Die Streitfrage über die Function der Wurzelspitze.

Eine kritische Litteraturstudie.

Von

Wladislaw Rothert.

In einer demnächst erscheinenden Arbeit (**15**, Kapitel X) werden von mir u. a. die bemerkenswerthen Wirkungen beschrieben und studirt, welche das Abschneiden einer kurzen Spitze auf die physiologischen Eigenschaften der Cotyledonen einiger *Gramineen* ausübt. Durch diese Untersuchung wurde ich veranlasst, mich mit der Litteratur einer in mancher Hinsicht analogen Frage, nämlich der Wirkung der Decapitation auf die Wurzeln, eingehend zu beschäftigen. Darwin's Untersuchungen über diesen Gegenstand und die von ihm aufgestellte weittragende Theorie von der „Gehirnfunction" der Wurzelspitze haben in den Jahren 1881 bis 1884 eine wahre Fluth von Arbeiten hervorgerufen, deren Resultat jedoch nicht eine Klärung der Ansichten, sondern eher eine Verschärfung der ursprünglichen Gegensätze war; dann bricht diese Litteratur mit einemmal ab, und seitdem hat, soweit mir bekannt, niemand es unternommen, dieselbe zusammenzufassen, sie kritisch zu sichten und darzulegen, was festgestellt und was zweifelhaft ist und wie überhaupt die ganze Frage gegenwärtig steht. Da ich nun fand, dass die in Rede stehende Litteratur einer kritischen Sichtung in hohem Grade bedarf, so will ich in den folgenden Blättern versuchen, eine solche zu unternehmen, wobei meine an den *Gramineen*-Cotyledonen gewonnenen Ergebnisse auch einige Anhaltspunkte liefern werden. Ich bemerke im Voraus, dass die von mir geübte Kritik nicht den Anspruch erhebt, in allen ihren Punkten neu zu sein; Manches ist vielmehr schon in einigen der zu besprechenden Arbeiten in gleicher oder ähnlicher Weise ausgeführt worden. Ich habe es aber nicht für nöthig gehalten, jedesmal anzugeben, von wem

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0183-5

ein bestimmtes kritisches Urtheil zuerst ausgesprochen worden ist, denn dies ist für die Sache selbst gleichgiltig.

Ausgeschlossen ist von der folgenden Uebersicht die Litteratur der sog. Darwin'schen Krümmung, — denn hier ist die specifische Empfindlichkeit der Wurzelspitze und die Fortpflanzung eines Krümmungsreizes von ihr aus zu der die Krümmung ausführenden Region, nach den vorliegenden Daten und bei unserer gegenwärtigen Vorstellung von der Reizbarkeit, unbestreitbar. Es soll also nur die Litteratur über die Rolle der Wurzelspitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln besprochen werden, unter Uebergehung der Schriften ausschliesslich polemischen Inhalts.

Geotropismus.

Der erste, welcher die uns beschäftigende Frage anregte, war bekanntlich Ciesielski (**4**, 21).[1]) Derselbe fand, dass Wurzeln sich nur dann geotropisch zu krümmen vermögen, wenn sie mit einem unversehrten Vegetationspunkt versehen sind. Werden Wurzeln, denen eine 0,5 *mm* lange Spitze abgeschnitten worden ist, horizontal gelegt, so fahren sie fort geradeaus zu wachsen, ohne die mindeste Abwärtskrümmung; nur falls — was nicht selten geschieht — nach einigen Tagen sich an der Schnittfläche ein neuer Vegetationspunkt bildet, unterliegt die Wurzel wieder der Wirkung der Gravitation und krümmt sich abwärts. Belässt man hingegen Wurzeln zuerst eine Zeit lang in horizontaler Lage und schneidet ihnen dann, wenn sie noch keine Krümmung aufweisen, die Spitze ab, so krümmen sich dieselben in der Weise, dass die vor der Decapitation aufwärtsgekehrte Seite convex wird. — Die Erklärung, welche Ciesielski für diese Erscheinungen gab, ist gegenwärtig so veraltet, dass ich sie nicht wiederzugeben brauche.

Sachs (**16**, 432—434) erklärt sich mit den Angaben Ciesielski's nicht einverstanden. Er beobachtete, dass geköpfte Wurzeln sehr starke Nutationen ausführen (d. i. sich scharf nach verschiedenen Richtungen krümmen), dass aber bei horizontaler Lage die Krümmung häufiger abwärts als aufwärts gerichtet ist. Daher meint Sachs, dass bei den geköpften Wurzeln der Einfluss der Gravitation nicht beseitigt ist, sondern dass er nur „durch die Nutationen verdeckt und oft unkenntlich gemacht wird" (l. c. 433). Sachs constatirte, dass das

1) Die Citate beziehen sich auf das am Schluss des Aufsatzes gegebene Litteraturverzeichniss; die erste fettgedruckte Zahl bezeichnet die Nummer der Arbeit im Verzeichniss, die zweite die Seitenzahl.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0184-1

Wachsthum der Wurzeln durch Entfernung des Vegetationspunktes nicht beeinflusst wird; er kann folglich nicht einsehen, „durch welchen geheimen Einfluss" diese Operation die geotropische Krümmung verhindern könnte (wie man hieraus ersieht, unterliegt es für Sachs gar keinem Zweifel, dass die geotropische Krümmungsfähigkeit nur von der Wachsthumsfähigkeit abhängig ist).

Eine ganz andere Wendung nahm die Frage mit dem Erscheinen des Darwin'schen Werkes (**5**), in welchem ein ganzes Kapitel (S. 448—469) derselben gewidmet ist. Die Beobachtungen Darwin's liefern allerdings im Wesentlichen nur eine Bestätigung derjenigen Ciesielski's. In zahlreichen Versuchen mit verschiedenen Pflanzen fand Darwin, dass Wurzeln, denen eine 0,5—2,0 *mm* lange Spitze abgeschnitten war, in horizontaler Lage gerade fortwuchsen und die geotropische Krümmungsfähigkeit ganz eingebüsst hatten; ganz dasselbe Resultat hatte auch die Zerstörung einer ebenso langen Wurzelspitze durch Höllenstein (das Cauterisiren der Wurzelspitze). In der Minderzahl der Fälle fand zwar eine geotropische Krümmung der auf die eine oder andere Weise decapitirten Wurzeln statt, aber sie erfolgte bedeutend später und war wesentlich schwächer als bei den unverletzten Vergleichswurzeln. Unregelmässige Nutationen der geköpften Wurzeln beobachtete Darwin nur ausnahmsweise; die entgegengesetzte Beobachtung von Sachs erklärt Darwin dadurch, dass Sachs wahrscheinlich die Spitze nicht genau quer abgeschnitten habe.

Diese Beobachtungen boten, wie gesagt, an sich nichts wesentlich Neues. Darwin zog aber aus ihnen den neuen und höchst bedeutungsvollen Schluss, dass bei den Wurzeln nur die Spize geotropisch empfindlich ist und dass von ihr aus der geotropische Reiz sich zu derjenigen Region der Wurzel fortpflanzt, in welcher die Krümmung ausgeführt wird. Da er zu demselben Resultat auch bezüglich anderer Reizbewegungen der Wurzeln gelangte (wovon unten noch die Rede sein wird), so generalisirte er seine Schlussfolgerung und stellte die weittragende Behauptung auf, dass überhaupt die Empfindlichkeit gegen äussere Reizursachen nur in der Spitze der Wurzel localisirt ist, dass somit die Spitze alle Reizbewegungen der Wurzel beherrscht und eine ebensolche Rolle spielt, wie bei den niederen Thieren das Gehirn (**5**, 492).

In Anbetracht des grellen Gegensatzes, in dem diese Behauptung zu den damals in der Pflanzenphysiologie unbestritten herrschenden Ansichten stand, war es zu erwarten, dass sie auf Widerspruch treffen würde. In der That wandten sich, schon sehr bald nach dem Erscheinen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0185-7

des Darwin'schen Werkes, zwei Forscher in scharfer Weise gegen die von ihm aufgestellte Theorie, — nämlich Wiesner und Detlefsen.

Detlefsen (**7**, 645—646) führt gegen Darwin nur dasselbe Argument an, welches schon Sachs gegen Ciesielski geltend gemacht hatte, nämlich dass geköpfte Wurzeln starke Nutationen ausführen, sich aber bei horizontaler Lage weit häufiger abwärts als in anderen Richtungen krümmen; sie sind also noch geotropisch, und folglich wirkt die Gravitation nicht bloss auf die Spitze, sondern direct auf die ganze krümmungsfähige Region der Wurzel. Der einzige Versuch, welchen der Verfasser zur Stütze seiner Behauptung anführt, ist jedoch keineswegs sehr überzeugend: von 12 Wurzeln, welche geköpft und dann horizontal gelegt wurden, war nach 24 Stunden 1 gerade geblieben, 1 hatte sich aufwärts gekrümmt, 4 hatten sich seitwärts und 6 abwärts gekrümmt (davon nur eine stark). Es hat sich also nur die Hälfte der Wurzeln abwärts gekrümmt und fast ebensoviele haben sich in anderen Richtungen gekrümmt; es ist sehr wohl möglich, dass die Abwärtskrümmung keine geotropische, sondern ebenfalls nur eine Nutationskrümmung war, und dass die Fälle der Abwärtskrümmung etwas überwiegen, kann rein zufällig sein (vgl. ferner auch S. 25 und die Anm. 17); der Zufall könnte bei einem solchen Verhältniss der Zahlen nur auf Grund einer grossen Beobachtungsreihe ausgeschlossen werden. Nun verschwinden aber die Beobachtungen des Verfassers vollkommen gegenüber den zahlreichen Versuchen Darwin's, in denen nur ein geringer Procentsatz der geköpften Wurzeln sich abwärts krümmte, die grosse Mehrzahl hingegen ohne jegliche Abweichung von der horizontalen Richtung gerade fortwuchs. Will man demgegenüber die Ansicht aufrechterhalten, dass die geköpften Wurzeln geotropisch sind und ihr Geotropismus nur durch Nutationen verdeckt ist, so muss man annehmen, dass durch einen merkwürdigen Zufall alle die geradegebliebenen Wurzeln die Neigung hatten, gerade nach aufwärts zu nutiren, und dass durch einen zweiten nicht minder merkwürdigen Zufall dieses Bestreben dem geotropischen Krümmungsbestreben gerade das Gleichgewicht hielt; sonst bleibt nur noch die Annahme, dass die Angaben Darwin's Schwindel seien, was Niemand glauben wird. Detlefsen zieht nun keine von diesen beiden Consequenzen, sondern er greift zu einer dritten, womöglich noch sonderbareren Ausflucht: er verwirft die Versuche Darwin's in Bausch und Bogen einfach daraufhin, dass die Wurzeln, mit denen dieser operirte, „krank“ gewesen seien; und dies folgert er daraus, dass

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0186-2

dieselben keine Nutationen ausführten. Solch eine Argumentation ist zwar sehr einfach und bequem, auf wissenschaftliche Ernsthaftigkeit kann sie aber dafür keinen Anspruch erheben. Wenn die Wurzeln sich anders verhalten als in seinen eigenen Versuchen, so genügt das für den Verfasser, um sie als „krank" zu erklären und daraufhin die mit ihnen gewonnenen Resultate einfach zu ignoriren. In der willkürlichsten Weise wird die Ausführung von unregelmässigen Nutationen zum Kriterium der Gesundheit der Wurzeln erhoben; offenbar könnte man mit mindestens der gleichen Berechtigung in dem geradlinigen Fortwachsen der Wurzeln den Beweis ihrer Gesundheit erblicken und somit die Wurzeln, mit denen der Verfasser experimentirte, für krank erklären.[2]) Ganz abgesehen hiervon wird übrigens durch die Krankerklärung der betr. Wurzeln die Thatsache der Aufhebung ihrer geotropischen Krümmungsfähigkeit durch das Köpfen nicht im mindesten alterirt. — Endlich, wenn wir es auch gelten lassen wollten, dass geköpfte Wurzeln ihre geotropische Krümmungsfähigkeit nicht verlieren, so krümmen sie sich doch zweifellos bedeutend schwächer als unverletzte, und dies ist eine Folge des Köpfens, welche der Erklärung bedarf; Detlefsen aber begnügt sich mit dem Ausspruch, dass diese Thatsache „für die Beantwortung der vorliegenden Frage gleichgiltig" ist (!).

Detlefsen hat die in Rede stehende Frage in einer höchst oberflächlichen und der Wichtigkeit des Gegenstandes keineswegs angemessenen Weise behandelt; anstatt einer Kritik der Schlussfolgerungen Darwin's, die wohl möglich und vollkommen angebracht gewesen wäre, hat er sich mit einer in Wirklichkeit fast durch nichts motivirten Bestreitung der wohl constatirten Thatsachen begnügt. Derjenige Theil seiner Schrift, welcher sich auf den Geotropismus bezieht, hat gar kein neues Licht auf die Frage geworfen und entbehrt nach meiner Ansicht jeglicher Bedeutung.

Wiesner (**18**, 97—107) wendet sich gegen Darwin von einem anderen Gesichtspunkt aus. Im Gegensatz zu Sachs und

---

2) Die Meinungsverschiedenheit bezüglich der Nutationen geköpfter Wurzeln wiederholt sich in der Litteratur: nach den einen Autoren finden fast stets Nutationen statt, andere fanden dieselben nur als seltene Ausnahme oder beobachteten sie selbst überhaupt nicht. Da auf beiden Seiten sich geübte und geschickte Experimentatoren befinden, so kann das Auftreten der Nutationen wohl nicht durch schräges Abschneiden der Spitze erklärt werden. Die Differenzen erklären sich am wahrscheinlichsten einfach dadurch, dass die aus Samen verschiedener Herkunft gezogenen Keimlinge sich in dieser Hinsicht verschieden verhalten.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0187-8

Darwin[3]) findet er, dass das Abschneiden einer 1 *mm* langen Spitze die Wachsthumsintensität der Wurzeln stets stark vermindert, und dass diejenigen Wurzeln, deren Wachsthum relativ wenig verlangsamt ist, die Fähigkeit zu geotropischer Krümmung bewahren, wenn sie sich auch freilich später und bedeutend schwächer krümmen als intacte Wurzeln. In Anbetracht dessen glaubt Wiesner die Beobachtungen Darwin's, deren Richtigkeit er nicht bestreitet, anders deuten zu zu müssen: die Aufhebung resp. Schwächung der geotropischen Krümmungsfähigkeit ist für ihn nicht eine Folge der Entfernung der Wurzelspitze, sondern eine Folge der durch die Verletzung verminderten Wachsthumsintensität der Wurzel. „Ich werde nachweisen", sagt Wiesner (**18**, 99), „dass geköpfte Wurzeln . . . weniger wachsthumsfähig sind als intact gebliebene, und dass sie nach Maassgabe ihrer Wachsthumsfähigkeit geotropisch sind".

