Über das Vorkommen von Statolithen bei wenig oder gar nicht geotropischen Wurzeln.

Von **G. Tischler.**

Hierzu 31 Textabbildungen.

Bekanntlich wurde im Jahre 1900 ungefähr gleichzeitig von Němec (I) und Haberlandt (II) die Vermutung ausgesprochen, dafs das Verhalten der Stärkekörner in gewissen Zellen der den Schwerkraftsreiz percipierenden Teile der höheren Pflanzen mit eben dieser Perception in Verbindung zu bringen sei derart, dafs die Stärkekörner hier als Statolithen ähnlich wie die Otolithen bei vielen Tieren funktionieren sollten. Für die oberirdischen Stengel würde die „Stärkescheide“ [1]), für die Wurzel die „Columella“ der Haube ein derartiges „Sinnesorgan“ darstellen. In beiden sind nämlich die Stärkekörner nicht beliebig verteilt, wie meist im Grundgewebe sowie auch in den äufseren Schichten der Wurzelhaube [2]), sondern sie nehmen stets den physikalisch unteren Teil der Zelle ein. Die Columella ist für gewöhnlich scharf von dem übrigen Haubengewebe abgegrenzt, seltener stellen, wie z. B. bei Cucurbita Pepo L.[3]) und C. Melopepo L. oder in den Adventivwurzeln von Brosimum microcarpum Schott (= Br. Alicastrum Sw.) [3]) die Initialzellen für Wurzelkörper und Calyptra einen unregelmäfsigen Zellkomplex am Vegetationspunkt dar. In diesem Falle gibt es Zellen mit solchen Stärkekörnern auch noch im eigentlichen Wurzelkörper, die Columella kann gewissermassen bis in das Plerom verlängert sein. Weiterhin hat Equisetum arvense L. (Němec IV pag. 115—116) Stärke nicht nur in der Haube, sondern auch hinter dem Vegetationspunkt im mittleren Periblem. Nur sehr selten (Trianea bogotensis Karst., Selaginella Martensii Spring.) fand sich in der Columella überhaupt keine Stärke; diese lag dann aber höher hinauf in den Zellen des Pleroms.

---

1) Siehe auch die jüngst erschienene Arbeit von H. Schröder (I).

2) Němec (IV), Haberlandt (IV) pag. 458/459 Anm.: „Die in der Haubenspitze und häufig auch in den äufseren seitlichen Schichten der Haube enthaltenen Stärkekörner bilden wahrscheinlich das Baumaterial für die sich schleimig verdickenden Zellwände der äufseren Haubenzellschichten; sie sind unbeweglich resp. unregelmäfsig in der Zelle zerstreut oder um den Zellkern herum angehäuft.“

3) Ein Autorzitat bei Namen werde ich stets nur das erstemal bei Nennung einer Pflanze anführen. Wo die in der Literatur angewendeten Bezeichnungen nicht mit denen des „Kew Index“ übereinstimmen, werde ich auch letztere mit angeben.

Wenn nun die mit solchen „Statolithen“ versehenen Wurzeln aus ihrer Gleichgewichtslage gebracht werden (und das gleiche gilt nach Haberlandt für die Stärkescheiden), so folgen die Stärkekörner passiv mit und fallen wieder in den Teil der Zelle, der jetzt zum untersten geworden ist. Bekanntlich nimmt die Hypothese nun an, dafs durch diese veränderte Lage dabei die Stärke an Stellen der plasmatischen Hautschicht gelangt, die eine besondere Sensibilität besitzen, und durch den auf diese Teile ausgeübten Druck eine „Empfindung“ für die Lageveränderung in der Zelle hervorgerufen wird. So würde demnach der Schwerkraftsreiz durch eine Druckwirkung percipiert werden, was im übrigen von Pfeffer (I pag. 643) bereits seit langem als möglich angesehen worden war. Selbstverständlich ist damit noch keine Einsicht in das Wesen der Sensibilität selbst gewonnen.

Schon Noll (I) hat, wenn auch in anderer Weise als Němec-Haberlandt es tun, durch theoretische Betrachtung die Notwendigkeit eines solchen Statolithenapparates zu erweisen versucht. In einer späteren Arbeit (Noll III pag. 502) meinte er dann, dafs ein Centrosom diese Funktion übernehmen könnte.

Ich halte es nicht für überflüssig, bei der Menge der Arbeiten der letzten Jahre, die sich mit unserer Frage befassen, das zusammenzustellen, was mir an gesicherten Resultaten hierin vorzuliegen scheint.

Das erste von den beiden österreichischen Forschern für ihre Hypothese beigebrachte Beweismaterial, das durch Resektions-[1]) und Eingipsungsversuche gewonnen war, konnte der Kritik nicht standhalten [Czapek III pag. 116; vor allem aber die Zusammenfassung bei Jost (II) und Pfeffer (I pag. 692)], weil durch diese gewaltsamen Eingriffe in das ganze Zelleben nicht präzisiert werden konnte, inwieweit auch sonstige Alterationen stattfänden. Schon weit mehr sprachen für die Statolithentheorie die Befunde von Haberlandt, wonach an Pflanzen, die durch Kälte ihrer Stärke beraubt waren, eine geotropische Reaktion nicht erfolgte, vielmehr diese erst nach Wiederauftreten der Stärke in höheren Temperaturen ausgelöst wurde. Es liefs sich aber zeigen, dafs auch andere Tropismen durch Kälte beeinflufst werden (Fr. Darwin I), und Pfeffer hat mit Recht die

1) Etwas anderes ist es mit den Resektionen, die Němec neuerdings (VI p. 46) angegeben hat. Bei Lupinus albus L. unterbleibt nämlich bei Wegnahme des ganzen Statolithenapparates eine geotropische Krümmung bis zur Neubildung der Stärkekörner, während bei Abschneiden nur eines Teiles der Columella eine Reaktion schon nach sieben Stunden eintritt.

Frage aufgeworfen, ob nicht auch dauernd stärkefreie Objekte ihre geotropische Sensibilität dabei modifizieren würden. Andererseits sprechen einige weitere Beobachtungen doch wieder sehr zugunsten unserer Theorie, so namentlich die von Němec (IV pag. 130), dafs in den älteren Hauptwurzeln von Oryza sativa L., denen die Stärkekörner fehlten, eine geotropische Krümmung ausblieb, während die mit Stärke versehenen nahezu gleich gebauten Nebenwurzeln noch gut reagierten. Und Haberlandt (IV pag. 479) sah, dafs von zwei Capsella-Stengeln, die im Januar aus dem Freien ins Laboratorium gebracht wurden, der eine nach fünfstündiger Rotation am Klinostaten deutlich sich geotropisch krümmte — und dieser besafs auch in der Stärkescheide bewegliche Stärkekörner —, der zweite dagegen gerade blieb — und hier fehlte auch die Stärke!

Ebenso hatte Němec gefunden (V pag. 340), dafs Zwiebeln von Allium Cepa L., die man mehrere Jahre lang aufbewahrt hatte, in den auswachsenden Wurzeln zunächst noch eine stärkefreie Haube zeigten. In dieser Zeit reagierten sie auch noch nicht geotropisch. Erst nach einigen Tagen war letzteres der Fall und nun wurde auch Stärke entdeckt.

Für sehr wertvoll halte ich sodann die Resultate der Haberlandt'schen Schüttelversuche (IV pag. 489—500). Die Stärkekörner werden hier gewaltsam in die sensibeln Plasmahäute hineingetrieben und dadurch wird ein gröfserer Reiz und eine schnellere und stärkere geotropische Reaktion hervorgerufen. Interessant ist, dafs nach Fr. Darwin (I pag. 362) die heliotropische Krümmungsfähigkeit kaum durch Schütteln verändert wird. Wurden die Wurzeln horizontal gelegt, so krümmten sich die geschüttelten erheblich stärker als die ungeschüttelten nur infolge eines geotropischen Reizes. Die Summen der Winkel, die die Wurzeln nach einer bestimmten Zeit mit der Horizontalen machten, verhielten sich dabei wie 144 : 100. Bei heliotropischer Reizung war das Verhältnis dagegen nur wie 105 : 100.

Auffallend ist sodann noch, dafs auch Pflanzen, die für gewöhnlich nicht Stärke als Reservestoff führen, doch solche in der Stärkescheide aufwiesen, wenn die Sprosse geotropisch reagierten (H. Schröder I pag. 273). Erwähnt mögen hier werden Cuscuta und andere Parasiten, Staubfäden von Crinum ornatum (= Cr. zeylanicum L.), Perigon von Iris; und Němec (VI pag. 58) hat jüngst bei Clivia nobilis Lindl., deren Blüten nach Wiesner (IV) geotropisch sind, bereits Stärke in der Scheide nachgewiesen, während sie der verwandten nicht geotropischen Clivia miniata Regel fehlt.

So ist in den letzten Jahren schon eine ganze Fülle von Beobachtungen gemacht worden, die für die Theorie sprechen; wir haben jetzt auf die hinzuweisen, die gegen sie zu sein scheinen.

Der anfänglich von Noll (V pag. 154) und Jost (II pag. 175 ff.) gemachte Einwand, dafs bei intermittierender geotropischer Reizung und bei schwachen Centrifugalwirkungen, bei denen noch keine sichtbare Bewegung der Stärkekörner zu beobachten war, doch schon eine deutliche Krümmung ausgelöst wurde, ist bereits von mehreren Seiten als nicht stichhaltig zurückgewiesen worden (Haberlandt III), Němec (V), Noll (VI) selbst und Pfeffer (I pag. 643). Wie aber der Fund Czapeks (II), dafs die geotropisch reizbare Zone viel höher reiche als die Region der Wurzelhaube, erklärt werden soll, ist zurzeit noch nicht zu ersehen.[1]) Dabei gibt aber auch dieser Forscher die Möglichkeit des von Němec angenommenen Zusammenhanges zu [III pag. (120)], nur sieht er nicht den einzigen Apparat der Wurzel zur geotropischen Reizperception in den Statolithen. Und Němec nähert sich dieser Ansicht in seiner letzten Publikation wenigstens insoweit (VI pag. 53) als er vermutet, die Schwerkraft könne auf zwei verschiedene Arten auf die Pflanzenorgane wirken. Freilich meint er, dafs dies für die Reaktion nicht das gleiche wäre, dafs da vielmehr die von ihm angenommene Vorrichtung notwendig sei.

Němec hatte gleichzeitig mit dem Verlagern der aus ihrer Gleichgewichtslage gebrachten Stärkekörner eigenartige Plasmaansammlungen zu beobachten geglaubt, welche sich genau an den Stellen zeigten, die bis dahin von der Stärke bedeckt und die sicher ursprünglich nicht vorhanden gewesen wären (Němec IV pag. 150 ff., pag. 162 ff., V pag. 351). Sie sollten wieder verschwinden, wenn die Statolithen in die normale Lage zurückgelangten. Němec war geneigt, das ganze als ein notwendiges Glied in der Kette von Vorgängen zwischen Perception und Reaktion zu erachten. Aber auch bei den negativ geotropischen Wurzeln von Acanthorrhiza aculeata Wendl. und auch bei vielen Seitenwurzeln fanden sich „normal“ die nämlichen Plasmaanhäufungen. Wir kommen damit zu der Forderung, dafs die genannten invers oder mit „Eigenwinkel“ wachsenden Wurzeln sich immer in einem besonderen „Reizzustand“ befinden,

---

1) Ich will über die von Wiesner (II) seinerzeit aufgestellte Behauptung die neuerdings wieder Piccard (I) vertritt, dafs nämlich nicht nur die Wurzelspitze geotropisch empfindlich sei, sondern auch andere weiter vom Vegetationspunkt entferntere Teile, gar nicht weiter sprechen. Auch durch die neuen Ausführungen ist sie wohl noch keineswegs wahrscheinlich geworden.

aus dem sie eigentlich in die „Ruhelage“ zurückstreben müfsten. Schon Jost (II pag. 177) hat das Unwahrscheinliche hiervon hervorgehoben, und vor kurzem hat nun auch Němec (VI pag. 55) zugegeben, dafs seine Plasmaansammlungen nicht überall, z. B. in den untersuchten Farnwurzeln, auftreten. Er hat infolgedessen den Gedanken fallen gelassen, dafs sie mit der motorischen Reaktion zusammenhängen müfsten.

Schliefslich mag noch erwähnt werden, dafs nach Němec (IV pag. 112 ff.) die Zellkerne in den den Schwerkraftsreiz percipierenden Zellen gleichfalls Wanderungen ausführen; doch verhalten sie sich verschieden, teils passiv, teils aber aktiv.[1]) In letzterem Falle müssen wir von einer negativen Geotaxis sprechen. Die Perception wird durch sie wohl nicht irgendwie beeinflufst, höchstens könnte sie von Nutzen sein, weil dadurch der Kern verhindert wird, den Stärkekörnern bei dem Druck auf die sensible Plasmaschicht „im Wege zu sein“.

Bei den ganzen bisherigen Erwägungen haben wir auf eines nicht besonders aufmerksam gemacht, dafs es nämlich zurzeit als unmöglich erscheinen mufs, einen ganz exakten Beweis von dem Zusammenhang zwischen den beweglichen Stärkekörnern und der geotropischen Reizperception zu bringen. Der Grund ist sehr einfach: Wir vermögen wohl die geotropische Reaktion, nicht aber die Perception mit unserem Auge wahrzunehmen, und beide brauchen durchaus nicht immer in gleicher Weise ausgebildet zu sein! Wenn freilich sich aus den Versuchen Czapeks (II pag. 208 ff.) ergeben sollte, dafs die geotropische Perceptionsfähigkeit infolge gewisser chemischer Veränderungen direkt angesehen werden kann, so wäre damit wohl die Möglichkeit nahegebracht, die Statolithentheorie exakt zu erweisen oder zu — widerlegen. Wohl mit Recht sind aber gegen Czapeks Ansichten schwerwiegende Gründe geltend gemacht worden (Jost II pag. 177, Noll III, Němec IV pag. 147, VI pag. 52),

---

1) Vergl. namentlich die Tabelle auf pag. 114. Als besonders merkwürdig werden noch die Keimwurzeln von Lotus corniculatus L. hervorgehoben, bei denen im oberen Teile der axilen Haubenzellen der Kern in der physikalisch oberen Hälfte der Zelle lagert, sich also wie ein spezifisch leichteres Körperchen in einer Flüssigkeit verhält. Im unteren Teile der Haube dagegen, wo wahrscheinlich das spez. Gewicht des Kernes schwerer wird, fand er sich konstant in der unteren Hälfte. Bei Equisetum arvense, das nur in besonderen Haubenzellen einen Statolithenapparat besitzt, sah Němec den Kern in sich teilenden Zellen das Centrum einnehmen, während er später im physikalisch unteren Teile liegt. Ebenso sind die Stärkekörner vor der definitiven Bildung der Tochterzellen diffus verteilt.

und Czapek selbst hat gleiche Reaktionen neuerdings auch bei anderen Reizen, z. B. den heliotropischen, gefunden! (IV.)[1])

Ich habe geglaubt, diese Einleitung über den gegenwärtigen Stand der Frage, ob die Statolithentheorie berechtigt ist oder nicht, vorausschicken zu sollen. Wir wollen nunmehr zu unserem eigentlichen Thema übergehen.

Mehrere der oben genannten Forscher sind bereits der Frage näher getreten, inwieweit das Verhalten der Stärkekörner in Organen, die geotropisch nicht oder nur äufserst schwach reagieren, für oder gegen die Theorie sprechen könne. Ein Beweis freilich kann aus dem eben angeführten Grunde der Verschiedenheit von Perception und Reaktion sich niemals daraus ergeben. So macht auch Haberlandt (IV pag. 956, siehe auch Fitting I pag. 623) ausdrücklich darauf aufmerksam, dafs wohl die nicht geotropischen Organe von geotropischen abstammen und zunächst die Rückbildung der Perceptionsapparate sich im Verluste der Sensibilität der Plasmahäute äufsern könnte, während die Bildung beweglicher Stärkekörner noch länger fortdauert. Darum würde aber doch, wenn ganz allgemein oder in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ein Perceptionsapparat nach Němec oder Haberlandt in den nicht reagierenden Organen fehlt oder verkümmert ist, sich ein ungemein starkes Argument für die Hypothese ergeben, da es schwer zu denken wäre, dafs beides „zufällig“ nebeneinander herginge.

Während nun Jost (II pag. 173) bei den Nebenwurzeln zweiten oder dritten Grades, die nicht mehr geotropisch empfindlich sind, genau ebensolche bewegliche Stärke sah wie in den Hauptwurzeln und in den Luftwurzeln, die „anscheinend gar nicht mehr geotropisch waren“ (leider werden keine näheren Angaben gemacht), das gleiche fand, so kam doch Haberlandt (IV pag. 458—460) zu ganz anderen Resultaten. Die Nebenwurzeln der zweiten Ordnung, die wohl häufig noch, wenn auch wenig, geotropisch empfindlich sind, zeigten dann auch alle möglichen Übergänge in einer Reaktion des Statolithenapparates. Ricinus communis L. und Plantago major L.

---

1) Ausgehend von dem schon oben skizzierten Gedankengange, dafs die Schwerkraftseinwirkung auf die Pflanzenorgane nicht einheitlich zu sein braucht, scheint es Němec nicht unmöglich zu sein, dafs nur die eine (durch Statolithen erfolgte) Perception zur geotropischen Reaktion führt, eine andere blofs irgendwelche chemische Veränderungen hervorbringt, die nach Eintreten der Reaktion wieder verschwinden.

erwiesen sich dafür als gute Beispiele. Und in den Würzelchen dritter Ordnung, die wohl wirklich meist gar keinen Geotropismus mehr besitzen, waren auch entweder überhaupt keine Stärkekörner (Fagopyrum esculentum Mnch.) oder solche nur regellos in den äufsersten Schichten (Ricinus communis, Cannabis sativa L.); seltener wie bei Myosotis palustris Rth. und Oxalis Acetosella L. folgten sie noch bei Lageveränderung dem Zuge der Schwerkraft. Hier dürfte man dann auch noch eine geringe Sensibilität für den Schwerkraftsreiz sich denken können.

Es wundert mich, dafs bis jetzt noch nicht die Nebenwurzeln auf ihren Statolithenapparat kurz nach ihrem Hervorbrechen aus der Hauptwurzel untersucht worden sind. Während letztere bekanntlich ja schon fast sofort nach Sprengung der Samenschale geotropisch reagiert und nach Němec (IV pag. 132) die neuentstandenen Stärkekörner, die noch im Samen meist fehlen, in den Dienst der Perception gestellt werden, sehen wir die Nebenwurzeln erster Ordnung häufig eine mehr oder minder lange Strecke geradeaus, autotrop, wachsen. Sehr schön kann man dies ja jederzeit bei Vicia Faba L. beobachten, wo der geotropische „Eigenwinkel“ sich nicht unmittelbar nach Hervortreten bemerkbar macht (siehe z. B. Pfeffer I pag. 597). In allen noch horizontalen jungen Nebenwurzeln sah ich nun den Statolithenapparat noch unvollendet; zwar hatten sich die Stärkekörner schon zum grofsen Teile in die physikalisch untere Hälfte der Zelle begeben, aber sehr häufig berührten erst ganz wenige die Hautschicht; fast immer waren einige noch allseitig um den Kern gelagert und einzelne waren ganz im anderen Ende zurückgeblieben. Die anfangs gebildete Stärke ist aber noch ziemlich unregelmäfsig durch die ganze Zelle verteilt. Lange dauert dieses Verhalten natürlich nicht, bald ist der Statolithenapparat fertig und die geotropische Krümmung tritt ein. Besonders achtete ich noch auf die an der Stammbasis entspringenden Wurzeln, die nach Sachs (II) den am stärksten von der Vertikalen abweichenden Eigenwinkel aufweisen. Ich hatte gedacht, in ihnen vielleicht zuweilen gar keine Stärke anzutreffen; doch fand ich solche ausnahmslos vor; in den älteren auch überall als Statolithenapparat. Allerdings sind wohl die Stärkekörner manchmal noch kurz nach ihrer Bildung spezifisch leichter als später (man vergleiche, was oben über das Verhalten des Kerns gesagt war). Tondera (I) hat dieselbe Erscheinung bereits an Cucurbitaceeninternodien studiert. Wenn dieser Autor aber meint, dafs dies gegen die Theorie spreche, weil doch gerade in jungen Organen

geotropische Reaktion vorhanden sei, in alten, bei denen die Stärke wie Statolithen funktionieren könne, dagegen nicht mehr, so ist dabei nicht berücksichtigt, dafs in alten Internodien schon rein mechanisch — durch Ausbildung des Sclerenchymringes — die geotropische Reaktion geschwächt werden kann, ganz abgesehen von dem Aufhören der Wachstumsfähigkeit. Und ob vielleicht anfangs eine geotropische Reaktion nicht wirklich fehlt, gibt Verfasser gar nicht an. H. Schröder (I pag. 274) hat im übrigen gefunden, dafs alle untersuchten Cucurbitaceen eine typische Stärkescheide mit Statolithen besäfsen.

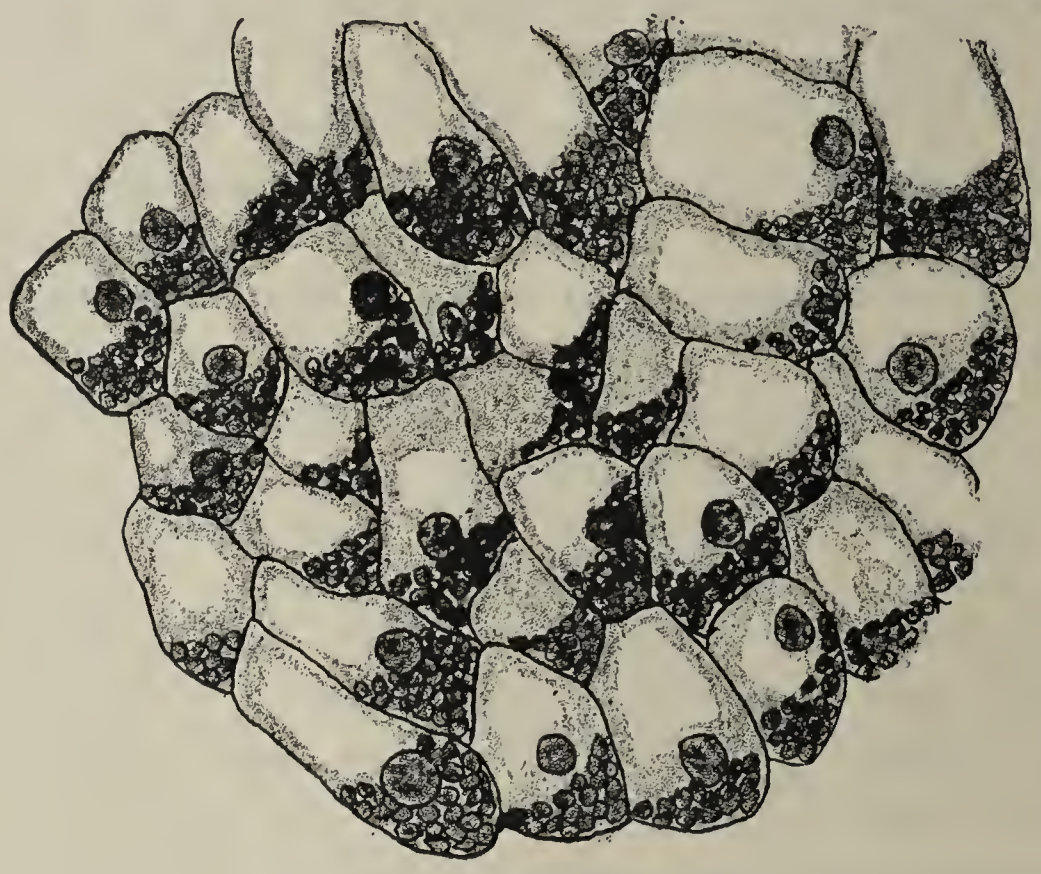


Fig. 1. Vicia Faba. Mittlerer Teil der Wurzelhaube einer Nebenwurzel, die die abgeschnittene Hauptwurzel zu ersetzen gezwungen ist. Statolithen überall vorhanden.

Wurde nun, um zu unseren vorigen Ausführungen zurückzukehren, eine Seitenwurzel gezwungen, schon unmittelbar nach Hervortreten geotropisch zu reagieren, war auch der Statolithenapparat sofort intakt. Ich beraubte zu diesem Zwecke Wurzeln von Vicia Faba der letzten 3 mm von der Spitze; nach wenigen Tagen waren dadurch, wie bekannt, Nebenwurzeln veranlafst, die fehlende Hauptwurzel auch funktionell zu ersetzen. Die Stärkekörner lagen, wie Fig. 1 uns zeigt, alle ohne Ausnahme wie in der abgeschnittenen Hauptwurzel. Es ist ein „Stimmungswechsel“ in dem perceptorischen Apparat eingetreten, wie solcher aufser durch Verwundungen ja auch durch Licht, Temperaturänderung etc. (siehe Pfeffer I pag. 615 ff.) vor sich gehen kann. Gleichzeitig damit hat sich auch die Stärke so ausge-

bildet, dafs sie die genügende Schwere besitzt, um in den physikalisch unteren Teil der Zelle zu fallen. Es ist schwer anzunehmen, dafs beides nicht im Zusammenhang stehen solle!

Ein Mikrotompräparat belehrte mich aufserdem noch, dafs in diesem Falle auf 25 einander folgenden Schnitten von 7,5 μ Dicke die Zellen der Columella mit Statolithen versehen waren, also auch schon in ziemlich weit von der Mediane entfernten Partien.

Dagegen waren in unseren zuerst besprochenen normal auswachsenden Nebenwurzeln schon in den Schnitten, die nur wenig von der Mitte abwichen, die Unregelmäfsigkeiten in der Lagerung stark ausgeprägt.

