurch eintritt, daß eine hochgradige Differenzierung aller Gewebe stattfindet.

5. Zwischen den sich an der Schnittstelle neu bildenden Regenerationswurzeln und den unterhalb der Knoten auswachsenden Haftwurzelanlagen konnte ich gegenseitige Wachstumsbeeinflussungen konstatieren.

6. Die Entstehung der Haftwurzeln am oberen Ende eines Internods, abweichend von der Polarität, erklärt sich durch eine die Wurzelbildung begünstigende Anhäufung von Assimilationsprodukten an dieser Stelle unterhalb der Blattinsertion, wodurch es längs des Sprosses zur Bildung bestimmter, für die Anlage der Wurzeln ausschlaggebender „Dispositionslinien“ kommt.

7. Durch Wegschneiden der vorhandenen Anlagen und durch künstlich herbeigeführte Stauung in der Stoffleitung gelingt es, die Wurzelbildung auf die basale Strecke des nächst höheren Internods zu verschieben.

8. An typisch radiären Efeusprossen gelang es nicht, irgendwelche Wurzelbildung an oberirdischen Teilen hervorzurufen, wie auch eine Bewurzelung der in Erde gesteckten, orthotropen Sprosse schwieriger eintrat.

9. Der bei Hedera auftretende Dimorphismus in der Blattform ist von einer Anhäufung organischer Substanzen in den fertilen Sprossen abhängig, da es mir durch entsprechende Kultur gelang, die eiförmige Blattform teilweise wieder in die lappige überzuführen.

10. Die sich morphologisch im ganzen Habitus, in der viel geringeren Entwicklung überhaupt, sowie im Fehlen seitlicher Organe aussprechende Wachstumshemmung tritt sehr deutlich auch in der anatomischen Beschaffenheit der Wurzel hervor. Von der Haftwurzel bis zur ausgewachsenen Erdwurzel macht sich ein allmählicher Rückgang in der Verholzung und Ausbildung sklerotischer Zellen, und entspre-

chend der abgeänderten Funktion, ein Forschritt in der Entwicklung der Gefäße und Siebteile bemerkbar.

11. Auch in der Ausbildung der Wurzelhauben hinsichtlich der Verkorkung und Verschleimung und der Differenzierung der leitenden Gewebe in den verschiedenen Wurzelspitzen wurden, je nach dem Substrat, bemerkenswerte Unterschiede gefunden.

Die an Hedera gewonnenen Resultate wurden an Ficusarten und anderen Kletterpflanzen des tropischen Urwalds einer Nachprüfung unterzogen, die durchweg dieselben günstigen Resultate ergab.

Ficus.

12. Für die Entstehung der Haftwurzeln auf der ventralen Seite unterhalb eines Knotens kommen hier Stauungen und Anhäufungen der dem Blatt und der Sproßspitze zugeleiteten Stoffe in Betracht.

13. Die reihenförmige Bildung der Haftwurzeln erfolgt in der Jugend seitlich der Primärgefäße, später an älteren Teilen des Sprosses in zwei Längslinien seitlich der Stelle, wo primärer Teil des Sprosses und sekundärer Zuwachs zusammenstoßen, und auch auf der dem Substrat anliegenden Seite.

14. Auch hier gelang der Nachweis, daß es sich um Hemmungsbildungen handelt, deren Plastizität jedoch nicht verloren ist, sondern die unter dem Einfluß der Feuchtigkeit zum Auswachsen und zur Bildung seitlicher Organe zu veranlassen sind.

15. Durch Änderung der Beleuchtungsintensität gelingt es, die Wurzelbildung, vorausgesetzt, daß die Dorsiventralität des Sprosses nicht erblich fixiert ist, auf die Oberseite zu verschieben.

16. Auch hier handelt es sich bei den anatomischen Differenzen zwischen Haft- und Nährwurzeln hauptsächlich um die sich durch die Funktion ergebenden Unterschiede in der verschiedenen Verholzung und Ausbildung der leitenden Gewebe.

Hoya carnosa.

17. Während bei Hoya die erste Anlage der Haftwurzeln unter dem Einfluß der abwandernden Assimilate erfolgt, entstehen die späteren Anlagen nur auf der vom Licht abgewandten Seite.

18. Diese hemmende Wirkung des Lichts ist so stark, daß durch sie eine Wurzelbildung auf der besser ernährten konvexen Seite eines gekrümmten Sprosses vollständig unterdrückt wird.

19. Es gelingt bei dieser Pflanze, jedenfalls infolge der durch das Gewächshausleben schon veränderten Bedingungen, auch verhältnismäßig große Haftwurzeln zur Weiterentwicklung zu bringen.

20. Diese Nährwurzeln, an denen die Abhängigkeit der Gestaltung von äußeren Bedingungen wohl am deutlichsten hervortritt, stimmen, was Regenerationsfähigkeit im Alter anbetrifft, überein mit normalen Erdwurzeln anderer Pflanzen.

21. Vergleiche zeigen deutlich, daß zwischen diesen Haft- und Nährwurzeln nur graduelle Unterschiede vorhanden sind, die eben durch die ganz verschiedene Ernährung und durch das dadurch erfolgende ungleich schnelle Wachstum bedingt sind; die sonstigen anatomischen Differenzen sind den bereits früher bei den anderen Pflanzen angegebenen ähnlich.

22. Sobald durch das Auftreten anderer als der bisher obwaltenden Faktoren die Entwicklung der Wurzeln in neue Bahnen gelenkt wird, finden auch in der Wurzelspitze Gestalt- und Strukturveränderungen statt.