Die Belege, welche Wiesner anführt, sind nun aber nicht nur nicht sehr beweisend zu Gunsten seiner These, sondern sie sind zum Theil mit ihr sogar geradezu unvereinbar. Nur bei *Pisum sativum* ist die Wachsthumsintensität der geköpften Wurzeln in der That sehr stark vermindert (im Mittel um über 75 %). Bei den drei übrigen

---

3) Wiesner sagt (**18**, 100), dass Darwin seine Beobachtungen über das Längenwachsthum normaler und decapitirter Wurzeln nicht näher mittheilt, und später (**19**, 276) wirft er Darwin sogar vor, er habe „über das Wachsthum decapitirter Wurzeln gar keine messenden Versuche angestellt und nach dem Augenschein geurtheilt." Es ist geradezu unbegreiflich, wie Wiesner etwas derartiges sagen kann. Darwin führt bei einer ganzen Reihe seiner Versuche Zahlenangaben über das Wachsthum geköpfter Wurzeln an, und in mehreren Versuchen (z. B. **5**, 465, 460) vergleicht er dasselbe auch mit dem Wachsthum intacter Controlwurzeln. Aus seinen Daten ersieht man, dass das Wachsthum der geköpften Wurzeln, wenn es auch gegenüber demjenigen der intacten etwas verlangsamt zu sein pflegt, immer intensiv ist und jedenfalls zur Ausführung einer starken geotropischen Krümmung vollkommen ausreichend sein würde. Hieraus schloss Darwin ganz richtig, dass die Aufhebung des Geotropismus nicht die Folge einer Beeinflussung der Wachsthumsintensität durch das Köpfen sein kann. Darwin hat also diese letztere Beeinflussung keineswegs ausser Acht gelassen, wie ihm Wiesner ungerechterweise vorwirft, sondern er war in dieser Hinsicht kritischer als Wiesner und hat den Fehlschluss vermieden, in welchen Wiesner, wie wir gleich sehen werden, verfallen ist. Auch Sachs widerfuhr in dieser Angelegenheit ein unbegründeter Angriff von Seiten Wiesner's; Wiesner sagt nämlich (**19**, 277), Sachs' Beobachtung habe „nur den Vergleich zweier Wurzeln, einer intacten und einer decapitirten" in sich geschlossen. Sachs führt allerdings die Zahlen nur für zwei Wurzeln an, er schickt aber voraus (**16**, 433): „Zur Veranschaulichung mag ein Beispiel genügen", woraus doch wohl klar hervorgeht, dass er mit einer grösseren Anzahl von Objecten experimentirt hat.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0188-4

untersuchten Species variirt die durch das Köpfen bewirkte Verminderung während der ersten 24 Stunden im mittel von ca. 25 % bis nicht voll 50 %. Es liegt auf der Hand, dass eine derartige Verminderung der Wachsthumsintensität nur eine Verminderung, nicht aber eine völlige Aufhebung der Krümmungsfähigkeit verursachen kann; indessen krümmten sich viele von diesen Wurzeln gar nicht. — Ferner, wenn die Verminderung der Krümmungsfähigkeit nur durch die Verminderung der Wachsthumsintensität bedingt wäre, so wäre zu erwarten, dass erstere letzterer wenigstens annähernd entspricht. Dagegen finden wir in den Wiesner'schen Belegen zum Theil eine auffallende Disproportionalität. So hat sich z. B. in dem Versuch mit *Zea Mais* (S. 102) die geköpfte Wurzel β' (Zuwuchs 69 %) nur „deutlich" gekrümmt, die 4 intacten Wurzeln hingegen haben sich, trotz nur sehr unbedeutend stärkeren Wachsthums (Zuwachs 71—86 %, Mittel 77,5 %), sämmtlich „stark" gekrümmt. Im Versuch mit *Vicia Faba* (S. 104) krümmten sich die intacten Wurzeln γ und δ (Zuwachs 70 resp. 71 %) schon nach 4 Stunden, die geköpfte Wurzel α' hingegen, trotzdem sie stärker als jene wuchs (Zuwachs 94 %), war erst nach 24 Stunden gekrümmt. Alles dies zeigt schon ganz deutlich, dass hier die Wachsthumsverlangsamung nur eine Begleiterscheinung ist und dass die Ursache der Aufhebung resp. Verminderung der Krümmungsfähigkeit in etwas anderem gesucht werden muss. — Abgesehen hiervon wird endlich die Erklärung Wiesner's endgiltig durch den Ciesielskischen Nachwirkungsversuch widerlegt, d. i. durch die Thatsache, dass geköpfte Wurzeln, wenn sie vor dem Köpfen eine gewisse Zeit horizontal gelegen haben, eine normale geotropische Nachwirkungskrümmung ausführen, was nb. Wiesner selber ausdrücklich bestätigt[4]) (S. 105, Punkt 4). Dieser Versuch zeigt auf das Evidenteste, dass die Wachsthumsintensität geköpfter Wurzeln zur Ausführung einer geotropischen Krümmung ausreichend ist, und weitere Beweise hierfür werden durch ihn eigentlich ganz überflüssig gemacht.

Die Frage nach dem Einfluss des Köpfens auf das Längenwachsthum der Wurzeln, wenn sie auch an und für sich nicht ohne Interesse ist, verliert hiernach jede Bedeutung für die uns beschäftigende Frage nach der Ursache der Aufhebung des Geotropismus geköpfter Wurzeln. In der Litteratur fuhr sie aber fort, eine grosse Rolle zu spielen, und daher seien, der Vollständigkeit halber, ihre weiteren Schicksale kurz angeführt.

4) Der Ciesielski'sche Nachwirkungsversuch ist überdies auch von Darwin (**5**, 450—452) und später von Brunchorst (**1**, 92—93) mit positivem Erfolg wiederholt worden, so dass an der Richtigkeit der Thatsache nicht zu zweifeln ist.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0189-2

In den Jahren 1882—1884 erschienen die Arbeiten von Fr. Darwin (**6**), Kirchner (**10**), Krabbe (**11**), Brunchorst (**1**) und Firtsch (**8**). Keiner von diesen Autoren fand eine so bedeutende verlangsamende Wirkung des Köpfens auf das Wachsthum, wie sie Wiesner angegeben hatte; theils wurde nur eine unbedeutende Verlangsamung, theils sogar eine Beschleunigung des Wachsthums als Folge des Köpfens beobachtet. Krabbe gibt Näheres nicht an; Brunchorst beobachtete in 5 Versuchen eine Verlangsamung, in 4 Versuchen eine Beschleunigung, die ersteren Fälle überwiegen im Ganzen ein wenig; bei Kirchner halten sie sich ungefähr das Gleichgewicht, und das Gesammtmittel des Zuwachses ist bei den geköpften Wurzeln sogar etwas grösser als bei den intacten (**10**, 21); Firtsch (**8**, 248) fand die Wachsthumsintensität geköpfter Wurzeln bei verticaler Stellung eben so gross oder nur ganz wenig geringer, bei horizontaler Stellung aber durchgängig grösser als diejenige der intacten Vergleichswurzeln. Fr. Darwin, welcher nicht den Gesammtzuwachs der Wurzeln, sondern den Zuwachs einer wenige *mm* langen markirten Strecke nahe über der Spitze maass (mittelst Mikroskop), überzeugte sich, dass die Decapitation zwar eine starke Verminderung der Wachsthumsintensität hervorruft, die jedoch nur wenige Stunden andauert, während nach einem Tage das Wachsthum ungefähr ebenso stark ist (mit Abweichungen nach beiden Richtungen), wie bei den intacten Controlwurzeln.

Molisch (**12**) unternahm es, die Angaben Wiesner's bezüglich des Längenwachsthums geköpfter Wurzeln zu bekräftigen, doch weichen auch seine Resultate von denen Wiesner's nicht unwesentlich ab; er fand nämlich eine Verminderung des 24stündigen Zuwachses um durchschnittlich 22 bis 38 %, — das sind erheblich geringere Werthe als Wiesner angegeben hatte.

Bald darauf veröffentlichte Wiesner eine zweite Arbeit (**19**), in welcher er (S. 237—247, 252—255) dabei bleibt, dass das Köpfen stets eine Verminderung der Wachsthumsintensität der Wurzeln zur Folge hat, wofern dieselben in feuchter Luft oder feuchten Sägespänen gehalten werden, unter solchen Verhältnissen, dass sie nicht mit tropfbarem Wasser in Berührung kommen (neue Versuche werden nicht mitgetheilt, sondern es wird auf die eben citirte Arbeit von Molisch verwiesen; auf seinen früheren Angaben bezüglich des Grades der Verlangsamung scheint Wiesner also nicht zu bestehen). Bei Cultur in Wasser hingegen ruft Decapitation im Gegentheil eine Beschleunigung (und zwar, wie die mitgetheilten Ver-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0190-7

suche zeigen, eine sehr bedeutende Beschleunigung) des Wachsthums hervor.[5])

Der erste Theil der oben (S. 6) citierten These Wiesner's (dass geköpfte Wurzeln weniger wachsthumsfähig sind als intacte) ist also jedenfalls nur mit gewissen Einschränkungen richtig. Die Unrichtigkeit ihres zweiten Theiles (dass geköpfte Wurzeln „nach Massgabe ihrer Wachsthumsfähigkeit" geotropisch sind) habe ich oben bereits aus Wiesner's eigenen Versuchsresultaten nachgewiesen, sie geht aber aus den Arbeiten der folgenden Autoren noch schlagender hervor. In Kirchner's Versuchen mit *Pisum sativum* (**10**, 24) krümmte sich zwar ein bedeutender Procentsatz der geköpften Wurzeln geotropisch, aber die geotropische Krümmungsfähigkeit entsprach keineswegs der Wachsthumsintensität, ja der mittlere Zuwachs war bei den geköpften und ungekrümmt gebliebenen Wurzeln sogar grösser (14,83 *mm*) als bei denjenigen geköpften Wurzeln, welche sich krümmten (12,66 *mm*). Bei Brunchorst krümmte sich die grosse Mehrzahl der decapitirten Wurzeln gar nicht, ganz unabhängig davon, ob sie stärker oder schwächer wuchsen als die intacten Controlwurzeln. Bei Firtsch wuchsen sämmtliche decapitirte und horizontal gelegte Wurzeln nicht unbedeutend stärker als die entsprechenden Controlwurzeln, und doch blieben sie sämmtlich ungekrümmt. — Ausser diesen, sozusagen nebenbei gewonnenen Daten führten mehrere Autoren besondere Versuche aus, welche zeigen, dass Wachsthumsverlangsamung allein — selbst wenn sie weit bedeutender ist als es jemals infolge von Decapitation vorkommt — die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln nur vermindert, nicht aber aufhebt. Solch eine starke Herabsetzung der Wachsthumsintensität erzielten die Autoren auf verschiedenem Wege: Fr. Darwin durch Längsspaltung der Wurzeln, Kirchner durch niedrige Temperatur sowie ferner durch Abschneiden der Wurzeln an der Basis der wachsenden Region, Brunchorst auf dem letzteren

5) Hierin liegt wohl die Erklärung der Differenzen, welche zwischen den verschiedenen Autoren bezüglich des Einflusses des Köpfens auf das Längenwachsthum bestehen. Während Wiesner und, nach dem Zeugniss dieses, auch Molisch die Wurzeln relativ trocken hielten, war in den Versuchen der anderen Autoren, wie Wiesner hervorhebt, der Zutritt tropfbaren Wassers nicht ausgeschlossen (vgl. auch Anm. 15 auf S. 24). Wiesner scheint seine Versuchsanstellung für die einzig richtige zu halten; darüber liesse sich offenbar streiten, doch wollen wir uns auf eine Discussion nicht einlassen, da die ganze Frage ziemlich nebensächlich ist. Es genügt für uns zu wissen, dass die von den Culturbedingungen abhängigen Differenzen des Längenwachsthums geköpfter Wurzeln auf ihren Geotropismus ohne Einfluss sind.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0191-3

Wege und ausserdem durch Luftverdünnung. Die auf diese verschiedenen Weisen behandelten Wurzeln wuchsen zwar bedeutend langsamer als geköpfte Wurzeln, krümmten sich aber dennoch geotropisch. Hierdurch wird nochmals bewiesen, dass die Aufhebung resp. starke Verminderung der geotropischen Krümmungsfähigkeit geköpfter Wurzeln nicht die Folge einer Wachsthumsverlangsamung sein kann, sondern eine andere Ursache haben muss, während die Wachsthumsverlangsamung (wofern sie überhaupt statt hat) nur eine Begleiterscheinung ist.

In seiner zweiten Arbeit (**19**)[6]) nimmt denn auch Wiesner seine frühere Ansicht stillschweigend zurück. Er behauptet jetzt nicht mehr, dass die geköpften Wurzeln „nach Maassgabe ihrer Wachsthumsfähigkeit geotropisch sind"; er sagt vielmehr, dass er eine strenge Proportionalität zwischen Wachsthum und dem Grade des Geotropismus nie behauptet habe, und nimmt für sich das Verdienst in Anspruch, gezeigt zu haben, dass decapitirte Wurzeln auch dann ihre geotropische Krümmungsfähigkeit vollkommen eingebüsst haben können, wenn ihre Wachsthumsintensität noch recht erheblich ist[7]) (S. 278—279). Jetzt wird behauptet (S. 279), dass „der Geotropismus decapitirter Wurzeln in viel rascherem Verhältniss als die Wachsthumsfähigkeit sinkt" und dass „zwischen beiden eine verwickelte Relation besteht". — Diese neue Auffassung Wiesner's ist gerade so unrichtig wie die frühere, denn es sind mehr als hinreichende Beweise dafür erbracht worden, dass

6) Nb. lassen sich auch aus dieser Arbeit Wiesner's selbst noch weitere Argumente dafür entnehmen, dass die Wirkung der Decapitation nicht durch die Beeinflussung des Wachsthums erklärt werden kann. Erstens gibt Wiesner an (**19**, 287), dass intacte Wurzeln unter Wasser sich stets geotropisch krümmen (wenn auch die Krümmung nur schwach ist und bald wieder ausgeglichen wird), während decapitirte Wurzeln unter Wasser „keine Spur von Geotropismus" zu erkennen geben. Der schwache Geotropismus, welcher den unter Wasser cultivirten Wurzeln eigenthümlich ist, wird demnach durch Decapitation aufgehoben, — und doch hat, wie wir soeben sahen, Wiesner selber festgestellt, dass unter Wasser die decapitirten Wurzeln nicht nur nicht langsamer, sondern erheblich schneller wachsen als die intacten. — Zweitens brachte Wiesner Wurzeln in Kochsalzlösungen verschiedener Concentration, und fand, dass in denjenigen Lösungen, welche überhaupt noch Wachsthum zuliessen, auch geotropische Krümmungen sich einstellten (S. 290); nur vollständige Sistirung des Wachsthums, nicht aber eine blosse Verringerung desselben (wie sie das Köpfen zur Folge haben kann) vermag also die geotropische Krümmungsfähigkeit aufzuheben.

