Experimentelle Untersuchungen über die Wurzelbildung an oberirdischen Stammteilen von Coleus hybridus.

Von

Henrik Lundegårdh.

Mit 43 Figuren im Text.

Eingegangen am 13. Juni 1913.

Während eines Aufenthaltes in Heidelberg, im Sommer 1912, habe ich Untersuchungen über die Wurzelbildung an *Coleus*-Sprosse begonnen. *Coleus* ist ein tropischer Labiat, der schattige Standorte aufsucht und dessen Sprosse leicht zur Wurzelbildung zu bringen sind. Besonders interessant war folgende Beobachtung, die zugleich den eigentlichen Ausgangspunkt der Untersuchung bildete: Sproßteile von *Coleus*, welche man an einer Stelle mechanisch gebogen hat, bilden hier in feuchter Luft zahlreiche Wurzeln. Ich stellte mir die Aufgabe, dieses Phänomen in Ursachen zu zerlegen. Dabei war es aber von Wichtigkeit, die Bedingungen der Wurzelbildung im allgemeinen kennen zu lernen. Aus methodischen Gründen zerfällt eine derartige Arbeit in zwei Teile, indem man zuerst die morphologisch-physikalischen Daten kennen muß, ehe die Reihe an die inneren, zellularphysiologischen Veränderungen kommt. Die experimentell-morphologische Analyse der *Coleus*-Sprosse in bezug auf Wurzelbildung ist zu einem gewissen Abschluß gebracht, während es mit der zellularphysiologischen Seite des Problems noch ansteht. In vorliegendem Aufsatz werde ich die bis jetzt erhaltenen experimentell-morphologischen Ergebnisse vorführen und von einem diesem Forschungszweig gemäßen Standpunkt aus diskutieren, und hoffe, später das Problem auch von der andern Seite analysieren zu können.

Das Material zu vorliegender Untersuchung stammt von zwei reinen Linien von *Coleus hybridus*, die im Heidelberger Institut durch

Stecklinge aufgezogen waren. Die eine Linie zeichnete sich durch anthocyanreiche, kräftige Blätter aus, die Blätter der andern waren bei zunehmendem Alter gelblich und die Linie überhaupt etwas schwächer gebaut. Beide Rassen reagierten aber im wesentlichen gleich, so daß ich im folgenden keinen Unterschied zwischen ihnen mache, obwohl es in den Protokollen immer angegeben wurde, von welcher Rasse die Versuchspflanze stammte. Der Stengel meiner *Coleus*-Pflanze ist viereckig, meistens quadratisch im Querschnitt, was für die Entscheidung der Lokalisation der Wurzeln vorteilhaft ist.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle dem Herrn Geheimrat Prof. Dr. GEORG KLEBS für die bereitwillige Überlassung eines Arbeitsplatzes in seinem Institute und das lebhafte und anregende Interesse für die Untersuchung meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Biegung und Krümmung. Konvexität, Schwerkraft und Licht.

Das Phänomen, das wir oben als den Ausgangspunkt der Untersuchung bezeichnet haben, läßt sich sehr leicht hervorrufen. Man braucht nur die Spitze eines Zweiges oder eines Stecklings umzubiegen und sie in dieser Lage zu fixieren, um zu finden — wenn sich die Pflanze in einem hinreichend feuchten Raum befindet —, daß sich in einigen Tagen oder einer Woche an den bei der Umbiegung mitbeteiligten Internodien zahlreiche rasch an Länge zunehmende Wurzeln gebildet haben (vgl. Fig. 1).

Solchen Erscheinungen, wie die hier bei *Coleus* beschriebenen, scheint man vorher wenig Aufmerksamkeit gewidmet zu haben — wenigstens soweit es auf krautartige Pflanzen ankommt. Dies hängt vielleicht auch damit zusammen, daß wenige Objekte so schnell und deutlich wie *Coleus* reagieren. Eine ähnliche Wurzelbildung wie bei *Coleus* habe ich bisher nur bei einer *Solanum*-Art, *S. quitense*, beobachtet (s. Fig. 2), obwohl hier das Phänomen viel langsamer erfolgt. Bei Bäumen und Reben ist es aber schon in der Gartenkunst eine alte Erfahrung, daß die Krümmung eines Sprosses auf seine vegetative Fähigkeit von besonderem Einfluß ist. Allerdings handelt es sich dabei fast nur um das Verhalten der Seitensprosse und -Knospen[1]). Die gärtnerischen Erfahrungen sowie Experimente von GOEBEL[2]) lehren,

[1]) Vgl. VÖCHTING, Organbildung im Pflanzenreich. Bd. 2. 1882. S. 41; GOEBEL, Experimentelle Morphologie der Pflanzen. 1908. S. 82.

[2]) a. a. O. S. 83.

daß, wenn man einen Sproß in der Gestalt eines ∩ umbiegt und ihn so befestigt, daß die Schenkel nach unten gerichtet sind, dann die Sprosse an der Konvexseite der Umbiegungsstelle sich stärker entwickeln als sonst, und als diejenigen an der nach unten gekehrten Sproßspitze. In einem Versuch mit *Ligustrum vulgare*, den GOEBEL in seiner Fig. 32 abbildet, sollen auch die Wurzeln ein ähnliches

Fig. 1.

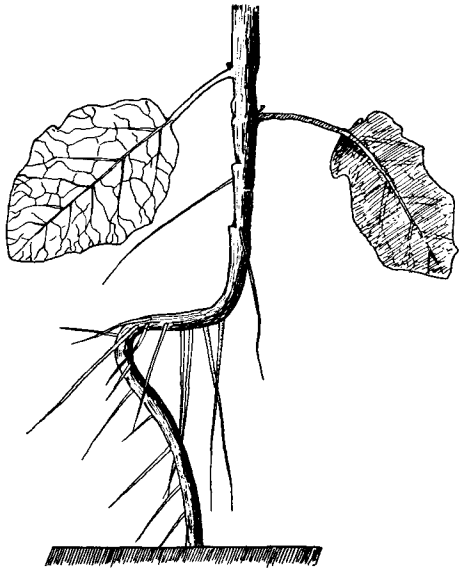


Trieb von *Coleus*, als Steckling benutzt. Die Spitze durch Bindfaden gebunden. Nach 8 Tagen in warmer feuchter Luft sind zahlreiche Wurzeln an den gebogenen Internodien erschienen. Halbe Größe.

Verhalten aufweisen. Besser untersucht sind nun die entsprechenden Verhältnisse bei den Wurzeln. Es ist seit NOLL[1]) bekannt, daß die Lage der entstehenden Seitenwurzeln ganz allgemein durch die Krümmungsverhältnisse der Hauptwurzel beeinflußt wird. In den leicht

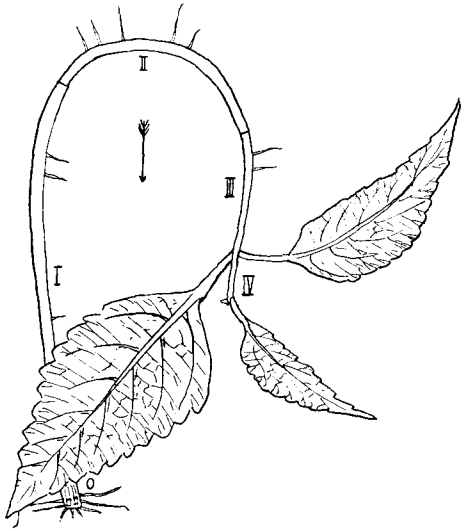
[1]) NOLL, Über den bestimmenden Einfluß der Wurzelkrümmung auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landwirtschaftl. Jahrbücher. 1900. S. 145.

Fig. 2.



Solanum quitense. Unterer Teil einer Pflanze. An der mechanisch hervorgerufenen Krümmungsstelle haben sich in einigen Wochen zahlreiche Wurzeln gebildet. Sie sitzen fast ausschließlich nur auf der Konvexseite und der unteren Hälfte der Internodien.

Fig. 3.



Sproß von *Coleus*, gebogen und in der Richtung des Pfeiles im Dunkeln aufgehängt. Aussehen des Sprosses nach einer Woche.

zu wiederholenden und zu bestätigenden Versuchen Nolls bildeten sich nämlich die Wurzeln ausschließlich auf der Konvexseite der Krümmungsstellen[1]).

Zu den zitierten Literaturangaben ist zu bemerken, daß, während sich die Angaben betreffs der Sprosse auf das Anwachsen bzw. Nichtanwachsen von schon vorher vorhandenen Anlagen beziehen, es sich bei den Wurzeln um die Bildung von neuen Anlagen handelt, denn schon vorhandene Seitenwurzelanlagen wachsen aus, unabhängig von ihrer Lage in bezug auf Konvexität und Konkavität der Hauptwurzel. Aus diesem Grunde wäre es berechtigt, bei den Wurzeln eine wesentlichere Übereinstimmung mit *Coleus*, als bei den vorhergenannten Sprossen zu finden. Denn auch bei *Coleus* werden die Wurzeln an den gebogenen Stellen ganz neu angelegt. Eine nähere Untersuchung lehrt aber, daß in unserem Falle die Verhältnisse komplizierter als bei der Anlage der Seitenwurzeln sind. Wir prüfen

[1]) Vgl. auch Nordhausen, Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln usw. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44.

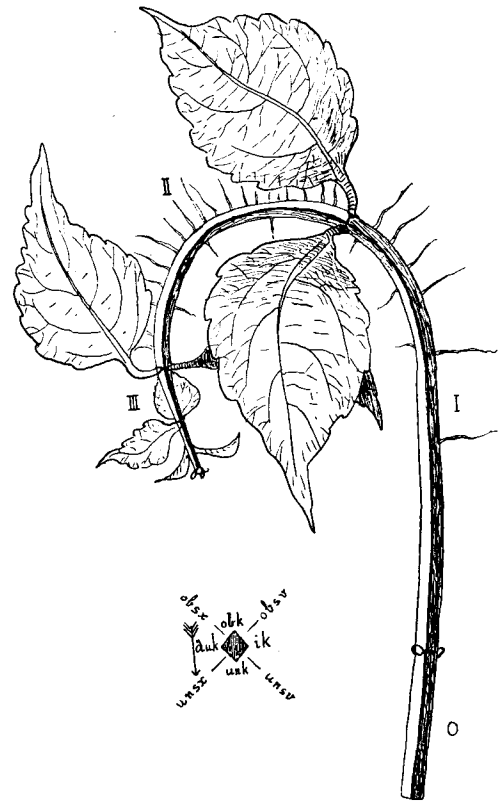
also zuerst unsere Pflanze auf ihr Verhalten zu dem »Konvexgesetz«.

Im Vertikal- oder Horizontalplan orientierte, umgebogene Sprosse geben keine ganz eindeutige Antwort. Ein abgeschnittener Sproß wurde, wie in Fig. 3, in Dunkelheit unter einer Zinkglocke aufgehängt. Anfang des Versuchs 26. V.

Internodium[1])		Basis	I	II	III	IV	Anmerkungen
Zahl der Wurzeln	3. VI.	9	4	7	4	0	An den Kanten und vorwiegend an der Konvexseite
	5. VI.	10—11	5	9	5	0	

Hier scheint also ein »Konvexgesetz« zu herrschen. Auch in andern Fällen ist es auffallend, wie viele Wurzeln sich eben auf der Konvexseite bilden. Ich will einen Versuch erwähnen, wo ein abgeschnittener, mit Blättern versehener Sproß horizontal im umgebogenen Zustande in einer Schale mit Wasser bei Lichtzutritt gehalten wurde (vgl. Fig. 4).

Fig. 4.



Gebogener Sproß von *Coleus*, horizontal in Wasser gelegt. Unten ist ein Querschnitt des Stammes gezeichnet und die im Text benutzten Bezeichnungen angegeben.

[1]) Die Internodien werden in der Regel, wenn nicht anders angegeben, von der Basis (0) aus in römischen Ziffern gezählt und bezeichnet (vgl. die Figuren; die Basis stellt fast nie ein ganzes Internodium dar).

Zahl der Wurzeln.

Internodium	Basis [1]	I	II	III	IV	V
Versuchsdauer: 1—2 Wochen	0	4 äu.k.x [2] 11 un.k 3 in.k.v 2 ob.k (Anlagen) 2 ob.s.x	13 äu.k.x 5 un.k 5 in.k.v 4 ob.k (Anlagen) noch 3 kleine Anlagen auf den Seitenflächen	6 un.k.x	0	0

In diesem Versuch sehen wir ganz deutlich, daß, obwohl die Konvexität einen ziemlich großen Einfluß auf den Entstehungsort der Wurzeln ausübt, jedoch andere Faktoren mit hineinspielen müssen. Für die Richtigkeit dieser Vermutung lassen sich leicht weitere Belege aus den vielen Versuchen mit einfach umgebogenen Stengeln, die ich angestellt habe, anführen. Ich bringe hier ein paar Beispiele.

Sproßstück ohne Vegetationspunkt unter Zinkglocke bei 25—30° C. Einige Blätter sind vorhanden. Siehe Fig. 5.

Internodium	Basis	V	VI	VII	VIII	IX
Zahl der Wurzeln	5	2 un.v	5 un.v	4 un.x	0	0

Sproßstück wie in Fig. 6 gebogen. Vegetationspunkt und einige Blätter vorhanden. Das Internodium II ist tordiert. Schwitzkasten.

Internodium		Basis	I	II	III	IV
Zahl der Wurzeln	13. VI	0	2 un.v	2 un.x	0	0
	17. VI	9	2 un.v	10	0	0

Diese beiden letzten Versuche zeigen gar keine Ordnung in dem Verhalten der Wurzelbildung in bezug auf die Konvex- und Konkavseiten. Dagegen verhelfen sie uns dazu, das Vorhandensein eines

[1] Die Basis befand sich an der Luft: daher die völlig ausgebliebene Wurzelbildung.

[2] Diese verkürzten Bezeichnungen dienen dazu, die Lage der Wurzeln in bezug auf den Querschnitt des Stengels zu bestimmen. Sie sind ohne weiteres verständlich. äu.k.x bedeutet also **äu**ßere Konvex**k**ante, ob.s.x **o**bere Konvex**s**eitenfläche, in.k.v **in**nere Konkav**k**ante usw., wobei oben und unten in absoluter Meinung, außen und innen nur relativ genommen wird, um die Lage in bezug auf eine Biegung usw. zu verdeutlichen. Man vergleiche übrigens Fig. 4.

andern Faktors zu vermuten, der stärker ist als der Faktor Konvexität oder ihm jedenfalls unter Umständen mit Erfolg gegenarbeiten kann. Dieser neue Faktor ist anscheinend die Schwerkraft.

Viele meiner Versuche sind geeignet, das Gegeneinander- und Zusammenwirken der Faktoren Schwere und Konvexität zu demonstrieren. Es hat aber keinen Sinn, sie alle vorzuführen. Ein völliges Dominieren der Konvexität beobachtet man niemals. In dem ersten Versuch war sie aber von einem vorherrschenden Einfluß. In dem zweiten Versuch kommt ein beiderseitiger Einfluß von Schwere und Konvexität zur Schau. In den Versuchen 3 und 4 ist die Schwere anscheinend zur Alleinherrschaft gekommen: Alle Wurzeln sitzen hier an der Unterseite, gleichgültig, ob diese konvex oder konkav gestaltet ist.

Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7.

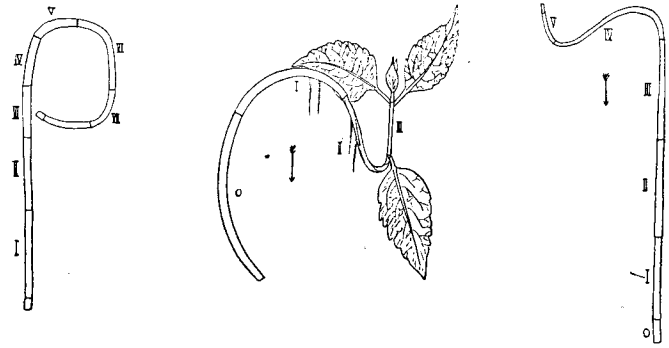


Fig. 5—7. Versuche mit *Coleus*-Sprossen über den Einfluß der Konvexität und Schwerkraft. In Fig. 5 und 7 sind nur die Stengelteile schematisch dargestellt.