Von grofser Wichtigkeit für unsere Frage mufste aber eine Untersuchung aller jener Wurzeln sein, die nicht als „sekundäre", „tertiäre" usw., sondern als „primäre" im Sinne von Sachs (III pag. 3) dem geotropischen Reiz gegenüber unempfindlich sind. Dieser Forscher hat ja hier die Bezeichnung „primär" nicht nur für die ursprüngliche Keimwurzel, sondern auch für alle übrigen Wurzeln erster Ordnung gebraucht, die an „beliebigen Stellen von kräftigen Laubsprofsen, was zumal an Rhizomen, Stolonen, Knollen, selbst Blattstielen ganz gewöhnlich vorkommt", entspringen. Dabei wollen wir vorläufig noch alle die, welche besonderen biologischen Verhältnissen angepafst sind, wie z. B. die Luft- oder Haftwurzeln, nicht in den Kreis unserer Betrachtungen ziehen, sondern nur die primären Erdwurzeln, die geotropisch und die nichtgeotropisch reagieren, miteinander vergleichen. Sehr erstaunlich ist es nun, dafs man im allgemeinen gar nicht einmal weifs[1]), dafs ageotropische primäre Adventivwurzeln ziemlich verbreitet sind; gelegentliche Literaturangaben sind fast immer ohne die gebührende Berücksichtigung geblieben und erst ganz selten, wie z. B. von Sachs (III pag. 3), Johann Erikson (I pag. 27) und Goebel (IV pag. 477—478) ist die Vermutung ausgesprochen, dafs diese Erscheinung allgemeiner zutreffen könnte.[2])

---

1) So erwähnt Noll (II pag. 194) in seiner Zusammenfassung der ganzen Frage nur, dafs Wurzeln mit Ausnahme der Seitenwurzeln höherer Ordnung geotropisch sind; sonst findet sich nichts weiter aufser einer Bemerkung auf pag. 245, dafs an untergetauchten Wasserpflanzen, wobei vornehmlich an Algen gedacht wird, sich häufig kein Geotropismus nachweisen lasse. Das würde sich ja in diesem Falle auch auf die Wurzeln oder die diese ersetzenden Organe beziehen.

2) Sachs (II) zeigte insbesondere auch, dafs unter geeigneten Versuchsbedingungen ageotropische Wurzeln auch über die Erdoberfläche wachsen können.

Ich will daher alle mir bekannt gewordenen Fälle in dieser Abhandlung aufführen.

Dabei hätten wir zunächst nur solche Wurzeln zu betrachten, bei denen wir annehmen müssen, dafs mit dem Fehlen einer Reaktion auch die entsprechende geringe oder fehlende geotropische Sensibilität Hand in Hand geht, wo also nicht ein stärkerer tropistischer Reiz nur die Reaktion unterdrückt. Natürlich wäre es auch denkbar, dafs trotzdem gewisse Reize eine Rolle spielen, die wir nur vorläufig noch nicht isolieren können. So spricht Pfeffer (I pag. 563 u. 586) andeutungsweise die Vermutung aus, dafs vielleicht Aerotropismus in ähnlichen Fällen im Spiele sein könne. Für diesen freilich ist ja ganz vor kurzem durch Mary Ella Bennett (I) festgestellt worden, dafs er bei den gewöhnlichen Landpflanzen nicht vorkommt und dafs die früher von Molisch (I) als aerotropisch bezeichneten Krümmungen als hydrotropische betrachtet werden müssen. Aber darum dürften doch noch andere unbekannte Reize genug auf die Wurzeln einwirken. Wir sagen vorläufig, das Wachstum solcher sei durch „Autotropismus“ bestimmt, also durch einen Reiz, welcher in der inneren Organisation der Pflanze seinen Grund hat. Wohl könnten auch ebenso wie einseitige gewisse diffuse Reize vorhanden sein, die dann Krümmungen erzeugen, welche man als Nastieen bezeichnet, um den Pfeffer'schen Terminus (I pag. 83) zu gebrauchen. Und so haben auch gelegentlich Kerner (I pag. 86 ff.) für Wurzeln eine Hyponastie, Wiesner desgleichen (II pag. 81), und neuerdings [IV] [1]) für oberirdische Organe in ausführlicher Begründung Epinastie in der Tat in gröfserem Umfange angenommen. Diese Nastieen könnten, wie Wiesner es will, in innerer Organisation begründet sein, oder auch durch äufsere Reize, und es wäre, wenn sie in der Tat weiter verbreitet wären, immer noch möglich, dafs durch sie nur die geotropische Reaktion unterdrückt, die Perception aber nicht gehindert würde. Streng genommen dürften wir selbst von unseren Wurzeln auch nur sagen, ihre geotropische Reaktion komme uns nur nicht zur Erkenntnis, nicht aber, dafs sie überhaupt fehle. Diese allgemeinen Bedenken mufste ich vorausschicken; es wird genügen, damit jeder einsehe, wie mannigfache unbekannte Faktoren vielleicht noch mitwirken. Es würde eine grofse Anzahl von eigenen Arbeiten erfordern, die sich hier ergebenden Fragestellungen zu verfolgen. Die unsere lautet nur, um

1) In dieser Arbeit setzt sich auch Wiesner mit den älteren Arbeiten von de Vries, Baranetzki etc., die eine Epinastie annahmen, auseinander. Ich kann hier das Thema nur kurz streifen.

es nochmals zu präzisieren: Wie verhält sich der „Statolithenapparat“ überall in den Wurzeln, wo wir eine geotropische Reaktion nicht nachweisen können und zwar sowohl, wenn keine bekannte Ursache dies erklärlich machen kann, als auch, wenn wir bestimmte Reize kennen, die dabei die Sensibilität und Perception nicht weiter herabsetzen?

Bei Gelegenheit meiner morphologisch-biologischen Bearbeitung der Berberidaceen (I pag. 668) hatte ich ein ausgezeichnetes Beispiel für nach aufwärts wachsende Erdwurzeln kennen gelernt in Leontice Leontopetalum L., ohne doch mehr als die Vermutung aussprechen zu können, dafs wenigstens zeitweise eine geotropische Reaktionsfähigkeit sicher fehle. Herr Professor Goebel hatte damals vor zwei Jahren schon die Liebenswürdigkeit,



Fig. 2. Leontice Leontopetalum. Habitusbild. Vom oberen Teile der Knolle gehen einige Wurzeln nach aufwärts.

mich im Anschlufs an meine Untersuchungen über diese Pflanze darauf hinzuweisen, von welcher Wichtigkeit sie vielleicht für das ganze Problem der „ageotropischen“ Wurzeln wäre. Ich darf daher auch wohl hier noch meinen verbindlichsten Dank dafür sagen, da mittelbar dadurch die vorliegenden Untersuchungen angeregt wurden. Die eben erwähnte kleinasiatische Berberidacee war bereits von Areschoug (I pag. 20) studiert worden, der schon gefunden zu haben glaubte, dafs aus der oberen Hälfte der Stammknolle Wurzeln entspringen, die negativ geotropisch sind und gerade in die Höhe wachsen, „was offenbar den Vorteil hat, dafs die Pflanze auch aus dem die Stammknolle bedeckenden Erdlager Nahrung holen kann“. Ohne weiteres erschien mir die Angabe von Areschoug nicht beweisend, dafs hier wirklich negativer Geotropismus vorhanden sei, hatte doch auch Goebel in seiner Organographie (IV pag. 477) betont, dafs bei Erdwurzeln ein solcher mit Sicherheit nirgends nachgewiesen sei, dafs allerdings auch kein Grund vorläge, ihn allen Objekten von vornherein abzusprechen.

Fig. 2 mag uns zunächst ein Bild der Pflanze geben. Wir sehen, dafs wohl die Mehrzahl der Wurzeln deutlich positiv geotropische Reaktion zeigt, also nach abwärts wächst, dafs aber ebenso deutlich die an der oberen Hälfte entspringenden nach beliebigen anderen Richtungen, ja einige fast steil nach aufwärts gehen. Es ist nun bei Ansicht der Photographie[1]) zu bedenken, dafs von den längeren Wurzeln beim Herausnehmen der Pflanze aus der Erde notwendig viele wegen ihrer eigenen Schwere nach unten fallen mufsten. Der Fehler wird aber geringer als man glaubt, denn als ich die Erde mit grofser Vorsicht ganz allmählich von oben nach unten abschüttelte, war leicht zu sehen, dafs alle von den unteren zwei Dritteln der Knolle entsprungenen Wurzeln sicher auch in der Erde nach abwärts gingen.

Um mich über etwaigen Ageotropismus zu vergewissern, liefs ich eine zweite Knolle von Anfang November bis Mitte Januar im Kalthaus in umgekehrter Lage wachsen. Das Resultat zeigt uns Fig. 3. Während die älteren Wurzeln der physikalisch jetzt unteren, wenn auch morphologisch oberen Seite nach unten gewachsen waren, wiesen alle jüngeren der entgegengesetzten Hälfte keine Abwärtskrümmung auf. Sie wuchsen alle geradeaus oder wie wir sagen können, sie folgten ihrem Autotropismus. Sonach sind auch die

1) Ich verdanke die Herstellung aller Photographien meinem lieben Kollegen Professor Glück; auch hier noch will ich dafür aufs herzlichste danken.

normal immer abwärts wachsenden Wurzeln der morphologischen Unterseite zunächst durchaus nicht geotropisch! Wohl aber scheint in allen älteren eine bestimmte fixierte Lage zum Erdmittelpunkt eingenommen zu werden, die aber erst ad hoc nach der zufälligen anfänglichen Orientierung der Pflanze reguliert wird. Bei späterer Lageveränderung waren wenigstens öfters energische Krümmungen zu sehen. Die Schwierigkeit ist dabei nur die, sicher zu wissen, ob diese Bewegungen etwas mit der Lageveränderung zu tun haben oder nicht. Dies exakt zu erweisen, sehe ich leider vorläufig noch keinen gut gangbaren Weg. Denn Leontice will äufserst subtil behandelt werden; die einmal enttopfte Pflanze hört mit der



Fig. 3. Leontice Leontopetalum. Knolle in umgekehrter Lage gewachsen; die jungen Wurzeln noch ohne geotropische Krümmung.

Vegetation für das betreffende Jahr sofort auf, um ein ganzes Jahr zu ruhen. Die Wurzeln sterben während dessen ab und neue treten auf. Letztere sind dabei so empfindlich und welken so leicht, dafs es mir undenkbar erscheint, die Knolle während einiger Zeit „normal“ in feuchter Luft zu halten. Aufserdem kann diese bekanntlich nach Sachs die geotropische Reaktion erheblich beeinflussen. Vielleicht würden Kulturen in den Sachs'schen Kästen mit Glasscheiben noch am ersten Erfolge geben.[1])

1) Da vielleicht einige Fachgenossen angeregt werden, mit dieser interessanten Pflanze weiter zu operieren, darf ich wohl ganz kurz auf einige Angaben über ihre Kultivierung hinweisen, die Herr Obergärtner Liebetraut von

Schon bei normaler Lage (siehe Fig. 2) findet man mitunter gewisse Wurzeln, die zunächst horizontal autotrop gewachsen waren und dann plötzlich unter einem „Eigenwinkel“ nach unten abbiegen. Es dürfte somit hier das nämliche vorliegen wie bei den vorhin behandelten Nebenwurzeln.

Mit Sicherheit dürfen wir wohl sagen: Anfangs sind alle Wurzeln nicht geotropisch, später die von der physikalisch unteren Hälfte bestimmt positiv geotropisch, die anderen wachsen wahrscheinlich mit den verschiedensten „Eigenwinkeln“. Ja dieser kann so sehr von der



Fig. 4. Leontice Leontopetalum. *a* Stärkekörner noch unregelmäfsig in den Columellazellen. *b* Desgl. vergröfsert.

Richtung zum Erdmittelpunkt abweichen, dafs die betreffende Wurzel „negativ-geotropisch“ wird. Wodurch diese eigentümliche „Regulierung“ bedingt wird, vermag man zunächst noch nicht einzusehen. Doch ist sie keineswegs sichergestellt; denn es wäre vielleicht auch hier

---

der Firma Haage & Schmidt mir bei einem Aufenthalte in Erfurt so liebenswürdig war zu geben. Auch so wird man sich, wie ich gleich bemerken möchte, über mangelnden Ärger bei dieser Pflanze nicht zu beklagen haben. Man setzt die Knollen entweder im Herbste ins Kalthaus oder im Frühjahr ins Freie in Töpfe von 16—17 cm Durchmesser, tue zu unterst eine Sandschicht und gebe darauf sandige Lauberde, in die die Knolle zu liegen kommt und zwar so, dafs sie etwa 2 cm von Erde bedeckt ist. Namentlich der Sand ist wichtig, um das Wasser aufzunehmen und das Verfaulen zu hindern, das sehr leicht eintritt. Überhaupt mufs man die Knolle eingedenk ihres Standortes recht trocken halten; auch ein Abspülen der Erde von der Knolle beim Begiefsen sollte stets vermieden werden. Weiterhin ist die Pflanze sehr kälteempfindlich, so dafs man immer lieber im Kalthaus als im Freien mit ihr operieren wird, da sie hier im Frühjahr durch kalte Nächte sehr geschädigt werden kann.

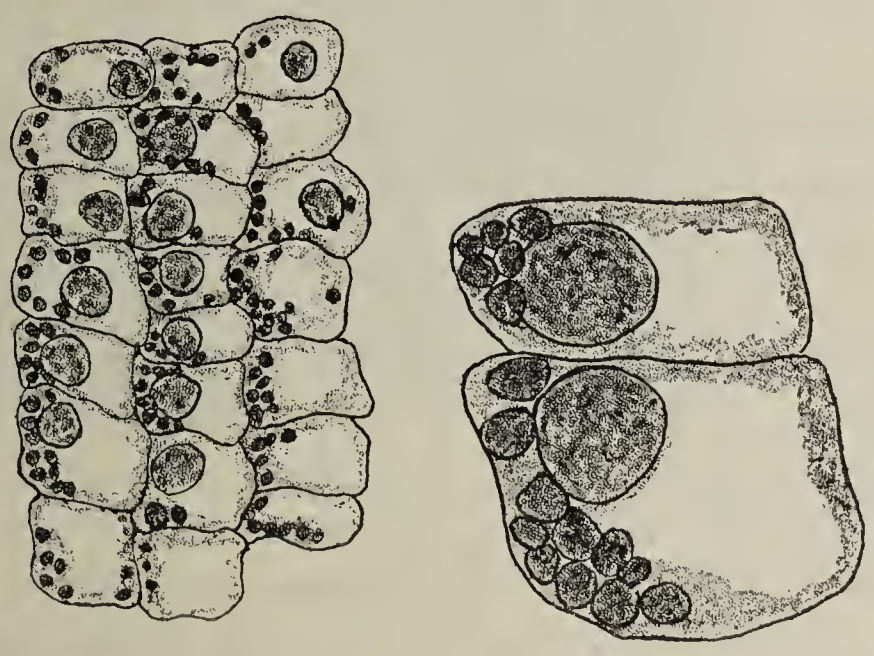
an die von Kerner (I pag. 86 ff.) angenommene Hyponastie, aus ererbter Organisation heraus, zu denken. Gerade für Knollengewächse gibt ja auch er dieselbe an und macht auf die biologische Bedeutung aufmerksam. Doch vermochte ich nie zu sehen, dafs eine Seite stärker wächst als die andere.

Wie verhalten sich nun die anatomischen Daten in der Wurzelhaube von Leontice?

Ich kann vor allem betonen, dafs allen ganz jungen Calyptren die Stärke noch völlig fehlt. Die Zellen sind noch ziemlich arm an Inhaltsstoffen, die Kerne liegen in der Mitte der Zelle. Mit Jod behandelte Schnitte hätten mir unbedingt wenn auch kleine Stärkekörnchen zeigen müssen, besonders da ich aufser frischem Material auch in Flemming[1]) fixiertes untersuchte.



Fig. 5. Leontice Leontopetalum. Stärkekörner im Begriff, sich in den physikalisch unteren Teil der Zelle zu begeben.



a *b*

Fig. 6. Leontice Leontopetalum. *a* Stärkekörner im untersten Teil der Zelle, da die Wurzel horizontal gewachsen war, auf eine Seitenwand gefallen. *b* Desgl. vergröfsert.

In etwas älteren Wurzeln treten dann kleine Amylumkörnchen auf, wohl nicht immer zu gleicher Zeit — denn ich sah mitunter auch noch gröfsere Wurzeln ganz frei von Stärke. Fig. 4 a und b zeigt uns,[2]) wie die Anordnung zunächst noch eine ganz unregelmäfsige in der Zelle ist, meist liegen die Körner um den Kern geballt. Dann

---

1) Ich verdünnte die Flemming'sche Lösung mit dem gleichen Volumen Wasser, um nach Möglichkeit Schrumpfen zu vermeiden.

2) Ein für allemal möchte ich bemerken, dafs auf den Abbildungen die Wurzelspitze nach unten, also wie bei positiv-geotropischen Wurzeln orientiert ist, gleichviel nach welcher Richtung sie in der Natur ging.

hatte ich aber, und das scheint mir von ganz besonderem Interesse zu sein, in manchen Wurzeln Bilder, wo in einigen Zellen eine Wanderung zu dem physikalisch unteren Teil beginnt. Fig. 5 soll uns dies versinnbildlichen. Von den drei Zellen hat die eine noch viele Stärkekörner in der Mitte, während ein Teil schon an die physikalisch untere Plasmahaut anstöfst (die Wurzel war ziemlich horizontal gewachsen); in den Nachbarzellen war der Prozefs dann schon weiter fortgeschritten. Aus derselben Wurzelhaube stammt nämlich auch das Bild in Fig. 6 ab, wo wir richtige Statolithen im Sinne unserer Theorie annehmen können, da alle Stärke in den untersten Teil gefallen ist.

Das letzterwähnte Verhalten zeigte sich mir ausnahmslos in den ältesten Wurzeln, die ich auf die Haube hin untersuchen konnte; denn bei ganz alten war letztere stets abgestorben.

Man ist nun sehr leicht versucht, diese anatomischen Befunde in Beziehung zu den physiologischen zu bringen, weil wir dann ja hier eine sehr schöne Stütze für unsere Theorie hätten. Bei den nach aufwärts wachsenden Wurzeln vermögen wir ja vielleicht nur zu sagen — doch halte ich diese Vorsicht für übertrieben —, dafs eine event. vorhandene Hyponastie die positiv geotropische Reaktion nicht zur Geltung kommen läfst. Wie dem auch sei, die Hauptsache wäre immer die, dafs überhaupt eine geotropische Reaktion da ist, wenn sie sich auch nicht im extremsten Falle als „negativ“ erweisen sollte. Letzteres scheint mir aber immer noch als das Wahrscheinlichste.

Um mit Czapeks Angaben mich auseinander zu setzen, habe ich sowohl die älteren geotropischen als auch die jüngeren noch nicht geotropischen in ammoniakalischer Silberlösung gekocht. Nach mehreren Minuten trat eine Dunkelfärbung ein, und überall waren die Spitzen mehr gefärbt als die höher hinaufliegenden Teile. Ein Unterschied in den Wurzeln konnte von mir hierbei nicht konstatiert werden, ja einmal erschien eine „ageotropische“ dunkler als eine „geotropische“. Zerdrückte ich die weichgekochten Wurzeln dann unter dem Deckglase, sah ich, dafs stets bestimmte dunkler gefärbte Zellenzüge unter heller gefärbten hervortraten. Offenbar würde dies Resultat nicht zu unserer Theorie passen, aber da wir neuerdings wissen, dafs auch andere Reize als der geotropische diese chemischen Umsetzungen veranlassen, kann das Ganze weder für noch gegen unsere Vorstellungen entscheiden.

Eine Plasmaansammlung im Němec'schen Sinne konnte ich nie entdecken.

Aufser Leontice Leontopetalum stand mir noch eine Knolle von Leontice Alberti Regel[1]) zur Verfügung, die ich mehrere Monate umgekehrt wachsen liefs (Photographie in Fig. 7). Ein Geotropismus der Wurzeln ist hier auch in den älteren Wurzeln viel weniger ausgeprägt als bei ersterer. Das Wachstum bleibt dabei in einem viel früheren Stadium stehen; die Pflanze trug, als die Photographie von ihr genommen wurde, schon Blüten. Über das Verhalten der Stärkekörner in den Hauben kann ich keine Auskunft geben, da ich — es war ganz zu Anfang meiner Untersuchungen — die Würzelchen alle in gewöhnlicher Flemming'scher Lösung fixiert hatte, ohne sie lebend zu untersuchen, und alles bis zur Unförmlichkeit geschrumpft war.

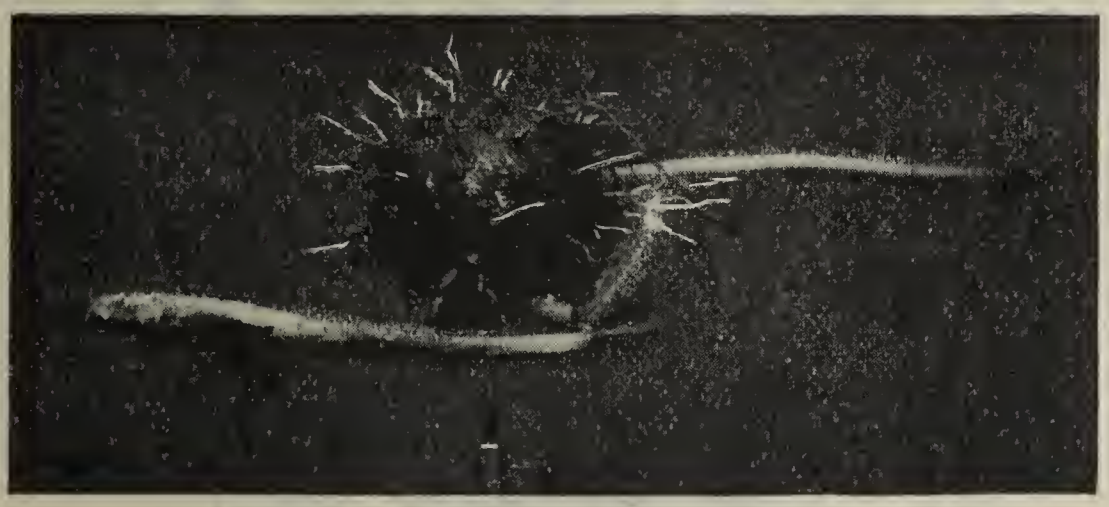


Fig. 7. Leontice Alberti. Habitusbild einer umgekehrt gewachsenen Knolle.

Ein zweites Objekt, das für die Statolithentheorie von Wert ist wegen seiner ageotropischen Wurzeln, ist Arum maculatum L. Auch hier sind aus der Unterseite der Knolle zahlreiche dicke Wurzeln hervorgesprofst, wie dies schon Areschoug (I pag. 32) angibt, die vorzugsweise „dazu dienen, die Pflanze in der Erde festzuhalten". Die von der oberen Seite ausgehenden sollen wieder negativ geotropisch sein, dagegen wachsen die Wurzeln, welche sich den Rändern der oberen Seite der Knolle näher befinden, nach abwärts. Und Rimbach (I) führt dann weiter aus, dafs beide Arten ziemlich scharf geschieden sind, die abwärts wachsenden verhältnismäfsig dick und contractil, die übrigen dünn und nicht contractil ausgebildet.[2]) Im

1) Die Abbildung der Pflanze in der Gartenflora Taf. 1057 (Regel I) zeigt Wurzeln nur auf der unteren Seite. Ich lasse dahingestellt, ob die Knolle zur Blütezeit wirklich zuweilen so aussehen kann oder ob wir hier nur eine ungenaue Schematisierung haben.

2) Siehe auch schon die Abbildungen bei Irmisch (I Taf. X Fig. 34) und bei Rina Scott und Ethel Sargent (I Taf. XXV). Bei beiden finden sich aber im Texte keine näheren Angaben.