7) Dies hat in Wirklichkeit Darwin (**5**) gezeigt. Einige der Fälle, welche Wiesner in seinem „Bewegungsvermögen" beigebracht hat, bestätigen das freilich; aber Wiesner legte damals nicht nur kein Gewicht auf dieselben, sondern es sind gerade diese Fälle, welche mit seiner damals geäusserten Ansicht in Widerspruch standen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0192-8

die Aufhebung der geotropischen Krümmungsfähigkeit decapitirter Wurzeln von der Verminderung ihrer Wachsthumsfähigkeit vollkommen unabhängig ist, — sie tritt ja selbst dann ein, wenn das Wachsthum nicht vermindert, sondern beschleunigt ist. Suchen wir in Wiesner's Arbeit nach einer Begründung der von ihm vorgetragenen Auffassung, so finden wir nur einen Versuch (S. 288—289), auf den er sich stützt. Keimlinge von *Pisum sativum* wurden theils in frischem Zustande (Gruppe A), theils nachdem sie 5, 10, resp. 30 Minuten welken lassen worden (Gruppen B, C, D), in feuchtem Raume in horizontaler Lage befestigt, und nach verschiedenen Zeitintervallen wurde beobachtet, wieviele Wurzeln jeder Gruppe geotropisch gekrümmt waren. Je länger die Wurzeln gewelkt waren, desto geringer war begreiflicherweise ihr Wachsthum und desto später trat auch die geotropische Krümmung ein. Woraufhin aber Wiesner aus seiner Tabelle den Schluss zieht, dass der Geotropismus „in viel rascherer Progression" abnahm als die Wachsthumsfähigkeit (S. 289), ist mir ganz unerfindlich, aus den Zahlen derselben lässt sich nämlich allenfalls nur das Gegentheil entnehmen. Man rechne die Wiesner'schen Zeitangaben in Minutenzahlen von Beginn des Versuches an um, benutze als Maassstab der geotropischen Krümmungsfähigkeit den reciproken Werth der Zeit, nach welcher sich eine gleiche Zahl von Wurzeln der verschiedenen Gruppen gekrümmt hatte (es ist das der einzige Maassstab, welchen die gegebenen Daten ermöglichen), und vergleiche auf diese Weise die geotropische Krümmungsfähigkeit der einzelnen Gruppen: man findet fast durchgängig, dass die geotropische Krümmungsfähigkeit entweder in fast gleicher, oder aber in langsamerer Progression abnimmt, als die Wachsthumsintensität. Um nur ein Beispiel herauszugreifen, waren in den drei ersten Gruppen alle 6 Wurzeln nach folgenden Zeiten gekrümmt: A 270 Min., B 310 Min., C 570 Min.; die reciproken Werthe betragen 37,0, 32,3, 17,5; die mittleren Zuwachse in den drei Gruppen waren 14, 12 und 6 *mm*; man sieht, dass das Verhältniss zwischen diesen letzteren Zahlen ein unwesentlich grösseres ist als zwischen den Zahlen, welche wir als Maassstab der geotropischen Krümmungsfähigkeit benutzen müssen.

Nachdem wir nunmehr die Frage über den Einfluss des Köpfens auf das Längenwachsthum der Wurzeln erledigt und gesehen haben, dass dieser Einfluss mit der Aufhebung der geotropischen Krümmungsfähigkeit in keinem causalen Zusammenhange steht, wenden wir uns zu den Erklärungen der letzteren Erscheinung, welche von den verschiedenen Autoren gegeben resp. acceptirt werden. Der Uebersicht-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0193-4

lichkeit der Darstellung halber wollen wir uns hierbei nicht an die chronologische Reihenfolge der Arbeiten halten, sondern uns durch andere Gesichtspunkte leiten lassen, und wir beginnen mit dem Erklärungsversuch, welchen Wiesner in seiner soeben schon theilweise besprochenen Arbeit gegeben hat.

Wiesner (**19**, 286—292) will die Wirkung des Köpfens auf die geotropische Krümmungsfähigkeit (Wiesner sagt anstatt Krümmungsfähigkeit sehr oft „Empfindlichkeit") der Wurzeln durch das Zusammenwirken zweier Factoren erklären, nämlich einer Steigerung der Ductilität der Membranen, und einer Herabsetzung des Turgors. Die Decapitation soll in den Wurzeln diese beiden Aenderungen hervorrufen, von denen jede für sich eine Verminderung der geotropischen Krümmungsfähigkeit zur Folge hat, während beide zusammengenommen selbst eine vollständige Aufhebung derselben verursachen können.

Was zunächst die Herabsetzung des Turgors anbetrifft, so kann man es mit Wiesner als sehr plausibel betrachten, dass bei geköpften Wurzeln, wenn sie vor Zutritt tropfbaren Wassers geschützt sind, ein gewisses Sinken des Turgors infolge Wasserverlust wird stattfinden müssen (hierin eben ist die Ursache der unter solchen Bedingungen stattfindenden Wachsthumsretardation zu suchen). Ebenso ist ohne Weiteres zuzugeben, dass die Herabsetzung des Turgors eine entsprechende Verminderung der geotropischen Krümmungsfähigkeit zur Folge haben muss, welche schon a priori unabweisbare Schlussfolgerung von Wiesner zum Ueberfluss durch einige Versuche erhärtet wird. Nur muss bemerkt werden, dass der Turgor auf die Krümmungsfähigkeit keinen directen, sondern einen mittelbaren Einfluss ausübt, durch Vermittelung seines Einflusses auf das Wachsthum; und da einmal bewiesen ist, dass die Verminderung der Wachsthumsintensität nicht die Ursache der Wirkung der Decapitation auf den Geotropismus sein kann, so gilt dasselbe eo ipso auch für die nächsten Ursachen der Verminderung der Wachsthumsintensität, speciell für die Herabsetzung des Turgors. Wir haben ja auch bereits gesehen, dass durch Decapitation die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln auch bei Cultur unter Wasser aufgehoben wird, obgleich hier zu einer Herabsetzung des Turgors durchaus kein Grund vorliegt und vielmehr eine bedeutende Steigerung des Turgors sehr wahrscheinlich ist.

Viel schlimmer steht es mit dem angeblichen zweiten Factor, der Steigerung der Ductilität (Abnahme der Elasticität). Zunächst zeigt Wiesner (S. 256—262) mittels plasmolytischer Versuche, dass die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0194-0

Ductilität bei decapitirten Wurzeln grösser ist als bei intacten; dies gilt aber, wie Wiesner selbst sagt (S. 262), nicht für die ganze wachsende Region, sondern nur für die der Spitze benachbarte Zone, und ferner konnte dieser Nachweis nur für in Wasser cultivirte, nicht dagegen für in feuchtem Raum wachsende Wurzeln geführt werden. Doch wollen wir einmal von diesen Einwänden absehen und annehmen, das Köpfen bewirke überhaupt eine Steigerung der Ductilität. Nun behauptet Wiesner weiter, dass Steigerung der Ductilität die geotropische Krümmungsfähigkeit vermindert (S. 286—287). Dies soll daraus folgen, dass (intacte) Wurzeln unter Wasser weit weniger geotropisch sind als in feuchten Medien. Um aus dieser Thatsache den obigen Schluss ziehen zu können, bedarf es offenbar noch des Beweises, dass die Wurzeln unter Wasser ductiler sind als in feuchten Medien; dies ist aber von Wiesner in dem ganzen vorausgehenden Theil seiner Arbeit nicht einmal behauptet, geschweige denn bewiesen worden. Weiter wird noch angegeben, dass decapitirte Wurzeln unter Wasser gar nicht geotropisch sind; und da (wie oben gesagt) die Ductilität derselben im Vergleich mit intacten Wurzeln gesteigert ist, so will Wiesner vielleicht hierin den Beweis für den Einfluss der Ductilität auf den Geotropismus sehen. Das wäre aber offenbar gerade so zulässig, wie wenn man schliessen wollte, dass die Chlorophyllbildung das Wachsthum verlangsamt, weil beim Uebertragen einer etiolirten Pflanze ans Licht gleichzeitig Chlorophyll entsteht und die Wachsthumsintensität fällt. Es müsste doch noch der Beweis geliefert werden, dass zwischen der gesteigerten Ductilität und der Aufhebung des Geotropismus ein causaler Zusammenhang besteht, und dass nicht vielleicht letzteres unabhängig von ersterem oder sogar trotz ersterem stattfindet. — So hängt denn Wiesner's Behauptung, dass Steigerung der Ductilität den Geotropismus herabsetzt, vollkommen in der Luft. Und eigentlich erscheint eine solche Abhängigkeit schon a priori ganz unmöglich. Eine auslösende Wirkung (Reizwirkung) der physikalischen Eigenschaften der Membranen auf die geotropische Krümmungsfähigkeit ist einfach undenkbar; die mechanische Wirkung müsste aber gerade entgegengesetzt derjenigen sein, welche Wiesner annimmt: die Steigerung der Ductilität muss das Wachsthum beschleunigen (was auch Wiesner zugibt, S. 291), und folglich durch Vermittelung dieses die geotropische Krümmungsfähigkeit erhöhen, nicht aber herabsetzen. Es gehört, wie mir scheint, ein hoher Grad von Voreingenommenheit dazu, um diese einfachen Dinge ausser Acht zu lassen. In Summa muss der neue Versuch Wiesner's, die Wirkung des Köpfens auf

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0195-6

den Geotropismus der Wurzeln zu erklären, als ebenso vollkommen verfehlt bezeichnet werden, wie der frühere.

Somit haben die Gegner Darwin's seine Theorie von der alleinigen Empfindlichkeit der Wurzelspitze für die Gravitation weder widerlegt, noch auch eine andere Erklärung der Beobachtungsergebnisse geliefert, welche mit Darwin's Theorie rivalisiren könnte. Daraus folgt aber noch durchaus nicht, dass diese Theorie zutreffend sein muss. Eine geköpfte Wurzel unterscheidet sich von einer intacten nicht bloss durch den Mangel der Spitze, sondern auch noch dadurch, dass sie mit einer queren Schnitt- resp. Aetzwunde versehen ist.[8]) Es ist sehr wohl möglich, dass eine solche Wunde an und für sich, ganz unabhängig von der Entfernung der Spitze, auf die Wurzel wirken und ihre physiologischen Eigenschaften modificiren kann; ob die Verwundung eine solche Wirkung thatsächlich hat oder nicht, das lässt sich natürlich a priori nicht entscheiden. Wenn wir also finden, dass Decapitation die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln aufhebt, so bleibt es noch unbekannt, wodurch diese Wirkung bedingt ist, ob durch die Entfernung der Spitze, oder durch die Verwundung an sich. Wir dürfen also nicht ohne Weiteres schliessen, dass allein die Wurzelspitze geotropisch empfindlich ist, sondern müssen auch mit anderen Möglichkeiten rechnen, z. B. dass zwar die ganze krümmungsfähige Region der Wurzel geotropisch empfindlich ist, ihre Empfindlichkeit aber durch die Verwundung aufgehoben wird.

Dieser Umstand wurde von den Autoren meist entweder ausser Acht gelassen, oder doch nicht in genügendem Maasse berücksichtigt. Ch. Darwin sagt hierüber nur (**5**, 466): „Wir haben keinen Grund zu vermuthen, dass dieser Theil (d. i. die wachsende Region der Wurzel) durch das Absterben oder durch die Verletzung der Spitze geschädigt wird". Wiesner (**18**, 209 und **19**, 276) hebt freilich Darwin gegenüber hervor, dass der Verlust resp. die Verminderung der Reactionsfähigkeit geköpfter Wurzeln eine Folge der ihnen beigebrachten Verletzung sein kann; aber er sucht die Wirkung der Verletzung nur in einer Beeinflussung der Wachsthumsintensität, oder aber der Ductilität und des Turgors (was im Grunde auf dasselbe herauskommt, da diese Grössen Factoren der Wachsthumsintensität sind), und thut damit, wie wir sahen, einen Missgriff; dass die Verletzung möglicherweise auch andere

8) Da nach den vorliegenden Daten das Cauterisieren der Wurzelspitze die gleiche Wirkung auf die Wurzeln hat wie das Abschneiden der Spitze, und da die Gleichheit der Wirkung beider Eingriffe von Niemand in Zweifel gezogen wird, so halte ich diese beiden Arten der Decapitation nicht auseinander.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0196-2

Eigenschaften der Wurzeln modificiren kann, welche die geotropische Krümmungsfähigkeit bedingen, hat Wiesner übersehen[9]), und darin liegt ein wesentlicher Grund seiner Irrthümer. Im Grunde genommen denselben Fehler, wie Wiesner, haben aber auch die meisten seiner Widersacher begangen. Krabbe (**11**, 231) und Firtsch (**8**, 250) ziehen ebenfalls nur die Möglichkeit eines Einflusses der Verletzung auf das Wachsthum in Betracht, und da sie finden, dass dieser Einfluss die Wirkung des Köpfens nicht zu erklären vermag, folgern sie ohne Weiteres die Richtigkeit der Darwin'schen Ansicht. Kirchner (**10**, 29 ff.) steht auf fast dem gleichen Standpunkt: nach Ausschluss der Annahme, dass die Wirkung der Decapitation in einer Aenderung der Wachsthumsfähigkeit ihren Grund haben könnte, zieht er zwar noch mehrere Möglichkeiten in Betracht und gelangt erst per exclusionem dazu, die Darwin'sche Erklärung als die richtige anzuerkennen; aber alle die von ihm berücksichtigten Möglichkeiten haben schon die Annahme zur Voraussetzung, dass es die Entfernung der Wurzelspitze ist, welche die Aufhebung der geotropischen Krümmungsfähigkeit bedingt, — die Möglichkeit hingegen, dass der Schnitt als solcher irgendwelche den Geotropismus bedingende Eigenschaften der Wurzel beeinflussen könnte, lässt auch Kirchner ganz aus den Augen.

Brunchorst (**1**, 88 ff.) meint: „Die krümmungsfähige Zone könnte doch zugleich die empfindliche sein, nur wird die Empfindlichkeit derselben durch die Wachsthumsstörung, die eine Verwundung bewirkt, so weit beeinträchtigt, dass sie zwar wächst, nicht aber mehr krümmungsfähig ist".[10]) Diese Annahme verwirft er aber auf Grund zweier von ihm ausgeführter Experimente, welche indess in Wirklichkeit derselben durchaus nicht widersprechen. Erstens

9) Wiesner redet allerdings (**19**, 276, 278) von einer Verminderung der „geotropischen Empfindlichkeit" decapitirter Wurzeln, aber aus dem Zusammenhange geht deutlich hervor, dass er das Wort Empfindlichkeit als synonym mit Reaktionsfähigkeit verwendet; seine „geotropische Empfindlichkeit" ist also nichts anderes als „geotropische Krümmungsfähigkeit".