Versuche mit ähnlichen, ebenso wechselnden Ergebnissen wurden in recht großer Zahl angestellt. Was nun die Variationen der Ergebnisse im Hinblick auf die zwei Faktoren, Schwere und Konvexität, anbelangt, so erscheinen sie vielleicht manchem merkwürdig und unverständlich. Man darf sich aber nicht verwirren lassen, sondern folgende Umstände mit in Betracht ziehen: daß die innere Beschaffenheit aller Sprosse und noch mehr aller Internodien desselben Sprosses keineswegs immer gleich sein dürfte, woraus denn eine verschiedene Empfindlichkeit verständlich wird; daß Schwere und Konvexität nur zwei Faktoren sind, die örtlich auf die Entstehung von Wurzeln einwirken, während in der Realität, wie voraussichtlich und wie sich später bestätigen wird, noch mehrere Umstände hinzukommen. Ich nenne als Beispiele die Feuchtigkeit, das Licht. In den erwähnten Versuchen wurde nicht genau darauf geachtet, daß diese neuen Fak-

toren völlig gleichförmig einwirkten, so daß geringere Schwankungen dadurch ihre Erklärung finden könnten; endlich wäre es möglich, daß die Sprosse und Internodien nicht gleich schnell auf beide Faktoren reagierten. In der Tat scheint etwas Derartiges aus folgendem Versuch hervorzugehen. Wir finden nämlich hier, daß die Wurzeln sich an der oberen Konvexseite bilden; werden sie entfernt, so kommen die neuen Wurzeln an der gegenüberliegenden Flanke zum Vorschein.

Sproß wie in Fig. 7 gebogen; 1—2 Wochen bei hoher Temperatur und Luftfeuchtigkeit.

Internodium		Basis	I	II	III	IV	V	VI
Zahl der Wurzeln	13. VI	0	0	2	4 x	11 ob.x + 1 un.v	0	0
	17. VI	0	0	2	1	7 un.v	0	0

Anmerkung: Die Wurzeln wurden am 13. VI. entfernt, die am 17. VI. gezählten sind also neu hervorgekommen.

Auf das Eingreifen der Zeit in die betreffenden Vorgänge, worum es sich hier offenbar handelt, kommen wir später zurück.

Nach dem bereits Mitgeteilten leuchtet ein, daß es schwer fällt, ohne besondere Versuchsanstellung ein richtiges Verständnis der Rolle der Schwerkraft und der Konvexität bei der Wurzelbildung zu erreichen. Dementsprechend wurden neue Versuche angestellt.

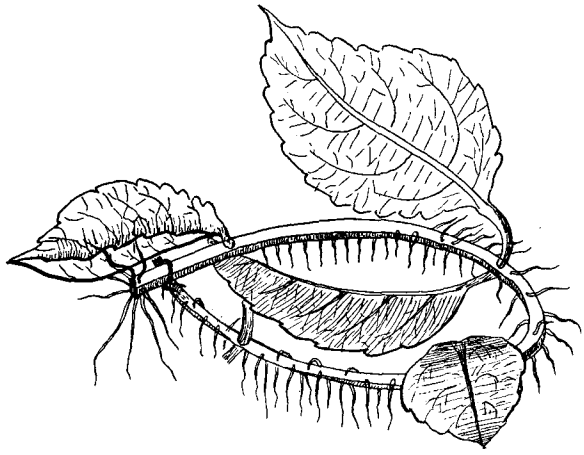
Entschieden besser als vertikal orientierte Sproßschlingen bewähren sich für unsere Frage die horizontal gelegten, gebogenen Sprosse. Einen solchen Fall haben wir schon in Versuch 2 kennen gelernt. Die Wurzeln bildeten sich hier z. T. auf der Konvexseite, z. T. auf der unteren Kante, keine Wurzeln waren auf den oberen Seiten oder Kanten zu sehen. In diesem Experiment ließ sich aber der Argwohn nicht beseitigen, daß die ausgebliebene Wurzelentwicklung auf der Oberseite etwas mit der einseitigen Wirkung des Lichtes zu tun hätte (der positive Einfluß der Konvexität war im Versuch 2 ganz zweifellos). Etwas Derartiges ist aber kaum zu befürchten, indem nämlich in einem Experiment, wo eine horizontal in Sand eingegrabene und unter einem lichtdichten Sandlager liegende Sproßschlinge untersucht wurde, sich fast sämtliche Wurzeln an der Unterseite, und zwar in Übereinstimmung mit Fig. 8, gebildet hatten. Und doch war die Wurzelbildung in diesem Fall sehr reichlich, wie aus folgendem hervorgeht.

Sproßstück wie in Fig. 8, horizontal in feuchten und warmen Sand gelegt; nach 9 Tagen untersucht.

Internodium	Basis	I	II	III	IV	V	VI
Zahl der Wurzeln	5	11	21	21	20	12	0

Ein paar ähnliche Versuche wurden mit einem ganzen in einem kleinen Topfe aufgezogenen Steckling angestellt. Der Topf wurde horizontal gelegt und die Sproßachse in einen halben Kreis gebogen. Unter eine Glasglocke gestellt, hatte sich die Sproßspitze selbstver-

Fig. 8.



Unter eine 1 cm dicke Sandschicht horizontal gelegte Sproßschlinge von *Coleus*. Aussehen nach 9 Tagen.

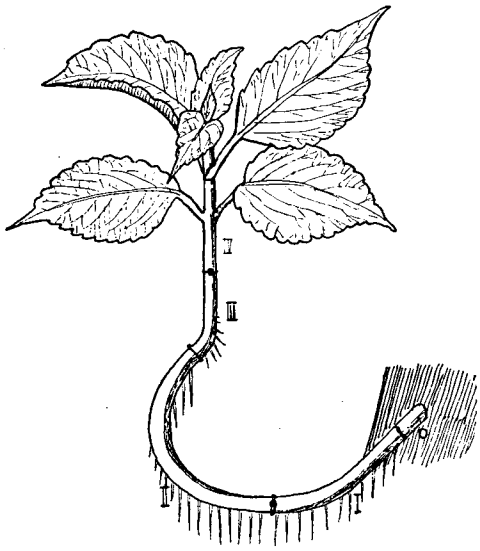
ständlich nach 1—2 Wochen aufgerichtet, an dem fortwährend horizontal liegenden basalen Stück waren aber sehr viele gut wachsende Wurzeln erschienen, sämtliche an der Unterseite, mit einer gewissen Bevorzugung der äußeren konvexen Flanke.

Die Zahl der Wurzeln in dem einen Versuch ist in folgender Tabelle angegeben (vgl. Fig. 9).

Internodium	I	II	III
Zahl der Wurzeln	11 un	28 un + 2 ob	9 un.x + 7 s

Daß die Schwerkraft auf die Bildung der Wurzeln an gebogenen, nicht vertikal gestellten Sprossen induzierend wirkt, ist also sichergestellt. Daß dies nicht nur mit gebogenen Internodien der Fall ist, ließ sich auch feststellen. Zu diesem Zwecke wurden bewurzelte, etwas herangewachsene Stecklinge schräg gestellt. Die unteren Internodien reagieren kaum geotropisch, bilden aber Wurzeln, ausschließlich oder vorwiegend nur an der nach unten gekehrten Seite. Dies konnte ich bisweilen sogar bei recht unbedeutender Neigung des Internodiums beobachten. Die Erscheinung ist, der individuellen Reaktionsempfindlichkeit der Objekte oder Stengelteile zufolge, verschieden ausgeprägt. Manchmal bilden sich viele Wurzeln, manchmal wenige, unter Umständen keine. Immer tritt jedoch die Schwerkraftinduktion deutlich in Erscheinung.

Fig. 9.



Wurzelbildung an zwei in der Horizontalebene gebogenen Internodien von *Coleus*.

Daß die ungleichen Lichtverhältnisse bei den meisten Experimenten, wo nicht für allseitige Beleuchtung gesorgt wurde, nicht besonders viel bedeutet, geht aus folgendem Versuch hervor.

Ganze Pflanze; die vier jüngsten Internodien verdunkelt, die übrigen samt Blätter im Licht. Sproßspitze gebogen (vgl. Fig. 10).

Anfang des Experiments: 24. VI. Ende: 6. VII.

Internodium	Basis	I—III	IV	V	VI	VII
Zahl der Wurzeln	0	0	1	9 un + 3 s + 2 ob	0	0

Zu bemerken ist, daß das Internodium V stark tordiert und deformiert wurde, so daß es am Ende zugleich mehrfach gekrümmt

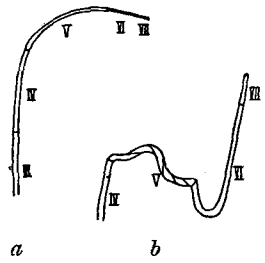
war, wie in Fig. 10*b*. Für andere Zwecke (vgl. S. 552) wurde auch der Zuwachs der verdunkelten Internodien bestimmt:

Internodium		I	II	III	IV	V	VI	VII
Länge in mm	24. VI.	25,5	17	15	25	19	6	1
	6. VII.	—	—	—	39	35	32	11

In dem erwähnten Versuch bildeten sich also die meisten Wurzeln auf der nach unten gekehrten Seite eines Internodiums, das doch nach oben in einem Bogen gekrümmt war, was einen hinreichend deutlichen Beweis für die Schwerkraftinduktion erbringt.

Ein anderer Versuch wurde in der Weise angestellt, daß ein Trieb um einen großen Kork gebunden und das Ganze in eine Schale mit Wasser gelegt wurde, so daß der gebogene Teil des Sprosses eine dauernde horizontale Orientierung einnahm. Gebogen waren die Internodien I—III. Das vierte Internodium hatte sich geotropisch aufgerichtet; es war also rechtwinklig gekrümmt und das Internodium V folglich senkrecht orientiert. Nach 9 Tagen hatten sich Wurzeln in folgender Weise gebildet.

Fig. 10.



Schematische Darstellung eines Versuches mit einem gebogenen Sproß von *Coleus*.

Internodium	0	I	II	III	IV	V
Zahl der Wurzeln	4	0	3 un + 2 s + 1 ob	12 un + 8 ob	18	4

Obwohl das Licht hier sehr einseitig wirkte (denn die Schale stand auf Erde), haben sich, ungeachtet der gegenwirkenden Schwerkraft, verhältnismäßig sehr viele Wurzeln auf der oberen Seite gebildet. In diesem Versuch war die Konvexwirkung recht unbedeutend. Auf dem Indernodium III standen 11 Wurzeln auf der Konvexseite, 9 Wurzeln auf der Konkavseite. Es ist nicht sehr wahrscheinlich, daß hier eine Kontaktreizung vorläge (das Internodium war nämlich dem Kork dicht angedrückt), denn, wie sich später zeigen wird, reagieren die Internodien sehr schwach auf mechanische Reize.

Um nun auch den Einfluß der Konvexität möglichst rein unter Ausschaltung übriger, induzierender Faktoren zu studieren, wurden

Versuche am Klinostaten angestellt. Der Apparat war nicht im Gewächshause aufgestellt, sondern in einem Glasbalkon im zweiten Stockwerk des Instituts. Abgeschnittene Sprosse unserer Pflanze wurden an einem Internodium rechtwinklig gebogen und in dieser Form durch Umbinden mit einem Faden fixiert. Dann wurden sie in einen zu dem PFEFFERschen Klinostaten gehörigen Glasbehälter gebracht und in der Weise in einem durchlöcherten Kork befestigt, daß der basale Teil des Sprosses mit der Achse des Klinostaten parallel wurde (vgl. Fig. 11—13). Umdrehungsgeschwindigkeit ein paar Stunden.

Klinostatversuch.

Sproßstück wie in Fig. 11. Anfang des Versuchs 11. VI.

Am 20. VI. hatten sich an den Knoten *a* und *b* (s. Fig. 11) je 4 Wurzeln gebildet, und zwar ganz harmonisch eine an jeder Kante. Sie waren jedoch bei *a* etwas schwächer als bei *b*. Zugleich konnte man am Internodium II kleine Wurzelanlagen erblicken. Die wuchsen nachher aus, wie aus untenstehender Tabelle ersichtlich ist.

Zahl der Wurzeln.

Internodium	I	II	III	IV	V
22. VI.	0	8 x + 5 v (alle an den Kanten)	2	0	0
25. VI.	1	7 x + 8 v (- - - - -)	14	0	0
2. VII.	0	1 x	1	2	0
7. VII.	3	3 x + 6 v	5	3	0

Anmerkung: Die Wurzeln wurden am 25. VI. entfernt. Diejenigen in den zwei unteren Reihen sind also neu gebildet.

Klinostatversuch.

Sproßstück wie in Fig. 12. Anfang des Versuchs 11. VI.

Internodium		I	II	III	IV
Zahl der Wurzeln	22. VI.	0	0	0	0
	25. VI.	4	1 s	0	0
	2. VII.	2 x	2 x + 3—4 v + 1 s	0	0
	7. VII.	1	1 s	0	0

Anmerkung: Die Wurzeln wurden am 2. VII. entfernt. Diejenigen in der letzten Reihe sind also nachher gebildet.

Klinostatversuch.

Sproßstück wie in Fig. 13. Anfang der Versuchs 11. VI.

Internodium		0	I	II	III	IV	V
Zahl der Wurzeln	22. VI.	0	5 (z. T. an den Nodi)	1 (Nodus)	1 (Nodus)	1 (Nodus)	0
	25. VI.	1	9	6 x + 5 s (v)	6	5	0
	2. VII.	1	2	1 v + 2 s	3	7	0
	7. VII.	3	6	1 x + 1 s + 1 v	2	4	8

Anmerkung: Die Wurzeln wurden am 25. VI. und 2. VII. entfernt (nach dem Zählen).

Fig. 11.

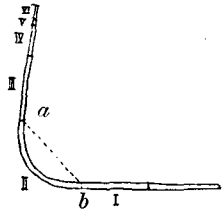


Fig. 12.

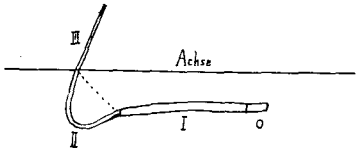


Fig. 13.

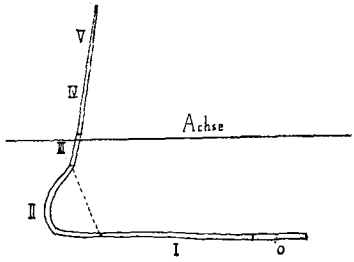
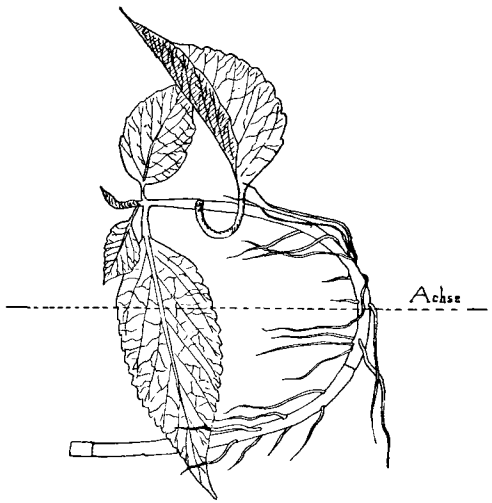


Fig. 11—13. *Coleus.* Schematische Darstellung der Sproßachse in drei Klinostatversuchen.