Gegensatz zu Leontice ist hier also äufserlich ein Unterschied in der Dicke der Wurzeln vorhanden. Alle nach unten wachsenden, und das war in den von mir gesehenen Fällen stets die grofse Mehrzahl, wiesen in ihrer Wurzelspitze einen deutlichen Statolithenapparat auf, mitunter nur waren die Stärkekörner auch noch aufserdem in der Mitte um den Kern herum unregelmäfsig gelagert (s. Fig. 8). In allen nach oben oder schräg nach aufwärts gehenden sah ich überhaupt nie ein einziges Stärkekorn, trotzdem ich frische und

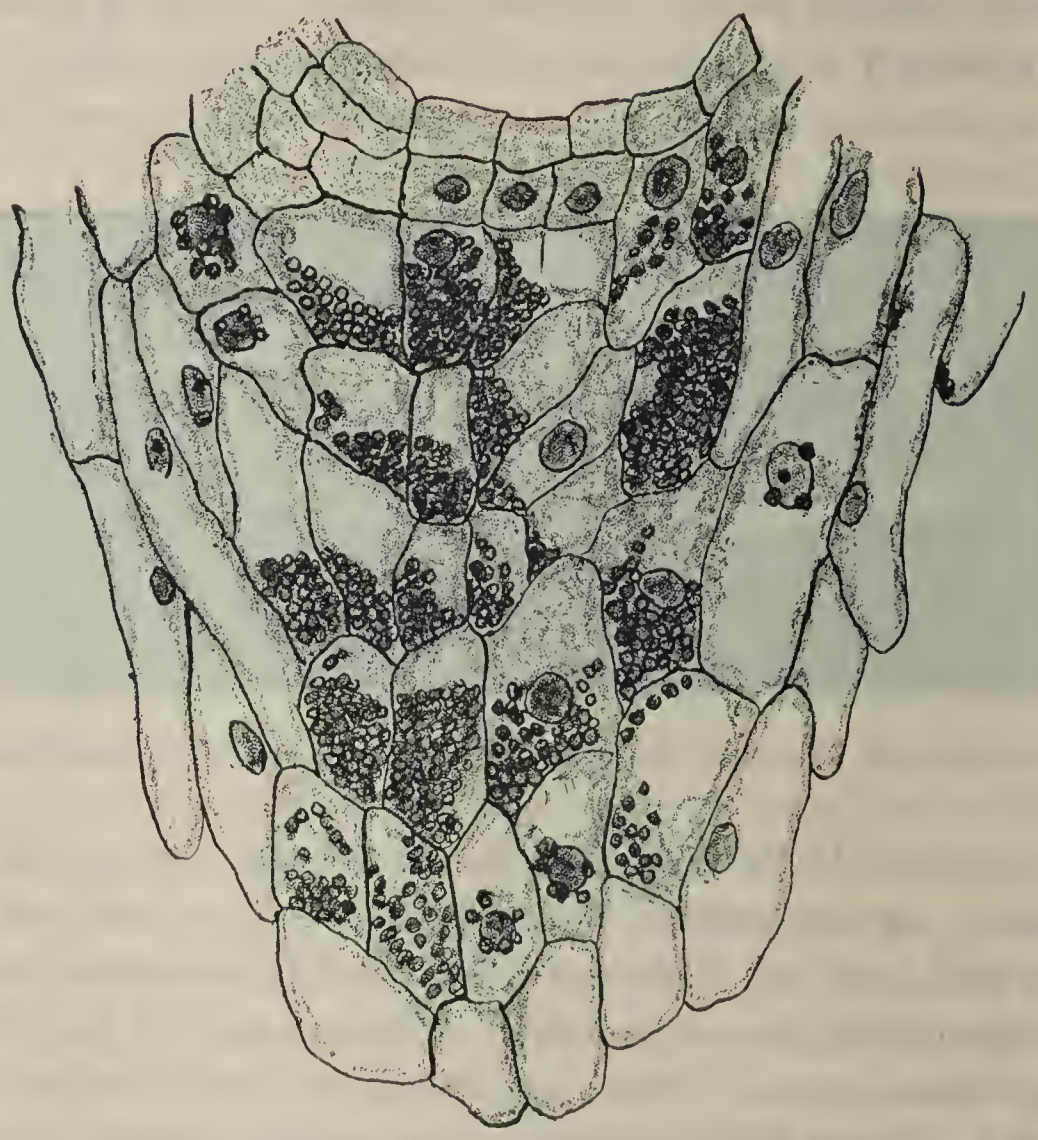


Fig. 8. Arum maculatum. Geotropisch reagierende Wurzel mit Statolithen in der Haube.

Mikrotompräparate [1]) genau durchmusterte. Der Unterschied ist auffallend genug (Fig. 9) und, da Arum eine weitverbreitete Pflanze ist, auch von jedem leicht nachzuuntersuchen. Aber auch von den nach unten (unter beliebigem Winkel) verlaufenden Wurzeln fanden sich einige ohne alle Stärke; es waren dies dünnere als die übrigen. Ich vermutete, dafs diese auch ageotropisch sind, und bei Umkehrver-

1) Bei diesen mufs man mitunter eine ganz leichte Quellung mit Ammoniak vornehmen, damit die etwa vorhandenen Stärkekörner, die durch das Einbettungsverfahren ganz entwässert sind, sich mit Jod blau färben können.

suchen sah ich dann auch, dafs alle diese dünnen, nicht contractilen Würzelchen keine Reaktion auf die Lageveränderung ausführten. Dagegen machten die anderen Wurzeln eine geotropische Krümmung, wenn auch oft nicht sonderlich energisch: sie näherten sich in etwa 10 Tagen alle mehr der Horizontalen. Vermutlich wäre bei längerer Dauer des Versuches der Geotropismus noch schärfer aufgetreten. Wir dürfen eben nicht vergessen, dafs die meisten Wurzeln unter einem „Eigenwinkel“ wachsen und die geotropische Reizbarkeit etwa so ausgebildet ist, wie bei vielen Nebenwurzeln erster Ordnung.

Bei Arum war nun der Unterschied im Verhalten der Wurzelhauben der beiden zu vergleichenden Wurzelarten auffälliger als bei

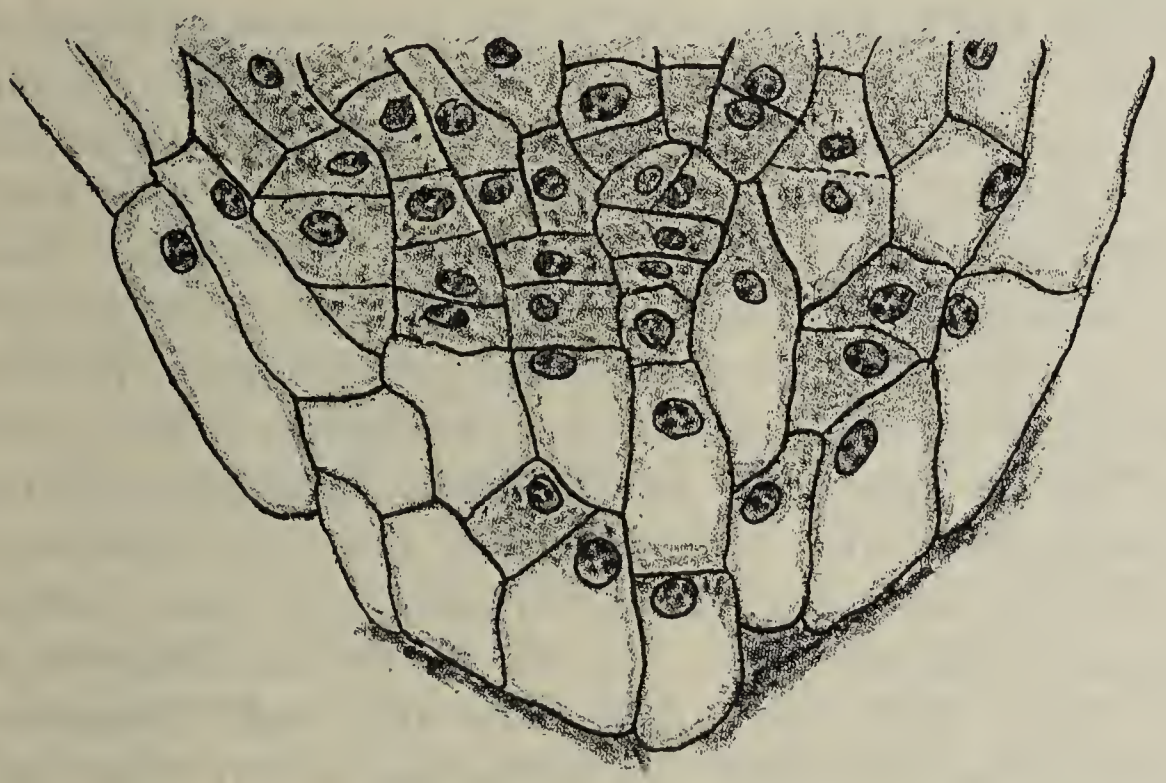


Fig. 9. Arum maculatum. Ageotropische Wurzel ohne Stärkekörner in der Haube.

Leontice. Es erscheint mir kaum möglich, hier anzunehmen, dafs das Vorhandensein oder Fehlen von Statolithen nicht mit der geotropischen Perception zusammenhängen sollte.

So ausgesprochen nach aufwärts gehende Wurzeln wie bei Arum fand ich bei anderen Knollenpflanzen nicht; sehr wahrscheinlich werden aber solche noch gelegentlich bekannt werden. Wir dürfen mit diesen aber nicht die Fälle verwechseln, in denen Knolle, Rhizom oder Zwiebel durch Zugwirkungen tiefer in den Boden gebracht wird und die jüngeren Wurzeln mit ihren Basen dann tiefer liegen als mit ihren Spitzen. Dies kommt nach Rimbach (II pag. 23) besonders gut z. B. bei Phyteuma spicatum L. vor; ich selbst sah es zuweilen bei dem in den Wäldern bei Heidelberg häufigen Allium ursimum L.

Auch Arum hat ja allerdings contractile Wurzeln; hier werden aber von vornherein einige nach oben wachsende nicht contractile gebildet. Irmisch (I) in seiner ausgezeichneten Monographie erwähnt die ganze Frage noch gar nicht.

Nun liegen noch eine Reihe weiterer Angaben vor, dafs anscheinend ageotropische oder auch, wie manche wollen, negativ geotopische Erdwurzeln vorhanden sind. Ich denke da an das von Areschoug (I pag. 20) und von mir (I pag. 651) beschriebene Epimedium alpinum L. und habe auch schon seinerzeit hervorgehoben, dafs hier bestimmte Wurzeln bei Lageveränderung nicht geotropisch reizbar sind. Sie sind aber nicht entfernt so instruktiv wie die von Arum oder Leontice; auch in ihrem Habitus erinnern die genannten Würzelchen von Epimedium mehr an die Faserverzweigungen „höherer Ordnung“. Ich hatte jedesmal den Eindruck, dafs es rein auf Zufall beruht, wenn einige auch nach aufwärts wachsen. Anatomisch fand sich in allen Wurzelhauben äufserst feinkörnige Stärke, aber durch Jod stets gut nachweisbar.[1]) Irgend welche regelmäfsige Anordnung war nie zu entdecken. Dagegen waren in manchen schräg nach unten laufenden, etwas dickeren und weniger geschlängelten Wurzeln auch die Stärkekörner etwas gröfser und bevorzugten den physikalisch unteren Teil der Zelle. Von irgend welcher erheblichen geotropischen Reaktionsfähigkeit wird man auch hier aber nicht sprechen dürfen.

Areschoug (I pag. 19—20) erwähnt noch einen weiteren Fall bei Eranthis hiemalis Salisb., den ich für die im Heidelberger botanischen Garten kultivierten Exemplare aber nicht bestätigen kann. Standortsunterschiede dürften da mafsgebend sein.[2]) Dafs das Ganze auf eine intensivere Ausnützung des Bodens hinausläuft, und dafs nicht überall die gleichen Bedürfnisse hierfür vorliegen, ist zweifellos.[3]) Auch ist es wohl hier für die Pflanze belanglos, ob „primäre“ oder „sekundäre“ Wurzeln ihre geotropische Sensibilität nicht ausgebildet haben. So bemerkte ich z. B. bei Hepatica triloba Gil., die zwar im Rheingebiet bei uns nicht vorkommt, die ich aber im letzten Frühjahre vielfach auf Kalkboden in den Wäldern bei Nancy zu beobachten

---

1) Wo ich es nicht ausdrücklich angebe, habe ich immer frisches Material, nicht noch dazu fixiertes, studiert. Ersteres war meist wesentlich besser zu gebrauchen.

2) Ich werde infolgedessen überall, wo ich Pflanzen nicht aus dem botanischen Garten studierte, Fundort und Bodenbeschaffenheit kurz angeben.

3) Ob aber mit dem Ausdruck von Morren (I pag. 860) „Trophotropismus“ viel erreicht ist, erscheint mir zweifelhaft.

Gelegenheit hatte, dafs an ihren natürlichen Standorten im Freien (der Boden war ziemlich lehmig) von einer primären geotropisch reagierenden Adventivwurzel der Rhizome mitunter so dicht an der Basis eine Sekundärwurzel entsprofs, dafs ich sie auf den ersten Blick auch für „primär“ hielt. Ich sah sie zwei Male gerade senkrecht nach oben gehen, und es war wirklich wohl für die Pflanze nur „zufällig“, dafs es keine Primärwurzel war.

Gerade die Rhizome zeigen die Erscheinung von ageotropischen Wurzeln ziemlich häufig. Johan Erikson (I pag. 27) fand solche, die wie feine Faserwurzeln aussahen, bei Paris quadrifolius L., Cladium Mariscus R. Br., Carex tomentosa L. und C. disticha Huds., sowie bei einigen später zu besprechenden Sandpflanzen. Desgleichen bemerkte Freidenfeldt (I) das Nämliche, wie aus seinen Abbildungen hervorgeht — im Text erwähnt er es nicht — bei Anemone nemorosa L. (Fig. 4) und Urtica dioica L. (Fig. 19). Aufserdem ging auch bei Datisca (Fig. 2) ein Seitenzweig einer Pfahlwurzel direkt aufwärts.

Auch im übrigen kann ich noch einige mehr gelegentliche Literaturangaben aufführen, die beweisen, dafs solche ageotropische „primäre“ Wurzeln verbreiteter sind als man gemeinhin denkt; so ist es häufig bei einigen Kakteen. Schumann (I) gibt es für Rhipsalis Saglionis Otto, Cereus Maynardii (Aut?) und Cereus triangularis Mill. an, die in sehr feste Erde gepflanzt waren. Und eine ältere Notiz von Clos (I pag. 176—177) besagt, dafs die Adventivwurzeln von Cereus spinulosus DC. stets in einer Richtung senkrecht auf die Achse des Organes wachsen und diese nach Umlegen des Stengels auch beibehalten wird. Bei horizontalen Sprossen wachsen daher gewisse Wurzeln senkrecht nach oben. Von Interesse ist, dafs es sich dabei hier um solche handelt, die oft eine Länge von 10—12 cm haben; allerdings bleiben auch einige kurz.

Arloing (I pag. 33) schliefslich sah ähnliches bei Rhipsalis crispata Pfeiff. und Epiphyllum truncatum Haw.

Ebenso beweisen mir einige Angaben von Kny (I), Vöchting (I pag. 24) und eigene Versuche, dafs ageotropische Wurzeln bei horizontal oder schräg gelegten Stecklingen von Salix und Populus existieren. Nach Vöchting sind ja bei diesen Pflanzen in der Rinde der Zweige auf beiden Seiten der Achselsprosse in geringer, doch wechselnder Entfernung Wurzelanlagen stets vorhanden, die dann beim Einsetzen in Erde austreiben. Kny hatte mit Salix daphnoides Vill., Vöchting vornehmlich mit S. viminalis L., ich mit S. arbuscula L., Kny und ich aufserdem mit Populus balsamifera L. operiert.

Ich kann die älteren Angaben nur bestätigen, dafs nämlich nur ein kleiner Teil der austreibenden Wurzeln nach unten ging, weitaus die meisten dagegen horizontal oder schräg nach oben, ja einige senkrecht aufwärts. Vöchting hatte (I pag. 177—178) sogar gefunden, dafs die Wurzeln, sofern nur die Feuchtigkeit der Luft grofs genug ist, auf kurze Strecke geradlinig in die Luft wachsen können, also das nämliche, das Sachs auch für seine Wurzeln „höherer Ordnung" bemerkte. Niemals allerdings beobachtete Vöchting einen Fall, in dem Wurzeln nur auf der Oberseite gestanden wären. Fig. 10 zeigt uns die Photographie von einem Salix-Zweige, der schräg in der Erde gesteckt und erst eine grofse Adventivwurzel getrieben hatte, die dem Einflufs der Schwerkraft gerade entgegen gewachsen war. Aufserdem waren noch einige erst ganz winzige Würzelchen an der entgegengesetzten Seite zu bemerken. In den jungen nach abwärts gehenden Wurzeln war stets eine sehr ausgeprägte Columella zu finden und



Fig. 10. Salix arbuscula. Photographie eines Zweiges, der schräg in der Erde gesteckt und (aufser einigen ganz kleinen nach abwärts gehenden Würzelchen) eine grofse nach aufwärts gerichtete Wurzel hatte austreiben lassen.

Statolithen deutlich ausgebildet, während in den aufwärts oder horizontal wachsenden, zuweilen — und das erinnert an Arum — noch kein einziges Stärkekorn in der Wurzelhaube ist. In 5 μ dicken Mikrotompräparaten waren vielmehr die Zellen ganz klar und besafsen nur feinkörniges Plasma und einen verschieden gelagerten Kern. In anderen Wurzeln wieder — und das wäre etwa wie bei Epimedium — enthielt die Columella winzige, feinkörnige, willkürlich in der Zelle verteilte Stärkekörnchen.

Häufig mögen wohl solche ageotropische Wurzeln aus irgendwelchen unbekannten Gründen gegen die Regel ausgebildet werden. So ist es von Zea Mays L. bekannt, dafs er etwas über der Erdoberfläche „Stützwurzeln" aus dem Stamme hervorbrechen lassen kann (Rimbach II pag. 20). Diese gehen normal schräg abwärts in den Boden. Als Ausnahme sah ich einmal, wie Fig. 11 es zeigt, dieselben

ganz unregelmäfsig nach allen Seiten gewachsen. Von den vier Wurzeln gelang es mir bei zweien gute Haubenpräparate zu erhalten. Jegliche Stärke fehlte! Also auch hier findet sich das nämliche, wie wir es zuweilen oben bei Salix sahen.

Nun bleibt nur eine Gruppe von Pflanzen noch zu besprechen übrig, für die man noch aufwärts wachsende Wurzeln nachgewiesen hat: das sind gewisse Sandpflanzen. Johan Erikson (I pag. 26 ff.) beschrieb es als erster bei Carex arenaria L. Schon Buchenau und Warming hatten entdeckt, dafs diese Pflanze zwei Arten von Wurzeln habe, aber noch nicht auf das geotropische Verhalten der beiden aufmerksam gemacht. Die einen sind „kraftiga, tjocka, ogrenade eller föga förgrenade rötter, hvilka tränga till ett betydligt djup ner i jorden“ („Fäströtter“ oder Warmings „Sikkerhedsrødder“), die anderen „fina vanligen rikt förgrenade bildningar“ („sugrötter“), welche „växa ut vinkelrätt från rizomet i alla riktningar vertikalt nedåt eller uppåt, rakt åt sidorna, snedt uppåt eller nedåt“. Eine Photographie von ihnen findet sich bei Freidenfeldt (I Taf. XVI Fig. 5).

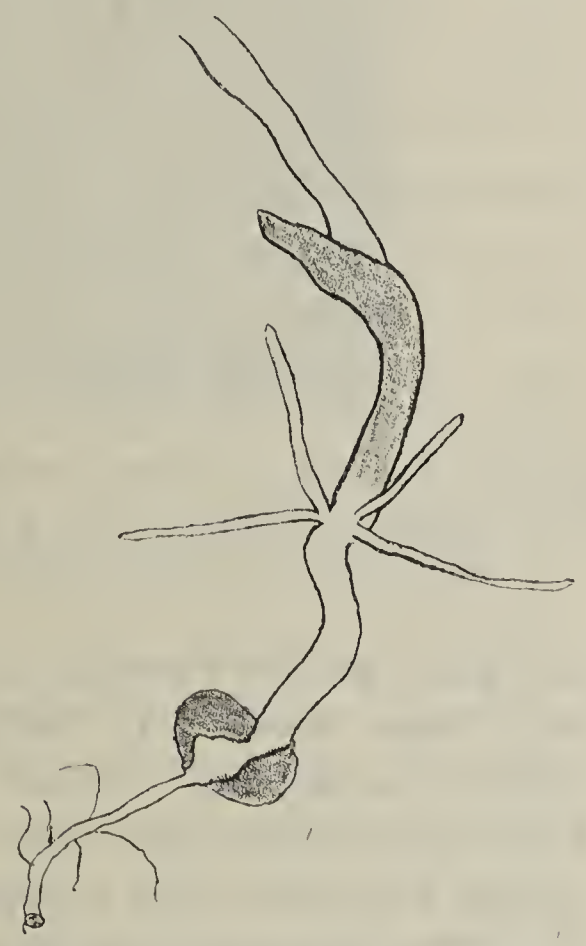


Fig. 11. Zea Mays. „Stützwurzeln“ ausnahmsweise nicht nach unten gerichtet.

Ähnlich, wenn auch nicht so ausgeprägt, fand Erikson die Sachlage bei Carex hirta L. und Juncus balticus Willd., nach gepreſsten Exemplaren zu urteilen auch bei Carex obtusata Lilj. Überall glaubt der Autor einen negativen Geotropismus annehmen zu sollen.

Diese Funde von Johan Erikson dürfen uns nun aber nicht zu der Annahme verleiten, dafs gerade die Sandpflanzen vornehmlich solche Wurzeln hätten. Wir haben ja schon bei einer Reihe anderer das nämliche gesehen und weiterhin ist bei den meisten Pflanzen, die auf reinem Sande gewachsen waren, durchaus nicht die Erscheinung ageotropischer Wurzeln vorhanden. Ich habe solche sowohl am Meeresstrande (bei Nynäshamn in Schweden) als auch im Binnenlande (bei Saarbrücken und namentlich bei Friedrichsfeld in der Nähe von Heidelberg) daraufhin untersucht. Unter anderen waren es: Jurinea cyanoides Rchb., Gnaphalium dioicum L.,

Sedum acre L., Euphorbia cyparissias L., Oenothera biennis L., Taraxacum officinale Web., Cerastium triviale Lk., Alyssum montanum L.

Allein bei einer Poa spec. [wahrscheinlich Poa pratensis L.][1]) von Saarbrücken (Fig. 12) und bei Festuca ovina L. von Friedrichsfeld schien etwas ähnliches wie bei den übrigen Pflanzen mit ageotropischen Wurzeln vorhanden zu sein. Auffallend war aber, dafs



Fig. 12. Poa spec. (wahrscheinlich P. pratensis) von Saarbrücken. Habitusbild von zwei Pflänzchen; bei *a* eine junge Wurzel nach oben gewachsen, bei *b* auch noch eine wenig ältere mit den Spitzen nach aufwärts gerichtet.

nur ganz junge Wurzeln (a) nach aufwärts gingen, seltener auch noch etwas ältere (b); häufig dagegen konnte man bei ein wenig älteren beobachten, wie sie anfangs schräg nach oben gewachsen waren, um dann nach unten umzubiegen. Alte gröfsere Wurzeln gingen nie mehr nach aufwärts.

Wie stimmen nun hier die anatomischen Befunde zu diesem „Ageotropismus“? In allen jungen Würzelchen, selbst wenn sie erst 1 cm lang waren, zeigten sich schon in der Haube reichlich Stärke-

1) Da an den betreffenden Pflanzen keine Reste von vorjährigen Sprossen vorhanden waren und ich die Exemplare im April 1904 untersuchte, ist die genaue Speziesangabe nicht möglich. Herr Professor Hackel hatte die grofse Liebenswürdigkeit, die Poa zur Bestimmung zu übernehmen und konnte sie nur mit gewisser Wahrscheinlichkeit als P. pratensis bezeichnen. Der sonst so charakteristische Bau der Blattscheiden war hier nämlich nicht vorhanden, während alles übrige stimmte. Da eine solche Variabilität selbst einem so ausgezeichneten Gramineenkenner, wie Professor Hackel es ist, nicht bekannt war, so hat der Fund auch ein gewisses floristisches Interesse. (Saarbrücken. Weg nach Ehrenthal ungefähr an den letzten Häusern der Stadt links vom Wege auf Sand.)

körner; doch waren diese meist noch unregelmäfsig um den Kern gelagert, wie wir dies nun schon so oft fanden. In den älteren 3—4 cm langen Wurzeln waren dann die Stärkekörner in der Columella entweder alle in die physikalisch untere Hälfte gefallen, oder doch wenigstens zum gröfsten Teile; während sie in den äufsersten Haubenschichten unregelmäfsig geblieben waren.

Aus diesem Verhalten darf wohl gefolgert werden, dafs bei den untersuchten Poa und Festuca zuweilen sich zunächst noch Autotropismus geltend macht, später dagegen der positive Geotropismus den ersteren Reiz überwindet. Die anfangs scheinbar „ageotropischen" Wurzeln dürfen also nicht in dieselbe Kategorie gerechnet werden wie die von Arum oder Leontice.

Da also auch diese beiden Gramineen aus der Reihe der „Sandpflanzen" mit „negativ geotropischen" Wurzeln ausscheiden, bleiben bestenfalls nur die von Johan Erikson aufgedeckten. Und wir können schon daraus sehen, dafs die uns interessierende Erscheinung im Sandboden nicht häufiger vorkommt als anderswo auch. Erikson führt noch ein Zitat aus Volkens (I) an, dafs nämlich bei den Wüstenpflanzen Diplotaxis nana Boiss. und Euphorbia cornuta Pers. besondere oberirdisch verlaufende Wurzeln existieren, die geeignet sind, auch geringe Taumengen zu verwerten. Ich will ja nicht bestreiten, dafs diese von ihnen ausgenutzt werden, aber solche horizontal oder auch schräg aufwärts gehende Wurzeln am Wurzelhalse haben wir bekanntlich recht häufig, ich erinnere nur an die schon erwähnte Vicia Faba.

Es ist mir leider nicht gelungen, Material von Carex arenaria zu bekommen, die bei uns in Süddeutschland nicht vorkommt. Nach der Beschreibung und vor allem der Angabe der reichen Verästelung der oberen Wurzeln erscheint es mir sicher, dafs es sich hier auch nicht um negativen Geotropismus wie event. bei Leontice handelt, sondern vielmehr um gar keine geotropische Reaktionsfähigkeit wie bei vielen anderen.[1])

Wir haben jetzt eine Reihe von Wurzeln kennen gelernt, die für unsere Frage von Interesse waren. Stellen wir die Resultate übersichtlich zusammen, so können wir etwa sagen:

a) Wurzeln dauernd ageotropisch:

I. Typus Arum: Wurzeln aufwärtsgehend; Stärkekörner in der Haube fehlend.

II. Typus Salix (als Ausnahme auch bei Zea): Wurzeln aufwärtsgehend oder schräg verlaufend; Stärkekörner in der Haube fehlend oder wenige unregelmäfsig verteilt.

1) S. Zusatz bei der Korrektur auf pag. 63.