10) Zweierlei finde ich in der citirten Stelle sonderbar. Erstens dies, dass der Verf. nur eine Verminderung und nicht eine Aufhebung der Empfindlichkeit annimmt; letzteres wäre doch viel consequenter, da ja die Krümmungsfähigkeit aufgehoben und nicht bloss vermindert wird. Zweitens, dass der Verf. die Beeinträchtigung der Empfindlichkeit nicht von der Verwundung direct, sondern von einer durch diese bewirkten „Wachsthumsstörung" abhängig sein lässt; hiernach kann ich mir nicht recht vorstellen, was Brunchorst unter Empfindlichkeit versteht; in dem Sinne wie man von Empfindlichkeit der Wurzelspitze spricht, d. i. als synonym von Perceptionsfähigkeit, ist die Empfindlichkeit etwas vom Wachsthum und also auch von Wachsthumsstörungen ganz Unabhängiges.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0197-8

wurden Wurzeln oberhalb der Spitze mit einem Ringschnitt versehen, welcher die Rinde ganz durchschnitt, so dass die Spitze mit der übrigen Wurzel nur durch den Pleromstrang verbunden blieb; solche Wurzeln wuchsen stark, krümmten sich aber gar nicht geotropisch. Es scheint mir sehr naheliegend, aus diesem Versuch zu schliessen, dass nicht nur ein vollständiger Querschnitt, sondern auch schon ein Ringschnitt die Empfindlichkeit der wachsenden Region aufhebt. Der Verf. hält aber aus einem mir unbegreiflichen Grunde diesen Versuch für mit seiner obigen Annahme unvereinbar. Zweitens wurden geköpfte Wurzeln einer starken Centrifugalkraft ausgesetzt, krümmten sich jedoch nicht; auch dies widerspricht nach Verf. der obigen Annahme. Daran ist jedoch nur die unrichtige Formulirung der letzteren schuld; das Versuchsresultat widerspricht nämlich nur der Annahme einer blossen Beeinträchtigung der Empfindlichkeit, — mit der Annahme, dass die Empfindlichkeit durch das Köpfen aufgehoben wird, würde es dagegen ganz im Einklange sein. — Auch Brunchorst gelangt also schliesslich zu dem Resultat, dass die Theorie Darwin's die einzige mögliche Erklärung der Thatsachen gibt.

Fr. Darwin ist der einzige Autor, bei dem wir einer klaren Auffassung der Frage begegnen. Gleich im Beginn seiner Arbeit setzt er auseinander, dass die Aufhebung des Geotropismus der Wurzeln infolge der Decapitation auf zweierlei Weise erklärt werden kann (**6**, 218—219): „1) It may be supposed that the operation of cutting off the tip acts as a shock, and so disturbs the organization of the root, that it is incapable of reacting to the stimulus of gravitation in the proper manner. Or 2) it may be supposed that it is not the effect of the operation *per se,* but the loss of the *punctum vegetationis* which produces the effect". Seinen subjectiven Standpunkt characterisirt Verf. mit den Worten: „We hold the second of the above theories, and believe that the *punctum* is the part of the root on which the force of gravity acts, and that an influence is thence transmitted to the part of the root which bends". Am Schluss der Arbeit (S. 230) constatirt Verf., dass diese Theorie mit den Thatsachen im Einklang ist; er fügt aber hinzu: „But it is not the only possible theory; and it would be also rational to content one's self with saying, that for some unknown reason the injury to the *punctum* has a special paralysing effect on the power which roots possess of receiving the stimulus of gravitation". — Eine solche Schlussfolgerung ist einwandfrei (die einzige sachliche Berichtigung, die sie erfordert, ist, dass nicht bloss die Verletzung des Vegetationspunktes

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0198-4

die genannte paralysirende Wirkung hat, sondern auch ein oberhalb des Vegetationspunktes geführter Schnitt). Derselben ist um so grössere Bedeutung beizumessen, als sie von einem Mitarbeiter am „Bewegungsvermögen" herrührt, und somit wohl als eine Einschränkung der dort mit zu grosser Sicherheit vorgetragenen Theorie von der geotropischen Empfindlichkeit der Wurzelspitze betrachtet werden darf. Die Arbeit Fr. Darwin's wäre wohl geeignet gewesen, bei den späteren Autoren eine klarere Auffassung und strengere Fragestellung zu veranlassen; leider scheint sie aber ganz unbekannt geblieben zu sein, wenigstens wird sie von keinem der Autoren, welche sich nach Fr. Darwin mit der Function der Wurzelspitze befasst haben, berücksichtigt oder auch nur erwähnt.

Es bleiben jetzt noch einige Fragen zu besprechen, welche ich bisher, der Uebersichtlichkeit der Darstellung zu liebe, unberücksichtigt gelassen habe. In den Versuchen fast aller Autoren büssten nicht sämmtliche geköpfte Wurzeln ihre geotropische Krümmungsfähigkeit ein, sondern es gelangten auch solche zur Beobachtung, welche sich zwar spät und nur wenig, aber doch deutlich abwärts krümmten, deren geotropische Krümmungsfähigkeit durch das Köpfen also nur stark vermindert war. Bezüglich der relativen Häufigkeit solcher Ausnahmen lauten die Angaben sehr verschieden; die einen Autoren beobachteten dieselben nur sehr selten, andere ziemlich oft; bei Kirchner erreicht der Procentsatz solcher Ausnahmen sogar nahezu 50 %. In einigen Fällen mag vielleicht die Abwärtskrümmung keine geotropische, sondern eine Nutationskrümmung gewesen sein; allgemein kann dies aber keinenfalls zutreffen, denn die bezeichneten Ausnahmen traten auch in den Versuchen solcher Forscher auf, welche spontane Nutationskrümmungen bei ihren decapitirten Wurzeln fast gar nicht beobachteten; es ist somit nicht zu bezweifeln, dass das Köpfen die geotropische Krümmungsfähigkeit nicht immer vollkommen aufhebt. Dies steht nicht etwa mit der Länge der abgeschnittenen Spitze in Zusammenhang; denn Wiesner z. B. hat immer 1 *mm* abgeschnitten und doch verhielten sich die Wurzeln verschieden; aus den Tabellen Kirchner's (**10**, 17—23), welcher 0,5—1,2 *mm* abschnitt, ergibt sich sehr deutlich, dass die geotropische Krümmungsfähigkeit zu der Länge der abgeschnittenen Spitze in gar keiner Beziehung steht. Macht man die naheliegende (aber allerdings nicht streng zu beweisende) Annahme, dass die Wurzeln, welche sich trotz Decapitation krümmten, sich nicht gekrümmt haben würden, wenn

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0199-2

ihnen eine längere Spitze abgeschnitten worden wäre, so muss geschlossen werden, dass die Wurzeln sich in Bezug auf die Länge der Spitze, welche behufs völliger Aufhebung ihres Geotropismus abgeschnitten werden müsste, individuell recht verschieden verhalten.[11]) Schon Darwin (**5**, 464), folgerte, dass die Länge der geotropisch empfindlichen Wurzelspitze variabel ist, und dasselbe stellt Krabbe (**11**, 233) als Resultat seiner speziell auf diesen Punkt gerichteten (im Einzelnen nicht mitgetheilten) Untersuchungen auf; Krabbe fand überdies, dass „der empfindliche Theil der Wurzelspitze niemals die Länge von 2 *mm* überschreitet" (d. i. mit anderen Worten, dass das Abschneiden einer so langen Spitze die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln ausnahmslos aufhebt). Auch Kirchner (**10**, 48—49) erklärt die Fälle, wo sich geköpfte Wurzeln dennoch geotropisch krümmten, dadurch, dass „ein mehr oder weniger grosser Complex empfindlichen Gewebes" erhalten geblieben sei. Diese Erklärungen sind im Grunde genommen nichts anderes als eine Paraphrase der Thatsachen auf Grund der Theorie Darwin's, und da diese nicht bewiesen ist, so kommt ihnen keine Bedeutung zu. Wir sind eigentlich nur berechtigt zu sagen, dass die Wirkung des Abschneidens oder der Zerstörung einer Spitze von bestimmter Länge auf die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln eine individuell verschiedene ist; worauf diese Verschiedenheit beruht, darüber lässt sich vorläufig gar nichts aussagen.

Auch bezüglich derjenigen Wurzeln, welche sich nach Decapitation gar nicht geotropisch krümmen, ist die Frage aufgeworfen worden, ob ihr Geotropismus thatsächlich vollkommen vernichtet oder aber nur so weit geschwächt ist, dass die gewöhnliche Gravitation (g) ungenügend ist um eine merkliche Reaction zu veranlassen. Diese Frage kann offenbar nur mit Hilfe der Centrifugalkraft gelöst werden, und dieses Mittel wandten, gleichzeitig und unabhängig von einander, zwei Forscher an, Brunchorst (**1**, 89—91) und Wiesner (**19**, 295—299). Leider kamen sie zu diametral entgegengesetzten Resultaten. In Brunchorst's Versuchen blieben die geköpften Wurzeln, bei einer Centrifugalkraft von 25 g, 24 Stunden lang ungekrümmt, obgleich sie intensiv wuchsen und obgleich die intacten Controlwurzeln sich stark krümmten. In Wiesner's Versuchen hingegen krümmten

11) Nicht im Einklange hiermit ist die allerdings ganz vereinzelt dastehende Angabe von Firtsch (**8**, 252—254), dass schon das Abschneiden des die Wurzelhaube erzeugenden Meristems — also einer, je nach der Species, nur 0,2 bis 0,5 *mm* langen Wurzelspitze — zu einer völligen Aufhebung des Geotropismus stets ausreichend ist.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0200-8

sich die geköpften Wurzeln schon bei 20 *g* und schon in 6 Stunden sämmtlich (mit Ausnahme einzelner gar nicht wachsender) nach auswärts; zwar war die Krümmung beträchtlich schwächer als bei den intacten Wurzeln, aber sie war doch zum Theil ganz ansehnlich; bei 41 *g* war die Krümmung der decapitirten Wurzeln noch ausgesprochener. Beide Forscher schnitten im Allgemeinen 1 *mm* (oder nur wenig mehr) Spitze ab und operirten theilweise mit den gleichen Pflanzen. Der Unterschied in der Versuchsanstellung bestand nur darin, dass bei Brunchorst die Wurzeln sich in ziemlich festgedrückten Sägespänen befanden, bei Wiesner hingegen in feuchter Luft. Man könnte daher meinen, dass bei ersterem die Wurzeln sich nur darum nicht krümmten, weil das Medium ihnen einen zu grossen Widerstand bot; dem steht aber entgegen, dass die intacten Wurzeln in denselben Versuchen sich ganz normal krümmten. Andererseits könnte man vermuthen, in Wiesner's Versuchen sei die Krümmung der decapitirten Wurzeln keine geotropische, sondern eine rein passive gewesen; diesem Einwand hat Wiesner indess durch einen Controlversuch vorgebeugt: er gibt an, dass in einer Atmosphäre von Kohlensäure die Wurzeln sich selbst bei 41 *g* nicht krümmten (S. 297). Die Resultate der beiden Autoren widersprechen also einander in einer unbegreiflichen und unlösbaren Weise, und es liegt gar kein Anhaltspunkt vor zu entscheiden, welcher von beiden Recht hat.

Seit dem Jahre 1884 sind meines Wissens keine Untersuchungen über die uns beschäftigende Frage mehr erschienen. Ziehen wir das Facit der Litteratur derselben, so erweist sich deren Resultat als fast gleich Null: die Theorie Darwin's von der alleinigen Empfindlichkeit der Wurzelspitze ist weder bewiesen noch widerlegt worden. Die verschiedenen Autoren haben sich theils dafür, theils dagegen ausgesprochen, je nach ihren vorgefassten Meinungen oder, wenn man will, nach ihren wissenschaftlichen Sympathieen, und nur vermeintlich auf Grund der constatirten Thatsachen, denn diese sprechen weder dafür noch dagegen. Und diese Lage der Dinge dauert auch bis jetzt fort. Die Meinungen der Autoren, welche sich seitdem über diese Frage geäussert haben, stehen in ebenso unvereinbarem Widerspruch miteinander, wie diejenigen ihrer Vorgänger. So verwirft Sachs (**17**, 761) die Theorie Darwin's unbedingt, indem er sich dem Urtheil Detlefsen's über dieselbe anschliesst, Frank hingegen (**9**, 471) acceptirt sie ohne Vorbehalt. Beide sind offenbar in gleicher Weise im Unrecht, denn das Einzige, was wir auf Grund

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0201-4

der vorliegenden Daten über diese Frage aussagen dürfen, ist, dass wir nichts Bestimmtes über dieselbe wissen. Es bleiben die Thatsachen, welche schon 1871 von Ciesielski gefunden worden sind; die folgenden Arbeiten haben die Beobachtungen dieses im Allgemeinen bestätigt und ihnen eine breitere Basis gegeben, einige secundäre Details und einige Einschränkungen hinzugefügt, einige ungelöste Widersprüche in Bezug auf die factische Seite der Frage hinterlassen, und endlich haben sie auf eine mögliche Erklärung der Thatsachen hingewiesen, ohne indessen eine andere, principiell verschiedene Erklärung derselben auszuschliessen.

Es dürfte nicht überflüssig sein diese beiden möglichen Erklärungen nochmals zu formuliren.

1. Nur eine kurze Spitzenregion der Wurzel vermag die Schwerkraft zu percipiren und durch sie gereizt zu werden, und von ihr aus pflanzt sich der Reiz zu derjenigen Region der Wurzel fort, in welcher die Krümmung ausgeführt wird. Mit dem Verlust der betreffenden Spitzenregion verlieren daher die Wurzeln auch ihre geotropische Krümmungsfähigkeit. (Theorie oder, richtiger, Hypothese Darwin's).

2. In unverletzten Wurzeln ist die ganze wachsende Region fähig, die Schwerkraft zu percipiren und wird von ihr direct gereizt; ein in der Nähe der Spitze geführter querer Schnitt verändert aber an sich (unabhängig von der dadurch herbeigeführten Entfernung der Spitze) die Eigenschaften des übrigbleibenden Theiles der Wurzel derart, dass deren geotropische Krümmungsfähigkeit verloren geht; nb. ist dies nicht die Folge einer Aenderung der Wachsthumsintensität durch die Verletzung.

Beide Erklärungen haben a priori genau den gleichen Grad von Wahrscheinlichkeit, und zu Gunsten der Ersteren spricht allenfalls nur dies, dass sie einen greifbareren Charakter hat, während die Letztere, welche irgend einen nicht näher präcisirten Einflusss des Schnittes auf die Eigenschaften der Wurzel voraussetzt, an einer gewissen Nebelhaftigkeit leidet.