Das Ergebnis dieser drei Versuche zeigt, daß die Konvexität eines Stengels gar keinen so starken Einfluß auf den Ort der Wurzelbildung ausübt, wie man a priori aus den vorhergehenden Versuchen sowie in Analogie mit den Verhältnissen bei Hauptwurzeln vermuten konnte. Wir sehen nämlich, daß eine erhebliche Prozentzahl der Wurzeln des gekrümmten Internodiums (II) an der Konkavseite stehen, ja nicht selten sind die hier hervorbrechenden Wurzeln zahlreicher. Außerdem bildeten sich in Versuch 12 und 13 einige Wurzeln an den neutralen Seitenflächen. Man wagt also auf keine ausgeprägte Bevorzugung der Konvexseite hinsichtlich der Wurzelbildung zu schließen. Von Fehlerquellen dürfte in den erwähnten Versuchen nur einseitige Lichtwirkung zu befürchten sein. Der Klinostat war

jedoch so aufgestellt, daß die Achse und somit die Basalstücke der Sprosse etwa in der Richtung SW—NO standen. Folglich war die Konkavseite des gekrümmten Internodiums verhältnismäßig stärker beleuchtet als die Konvexseite. In Übereinstimmung mit der alten Erfahrung, daß Licht weniger günstig auf die Bildung von Wurzeln ist, konnte man also vermuten, daß hier die Konvexseite begünstigt werden sollte. Die Versuche lehren aber, daß dies gar nicht der Fall ist, denn obwohl in andern Versuchen (vgl. oben) die Konvexität ein positiver Faktor bei der Induktion der Wurzelanlagen zu sein scheint, konnte ja hier kein ausgeprägter Unterschied zwischen Konkav- und Konvexseite bemerkt werden. Übrigens scheint die Frage von dem Einfluß des Lichtes auf die Anlage der Wurzeln wenig untersucht zu sein. Man weiß nur, daß Dunkelheit das Austreiben der Anlagen [1]) und das Wachstum der Bodenwurzeln befördert. Die Wurzeln von *Coleus* sind negativ heliotropisch. Dies ersieht man aus Fig. 14. Der entsprechende Versuch wurde am Klinostaten ausgeführt. Hier befand sich die Konvexseite des gekrümmten Sprosses unter relativ günstigeren Lichtbedingungen. Lehrreich ist, daß in diesem Fall die Zahl der Wurzeln an der Konvexseite mit $^1/_3$ die derjenigen an der Konkavseite überwiegt.

Fig. 14.



Coleus. Klinostatversuch. Das meiste Licht kommt von der rechten Seite, was die Wachstumsrichtung der Wurzeln erklärt.

Klinostatversuch. Sproß wie in Fig. 14; kräftig.

Internodium	Basis	I	II	III	IV
Wurzeln	2	1	7 s	18 x + 12 v	1

[1]) Auch Neubildung von Wurzeln findet bei lokaler Verdunklung statt. Vgl. VÖCHTING, Botan. Zeitung. 1906. S. 121.

Die Klinostatversuche lehren also, daß zwischen gekrümmten Sprossen und Hauptwurzeln ein deutlicher Unterschied im Hinblick auf den Einfluß der Konvexseite auf die Wurzelbildung herrscht. Hier bilden sich Seitenwurzeln nur an der Konvexseite, dort sind die Verhältnisse viel variabler, obwohl es unverkennbar ist, daß in einigen Fällen die Wurzelbildung an der Konvexseite begünstigt wird.

Jedenfalls beweisen die Klinostatversuche, daß die gekrümmten Internodien sich bei der Wurzelbildung nicht isotrop verhalten. Im ersten und letzten Versuch kann man sogar von einer Dorsiventralität sprechen, indem hier am Internodium II bzw. III keine Wurzeln an den Seitenflächen oder Kanten entstanden sind. Gerade Sprosse, die nicht einseitiger Einwirkung von Schwerkraft, Licht oder Feuchtigkeit ausgesetzt sind, reagieren bei der Wurzelbildung ausgesprochen radiär oder isotrop, was sich leicht nachweisen läßt. Daß in dem Internodium durch das mechanische Biegen in irgendeiner Weise eine Umstimmung eintritt, dürfte man ohne weiteres sagen können, obwohl ihre wirkliche Beschaffenheit recht unbekannt ist. Es leuchtet ein, daß sich dabei junge, in Streckung begriffene, und alte, ausgewachsene Internodien wenigstens in quantitativer Hinsicht verschieden verhalten können. In dergleichen Weise ließen sich vielleicht mehrere, einander widersprechende Fälle erklären. Denn es scheint in der Tat, als ob bei älteren Internodien der Einfluß der Konvexität reiner zum Ausdruck käme, als bei jüngeren.

Daß Wurzeln auf der konvexen Seite von gebogenen Sprossen entstehen, wurde von GOEBEL erwiesen. Er experimentierte mit *Myriophyllum proserpinacoides*. Er ließ ein Reagenzglas mit einem umgebogenen *Myriophyllum*-Sproß rechtwinklig zur horizontalen Achse eines Klinostaten rotieren und beobachtete, wie trotz der ausgeschalteten einseitigen Schwerkraftwirkung starke Wurzeln sich auf der Konvexseite ausbildeten[1]). —

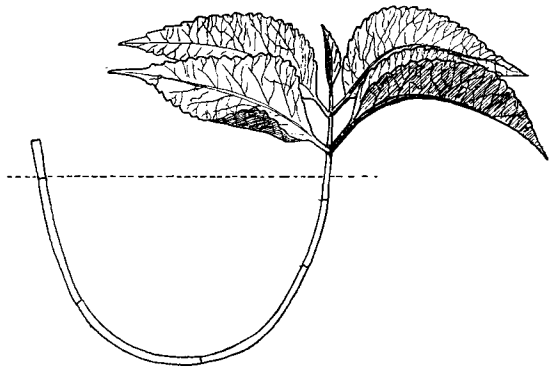
In allen bisher beschriebenen Versuchen hat es sich um mechanisch gebogene Sprosse gehandelt. In vieler Hinsicht übereinstimmend verhalten sich nun geotropisch oder heliotropisch gekrümmte Stengelteile.

Ein bewurzelter Steckling mit etwa 8 Internodien wurde, die Spitze nach unten, in feuchtem Raume aufgehängt. Bald trat eine negativ geotropische Aufkrümmung des fünften Internodiums ein. Es bildeten sich nach einiger Zeit Wurzeln, aber nur an dem ge-

[1]) GOEBEL, Experimentelle Morphologie der Pflanzen. 1908. S. 224.

krümmten Internodium, und zwar 8 auf der konvexen Unterseite und 4 auf den neutralen Seitenflächen. Daß geotropische Krümmungen die Wurzelbildung auslösen oder begünstigen, sieht man an jeder größeren *Coleus*-Pflanze, deren Sprosse aus irgendeiner Ursache gekrümmt sind. Wenn dabei die Luftfeuchtigkeit nicht hinreichend groß ist, bleiben die Wurzeln als Anlagen in Form kleiner Warzen stehen. Durch Einsetzen der Sprosse in Wasser kann man die Anlagen zum Austreiben bringen. Ein altes *Coleus*-Exemplar hatte einen wie in Fig. 15 gebogenen Sproß gebildet. Auf dem Internodium II waren kleine Wurzelhöcker auf der unteren, konvexen Seite sichtbar. Der Sproß wurde abgeschnitten und in derselben Lage wie vorher in Wasser gestellt (vgl. die Figur). Nach 5 Tagen waren sämtliche

Fig. 15.



Geotropisch gebogener Sproß von *Coleus*. Vgl. Text.

Anlagen ausgewachsen und hatten 10 stark verzweigte Wurzeln gebildet. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß noch mehr, obwohl für das bloße Auge unsichtbare Anlagen vorhanden waren. In dem erwähnten Experiment wurden nach weiter 5 Tagen die 10 Wurzeln entfernt. Nach 12 Tagen hatten sich am Internodium II 11 neue Wurzeln gebildet, 9 auf der unteren Konvexseite und 2 auf den Seitenflächen. Außerdem waren jetzt am Internodium I 8 und am Internodium III 3 ebenfalls stark verzweigte Wurzeln erschienen. Diese neuen Wurzeln dürften wohl wenigstens z. T. erst unter den jetzigen Bedingungen angelegt sein, obwohl man hierüber nichts Sicheres aussagen kann. Dasselbe gilt von einer Anzahl anderer Versuche, wo ebenfalls geotropisch gekrümmte Sprosse der Einwirkung erhöhter Feuchtigkeit ausgesetzt wurden. In allen Fällen bildeten sich Wurzeln, auch wenn solche vorher nicht als sichtbare Anlagen vorhanden waren.

Ganz gerade gewachsene *Coleus*-Sprosse, wenn sie auch als Stecklinge benutzt werden, bilden in feuchter Luft selten Wurzeln, außer an der Basis oder an den Knoten (Noden). Dagegen bedarf es nur einer sehr geringen tropistischen oder mechanischen Verkrümmung, um die Wurzelbildung auszulösen.

An einem bewurzelten Steckling wurde durch Zusammenwirkung von Tropismus und mechanischer Biegung eine schwache Doppelkrümmung wie in Fig. 16 veranlaßt. Die ganze Pflanze unter Glasglocke bei 25—28° C. Anfang des Versuchs 23. VI.

Internodium		I	II	III	VI	V	VI
Zahl der Wurzeln	2. VII.	2	0	2	0	0	0
	6. VII.	0	0	4	0	0	0
	15. VII.	0	0	2	0	—	—
	21. VII.	2	0	0	1	—	—

Anmerkung: Die Wurzeln wurden nach jeder Kontrolle entfernt. Das Internodium III hat also in Summa 8 Wurzeln gebildet.

In analoger Weise verhalten sich frei aufgehängte Sproßstücke. Ein solcher Versuch ist in Figur 17 abgebildet. An der Basis hatten sich in der sehr warmen und feuchten Luft des »Schwitzkastens« zahlreiche Wurzeln gebildet, aber außerdem ein paar auf den Internodien II und III, obwohl die Krümmung nur sehr schwach war. Eine starke Krümmung veranlaßt im allgemeinen eine stärkere und schnellere Wurzelbildung, als eine schwache.

Ein bedeutendes Problem bei der Wurzelbildung an gekrümmten Sprossen stellen die inneren Veränderungen dar, die bei der Biegung hervorgerufen werden und die ihrerseits

Fig. 17.

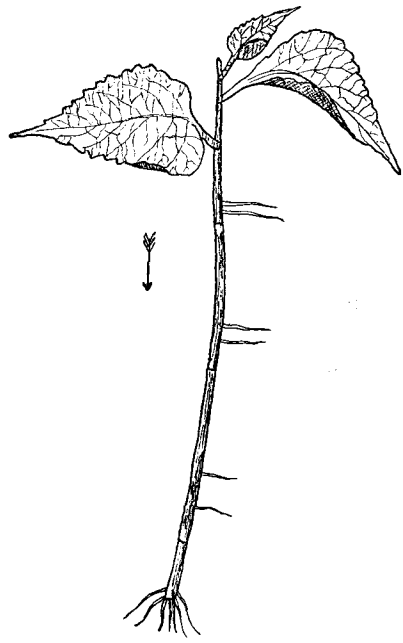


Fig. 16.

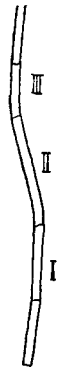


Fig. 16. Schematische Darstellung einer schwachen Doppelbiegung der Sproßachse von *Coleus*. Fig. 17. Frei aufgehängter, schwach gekrümmter Trieb von *Coleus*. Wurzeln an der Konvexseite der Biegung und an der Basis.

das Hervortreten von Wurzeln an und in der Nähe der Biegungsstelle veranlassen. Dieses Problem soll, wie schon eingangs erwähnt wurde, in dieser Abhandlung gar nicht behandelt werden, denn meine bisherigen Untersuchungen geben nur eine unvollständige und undeutliche Antwort auf dasselbe. Ich will hier nur die Abhandlungen von KRAUS und BÜCHER anführen, weil sie sich mit der Frage der inneren Veränderungen im Sproß bei mechanischer Biegung bzw. geotropischer Krümmung beschäftigen. KRAUS[1]) fand einen ungleichen Wassergehalt und osmotischen Druck an der Konvexseite und Konkavseite von mechanisch gebogenen Stengeln, und BÜCHER[2]) stellte fest, daß als Folge der Biegung und des geotropischen Reizes die Anatomie des Stengels Veränderungen erfährt. Diese Erscheinungen kann man wohl in Beziehung zu dem verschiedenen Verhalten der Konkavseite und der Konvexseite bei der Wurzelbildung setzen, obwohl natürlich eine unmittelbare kausale Verkettung nicht gefolgert werden darf. Auch bei gekrümmten Wurzeln hat man innere Veränderungen nachgewiesen [POLLOCK[3]), NORDHAUSEN[4])]. Ob mit der Schwerkraftinduktion immer sichtbare chemische oder anatomische Veränderungen im Stengel verknüpft sind, kann ich nicht sagen. Was die Frage anbetrifft, welche innere Faktoren es bedingen, daß an gekrümmten Sprossen überhaupt Wurzeln entstehen, so will ich hier nur soviel sagen, daß diese allgemeinere Frage keinen näheren Zusammenhang mit der vorher erwähnten zu haben braucht. NOLL[5]) würde das Phänomen auf »Morphästhesie« zurückführen. Er versteht darunter »eine Reizbarkeit auf Grund der Wahrnehmung von Reizen, die von Form und Haltung des eigenen Körpers (einschließlich der Lage der Körperteile zueinander) ausgehen«. Diese Bezeichnung kann als Rahmen dienen für eine Gruppe von morphologischen Erscheinungen, über deren wahre Natur man sehr wenig weiß. Die Morphästhesie ist eine Art von morphologischem Prinzip, das unmittelbar aus dem Anschauen der Natur abgeleitet ist. Es ist nicht teleologisch oder vitalistisch

---

[1]) GR. KRAUS, Über die Wasserverteilung in der Pflanze. I u. II. Abhandl. d. naturforsch. Gesellsch. zu Halle. Bd. 15.

[2]) H. BÜCHER, Anatomische Veränderungen bei gewaltsamen Krümmungen usw. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 43. 1904.

[3]) POLLOCK, The mechanism of root curvature. Botan. Gazette. Vol. 29. 1900. p. 1.

[4]) M. NORDHAUSEN, Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 44. 1906.

[5]) Landwirtschaftl. Jahrbüch. 1900. S. 145; Niederrhein. Gesellschaft. Bonn 1900. S. 1.

und kann natürlich nicht beanspruchen, eine Erklärung zu sein[1]), wenn man nämlich — wie meistens geschieht — mit Erklärung einen Versuch versteht, Erscheinungen synthetisch laut dem Kausalitätsgesetz verständlich zu machen. Soviel ich weiß, hat nur GOEBEL versucht, »morphästhetische« Erscheinungen kausal zu erklären. Er führt sie auf Korrelationen, namentlich auf innere Nahrungs- und Stoffverteilungsverhältnisse zurück. Es ist möglich, ja sogar wahrscheinlich, daß in den gebogenen oder gekrümmten *Coleus*-Sprossen eine veränderte Stoffverteilung Ursache der Wurzelbildung sei. Man würde wohl zunächst an eine Hemmung des Wasser- und Nahrungstransportes denken. GOEBEL[2]) behauptet sogar, daß das Biegen analog einer Ringelung wirke, »nur langsamer, unvollständiger und verschieden auf den beiden Seiten«.

Von ähnlichen Überlegungen ausgehend, stellte ich eine Reihe von Versuchen an über den Einfluß von partieller Verwundung durch Einschnitte usw. auf die Wurzelbildung. Ferner wurde mit Eingipsen und mechanischem Druck versucht. Endlich schien es mir wichtig, zu untersuchen, wo am Sproß im Verhältnis zur Biegungsstelle Wurzeln entstehen und durch sukzessive Zählungen den zeitlichen Verlauf der progressiven Bildung neuer Wurzeln zu ermitteln. Über alle diese Versuche werden wir jetzt berichten. Ich fange an mit den Versuchen über den Einfluß von mechanischem Druck.

Mechanischer Druck. Kontaktreizung.