III. Typus Epimedium: Wurzeln unregelmäfsig nach allen Seiten; Stärkekörner in der Haube reichlich vorhanden, unregelmäfsig verteilt.

b) Wurzeln zeitweise ageotropisch:

IV. Typus Festuca-Poa: Wurzeln anfangs viele anscheinend autotrop, dabei einige auch direkt nach aufwärts, später alle abwärts positiv geotropisch; Stärkekörner in der Haube anfangs ziemlich unregelmäfsig verteilt, später regelmäfsig gelagert, als Statolithen fungierend.

V. Typus Leontice: Wurzeln anfangs anscheinend autotrop, die von der oberen Seite der Knolle nach aufwärts gehend, später dieselbe Lage behaltend, aber anscheinend mit „geotropischem Eigenwinkel“ wachsend; Stärkekörner in der Haube anfangs keine, dann wenige unregelmäfsig verteilt, später regelmäfsig im unteren Teil der Zellen mit Statolithenfunktion.

Bei Typus V ist das also die „normale“ Lage, was bei Typus IV nur Zwangslage war, die hier bald durch den stärker wirkenden, positiv geotropischen Reiz aufgegeben wird. Für sie gilt das Pfeffer'sche Wort (I pag. 597): „Autotropistische Reizung wird vermutlich auf eine gewisse, in einzelnen Fällen aber wohl auf ansehnlichere Distanz fortgeleitet werden. Auf einer solchen dirigierenden Fernwirkung dürfte es wohl zum Teil beruhen, dafs z. B. die soeben hervortretenden Seitenäste und die Seitenwurzeln zunächst annähernd die Eigenrichtung einhalten, mit der zunehmenden Verlängerung aber durch den geotropischen Reiz mehr und mehr abgelenkt und in die geotropische Gleichgewichtslage übergeführt werden.“

Nur von Typus I—III können wir unter dem oben angegebenen Vorbehalt sagen, dafs sie wirklich stets „ageotrop“ sind.

Wir könnten bei längerem Suchen wohl noch mehr Beispiele für unsere Typen beibringen, die aber kaum etwas prinzipiell Neues bieten würden. Nur gewisse Erdorchideen verdienen noch eine eingehendere Schilderung. Aus Zweckmäfsigkeitsgründen möchte ich dieselben aber erst nach Besprechung der Orchideenluftwurzeln behandeln.

Von gewissem Interesse ist eine Notiz von Russow (I), die ich in vollem Umfang hersetzen möchte, weil sie in einer schwer zugänglichen Zeitschrift publiziert ist, und die uns zeigen soll, dafs selbst bei Bäumen unter Umständen merkwürdige, nach oben wachsende Wurzeln zu finden sind.

„Das vermoderte Holz zweier am 29. Juni 1880 auf dem Höfchen Schwarzenbäck bei Reval durch einen Wirbelsturm in einer Höhe von 8—9 Fufs über dem Boden abgebrochener, etwa 80—100jähriger Birkenstämme (Betula alba L.) zeigte sich von einem frischen Wurzelgeflecht nach allen Richtungen durchsetzt. Eine nähere Untersuchung ergab, dafs (bei dem einen Exemplar) von der inneren Wand des hohlen Stammes und zwar von einer äufserlich kaum wahrnehmbaren Überwallungsstelle aus in der Höhe von etwa vier Fufs über dem Boden eine Wurzel von Armesdicke entsprang, die in der Höhlung des Stammes senkrecht herabwachsend sich mehrfach verästelte; an einem der Hauptäste entsprang etwa einen Fufs über dem Erdboden eine ungefähr fingerdicke Nebenwurzel, die 4—5 Fufs senkrecht hinaufgewachsen war. Ferner wurde eine fingerdicke Wurzel gefunden, welche in geringer Entfernung von der erstgenannten dicken Wurzel aus der Überwallungsfläche entsprang und senkrecht nach oben, vier Fufs lang, gewachsen war. Es verdient hervorgehoben zu werden, dafs der Untergrund der Wiese, auf welchem die Birken standen, aus reinem Sande besteht; hierin haben wir wohl die Ursache dieser Erscheinung von Selbstparasitismus oder Autophagie zu suchen wie der Eigentümlichkeit, dafs ein Teil der Wurzeln, der normalen Richtung der Wurzeln entgegen, senkrecht nach oben gewachsen war; wenigstens gilt das von der letzterwähnten fingerdicken Wurzel; denn da diese sich nur an der Überwallungsstelle bilden konnte, über letztere hinaus aber der Stamm noch 4—5 Fufs hohl und mit Moder erfüllt war, so konnte letzterer nur durch eine zenitwärts wachsende Wurzel ausgenutzt werden.“

Was diese letztere Ausnützungstheorie anlangt, so kann ich mich nur damit einverstanden erklären. Ob aber der sandige Untergrund von so grofser Bedeutung war, erscheint mir fraglich. Denn wir haben ja bei Salix, Tilia, Taxus u. a. allenthalben die Erscheinung, dafs sich in hohlen Stämmen zum Zwecke des „Selbstparasitismus“ Adventivwurzeln bilden, gleichgiltig wie der Boden ist, auf dem die Bäume stehen.

Der Fall von Betula könnte uns nun leicht zu Pflanzen herüberleiten, die bestimmte Organe für eine solche Selbstausnützung geschaffen haben, wie so viele Epiphyten, von denen ich hier nur auf die Kannen von Dischidia Rafflesiana Wall. hinweisen will. Die Adventivwurzeln wachsen hier ja auch in beliebiger Richtung hinein (Treub I pag. 31).

Aber man braucht nicht so extreme Beispiele zu wählen, die wir besser bei Besprechung der Epiphytenwurzeln berühren. Auch ganz „gewöhnliche“ terrestrische Pflanzen zeigen zuweilen einen Selbstparasitismus.

Dafs adventive Wurzeln bei einer Anzahl Pflanzen im Stengel verlaufen, kommt nach den Beobachtungen von Jørgensen (I) häufiger vor. Namentlich die Bromeliaceen bieten dafür gute Beispiele. Die Wurzeln sind hier sicher nicht geotropisch empfindlich, denn „alle

sind mehr oder minder unregelmäfsig gedreht; einzelne gehen horizontal, andere nach aufwärts, sogar in fast senkrechter Linie, andere abwärts in mehr oder weniger schiefer Richtung". Und noch weiter geht diese Art „Parasitismus" bei einer Musa-Art, bei der sogar verzweigte Wurzeln innerhalb des Rhizoms wucherten. Ebenso finden wir innerhalb des hypocotylen Stengelgliedes von Asphodelus tenuifolius Cav. ein Büschel von Wurzeln. Nach den Funden von Arloing (I pag. 42) kommt etwas ähnliches bei gewissen Kakteen vor. „Nous fûmes vivement frappé la première fois que nous vîmes les racines se ramifier dans le parenchyme cortical, comme elles le feraient dans le sol. Il nous a paru qu'en se ramifiant ainsi ces racines allaient à la recherche d'une issue."

Alle diese merkwürdigen Fälle, in denen nach den Beschreibungen die Wurzeln sicher ageotropisch zu sein scheinen, führen uns zu den wirklich „parasitischen Pflanzen" über.

Dafs diese eine starke Reduktion des Wurzelapparates und Hand in Hand damit gehend auch eine solche der geotropischen Sensibilität zeigen, ist ohne weiteres einleuchtend. Erinnern doch die Balanophoreen und Verwandte stark an parasitische Pilze und von ihnen haben wir alle möglichen Übergänge zu solchen, die in älteren oberirdischen Teilen ganz „normal" geotropisch reagieren, wie die Rhinanthaceen, in ihrem Wurzelsystem aber noch eine mehr oder minder grofse Schwächung der Empfindlichkeit auf Schwerkraftsreize zeigen. Es scheint mir nicht zufällig zu sein, dafs gerade die Haube es ist, die häufig bei Parasiten nicht mehr ausgebildet wird, da wir nach unserer Theorie hier das den geotropischen Reiz percipierende Organ haben. So gibt es Ludwig Koch in seinen schönen Untersuchungen (I, II) für Cuscuta und die Orobanchen an. Bei der ersteren von den beiden bleibt die Wurzel überhaupt ja nur zwei Tage am Leben und stirbt dann ab.

Die Saprophyten schliefsen sich eng an gewisse Parasiten in dieser Hinsicht an. So haben ja Pflanzen vom Typus der Monotropa eine ungemein rudimentäre Haube (Kamieński I sp. 454 ff.), die selbst nur einschichtig sein kann, und bei anderen wie Coralliorrhiza und Epipogon ist vollständig die Wurzelbildung unterdrückt.

Interessanter für uns werden nun aber die Fälle sein, wo noch normal gebaute Wurzeln vorkommen, wie z. B. bei den Piroleen. Němec (IV pag. 119) hat Pirola rotundifolia L. untersucht und gefunden, dafs ein Geotropismus hier nicht mehr ausgeprägt ist und dementsprechend auch in der Haube bewegliche Stärke fehlt. Ich

selbst studierte genauer die in der Rheinebene bei Schwetzingen, Walldorf etc. in sandigen Kiefernwäldern häufige Pirola chlorantha Swartz. Von den langen, ziemlich oberflächlich kriechenden, glänzend weifsen Ausläufern gehen spärliche Wurzeln ab, die nach verschiedenen Richtungen orientiert sind, nur sah ich trotz des sandigen Bodens keine direkt nach aufwärts gewachsenen. Einige Würzelchen waren ziemlich straff, mit der Spitze nach abwärts gerichtet, andere mehr geschlängelt und unregelmäfsig gekrümmt. In ihrem Habitus erinnerte das Wurzelsystem etwas an das vorher besprochene vom „Typus Epimedium“. Die Haube war ganz mit feinkörniger Stärke erfüllt, Statolithen fehlten in allen Wurzeln, auch in den abwärts gehenden.

Wie Pirola konnte ich auch die gleichfalls zu den Pirolaceen gehörende Chimophila umbellata Nutt. von der nämlichen Lokalität untersuchen. Die Würzelchen sind hier noch bedeutend feiner als bei voriger; Statolithen fehlten überall vollkommen.

Schon Němec (IV pag. 119) hat gewisse Umwandlungen der Wurzeln studiert, die dadurch ihren eigentlichen Wurzelcharakter ganz verloren haben, so die Bakterienknöllchen der Leguminosen und die von Reinke 1873 zum ersten Male genauer beschriebenen eigenartigen Auswüchse der Cycadeenwurzeln (zusammenfassende Darstel-

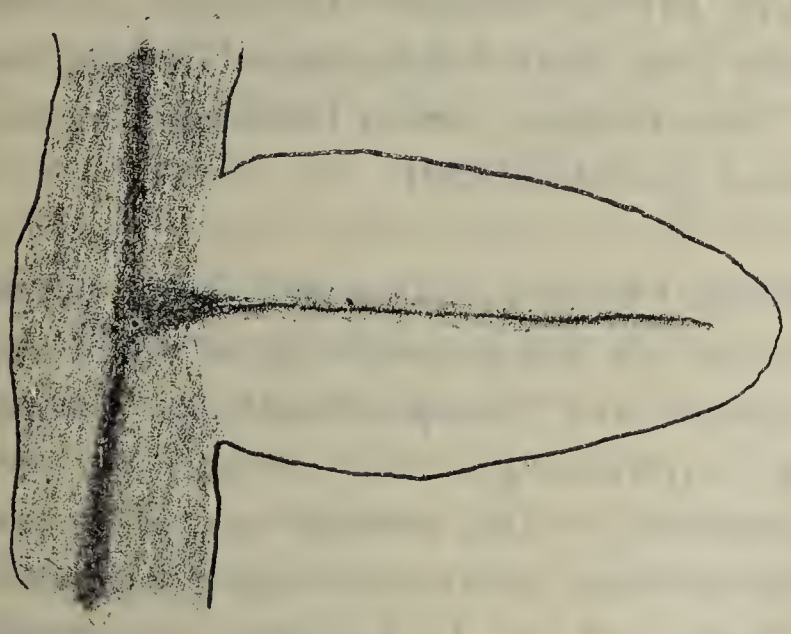


Fig. 13. Aesculus Hippocastanum. Haubenlose Kurzwurzel; in der Mitte nur ein Gefäfsbündelstrang angedeutet.

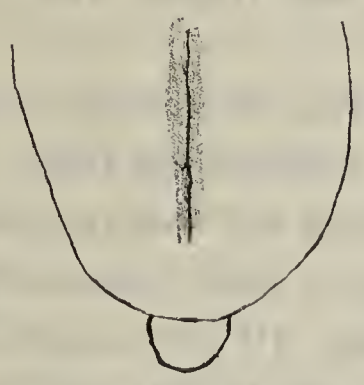


Fig. 14. Aesculus Hippocastanum. Kurzwurzel mit Ansatz zu einer nachträglichen Haubenbildung.

lung siehe bei Goebel IV pag. 483, eine neuere genaue anatomische Beschreibung bei H. W. Pearson I pag. 480—482), die Němec an Ceratozamia robusta Miqu. (= C. mexicana Brongn.) und C. fuscata (Aut?) untersuchte. In beiden Fällen sah er keine Statolithen, während

z. B. in den Hauben normaler Triebwurzeln an genannten Cycadeen Stärke in Statolithenform reichlich vorhanden war. Stärke fehlt auch den warzenförmigen, wohl nicht geotropischen Gebilden an den Wurzeln von Podocarpus chinensis Sweet (= P. macrophylla D. Don).

Von Interesse schienen mir die in diese Kategorie zu rechnenden haubenlosen Würzelchen von Aesculus Hippocastanum L. zu sein, die nach den Untersuchungen von Klein und Szabó (I) und Waage (I) sich normal adventiv an dem Wurzelsystem genannter Pflanze finden. Schon die ersten Beobachter sahen dabei Übergänge zu normalen Seitenwurzeln (Taf. V Fig. 6. u. 7).

Ich liefs die Aesculus-Samen im Januar in feuchten Sägespänen keimen, die ausgekeimten Pflänzchen wurden dann bald in Erde auf dem Boden eines Gewächshauses ausgepflanzt. Ende Juni fand ich die „Kurzwurzeln“, wie man die fraglichen Gebilde bezeichnet hat, in grofser Menge nach allen Seiten orientiert und zweifellos ohne geotropische Empfindlichkeit. Fig. 13 soll uns eine Skizze von ihrer Lagerung und Form geben; in der Mitte ist ein Gefäfsbündelstrang angedeutet. Die Parenchymzellen sind ziemlich klar mit nur wenig Inhalt; Stärke fehlt vollkommen.

Zuweilen findet sich eine Art Haube an ihrer Spitze, die aber immer erst nachträglich gebildet und durch einen deutlichen Einschnitt am Grunde (siehe Fig. 14) als späteres Anhängsel gekennzeichnet wird. Auch hier macht sich stets Stärkemangel bemerkbar; dagegen sind die „normalen“ Seitenwurzeln erster Ordnung von Aesculus mit Haube und Statolithen gut entwickelt.

Bei den bisher behandelten Pflanzen hatten wir allen Grund, einen bestimmten Reiz, der stärker als der geotropische ist und dessen Reaktion bei vorhandener Sensibilität und Perception nicht zur Geltung kommen läfst, auszuschliefsen; natürlich gilt dies nur mit der oben auf pag. 10 gemachten Einschränkung. Nun kennen wir aber auch Reize, die hydro- und traumatotropischen, bei denen eine geotropische Sensibilität durchaus erhalten bleibt und nur die Reaktion unterdrückt wird. Ob, wie dies für den Lichtreiz speziell von Stahl (I) festgestellt wurde, auch eine „Umstimmung“ der geotropischen Sensibilität vor sich geht oder nicht, interessiert uns hier weniger. Vielmehr ist die Hauptsache für uns die: Funktioniert der Statolithenapparat noch in hydro- oder traumatotropisch gereizten Wurzeln?

Nach der alten Sachs'schen (I) Angabe liefs ich Maissamen auf einem schräg hängenden Siebe, das mit feuchten Sägespänen

angefüllt war, keimen und sah natürlich schon in wenigen Tagen, dafs die meisten der austretenden Wurzeln nicht mehr nach dem Erdmittelpunkt, sondern nach der feuchten Fläche sich wandten. Daneben beobachtete ich ganz dasselbe, wie jüngst noch Noll (IV pag. 375), dafs viele unerklärliche individuelle Abweichungen da waren und manche Würzelchen sich nicht durch den Hydrotropismus merklich beeinflussen liefsen.

Die Stärkekörner in der Columella der Haube waren in jedem Falle völlig normal gelagert und als schwere Körper passiv auch in der neuen Stellung in den physikalisch unteren Teil der Zelle gefallen. Dies stimmte gut mit unseren Kenntnissen über die Nichtbeeinflussung der geotropischen Perception durch Hydrotropismus überein.

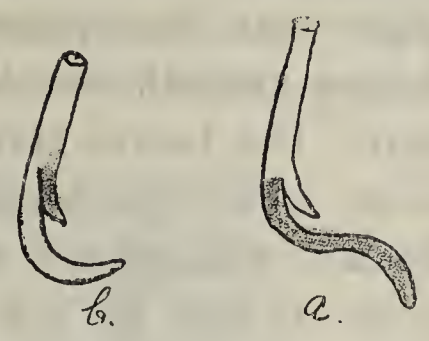


Fig. 15. Vicia Faba. Wurzelspitze so angeschnitten, dafs die Columella unverletzt blieb. In *a* der Lappen mit, in *b* der ohne Columella besser gewachsen. Ersterer nach 48 Stunden mit geotropischer Reaktion, letzterer ohne dieselbe.

Hydrotropische Einflüsse spielen wahrscheinlich im Boden eine sehr grofse Rolle, wenn auch physiologisch exakte Untersuchungen, wohl bedingt durch die Schwierigkeit einer Versuchsanstellung, noch nicht zu existieren scheinen. Ein Beispiel, wie wichtig z. B. auch für den praktischen Züchter die Kenntnis davon sein kann, in welchem Umfange gewisse Wurzeln hydrotropisch ablenkbar sind, finde ich bei F. M. Guillon (I pag. 589—591). Nach diesem Autor verlaufen nämlich bei der Weinrebe je nach Spezies, Varietät oder Rasse die Wurzeln in verschiedener Richtung schräge im Boden. So gibt es einige, die immer vertikal wachsen und von der oberflächlichen Feuchtigkeit nicht abgelenkt werden; der Winkel, den sie mit der Vertikalen machen, ist z. B. nur etwa 20°. Andere dagegen haben solche von 75—80°, sie verlaufen also sehr flach. Die praktische Nutzanwendung würde in unserem Falle, was das Pflanzen in verschiedenen Böden anlangt, auf der Hand liegen.

Als zweites Beispiel wollen wir den Einflufs der traumatotropen Krümmungen auf den Statolithenapparat untersuchen, ein Thema, das namentlich von Němec (II) schon behandelt ist. Die Einwirkung der Verwundungen auf die geotropische Reaktion ist in der letzten Zeit gleichfalls von einer Reihe von Forschern studiert worden; ich will hier nur die schöne Arbeit von Miehe (I) nennen, in dem sich auch die weitere Literatur findet.

Schon oben erwähnten wir, dafs, wenn von der Columella nur ein Teil weggenommen wird (Němec VI), nach kurzer Zeit auch wieder Reaktion erfolgt, während eine solche unterbleibt, wenn die ganze Haube abgeschnitten wird und erst wieder eintritt, wenn Stärkekörner, die als Statolithen funktionieren können, aufs neue erzeugt sind.

Wenn ich einen Längsschnitt annähernd in der Mitte der Haube durchführte, diese also spaltete, mufsten durch den Wundreiz und die hervorgerufene Plasmaströmung rein mechanische Umlagerungen der Stärkekörner zustande kommen, so dafs diese diffus durch die ganze Zelle verteilt wurden. Schon Němec gibt an, dafs in diesem Falle eine Perception (nach unserer Theorie) und, was wir mit den Augen kontrollieren können, natürlich auch eine Reaktion gehindert wird. Die beiden Hälften krümmen sich vielmehr zunächst meist nach oben, wobei Spannungsdifferenzen, auf die wir weiter nicht eingehen können, mafsgebend sind. Betont mufs noch werden, dafs nach Němec (II pag. 217) nur die Perception unmöglich gemacht wird, nicht etwa auch die geotropische Empfindlichkeit (wenigstens bei einigen daraufhin studierten bestimmten Pflanzen) verändert wird.

Wurde nun der Schnitt aber so geführt, dafs die Statolithen in der Columella nicht durch den Wundstock beeinflufst wurden, indem nur die alleräufsersten Partien angeschnitten wurden, so trat auch, falls nur der Vegetationspunkt noch getroffen war, trotzdem eine traumatotrope Krümmung ein, wie dies in Fig. 15 schematisch dargestellt ist. In einem Falle (*a*) war dabei der columellalose Lappen ganz flach abgeschnitten; es wuchs der die Columella behaltende Teil dann kräftig weiter und nach einer anfänglichen Krümmung war nach 48 Stunden, als ich den Versuch beendigte, der energischer gewachsene Teil deutlich geotropisch. Bei der zweiten Wurzel (*b*) hatte ich den Schnitt aber so schräg geführt, dafs zwar die Columella unverletzt blieb, dafs aber der columellalose Teil doch besser in Verbindung mit dem Wurzelgewebe blieb und energisch wuchs, während der andere sein Wachstum sistiert hatte. In der gleichen Zeit wie in 15 *a* war, wie man sieht, der weitergewachsene Wurzellappen noch nicht geotropisch reaktionsfähig geworden. — So überflüssig vielen vielleicht diese beiden Versuche erscheinen mögen, dokumentieren sie doch wieder aufs neue auf sehr einfache Weise die Bedeutung des Statolithenapparates.

Anhangsweise möchte ich noch auf die Photographie in Fig. 16 aufmerksam machen. Bei *a* war die Hauptwurzel abgefault, zwei Nebenwurzeln infolgedessen zum Austreiben veranlafst, die aber (durch

irgendwelchen Wundreiz?) nach aufwärts gegangen waren. In *b* und *c* dagegen hatte ich die Wurzel in der Mitte der Columella gespalten und eine Hälfte entfernt; es wurden so energische traumatische Krümmungen dadurch hervorgerufen, dafs noch nach 3—4 Tagen die Spitzen der Wurzeln nach oben orientiert waren.

Wird auch in den von uns behandelten Fällen nach Němec die geotropische Empfindlichkeit nicht herabgesetzt oder nicht verändert, so kennen wir doch gewisse schon oben angeführte Verwundungen, durch die in benachbarten Organen, z. B. in Seitenwurzeln oder -Trieben, eine „Umstimmung“ hervorgerufen wird. Auf pag. 8 haben wir die Bedeutung solcher Fälle für die Statolithentheorie schon behandelt. Hier wäre noch zu erwähnen, dafs nach Noll (IV pag. 417)

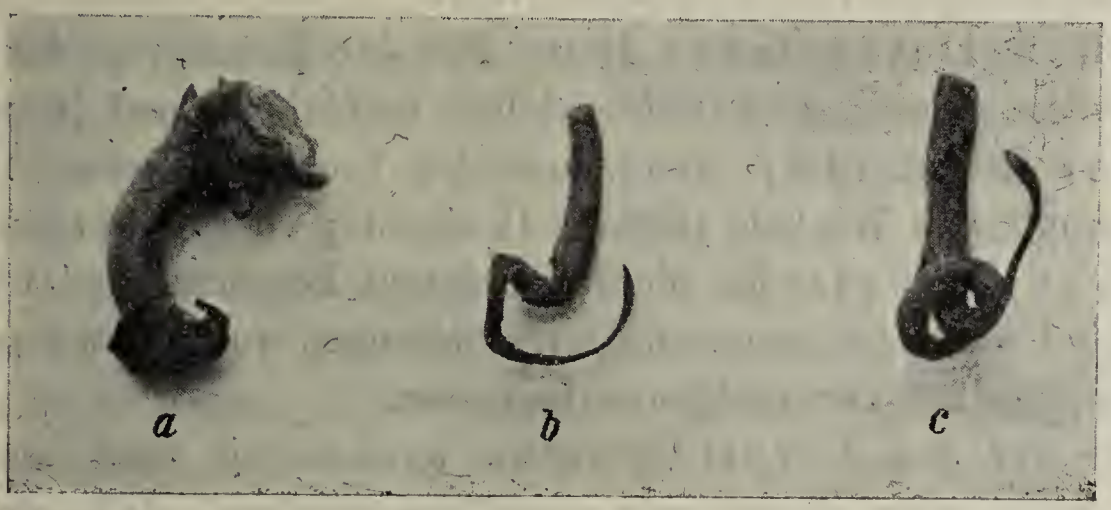


Fig. 16. Vicia Faba. Photographien von traumatotropisch gereizten Wurzeln; bei *a* war dies durch Abfaulen der Hauptwurzel, bei *b* und *c* durch Spaltung der Wurzelspitze zustande gekommen.

auch schon blofse Krümmungen der Hauptwurzeln etwas ähnliches hervorrufen. Ob der Autor freilich mit der Annahme einer besonders wirkenden „Exotropie“ im Rechte ist, die auch für längere Dauer die geotropische Reaktion hemmen (oder vielleicht auch die geotropische Sensibilität umstimmen kann?), darüber gehen die Meinungen zurzeit noch stark auseinander (Noll IV, Czapek II u. a.).

Über die Beeinflussung von geotropischer Reaktion und Perception bei invers gestellten Wurzeln hat Němec wieder einige Angaben gemacht. Er fand, dafs die Wurzeln von der vertikalen in eine plagiotrope Stellung übergehen und wollte anfangs nur eine Umstimmung in der Sensibilität annehmen (III); später (VI pag. 49) meinte er, dafs daneben noch der Autotropismus gegen eine scharfe Herabkrümmung der äufsersten Wurzelspitze arbeitet. Ich habe dieses vielleicht dankbare Thema nicht weiter verfolgt, weil Němec eine gröfsere Publikation darüber vorbereitet.