Dies war der bisherige Stand der Frage. Nun bin ich aber in meiner in der Einleitung erwähnten Arbeit (**15**) zu Resultaten gelangt, welche, wie mir scheint, auch auf die Frage über die Wirkung der Decapitation bei Wurzeln einiges Licht zu werfen geeignet sind. Es hat sich herausgestellt (l. c., Kapitel X), dass bei den Cotyledonen von *Gramineen* die Decapitation dieselben Wirkungen bezüglich ihres

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0202-0

Heliotropismus und Geotropismus hat, wie bei den Wurzeln bezüglich des Geotropismus: das Abschneiden einer relativ kurzen Spitze des Cotyledo (welche nb. keinen Vegetationspunkt enthält, sondern aus fast oder selbst ganz ausgewachsenem Gewebe besteht) hebt die heliotropische und geotropische Krümmungsfähigkeit der Keimlinge auf, trotzdem deren Wachsthum intensiv genug zur Ausführung einer ansehnlichen Krümmung bleibt.[12]) Auch hier waren a priori zwei Möglichkeiten denkbar. Die Aufhebung der Krümmungsfähigkeit konnte entweder eine Folge der Entfernung der Spitze sein (was voraussetzen würde, dass nur die Spitze des Cotyledo heliotropisch und geotropisch empfindlich ist), oder aber sie konnte die Folge des Schnittes an sich sein. Aber hier lag, wenigstens bezüglich des Heliotropismus, die Möglichkeit vor, diese Alternative zu entscheiden und experimentell zu beweisen, dass die erstere Möglichkeit ausgeschlossen ist. Im Kapitel III meiner citirten Arbeit habe ich den Nachweis geführt, dass in den Grascotyledonen die heliotropische Empfindlichkeit nicht auf die Spitzenregion beschränkt ist; zwar ist die Empfindlichkeit der (bei *Avena sativa*) ca. 3 *mm* langen Spitze eine besonders grosse, aber auch die ganze übrige wachsende Region ist insoweit empfindlich, dass sie sich sehr deutlich heliotropisch krümmt, auch wenn der Einfluss der einseitigen Beleuchtung der Spitze durch vollständige Verdunkelung dieser eliminirt ist. Ueberdies habe ich gezeigt (l. c. § 78), dass bei *Avena sativa* und *Phalaris canariensis* die Decapitation auch dann ihre Wirkung ausübt, wenn nur ein Theil der stark empfindlichen Spitzenregion entfernt wird, und bei *Setaria viridis* hebt das Abschneiden eines kleinen Spitzchens des Cotyledo die Krümmungsfähigkeit des Keimlings (Cotyledo + Hypocotyl) auf, obgleich der ganze Cotyledo heliotropisch empfindlich ist (l. c., Kapitel IV). Es ist also klar, dass bei diesen Objecten die Abwesenheit desjenigen Theiles, welcher bei der Decapitation entfernt wird, die

12) Dies wurde direct nachgewiesen durch Versuche (**15**, § 80), welche im Prinzip vollkommen dem Ciesielski'schen Nachwirkungsversuch entsprechen. — Ueberhaupt sind manche meiner Versuche mit Graskeimlingen analog den Versuchen, welche von verschiedenen Autoren mit geköpften Wurzeln ausgeführt worden sind; und wenn die Deutung auch eine ganz andere war, so stimmen die thatsächlichen Ergebnisse der beiderseitigen Versuche in den wesentlichen Punkten sehr gut überein. Diese Uebereinstimmung ist um so bedeutungsvoller, als ich meine Versuche ohne nähere Kenntniss der Litteratur über die Decapitation der Wurzeln ausgeführt habe; erst als meine Untersuchung abgeschlossen war und die Schlussfolgerungen aus derselben gezogen waren, wurde ich auf die nahe Analogie mit der „Wurzelspitzenfrage" aufmerksam.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0203-5

Aufhebung der heliotropischen Krümmungsfähigkeit gar nicht zur Folge haben kann, und es unterliegt keinem Zweifel, dass hier die Aufhebung der Krümmungsfähigkeit eine Wirkung des Schnittes an sich ist. Dies Beispiel lehrt gleichzeitig, dass es ganz unzulässig ist, aus dem Verhalten decapitirter Organe Schlüsse über den Einfluss des abgeschnittenen Theiles auf das übrige Organ zu ziehen, eben weil die Operation an sich die Reactionsfähigkeit des Organs wesentlich beeinflussen kann.

Sowie es nun für bestimmte Objecte sicher festgestellt ist, dass der Schnitt an sich in der That die Reactionsfähigkeit gegen eine äussere Reizursache aufheben kann, wird die Annahme, dass dasselbe auch bei den decapitirten Wurzeln der Fall sein könnte (eine Annahme, die bisher, so zu sagen, in der Luft hing), mit einem Schlage auf einen realen Boden gestellt.

Ausserdem verliert diese Annahme jetzt auch ihre Unbestimmtheit. In meiner citirten Arbeit (**15**, § 68) habe ich auseinandergesetzt und experimentell bewiesen, dass die Krümmungsfähigkeit eines gegebenen Organs oder Organtheils nicht bloss von dessen Wachsthumsintensität, sondern auch noch von einem zweiten, ebenfalls variablen Factor, nämlich von dem Grade seiner Empfindlichkeit für die gegebene Reizursache abhängig ist.[13]) Sobald also festgestellt wird, dass die Aufhebung der Krümmungsfähigkeit nicht durch Aenderung der Wachsthumsintensität bedingt sein kann, so ist es folglich klar, dass sie durch Aufhebung der Empfindlichkeit verursacht ist. Dies gilt offenbar nicht bloss für die heliotropische Krümmung der *Gramineen*-Cotyledonen, sondern allgemein für die durch Wachsthum vermittelten Reizkrümmungen, auch für diejenigen der Wurzeln. Mir scheint, dass die hauptsächliche Ursache der zahlreichen Missverständnisse und Fehlschlüsse in der „Wurzelspitzenfrage" in dem Mangel einer klaren und bestimmten Vorstellung über die Bedingungen der Krümmungsfähigkeit zu suchen ist; in der ganzen betreffenden Litteratur (mit Ausnahme der Arbeit Fr. Darwin's) vermisst man die Erkenntniss, dass die Empfindlichkeit für eine Reizursache, d. i. die Fähigkeit, dieselbe zu percipiren, etwas von der Wachsthumsfähigkeit total Verschiedenes und Unabhängiges ist, und dass anderseits die Krümmungsfähigkeit (oder allgemeiner: Reactionsfähigkeit) von der Empfindlichkeit abhängig, aber nicht mit ihr identisch ist. Wäre diese Erkenntniss vorhanden gewesen, so hätte man, schon auf Grund des Ciesielski'schen Nachwirkungsversuchs allein, längst den sehr naheliegenden Schluss

13) Vgl. auch die §§ 67, 69—72, 75—76 meiner mehrfach citirten Arbeit.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0204-1

ziehen (oder wenigstens als möglich erkennen) müssen, dass geköpfte Wurzeln darum sich nicht geotropisch krümmen, weil ihre geotropische Empfindlichkeit durch die Operation aufgehoben worden ist.[14])

Im ganzen erscheint es mir zum mindesten sehr wohl möglich, dass die Folgen des Köpfens bei den Wurzeln dieselbe Ursache haben, wie es bei den Graskeimlingen nachgewiesenermassen der Fall ist; diese Annahme ist mit den Thatsachen gerade so gut vereinbar wie die Hypothese Darwin's.

Allerdings sind die Folgen des Köpfens in beiden Fällen, soweit nach den vorliegenden Daten geurtheilt werden kann, nicht in allen Einzelheiten identisch; vor allem gehen sie bei den Graskeimlingen ziemlich schnell vorüber, bei den Wurzeln hingegen scheinen sie andauernd zu sein. Es fragt sich aber, ob dieser Unterschied ein durchgreifender und prinzipieller, oder nur ein theilweiser und quantitativer ist. Einige Angaben in der Litteratur sprechen zu Gunsten der zweiten Annahme. Was zunächst den Einfluss des Köpfens auf das Wachsthum betrifft, so sind mit den von mir gewonnenen Daten nur diejenigen von Fr. Darwin vergleichbar: er allein hat das Wachsthum geköpfter Wurzeln in kurzen Zeiträumen beobachtet; und hier zeigt sich eine schöne Uebereinstimmung der beiderseitigen Beobachtungen. Die Versuche Fr. Darwin's (**6**, 220—226) lehren, dass das Wachsthum geköpfter Wurzeln während der ersten paar Stunden stark verringert ist, später aber wieder zunimmt, so dass die normale Wachsthumsintensität bald wiederhergestellt wird; aus dem Versuch IV (S. 223—224)

14) Schon Wiesner (**19**, 276) hat eine Verminderung der „geotropischen Empfindlichkeit" bei geköpften Wurzeln angenommen; aber seine „Empfindlickkeit" ist, wie schon bemerkt wurde, nichts weiter als ein Synonym von „Reaktionsfähigkeit", also grundverschieden von dem, was ich unter Empfindlichkeit verstehe. — Ich möchte hier nochmals (vergl. **15**, 185—186) auf den Missbrauch aufmerksam machen, der mit dem Ausdruck „Empfindlichkeit" getrieben wird: dieser Ausdruck wird von verschiedenen Autoren, ja mitunter sogar von ein und demselben Autor, in verschiedenen Bedeutungen und manchmal auch ohne jegliche bestimmte Bedeutung gebraucht.

Von einer Aufhebung (und nicht bloss Verminderung) der geotropischen Empfindlichkeit geköpfter Wurzeln sind wir nb. in gewissem Sinne auch dann zu reden berechtigt, falls sich Wiesner's Angabe bestätigen sollte, dass dieselben auf eine starke Centrifugalkraft reagiren. In diesem Falle liegt nichtsdestoweniger die normale Intensität der Reizursache, nämlich die Gravitation der Erde, unterhalb der Reizschwelle, die Empfindlichkeit für sie ist also thatsächlich aufgehoben. Natürlich gilt das nur für diejenigen geköpften Wurzeln, welche sich ohne Anwendung von Centrifugalkraft nicht krümmen; bei denjenigen hingegen, welche sich krümmen, dürfte die geotropische Empfindlichkeit nur geschwächt sein; vgl. jedoch hierzu das im Text Folgende.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0205-7

ersieht man ausserdem, dass die anfängliche Wachsthumshemmung am stärksten in der dem Schnitt nächstgelegenen Zone ist. Das sind dieselben Resultate, welche ich (**15**, § 79) mit geköpften Cotyledonen von *Avena sativa* erhalten habe.[15])

Weiter fragt es sich, ob mit der Zeit nicht auch die geotropische Krümmungsfähigkeit der geköpften Wurzeln wieder hergestellt wird, woraus die Wiederherstellung der geotropischen Empfindlichkeit folgen würde, — entsprechend dem, was ich (**15**, § 81) bei den Graskeimlingen beobachtet habe. Auf diese Frage kann keine bestimmte Antwort gegeben werden, denn Niemand hat hierauf speciell geachtet: die Autoren haben das Verhalten der Wurzeln fast stets nur je einmal, und zwar meist ca. 24 Stunden nach der Decapitation notirt. Doch werden immerhin unter den Versuchen Ch. Darwin's einige Beobachtungen angeführt, welche sich zu Gunsten der obigen Annahme deuten lassen. So z. B. (**5**, 450): 14 Wurzeln von *Vicia Faba* $1^1/_2$ *mm* Spitze abgeschnitten; nach 12 Stunden Controlwurzeln stark gekrümmt, decapitirte sämmtlich gerade; nach 24 Stunden auch mehrere der letzteren mit einer Spur von geotropischer Krümmung, eine sogar um 40° von der Horizontale abweichend. Ferner (S. 455): 9 Wurzeln von *Vicia Faba* die Spitze cauterisirt; nach $9^2/_3$ Stunden alle gerade; nach 24 Stunden nur 2 Wurzeln gerade, 2 mit einer Spur von geotropischer Krümmung und 5 schwach oder mässig gekrümmt. Namentlich aber der folgende Versuch mit *Cucurbita ovifera* (S. 462): 9 Wurzeln die

15) Es wäre interessant zu erfahren, ob nicht auch bei Cultur geköpfter Wurzeln unter Wasser, wo dieselben nach Wiesner bedeutend schneller wachsen als intacte, zunächst eine vorübergehende Verlangsamung des Wachsthums stattfindet. Ich bin nämlich geneigt zu glauben, dass die von Fr. Darwin bei Wurzeln beobachtete vorübergehende Wachsthumshemmung, ebenso wie die von mir bei den Cotyledonen von *Avena* gefundene, eine Reizwirkung des Schnittes ist, welche immer in gleicher Weise eintreten dürfte. Ausserdem muss aber das Köpfen noch in anderer, von der ersteren unabhängigen Weise das Wachsthum afficieren, insofern als es den Wassergehalt des Organs beeinflusst, welcher ja ein Factor des Turgors und somit auch des Wachsthums ist. Diese zweite Wirkung wird je nach den äusseren Verhältnissen verschieden ausfallen: in nur feuchten Medien, bei Abwesenheit tropfbaren Wassers, wird der quere Schnitt einen Wasserverlust zur Folge haben, das Wachsthum wird also fortfahren langsamer zu sein als im intacten Organ, und zwar wird die Differenz um so grösser ausfallen, je trockener das Medium; unter Wasser hingegen oder in nassen Medien wird die Wunde die Wasseraufnahme erleichtern und somit das Wachsthum begünstigen; nach einem kurzdauernden Abfall wäre also eine bedeutende Steigerung der Wachsthumsintensität zu erwarten; vielleicht könnte sogar das letztere Moment von Anfang an überwiegen, so dass eine Wachsthumshemmung gar nicht in die Erscheinung tritt. — **Vgl. auch 15, §§ 82, 84.**

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0206-3

Spitze cauterisirt; die Controlwurzeln schon nach $4^1/_6$ Stunden merklich gekrümmt, die decapitirten noch nach $8^1/_2$ Stunden sämmtlich ganz gerade (obgleich sie zu dieser Zeit bereits bedeutend in die Länge gewachsen sind); nach 24 Stunden aber „bestand kein grosser Unterschied zwischen den zwei Sätzen in dem Grade ihrer Krümmung".

Derartiger Fälle sind bei Ch. Darwin noch mehrere angeführt, und vereinzelt finden sich ähnliche Beobachtungen auch bei einigen anderen Autoren. Die nächstliegende Erklärung solcher Fälle ist jedenfalls die, dass die decapitirten Wurzeln eine Zeit lang ihrer geotropischen Empfindlichkeit beraubt waren, dass diese dann aber sich wiederherzustellen begann [16]). Dasselbe kann auch in allen denjenigen, ziemlich zahlreichen Versuchen der Fall gewesen sein, wo die decapitirten Wurzeln nach 24 Stunden eine mehr oder weniger ausgesprochene geotropische Krümmung aufwiesen, wo es aber unbekannt bleibt, wann, resp. um wie viel später als bei den intacten Controlwurzeln, ihre Krümmung begann.[17])

Ein Unterschied zwischen dem Verhalten geköpfter Grascotyledonen und geköpfter Wurzeln besteht aber jedenfalls insofern, dass bei den letzteren die Wiederherstellung der Empfindlichkeit sich erheblich langsamer vollzieht: die geköpften Wurzeln waren nach 24 Stunden immer noch schwächer, und zwar meist bedeutend schwächer gekrümmt als die intacten Vergleichswurzeln (während bei den Grascotyledonen der Unterschied nach derselben Zeit meist schon ganz ausgeglichen war); ob und nach wie langer Zeit die geotropische Krümmungsfähigkeit der geköpften Wurzeln vollständig wieder hergestellt wurde, darüber fehlen jegliche Angaben. — Dies wäre jedoch

16) Wenn diese Erklärung richtig ist, so stehen die in Rede stehenden Fälle offenbar in Widerspruch mit der Annahme der alleinigen Empfindlichkeit der Wurzelspitze und sprechen zu Gunsten der Annahme einer Wirkung der Verwundung auf die Empfindlichkeit der ganzen wachsenden Region. Mit der ersteren Annahme lassen sich diese Fälle nur mit Hilfe der weiteren Hypothese vereinigen, dass bei den betreffenden Wurzeln noch ein Theil des empfindlichen Gewebes erhalten blieb, und dass die Krümmungsfähigkeit von Anfang an nicht aufgehoben, sondern nur sehr stark vermindert war, so dass die Krümmung sehr langsam verlief und erst nach langer Zeit bemerkbar wurde. Der oben citirte Versuch Darwin's mit *Cucurbita* lässt sich aber auch hiermit nicht in Einklang bringen.