Ein Zug in der Längsrichtung eines geraden Sprosses vermag keine Wurzelbildung auszulösen (größere Gewichte als 200 g konnten doch wegen der Sprödigkeit des Materials nicht in Anwendung kommen). Dann wurden Versuche mit Zusammenpressen eines Internodiums von zwei entgegengesetzten Seiten gemacht. In einem Versuch wurde ein Internodium zwischen zwei Korkscheiben durch Umbinden mit Bindfaden eingeklemmt. Es trat in 11 Tagen keine Wurzelbildung ein. Ein anderer Versuch wurde mit Holzbrettchen angestellt, die von zwei gegenüberliegenden Seiten her gegen das Internodium gepreßt wurden. Das Internodium (IV) wurde wahrscheinlich in seinem Wachstum ein bißchen gehemmt, nach folgenden Zahlen zu urteilen:

---

[1]) Vgl. G. KLEBS, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903. S. 94.

[2]) a. a. O. 1908. S. 84.

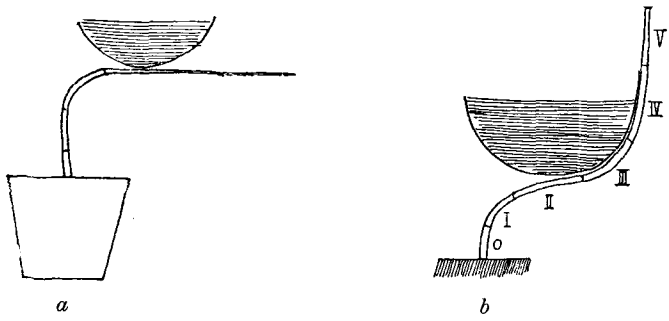
Internodium		III	IV	V	VI	VII	VIII
Länge in mm	26. VI.	24	22	12	5	1	0
	9. VII.	34	31	46	31	18	6

Eine Hemmung des Gesamtwachstums trat jedoch nicht ein. Keine Wurzeln waren am 9. VII. hervorgekommen. Die Pflanze, die vorher in Erde stand, wurde jetzt abgeschnitten und als Steckling in Sand versetzt. Am 23. VII. hatten sich 4 Wurzeln an und über der geklemmten Stelle des Internodiums IV gebildet. Offenbar handelt es sich um ein Korrelationsphänomen. Ich stelle mir die Sache so vor, daß durch den Druck am Internodium IV die innere Beschaffenheit desselben ein bißchen verändert wurde (was sich auch im verlangsamten Wachstum kundgibt), sei es, daß die Leitung in den Gefäßbündeln (diese liegen bei *Coleus* peripher) gehemmt war oder dgl. Diese Hemmung war aber nicht hinreichend stark, um die Stoffleitung und Wasserversorgung der oberen Teile des Sprosses in nennenswertem Grade zu beeinträchtigen (vgl. Wachstumstabelle). Der Reiz zur Wurzelbildung am Internodium IV über der Klemmstelle war nicht genügend stark. Anders, wenn alle Bodenwurzeln abgeschnitten wurden. Dadurch wird, wie bekannt, die Bildung neuer Wurzeln angereizt. Der normal induzierten Polarität des Sprosses entsprechend wurden solche auch am unteren, im Sand steckenden Internodium gebildet. Die Fähigkeit der Wurzelbildung kommt aber, wie wir weiter unten sehen werden, fast allen Internodien zu. In normalen Fällen bleibt aber diese Fähigkeit bei den meisten schlummernd, weil die unteren Teile des Sprosses laut der Polarität einen Vorsprung haben und somit der Reiz für die anderen bald wieder abklingt. In dem oben erwähnten Versuch war aber eine Hemmung bei IV vorhanden. Diese muß jetzt u. a. die Geschwindigkeit der Wurzelbildung an der Basis beeinträchtigen; denn die Assimilate kommen von den Blättern, von welchen die meisten über der geklemmten Stelle sitzen. Folglich wird der Reiz auch bei dieser Stelle hinreichend stark, so daß Wurzeln gebildet werden. Diese Erklärung ist sehr einfach und anschaulich, es ist aber nicht ausgeschlossen, daß noch andere Faktoren hinzukommen, z. B. eine durch den Druck angereizte Tätigkeit des Cambiums.

Ähnliche Ergebnisse ließen sich a priori bei Eingipsen erwarten. An einer jungen Pflanze wurde das nächstunterste Internodium eingegipst. Nach 3 Wochen waren an den unteren Knoten zwei

Wurzeln gebildet; zugleich hatte das über dem eingegipsten befindliche Internodium drei Wurzeln hervorgebracht. Sie wurden alle entfernt, und nach weiter einer Woche kamen bei dem Knoten und auf dem Internodium je eine Wurzel hervor. Jetzt war bei dem Knoten ein Nebensproß zu gleicher Höhe wie der Hauptsproß herangewachsen. Die beiden Wurzeln und der Achselsproß wurden entfernt. Nach 10 Tagen hatte das Internodium über der Gipsstelle 10 Wurzeln produziert, der Knoten unter der Gipsstelle keine. Die Deutung des Versuchs ist einfach. Durch den Gipsverband wurde, ähnlich wie im vorigen Versuch, eine Hemmung verursacht. Aus ganz denselben Gründen wie hier, wurden an dem über der Gipsstelle befindlichen Internodium Wurzeln produziert. Der Sproß unterhalb der Gipsstelle verdankt seine kräftige Entwicklung offenbar analogen

Fig. 18.



Schematische Darstellung eines Versuches mit Kontaktreizung.

inneren Erscheinungen, indem die Korrelation zwischen Spitzenteil und unterster Teil der Pflanze gestört ist. Der Versuch kann folglich auch zur Illustration der Polarität dienen. In einem andern Versuch wurde die Sproßspitze eingegipst. Nach 12 Tagen waren die oberen Achselsprosse kräftig entwickelt, jedoch keine Wurzeln gebildet, obwohl sich die Pflanze in sehr feuchter Luft befand.

In dem vorher erwähnten Versuch war der Druck auf beiden Seiten des Internodiums recht stark, so daß es — namentlich bei dem weiteren Wachstum — nicht unerheblich zusammengepreßt wurde. Es wurden jetzt einige Versuche mit einseitigem Druck angestellt; dieser müßte zugleich schwächer sein, aus technischen Gründen. In einem Falle wurde gegen eine Seitenfläche des Internodiums ein trockener, flacher Kieselstein gedrückt. Obwohl die Versuchspflanze unter einer Glasglocke in feuchtgesättigter Luft stand, trat in 10 Tagen keine Wurzelbildung ein. Ein anderer Versuch wurde in folgender

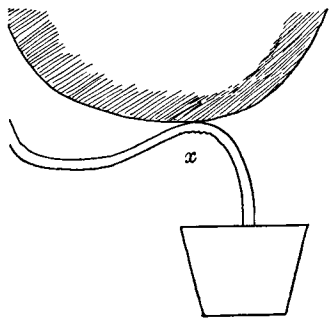
Weise angestellt (vgl. Fig. 18). Der Stengel einer in einem Topf wachsenden Pflanze wurde am II. und III. Internodium rechtwinklig gebogen, und zwar mit Beihilfe eines wie in Fig. 18*a* plazierten Korkes. Nach einigen Tagen hatte der Sproß eine Gestalt wie Fig. 18*b* angenommen und lag nunmehr dem Kork mit dem III. und IV. Internodium dicht angedrückt. Anfang des Versuchs am 5. VII.

Internodium		0	I	II	III	IV	V
Zahl der Wurzeln	13. VII.	0	0	3 un	3 un	0	0
	3. VIII.	0	0	1 un	3 un + 3 ob.k	0	0

Anmerkung: Die 6 am 13. VII. gebildeten Wurzeln wurden nach der ersten Zählung entfernt.

Es reagierte der Sproß also sehr schlecht auf den Kontaktreiz. Die meisten Wurzeln sind laut dem Schwerkraftgesetz gebildet. Erst nach einem Monat zeigten sich drei Wurzeln auf der oberen Kante des III. Internodiums. Die Frage ist nunmehr die, ob man die Bildung dieser drei Wurzeln auf einen positiven Einfluß der Kontaktfläche zurückführen, also von einem Kontaktreiz sprechen soll. Ganz verneinen geht nicht, aber man muß daran denken, daß zwischen der Korkfläche und dem anliegenden Internodium Wasser leicht kapillar festgehalten wird, das dann als Reizmoment mitwirken könnte. In der Tat fand keine Wurzelbildung in einem Experiment statt, wo ein Teil eines Internodiums noch stärker gegen die Korkfläche gedrückt wurde. Der Sproß hatte durch Biegung und Krümmung eine Gestalt wie in Fig. 19 angenommen. Bei *x* herrschte folglich ein recht starker Druck. Der Versuch wurde in gewöhnlicher Gewächshauswarmluft vorgenommen, aber die Pflanze wurde häufig bespritzt. Nach 11 Tagen hatten sich 6 1 mm lange Wurzeln bei *x* gebildet; aber nicht auf der oberen konvexen, gegen die Korkfläche gedrückten Seite, sondern auf der unteren, konkaven Seite. Es war also hier die Kraft der Schwere statt einer reizenden Wirkung der Korkfläche oder des mechanischen Druckes, die die Wurzelbildung induzierte, d. h. dabei vornehmlich den Ort ihrer Entstehung bestimmte, denn

Fig. 19.

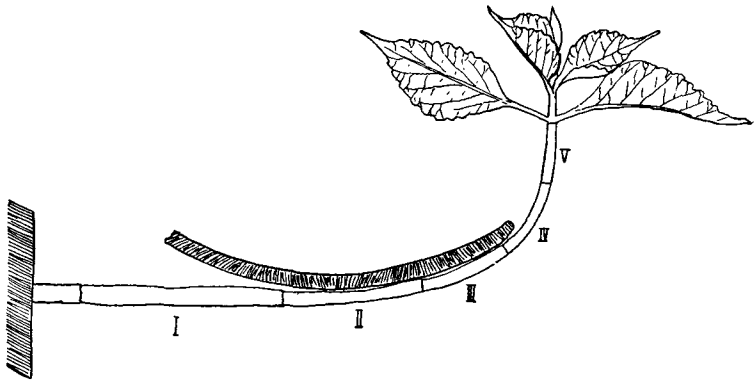


Versuch mit Kontaktreizung. Ganz schematisch.

die letzte Ursache war wohl die Biegung und die damit verbundene innere Deformation und »Umstimmung« (die konkave Seite bei x hatte sich in schwache Falten gelegt; vgl. über die Bedeutung derartiger Deformationen weiter unten).

Zwei Versuche wurden einfach so angestellt, daß der Stengel fest an eine plane Holzscheibe gebunden wurde, welche dann an gewissen Stellen einen einseitigen Druck oder wenigstens eine Reibung verursachte. Bei einer Versuchsdauer von 20 und 10 Tagen wurden keine Wurzeln gebildet. Noch ein Experiment wurde vorgenommen, dabei bediente ich mich aber eines Ziegelstückes aus einem zerschlagenen Blumentopf. Der Versuch wurde in folgender Weise

Fig. 20.



Junge *Coleus*-Pflanze, geotropisch gekrümmt und in Kontakt mit einem Ziegelstück.

angeordnet. Eine gut gewachsene Topfpflanze wurde horizontal gelegt. Über den Stengel und in Kontakt mit dem dritten Internodium (vgl. Fig. 20) wurde das Topfstück gelegt. Alles wurde unter eine Glasglocke gebracht und stetig feucht gehalten. Nach einigen Tagen hatte sich der Stengel, infolge der geotropischen Reaktion, der gekrümmten Fläche des Topfstückes (das wir in der Figur im Querschnitt sehen) angeschmiegt und die Spitze aufgerichtet. Das Wachstum war ein recht unbedeutendes, wie aus untenstehender Tabelle ersichtlich ist.

Internodium		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Länge	4. VII.	—	32	21	20	15	9	2,5	0
	15. VII.	—	32	22	22	17	13	9	7

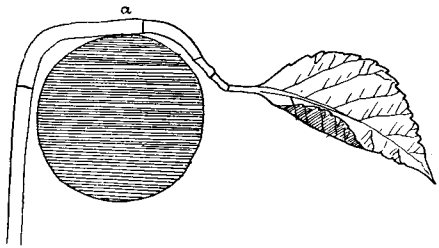
Wurzeln bildeten sich in folgender Zahl und Lage:

Internodium		I	II	III	VI	V	VI—VII
Zahl der Wurzeln	11. VII.	0	1 un	6 un + 1 s + 1 ob	3 un	0	0
	15. VII.	0	4 un + 1 s	0	3 un	0	0

Anmerkung: Die Wurzeln wurden nach den Zählungen entfernt.

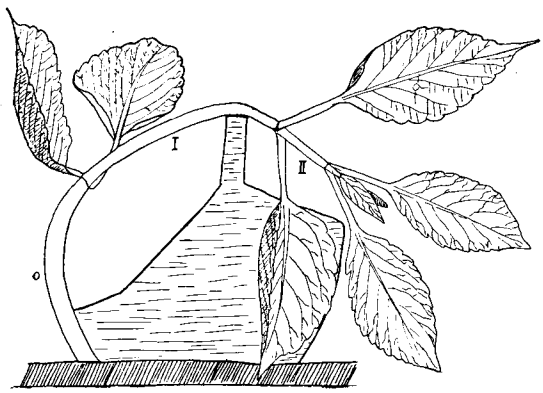
Es kam also nur eine Wurzel an der oberen Seite des Stengels hervor. Der Einfluß des Druckes oder der Reibung gegen die rauhe Fläche des Tonstückes war folglich jedenfalls sehr unbedeutend und ist es in diesem Experiment ebensowenig wie in den vorhergehenden ausgeschlossen, daß die unbedeutende Reaktion einfach mit Feuchtigkeitsverhältnissen zusammenhinge.

Fig. 21.



Schematische Darstellung eines Versuchs mit Kontaktreizung.

Fig. 22.



Versuch mit Kontaktreizung.

Endlich seien zwei Experimente angeführt, wo sich Wurzeln an der Berührungsfläche mit einem Korkstück gebildet hatten, obwohl auch hier die Feuchtigkeit mitgewirkt haben dürfte. Ein wie in Figur 21 gebogener Sproß lag bei *a* einem Korkstück dicht angedrückt. Nach anderthalb Wochen hatten sich an der Berührungsfläche des Internodiums 7 Wurzelanlagen gebildet. Am Internodium II und III waren gleichzeitig 3 bzw. 2 dergleichen zu sehen. In diesem Versuch wirkte also ein eventueller Kontaktreiz in derselben Richtung wie Schwerkraft (und an der Berührungsfläche kapillar festgehaltenes Wasser). Ähnliche Ergebnisse wurden in einem in übereinstimmender Weise angestellten Versuch erzielt (vgl. Fig. 22).

Hier kamen nach 8 Tagen 4 Wurzeln dicht neben der Berührungsfläche mit der mittleren Korkleiste zum Vorschein. Gleichzeitig waren am Internodium I 4 Wurzeln vorhanden.

Fassen wir nunmehr die Ergebnisse über Druck- und Kontaktwirkungen auf die Wurzelbildung zusammen, so gehen die Resultate — scheint es mir — dahin, daß Druck und Berührung mit einer festen, rauhen Oberfläche zwei Faktoren sind, die einen jedenfalls nur recht schwachen Einfluß haben; sie vermögen nur sehr unvollkommen zur Wurzelbildung anzureizen. Nur wenn andere begünstigende und reizende Momente hinzukommen, wird das Ergebnis deutlich, wobei freilich eben diese Momente die Hauptrolle spielen. Man vergleiche z. B. die beiden letzten Versuche, wo zugleich die Schwerkraft mit ihrem Reiz dabei war; ferner den Versuch auf Seite 528, wo erst die Störung der normalen korrelativen Verhältnisse die Wurzelbildung an der geklemmten Stelle auslöste. Endlich sei darauf hingewiesen, daß in eben demselben Fall, sowie in den zuletzt geschilderten Versuchen wahrscheinlich nicht die Kontakt- oder Druckwirkung an sich wirken dürfte, sondern vielmehr die dadurch bewirkten inneren Deformationen und Zerrungen der Gewebe (vgl. S. 544, 553).