Von Interesse ist vielleicht noch eine Notiz von Duchartre (I pag. 266). Ein Same von Phaseolus multiflorus W., der umgekehrt, also mit der Radicula nach oben, gelegen hatte, liefs diese auch genau so austreiben, und zwei Monate lang konnte man beobachten, dafs die Wurzelspitze gerade aus dem Boden herausgewachsen war, ohne eine positiv geotropische Krümmung zu zeigen. Nebenwurzeln blieben nur als Höcker sichtbar. Es ist dies ein Fall, bei dem durch irgend einen „Zufall" eine geotropische Reizbarkeit nicht ausgebildet zu sein scheint, vielleicht auch der Perceptionsapparat unnormal war. Jedenfalls ist es merkwürdig, dafs sich eine solche Inversstellung so lange erhalten kann. Wir werden etwas ganz ähnliches für die Hauptwurzel von Trapa später „normal" kennen lernen. Darum scheint mir dieses Beispiel von doppeltem Wert.

Dafs heliotropische Reize bei der Bewegung der Wurzel im Erdboden keine grofse Rolle spielen, ist einleuchtend (s. besonders Wiesner II pag. 79 ff.), wenn auch bei Lichtzutritt eine Änderung des geotropischen Winkels (Stahl I) eintritt; ebenso werden für gewöhnlich rheotropische nicht in Betracht kommen, und thigmotrope sind nach den neueren Untersuchungen von Newcombe (I) nur als Spezialfall der vorigen aufzufassen.

Nur auf den Aerotropismus werden wir noch einzugehen haben. Schon oben hatten wir allerdings gesehen, dafs ein besonderer aerotropischer Reiz bereits durch Bennett (I) für die gewöhnlichen Erdwurzeln als fehlend nachgewiesen ist, dafs vor allem die Molisch'schen (I) Angaben besser auf Hydrotropismus zurückgeführt werden. Aber die Erscheinung der „Pneumathoden", die nach Goebel (I, II), Jost (I), Karsten (I) u. a. bei manchen Landpflanzen, wenn sie irgendwie mit Wasser in Berührung treten, und vor allem bei den „Mangrove"-Bäumen vorkommen, könnten ja wirklich, wie Jost es wollte, durch Aerotropismus bedingt sein. Es klang ja zunächst auch ganz plausibel, dafs eine normale positiv geotropische Reizbarkeit doch darum vorhanden sein könne, die nur durch die „aerotropische" überwunden würde. Aber Karsten (I pag. 49) wies experimentell für gewisse Mangrovepflanzen nach, dafs hier ein negativer Geotropismus im Spiele ist, also ein besonderer Aerotropismus entbehrlich wird. Inwiefern freilich ein bestimmtes gröfseres Sauerstoffbedürfnis, die veränderte Beleuchtung oder vielleicht auch noch andere Ursachen (s. a. Pfeffer I pag. 563, 586) diese geotropische Empfindlichkeit beeinflussen, wäre erst noch zu entscheiden. Ja es ist auch noch durchaus nicht sicher, ob alle Pneumathodenwurzeln den-

selben negativen Geotropismus wie Karstens Versuchspflanzen besitzen. Wenn Wieler (I) die Atmungsfunktion dieser nach aufwärts gehenden Wurzeln (speziell bei Palmen) leugnet, so beachtet er einmal nicht, dafs von Karsten für Bruguiera eriopetala Wight die Atmungsfunktion wohl unzweifelhaft nachgewiesen ist (I pag. 41—46), ja er zitiert diesen Autor nicht einmal, und auch sein sonstiger Haupteinwand erscheint mir nicht glücklich. Es fiel ihm nämlich auf, dafs gewisse analoge Gebilde bei Palmen stets einen vertrockneten Eindruck machen (Wieler I pag. 514). Wenn er dagegen meint, dafs das Auftreten genannter Wurzeln, wie wir sie namentlich bei gewissen im Wasser kultivierten Landpflanzen sehen, auf einen „Reiz" vom Wasser zurückzuführen sei, ähnlich wie bei Populuszweigen, die in Wasser gestellt werden, die bekannten hyperhydrischen Gewebe entstehen, so halte auch ich letzteren Gedanken für glücklich. Ich glaube nun aber, dafs nichts die Wurzeln, die durch einen bestimmten Reiz entstanden sind, zu hindern braucht, sekundär in den Dienst der Atmung zu treten, wo dies das Medium zuläfst, in dem sie wachsen (Mangrove). Wo aber die Feuchtigkeit zur dauernden Erhaltung nicht ausreicht (vertrocknete Palmenwurzeln in Gewächshäusern), ist eine Atmung natürlich nicht möglich, während sie in der natürlichen Heimat der Pflanzen (an Wasserläufen, feuchten Niederungen u. dgl.) in Kraft treten könnte.



Fig. 17. Phoenix canariensis. Über die Erdoberfläche gewachsene „Pneumathode".

Ganz für meine Ansicht sprechen die Beobachtungen von Karsten (I pag. 58): „Sehr häufig finden sich auch der Anlage nach gleichartige Organe für andere Funktionen ausgebildet" und „es ist die Fähigkeit der leichten Wurzelbildung von diesen Pflanzen in verschiedener Weise nutzbar gemacht." [1])

Ich hatte Gelegenheit, bei Phoenix canariensis Hort. die genannten Bildungen zu studieren.[2]) Ein in einem grofsen Kübel kultiviertes Exemplar hatte in der von Jost zuerst beschriebenen Weise eine Menge aus dem Boden heraustretender weifser bis bräunlichgelber, aufrecht wachsender Wurzeln, während zwei Exemplare in kleineren

---

1) So wird bei einigen Palmen, wie Iriartea und Acanthorrhiza, die Wurzel nach Abwerfen der Haube zu einem Dorne umgewandelt (siehe auch Friedrich I). Eine ähnliche Metamorphose findet sich bekanntlich bei der Ameisenpflanze Myrmecodia. Diese Dornen sind dann natürlich nicht mehr geotropisch reizbar.

2) Die gleichen Wurzeln fand ich auch bei einer Phoenix tenuis Versch. var. glauca, doch waren sie hier alle vertrocknet oder dem Vertrocknen nahe.

Töpfen solche oberirdische Wurzeln nicht aufwiesen. Von den betreffenden negativ geotropischen Wurzeln der ersten Pflanze waren diejenigen, die an feuchten Stellen gewachsen waren, noch ganz turgescent und lebenskräftig, die an trockneren Partien des Kübels dagegen zum Teil ganz, zum Teil nur an der Spitze verdorrt. Die Epidermis war fast überall geplatzt und hing mitsamt der Haube wie eine Mütze über der Spitze (Fig. 17, siehe auch die Abbildung bei Al. Richter I Taf. X Fig. 37). Letztere hatte aber ganz gesunde Zellen an den frischen Wurzeln und in allen sah ich in der Columella der Haube Stärkekörner, die einen völlig normalen Statolithenapparat darstellten, also natürlich im physikalisch unteren Teil der Zelle, d. h. in der morphologisch oberen Hälfte lagen.[1])

An anderen Wurzeln hing bisweilen die Haube in Fetzen herab, während sie bei einer dritten Kategorie schon ganz abgeworfen war.

Nach Karsten existieren übrigens (I pag. 56) nicht nur solche negativ geotropische, aus dem Erdboden tretende Wurzeln, sondern bei einigen Pflanzen finden sie sich auch am Stamme, so in den Blattachseln von Eugeissona triste Griff., Sagus amicarum H. Wendl., Metroxylon-Arten, Raphia Ruffia Mart. (= R. pedunculata Beauv.), wie auch bei einigen Pandanus und Ravenala madagascariensis J. F. Gmel. Auch hier aber waren die Blattachseln erfüllt mit „feuchter Erde, Humus oder Schlamm“, die alle Ritzen zwischen den einzelnen Blattbasen durchdringen und ausfüllen.

Auf die eigentlich hier anzuschliefsenden „Pneumathoden“, die bei so manchen Wasserpflanzen (Jussieua) oder anderen nur zuweilen in Wasser kultivierten (Saccharum, Cyperus) auftreten, werden wir im Anschlufs an die Betrachtung der Wasserwurzeln einzugehen haben. Dafs wir die Besprechung unserer Palmenwurzeln übrigens von der bei Leontice usw. abtrennten, hat seinen Grund darin, dafs hier zwei verschiedene Medien (Erde und Luft) vorhanden sind, was dort nicht der Fall war, ganz abgesehen davon, dafs wir einen besonderen, durch das Wasser hervorgerufenen Reiz annehmen können, für den uns vorher Anhaltspunkte fehlten.

Wie weit schliefslich die an Pflanzen in Blumentöpfen mitunter zu machende Beobachtung in dies Kapitel gehört, dafs einige Wurzeln ganz oberflächlich gehen oder auch aus der Erde hervortreten, bliebe näher zu studieren. Ich sah es besonders schön einmal an einem Topf mit Caladium bicolor Vent. Wohl waren die Wurzeln deutlich

1) Al. Richter (I) erwähnt in seiner genaueren anatomischen Beschreibung nichts von der Stärke.

aus der Erde herausgewachsen, doch hatten sie alle die Spitze nach abwärts gebogen. In der Columella waren typische Statolithen, während die Stärke in den seitlich gelegenen Teilen der Haube unregelmäfsig lag.

Hatten wir bislang nur das Verhalten von Erdwurzeln behandelt, und waren wir nur zum Schlufs des vorigen Abschnittes auch zu solchen übergegangen, die teilweise „Luftwurzeln“ geworden sind, so wollen wir uns jetzt zu den Wasserwurzeln wenden.

Dafs sehr viele sowohl von den festgewurzelten als auch von den aus Blattachseln entspringenden adventiven Wurzeln, die nicht bis zum Boden gelangen, genau so geotropisch reagieren wie die Erdwurzeln, wissen wir. So führt ja Němec (IV) gerade als besonders schönes Beispiel für seine Theorie die Wurzeln von Nasturtium amphibium R. Br. (= Roripa amphibia Bess.) an.

Veronica Anagallis L. entwickelt bekanntlich in grofser Menge Adventivwurzeln, die alle für gewöhnlich unter bestimmtem „Eigenwinkel“ nach abwärts gehen. Ich sah in einem Falle eine Wurzel eine ziemlich weite Strecke horizontal gewachsen, und eine anatomische Untersuchung zeigte mir in der Haube die Stärkekörner noch durchaus unregelmäfsig, während bei den übrigen positiv geotropisch reagierenden gleichlangen schon deutliche Statolithen waren. Auch hier, wie bei den Nebenwurzeln von Vicia, den jungen Adventivwurzeln von Poa, Festuca etc. kann es somit eine längere Zeit dauern bis geotropische Reaktion und wohl auch genügende Perception erfolgt.

Weiterhin waren mir einige Exemplare von Cicuta virosa L. von Interesse, die in ganz flachem Wasser im hiesigen botanischen Garten kultiviert wurden. Sie hatten lange, horizontalgehende Adventivwurzeln bis zu einer Länge von 11 cm getrieben. Auch hier war der Statolithenapparat noch nicht vollständig. Dies war dagegen der Fall, wenn die Wurzelspitzen endlich positiv geotropisch in den Boden eindrangen.

Von viel gröfserer Bedeutung mufsten für uns aber gewisse Wurzeln sein, die bei manchen mono- und dicotylen Wassergewächsen an der Sprofsbasis oder an bestimmten Knoten entspringen und frei im Wasser schwimmen. Goebel (IV pag. 478) meint in seiner Organographie, dafs sie z. B. bei Pistia, Pontederia, Hydrocharis nicht mehr geotropisch seien. Es wäre übrigens daran zu erinnern, dafs bei manchen Wasserpflanzen die Wurzelbildung ganz unterdrückt ist,

und zwar bei Salvinia, Wolffia, Ceratophyllum, Utricularia, Aldrovandia und einigen Podostemaceen.

Ich untersuchte zunächst Eichhornia crassipes Solms (= E. speciosa Kunth) und zwar eine noch recht junge Wurzel.[1]) Nur in der Columella waren einige Stärkekörner und zwar wie Fig. 18 zeigt, nur in zwei Zellschichten in überaus geringer Zahl und ohne eine gesetzmäfsige Lagerung. In einer älteren Wurzel (Fig. 19) steigert sich zwar ihre Menge, doch bleiben sie feinkörnig und „willkürlich“ orientiert. Ein Statolithenapparat wird also offenbar gar nicht mehr entwickelt. Dafs sich trotzdem nur in der Columella Stärke findet, ist wohl als Erbteil von Vorfahren mit geotropisch reagierenden Wurzeln anzusehen.

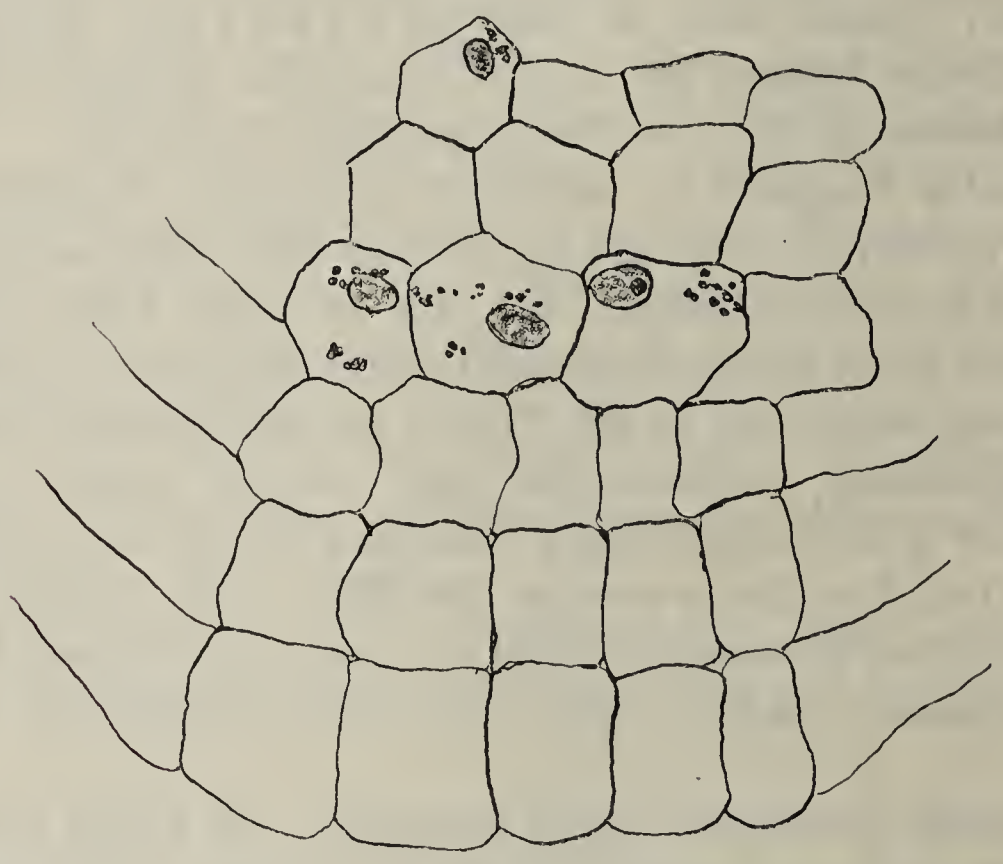


Fig. 18. Eichhornia crassipes. Mittlerer Teil einer jungen Wurzel. Stärkekörner noch ungemein wenige und unregelmäfsig in der Zelle verteilt.

Weiterhin studierte ich Pistia stratiotes L.; auch hier entspringen die Wurzeln büschelförmig wie bei Eichhornia, und ein Unterschied in der Lage ist äufserlich von jenen nicht erkennbar. Trotzdem liegen, wie Fig. 20 zeigt, die Stärkekörner wie Statolithen; da die

1) Diese sowie Pistia u. a. sind, worauf Goebel (III T. II pag. 291 und IV pag. 470) hinweist, haubenlos im strengsten Sinne des Wortes; sie besitzen nur eine „poche digestive“ van Tieghems. Für unsere Zwecke kommt der Unterschied nicht in Betracht. Dafs diese „Hauben“ übrigens später oft abgeworfen werden und damit auch die vorhandenen „Statolithen“ verloren gehen, dürfte unwesentlich sein, nachdem die Wachstumsrichtung der Wurzel erst festgelegt ist (ähnliches sahen wir ja auch schon bei Phoenix).

Wurzel schräg gewachsen war, befinden sie sich auch in einer Ecke der Zelle. Entweder könnte hier also die geotropische Sensibilität eher abgenommen haben wie die Ausbildung des Statolithenapparates, oder aber es ist nach der Theorie noch ein schwacher Geotropismus vorhanden.

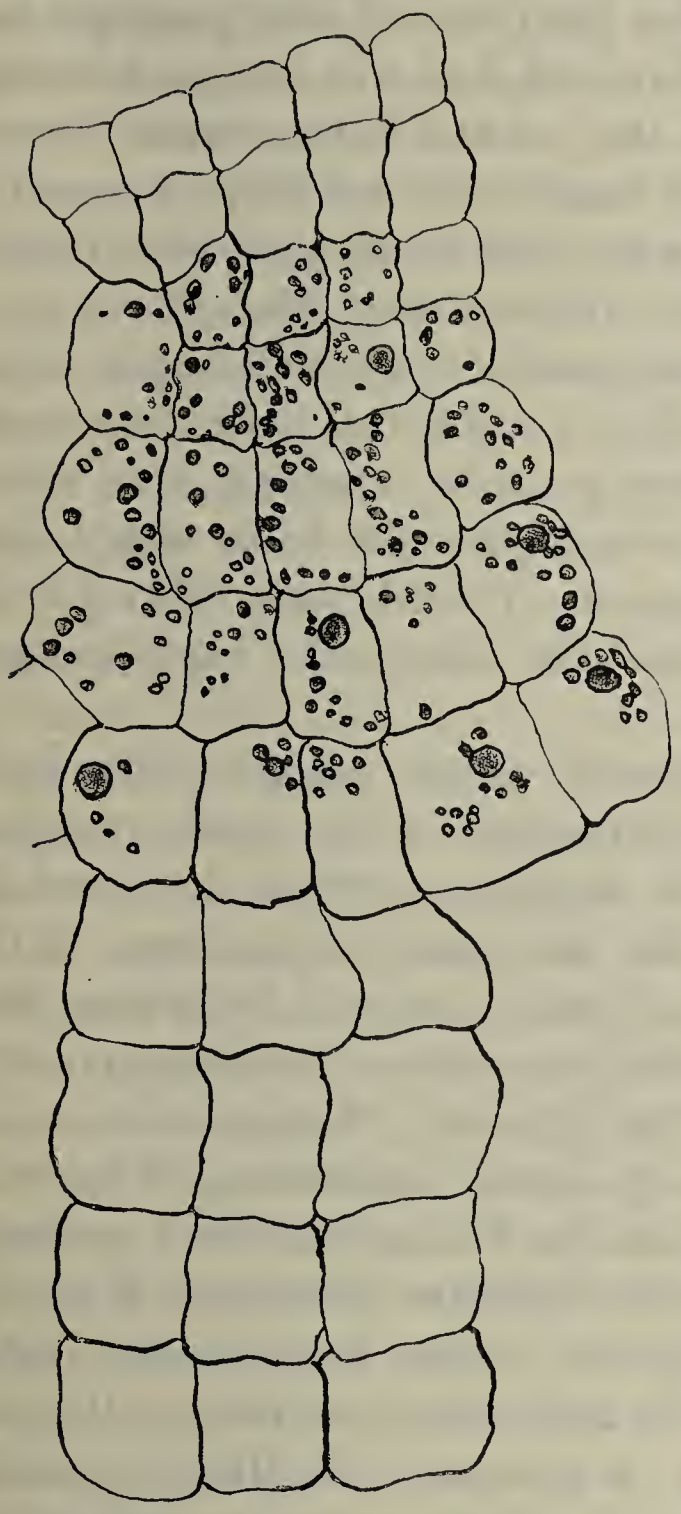


Fig. 19. Eichhornia crassipes. Desgl. wie Fig. 18 von einer alten Wurzel. Die Stärke hat sich zwar sehr vermehrt, ist aber nirgends in den unteren Teil der Zelle gesunken.

Um auch eine Dicotyle heranzuziehen, wählte ich das noch mit ziemlich ähnlichen Wurzeln wie das vorige versehene Nelumbium speciosum Willd. Nur findet sich hier auch schon die Spitze deutlich senkrecht abwärts gekrümmt; es macht sich also äufserlich die Andeutung einer geotropischen Reaktion bemerkbar. Anatomisch wäre zu bemerken, dafs eine Columella nicht abgegrenzt war, vielmehr die ganze Haube gleichmäfsig mit Stärkekörnern erfüllt ist. In den mittelsten Schichten lagen sie ganz einem Statolithenapparat entsprechend, an den Seiten mehr unregelmäfsig durch die ganze Zelle



Fig. 20. Pistia stratiotes. Wurzel mit Statolithen versehen.

verteilt, wenn auch mit Bevorzugung der physikalisch unteren Hälfte.

Azolla caroliniana Willd. verhält sich nach Němec (IV pag. 115) ganz normal, indem man nach abwärts gehende Wurzeln mit typischen Statolithen in der Haube vorfindet.

Offenbar kann man diese vier Pflanzen: Eichhornia, Pistia, Nelumbium, Azolla in eine Reihe stellen, die uns schön zeigt, wie möglicherweise der Geotropismus der Wurzeln verloren gegangen ist.

Aus der vorhandenen Literatur mufs ich noch ein interessantes Beispiel dafür anführen, dafs in der Hauptwurzel eine geotropische Reaktion ganz unterdrückt werden kann (ähnlich wie der geschilderte abnorme Fall bei Phaseolus), diese aber in den Nebenwurzeln erster Ordnung sehr schön zutage tritt. Es handelt sich um Trapa natans L. Die Hauptwurzel geht bei der Krümmung hier direkt nach oben (siehe Reinke I, Wittrock I pag. 352, Kerner I pag. 83, „die ganze Pflanze ist sozusagen auf den Kopf gestellt"), sie bleibt ganz rudimentär und bildet vor allem keine Haube mehr aus. Allerdings wird nach Reinke noch ein Versuch dazu gemacht: einzelne, aber nicht einmal den Scheitel einnehmende Dermatogenzellen teilen sich durch Tangentialwände. Sehr selten kann die Wurzel nach Wittrock auch ein wenig wachsen, macht dann aber eine starke bogenförmige Biegung nach unten.

Die Seitenwurzeln erster Ordnung zeigen dagegen alle eine schöne Haube und wie ich mich überzeugte, waren auch typische Statolithen in ihr. Die äufsersten Schichten werden in ziemlich rascher Folge abgestossen, auch bei der damit verbundenen Zelldegeneration traten aus den braunen Fetzen noch mit Jodfärbung die blauen Stärkekörner hervor. Sie werden also nicht vorher aufgebraucht.

Ebenso wie „Pneumathoden" bei Phoenix, Mangrove etc. vorkommen, finden wir solche auch an gewissen amphibischen Pflanzen, die gewöhnlich auf dem Lande lebend, im Wasser kultiviert werden. Jost (I sp. 601) hat solche senkrecht aufwärts wachsende Wurzeln bei Saccharum officinarum L., Cyperus textilis Thunbg. und Luffa amara Roxbg., Goebel (II sp. 717) desgleichen bei Rumex Hydrolapathum Hds., Nymphaea, Lotus u. a. gesehen. Für Rumex speziell wird angegeben, dafs vielfach an der Spitze eine bogenförmige Abwärtskrümmung zu bemerken sei und auch Jost sagt (I pag. 638) für Luffa, dafs „die Wurzel beim Eintritt ins Wasser ihren seitherigen positiven Geotropismus nicht aufgibt, vielmehr sind die Vegetationspunkte sämtlich nach unten gekrümmt und erst die ausgewachsenen biegsamen Teile werden durch ihr geringes spezifisches Gewicht bis direkt unter die Wasseroberfläche gehoben".

Ich konnte die erwähnte Erscheinung an Cyperus Papyrus L. studieren. Während an einem auf dem Lande kultivierten Exemplar solche Bildungen stets unterblieben, waren sie schön zu beobachten

an einem, das im Warmwasserbassin gehalten wurde. Von den unter dem Einfluſs des Wasserreizes neugebildeten, sich über die Topferde erhebenden Wurzeln gingen drei annähernd senkrecht in die Höhe, erreichten aber nirgends den Wasserspiegel. Daſs sie unter Umständen wie bei den Palmen und Mangrovepflanzen, wenn sie bis nahe der Wasseroberfläche kommen, auch in den Dienst der Atmung gestellt werden können, dürfte nicht weiter wundernehmen. Aufserdem entsprangen der Pflanze aber noch einige andere Wurzeln, die anfangs nach aufwärts gegangen waren, dann aber unter verschiedenem Winkel nach abwärts sahen, nicht nur, wie bei dem Goebel'schen Rumex, mit der Spitze. Sie waren kräftiger als die drei nach oben gehenden entwickelt. In ihren Hauben waren in der Columella entweder noch grofse Stärkekörner, die im physikalisch untersten Teile der Zelle lagen, oder aber die Calyptren waren schon etwas degeneriert und im Begriff abgeworfen zu werden. Das letztere gilt auch für die drei „negativ geotropischen" Wurzeln. Die Zellen waren hier alle gebräunt, Stärke zwar noch vorhanden, aber da die Zellen nicht mehr lebenskräftig waren, wohl auch ohne Funktion. Die Epidermis hing bereits in Fetzen wie bei einigen der studierten Palmen herunter. Das ganze flottierende Wurzelsystem zusammen erweckte den Eindruck, als ob hier eine noch nicht ausgesprochene negativ geotropische „Umstimmung" zustande gekommen sei, vielmehr die Pflanze, wenn ich so sagen darf, „sich erst auf dem Wege dazu befindet".[1]) Bei Leontice glaubten wir ja etwas ganz ähnliches annehmen zu dürfen.