17) Man sieht hieraus von Neuem, wie wenig der auf S. 182 besprochene Versuch Detlefsen's beweisend gegen die Aufhebung der geotropischen Krümmungsfähigkeit durch Decapitation ist. Auch wenn thatsächlich die Abwärtskrümmung der 6 Wurzeln eine geotropische gewesen sein sollte, so liegt noch die Möglichkeit vor, dass die geotropische Krümmungsfähigkeit zwar aufgehoben wurde, nach 24 Stunden aber theilweise bereits wieder hergestellt war.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0207-8

nur ein quantitativer, secundärer Unterschied, der uns nicht Wunder nehmen kann, denn eine vollkommene Analogie des Verhaltens so verschiedenartiger Organe wie Cotyledonen und Wurzeln kann gar nicht erwartet werden.

Im Obigen wurde das Verhalten der Minderheit der geköpften Wurzeln in Betracht gezogen. Die grosse Mehrzahl derselben verhielt sich anders, sie wies nämlich nach 24 Stunden gar keine geotropische Krümmung auf. Es fragt sich aber, ob bei längerer Versuchsdauer nicht auch diese Wurzeln sich gekrümmt hätten, noch vor der Regeneration des Vegetationspunktes oder unabhängig von derselben; in solchem Falle würde das individuell verschiedene Verhalten decapitirter Wurzeln nicht darin seinen Grund haben, dass die Aufhebung der geotropischen Empfindlichkeit bald vollständig, bald unvollständig ist, sondern darin, dass sie bald früher, bald später vorübergeht. Einzelne Daten in der Litteratur sind mit solch einer Annahme vereinbar, einzelne andere scheinen ihr zu widersprechen; bei weitem die meisten der vorliegenden Versuche lassen aber gar keinen Schluss in dieser Hinsicht zu, da sie nicht länger als 24 Stunden fortgeführt wurden.

Selbstverständlich lege ich den auf den letzten Seiten gemachten Bemerkungen nur die Bedeutung rein hypothetischer Annahmen bei; weiter zu gehen ist gegenwärtig nicht möglich, da faktische Daten fast vollständig fehlen, und desshalb verzichte ich auch auf die Analyse weiterer Möglichkeiten. Ich wollte nur die Aufmerksamkeit auf einige der Fragen lenken, welche bei einer neuen Untersuchung des Verhaltens decapitirter Wurzeln zu beachten wären. Dass eine solche neue Untersuchung nothwendig ist, ergibt sich aus der bisherigen Besprechung wohl deutlich genug. Dabei wird man jedenfalls die Analogie mit dem Verhalten geköpfter Grascotyledonen im Auge behalten müssen. Je weitgehender sich die Uebereinstimmung bei näherer Untersuchung erweist, desto wahrscheinlicher wird es werden, dass auch die Ursache in beiden Fällen dieselbe ist, d. i., dass die Folgen des Köpfens auch bei den Wurzeln nicht durch die Abwesenheit der Spitze, sondern durch die Verletzung an sich bedingt sind.

Wenn sich letzteres als richtig herausstellen sollte, so würde daraus folgen, dass diejenige Region der Wurzeln, in welcher die geotropische Krümmung ausgeführt wird, durch die einseitige Wirkung der Schwerkraft direkt gereizt wird; dies würde aber noch keineswegs die Möglichkeit ausschliessen, dass auch die Wurzelspitze empfindlich ist und durch Uebertragung eines geotropischen Reizes auf den rückliegenden

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0208-4

Theil die Krümmung beeinflusst. Die in meiner citirten Arbeit studirte Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit in den oberirdischen Organen verschiedener Keimlinge gibt uns einen Fingerzeig bezüglich der Möglichkeiten, mit denen wir hier zu rechnen haben. Die Spitze kann in höherem Grade empfindlich sein als das ganze übrige Organ, wie im Cotyledo von *Avena,* im Hypocotyl von *Brassica* (**15**, §§ 13—20, 35—39), und überhaupt bei der Mehrzahl der untersuchten Keimlinge; in solchem Falle verstärkt der von der Spitze ausgehende Reiz die Krümmungsfähigkeit des ganzen Organs mehr oder weniger bedeutend. Oder aber die Empfindlichkeit kann in der ganzen wachsenden Region, mit Einschluss der Spitze, gleich gross sein, wie z. B. im Epicotyl und in den Blattstielen von *Tropaeolum* (l. c., §§ 42, 54); alsdann kann zwar ebenfalls ein Reiz von der Spitze aus transmittirt werden, aber derselbe beeinflusst die Krümmung des Organes in merklicher Weise nur dann, wenn die direkte Reizung des übrigen Theiles der wachsenden Region ausgeschlossen ist.

Beide Fälle könnten auch in den geotropischen Wurzeln realisirt sein. So müssen wir denn für die letzteren folgende drei a priori möglichen Fälle der Vertheilung der geotropischen Empfindlichkeit im Auge haben:

1. Nur eine relativ kurze Spitzenregion ist geotropisch empfindlich; die Krümmung der Wurzel wird ausschliesslich durch die Reizfortpflanzung von der Spitze aus bedingt.

2. Die ganze wachsende Region ist geotropisch empfindlich, die Spitze aber in höherem Grade als der übrige Theil; die Krümmung der Wurzel wird zwar nicht ausschliesslich, wohl aber zu einem mehr oder weniger erheblichen Theil durch die Reizfortpflanzung von der Spitze aus bedingt.

3. Die ganze wachsende Region ist in gleichmässigem Grade geotropisch empfindlich; die Krümmung der Wurzel ist unter normalen Bedingungen von einer Reizfortpflanzung von der Spitze aus unabhängig, obwohl eine solche Reizfortpflanzung stattfinden kann.[18])

18) Denkbar ist auch noch der weitere Fall, dass die Empfindlichkeit der ganzen wachsenden Region *mit Ausnahme* der Spitze zukommt; dies scheinen Sachs, Wiesner u. A. anzunehmen, welche es für sehr unwahrscheinlich halten, dass ein embryonales Gewebe reizbar sein sollte. Ich kann aber umgekehrt gar keinen Grund einsehen, warum ein embryonales Gewebe nicht sollte reizbar sein können. Die Wurzelspitze nimmt allerdings an der geotropischen Krümmung selber nicht theil, — dies ist jedoch möglicherweise nur eine nothwendige Folge ihrer sehr geringen Wachsthumsintensität. Bei gleicher Empfindlichkeit beginnen sich die Zonen eines cylindrischen Organs um so früher geotropisch zu krümmen,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0209-3

Eine experimentelle Entscheidung darüber, welcher von diesen Fällen in der Natur realisirt ist, wäre nur auf einem Wege möglich: durch Eliminirung der einseitigen Einwirkung der Schwerkraft auf die Spitze ohne Verletzung der Wurzel. Aber so weit ich sehe, gibt es kein Mittel, die besagte Einwirkung von einem Theil eines Organs auszuschliessen, ohne sie auch von den übrigen Theilen desselben auszuschliessen, und daher ist keine Hoffnung vorhanden experimentell feststellen zu können, wie die geotropische Empfindlichkeit in Pflanzenorganen überhaupt und speciell in den Wurzeln vertheilt ist. Wir werden in dieser Frage voraussichtlich immer dazu verurtheilt sein uns mit indirecten Schlüssen zu begnügen[19]), welche nur einen grösseren oder geringeren Grad von Wahrscheinlichkeit gewähren; hauptsächlich werden wir unser Urtheil auf die Analogie mit der Vertheilung der Empfindlichkeit für andere Reizursachen stützen müssen, denen gegenüber wir uns in einer günstigeren Lage befinden als gegenüber der Schwerkraft, da wir sie mehr in unserer Gewalt haben.

Wir kennen die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit in den oberirdischen Organen verschiedener Keimlinge, — allein hieraus einen Analogieschluss auf die Vertheilung der geotropischen Empfindlichkeit in Wurzeln zu ziehen, wäre zu gewagt. Weit überzeugender wäre die Analogie mit der Vertheilung der Empfindlich-

---

je schneller sie wachsen; daher wird die Spitzenzone, bevor sie noch beginnen kann sich zu krümmen, schon passiv, durch die Krümmung der intensiv wachsenden rückliegenden Zonen, in eine Lage gebracht werden, in der sie der einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogen ist. Der normale Verlauf der Krümmung gibt uns deshalb keinen Anhaltspunkt zur Entscheidung, ob die Spitzenregion der Wurzel krümmungsfähig (und somit empfindlich) ist oder nicht. Diese Frage wird sich aber voraussichtlich unschwer experimentell entscheiden lassen, indem man die Krümmung der rückliegenden Zonen mechanisch verhindert, so dass die Wurzelspitze genügend lange Zeit der einseitigen Einwirkung der Schwerkraft ausgesetzt bleibt (vgl. meine analogen Versuche mit Stengelorganen: **15**, § 65). — Dass übrigens die Wurzelspitze thatsächlich für gewisse Reizursachen empfindlich ist das ist experimentell festgestellt (s. unten die Abschnitte über Hydrotropismus und Galvanotropismus).

19) Für die Cotyledonen von *Avena sativa* und *Phalaris canariensis* habe ich (**15**, § 77) freilich den, wie ich glaube, zwingenden Beweis erbringen können, dass eine kurze Spitzenregion in besonders hohem Grade geotropisch empfindlich ist; aber erstens ist die angewandte, hier nicht zu erörternde Methode (welche übrigens ebenfalls indirect ist) nur für die wenigsten Objecte anwendbar, und zweitens erlaubt sie nicht zu entscheiden, ob der übrige Theil der wachsenden Region nur weniger empfindlich ist als die Spitze, oder ob er gar nicht empfindlich ist. Ein vollständiger Aufschluss über die Vertheilung der geotropischen Empfindlichkeit ist also auch für die genannten Objecte nicht gewonnen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0210-4

keit gegen andere Reizursachen in den Wurzeln selbst. Wir wollen nunmehr zusehen, welche Schlüsse hierüber sich aus der vorhandenen Litteratur ableiten lassen.

Heliotropismus, Hydrotropismus und Galvanotropismus.

Bezüglich dieser drei Richtungsreizerscheinungen[20]) der Wurzeln ist ebenfalls die Behauptung aufgestellt worden, dass allein die Wurzelspitze empfindlich ist und die Krümmung ausschliesslich durch die Uebertragung des Reizes von ihr aus bedingt wird.

Was zunächst den Heliotropismus anbetrifft, so liegen nur die Versuche Darwin's mit den apheliotropischen Wurzeln von *Sinapis alba* vor (**5**, 412—414). In diesen Versuchen krümmten sich 41 intacte Controlwurzeln sämmtlich vom Licht weg, mit nur zwei zweifelhaften Ausnahmen; 54 anderen Wurzeln wurde die Spitze mit Höllenstein cauterisirt: von diesen blieben 28 ungekrümmt, 1 blieb zweifelhaft, und 25 „krümmten sich in der normalen Art und Weise vom Lichte ab". Solch ein Resultat spricht nicht zu Gunsten der These Darwin's, „dass die Empfindlichkeit für das Licht in der Spitze des Würzelchens . . . ihren Sitz hat"; die Thatsche, dass bei fast der Hälfte der cauterisirten Wurzeln die heliotropische Krümmungsfähigkeit nicht nur nicht aufgehoben, sondern nicht einmal vermindert war, spricht vielmehr weit eher dagegen. Aber selbst wenn wir nur diejenigen Wurzeln in Betracht ziehen wollten, welche sich nicht gekrümmt haben, so bliebe dennoch Darwin's Schluss nur eine Hypothese; denn der principielle Einwand, welcher schon bezüglich des Geotropismus erhoben wurde — dass nämlich die Aufhebung der Krümmungsfähigkeit nicht durch die Abwesenheit der Spitze, sondern durch die Verletzung an sich bedingt sein kann —, gilt natürlich auch

20) Für den Hydrotropismus wurde von Molisch (**13**, 927—930), für den Galvanotropismus von Müller-Hettlingen (**14**, 208, 214) behauptet, dass dieselben durch einseitige Schädigung der Wurzelspitze verursachte, der sog. Darwin'schen Krümmung analoge Erscheinungen seien (Molisch bezeichnet den Hydrotropismus sogar direct als „Specialfall der Darwin'schen Krümmung"); hiernach wären dieselben keine dem Geotropismus und Heliotropismus an die Seite zu stellenden Richtungsreizerscheinungen. Das sind aber nichts weiter als unbegründete Behauptungen; selbst die für eine Parallelisirung mit der Darwin'schen Krümmung nothwendige Voraussetzung (deren Zutreffen aber noch durchaus keinen ausreichenden Beweis für die Richtigkeit dieser Parallelisirung bilden würde), nämlich dass nur die Wurzelspitze hydrotropisch und galvanotropisch empfindlich sei, ist nicht bewiesen; die genannten Autoren glaubten dies allerdings bewiesen zu haben, sie befanden sich aber, wie gezeigt werden soll, in dieser Hinsicht im Irrthum.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0211-9

hier und überhaupt allgemein. Daher darf aus Versuchen mit decapitirten Wurzeln überhaupt nie geschlossen werden, dass die Empfindlichkeit gegen irgendwelche Reizursache in der Wurzelspitze localisirt ist, — es bleibt immer die zweite Möglichkeit, dass die ganze wachsende Region empfindlich ist, deren Empfindlichkeit aber durch die Verletzung aufgehoben wird. Dies werde ich weiterhin als bekannt voraussetzen.

Von den späteren Autoren sind die angeführten Versuche Darwin's weder wiederholt noch durch bessere ersetzt worden. Ich habe mich bemüht die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit in den Wurzeln von *Chlorophytum Sternbergianum* mit Hilfe partieller Verdunkelung zu untersuchen (**15**, Anmerkung am Schluss des § 60), doch konnte ich wegen technischer Schwierigkeiten mein Vorhaben nicht ausführen. Die Frage über die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit in den Wurzeln bleibt also bis jetzt gänzlich offen.

Eine etwas reichere Litteratur hat die Frage über die hydrotropische Empfindlichkeit der Wurzelspitze aufzuweisen, welche ebenfalls durch Darwin (**5**, 154—159) angeregt worden ist. Die betreffenden Versuche, welche Darwin mit vier Pflanzenspecies ausgeführt hat, können ebenfalls nicht überzeugend genannt werden. Zur Ausschliessung des einseitigen Zutritts von Wasserdampf zur Wurzelspitze benutzte Darwin drei Verfahren: 1. Umwickelung der Spitze mit nassem Goldschlägerhäutchen, 2. bestreichen derselben mit einem Gemisch von Olivenöl mit Russ, 3. cauterisiren mit Höllenstein. Das erste Verfahren ist, theoretisch wenigstens, einwandfrei, da es kaum irgendwelche störende Nebenwirkungen haben kann, — dafür ergab es aber ein sehr unbestimmtes Resultat: in dem einzigen Versuch (S. 156), wo es zur Anwendung gelangte, krümmten sich von 11 Wurzeln 6 stark, 2 schwach und nur 3 (d. i. 27 %) krümmten sich gar nicht; dies spricht eher gegen als für die Localisation der hydrotropischen Empfindlichkeit in der Wurzelspitze, — umsomehr wenn man in Betracht zieht, dass auch unter den Controlwurzeln ein nicht viel kleinerer Procentsatz sich nicht hydrotropisch krümmte (bei *Phaseolus multiflorus* 17 %, bei *Vicia Faba* 19 %, — aus Darwin's Daten berechnet). — Das Cauterisiren ist, wie soeben erst hervorgehoben, ein in dieser Frage unzulässiges Verfahren; bei den Versuchen, wo dasselbe angewandt wurde, brauchen wir uns also nicht aufzuhalten, ich bemerke nur, dass auch in diesen Versuchen ein zum Theil ziemlich erheblicher Procentsatz der Wurzeln sich hydrotropisch krümmte, einige der cauterisirten Wurzeln krümmten sich sogar „stark".