Verwundung und Spaltung der Internodien.

Wir kommen jetzt zu dem Einfluß von Verwundungen auf die Wurzelbildung. Es handelte sich hier um bestimmt lokalisierte Einschnitte, Spaltungen und Abschaben der äußersten Zellschichten eines Internodiums, und es galt zu beobachten, inwieweit diese lokalen Eingriffe Wurzelbildung anreizten oder überhaupt den Ort der Neubildungen beeinflußten.

Die einfachsten Fälle sind natürlich diejenigen, wo die Einschnitte in der Querrichtung eines Internodiums angebracht wurden. Denn da die Gefäßbündel bei *Coleus* peripher liegen, werden sie dabei durchgeschnitten, und außer dem Wundreiz kommt dann noch die Hemmung der Stoffleitung hinzu. Zwei Versuche wurden angestellt. In dem einen benutzte ich einen in Sand bewurzelten Steckling. An dem dritten (III) Internodium wurden zwei etwa 1—1,5 mm tiefe Querschnitte parallel mit einer Seite des vierkantigen Internodiums gemacht (vgl. Fig. 23). Die beiden Einschnitte befanden sich in einer Entfernung von 6 mm voneinander. Der Stengel wurde an eine Holzscheibe gebunden, um eine Krümmung zu verhindern.

Das Wachstum des Stecklings war recht unbedeutend, wie aus untenstehender Tabelle hervorgeht.

Internodium		0–I	II	III	IV	V
Länge in mm	20. VI.	—	20	16	10	4
	29. VI.	—	21	18	10	6
	2. VII.	—	21,5	18	12	7
	8. VII.	—	21,5	18	14	8

Es ist wohl möglich, daß das geringe Wachstum auch des vierten und fünften Internodiums mit der durch den Schnitt verursachten Hemmung der Stoffleitung zusammenhängt. Die Wurzelbildung war wie folgt:

Internodium		I	II	III	IV	V
Zahl der Wurzeln	20. VI.	0	0	2	0	0
	29. VI.	0	0	3	0	0
	2. VII.	0	0	3	0	0
	8. VII.	2	0	2	0	0

Anmerkung: Die Wurzeln wurden nach dem Zählen am 29. VI. und 2. VII. entfernt.

Es hatte also unzweifelhaft eine Reizung in dem dritten Internodium stattgefunden. Zu bemerken ist freilich, daß sämtliche Wurzeln sich an der der Holzstütze zugekehrten Seite befanden. Nach meiner Meinung hängt dies damit zusammen, daß dieses letztere Ding Wasser an sich gesogen hatte und somit feuchter als die umgebende Luft war (der Versuch wurde wie gewöhnlich unter Glasglocke angestellt).

In dem zweiten Versuch wurden an einem Internodium 8 Einschnitte angebracht (vgl. Fig. 24) und zwar so, daß die scharfen Kanten, nicht die Seitenflächen, getroffen wurden. Das Wachstum des Stecklings ist aus folgender Tabelle ersichtlich:

Internodium		III	IV	V
Länge in mm	20. VI.	2	9	18
	1. VII.	7	16,5	22

Wurzeln wurden, wie folgt, gebildet:

Internodium		II	III	IV	V
Zahl der Wurzeln	1. VII.	0	2	0	0
	18. VII.	0	2	0	0

Die Ergebnisse der beiden Versuche stimmen also überein, indem daraus hervorgeht, daß quergehende Einschnitte eine (geringe) Wurzelbildung anreizen. Es bleibt aber dabei unentschieden, ob der primäre Reiz die Verwundung (des Cambiums) oder die Hemmung der Stoffleitung ist. Eine gewisse Antwort auf diese Frage können Experimente geben, in denen Internodien mit Längsschnitten versehen wurden. Ich schildere zuerst drei Versuche, in denen verschieden alte Internodien mit Längsschnitten versehen wurden. Die Schnitte wurden so angebracht, daß sie die vier Seitenflächen des betreffenden Internodiums ganz halbierten, wobei zu bemerken ist, daß sie nicht tief waren (etwa $^1/_2$ bis 1 mm).

In dem ersten Versuch wurde das älteste, ganz über der Topferde befindliche Internodium mit Einschnitten versehen. Dieses Internodium wuchs nicht weiter; seine Länge hielt sich konstant bei 30,5 mm. Die drei jüngeren und jüngsten Internodien der kleinen Pflanze wuchsen dagegen zwischen dem 20. VI. und 2. VII. von bzw. 17,5—32, 8—22 und 1,5—10 mm. Wurzeln bildete der Stengel in der angegebenen Zeit nur 3, und zwar auf dem verwundeten Internodium. Dieses Internodium wurde dann in einem Winkel von etwa 30° gegen die Lotlinie geneigt: In einem Monat hatten sich auf der Unterseite 4 Wurzeln gebildet (Schwerkraftinduktion, vgl. S. 518).

Fig. 23.

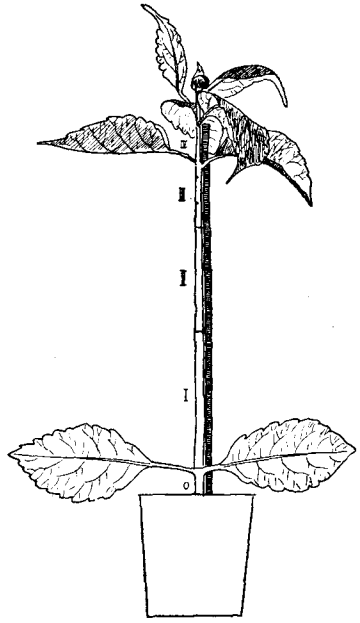


Fig. 24.



Fig. 23 und 24. Zwei Versuche mit quergehenden Einschnitten am Stengel von *Coleus*.

In dem zweiten Versuch wurden die Einschnitte auf das dritte Internodium, von der Basis gerechnet, angebracht. Die Wunden waren nach 10 Tagen mit einem Callus gefüllt und es hatten sich an dem geschnittenen Internodium 7 Wurzeln gebildet. Nach weiter 8 Tagen war die Anzahl auf 8 gestiegen.

In dem dritten Versuch wurde ein sehr junges Internodium in

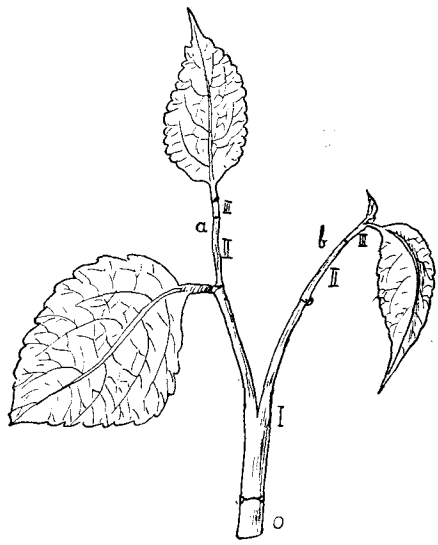
erwähnter Weise verwundet. Dieses Internodium wuchs in 15 Tagen von 11,5—15 mm. Das nächst ältere verlängerte sich von 20—30 mm, das nächst jüngere von 3—15 mm. Wurzeln wurden in der angegebenen Zeit keine gebildet. Die Wunden waren mit Callus ausgefüllt. Dann wurde die Pflanze 45° geneigt und jetzt bildeten sich 6 Wurzeln auf dem geschnittenen, 2 auf dem nächst älteren Internodium. Dabei hatte aber eine kräftige (obwohl durch Umbinden gehemmte) geotropische Reaktion stattgefunden.

Die drei Versuche lehren, daß Längsschnitte eine recht starke Wurzelbildung an geraden aufrechten Stengeln verursachen, wenn nämlich das verwundete Internodium nicht zu jung ist. Da bei dieser Art der Verwundung die Stoffleitung wenig (direkt) beeinflußt wird, so kann man die Behauptung aufstellen, daß es der Wundreiz ist, der die Wurzelbildung hervorgerufen hat. »Wundreiz« ist zwar ein wenig analysierter Begriff. Denn man muß darin mehrere Elementarvorgänge, über deren Natur sich recht wenig aussagen läßt, zusammenfassen. Primär werden durch den Schnitt eine Reihe von zellulären Veränderungen hervorgerufen, von denen man einige kennt, z. B. Änderungen des osmotischen Druckes, Wanderung von Plasma und Kern durch Plasmodesmen. Die vitale Intensität wird durch die Verwundung erhöht. Die Atmung wird stärker. Die Zellen beginnen sich zu teilen. Es wird Callus gebildet, der die Wunde ausfüllt und häufig auch aus der Wunde hervorquillt. Diese Callusbildung ist die erste sichtbare sekundäre Reaktion, die ihre Ursache in dem Schnitt hat. Was die Wurzelbildung anbelangt, so kann sie mit irgendeiner der geschilderten Veränderungen zusammenhängen. Es kann z. B., da doch die Teilungsfähigkeit der weniger spezialisierten Zellen an der Wundstelle wachgerufen wird, zugleich auch das Vermögen des Cambiums, Wurzeln zu bilden, angereizt werden. Oder die Wurzelbildung ließe sich auf die durch die Verwundung sekundär beeinflußten Stoffverteilungs- und Stoffverbrauchsverhältnisse zurückführen. Welche Hypothese man wählen will, ist einerlei, da wir doch gar nichts über die inneren kausalen Verhältnisse bei der Wurzelbildung überhaupt wissen. Die obige Auseinandersetzung hat nur den Zweck, aufzuzeigen, daß bei der Verwundung eine Reihe von kausalen Beziehungen in Frage kommen, so daß die »Ursache« der Wurzelbildung bei Längsschnitten nicht so einfach gesetzt werden kann wie bei Querschnitten. — Eine andere Frage ist die innere Disposition des Internodiums zur Wurzelbildung. Diese ist nicht immer die gleiche, denn ältere Internodien bilden leichter Wurzeln als jüngere, wie wir gesehen

haben. Auf dieses Problem werden wir weiter unten zurückkommen. Jetzt fahren wir zunächst damit fort, neue Experimente mit Verwundung vorzuführen.

Ein Sproßstück, aus fünf Internodien bestehend, wurde ganz halbiert; die eine Hälfte wurde in feuchter Luft aufgehängt, die andere in Wasser gelegt. Beide hatten nach anderthalb Wochen Wurzeln gebildet. Sie waren stark gekrümmt, die eine als **S**, die andere als **J**, und die meisten Wurzeln saßen auf den gekrümmten Internodien, nicht an der Basis. In diesem Versuch kam also die Einwirkung der Krümmung hinzu. Es ist fast unmöglich, bei gespaltenen Sprossen und Internodien Krümmungen zu vermeiden, darauf beruhend, daß Mark und Epidermis verschiedene Spannung besitzen.

Fig. 25.



Gespaltenes Sproßstück von *Coleus*.

Ein Sproßstück wurde von der Spitze bis an die Mitte des nächst älteren Internodiums gespalten. Die Hälften krümmten sich etwas auseinander, so wie in Fig. 25. Das Ding wurde zuerst horizontal auf warmen, feuchten Sand gelegt. Nach 5 Tagen fand ich (5. VI.) drei Wurzeln auf dem zweiten Internodium (Hälfte *a*) und zwei Wurzeln an der Basis. Außerdem eine Wurzel bei I (vgl. Fig. 25). Nach einer Woche (12. VI.) wurde das Sproßstück in Wasser von 25—30° C. gelegt. Es bildeten sich jetzt ziemlich reichlich Wurzeln, und zwar nach folgender Tabelle:

Internodium		0	I		II		III	
			a	b	a	b	a	b
Zahl der Wurzeln	15. VI.	2	6	0	8	0	3	0
	23. VI.	0	3	3	2	2	1	0

Anmerkung: Die Wurzeln wurden nach der Zählung entfernt.

Die Verschiedenheit zwischen *a* und *b* hängt damit zusammen, daß sie nicht identisch gleich dick waren; *a* war etwas kräftiger. Bemerkenswert ist die relativ geringe Wurzelbildung an der Basis.

In normalem Falle bewurzeln sich Stecklinge zuerst an dieser Stelle. Das obige Resultat zeigt also, daß die Verwundung, bzw. die morphologische Zweiteilung der Internodien als Reiz auf die schlummernde Disposition zur Wurzelbildung wirkt. Zu bemerken ist noch außerdem, daß auf den Internodienhälften II so viele Wurzeln gebildet wurden, obwohl hier die Krümmung sehr unbedeutend war; ein anderes Argument dafür, daß es wirklich die Längsspaltung und nicht etwa die sekundär entstandene Krümmung der Hälften ist, die die Wurzelbildung anregt.

Fig. 26. Fig. 27.

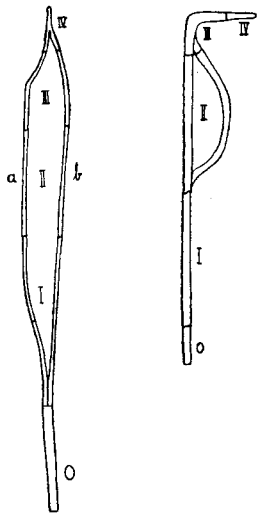


Fig. 26 und 27. Zwei Versuche mit gespaltenen Sproßstücken. Nur der Stamm ist schematisch abgebildet.

In einem Versuch wurden von einer ganzen Pflanze zwei Sprosse halbiert, doch so, daß der Vegetationspunkt intakt blieb. Nach 2—2½ Wochen waren an dem einen Trieb, wo die Hälften sich gerade gehalten hatten, keine Wurzeln zu sehen, an dem andern waren an einer gekrümmten Stelle kleine Anlagen gebildet. Die Sprosse wurden jetzt abgeschnitten und als Stecklinge unter eine Glasglocke in feuchten, warmen Sand gesetzt. Nach 6 Tagen hatte der eine Wurzeln in folgender Weise gebildet (vgl. Fig. 26).

Internodium	I		II		III		IV		V
	a	b	a	b	a	b	a	b	
Wurzeln	2	0	6	2	7	5	0	1	0

Das Abschneiden des Sprosses wirkte also hier, wie in dem S. 528 geschilderten Versuch, befördernd auf den Reizvorgang, der sich sonst nicht in merkwürdigerer Weise als im vorigen Versuch abspielt.

Wenn ein gespaltenes Internodium zugleich in dieser oder jener Weise gekrümmt wird, summieren sich die Reize, so daß eine besonders reichliche Wurzelbildung eintritt. An einem fünf Internodien langen Sproß wurde das nächst ältere Internodium gespalten. Der Sproß wurde abgeschnitten und in Wasser gelegt. Das halbierte Internodium krümmte sich fast halbkreisförmig und brachte zusammen 36 Wurzeln hervor, während die Basis deren nur 10 zuwege bringen

konnte (Versuchsdauer: 16 Tage). Das Internodium verlängerte sich von 28 bis 39 mm.

Ein ähnliches Sproßstück von derselben Pflanze wurde am zweiten Internodium (von der Basis berechnet) gespalten und in Wasser gelegt. Der ganze Sproß krümmte sich und bildete Wurzeln in folgender Weise:

Internodium	0	I	II	III	IV	V
Wurzeln	6	21	14	0	0	0

Das Internodium II wuchs von 13 bis 20 mm (Versuchsdauer: 21 Tage).

Mehrere ähnliche Experimente wurden angestellt und sie zeigen alle, wie die vorhergehenden, daß die Halbierung eines Internodiums als Reiz auf die Wurzelbildung wirkt. Wenn z. B. die Spaltfläche bis an die Mitte eines sehr jungen Internodiums geführt wird, so bilden sich Wurzeln auf den Hälften unterhalb der Spaltungsstelle, dagegen gar nicht oberhalb derselben. Von den übrigen Experimenten sei nur eins ausführlicher erwähnt:

Ein von dem Vegetationspunkt befreiter Sproß wurde z. T. längsgespalten und in Wasser gelegt. Die eine Häfte blieb gerade, die andere wuchs rascher und krümmte sich daher (vgl. Fig. 27). Beide bildeten Wurzeln, die gekrümmte Hälfte allerdings reichlicher als die nicht gekrümmte.