23. Dadurch, daß es gelungen ist, die Haftwurzeln wieder zur Aufgabe ihrer Funktion zu zwingen und zu Nährwurzeln umzubilden, erhält die Theorie der Abstammung der Epiphyten, speziell der typischen Wurzelkletterer, eine auf dem Experiment basierende positive Stütze.

Es wurden auch die Wurzeln anderer Pflanzen untersucht, die zwar nicht als Haftwurzeln entwickelt waren, die sich bei genauerer experimenteller Prüfung aber ebenfalls als Hemmungsbildungen herausstellten.

Anthurium ellipticum.

24. Die Verzweigung der negativ geotropischen Nestwurzeln von Anthurium ellipticum ist auf Einfluß der Feuchtigkeit zurückzuführen, die an der konvexen Außenseite der gekrümmten Wurzeln entstehenden Seitenwurzeln sind ebenfalls negativ geotropisch.

25. Bei Dekapitierung einer Nestwurzel erfolgt wohl stets die Bildung eines seitlichen Organs an der Spitze und Einstellung des Regenerates in die Richtung des entfernten Hauptteils. Direkter Ersatz der Wurzelspitze konnte mit Sicherheit nicht nachgewiesen werden.

26. Durch Vergleich gewöhnlicher Nestwurzeln mit solchen, die in feuchtem Substrat kultiviert waren, konnte ich feststellen, daß erstere in morphologischer und anatomischer Beziehung Hemmungsbildungen sind, bedingt durch das umgebende Medium und die damit verbundene schlechtere Ernährung.

27. Außer den humussammelnden Nestwurzeln finden sich bei Anthurium ellipticum auch noch positiv geotropische Nährwurzeln, deren seitliche Organe je nach dem Medium, in dem sie wachsen, verschiedenen Geotropismus zeigen.

28. Messungen ergaben, daß Nest- und Nährwurzeln von Anthurium ellipticum in ihren Wachstumszonen etwa die von Haftwurzeln der Aroideen bekannten Werte innehalten, wie auch die Gesamtzuwächse etwa denen der Haftwurzeln entsprechen.

29. Die anatomischen Unterschiede zwischen Nest- und Nährwurzeln entsprechen etwa den schon früher für Haft- und Nährwurzeln angegebenen Verhältnissen, sie beziehen sich hauptsächlich auf Größe und Zahl der Gefäßgruppen, sowie auf die Ausbildung der sklerenchymatischen Bestandteile.

Acanthoriza aculeata.

30. Die in der oberen Stammregion von Acanthoriza aculeata entstehenden, aus metamorphosierten Wurzeln hervorgehenden Dornen sind ihrer Entwicklung und ihrem Aufbau nach typische Hemmungsbildungen.

31. Die bisherigen Umbildungsversuche der typischen Dornwurzeln sind mißlungen, da die Gewebe bereits zu frühzeitig differenziert sind, als daß sich durch den später einsetzenden Einfluß äußerer Reize die Entwicklung in andere Bahnen lenken läßt.

32. Die dornigen Seitenorgane dieser Wurzeln sind nicht zum Ersatz oder zum Einstellen in die Richtung der abgeschnittenen Spitze befähigt. Es erfolgte stets Ersatz durch sich an der Schnittfläche neu bildende Regenerate.

33. Zwischen dem Wachstum der Haupt- und Seitenwurzeln besteht ein bestimmtes Abhängigkeitsverhältnis dergestalt, daß bei Dekapitation häufig, ehe Neubildung des Regenerates auftrat, stärkeres Auswachsen der Seitenorgane erfolgte.

34. Die an den Stützwurzeln der unteren Stammregion als Seitenorgane auftretenden Dornwurzeln sind unter dem Einfluß der Luft entstehende Hemmungsbildungen, die im jugendlichen Zustande sich leicht zu Nährwurzeln umbilden lassen.

35. Ebensowenig wie bei der Dornwurzel sind die kleinen seitlichen Auswüchse der Stützwurzel befähigt, bei Dekapitierung der Mutterwurzel die verloren gegangene Spitze zu ersetzen; auch hier entstehen stets neugebildete Regenerate.

36. Was die anatomischen Differenzen anbetrifft, so sind für die Dornwurzel die frühzeitig auftretende Verholzung und die geringe Entwicklung der leitenden Elemente charakteristisch, bei der Stützwurzel ist allgemein die Gewebeentwicklung eine stärkere, die Zahl der Gefäßgruppen eine größere; die Wurzel zeigt, in ähnlicher Weise wie eine

Nährwurzel im Vergleich zur Haftwurzel, einen starken Rückgang in der Verholzung und eine bedeutend bessere Entwicklung der Stoffleitungsbahnen.

In dem zweiten Teil der Arbeit werde ich mich hauptsächlich mit Wachstumseigentümlichkeiten der Nährwurzeln von Orchideen, Aroideen, Pandanaceen und der Vitacee: Vitis pterophora beschäftigen. Speziell handelt es sich bei den Untersuchungen um zahlreiche Versuche, die in das Gebiet der experimentellen Morphologie fallen, um Beeinflussung der inneren Organisation durch äußere Faktoren, ähnlich den hier angeführten, um Wachstumsmessungen, Regenerations- und Verzweigungsversuche.

Vorliegende Untersuchungen, sowie der noch unveröffentlichte Teil wurden ausgeführt auf Veranlassung und unter Leitung des Herrn Geh. Hofrats Prof. Dr. v. Goebel im Königl. Pflanzenphysiologischen Institut der Universität München in den Jahren 1907—09.

Meinem verehrten Lehrer sage ich auch an dieser Stelle für das stetige Interesse, mit dem er die Arbeiten verfolgte, für die vielfachen Anregungen, für seine Ratschläge und Unterstützung meinen besten Dank.