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0212-5

Letzteres bezieht sich endlich auch auf die Versuche, in denen die Spitze mit dem Oelgemisch bestrichen wurde. In einem derartigen Versuch (S. 158) blieb sogar nur eine von 8 Wurzeln ungekrümmt, während sich 2 schwach und 5 stark krümmten. Andere Versuche derselben Art waren allerdings für Darwin's These günstiger; aber als beweisend kann man sie nicht gelten lassen, da die Unschädlichkeit des Bestreichens der Wurzelspitze mit dem Oelgemisch keineswegs ausser Zweifel steht; um sich zu überzeugen, ob dies Verfahren keine die Krümmung störenden Nebenwirkungen hat, wären besondere Controlversuche erforderlich gewesen, die wir bei Darwin vermissen.

Wiesner (**18**, 130—134) macht mehrere Einwände gegen die Beweiskraft der Darwin'schen Experimente geltend, — u. a. weist er mit Recht darauf hin, dass das Bestreichen mit Oelgemisch nicht bloss den Wasserdampf, sondern auch den zum normalen Leben unumgänglichen Sauerstoff von der Wurzelspitze ausschliesst. Versuche, welche Wiesner mit geköpften Wurzeln ausführte, bestätigten in Bezug auf das Thatsächliche die Angaben Darwin's: die Mehrzahl hatte ihre hydrotropische Krümmungsfähigkeit eingebüsst, einige aber krümmten sich. — Seine Schlussfolgerung drückt Wiesner diesmal ziemlich vorsichtig aus: er erklärt es für sehr wahrscheinlich, „dass es nicht die Wurzelspitze ist, von welcher die hydrotropische Krümmung ausgeht", und dass die geköpften, cauterisirten und mit Oelgegemisch behandelten Wurzeln nur darum sich selten hydrotropisch krümmen, weil sie sich in einem abnormen Zustand befinden.

Detlefsen lässt in dem kurzen Abschnitt seiner Arbeit (**7**, 646—647), welcher dem Hydrotropismus gewidmet ist, solch eine löbliche Vorsicht leider vermissen. Nach einigen spöttischen Bemerkungen über die von Darwin benutzten Methoden (eine Kritik kann man das unmöglich nennen) stellt er mit grosser Zuversicht die Behauptung auf, dass der einseitige Feuchtigkeitszutritt auf die ganze wachsende Region der Wurzel direct einwirkt. Zum Beweis wird ein einziger Versuch mit 6 geköpften Wurzeln angeführt, von denen sich nach 24 Stunden vier hydrotropisch gekrümmt hatten. Ob dieselben sich nicht vielleicht weit später zu krümmen begannen und einen geringeren Grad von Krümmung erreichten als intacte Controlwurzeln, das bleibt unbekannt, denn Controlwurzeln fehlten in diesem Versuch (wenigstens gibt der Verfasser nichts darüber an). Eine Fehlerquelle ist ferner darin gegeben, dass die Wurzeln nutirten; nur 3 Wurzeln waren gerade nach der Feuchtigkeitsquelle hin gekrümmt, die vierte schräg nach ihr hin, die zwei übrigen schräg von ihr weg. Solch ein Ver-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0213-1

such kann nur demjenigen entscheidend vorkommen, wer schon im Voraus entschieden hat.

Molisch, dem wir die eingehendste Untersuchung des Hydrotropismus verdanken, hat einen Abschnitt seiner Arbeit (**13**, 921—926) der uns beschäftigenden Frage gewidmet. Er wiederholte zunächst die Versuche seiner Vorgänger und fand, in Uebereinstimmung mit Darwin's und Wiesner's Angaben, dass von den Wurzeln, deren Spitzen abgeschnitten, cauterisirt oder mit Oelgemisch behandelt worden waren, nur wenige sich hydrotropisch krümmten. Er bemerkt mit Recht, dass diese Ausnahmen nicht ohne Weiteres als beweisend gegen Darwin's Ansicht betrachtet werden dürfen: ungleichmässiges Auftragen des Oelgemisches oder ein etwas schief geführter Schnitt können durch einseitig überwiegende Beschädigung der Wurzelspitze Darwin'sche Krümmung hervorrufen, welche, wenn sie zufällig nach der Feuchtigkeitsquelle hin gerichtet ist, fälschlich für eine hydrotropische gehalten werden kann (eine zweite analoge Fehlerquelle bilden, wie ich hinzufügen möchte, die autonomen Nutationen geköpfter Wurzeln); andererseits kann aber auch eine angestrebte hydrotropische Krümmung leicht durch Darwin'sche Krümmung verdeckt werden. Daher können Versuche mit in irgendwelcher Weise beschädigten Wurzeln kaum beweisend sein, weder für noch gegen Darwin (was, wie wir bereits sahen, auch noch aus einem ganz anderen und allgemeingiltigeren Grunde zutrifft).

In Anbetracht dessen griff Molisch zu einer principiell verschiedenen Versuchsanstellung, bei der eine Verletzung der Wurzel ausgeschlossen ist. Er umwickelte die ganze wachsende Region der Wurzel, mit Ausschluss der Spitze, mit einem Streifen nassen Seidenpapiers, und sorgte dafür, dass im Laufe des Versuches die Länge der freien Spitze niemals 1—1½ *mm* überstieg. So war der grösste Theil der wachsenden Region rings von tropfbarem Wasser umgeben und folglich vor einer directen hydrotropischen Reizung geschützt, während eine kurze Spitzenregion derselben ausgesetzt werden konnte. In mehreren Versuchen mit *Zea Mais*, welche in dieser Weise ausgeführt wurden, krümmten sich im Laufe von 6 Stunden alle Wurzeln hydrotropisch, und zwar lag der Ort der schärfsten Krümmung in dem von Wasser umgebenen Theil der wachsenden Region; auch mit *Phaseolus multiflorus* wurde ein ebensolches, wenn auch weniger schönes Resultat erzielt.

Dies ist ein sehr interessanter und wichtiger Versuch. Derselbe beweist direct, dass die Wurzelspitze hydrotropisch empfindlich ist

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0214-7

und dass von ihr aus der hydrotropische Krümmungsreiz sich zum rückliegenden Theil der Wurzel fortzupflanzen vermag. Seine Bedeutung ist um so grösser, als durch ihn zum ersten Mal die Empfindlichkeit der Wurzelspitze für eine richtende Reizursache wirklich erwiesen und die Meinung, dass ein embryonales Gewebe nicht reizbar sein könne, widerlegt worden ist.

Molisch überschätzt jedoch die Tragweite seines Versuches und verfällt in einen mir unbegreiflichen Irrthum, wenn er gleichzeitig auch die Ansicht Darwin's bewiesen zu haben meint. Darwin hat doch nicht bloss behauptet, dass die Wurzelspitze hydrotropisch empfindlich ist, das Wesentliche seiner Theorie besteht vielmehr darin, dass die Empfindlichkeit in der Wurzelspitze localisirt ist, die ganze übrige wachsende Region der Wurzel hingegen der Empfindlichkeit ermangelt. Nun schliesst Molisch's Versuch offenbar keineswegs die Möglichkeit aus, dass nicht nur die Spitze, sondern auch die ganze übrige wachsende Region der Wurzel hydrotropisch empfindlich sei. Ich möchte hier an meine heliotropischen Versuche mit den Epicotylen und Blattstielen von *Tropaeolum minus* (**15**, §§ 42, 47, 54) erinnern: wurde das ganze Organ bis auf eine kurze Spitzenregion verdunkelt und nur die Letztere einseitig beleuchtet, so trat in der ganzen wachsenden Region eine starke Lichtwärtskrümmung ein, — die Spitze ist also heliotropisch empfindlich und der von ihr aus übertragene Reiz ist für sich ausreichend um eine starke Krümmung des Organs zu veranlassen (dieser Versuch ist dem Molisch'schen vollkommen analog); wurde aber andererseits die Spitzenregion verdunkelt und das übrige Organ einseitig beleuchtet, so krümmte es sich ebenso stark, als ob es in seiner ganzen Länge beleuchtet worden wäre, — also ist die ganze wachsende Region in demselben Grade heliotropisch empfindlich wie die Spitze, und vermag sich auch ohne Zuthun eines von der Spitze aus zugeleiteten Reizes normal zu krümmen. Dasselbe könnte natürlich auch bezüglich des Hydrotropismus der Wurzeln der Fall sein; überhaupt lässt der Molisch'sche Versuch bezüglich der Vertheilung der hydrotropischen Empfindlichkeit alle die drei Möglichkeiten offen, welche auf Seite 205 zunächst für die Vertheilung der geotropischen Empfindlichkeit statuirt wurden, und schliesst nur die vierte, in der Anm. 18 besprochene Möglichkeit aus. Um zwischen diesen drei Möglichkeiten zu entscheiden, müsste der Molisch'sche Versuch gewissermaassen umgekehrt werden: man müsste die Wurzelspitze allein mit nassem Seidenpapier umwickeln oder sonstwie continuirlich nass halten, und in diesem Zustande die Wurzeln einseitigem

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0215-3

Wasserdampfzutritt aussetzen. Würden sich unter diesen Bedingungen die Wurzeln gar nicht krümmen, so wäre dies ein Beweis für die Localisation der hydrotropischen Empfindlichkeit in der Wurzelspitze; würden sie sich ebenso schnell und ebenso stark krümmen wie die Controlwurzeln (ohne nasses Papier an der Wurzelspitze), so würde folgen, dass die hydrotropische Empfindlichkeit in der rückliegenden Region der Wurzel ebenso gross ist, wie in der Spitze; wenn endlich die Krümmung später einträte oder schwächer bliebe als bei den Controlwurzeln, so könnte man schliessen, dass die Wurzelspitze zwar nicht ausschliesslich, wohl aber in höherem Grade hydrotropisch empfindlich ist als die übrige wachsende Region. Man müsste jedoch die Schlussfolgerungen sehr vorsichtig ziehen, unter Berücksichtigung der mannigfachen Fehlerquellen, welche bei dieser Versuchsanstellung möglich sind. Einen derartigen Versuch hat, wie oben angeführt wurde, schon Darwin unternommen, er erzielte aber ein ganz unbestimmtes Resultat.[21])

21) Wie Herr Geheimrat Prof. Pfeffer mir mitgetheilt hat, ist der postulirte Versuch in seinem Laboratorium mehrfach ausgeführt worden, zuerst von ihm selbst, und später als Uebungsversuch auch von mehreren Praktikanten; der Erfolg war ein positiver, d. i. für die Beschränkung der hydrotropischen Empfindlichkeit auf die Wurzelspitze beweisender. Solange indess die Versuchsanstellung nicht in allen Details bekannt geworden ist, kann ich mich dennoch nicht entschliessen, die Frage als entschieden anzusehen, da, wie gesagt, eine Reihe von Fehlerquellen möglich ist, von denen vielleicht die eine oder die andere unberücksichtigt geblieben sein könnte.

Die Fehlerquellen sind folgende: 1. Bei den Wurzeln von *Zea Mais*, welche am meisten zu hydrotropischen Versuchen benutzt zu werden pflegen, ist die wachsende Region oft nur 4 *mm* lang; man läuft daher Gefahr, dass die durch nasses Seidenpapier vor hydrotropischer Reizung geschützte Spitze einen wesentlichen Theil der ganzen krümmungsfähigen Region ausmachen und vielleicht bis in die Zone des maximalen Wachsthums hineinreichen könnte, was die Beweiskraft des Resultats vermindern würde. Die Länge der vor hydrotropischer Reizung geschützten Spitze müsste also gering sein — nicht über 1 *mm* —, und überdies wäre es erwünscht zu wissen, wie lang bei den Versuchswurzeln die wachsende Region war und wo das Wachsthumsmaximum lag. 2. Es dürfte nicht leicht zu bewerkstelligen sein, dass ein so kurzer Conus von nassem Seidenpapier nicht von der Wurzelspitze herabfällt, es sei denn, dass er mit einem gewissen Druck auf sie aufgeschoben wird. Nun kann aber (wie ich mich beim Aufsetzen von kleinen Stanniolkäppchen auf die Spitze der relativ kräftigen Wurzeln von *Chlorophytum* überzeugte, — vgl. **15**, die Anm. am Schluss des § 60), selbst ein leichter Druck auf die Spitze die Krümmungsfähigkeit der Wurzeln beeinträchtigen oder sogar vernichten. Es wäre daher erforderlich, sich nach Abschluss des Versuches und Entfernung des Papierconus zu überzeugen, ob die Versuchswurzeln nunmehr sich normal hydrotropisch krümmen. 3. Aus dem nassen Papierconus wird Wasser

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0216-8

Galvanotropismus. Brunchorst hat in seiner zweiten Mittheilung über diesen Gegenstand (**3**), den wie mir scheint endgiltigen Beweis erbracht, dass Wurzeln, wenn sie in Wasser eintauchen, durch welches ein galvanischer Strom geht, gleichzeitig zwei principiell verschiedene Einwirkungen erfahren. Die eine Wirkung besteht in einer Beschädigung und Wachsthumshemmung der der positiven Elektrode zugekehrten Seite der Wurzel durch die von dieser Elektrode aus diffundirenden Elektrolyten; als mechanische Folge der einseitigen Wachsthumshemmung ergibt sich eine nach der positiven Elektrode gerichtete Krümmung der Wurzel. Diese Krümmung ist keine Reizerscheinung und verdient somit gar nicht als galvanotropische bezeichnet zu werden, — man kann sie mit Müller-Hettlingen nach ihrem Entdecker die Elfving'sche Krümmung nennen; sie bietet für uns kein Interesse dar. Ausserdem übt der Strom aber auch eine Reizwirkung auf die Wurzeln aus, welche dieselben veranlasst sich nach der negativen Elektrode zu krümmen: dies ist die galvanotropische Krümmung, mit der wir uns beschäftigen wollen. Normalerweise wirken beide Krümmungsbestrebungen einander entgegen, und das Resultat fällt je nach der Stromdichte verschieden aus: bei grosser Stromdichte ist die schädigende Wirkung der positiven Elektrolyten so stark, dass sie den Galvanotropismus überwindet, und die Wurzeln führen die Elfving'sche Krümmung aus; bei geringen Stromdichten überwiegt im Gegentheil die Reizwirkung des Stromes, und die Wurzeln krümmen sich galvanotropisch.