Internodium	0	I	II	III	IV	V
Wurzeln	3	9	9+12	12+21	0	0

Versuchsdauer: 19 Tage. In diesem Versuch konnte man auch beobachten, daß die Lage der Wurzeln direkt von der Wundfläche influiert wird, indem einige von der Wundkante ausgehen, also an einem Ort, wo sie sonst nicht gebildet werden.

Im Zusammenhang mit den Versuchen über Verwundung und Spaltung seien einige Experimente erwähnt, in denen die Epidermis, bzw. die äußersten Zellschichten der Stengel lokal entfernt wurden. Ein Versuch wurde in der Weise angestellt, daß die Epidermis mittels eines Rasiermessers an der einen Seite von zwei Internodien abgeschabt wurde. Nach 18 Tagen hatten die beiden Internodien (I und II) 2 bzw. 4 Wurzeln gebildet, wovon die halbe Zahl an der Wundfläche.

Außerdem kamen 4 Wurzeln auf dem unteren Teil des dritten Internodiums hervor. Ein anderes Mal wurde ein Internodium (II) auf zwei entgegengesetzten Seiten geschält. Das Sproßstück wurde um einen Kork von 3—4 cm Querdurchmesser gebunden und horizontal auf Sand gelegt. Das geschälte Internodium brachte nach 19 Tagen 20 Wurzeln hervor, während die Internodien I und III, bzw. 1 und 7 und Basis nur 3 Wurzeln aufwiesen, wobei allerdings zu bemerken ist, daß Internodium II anderthalbmal so lang wie Internodium I war. In einem dritten Versuch wurde von dem nächst älteren Internodium eines Sproßstückes die Epidermis abgeschabt, es bildeten sich aber in einem Monat keine Wurzeln. Vielleicht war das Internodium zu alt (es wuchs nur von 26 bis 29 mm). Die beiden obigen Versuche scheinen mir doch zu zeigen, daß auch durch Abschaben der Epidermis oder der peripheren Zellschichten eines Internodiums dieses veranlaßt werden kann, Wurzeln zu bilden. Allerdings in keinem bedeutenden Grade, sofern auch nicht andere Faktoren (z. B. Biegung) hinzukommen. Nun sind die durch Entfernen der Epidermis herbeigeführten Veränderungen im Innern sicher nicht so einfach zu deuten. Es kommt selbstverständlich eine Wundreizung zustande und man kann daher, wenn man so will, die eintretende Wurzelbildung als eine Wundreaktion, wie in den vorher beschriebenen Experimenten, betrachten. Jedoch kommen sicher auch wichtige sekundäre Faktoren hinzu, wie veränderter Gasstoffwechsel und Wasser-, bzw. Feuchtigkeitsaufnahme. Letzterer Umstand bedeutet vielleicht nicht so viel, denn auch die Epidermis ist sehr durchlässig für Wasser. Dies konnte ich in der Weise beweisen, daß Sproßstücke, deren Schnittfläche zugekittet worden war, ebensogut in nicht besonders feuchter Luft auskamen wie diejenigen, die ihr Wasser durch die freie untere Schnittfläche aufnahmen.

Fassen wir nunmehr die Ergebnisse über Wurzelbildung bei Verwundung zusammen, so ergibt sich, daß ein Wundreiz, nach allem zu urteilen, wirklich vorkommt, obwohl es schwer hält, diesen Reiz ganz von einer Reihe von Nebenfaktoren zu sondern. Am reinsten kommt wohl der Wundreiz zur Geltung in den Fällen, in denen mit wenig tiefen Einschnitten längs einem Internodium und mit Abschabung der Epidermis laboriert wurde. Daß nach Entfernen der Epidermis Wurzeln gebildet werden, zeigt, daß es nicht unbedingt notwendig ist, das Cambium zu verwunden, um Wurzelbildung hervorzurufen. Allerdings scheint eine tiefgehendere Verwundung reichlichere Wurzelbildung mitzubringen; wenigstens wenn die Internodien

ganz entzweigeschnitten, der Länge nach halbiert werden. Doch können in diesem Falle andere Faktoren für die Steigerung der Quantität verantwortlich sein. Die Halbierung eines Sprosses oder eines Internodiums ist ja eine gewaltsame morphologische Operation, die auf die inneren Verhältnisse, die Stoffverteilung, Partialfunktion der Zellen usw., stark rückwirken muß. Da diese inneren Verhältnisse und Beschaffenheiten eines Sproßstückes wenig bekannt sind, empfiehlt es sich, einen analytischen Terminus zu benutzen, und man könnte dann von der inneren Disposition oder »Stimmung« sprechen. Diese »Stimmung« ist unter anderem ein Ausdruck für den jeweiligen ontogenetischen Zustand; ein junges Internodium ist anders »gestimmt«, hat eine andere Disposition wie ein altes. Die Stimmung folgt dem morphologisch-physiologischen Fundamentalgesetz, daß die Beschaffenheit eines Organteiles eine Funktion von der Lage desselben im Organismus ist. Die Stimmung betrachten wir hier von dem Phänomen der Wurzelbildung aus; die Stimmung äußert sich für uns in dieser Weise. Ein anderes Mal äußert sie sich in einer andern Weise. Wenn wir jetzt wieder an unsere Spaltungsversuche denken, so will ich sagen, daß diese innere Stimmung eines Sproßteiles, von der wir gesprochen haben, durch Halbierung des Sproßteiles gestört werden muß; und ohne auf die unbekannte Kausalität der Vorgänge einzugehen, setze ich einfach die beobachtete, recht starke Wurzelbildung an halbierten Sprossen mit dieser Stimmungsstörung in Zusammenhang. Nun kann man natürlich alle Fälle von abnormer, bzw. experimentell hervorgerufener Wurzelbildung bei *Coleus* auf dergleichen Stimmungsänderungen zurückführen, es leuchtet aber ein, daß damit keine Erklärung erzielt wird, sondern nur ein Ausdruck gegeben für die einfache Tatsache, daß die inneren Bedingungen in kausaler Beziehung zur Außenwelt stehen und durch verschiedene Änderungen der äußeren Bedingungen oder rein körperliche Eingriffe beeinflußt werden. Wir haben uns oben mit der letztgenannten Art der Beeinflussungen beschäftigt, unten werden wir Experimente mit lokaler Einwirkung von Feuchtigkeit usw. schildern; ehe wir dazu kommen, erscheint es mir zweckmäßig, zuvor einige Beobachtungen über die Quantität der Wurzelbildung an verschieden alten Internodien und den zeitlichen Verlauf des Vorganges mitzuteilen. Wir bekommen auch in dieser Weise einen Übergang zu den Versuchen über die Polarität der *Coleus*-Sprosse.

Die örtliche Kapazität zur Wurzelbildung.

Wenn man ein Sproßstück von *Coleus* in der Weise umbiegt, daß mehrere Internodien eine gleichmäßige Biegung erfahren, so wird man nachher finden, daß die Wurzeln nicht überall gleichmäßig hervorkommen. Ich will sogleich einige Beispiele anführen.

Versuch. Anfang: 31. V. Vgl. Fig. 28.

Internodium		0	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Zahl der Wurzeln	13. VI.	1	0	0	6	18	28	7	0	0
	20. VI.	9	0	1	0	2	1	9	0	0

Anmerkung: Kräftiges Sproßstück mit Blättern. Die Wurzeln wurden nach der Zählung entfernt.

Fig. 28. Fig. 29. Fig. 30.

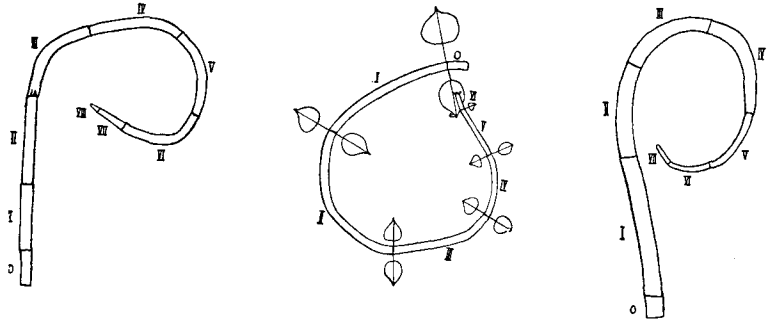


Fig. 28—30. Drei Versuche mit gebogenen *Coleus*-Sprossen.

Versuch. Anfang: 3. VI. Vgl. Fig. 29. Unter Wasser.

Internodium		0	I	II	III	IV	V	VI
Wurzeln	11. VI.	12	8	13	25	21	4	0

Versuch. Sehr kräftiges Sproßstück mit bis 14 cm langen Blättern. Vgl. Fig. 30. Horizontal in Wasser gelegt. Anfang: 30. V.

Internodium		0	I	II	III	IV	V	VI	VII
Zahl der Wurzeln	15. VI.	5	4	3	7	23	21	0	0
		∞[1]	10	14	13	8	13	1	0

Anmerkung: Die Wurzeln wurden nach der Zählung entfernt.

[1] Bedeutet »sehr viel«.

Aus diesen drei hier angeführten Versuchen ergibt sich, daß die beiden jüngsten Internodien selten Wurzeln bilden. Den eigentlichen Sitz der Wurzelbildung bilden das dritte bis fünfte Internodium (von der Spitze gesehen), während die älteren wieder weniger produktionsfähig sind. An der Basis kommen im allgemeinen viele Wurzeln hervor, obwohl ihre Zahl manchmal geringer ist, als auf den erwähnten mittleren Internodien. Zwecks Erklärung des Phänomens könnte man zunächst an sekundäre, mehr illusorische Ursachen denken. Die Biegung ist häufig nicht überall gleichmäßig; die letzten Internodien sind manchmal mehr oder weniger gerade (vgl. die Figuren); die jüngeren Internodien sind bedeutend kürzer als die mittleren und älteren, so daß sie schon aus quantitativen Gründen bei gleicher Disposition nicht dieselbe Zahl von Wurzeln produzieren könnten. Es ist möglich, daß das Phänomen in einer Anzahl von Fällen auf derartigen Ursachen beruhe. Tatsächlich ist die Wurzelbildung in gewissen Fällen (vgl. z. B. Fig. 8, Seite 517) sehr gleichmäßig. Doch läßt sich die Frage nicht so einfach und summarisch beantworten. Obwohl ich mich nicht sehr auf diesen Punkt vertieft habe, will ich es doch versuchen, einige andere Gesichtspunkte vorzuführen. Die inneren Nahrungs- und Stoffdispositionsverhältnisse spielen eine nicht zu unterschätzende Rolle bei der Wurzelbildung. Man kann sich davon überzeugen, daß die Wurzelbildung von der Nahrungszufuhr abhängt, wenn man Versuche mit entblätterten Sproßstücken anstellt. Man mag sie umbiegen oder in anderer Weise reizen: Sie bringen keine oder recht wenige Wurzeln hervor. Ich glaube nun, daß die Verteilung der Blätter an einem Sproß den Ort der Wurzelbildung beeinflussen könnte. Wenn man z. B. alle Blätter bis auf die beiden jüngsten Internodien entfernt, so könnte man erwarten, daß die jüngeren Internodien eine günstigere Disposition hinsichtlich der Wurzelproduktion als die älteren erhielten, und ich glaube auch dieses in ein paar Fällen konstatiert zu haben. Nun stehen ja die Blätter am oberen Teil des Sprosses dichter und außerdem wurden sie in den meisten Versuchen, der Bequemlichkeit halber, an den unteren Knoten fortgenommen.

Ein beachtenswertes Moment ist das verschiedene Alter der Internodien und die damit verknüpfte verschiedene innere Disposition oder Stimmung. Daraus erklärt sich ohne weiteres, woher die jüngsten Internodien weniger geneigt sind, Wurzeln zu produzieren (vgl. auch S. 536). Dagegen kann man sich auch von diesem Gesichtspunkt aus fragen, woher die maximale Produktion von Wurzeln nicht den ältesten,

sondern den mittleren Internodien zukommt. Meiner Auffassung nach hängt dies mit folgenden Verhältnissen zusammen. Das Wachstum der Internodien ist verschieden stark. Es taucht jetzt eine neue Frage auf: In welcher Beziehung steht die Wurzelbildung überhaupt zur Wachstumsintensität der Internodien? Zuerst stellen wir fest, daß keine besonders enge Beziehung zwischen den beiden Vorgängen herrscht. Denn sowohl wachsende wie schon ausgewachsene Internodien bilden gleichzeitig Wurzeln, wovon man sich leicht durch Vergleich der in vorhergehenden Versuchen mitgeteilten Daten überzeugen kann. Und daß ganz junge Internodien, die also sehr lebhaft wachsen, ungern Wurzeln bilden, kann ja mit andern inneren Verhältnissen zusammenhängen. Wir werden weiter unten die Wachstumsverhältnisse gerader und gebogener Sprosse vergleichen und ein paar Versuche mit Eingipsen schildern. Hier will ich nun zuerst die Aufmerksamkeit auf Vorgänge an gekrümmten Sproßen lenken, die einerseits mit dem Wachstum unter den durch die Biegung verursachten ungünstigen Verhältnissen zusammenhängen, anderseits bedeutungsvoll für die Quantität der Wurzelbildung zu sein scheinen. Wenn wir nämlich den oberen, lebhaft wachsenden Teil eines Sprosses um einen Kork biegen und befestigen, so streben die Internodien sich zu verlängern, da sie aber recht unbequem eingesperrt sind, resultieren daraus in der Regel unregelmäßige kleine Krümmungen, Torsionen usw. Die betreffenden Internodien erfahren mit andern Worten eine fortwährende Gestaltsveränderung, sie werden fortwährend deformiert. Aus leicht ersichtlichen Gründen sind die mittleren Internodien am meisten diesen Veränderungen ausgesetzt, da die sehr kurzen jüngsten meistens freigelassen werden (vgl. die Versuche). Ferner ist auf die bedeutsame Tatsache hinzuweisen, daß die mittleren (das dritte bis fünfte) Internodien fähig sind, tropistische Krümmungen auszuführen. Ein gebogener Sproß ist natürlich immer in einer tropistisch sehr abnormen Lage, und daher erleiden die gekrümmten mittleren Internodien, da sie nicht die eingeleiteten Reaktionen ausführen können, allerhand morphologische Veränderungen: Sie schwellen an und werden in anderer Weise deformiert und die innere Struktur ändert sich in der von Bücher studierten und S. 526 geschilderten Weise. Ich schreibe nun diesen Veränderungen eine Bedeutung zu, weil es nämlich beobachtet wurde, daß stark veränderte und deformierte Internodien reichlicher Wurzeln produzieren als solche, die keine oder nur schwache derartige sekundäre Veränderungen erlitten hatten. Ich glaube, daß innere Spannungen und Deformationen

eine große Rolle bei der Entstehung der Wurzeln spielen (vgl. die hypothetischen Ausführungen unten S. 553). In einem nichtwachsenden Internodium lassen die durch das Biegen momentan geschaffenen Spannungszustände bald nach, in einem wachsenden Internodium werden solche nach dem oben Geschilderten fortwährend erzeugt.

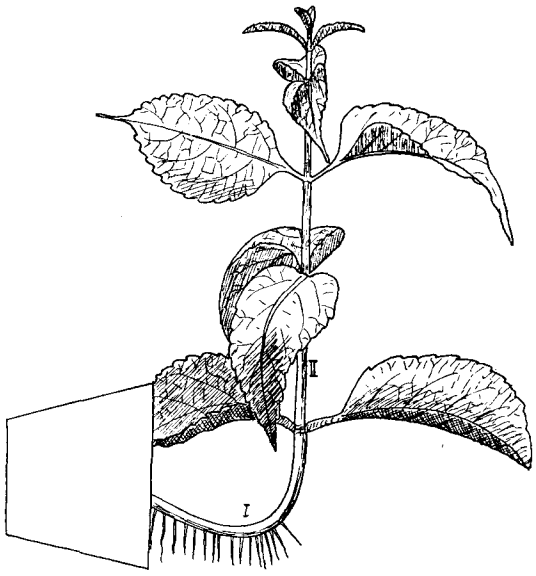
Die zeitliche Kapazität zur Wurzelbildung. Die Ausdehnung der Reizzone.