Im Gegensatz zu Cyperus haben wir nun bei Jussieua gewisse Wurzeln, die ausnahmslos steil senkrecht aufwärts gingen. H. Schenck (I) hat bekanntlich in seiner Arbeit über das Aerenchym genauer auf diese aufmerksam gemacht, die er im Anschluſs an die Jost'schen Funde als „aerotropische" ansieht. Ich hatte Gelegenheit, solche Bildungen bei J. repens L. und J. suffruticosa L. (= J. salicifolia H. B. et K.) zu untersuchen. Die Wurzeln erreichten bei ersterer den Wasserspiegel, bei letzterer nicht; sie waren sehr schlaff und

1) Wie hier das Wasser als Reiz, so kann schon in anderen Fällen sehr feuchte Luft wirken; Duchartre (zitiert bei Sachs II pag. 634) beobachtete nämlich bei Hortensia, Veronica Lindleyana u. a. sonst, daſs hier Wurzeln oberhalb der Erde aus dem Stengel hervorbrechen und horizontal oder schwach nach unten gewendet in der Luft fortwachsen. Sachs meint, daſs zum Teil daran Mangel an Geotropismus, in manchen Fällen ein Nichtzurgeltungkommenlassen durch Hyponastie schuld sei, wohl auch, wie wir dies schon oben erwähnten, durch das Verweilen in Luft ein Unterschied gegenüber dem in Erde bedingt ist. Über eine eventuelle „Umstimmung" spricht Sachs noch nichts.

wurden nur „passiv durch den Zug der in ihnen enthaltenen Luft nach oben in vertikaler Richtung gehalten“. Das Parenchymgewebe hatte sehr viele lufterfüllte Intercellularen. Die Epidermis war häufig wieder gesprengt, eine Haube befand sich an allen noch daran, während Schenck sah, dafs sie bei J. repens L. var. grandiflora (Mich.) Mart. schon frühzeitig abgeworfen wird. Wir finden in ihr viel Stärke, wie Fig. 21 zeigt, auch in Statolithenart gelagert. Die alleräufsersten Zellen besafsen fast gar keinen Inhalt mehr. Sehr störend war bei der Beobachtung die Luft in den Intercellularen, die ich immer erst durch Einlegen der Schnitte für eine Minute in Alkohol wegnehmen mufste. Bei den oft sehr dünnen Würzelchen von J. suffruticosa brauchte ich mitunter auch gar keine Schnitte anzufertigen, konnte vielmehr dieselben in toto studieren.

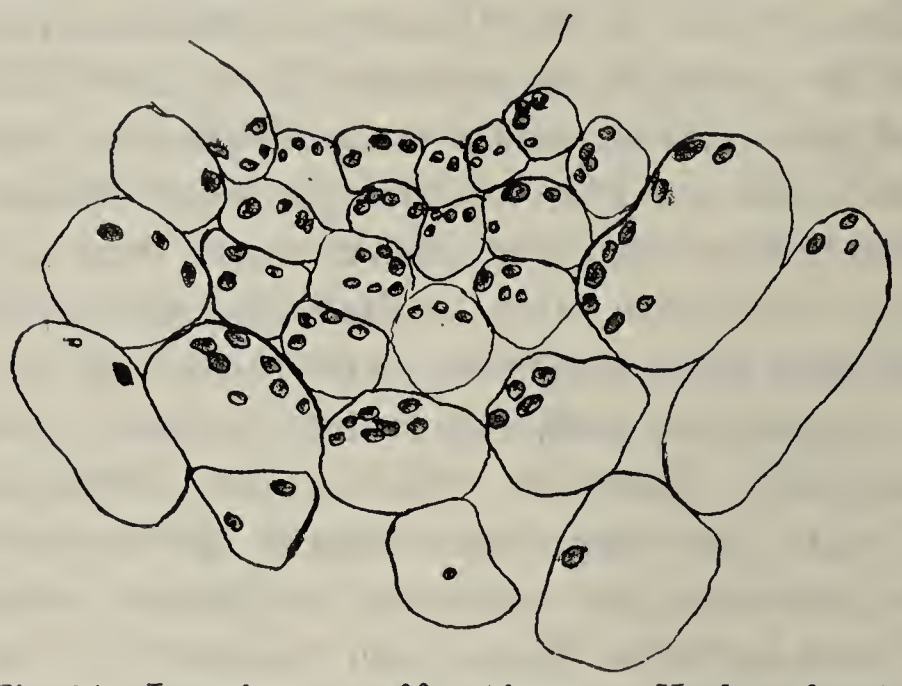


Fig. 21. Jussieua suffruticosa. Nach aufwärts gerichtete „Atemwurzel“ mit Statolithen.

Wie Jussieua verhält sich in bezug auf Wurzelorientierung auch nach Scott die Papilionacee Sesbania aculeata Poir. (siehe Goebel IV pag. 481).

Das Resultat ist also auch für diese Pneumathodenwurzeln der Wasserpflanzen das, dafs ein Statolithenapparat überall noch ganz intakt ist; ob die Wurzeln ihre Sensibilität verloren haben und „ageotrop“ sind, oder wie in Analogie mit den Mangrove wahrscheinlicher ist, eine „Umstimmung“ erfahren haben, ist noch zu entscheiden. Jedenfalls ist es unnütz, einen besonderen „Aerotropismus“ anzunehmen.

Wir kommen nun zur Besprechung der Luftwurzeln. Es ist bekannt, dafs bei vielen von ihnen eine geotropische Reaktionsfähigkeit nicht mehr möglich und dafs, wenn ältere Wurzeln dieser Art vielfach genau senkrecht nach abwärts wachsen, dies durch ihre eigene Schwere bedingt ist. Die Frage, ob sich in ihren Hauben „Statolithen“ vorfinden, ist nur für gewisse Aroideen und Brosimum microcarpum, eine Urticacee, von Němec (IV pag. 110) gestellt und bejaht worden. Es mufs sehr verwundern, dafs die epiphytischen Orchideen, die doch

eine so reiche Anzahl von Pflanzen ausmachen, noch absolut nicht hierauf untersucht sind.

Freilich liegen ja über die Morphologie, Anatomie und Biologie auch dieser schon eine grofse Zahl von Arbeiten vor, die ich hier natürlich nicht alle anführen kann. Eine Beschreibung speziell der Wurzelhauben findet sich aus neuerer Zeit in der Publikation von Aladár Richter (I), doch wurde die uns interessierende Frage nicht erörtert. Dieser ungarische Forscher hat Oncidium carthaginense Sw., Oncidium sphacelatum Lindl., Aerides odoratum Lour., Sobralia macrantha Lindl. und Dendrobium speciosum Smith behandelt. Charakteristisch ist, dafs Stärkekörner sich recht selten und nur vereinzelt vorfinden, dagegen Chloro- oder Chromoplasten in Menge, entweder gleichmäfsig an den Zellwänden entlang verteilt oder unregelmäfsig um den Kern gelagert.[1])

Das reiche Orchideenmaterial des Heidelberger botanischen Gartens erlaubte mir, die Sache von der neugewonnenen Fragestellung aus etwas eingehender zu verfolgen. Meinem verehrten Lehrer und Chef, Herrn Geheimrat Pfitzer, möchte ich auch an dieser Stelle meinen Dank für die vielfachen Anregungen aussprechen, die er mir gerade hier ganz besonders gegeben hat. Desgleichen bin ich Herrn Garteninspektor Massias für seine mannigfache Hilfe aufs wärmste zu Dank verpflichtet.

Ich begann zunächst nach solchen Orchideen zu suchen, bei denen auch die jungen Wurzeln möglichst steil nach abwärts gerichtet waren. Dies kann man bei einer grofsen Zahl von Spezies konstatieren, aber daneben treten fast bei allen auch solche auf, die nach allen möglichen übrigen Richtungen gehen, ja häufig sieht es so aus, als ob das Abwärtswachsen nur „auf Zufall“ beruhe. Nur einen einzigen Stock einer Laelia anceps Lindl. vermochte ich ausfindig zu machen, an dem nahezu alle Wurzeln steil nach abwärts orientiert waren (siehe die Photographie in Fig. 22).

Zwei Wurzeln wurden davon am 13. Mai vorsichtig horizontal aufgebunden und nach etwa fünf Tagen begann eine Krümmung nach abwärts sich unmittelbar hinter der Spitze bemerkbar zu machen.

---

1) In einer Arbeit aus dem Jahre 1865 von Leitgeb (I) findet sich nur die Notiz, dafs die Hauben „immer mit Inhalt und grofsen Zellkernen erfüllt“ sind. Was das für Inhalt sei, wird nicht näher gesagt, nur geht aus der Bemerkung über die Grünfärbung hervor, dafs Chlorophyllkörner unter anderem gemeint sind. Bei einigen Orchideen sah der Autor Stärke in dem Parenchym der älteren Teile der Wurzel.

Die Beleuchtung war dabei zunächst noch nicht ausgeschlossen. Am 1. Juni war die eine der beiden und zwar diejenige, welche sich stärker gekrümmt hatte, wie in Fig. 23 gerichtet. Ein positiver Geotropismus schien daher nicht unwahrscheinlich, wenngleich auch der bei allen Luftwurzeln der Orchideen vorhandene negative Heliotropismus dasselbe Resultat hätte ergeben können. Wie erstaunt war ich aber, als ich die Laelia-Wurzeln anatomisch untersuchte und nichts



Fig. 22. Laelia anceps. Habitusbild; die Wurzeln fast alle steil nach abwärts gerichtet.

fand, das als Statolithenapparat hätte gedeutet werden können. Ich habe eine ganze Menge Wurzelspitzen geschnitten, alte und junge, Freihand- und Mikrotomschnitte angefertigt — niemals fand ich Stärkekörner in der Haube oder auch dem Gewebe hinter dem Vegetationspunkt. Eine Columella hob sich überhaupt nicht besonders ab.

Chlorophyllkörner waren allerdings zahlreich vorhanden, sie lagen aber nicht im unteren Teil der Zelle allein, sondern genau so wie es Al. Richter für seine Objekte beschreibt. Kristalle und andere gegebenenfalls als Statolithen zu betrachtende Körper fehlten gleichfalls, nur weiter rückwärts im Periblem machten sich viele Raphidenbündel bemerkbar, die aber wohl kaum von Einfluſs für die geotropische Perception sein können. Die äuſsersten 3—4 Zellschichten der Haube haben wie bei allen Orchideenluftwurzeln stark verschleimte Wände; ihr Inhalt befindet sich in Degeneration.

Es war meine nächste Aufgabe zu sehen, ob bei Lichtabschluſs ein anderes Resultat wie vorhin zu erreichen war. Am 10. Juni wurden drei weitere Wurzeln vorsichtig horizontal aufgebunden und in kleine schwarze, genügend hohe Pappkästen hinein wachsen gelassen. Die offene Seite verstopfte ich lose mit Watte und achtete dabei, daſs letztere nur nicht mehr wachstumsfähige Stellen der Wurzel

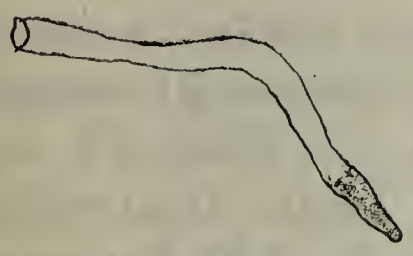


Fig. 23. Laelia anceps. Wurzelkrümmung bei Lichtzutritt.

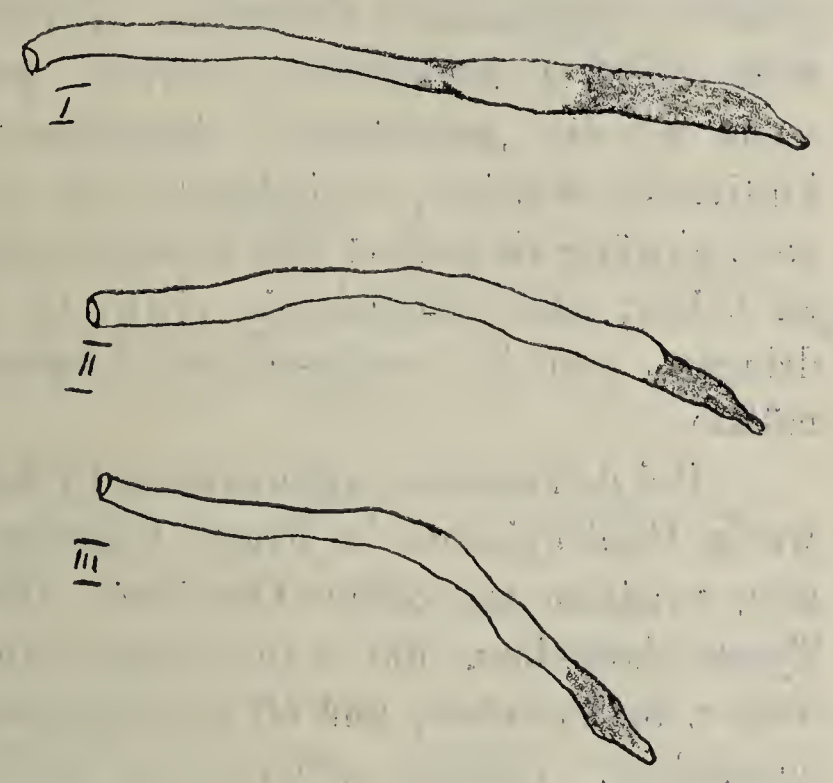


Fig. 24. Laelia anceps. Wurzelkrümmung bei Lichtabschluſs zum Teil ganz unterblieben (I) oder nur gering (II); bei III dagegen etwas energischer, aber auch noch immer im flachen Bogen.

berührte, um eventuell irgendwelche Berührungsreize auszuschlieſsen. Das Resultat am 23. Juni zeigt sich uns in Fig. 24. Die eine, und es war die am kräftigsten gewachsene Wurzel, war vollkommen gerade geblieben (I); die zweite zeigte eine ganz schwache Beugung nach unten, die dritte hatte eine etwas stärkere Krümmung gemacht, doch war sie immer noch viel geringer als vorhin bei Lichtzutritt. Vor allem ist der Bogen ein viel flacherer als vorher und die Neigung wohl auch durch das Eigengewicht zu erklären.

Also auch diejenige Spezies, die Luftwurzeln besaſs, bei denen von den Orchideen unseres Heidelberger Gewächshauses noch am ehesten an Geotropismus zu denken war, reagiert auf den Schwer-

kraftreiz entweder überhaupt nicht oder nur in überaus geringem Maſse. Auch dies Resultat paſst vortrefflich zur Statolithentheorie, wenn ich auch zeitweise vor Beendigung des zweiten Versuchs schon geglaubt hatte, hier einen Fall zu finden, in dem geotropische Reaktion ohne Statolithen ausgelöst wurde.

Unser Garten besitzt nun auch noch ein zweites Exemplar von Laelia anceps, das nicht frei hängt, sondern im Topfe kultiviert wird. Hier geht zufällig keine einzige Wurzel frei nach abwärts, alle vielmehr höchst unregelmäſsig nach allen möglichen Richtungen. Der mit der Pflege der Orchideen betraute Obergärtner sagte mir, er habe die Beobachtung gemacht, daſs auch anderwärts durch Einpflanzen epiphytischer Orchideen in Töpfe die Bildung von senkrecht nach abwärts wachsenden Wurzeln ganz unterdrückt wurde. Und wenn wir die „terrestrisch“ eingepflanzte Laelia wieder „epiphytisch“ kultivieren würden, so bekämen wir auch wieder Wurzeln, die sich nach abwärts richteten! Die Pflanzen scheinen mir daher das Bestreben zu haben, nach Möglichkeit nicht in die Erde mit ihren Wurzeln zu dringen, was bei senkrechtem Abwärtswachsen unfehlbar erfolgen müſste.

Bei den anderen untersuchten Orchideenluftwurzeln dürfte ebensowenig Geotropismus in Frage kommen als bei Laelia anceps. Ich ging zunächst zu solchen Orchideen über, und dies soll einen zweiten Typus darstellen, die wohl einige Wurzeln nach abwärts gerichtet hatten, andere aber, und oft beträchtlich mehr, in anderen Richtungen entsandten. Hierher gehört eine groſse Anzahl, von denen ich nur Oncidium sphacelatum L., Dendrobium nobile Lindl., Dendrobium Macraei Lindl., ein Bolbophyllum spec. (Hort. Heidelbg. XXI, Kamerun) und Pholidota ventricosa Rchb. fil. nenne. — Bei Oncidium sphacelatum wuchsen also viele Wurzeln mehr oder weniger steil nach abwärts, andere horizontal, um dann mitunter mit einem Male unter verschiedenem Winkel, der selbst ein rechter sein konnte, eine höchst energische Abwärtskrümmung eintreten zu lassen. Ja einige Wurzeln waren selbst schräg aufwärts gegangen. Von den nach unten gehenden band ich am 12. Mai eine horizontal auf[1]), schon am 16. Mai wiesen sie eine geringe Krümmung unmittelbar hinter der Spitze auf

1) Ich konnte mit dem seltenen und zum Teil recht kostbaren Materiale nicht so frei schalten, wie ich es wohl gemocht hätte. Verdunkelungsversuche habe ich deshalb bei den noch folgenden Orchideen dieser Gruppe unterlassen. Auch so werden wir sehen, daſs wir für unseren Zweck ein brauchbares Resultat bekommen.

und am 1. Juni waren sie wie Fig. 25 gewachsen. Eine besondere Columella in der Haube fehlte auch hier, Stärkekörner als Statolithen desgleichen (siehe auch Al. Richter I pag. 9), wohl aber trat hier Stärke in den äufsersten verschleimten Zellreihen auf[1]), doch war sie unregelmäfsig verteilt und dürfte nur als Baumaterial Verwendung finden.

Bei Dendrobium nobile wurde am 12. Mai die ganze Pflanze horizontal gelegt. Am 2. Juni war noch nirgendswo eine nennenswerte Krümmung, trotzdem die Pflanze nicht verdunkelt war. Wie Fig. 26 zeigt, gingen die Wurzeln nach allen Richtungen, selbst nach oben, einige hatten sich auch durch ihr Gewicht ohne besondere Krümmung nach abwärts geneigt. „Negativ geotropische“ Seitenwurzeln, wie Wiesner (I pag. 77) sie hier beobachtet haben will, fehlten bei unserem Exemplar.

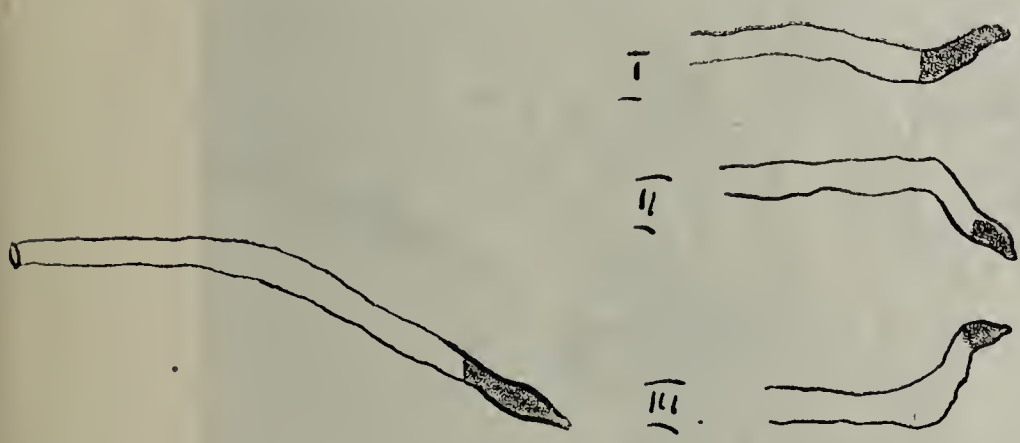


Fig. 25. Oncidium sphacelatum. Wurzelkrümmung (bei Lichtzutritt).

Fig. 26. Dendrobium nobile. Wurzeln in beliebiger Richtung, auch nach aufwärts, gekrümmt (bei Lichtzutritt).

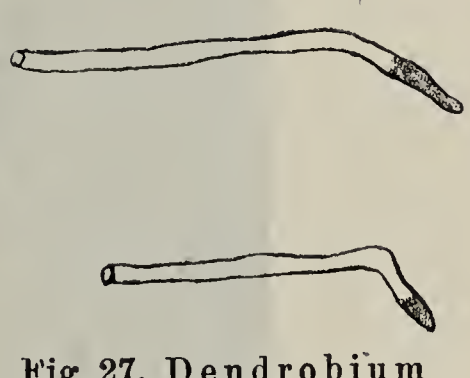


Fig. 27. Dendrobium Macraei. Wurzelkrümmungen bei Lichtzutritt; trotzdem hatte die eine Wurzel nur eine sanfte Biegung gemacht.

Von Dendrobium Macraei wurden am nämlichen Tage wie bei dem vorhergehenden zwei abwärts gerichtete Wurzeln horizontal gebunden. Das Resultat am 2. Juni erblicken wir in Fig. 27. Auch hier war Licht nicht ausgeschlossen worden und trotzdem hatte die eine Wurzel trotz guten Wachstums sich nur sanft geneigt, keine nennenswerte Krümmung gemacht.

Bei Bolbophyllum spec. endlich wurde eine Luftknolle horizontal gelegt; bei Ablauf des Versuches waren die meisten Wurzeln unverändert, bei einigen die Spitzen ein wenig nach unten umgebogen.

---

1) Man sieht also, dafs Stärkekörnchen durchaus den Hauben nicht zu fehlen brauchen. Über sonstiges Vorkommen in dem Parenchym der Wurzeln vergl. das schon oben erwähnte Zitat von Leitgeb (I).

Stärke fehlte den drei letzten Orchideen im Gegensatz zu Oncidium völlig in der Wurzelhaube. Das gleiche war übrigens der Fall bei Pholidota ventricosa, die noch in diese Kategorie gehört.

Trotzdem also Verdunkelung bei den letzten Wurzeln nicht vorgenommen war, finden wir bei den ziemlich steil nach abwärts gehenden Wurzeln von Dendrobium nobile und Bolbophyllum gar keine



Fig. 28. Brassia verrucosa. Habitusbild; die Wurzeln nach allen möglichen Richtungen gewachsen.

nennenswerte Abwärtskrümmung, bei Dendr. Macraei jedenfalls nicht immer, und auch für die übrigen Fälle dürfen wir wohl ohne Bedenken die Erfahrungen von Laelia verwenden.

Als nächste Gruppe — sie sei unser dritter Typus — wollen wir diejenigen Orchideen betrachten, die überhaupt keine direkt nach

unten gehenden Wurzeln aufzuweisen hatten, vielmehr nur büschelförmig nach abwärts strahlende. Hierher gehören Brassia verrucosa Batem. (Photogr. Fig. 28), Epidendrum cochleatum L. (Photogr. Fig. 29) und Coelogyne ocellata Lindl. Brassia verrucosa wurde für 10 Tage unter einem Winkel von etwa 60° gegen ihre frühere Lage aufgestellt; eine irgendwie geo- oder heliotropische Krümmung war nach



Fig. 29. Epidendrum cochleatum. Habitusbild; ein Teil der Wurzeln unverzweigt in die Luft ragend, ein anderer mit Seitenwurzeln versehen, am feuchten Topfrande entlang gewachsen.

Ablauf dieser Zeit nicht sichtbar. Die Stärkeverhältnisse in der Haube waren ähnliche wie bei Oncidium sphacelatum, d. h. in einigen (durchaus nicht in allen!) sah ich Stärkekörner in den äufsersten verschleimten Partien. Ja hier war der einzige Fall, wo sie mitunter wie Statolithen zu liegen schienen. Fig. 30 zeigt uns

schematisch, bis zu welcher Dicke hier die stärkeführende Schicht gehen kann.

Das Exemplar von Epidendrum cochleatum war von gewissem Interesse, da hier ein Teil der Wurzeln frei wuchs, während ein anderer sich dem feuchten Topfe eng angeschmiegt hatte. Dabei waren letztere ziemlich stark verästelt, während erstere unverzweigt geblieben waren. Stärke fehlte in allen untersuchten Hauben, dagegen waren Chloro- und gelbe Chromoplasten in ziemlicher Anzahl vorhanden.

Coelogyne ocellata zeigte besonders schön, wie einige Wurzeln anscheinend ohne besonderen Grund mit einem scharfen Knick nach unten umbogen. Anatomisch ist nichts Aufsergewöhnliches zu erwähnen.

Zur nächsten, der vierten Kategorie mögen die gerechnet werden, die ihre Wurzeln an den Baumstämmen, Korkstücken etc. kriechen lassen, ohne dafs eine besondere Richtung dabei auch nur bevorzugt wird.[1]) Namentlich sah ich das schön bei Coelogyne Mayeriana Rchb. fil. und Leptotes bicolor Lindl.; bei letzterer sind die Luftwurzeln dabei ganz flach dorsiventral. Das vielfach studierte Taeniophyllum Zollingeri Rchb. fil. (z. B. Goebel III T. I pag. 193 ff., Wiesner III) und Aeranthus fasciola Rchb. fil. (z. B. de Janczewski I) könnte man weiterhin anschliefsen. Endglieder der Reihe, die ganz den Habitus von Flechten oder baumbewohnenden Moosen angenommen haben, bilden die von Pfitzer (I pag. 472 ff.) beschriebenen zierlichen Pflänzchen Bolbophyllum minutissimum F. Müll. und B. Odoardi Rchb. fil. et Pfitz.; bei ihnen fehlt eine Wurzelhaube völlig.