Die galvanotropische Empfindlichkeit der Wurzelspitze wurde sowohl von Müller-Hettlingen als auch von Brunchorst constatirt. Ersterer (**14**, 208) brachte Keimpflänzchen auf eine Glimmerplatte oder ein Deckglas, welches auf einem nassen, von einem gal-

---

ringsum verdunsten, und dies wird die hygrometrische Differenz in der benachbarten Region der Wurzeln vermindern, — ein Umstand, der namentlich bei Wurzeln mit kurzer krümmungsfähiger Region eine bedenkliche Fehlerquelle bilden dürfte. 4. Möglicherweise ist der rückliegende Theil der Wurzel zwar hydrotropisch empfindlich, aber in geringerem Grade als die Spitze, so dass durch den Ausschluss der Reizung der letzteren die hydrotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln stark vermindert wird, also die Krümmung später beginnt und langsamer fortschreitet als unter normalen Verhältnissen. Um diese Möglichkeit auszuschliessen, müssten die Versuche ziemlich lange ausgedehnt werden: die Constatirung, dass die Versuchswurzeln noch gerade sind, während die Controlwurzeln sich schon deutlich gekrümmt haben, würde die bezeichnete Möglichkeit noch nicht widerlegen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0217-4

vanischen Strom durchströmten, horizontal liegenden Flanell-Lappen ruhte; nur die Wurzelspitze ragte über den Rand der isolirenden Unterlage hervor und wurde bald durch geotropische Krümmung in Berührung mit dem Flanell gebracht. Auf diese Weise war also die Wurzelspitze allein dem galvanischen Strom ausgesetzt; trotzdem trat die galvanotropische Krümmung der Wurzel „so deutlich und sicher wie je" ein. Nähere Details werden nicht angegeben. — Brunchorst (**2**, 216) benutzte eine einfachere Versuchsanstellung: er brachte die Wurzeln (von *Phaseolus*) so an, dass nur die Spitzen derselben — in einer während der Versuchsdauer die Länge von 2 *mm* nicht überschreitenden Ausdehnung — in Wasser eintauchten, welches von einem galvanischen Strom geeigneter Dichte durchströmt wurde. Schon nach fünf Stunden war bei allen (7) Wurzeln, in dem oberhalb des Wassers befindlichen Theil, eine „sehr deutliche" galvanotropische Krümmung eingetreten.

Diese beiden, im Princip übereinstimmenden Versuche sind dem oben besprochenen Molisch'schen Versuch vollkommen analog und beweisen für den Galvanotropismus dasselbe, wie jener für den Hydrotropismus, nämlich dass die Wurzelspitze galvanotropisch empfindlich ist und dass der von ihr aus übermittelte Reiz genügt, um die Krümmung der Wurzel zu veranlassen.[22]) Wenn nun aber Brunchorst meint durch seinen Versuch bewiesen zu haben, dass die

---

22) Den positiven Resultaten der beiden citirten Autoren stehen freilich auch widersprechende Angaben gegenüber. Elfving (**20**, 262) beobachtete, als er in derselben Weise wie Brunchorst nur die Wurzelspitze einem galvanischen Strom aussetzte, überhaupt keine Krümmung. Rischawi (**23**, 44—45) liess verschieden starke Ströme zwischen nur stecknadelkopfgrossen Platinelektroden passiren, welche er zu beiden Seiten der Spitze einer in Wasser tauchenden Wurzel anbrachte: er konnte bei dieser Versuchsanstellung nie galvanotropische Krümmungen constatiren; zuweilen traten allerdings Krümmungen auf, dieselben zeigten aber keine Beziehung zur Stromrichtung. Auf diese negativen Befunde ist indessen weit weniger Gewicht zu legen als auf positive Ergebnisse. Letztere lassen, soviel ich sehe, keine andere Erklärung zu als die im Text gegebene, während das Nichteintreten einer Reaction in den verschiedensten unvorhergesehenen Umständen seinen Grund haben kann. Auch muss bemerkt werden, dass galvanotropische Krümmungen in dem im Text definirten Sinne von Elfving gar nicht (ausgenommen bei *Brassica oleracea)* und von Rischawi (mit derselben Ausnahme) nur selten und in schwachem Grade beobachtet wurden, im Gegensatz zu den sehr bestimmten Angaben der beiden anderen Autoren. Woran diese Differenz liegen mag, bleibt unbekannt, — wie denn überhaupt die Litteratur des Galvanotropismus, trotz ihres geringen Umfanges, ziemlich reich an unaufgeklärten Widersprüchen ist.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0218-0

galvanotropische Empfindlichkeit auf die Wurzelspitze beschränkt ist, so verfällt er in denselben Irrthum, von dem schon gelegentlich des Molisch'schen Versuches die Rede war; in Wirklichkeit bleibt die Frage durchaus offen, ob nicht auch die ganze übrige krümmungsfähige Region der Wurzel ebenfalls galvanotropisch empfindlich ist, sei es in gleichem, sei es in geringerem Grade als die Spitze. Eine Versuchsanstellung, welche gestatten würde über die Vertheilung der galvanotropischen Empfindlichkeit Aufschluss zu erlangen, dürfte sich leider nicht leicht finden lassen.

Brunchorst stützt seinen Schluss allerdings nicht nur auf den bereits angeführten Versuch, sondern hauptsächliah auf Versuche mit decapitirten Wurzeln, welche er mit mehreren Objecten ausführte (**2**, 215, 216). Bei derselben Stromdichte, bei welcher sich intacte Wurzeln ausgesprochen galvanotropisch krümmten, blieben die decapitirten Wurzeln entweder gerade, oder führten eine schwache Elfving'sche Krümmung aus. Hieraus geht hervor, dass decapitirte Wurzeln ihre galvanotropische Empfindlichkeit ebenso eingebüsst haben wie die geotropische; aber es braucht wohl nicht nochmals auseinandergesetzt zu werden, dass dies durchaus keinen Schluss darüber zulässt, wie die Empfindlichkeit in unverletzten Wurzeln vertheilt ist.

Thermotropismus und Aërotropismus.

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Reizerscheinungen wird bezüglich des Thermotropismus und des Aërotropismus angegeben, dass die Reactionsfähigkeit der Wurzeln durch Decapitation nicht alterirt wird, dass also für einseitige Erwärmung und für die einseitige Wirkung gewisser Gase nicht bloss die Wurzelspitze, sondern die ganze wachsende Region der Wurzeln empfindlich ist.

Wortmann (**22**, 232—233) beobachtete bei den Wurzeln verschiedener Pflanzen, denen 1, 1,5 oder selbst 2 *mm* Spitze abgeschnitten war, durchgängig sehr energische apothermotropische[23]) Krümmungen, welche ebenso schnell eintraten, wie es bei unverletzten Wurzeln der Fall zu sein pflegte; hier scheint also die Krümmungsfähigkeit durch das Köpfen nicht einmal in merklichem Grade vermindert worden zu sein. Bezüglich des Prosthermotropismus[23]) sind Wortmann's Beobachtungen zu wenig zahlreich und zu wenig übereinstimmend, um

23) Ueber diese Ausdrucksweise vgl. meine Bemerkung in **15**, 4—5, Anm.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0219-8

überzeugend zu sein: der Autor untersuchte in dieser Hinsicht im Ganzen nur vier geköpfte Wurzeln, von denen sich zwei nach der Wärmequelle, die zwei übrigen aber ohne Beziehung zu dieser krümmten; dies ist nicht beweisend für die These Wortmann's, aber auch nicht gegen dieselbe, denn es muss in Betracht gezogen werden, dass auch in seinen Versuchen mit intacten Wurzeln meist ein bedeutender Procentsatz sich nicht prosthermotropisch krümmte.

Wenigstens bezüglich des Apothermotropismus erscheint es also als sicher, dass bei unverletzten Wurzeln die ganze wachsende Region in nicht geringerem Grade als die Wurzelspitze thermotropisch empfindlich ist, und dass die thermotropische Empfindlichkeit durch den mit der Decapitation verbundenen Schnitt nicht beeinflusst wird. Ersteres trifft, wie wir sahen, vielleicht auch für die anderen bisher besprochenen Reizerscheinungen zu; Letzteres würde aber jedenfalls einen bemerkenswerthen Unterschied zwischen ihnen und dem Thermotropismus bilden. Das Bestehen eines solchen Unterschiedes könnte a priori unwahrscheinlich vorkommen, die Möglichkeit desselben kann aber nicht geleugnet werden: wir müssen ohnehin annehmen, dass die Empfindlichkeit gegen verschiedene Reizursachen auf verschiedenen Eigenschaften des Protoplasmas beruht, und diese können natürlich durch ein und denselben Eingriff in ungleicher Weise beeinflusst werden.

Nicht ganz so einfach, wie in dem eben besprochenen Fall, liegt die Sache nach Molisch's Angaben (**21**, 172—175) im Falle des Aërotropismus. Wurzeln verschiedener Pflanzen, denen 1 *mm* Spitze abgeschnitten worden war, krümmten sich mit wenigen Ausnahmen von Chlor, Leuchtgas und Kohlensäure hinweg, doch war die Ablenkung zumeist schwächer als bei intacten Wurzeln; auf Sauerstoff, welcher ein schwächeres Reizmittel ist als die genannten drei Gase, reagirten die geköpften Wurzeln gar nicht. Die aërotropische Krümmungsfähigkeit wurde also, wie aus diesen Daten hervorgeht, zwar nicht aufgehoben, wohl aber nicht unwesentlich verringert. Dem ist noch hinzuzufügen, dass (S. 174, Anm. 4) Aërotropismus sich nicht mehr mit Sicherheit constatiren liess, wenn die Länge der abgeschnittenen Spitze mehr als 1,5 *mm* betrug.

Hiernach ist es allerdings sehr wahrscheinlich, dass die aërotropische Empfindlichkeit der ganzen wachsenden Region der Wurzel zukommt; wir müssen aber annehmen, dass entweder die Spitze sich durch einen höheren Grad von Empfindlichkeit auszeichnet, oder dass, wenn dies nicht der Fall sein sollte, der Schnitt als solcher die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0220-9

Empfindlichkeit der Wurzel vermindert.[24]) Aber auch die Möglichkeit der Beschränkung der Empfindlichkeit auf die Wurzelspitze ist nicht ganz und gar ausgeschlossen, — man kann sie durch die den Anhängern der Darwin'schen Hypothese geläufige Annahme retten, dass die empfindliche Region nicht weniger als 1,5 *mm* lang ist.

Ziehen wir nun das Facit dieser Betrachtungen, so ergibt sich, dass Darwin's Annahme einer „Gehirnfunction" der Wurzelspitze gegenüber den Reizursachen, welche eine richtende Wirkung auf die Wurzeln ausüben, in keinem einzigen Falle bewiesen ist. Ebenso ist sie aber auch in keinem Falle (ausser im Falle des Thermotropismus) vollkommen ausgeschlossen. Die Frage nach der Vertheilung der Empfindlichkeit gegen die verschiedenen richtenden Reizursachen in der Wurzel bleibt also durchaus offen, und wir haben überall (den Thermotropismus wieder ausgenommen) in dieser Hinsicht mit denselben drei Möglichkeiten zu rechnen, welche auf S. 205 für die Vertheilung der geotropischen Empfindlichkeit formulirt worden sind. Bezüglich des Geotropismus ist diese Frage, soweit ich sehe, überhaupt nicht experimentell entscheidbar, wohl aber ist sie das bezüglich einiger anderer Reizerscheinungen, namentlich des Heliotropismus und Hydrotropismus; gelingt es, sie hier in zweifelloser Weise zu entscheiden, so werden wir uns nach Analogie mit diesen Erscheinungen (in erster Linie mit dem Heliotropismus) auch eine begründete Vorstellung über die Vertheilung der geotropischen Empfindlichkeit in den Wurzeln bilden können.

Zum Schlusse möchte ich hervorheben, dass mir eine zusammenfassende, sorgfältige und kritische Neuuntersuchung der hier behandelten Fragen, insbesondere auch des Verhaltens decapitirter Wurzeln gegen verschiedene Reizursachen, erforderlich und erwünscht scheint. Die in der Litteratur bestehenden Unklarheiten und Widersprüche dürften sich vielleicht zum grossen Theil aufklären, wenn eine solche zusammenfassende Untersuchung von einem Experimentator und mit ein und demselben Samenmaterial durchgeführt würde. Mir machen es die Umstände gegenwärtig unmöglich selber diesen Plan zur Ausführung zu bringen.

24) Die Möglichkeit einer vollständigen, aber schnell vorübergehenden Aufhebung der Empfindlichkeit ist hier ausgeschlossen, denn sowohl die intacten wie die decapitirten Wurzeln wurden in kurzen Zeitintervallen beobachtet, und der Verlauf der Krümmung beider zeigte keinen wesentlichen Unterschied (vgl. die Tabellen in **21**, 142—163 und 176—181).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0221-5

Verzeichnis der citirten Litteratur.

1. Brunchorst, Die Function der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln. 1. Geotropismus. (Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft, Band II, 1884, S. 78—93).
2. — Dasselbe. 2. Galvanotropismus. (Daselbst, S. 204—219.)
3. — Notizen über den Galvanotropismus. (S.-A. aus „Bergens Museums Aarsberetning, 1888", Bergen, 1889.)
3. Ciesielski, Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Band I, Heft 2, S. 1—28).
5. Darwin, Ch. u. Fr., Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Uebersetzt von Carus. Stuttgart, 1881.
6. Darwin, Fr., On the Connection between Geotropism and Growth. (Linnean Society's Journal, Botany, vol. XIX, 1882; S. 218—230.)
7. Detlefsen, Ueber die von Darwin behauptete Gehirnfunction der Wurzelspitze. (Arbeiten aus dem Botan. Institut in Würzburg, Band II, 1882, S. 627—647.)
8. Firtsch, Zur Kenntniss der geotropischen Reizbarkeit der Wurzelspitze. (Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft, Band II, 1884, S. 248—255.)
9. Frank, Lehrbuch der Botanik. Band I. Leipzig, 1892.
10. Kirchner, Ueber die Empfindlichkeit der Wurzelspitze für die Einwirkung der Schwerkraft. Stuttgart, 1882.
11. Krabbe, Zur Frage nach der Function der Wurzelspitze. (Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft, Band I, 1883, S. 226—236.)
12. Molisch, Ueber das Längenwachsthum geköpfter und unverletzter Wurzeln. (Daselbst, S. 362—366).
13. — Untersuchungen über den Hydrotropismus. (Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Band 88, 1883, S. 897—943.)
14. Müller-Hettlingen, Ueber galvanische Erscheinungen an keimenden Samen. (Pflüger's Archiv für Physiologie, Band 31, 1873, S. 193—214.)
15. Rothert, Ueber Heliotropismus. (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Band VII, Heft 1, 1894.) [Erscheint im Herbst. Nachtr.-Bem.]
16. Sachs, Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Erste Abhandlung. (Arbeiten aus dem Botan. Institut in Würzburg, Band I, 1873, S. 385—475.)
17. — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Auflage. Leipzig 1887.
18. Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien, 1881.
19. — Untersuchungen über die Wachsthumsbewegungen der Wurzeln. (Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Band 89, 1884, S. 223—302.)
20. Elfving, Ueber eine Wirkung des galvanischen Stromes auf wachsende Wurzeln. (Botan. Zeitung, 1882, Nr. 16, 17.)
21. Molisch, Ueber die Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Wachsthumsrichtung durch Gase (Aërotropismus). (Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Band 90, 1884, S. 111—196.)
22. Wortmann, Ueber den Thermotropismus der Wurzeln. (Botan. Zeitung, 1885, Nr. 13—15.)
23. Rischawi, Zur Frage über den sogenannten Galvanotropismus. (Russisch.) Odessa, 1885.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0222-1

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: 79

Autor(en)/Author(s): Rothert Wladislaw

Artikel/Article: Die Streitfrage über die Function der Wurzelspitze. 179-218