Die verschiedene Verteilung der Wurzeln an einem umgebogenen Sproß ist auch in anderer Hinsicht interessant zu studieren, wenn man nämlich das Phänomen zeitlich verfolgt. Schon a priori könnte man vermuten, daß die verschiedene Zahl der Wurzeln an verschiedenen Internodien z. T. eine Funktion der Zeit wäre. Denn die Internodien befinden sich in ontogenetisch verschiedenen Zuständen, sie sind nicht alle ähnlich gestimmt, disponiert, aber die Stimmung kann sich mit der Zeit ändern; die Geschwindigkeit der Bildung und des Hervorbrechens der Wurzeln ist ein quantitativer Vorgang, der von vielen Nebenfaktoren beeinflußt werden kann, und es leuchtet ein, daß die Zeit dergleiche Differenzen ausgleicht. Anderseits ist zu bemerken, daß, weil mit der Zeit die Reaktionsweise der Internodien oder des ganzen Sprosses allmählich verändert werden kann, die Beobachtung während längerer Zeit gar nicht rein die primäre Antwort des Sprosses in einem bestimmten physiologischen Moment herausfindet; es vermischen sich vielmehr, oder richtiger, es übergehen ineinander, die Folgen der primär geschaffenen inneren Disharmonie und des später eintretenden Ausgleichungszustandes, des wieder eintretenden inneren Gleichgewichts.

Es gibt keine bestimmte, durch innere Notwendigkeit bedingte Grenze für das wurzelbildende Vermögen eines Internodiums. Ein Hindernis setzen schließlich nur die unvermeidlichen Raumverhältnisse. Wie weit dieses Vermögen zum Ausdruck kommt, beruht aber auf der inneren Disposition und auf den äußeren Bedingungen. Wenn die äußeren Bedingungen für einen ganzen Sproß gleich sind, kommt die durch die innere Disposition allein bestimmte Quantität der Wurzelbildung rein zum Ausdruck. An einem normalen, geraden Sproß sind die morphologisch unteren Internodien hinsichtlich der Bildung von Wurzeln besser gestimmt oder disponiert, als die morphologisch oberen oder jüngeren. Vorhin haben wir erwähnt, daß an gekrümmten Sprossen die Disposition eine andere ist; sie sind in irgendeiner Hin-

sicht umgestimmt. Wir werden unten bei Besprechung der Polaritätsverhältnisse auf diese wichtige Tatsache zurückkommen. Hier wollen wir untersuchen, ob diese Umstimmung auch auf die angrenzenden geraden Internodien übergreift, und ob sie eine konstante Bevorzugung der Wurzelbildung bedeutet oder nicht. Ich teile zuerst einige Versuche mit, die die erste Frage beantworten sollen.

Fig. 31.



Versuch über die Ausdehnung der Reizzone.

Zwei Versuche wurden mit Stecklingen in folgender Weise angestellt. In dem einen Versuch (vgl. Figur 31) wurde das untere Internodium in der Weise, wie in der Figur angegeben ist, gebogen und in den Sand eines liegenden Topfes gesteckt; alles unter Glasglocke. Nach einiger Zeit bildeten sich Wurzeln, aber nur auf dem gebogenen Internodium.

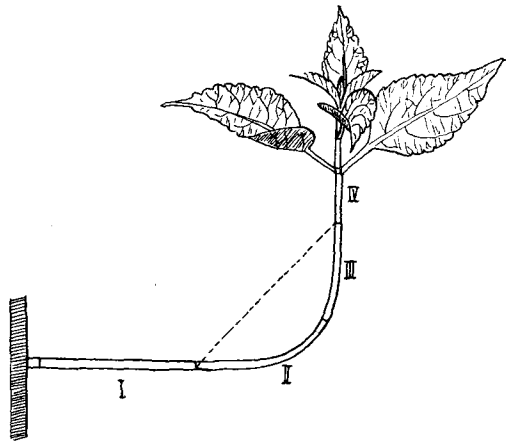
Beginn des Versuchs: 7. VI. Alle Blätter vorhanden.

Internodium		I	II	III	IV	V	VI
Zahl der Wurzeln	13. VI.	13 u.x	0	0	0	0	0
	14. VI.	17 (4)	0	0	0	0	0
	17. VI.	18 (1)	0	0	0	0	0
	21. VI.	20 (2)	0	0	0	0	0

Der zweite Versuch wurde in ähnlicher Weise angestellt (siehe Fig. 32). Nach 12 Tagen hatten sich 3 Wurzeln auf der unteren Seite des gebogenen zweiten Internodiums gebildet. In diesen beiden Versuchen war also die Neubildung von Wurzeln auf das umgebogene Internodium beschränkt. In andern Fällen wurde eine Ausdehnung der Wurzelbildung auf angrenzende Internodien beobachtet, z. B. in folgendem Versuch.

Ein kräftiger, mit Blättern versehener *Coleus*-Trieb wurde am unteren Teil um einen Kork gebogen, wie Fig. 33 zeigt. Der Kork wurde an ein Holzstäbchen befestigt und in einen Zylinder mit Wasser versenkt, so daß die obere Wasserfläche etwa bei dem zweiten oder dritten Internodium von oben stand. Es bildeten sich nach 8 Tagen viele Wurzeln an dem gebogenen Internodium II, die meisten standen aber auf dem geraden dritten Internodium (vgl. die Tabelle unten). Erst nach weiteren 3 Tagen begann auch die Basis und das Internodium I Wurzeln hervorzubringen, dann hatte sich aber die Wurzelproduktion auch auf die jüngeren, geraden Internodien III und V ausgedehnt.

Fig. 32.



Versuch über die Ausdehnung der Reizzone.

In einem andern Versuch wurde gleichfalls ein umgebogener Sproß in Wasser, wie in Fig. 34 angedeutet, plaziert. Nach einer

Fig. 33.

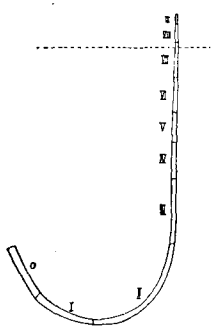


Fig. 34.

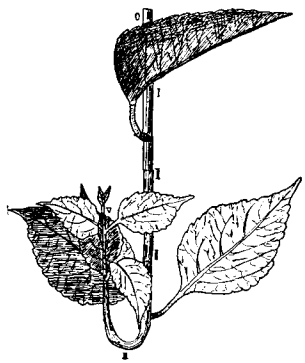


Fig. 33 und 34. Schematische Darstellung zweier Versuche über die Zeitlichkeit der Wurzelbildung.

Woche hatten sich am Internodium II 15 Wurzeln gebildet, an dem umgebogenen Internodium III sowie an den übrigen dagegen keine.

Diese Versuche scheinen mir zu zeigen, daß es nicht nur auf dem direkten Umbiegen beruht, daß Wurzeln produziert werden. Es

müssen andere Faktoren hinzukommen. Nach meiner Ansicht lassen sich vorläufig zwei unterscheiden, nämlich die schon a priori vorhandene innere Disposition und die durch das Biegen verursachten Hemmungen und Veränderungen in der Stoffleitung oder Stoffverteilung. Außerdem kommt bei nicht vertikaler Lage des Sproßteiles noch die induzierende Wirkung der Schwerkraft sowie der Einfluß der durch geotropische Reizung (jüngerer, wachstumfähiger Internodien) hervorgerufenen inneren Veränderungen, die vorher geschildert wurden, hinzu. Bezüglich der inneren Disposition kann nach dem vorliegenden Tatsachenmaterial nur soviel gesagt werden, daß sie in den mittleren Internodien, die nocht nicht ausgewachsen sind, anscheinend am günstigsten ist. Dies lehren nicht nur die früher geschilderten Umbiegungsversuche, sondern auch die Experimente mit Verwundung gerader Stengel (s. S. 535f.), und in den beiden soeben geschilderten Versuchen befand sich die Zone der frühesten Wurzelbildung bei dem basal umgebogenen Sproß *vor* der Biegung, bei dem am dritten Internodium umgebogenen *hinter* der Umbiegungsstelle. Eine nähere Analyse dieses merkwürdigen Verhaltens läßt sich derzeitig nicht geben. Man könnte vermutungsweise annehmen, daß sich das Cambium am Ende des Streckungswachstums in einem für die Anlage von Wurzeln besonders günstigen Zustande befände. Vielleicht werden in diesem Stadium eben die »latenten« Anlagen von Wurzeln an den Knoten und an gewissen Stengeln gebildet. Bei normaler Entwicklung wird man aber diese günstige Disposition des Cambiums nicht gewahr, sondern erst bei geeigneten künstlichen Bedingungen. Bei älteren Internodien ist auch zu beachten, daß das Hervortreten einer Wurzelanlage mit dem Überwinden eines größeren mechanischen Widerstandes als bei jüngeren verbunden ist.

Die zwei vorhin mitgeteilten Versuche zeigen nun, daß die durch das Umbiegen verursachte Beeinflussung der Stoffleitung als Reiz und Ursache auch von angrenzenden Internodien aus wirkt. Da diese Hemmung in den meisten Fällen nicht beseitigt werden dürfte, übt sie ihren Einfluß ziemlich lange aus. Wenn die Wurzelbildung ungestört fortdauern darf, so daß die Wurzeln auswachsen und lang werden, wird natürlich dadurch eine Kompensation zustande gebracht, indem das hemmende Stück des Stengels mehr oder weniger ausgeschaltet und nutzlos wird; hierin ist offenbar der Zweck der leicht hervorgerufenen Wurzelbildung zu sehen (sie erhöht natürlich auch die Stabilität der Pflanze). Entfernt man aber die sich bildenden Wurzeln, je nachdem sie gebildet werden, so wirkt wohl die erwähnte

Hemmung fortwährend als unkompensierter Reiz[1]), denn man beobachtet jetzt eine kontinuierliche Neubildung von Wurzeln. Diese sukzessive Neubildung von Wurzeln kann verhältnismäßig lange dauern. Sie nimmt allerdings ab, aber ein völliges Erlöschen der Produktion schien sogar nach 2 Monaten nicht eingetreten zu sein. Dies ist ein Beweis für den oben ausgesprochenen Satz, daß die potentielle Fähigkeit eines Internodiums zur Wurzelbildung keine bestimmten Grenzen besitzt. Die Quantität hängt aber viel von Stoffzufuhr und dergleichen Sachen ab. Ferner ändert sich die innere Disposition mit der Zeit, so daß es stärkerer oder andersartiger Reize bedarf, um die Wurzelbildung auf die gleiche Höhe zu halten. Ein Internodium, das unter gewissen Bedingungen allmählich seine Produktion von Wurzeln einstellt, kann wieder veranlaßt werden, sehr viele dergleichen zu bilden, wenn man den Sproß an demselben abschneidet und es in feuchten Sand steckt.

Das Wachstum an sich scheint in keiner näheren Beziehung zur fortgesetzten Wurzelproduktion zu stehen. Ich gebe jetzt einige Versuche über die Wurzelbildung bei längerer Zeit wieder.

Versuch wie in Fig. 33 (vgl. auch oben S. 547). Beginn: 10. VI.

Internodium		0	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Wurzelproduktion	18. VI.	0	0	13	18	0	0	0	0	0	0
	21. VI.	15	5	21	11	7	0	0	0	0	0
	26. VI.	10	3	6	16	11	1	0	0	0	0
	2. VII.	5	1	9	11	1	6	4	4	5	0
	8. VII.	—	—	4	2	3	0	5	3	16	9

Anmerkung: Alle Zahlen bedeuten zwischen jeder Zählung neu produzierte Wurzeln.

Die unteren Blätter fielen nach und nach ab. Die obere Wasserfläche wurde durch Nachfüllen an den obersten Internodien gehalten. Dies könnte ein begünstigendes Moment für die Wurzelbildung hier sein, denn, wie weiter unten ausgeführt werden wird, brauchen die Wurzeln recht gute Sauerstoffversorgung. Doch zeigt die sehr reichliche Wurzelproduktion an der Basis und dem zweiten und dritten Internodium, daß in dem Experiment die innere Disposition das weitaus bedeutendste Moment ist.

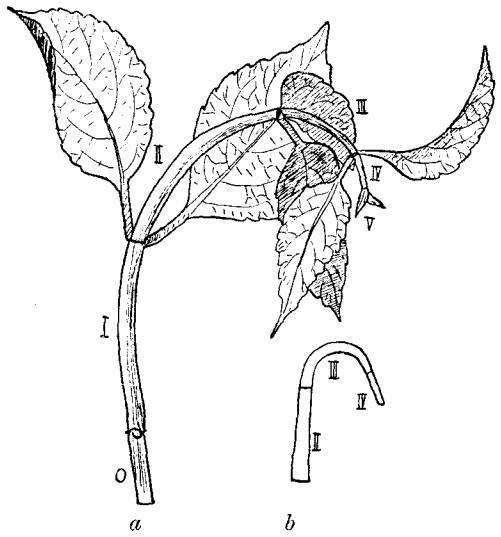
[1]) Über die Kompensation der Wurzelbildung vgl. auch VÖCHTING, Botan. Zeitung. 1906. S. 121.

Versuch mit einem wie in Fig. 34 gebogenen und in Wasser gesetzten Sproß. Blätter vorhanden. Anfang: 28. V.

Internodium		0	I	II	III	IV	V	VI[4]
Wurzelproduktion	4. VI.	—	0	15[2]	0	0	0	0
	8. VI.	0	4[1]	11[2]	20[3]	0	0	0
	12. VI.	0	0	0	12	7	0	0
	14. VI.	0	0	1	2	2	0	0
	17. VI.	0	1	5	2	1	0	0
	20. VI.	0	0	2	0	2	1	0
	22. VI.	0	0	2	0	1	3	0
	24. VI.	0	0	0	0	3	1	0
	4. VII.	0	0	7	4	4	1	0

Anmerkungen: Alle Zahlen bedeuten neu produzierte Wurzeln. Die schon hervorgekommenen wurden am 8. VI., 17. VI. und 24. VI. entfernt. Am 8. VI. wurden ebenfalls die Blätter an den drei untersten Internodien weggenommen. Am Ende des Versuches (4. VII.) beginnen sich die Achselsprosse, namentlich am zweiten und dritten Internodium, zu entwickeln.

Fig. 35.



Mechanisch gebogener Sproß von *Coleus*. *b* das Aussehen der Biegung nach einer Woche.

[1]) Gleich unter der Wasseroberfläche (Sauerstoffwirkung).

[2]) Alle an den unteren $^2/_3$ des Internodiums.

[3]) Vorwiegend an der Konvexseite der Biegungsstelle; nur 4 an der oberen Konkavseite.

[4]) Dieses Internodium wurde erst im Laufe des Versuches meßbar. Am 20. VI. war seine Länge 3 mm, während das Internodium V zu gleicher Zeit 11 mm hatte.

Das Wachstum, auch der jüngeren Internodien, war sehr träge, namentlich am Ende des Versuches. Im Anschluß an die oben gegebenen Zahlen seien folgende Messungen mitgeteilt.

Internodium .		IV	V	VI
Länge in mm	22. VI.	24	12	3
	4. VII.	24	12	3

Daß keine Wurzeln an der Basis gebildet wurden, beruht natürlich darauf, daß sie sich an der Luft befand. Die obere Wasserfläche stand etwa an der Mitte des ersten Internodiums.

Versuch mit einem wie in Fig. 35 gebogenen Sproß, unten in Wasser steckend, oben an feuchter Luft.