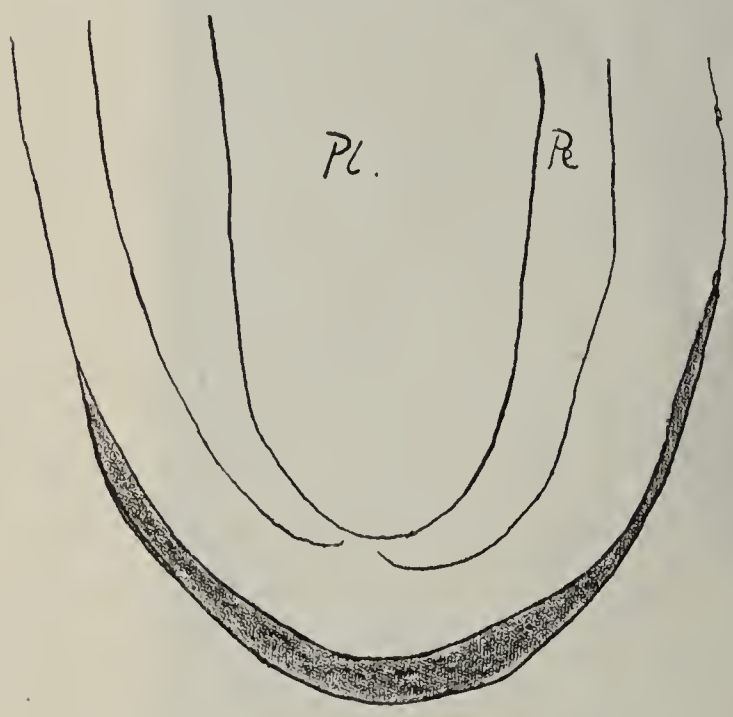


Fig. 30. Brassia verrucosa. Schematischer Längsschnitt durch eine Wurzelspitze; der schraffierte Teil mit (zum Teil beweglichen) Stärkekörnern versehen.

Dafs bei dem ganzen Typus eine besondere Empfindlichkeit für den Schwerkraftsreiz nicht mehr vorhanden ist, folgt aus diesen Darlegungen ohne weiteres.

---

1) Biologisch Ähnliches würden wir hier bei den im Wasser lebenden Podostemaceen vielfach finden. Ich hatte keine Gelegenheit, solche zu untersuchen.

Als letzte, fünfte Gruppe mögen noch gewisse Orchideen herangezogen werden, von denen „negativ geotropische“ Wurzeln beschrieben sind. Einmal soll nach Wiesner (I pag. 76 ff.) dies bei Gongora galeata Reichb. fil., Dendrobium Gibsonii Lindl., Dendr. nobile Lindl., Dendrocolla Cotes Lindl.[1]), Stanhopea occulata Lindl., St. ecornuta Lem. an einigen Seitenwurzeln der Fall sein.

Vor allem aber wäre an die „Nestwurzeln“ zu denken, auf deren biologische Bedeutung von Schimper (I pag. 61 ff.), Goebel (III T. I p. 235—236), Haberlandt (I pag. 172 ff.), Raciborski (I pag. 352) u. a. hingewiesen wurde. Es sind dies Oncidium altissimum Sw. (oder Lindl.?), Cyrtopodium sp., Grammatophyllum speciosum B.[2]), Acriopsis javanica Reinw. und einige Cymbidium-Arten. Experimentelle Forschungen, ob wir es hier mit negativem Geotropismus zu tun haben, existieren noch nicht. Schimper meint zwar (I pag. 62): „Die Stellung der Pflanze sei, welche sie möge, ihre Wurzeln stehen stets nach oben und zwar bilden sie die verschiedenartigsten Winkel, um sich in den Erdradius zu stellen; kein anderer Tropismus kann die Ursache der Erscheinung sein, wie es jedermann in reichen Orchideenhäusern konstatieren kann.“ Aber Sachs (III pag. 4) drückt sich schon vorsichtiger aus, wenn er sagt, dafs die fraglichen Wurzeln „nicht geotropisch oder vielleicht sogar mit negativem Geotropismus begabt“ sind.

Von Pflanzen dieser Gruppe standen mir leider nur Cymbidium javanicum Blume und C. bicolor zur Verfügung, von ersterem nur drei, von letzterem gar nur eine Wurzel. Eine anatomische Untersuchung ergab, dafs Stärke oder irgendwelche andere Statolithen auch hier völlig fehlten.

Wir haben also nirgends bei den Luftwurzeln der Orchideen — aufser einmal bei Brassia verrucosa in den äufsersten Schichten — etwas gefunden, was als Statolithenapparat gedeutet werden kann. Ebenso glaube ich gezeigt zu haben (durch den Versuch mit Laelia anceps), dafs jedenfalls energische geotropische Krümmungen völlig fehlen. Zuweilen ist ja doch noch eine Reaktion auf den Schwerkraftsreiz möglich, aber, und auch das scheint mir mit unseren anatomischen Funden in Einklang gebracht werden zu können, wäre diese immer sehr langsam. Und denken wir, dafs die epiphytischen Orchideen von terrestrischen mit statolithenführenden Wurzeln ver-

1) Im „Kew Index“ unbekannt; etwa ein Druckfehler aus D. teres Blume?

2) Das von Goebel noch angegebene G. scriptum ist nach dem „Kew Index“ mit G. speciosum identisch.

sehenen abstammen [1]), so könnte hier in kleinem Umfange eine geotropische Sensibilität geblieben sein, und es vermöchten die Chlorophyllkörner vielleicht eine wenn auch nur geringe Perception noch auszulösen. Dann aber kommt noch eins dazu. Alle unsere Gewächshäuser können niemals dieselben Lebensbedingungen für die Pflanzen herstellen, in denen sie sich in ihrer Heimat befinden. Mehr oder weniger beobachten wir „Abnormes“ bei uns. Es wäre also dringend zu wünschen, wenn in den Tropen selbst ähnliche und natürlich noch weit ausgedehntere Studien angestellt würden wie wir sie, soweit unsere Hilfsmittel es erlaubten, unternahmen. Im botanischen Garten zu Buitenzorg müfste es z. B. ja ein leichtes sein. Einen Prüfstein für unsere hier vorgetragene Ansicht dürften namentlich die als „negativ geotropisch“ beschriebenen „Nestwurzeln“ abgeben.

Wir haben bis jetzt noch nicht nach Gebühr berücksichtigt, dafs alle Orchideenluftwurzeln negativ heliotropisch empfindlich sind, wie dies namentlich von Wiesner (I pag. 76 ff.) festgestellt wurde. Von 29 untersuchten Spezies hatten 21 einen „ausgezeichneten“, 4 einen „deutlichen“ und nur 4 einen „schwachen“ Heliotropismus. Hier finde ich auch einen uns besonders interessierenden Hinweis. Wiesner meint (pag. 79), dafs der den Wurzeln sonst eigentümliche positive Geotropismus den vom Lichte wegstrebenden Wurzeln in der Regel hinderlich sein wird, und zwar stets, wenn die Beleuchtung durch einseitig einfallendes Licht erfolgt, was wohl für die Mehrzahl angenommen werden darf. Je vollkommener die Anpassung an die neue Funktion erfolgen soll, desto mehr mufs die Eignung des Organs zum positiven Geotropismus vernichtet werden.“ — Dagegen glaubt der Autor, dafs negativer Geotropismus für eine das Licht fliehende Wurzel kein Hindernis ist, und macht darauf aufmerksam, dafs ja auch negativ heliotrope Sprosse in der Regel negativ geotropisch sind. Jedenfalls verdienen die oben erwähnten „Nestwurzeln“ daher noch ganz besonders erneute Untersuchung an ausreichendem Material.

Wenn wir bei einigen Versuchen übrigens gar keine, also auch keine heliotropische Krümmung erhielten, so liegt das daran, dafs in den betreffenden Fällen durch das Umlegen der Wurzeln oder der ganzen Pflanze das diffuse Licht auch in der neuen Lage nicht wesentlich anders herangelangen konnte als vorher.

---

1) Über solche phylogenetische Gedanken vergl. man Sachs (III), der zeigte, wie selbst die Wurzeln unserer doch gewifs terrestrischen Kartoffeln in feuchter Luft denen der Epiphyten gleichkommen können.

Neben der heliotropischen Empfindlichkeit kommt in ausgedehntem Mafse unseren Luftwurzeln noch hydrotropische zu. Wir hatten in Fig. 29 schon Epidendrum cochleatum als schönes Beispiel hierfür. Und mehr oder weniger intensiv kann man überall sehen, wie Wurzeln, die gerade am Topfrande wachsen, diesem genau entlang gehen. Goebel (III T. I pag. 160) führt einen Fall an, in dem bei Cattleya Harrisoniae Paxt., die auf einem Holzpflocke kultiviert wurde, die Luftwurzel zunächst der einen vertikalen Seite dicht angeschmiegt nach unten wuchs (und zwar vielfach in schiefem Winkel zur Lotlinie), dann umbog, der unteren horizontalen Fläche des Pflockes folgte, um von hier aus auf der hinteren vertikalen Fläche wieder nach oben zu gehen. Ähnliches kann auch ich berichten. Auf diese Weise kommen häufig „nach aufwärts wachsende" Wurzeln zustande. Eine Wurzel von Aerides Fieldingi Lodd. ging an der vertikal stehenden Etiquette aus Aluminiumblech in die Höhe, um dann an der anderen Seite, allerdings nicht mehr dem Körper dicht anliegend, herab zu wachsen.[1])

Aus unseren Gewächshauskulturen könnten wir entnehmen, dafs fast alle der erwähnten Orchideen aufser ihren „Luftwurzeln" auch „terrestrische" besitzen; wenigstens wachsen gewisse stets in die den Pflanzen gebotene „Erde" hinein, ja bei manchen sieht man überhaupt keine Wurzeln an die Luft treten. Trotzdem dürfen wir uns nicht verleiten lassen, sie mit denen unserer einheimischen „Erdorchideen" gleichzustellen; denn die den Epiphyten in der Kultur gebotene „Erde" ist nur ein loser Grus von Scherben, Sand, Kohle, Sphagnum etc. Namentlich de Janczewski (I) hat die Frage näher behandelt, ob sich die anatomische Struktur der in diese Erde hineingehenden Wurzeln von der in die Luft ragenden unterscheidet.

Er fand, dafs bei einigen überhaupt nicht wesentliche Veränderungen, bei anderen nur gewisse Unterschiede in der Form, auch etwas in der Struktur durch das veränderte Medium erzeugt werden. Aber das Charakteristikum der Luftwurzel, das Velamen, bleibt unter allen Umständen erhalten!

J. Costantin (I) hat weiterhin eine als Luftwurzel entstandene Wurzel von Vanda congesta Lindl. (= Acampe congesta Lindl.) gezwungen, in die Erde zu wachsen und auch nicht die Unterdrückung

---

1) Bei dem Besprengen der Orchideen mit Wasser bleibt häufig an den Wurzelspitzen ein Tropfen hängen. Dies kann natürlich auch an horizontal aufgebundenen der Fall sein. Wenn dann hier eine Krümmung eintritt, würde somit auch ein hydrotropischer Reiz in Frage kommen!

des Velamens erzielen können, es bleibt vielmehr „presque sans modifications“ (I pag. 144).

Zum Überfluſs untersuchte ich noch eine solche „terrestrische“ Wurzel von Bletia verecunda Ait. genauer. Sie wies ein vierschichtiges Velamen auf und hatte keine Stärke in der Columella.

Wir wollen aber nun zu den wirklich in der Erde wachsenden Orchideen übergehen, deren Besprechung wir oben noch aufgeschoben hatten. Es könnten sich vielleicht hier Anhaltspunkte ergeben, wie etwa der Geotropismus der Luftwurzeln verloren gegangen ist.

Als Beispiel mag uns zunächst die Gattung Orchis dienen. Ich hatte Gelegenheit, etwa 15 Exemplare von O. maculata L. und 5 von O. Morio L. auf die Wurzeln genauer zu untersuchen. Die ersteren waren von einer Wiese mit lehmigem Untergrund aus der Umgegend von Heidelberg, die stellenweise in der Mitte sehr naſs und quellig, am Rande aber völlig trocken war. Orchis Morio hatte ich auf einer lehmigen, ziemlich trockenen Wiese bei Pfalzburg am Westabhange der Vogesen gesammelt. Ich dachte anfangs, daſs die Bodenfeuchtigkeit von Einfluſs auf die Richtung der Wurzeln sein könnte. Doch war dies jedenfalls nicht nennenswert. Überall war ein Teil der Wurzeln unter verschiedenem Winkel büschelförmig nach unten gerichtet, manche gingen horizontal, einige auch schräg aufwärts, wie das übrigens auch schon aus Abbildungen bekannt ist.[1])

Immer waren im Periblem und in der ganzen Haube reichlich Stärkekörner, in letzterer besonders groſse, und die Zelle war häufig mit ihnen ziemlich vollgestopft. An irgend welche „Statolithenfunktion“ würde man unbefangen oft jedenfalls nicht gedacht haben. Aber es berührte natürlich stets ein Teil der Stärke die Hautschicht und eine geotropische Perception wäre demnach doch immer ermöglicht. Einen Unterschied zwischen den nach abwärts und den nach aufwärts gehenden bemerkte ich nicht. Wir haben zwei Möglichkeiten, die uns dies doch nicht zu Ungunsten der Statolithentheorie deuten lassen. Einmal kann wirklich schon die „Tendenz einer Unterdrückung der geotropischen Empfindlichkeit“ sich auch bei den Erdorchideen bemerkbar machen, dann aber eine Hyponastie bei den nach oben gehenden stärker als bei den unteren ausgebildet sein. Auch die zu Wurzelknollen auswachsenden Wurzeln verhalten sich anfangs ganz so in bezug auf die Haubenstärke wie die übrigen. Später wird ja allerdings die Haube hier ganz abgeworfen.

1) So nach Freidenfeldt (I) auch Fig. 8 bei Gymnadenia, Fig. 9 bei Epipactis.

Listera ovata R. Br. zeigte mir das nämliche wie die beiden Orchis-Arten.

Von gewissem Interesse erwies sich für mich Herminium Monorchis R. Br., die ich am Rande eines lehmigen Hohlweges von Wiesloch nahe bei Heidelberg sammelte. Wie uns Fig. 31 zeigt, gehen auch hier einige Wurzeln zuweilen ziemlich steil nach oben. In den gesehenen Exemplaren waren dies aber nur junge (a); während andere anfangs nach aufwärts, dann im Bogen nach unten verlaufen (b).

In den ersteren Wurzeln (a) sah ich schon sehr viele Stärkekörner im Periblem unregelmäfsig in den Zellen verteilt und erst ganz wenige, noch sehr feinkörnige gleichfalls ohne bestimmte Anordnung in der Haube, während die Stärke in den untersten Schichten des Periblems schon grobkörnig ist. Eine besondere „Columella“ hob sich nicht ab; im Periblem fielen weiterhin eine Menge Raphidenbündel auf.

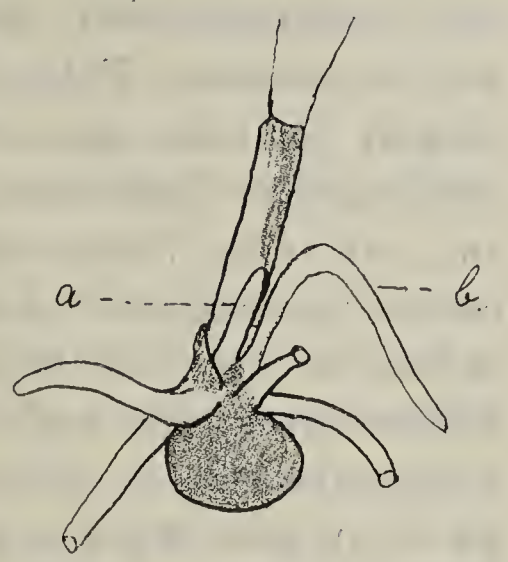


Fig. 31. Herminium Monorchis. Unterirdischer Teil der Pflanze. Bei *a* eine junge, nach aufwärts gewachsene Wurzel, bei *b* eine ältere, welche nach anfänglichem Emporwachsen später ihre Spitze nach unten gerichtet hat.

In den nach unten wachsenden Wurzeln hatten sich die Stärkekörner in der ganzen Haube beträchtlich vermehrt, waren auch viel gröfser als anfangs geworden und lagen teilweise als Statolithen im unteren Teile der Zelle, teils in der Mitte um den Kern. Dies fand ich bereits, wenn die Wurzel noch ziemlich kurz, erst 2 cm lang war.

Das Verhalten von Herminium erinnert uns also an das von Festuca und Poa auf Sandboden.

Wir hätten nun noch nach vermittelnden Übergängen zwischen den terrestrischen und epiphytischen Orchideen zu suchen. In erster Linie kämen dafür die drei zu den einheimischen Malaxideen gerechneten Pflänzchen in Betracht, die schon „Luftknollen“ besitzen und über die Goebel noch kürzlich (V pag. 94) genaueres veröffentlichte. Mir stand von ihnen durch die liebenswürdige Vermittlung meines Kollegen Professor Glück ein Exemplar von Liparis (Sturmia) Loeselii Rich. zur Verfügung. Die Wurzeln sind, worauf auch schon Irmisch (I pag. 156 ff.) und Goebel (V pag. 96 ff.) hinweisen, sehr reduziert; sie hatten nur noch das Ansehen von stärkeren Faserwurzeln, die zwar meist nach unten gingen, im Habitus aber den

ageotropischen Würzelchen höherer Ordnung glichen. Ich konnte mehrere Wurzelspitzen anatomisch studieren und fand Stärke nur in vereinzelten Körnchen, durchaus unregelmäfsig gelagert. Auch im Periblem fehlte die Stärke.

Bei Malaxis paludosa Sw. wird ja gar nur mehr eine einzige Wurzel angelegt.

Die früher gemachte Angabe, dafs die Malaxideenwurzeln ein „Velamen“ besäfsen, hat schon Goebel als unrichtig nachgewiesen.

Auch sonst sind gewisse „Übergänge“ in der oben erwähnten Richtung aus der Literatur bekannt. Schimper (I pag. 47) erwähnt, dafs bei einer epiphytischen Neottiee: Stenoptera, deren Verwandte alle terrestrisch sind, auch terrestrische Wurzeln vorkommen. Und das terrestrische Epidendrum cinnabarinum Salzm. und E. Schomburgkii Lindl. hat genau solche Wurzeln mit Velamen wie die übrigen epiphytischen Epidendren. Raciborski (I pag. 344) gibt weiterhin an, dafs eine Vanilla sp. (wahrscheinlich V. albida Blume) gewisse positiv geotropisch in den Boden wachsende Wurzeln besitzt, während andere in der Luft nach allen Richtungen gehen. Dafür, dafs die Pflanze noch erst auf einer Art Übergangsstufe zur epiphytischen Lebensweise steht, spricht auch die Tatsache, dafs Vanilla [nach Leitgeb (I) und Meinecke (I)] ein nur einschichtiges Velamen hat. Endlich erwähnt Pfitzer (II pag. 25) in seiner letzten gröfseren Publikation zwei Paphiopedilum-Arten, die auf Bäumen resp. Farnstämmen vorkommen, während ja bekanntlich alle übrigen der Gattung rein terrestrisch leben.

Die Orchideen haben sich jedenfalls als eine äufserst interessante Pflanzenfamilie für die Statolithentheorie gezeigt. Die Hauptsache bleibt natürlich noch zu erforschen. Mit meinen Ausführungen will ich auch nur andere Fachgenossen, die in der glücklichen Lage sind, das Material im Freien studieren zu können, zu weiteren Studien anregen.

Das eine darf wohl schon jetzt als sicher gelten: Eine „Tendenz“, die Empfindung für den Schwerkraftsreiz zu unterdrücken, macht sich in der ganzen Familie, selbst bei einigen terrestrischen Pflanzen bemerkbar. Gleichfalls sehr verbreitet ist eine nicht typische Ausbildung oder völliges Fehlen des Statolithenapparates.

Kehren wir jetzt wieder zu unserer Besprechung der Luftwurzeln zurück und gehen wir zunächst zu der Familie der Araceen über. Bei ihnen ist ein Dimorphismus der Wurzeln häufig sehr ausgeprägt; besondere „Haft-“ sind von den „Nähr“wurzeln zu unterscheiden.

Dieser Unterschied tritt in unseren Gewächshäusern allerdings oft nicht deutlich zutage,[1]) er wurde vielmehr erst von Schimper (I pag. 51 ff.) nach Beobachtungen in den Tropen klargestellt, und demzufolge sind leider (s. Went I pag. 25—26) die älteren Untersuchungen von Wiesner (I pag. 76 ff.) über ihren Helio- und Geotropismus nicht recht zu verwenden,[2]) da wir nicht wissen, mit welcher von beiden Wurzelkategorien er operierte. Ich will trotzdem erwähnen, dafs von 15 Aroideen bei vier ein stark ausgesprochener negativer Heliotropismus, bei den übrigen noch immer ein „deutlicher" gefunden wurde. Ebenso kommt ihnen ein starker positiver Hydrotropismus zu. Als negativ geotropisch erwiesen sich Philodendron eximium Schott, die jungen Wurzeln von Ph. Karstenianum Schott und vor allem das auch von Schimper (I) näher studierte Anthurium Hügelii Schott. In dem Gewächshausmaterial, das Lierau (I) zu Gebote stand, war bei letzterem aber ein Unterschied zwischen Haft- und Nährwurzeln überhaupt nicht zu bemerken.

Im übrigen sind die Nährwurzeln positiv geotropisch; zwar hat man dies ja schon längere Zeit angenommen, doch wurde es erst von Went (I pag. 28) für Pothos aurea Linden[3]) unter Lichtabschlufs nachgewiesen.

Für die Anatomie ist die Dissertation von Lierau (I) und die schon mehrfach genannte von Al. Richter (I) zu erwähnen. Wir können aus ihnen entnehmen, dafs Stärke in den Wurzeln reichlich zu bemerken ist, daneben viel Gerbstoff; oft sind auch in der Nähe der Spitze gewisse Zellen mit Anthocyan erfüllt. Vom Standpunkt der „Statolithentheorie" hat Němec (IV pag. 102, 111) die positiv geotropischen Luftwurzeln von Monstera deliciosa Liebm. und Anthurium lanceolatum Kunth studiert und ganz „normal" bewegliche Stärkekörner gefunden; die Bedeutung der Columella war hier sehr ausgeprägt zu beobachten.

Ich selbst habe aufser Monstera deliciosa noch die Nährwurzeln von Philodendron pinnatifidum Schott, Rhaphidophora decursiva Schott und Anthurium Veitchi Mast. untersucht. Überall streben sie mög-

---

1) Lierau (I pag. 14) sagt mit Recht: „Hier (d. h. in Europa) sind sie sorglich in Töpfe mit reichlicher Nahrung gepflanzt und haben sich dieser Lebensweise insofern angepafst, als sie gar nicht daran denken, Haftwurzeln zu bilden, sondern nur dann und wann eine Luftwurzel in den Boden treiben; sie sind also sämtlich Bodenpflanzen geworden."

2) Dies gilt in noch höherem Mafse für die Angaben von Morren (I pag. 855).

3) Doch war vielleicht die Spezies nicht richtig bestimmt.

lichst rasch die Erde zu erreichen; nur bei Philodendron sah ich einige zunächst eine Strecke horizontal gehen. Kommen übrigens die Wurzeln vor ihrem Eintritt in den Boden zufällig an einen festen Körper, so kriechen sie an diesem entlang und befestigen sich dort durch Wurzelhaare. Auf diese Weise wird durch den stärkeren Berührungsreiz die gerade durch den positiven Geotropismus gebotene Richtung abgelenkt.

Im Gegensatz zu den Orchideenluftwurzeln haben wir hier überall eine schöne Columella mit Stärkekörnern im physikalisch unteren Teile der Zelle. Bei einer jungen, schräg nach aufwärts gewachsenen Wurzel von Anthurium Warocqueanum Moore war die Stärke in der Haube noch ganz feinkörnig und unregelmäfsig verteilt, während die horizontal verlaufenden Wurzeln von Philodendron gröbere Körner aufwiesen. Doch fungierten auch letztere hier noch nicht als Statolithen und waren insbesondere meist um den Kern gelagert. Es konnte nach der Statolithentheorie eine geotropische Perception so nicht ausgelöst werden. Es wäre das also ganz dieselbe Erscheinung, die wir bei einigen Land- und Wasserwurzeln kennen lernten, dafs anfangs ein Autotropismus allein mafsgebend ist — und zu dieser Zeit fehlen noch Statolithen —, und dann erst später, wenn die vorhandenen Stärkekörner gröfser geworden und in den unteren Teil der Zelle gefallen sind, eine geotropische Perception und Reaktion ermöglicht wird.

Bei der Besprechung der Luftwurzeln aus den übrigen Familien können wir uns kurz fassen, da sie gegenüber den beiden grofsen Gruppen der Aroideen und Orchideen in den Hintergrund treten. Natürlich kommen noch eine grofse Anzahl Pflanzen in Betracht, die als Epiphyten wachsen; weniger werden nach H. Schenck (II) solche Wurzeln auch von den Lianen gebildet. Nicht überall, auch wo solche den Boden erreichen, wird von den Autoren ein positiver Geotropismus angenommen, so von Schimper (I pag. 52) nicht bei den Kakteen Symphysia guadelupensis Klotzsch und Schlegelia parasitica Griseb. Dagegen erklärt derselbe Forscher, ohne es allerdings experimentell zu begründen, wieder für positiv geotropisch die Luftwurzeln der Rubiacee Hillia parasitica Jacqu., der Melastomacee Blakea laurifolia Naud. (= Bl. pulverulenta Vahl), die Nährwurzeln von Clusia rosea Jacqu. (hier besitzt nur eine einzige Wurzel positiv geotropische Empfindlichkeit) und auch einige andere, die ich hier nicht alle aufzählen kann. Betreffs der Literatur verweise ich aufser auf Schimpers oft zitiertes Werk noch auf die schöne Bearbeitung von Went (I); über die heliotropische Reizbarkeit finden wir weitere

Angaben bei Wiesner in dessen grofser Heliotropismus-Monographie (I pag. 76 ff.).

Die Struktur der Wurzelhaube wird in all diesen Arbeiten nicht beschrieben. Nur Al. Richter (I pag. 44) gibt an, dafs in den langen fadenartig herabhängenden Luftwurzeln von Ficus Neumanni Cels. sich in der Haube reichlich Stärke vorfinde. Über die Lagerung sagt er aber nichts. Němec hat (IV pag. 110 ff.) sodann das zu den Urticaceen gehörige, schon mehrfach erwähnte Brosimum microcarpum studiert, dessen Wurzeln horizontal oder schief nach unten gehen. Hier fand er einen Statolithenapparat intakt, die Columella dabei schön abgegrenzt.

Ich selbst untersuchte noch die steil nach abwärts gerichteten Luftwurzeln von Vitis pterophora Baker und Zebrina pendula Schnizl.; in beiden waren die Stärkekörner der Haube in den physikalisch unteren Teil gefallen. Bei der zuletzt genannten Pflanze sah ich übrigens ein paar Male die ganze Haube in Degeneration. Ganz normal findet sich dieser Vorgang des Abwerfens der Haube in späterem Alter nach Jørgensen (I) bei gewissen Bromeliaceen, deren eigentümlichen Wurzelverlauf im Inneren des Stammes wir schon oben kennen lernten. Schimper sagt nun auch ausdrücklich (I pag. 68), dafs die Wurzeln der epiphytischen Bromeliaceen nur noch die Funktion von Haftorganen haben, und Goebel vergleicht sie ebenso (IV pag. 470) direkt mit „Haftwurzeln".

Bei einigen Tillandsia-Arten ist eine Wurzel ja sogar überhaupt nicht ausgebildet. Es scheint mir auch in diesem Falle nicht „zufällig" zu sein, dafs bei der Reduktion dieser ageotropischen Wurzeln zuerst die Haube verschwindet.

Als letzte Gruppe hätten wir hier noch die „Haftwurzeln" anzuschliefsen, die nach den Untersuchungen von Chas. Darwin (I), Schimper (I), Goebel (III), Went (I) u. a. bekanntlich nicht mehr geotropisch empfindlich sind. Es ist allerdings für gewisse die Vermutung ausgesprochen, dafs sich bei ihnen ein „Transversalgeotropismus" bemerkbar mache (Haberlandt I pag. 162), doch ist diese Annahme zurzeit noch kaum gerechtfertigt.

Auf das Vorkommen von Statolithen hat der letztgenannte Forscher (Haberlandt IV pag. 461) verschiedene Wurzeln aus der ganzen Kategorie bereits studiert. Er fand, dafs bei Hedera Helix L. und Marcgravia dubia H. B. et K. (= M. umbellata L.) die Haube völlig stärkefrei ist und sich ebensowenig im Urmeristem des Wurzelkörpers Stärke vorfindet. Bei Hoya carnosa R. Br. und Ficus

repens [1]) ist das nämliche bei der Columella der Fall, nur die äufsersten Schichten der Haube besitzen nichtbewegliche, unregelmäfsig zerstreute Stärkekörner, die häufig namentlich um den Kern gelagert sind. Ähnliches hatten wir ja bei gewissen Orchideenluftwurzeln z. B. von Oncidium sphacelatum gesehen.

Die Aroidee Pothos cordatus [1]) endlich weist in den äufsersten Schichten der Wurzelhaube am Scheitel wie an den Seiten ziemlich grofse, runde, zusammengesetzte Stärkekörner auf, die dem Einflufs der Schwerkraft nicht unterworfen sind. Sie liegen fast immer an den inneren Zellwänden, so dafs an horizontal gehenden Haftwurzeln die Stärkekörner auf der oberen Flanke der Haube den physikalisch unteren, auf der unteren Flanke den physikalisch oberen Zellwänden angeschmiegt sind.

Wir können zuweilen beobachten, wie auch in unseren Kulturen noch Wurzeln angelegt werden, welche wohl den Haftwurzeln gleichzustellen sind, auch wenn sie nicht Gelegenheit finden, sich an einen festen Gegenstand anzulegen. So sah ich einmal solche Wurzeln, im Aussehen den Haftwurzeln gleichend, bei Anthurium Veitchi in Menge über den Erdboden treten und nach allen Richtungen orientiert. Statolithen fehlten der Haube vollständig, dagegen waren reichlich Chlorophyllkörner, in gewissen Zellen auch Raphiden, vorhanden. Nur in den äufsersten, im Absterben begriffenen Zellen waren Stärkekörner in unregelmäfsiger Verteilung.

Wir sind am Ende unserer Untersuchungen und hoffen, wenigstens die verschiedenen „Typen“ der nicht oder wenig geotropischen Wurzeln einigermafsen vollständig vorgeführt zu haben. Leider mangelte es so oft an dem entsprechenden Materiale, und ebenso wissen wir häufig nicht, ob die in unseren Gewächshäusern gezogenen Pflanzen in ihrer Heimat nicht manche Verschiedenheiten in Bau, Wachstum und Funktion der Wurzeln zeigen, dafs auch hier wohl die Hauptarbeit noch erst zu tun sein wird, bis wir endgiltig über die geotropische Empfindlichkeit und das Vorkommen von Statolithen unterrichtet sein werden. Von besonderem Interesse, um das auch hier nochmals zu wiederholen, dürften gerade die Luftwurzeln der Orchideen für unsere Frage sein.

---

1) Im „Kew Index“ finden sich fünf verschiedene Ficus repens angeführt, darunter auch zwei mit dem Autorzitat „Hort.“. Es ist nicht zu ersehen, welche Pflanze Haberlandt untersuchte. Desgleichen werden drei Pothos cordatus aufgezählt.

Zum Schlufs wollen wir die Hauptergebnisse kurz rekapitulieren:

A. Erdwurzeln.

1. Primäre Adventivwurzeln, welche keine oder nur eine geringe geotropische Reaktion zeigen, sind auch bei Erdpflanzen viel weiter verbreitet als man gewöhnlich denkt.

2. Wir können hier etwa unterscheiden (siehe pag. 25/26):

a) Wurzeln dauernd ageotropisch:

I. Typus Arum: Wurzeln aufwärtsgehend; Stärkekörner in der Haube fehlend.

II. Typus Salix (als Ausnahme auch bei Zea): Wurzeln aufwärtsgehend oder schräg verlaufend; Stärkekörner in der Haube fehlend oder wenige unregelmäfsig verteilt.

III. Typus Epimedium: Wurzeln unregelmäfsig nach allen Seiten; Stärkekörner in der Haube reichlich vorhanden, unregelmäfsig verteilt.

b) Wurzeln zeitweise ageotropisch:

IV. Typus Festuca-Poa: Wurzeln anfangs viele anscheinend autotrop, dabei einige auch direkt nach aufwärts, später alle abwärts positiv geotropisch; Stärkekörner in der Haube anfangs ziemlich unregelmäfsig verteilt, später regelmäfsig gelagert, als Statolithen fungierend.

V. Typus Leontice: Wurzeln anfangs anscheinend autotrop, die von der oberen Seite der Knolle nach aufwärts gehend, später dieselbe Lage behaltend, aber anscheinend mit „geotropischem Eigenwinkel“ wachsend; Stärkekörner in der Haube anfangs keine, dann wenige unregelmäfsig verteilt, später regelmäfsig im unteren Teil der Zellen mit Statolithenfunktion.

3. Parasitische Pflanzen zeigen wie in ihrem ganzen Wurzelhabitus, so auch namentlich was die Haube anbelangt, eine weitgehende Reduktion. Auch bei Saprophyten ist die Calyptra oft nur sehr rudimentär, bei anderen normal und reichlich mit Stärke versehen, doch ist diese dann unregelmäfsig in der Zelle verteilt. Ein Geotropismus ist in diesen Wurzeln nicht mehr ausgeprägt.

4. Die „Kurzwurzeln“ von Aesculus Hippocastanum, die keine Haube mehr besitzen, sind geotropisch nicht empfindlich. Stärkekörner fehlen hier stets.

5. Durch stärkere Reize, z. B. hydro- oder traumatotropische, kann in geotropisch reaktionsfähigen Wurzeln letztere Reaktion verhindert werden, in Erscheinung zu treten. Die Anordnung der als

Statolithen dienenden Stärkekörner bleibt dabei unverändert, aufser bei Verletzung der stärkehaltigen Zellen selbst.

6. bei Abschneiden der Hauptwurzel und Ersatz durch eine Nebenwurzel geht Hand in Hand mit der geotropischen „Umstimmung“ auch eine Beschleunigung in der Ausbildung des Statolithenapparates vor sich.

B. Pneumathoden und Wasserwurzeln.

7. Die „Pneumathoden“ von Phoenix canariensis und Jussieua zeigen ausgesprochene Statolithen, wahrscheinlich wie die analogen Gebilde bei den Mangrovepflanzen, auch negativen Geotropismus. Die Entstehung dieser nach aufwärts wachsenden Wurzeln ist wohl auf den Reiz des Wassers zurückzuführen. In Cyperus Papyrus lernten wir eine Pflanze kennen, welche aufser einigen steil nach oben verlaufenden auch einige über die Erde in anderem Winkel hervortretende besitzt, sich also event. erst „auf dem Wege der geotropischen Umstimmung“ befindet.

8. Bei vielen Wasserpflanzen ist eine geotropische Reaktion der Wurzel nicht mehr ersichtlich. Bei Eichhornia crassipes sind auch keine Statolithen, während solche bei der habituell ähnlichen Pistia Stratiotes vorkommen. Ebenso sind sie bei Nelumbium und Trapa (Nebenwurzeln I. Ordnung) vorhanden; hier sind aber die Spitzen der Wurzeln auch noch nach abwärts gekrümmt. Wir haben somit eine Reihe vor uns, die uns das Verschwinden der geotropischen Reizbarkeit verständlich machen kann.

C. Luftwurzeln.

9. In den Luftwurzeln der epiphytischen Orchideen beobachtete ich nie Statolithen; die meisten sind wohl stark negativ heliotropisch und positiv hydrotropisch, aber sicher nicht mehr geotropisch; andere schienen (am ausgesprochensten Laelia anceps) sich geotropisch zu krümmen, doch konnte man bei Lichtabschlufs trotz guten Wachstums zuweilen jede Krümmung ausschliefsen, in anderen Fällen noch eine ziemlich flache Beugung veranlassen.

10. Jedenfalls tritt eine Krümmung der Orchideenluftwurzeln bei Lageveränderung ungemein langsam ein. Soweit dabei geotropische Vorgänge im Spiele sind, dürften die Chlorophyllkörner der Haube genügen, um als Statolithen zu dienen.

11. Statolithenapparat und geotropische Reaktion fehlen auch den Luftwurzeln, die man zwingt in der Erde zu wachsen.

12. Es war interessant zum Vergleich mit den Luftwurzeln der Epiphyten zu sehen, wie sich unsere einheimischen terrestrischen

Orchideen in dem uns beschäftigenden Punkte verhalten würden. Zwar sind bei ihnen die Hauben noch mit Stärkekörnern erfüllt, doch ist auch hier eine Tendenz unverkennbar, den Statolithenapparat zu unterdrücken. Damit würde auch das Wachstum der Wurzeln nach verschiedenen Richtungen gut übereinstimmen.

13. Bei der noch „terrestrisch“ lebenden Liparis Loeselii, die schon Luftknollen besitzt, glich auch die Beschaffenheit der Haube und die geotropische Empfindlichkeit der Wurzeln sehr der der Epiphyten.

14. Im Gegensatz zu den Orchideen sind gewisse Luftwurzeln der Aroideen („Nährwurzeln“) deutlich positiv geotropisch und haben auch Statolithen. Beides fehlt dagegen den „Haftwurzeln“.

15. Auch bei Luftwurzeln an Pflanzen aus anderen Familien (Vitis, Zebrina) finden sich in der Columella leicht bewegliche Stärkekörner.

---

16. Schliefslich können wir noch hervorheben, dafs die unter Punkt 2b bei „Typus IV“ der Erdwurzeln erwähnte Erscheinung, dafs anfangs Wachstum in beliebiger Richtung und Mangel eines Statolithenapparates, erst später positiver Geotropismus und Vorhandensein von Statolithen konstatiert wird, sich sowohl bei Erd- als auch bei Wasser- (Veronica, Cicuta) und Luftwurzeln (Aroideen) vorfindet.

Heidelberg, botanisches Institut, den 20. Juli 1904.

Zusatz bei der Korrektur.

Inzwischen hatte Herr Lehrer Plettke aus Geestemünde die Liebenswürdigkeit, mir einige Exemplare von Carex arenaria zu übersenden, die ich zum Teil zum Zwecke der weiteren Beobachtung im Friedrichsfelder Walde auf Sand ansiedelte. Auch habe ich Ende August ds. Js. selbst auf der Kurischen Nehrung bei Sarkau genannte Pflanze zahlreich im Dünensande wachsend gefunden. Die von Johan Erikson (I) geschilderten oberflächlichen Wurzeln sah ich nicht nur steil nach aufwärts, sondern auch nach allen möglichen anderen Richtungen verlaufen. Stets sind sie in ein überaus fein verzweigtes Wurzelsystem aufgelöst und die Endwürzelchen dabei nach allen Seiten orientiert. Die Enden irgendwelcher „Primärwurzeln“ waren meist kaum von anderen zu unterscheiden. Eine mikroskopische Untersuchung lehrte mich, dafs „Statolithen“ immer in der Haube völlig fehlen. Wie ich schon oben vermutete, sind die Wurzeln ohne Zweifel ageotropisch und nicht negativ geotropisch. Der Typus von Carex arenaria liefse sich wohl an den von Epimedium oder den gewisser Saprophyten (Pirola) in unserer Übersicht anschliefsen.

Erwähnt mag noch im Anschlufs an die Ausführungen auf pag. 23 werden, dafs ich auch bei so typischen Sandpflanzen des Meeresstrandes, wie Cakile maritima Scp. oder Ammadenia peploides Rupr. es sind, nach oben wachsende Wurzeln nicht konstatierte.

Angabe der benutzten Literatur.

1. Areschoug I, Beiträge zur Biologie der geophilen Pflanzen. Acta Lundiana Bd. 31. 1895.
2. Arloing I, Recherches anatomiques sur le bouturage des Cactées. Ann. d. scienc. nat. bot. 6 sér. t. 4. 1876.
3. Bennett I, Are roots aerotropic? Bot. Gazette vol. 37. 1904.
4. Clos I, Indifférence dans la direction des racines adventives d'un Cierge. C. Rend. t. 79. 1874.
5. Costantin I, Recherches sur l'influence qu'exerce le milieu sur la structure des racines. Ann. d. scienc. nat. bot. 7 sér. t. 1. 1885.
6. Czapek I, Untersuchungen über Geotropismus. Pringsheims Jahrbücher Bd. 27. 1895.
7. — II, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Pringsheims Jahrbücher Bd. 32. 1898.
8. — III, Über den Vorgang der geotropischen Reizperception in der Wurzelspitze. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 19. 1901.
9. Czapek IV, Stoffwechselprozesse bei hydrotropischer und bei phototropischer Reizung. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 21. 1903.
10. Darwin Chas. I, Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. Deutsch von J. V. Carus. Stuttgart 1876.
11. Darwin Fr. I, The statolith-theory of geotropism. Proc. of the royal Soc. vol. 71. 1903.
12. Duchartre I, Note sur un cas d'abolition du géotropisme. Bull. de la Soc. bot. de France t. 35. 1888.
13. Erikson Johan I, Studier öfver Sandfloran i östra Skåne. Bih. till K. Svensk. Vet. Akad. Handl. Bd. 22 Afd. III No. 3. 1896. (Eine „Vorl. Mitteilung“: Über negativ geotropische Wurzeln bei Sandpflanzen in Bot. Centralbl. Bd. 61. 1895.)
14. Fitting I, Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Pringsheims Jahrbücher Bd. 38. 1903. (Hab.-Schrift Tübingen.)
15. Freidenfeldt I, Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. I. Über die Formbildung der Wurzel vom biol. Gesichtspunkte. Flora Bd. 91. 1902.
16. Friedrich I, Über eine Eigentümlichkeit der Luftwurzeln von Acanthorrhiza aculeata Wendl. Acta Hort. Petrop. t. 7. 1880.
17. Goebel I, Über die Luftwurzeln von Sonneratia. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 4. 1886.
18. — II, Bemerkung zu der Abhandlung von L. Jost: „Ein Beitrag zur Kenntnis der Atmungsorgane der Pflanzen.“ Bot. Ztg. Bd. 45. 1887.
19. — III, Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg 1889—1893.
20. — IV, Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena 1898—1901.
21. — V, Zur Biologie der Malaxideen. Flora Bd. 88. 1901.
22. Guillon I, Sur le géotropisme des racines de la vigne. C. Rend. t. 132. 1901.

23. Haberlandt I, Eine botanische Tropenreise. Indomalayische Vegetationsbilder und Reiseskizzen. Leipzig 1893.
24. — II, Über die Perception des geotropischen Reizes. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 18. 1900.
25. — III, Über die Statolithenfunktion der Stärkekörner. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 20. 1902.
26. — IV, Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Pringsheims Jahrbücher Bd. 38. 1903.
27. de Janczewski I, Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées Ann. d. scienc. nat. bot. 7 sér. t. 2. 1885.
28. Jørgensen I, Bidrag till Rodens Naturhistorie. Bot. Tidskrift 3. Reihe Bd. 1 u. 2. 1878 u. 1879. Ref. in Bot. Jahresber. 1878 I pag. 43 und 1879 I pag. 79.
29. Jost I, Ein Beitrag zur Kenntnis der Atmungsorgane der Pflanzen. Bot. Ztg. Bd. 45. 1887. (Dissert. Strafsburg.)
30. — II, Die Perception des Schwerereizes in der Pflanze. Biol. Centralbl. Bd. 22. 1902.
31. Irmisch I, Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850.
32. Kamieński I, Die Vegetationsorgane der Monotropa Hypopitys L. Bot. Ztg. Bd. 39. 1881.
33. Karsten G. I, Über die Mangrove-Vegetation im malayischen Archipel. Eine morphologisch-biologische Studie. Bibl. bot. Heft 22. 1891.
34. Kerner von Marilaun I, Pflanzenleben. Bd. 1. Leipzig 1888.
35. Klein und Szabó I, Zur Kenntnis der Wurzeln von Aesculus Hippocastanum. Flora Bd. 63. 1880.
36. Kny I, Einflufs der Schwerkraft auf die Anlegung von Adventivwurzeln und Adventivsprossen. Sitz.-Ber. d. Ges. naturforsch. Freunde Berlin v. 21. III. 1876.
37. Koch L. I, Untersuchungen über die Entwicklung der Cuscuteen. Hansteins bot. Abh. Bd. 2 Heft 3. 1874.
38. — II, Untersuchungen über die Entwicklung des Samens der Orobanchen. Pringsheims Jahrbücher Bd. 11. 1877. (Hab.-Schrift Heidelberg.)
39. Leitgeb I, Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl. Bd. 24. Wien 1865.
40. Lierau I, Über die Wurzeln der Araceen. Englers Jahrbücher Bd. 9. 1888. (Dissert. Berlin.)
41. Meinecke I, Beiträge zur Anatomie der Luftwurzeln der Orchideen. Flora Bd. 78. 1894. (Dissert. Heidelberg.)
42. Miehe I, Über correlative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Pringsheims Jahrbücher Bd. 37. 1902. (Hab.-Schr. Leipzig.)
43. Molisch I, Über die Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Wachstumsrichtung durch Gase (Aerotropismus). Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl. Bd. 90 I. Abt. Wien 1884.
44. Morren I, De la sensibilité et des mouvements chez les végétaux. Bull. de l'acad. roy. d. scienc. des lettres et des beaux-arts de Belgique 3 sér. t. 10. 1885.
45. Němec I, Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftsreizes bei den Pflanzen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 18. 1900.

46. Němec II, Der Wundreiz und die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln. Fünfstücks Beiträge zur wiss. Botan. Bd. 4. 1900.
47. — III, Über das Plagiotropwerden orthotroper Wurzeln. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 19. 1901.
48. — IV, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftsreizes bei den Pflanzen. Pringsheims Jahrbücher Bd. 36. 1901.
49. — V, Die Perception des Schwerkraftsreizes bei den Pflanzen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 20. 1902.
50. — VI, Einiges über den Geotropismus der Wurzeln. Beih. z. bot. Centralbl. Bd. 17. 1904.
51. Newcombe I, Thigmotropism of terrestrial roots. Beih. z. bot. Centralbl. Bd. 17. 1904.
52. Noll I, Über heterogene Induktion. Versuch eines Beitrags zur Kenntnis der Reizerscheinungen der Pflanzen. Leipzig 1892.
53. — II, Das Sinnesleben der Pflanzen. Ber. d. Senckenberg. naturf. Ges. zu Frankfurt a. M. 1896.
54. — III, Über Geotropismus. Pringsheims Jahrbücher Bd. 34. 1900.
55. — IV, Über den bestimmenden Einfluſs von Wurzelkrümmungen auf Entstehung u. Anordnung d. Seitenwurzeln. Landwirtsch. Jahrb. Bd. 29. 1900.
56. — V, Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen. Landwirtsch. Jahrb. Erg.-Bd. 1. 1901.
57. — VI, Zur Kontroverse über den Geotropismus. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 20. 1902.
58. Pearson I, Anatomy of the seedling of Bowenia spectabilis Hook. f. Annals of Botany vol. 12. 1898.
59. Pfeffer I, Pflanzenphysiologie Bd. 2. Leipzig 1904.
60. Pfitzer I, Über zwergartige Bulbophylleen mit Assimilationshöhlen im Innern der Knollen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 2. 1884.
61. — II, Orchidaceae—Pleonandrae. Aus A. Engler, Das Pflanzenreich Heft 12. Leipzig 1903.
62. Piccard I, Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. Pringsheims Jahrbücher Bd. 40. 1904.
63. Raciborski I, Biologische Mitteilungen aus Java. Flora Bd. 85. 1898.
64. Regel I, Leontice Alberti. Gartenflora Jahrg. 1881.
65. Reinke I, Untersuchungen über Wachstumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel. Hansteins bot. Abhandl. Bd. I Heft 3. 1871.
66. Richter Aladár I, Physiologisch-anatomische Untersuchungen über Luftwurzeln mit besonderer Berücksichtigung der Wurzelhaube. Bibl. bot. Heft 54. 1901.
67. Rimbach I, Über die Lebensweise des Arum maculatum. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 15. 1897.
68. — II, Beiträge zur Physiologie der Wurzeln. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 17. 1899.
69. Russow I, Über Wurzelbildung im Innern hohler (kernfauler) Birkenstämme. Sitz.-Ber. d. Dorpater naturf. Ges. Okt. 1880.
70. Sachs I, Ablenkung der Wurzel von ihrer normalen Wachstumsrichtung durch feuchte Körper. Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg I. 1871.
71. — II, Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg I. 1873—74.

72. Sachs III, Über latente Reizbarkeiten. Flora Bd. 77. 1893.
73. Schenck I, Über das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. Pringsheims Jahrbücher Bd. 20. 1889.
74. — II, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. I. Teil. Botanische Mitteilungen aus den Tropen Heft 4. Jena 1892.
75. Schimper I, Die epiphytische Vegetation Amerikas. Botanische Mitteilungen aus den Tropen. Heft 2. Jena 1888. („Vorl. Mitteilung": Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. Bot. Centralbl. Bd. 17. 1884.)
76. Schröder H. I, Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Beih. z. bot. Centralbl. Bd. 16. 1903.
77. Schumann I, Negativ geotrope Wurzeln. Monatsschrift für Kakteenkunde Bd. 13. 1903. (Ref. Bot. Centralbl. Bd. 93 pag. 510. 1903.)
78. Scott Rina und Sargent Ethel I, On the development of Arum maculatum from the seed. Annals of botany vol. 12. 1898.
79. Stahl I, Einflufs des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 2. 1884.
80. Tischler I, Die Berberidaceen und Podophyllaceen. Versuch einer morphologisch-biologischen Monographie. Englers Jahrbücher Bd. 31. 1902. (Habil.-Schrift Heidelberg.)
81. Tondera I, Beitrag zur Kenntnis des funktionellen Wertes der Stärkescheide. Bull. de l'acad. d. scienc. de Cracovie, math.-naturw. Kl. 1903. (Ref. Bot. Centralbl. Bd. 95 pag. 122. 1904.)
82. Treub I, Sur les urnes du Dischidia Rafflesiana. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg vol. 3. 1883.
83. Vöchting I, Über Organbildung im Pflanzenreiche Bd. 1. Bonn 1878.
84. Volkens I, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste auf Grund anatomisch-physiologischer Forschungen. Berlin 1885.
85. Waage I, Über haubenlose Wurzeln der Hippocastanaceen und Sapindaceen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 9. 1891.
86. Went I, Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg vol. 12. 1895.
87. Wieler I, Die Funktion der Pneumathoden und des Aerenchyms. Pringsheims Jahrbücher Bd. 32. 1898.
88. Wiesner I, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Eine physiologische Monographie, Teil 2. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. 43. Wien 1882.
89. — II, Untersuchungen über die Wachstumsbewegungen der Wurzeln (Darwin'sche und geotropische Wurzelkrümmungen). Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. 89 Abt. I. Wien 1884.
90. — III, Zur Physiologie von Taeniophyllum Zollingeri. Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. 106 Abt. I. Wien 1897.
91. — IV, Studien über den Einflufs der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. 111 Abt. I. Wien 1902.
92. Wittrock I, Einige Beiträge zur Kenntnis der Trapa natans L. Bot. Centralbl. Bd. 31. 1887.