Internodium		0	I	II	III	IV	V
Wurzelproduktion	7. VI.	16	9	3	4	0	0
	10. VI.	—	—	7	14	0	0
	13. VI.	∞[1]	9	3	21	10	0
	17. VI.	∞	0	1	4	2	0
	19. VI.	0	1	1	0	5	0
	21. VI.	3	7	1	4	1	0
	26. VI.	∞	∞	3	4	2	0
	4. VII.	∞	0	0	3	3	0

Anmerkung: Anfangs wurde Leitungswasser, nach dem 17. VI. Knopsche Nährlösung benutzt. Das jüngste Internodium (V) wurde am 19. VI. mittels eines Fadens gebogen. Die meisten Wurzeln, ausgenommen die der Basis, hat das dritte Internodium gebildet. Dieses war auch beträchtlich tordiert und deformiert (vgl. S. 544).

Das Fortschreiten der Wurzelproduktion gegen die Sproßspitze ersieht man auch aus diesem Versuch, wenn auch nicht so deutlich wie in den beiden vorhergehenden. Das Wachstum ist in folgender Tabelle angegeben.

Internodium		I	II	III	IV	V
Länge in mm	1. VI.	18	24	12	4	—
	4. VI.	19	27	14	5,5	—
	7. VI.	—	27	18	9	—
	10. VI.	—	27	20,5	10	—
	13. VI.	—	27	21	11	4,5
	17. VI.	—	27	21	11,5	5,5

[1]) Bedeutet sehr zahlreich und dicht stehend.

Die stärkste Produktion von Wurzeln findet also an dem Internodium (III) statt, das sich am Ende der Wachstumsperiode befindet. Dies kann mit Umständen zusammenhängen, die wir schon S. 543 f. erörtert haben. Jedenfalls scheint die innere Disposition in diesem Stadium eine sehr günstige zu sein. Internodien, die sich am Anfang oder an der Mitte der Wachstumsperiode befinden, kann man im allgemeinen nicht zur Wurzelproduktion bringen (vgl. die Anmerkung zum letzten Versuch). Dieselbe beginnt, wenn sonst die Bedingungen günstig sind, erst nachdem das Internodium hinreichend ausgewachsen ist oder falls es in dem Wachstum stockt (vgl. den letzterwähnten Versuch; Internodium IV). Der vorhin angeführte Versuch (S. 550; Internodium VI) zeigt aber, daß auch bei eingestelltem Wachstum sehr junge und kleine Internodien zur Wurzelbildung nicht veranlaßt werden können. Damit ist natürlich gar nicht gesagt, daß den ganz jungen Internodien die Disposition zur Wurzelbildung völlig abginge, wir kennen vielleicht nur nicht die Mittel, sie dort sichtbar zu machen. Es läßt sich doch behaupten, daß die Disposition an dem Vorhandensein eines Cambiums gebunden ist und dieses wird erst in einer gewissen Phase der Internodiumentwicklung angelegt. Wollte man den Begriff der Disposition oder Stimmung noch weiter ausdehnen, so besitzen selbstverständlich jede embryonale und viele Somazellen die potentielle Fähigkeit zur Wurzelbildung. — Daß der Ort der Wurzelentstehung in hohem Grade beeinflußt werden kann, zeigt folgender kleiner Versuch. An einem Steckling wurde das jüngste meßbare Internodium mittels eines Fadens scharf umgebogen. Nach 13 Tagen hatten sich unterhalb der Umbiegungsstelle ein paar Wurzelanlagen als kleine Hügel gebildet. Dann war allerdings das Internodium schon ziemlich ausgewachsen.

Zeitliches Reizminimum[1]).

Bei der Umbiegung von einem Internodium erfolgt die Wurzelentstehung nicht etwa momentan oder doch in sehr kurzer Zeit. Die durch das Biegen verursachten inneren Veränderungen müssen eine Zeitlang wirken, damit überhaupt eine Wurzelanlage zustande käme. Die Minimumzeit für die Anlage wenigstens einer oder einiger Wur-

[1]) Ein Reizminimum hinsichtlich der Stärke der Biegung dürfte es kaum geben. Nach dem S. 525 Mitgeteilten tritt schon bei sehr schwacher Krümmung Wurzelbildung ein. Allerdings besteht eine gewisse Proportionalität zwischen Krümmungsgrad und Zahl der Wurzeln.

zeln beträgt bei etwa 30—35° 1—2 Tage, bei niedriger Temperatur ist sie entsprechend länger. An einem bewurzelten Steckling (Topfexemplar) wurde das dritte Internodium von oben in der Nähe des unteren Knotens rechtwinklig gebogen. Die Bandage wurde nach 24 Stunden entfernt. Es bildeten sich in 17 Tagen keine Wurzeln, obwohl sich die Pflanze unter Glasglocke bei hoher Temperatur befand. Die Biegung wurde natürlich bald autotropisch ausgeglichen. In einem andern Versuch wurde ebenfalls das dritte Internodium von oben rechtwinklig gebogen. Die Bandage wurde erst nach 2×24 Stunden entfernt. Die Spitze hatte sich in dieser Zeit geotropisch aufgekrümmt. Auch in diesem Versuch, der unter ähnlichen Bedingungen wie der vorige angestellt wurde, bildeten sich in 14 Tagen keine Wurzeln. Die beiden Krümmungen wurden ausgeglichen. In einem dritten Versuch wurde das zweite Internodium von oben mechanisch gebogen. Es bildeten sich im Laufe von 9 Tagen 6 Wurzeln an der Konvexseite der Krümmung. Dann wurden die Wurzeln abgeschnitten und die Bandage weggenommen. Die beiden Krümmungen (die mechanische und geotropische) wurden in einigen Tagen völlig ausgeglichen (obwohl das Wachstum der gekrümmten Internodien sehr unbedeutend war) und es bildeten sich in 16 Tagen keine neuen Wurzeln, nur 2 in den ersten Tagen während des autotropischen Krümmungsvorganges.

Wir sehen somit, daß die Induktion bei der mechanischen oder tropistischen Krümmung einige Zeit in Anspruch nimmt, und daß Nachwirkungen nicht vorkommen. Die Anlage einer Wurzel im Stammcambium ist offenbar eine recht umständliche Geschichte. Höchstwahrscheinlich reagiert das Cambium nicht auf direkte mechanische Reizung: Dies lehren ja auch die vorher mitgeteilten Versuche über Druckwirkung und Zug. Daher bedeuten wohl die Spannungsveränderungen der Gewebe bei der Biegung primär ziemlich wenig; sonst müßte auch eine regelmäßige Lage der Wurzeln in bezug auf Konvexität und Konkavität beobachtet werden können; desgleichen wäre die große Bedeutung der Schwerkraft als ortsbestimmender Faktor schwer verständlich, wenn nicht der eigentliche innere Reiz ein anderer als mechanischer, durch differente Spannungen verursachter, wäre. Der Reiz, auf den das Cambium reagiert, könnte in letzter Instanz ein stofflicher sein. Es handelt sich in allen Fällen, wo Wurzeln bei *Coleus* entstehen, höchstwahrscheinlich um eine Ansammlung von Stoffen, die das Cambium zu lokalen Zellteilungen veranlassen, so daß eine Wurzelanlage entsteht. Die

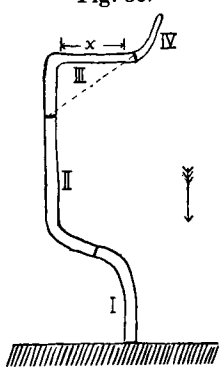
Natur dieser hypothetischen Stoffe ist völlig unbekannt. »Wurzelbildende Stoffe« in der Meinung SACHS' brauchen sie gar nicht zu sein. Denn der auslösende Reiz kann ein ganz anderer als die tiefer liegende Ursache sein. Wir können also sagen, daß bei der Biegung die Ursache der Wurzelproduktion eine abnorme Verteilung und Ansammlung von Stoffen ist, von denen einer oder einige als Reize wirken.

Diese innere Stoffverteilung wird anscheinend von der Schwerkraft bedeutend influiert: Der Reizstoff wird vorwiegend an der der Erde zugewandten Seite angesammelt. Vielleicht hängt dies nicht primär von der Schwere ab, sondern sekundär, indem das Plasma der Unterseite stärker gereizt wird und infolgedessen mehr Reizstoff produziert. Man kann hier an die beobachteten zellulären Veränderungen bei geotropischer Reizung denken. Diese abnorme Stoffverteilung braucht nun, nach unsern Versuchen zu urteilen, einige Zeit, um die Reizschwelle zu überschreiten. Sie geht aber recht bald zurück, wenn die ursprünglichen Bedingungen wieder hergestellt werden: Ebenso wie die tropistischen Krümmungen. Zu bemerken ist, daß die Schwerkraft auch induzierend wirkt auf Stengelteile, die nicht mehr fähig sind, geotropisch zu reagieren.

Die Schwerkraftinduktion.

Die induzierende Wirkung der Schwerkraft auf den Ort der Wurzelbildung oder auf die Produktion von Wurzeln überhaupt, ist bei unserer Pflanze recht stark. Wir haben eingangs Versuche angeführt, die die starke Dominanz der Schwerkraft über die Konvexität zur Schau bringen. Mit der Schwerkraftwirkung hängt es auch zusammen, daß aus irgend einer Ursache gerade bleibende, aber gegen die Lotlinie schräg gestellte Internodien Wurzeln bilden. Diese Tatsache wurde im vorhergehenden schon erwähnt, ich will hier noch einen Versuch beschreiben. An einem in Erde gepflanzten Steckling wurde das nächstjüngste Internodium gebogen. Nach einiger Zeit ging die Biegung in eine scharf rechtwinklige über, wie in Fig. 36 zu sehen ist, und das jüngste Internodium richtete sich geotropisch auf. Nach insgesamt 11 Tagen waren an dem gebogenen Inter-

Fig. 36.



Versuch über die Lokalisation der Reizung.

nodium eine Anzahl (9) Wurzeln vorhanden, alle saßen aber an der Unterseite des horizontalen Stückes (x in Fig. 36). Das Wachstum des Internodiums war sehr unbedeutend (in 5 Tagen $^1/_{17}$). In demselben Versuch wurde eine dauernde Neubildung von Wurzeln an dem ersten und zweiten Internodium beobachtet. Diese hatten einmal tropistische Krümmungen erfahren; die Krümmungen konnten nicht ausgeglichen werden, weil das Wachstum zu Ende war. Wurzeln wurden aber fortwährend produziert (Beobachtung in 17 Tagen; die Wurzeln wurden einmal entfernt), was auf die dauernde Induktion seitens der Schwerkraft zurückzuführen ist (auch dürften innere Stoffwanderungshemmungen und »Morphästhesie« mitwirken).

Fig. 37*a*.



Im Anschluß an das über die kontinuierliche Wurzelbildung bei längerer Reizung Gesagte sei ein Versuch angeführt, in dem es sich um den horizontal gelegten, nicht krümmungsfähigen Teil eines Sprosses handelt. Angefangen wurde in folgender Weise. Ein gerader, sechs Internodien haltender Sproß wurde in Wasser gesetzt. Es traten schwache geotropische Krümmungen des zweiten und dritten Internodiums auf (vgl. Fig. 37*a*). Infolgedessen kamen hier auch Wurzeln hervor. Nach 8 Tagen wurden die Wurzeln entfernt, der Sproß als

Fig. 37*b*.

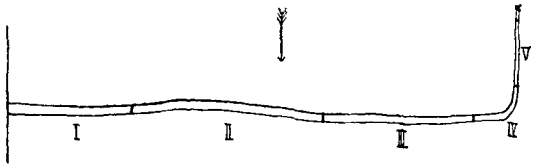


Fig. 37*a*. Aufrecht wachsender Sproß mit schwachen tropistischen Krümmungen.
Fig. 37*b*. Derselbe wagrecht gelegt.

reich bewurzelter Steckling in Erde gepflanzt und der Topf horizontal gelegt, so daß die Konvexseite des schwach gekrümmten Stengels nach oben kam. Der Versuch wurde in einem sog. Schwitzkasten, mit hoher Temperatur und sehr feuchter Luft, ausgeführt. Der Boden des Kastens war mit feuchtem Moos beschickt und alles wurde häufig mit Wasser bespritzt. Der horizontale Teil des Stengels (das vierte Internodium richtete sich bald auf; vgl. Fig. 37*b*) lag nahe an dem Moos, und namentlich seine untere Seite war folglich der Einwirkung der Feuchtigkeit ausgesetzt. Jedoch glaube ich nicht, daß der Feuchtigkeitsunterschied so bedeutend war, daß er ortsbestimmend auf die

Entstehung der Wurzeln wirken könnte. Aller Wahrscheinlichkeit nach waren hier die Schwerkraft und die Konvexität allein bestimmend. Ich lasse jetzt in tabellarischer Zusammenstellung die Zahl der gebildeten Wurzeln und das Wachstum der Internodien während des ganzen Versuches folgen.

Beginn des Versuchs: 1. VI.

Internodium		I	II	III	IV	V
Wurzelproduktion	7.VI.	5	3 x	10 x	1	0
	8.VI.	0	2	2	2	0
	12.VI.	2 ob + 1 s	5 s + 3 ob	5 x + 2 s	5 x + 2 s	0
	14.VI.	5 un + 3 s	3 un + 5 s + 3 ob	6 un + 2 s + 1 ob	7 x + 4 s	0
	17.VI.	5 un	2 un + 1 s	3 un + 3 s + 2 ob	4 un.x + 1 s	0
	24.VI.	3 ob + 1 s	2 s	2 un + 3 s	2 s	0
	29.VI.	2 s	2 un + 2 s + 1 ob	1 un + 1 s	2 x + 1 s	0
	5.VII.	0	1 un	2 un + 2 s	3 un + 1 s	0
	9.VII.	0	4 un	1 un	0	1

Internodium		II	III	IV	V
Länge in mm	1. VI.	30	15	10	3
	4. VI.	30,5 [1]	15,5	10	4
	7. VI.	30	18	11	5,5
	8. VI.	29 [1]	17 [1]	12	6,5
	12. VI.	30	18	15 [2]	10
	14. VI.	30	18,5 [1]	18	10,5
	17. VI.	30	18	18	13,5
	24. VI.	30,5	19	18	16,5

Anmerkung: Die Wurzeln wurden nach jeder Zählung entfernt.

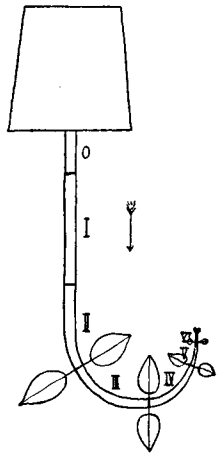
Auch in diesem Versuch gilt die Regel, daß die meisten Wurzeln von demjenigen Internodium produziert werden, das sich in der letzten Phase der großen Wachstumsperiode befindet. Das Internodium III hat nämlich in Summa 48 Wurzeln hervorgebracht, das Internodium II nur 39. Und dieses obwohl das letztere mehr als anderthalbmal so groß ist wie Internodium III und beide sich unter ähnlichen Bedingungen befanden (vgl. Fig. 37). Das Verhalten der Internodien I und II beleuchtet den vorher aufgestellten Satz, daß keine unmittelbare Beziehung zwischen der induzierenden Wirkung der Schwerkraft auf die Wurzelbildung und der Geotropismus herrscht. Denn sie sind nicht mehr krümmungsfähig und bilden doch fortwährend

[1] Die Schwankungen beruhen wohl auf Turgorfluktuationen.

[2] Das Internodium ist jetzt geotropisch gekrümmt (siehe Fig. 37 *b*).

Wurzeln. Als dritter Punkt ist aus dem vorliegenden Versuch hervorzuheben, daß die Schwerkraft gegen die Konvexität zu wirken hat und daß sie dabei siegreich ist, wie aus der ersten Tabelle hervorgeht. Sie hat dabei auch gegen eine Art von Morphästhesie zu kämpfen. Die Krümmung ist nämlich sehr schwach (siehe Fig. 37 *b*), und nach dem, was schon vorher hierüber gesagt wurde (S. 523), ist die innere Disposition in einem geraden Internodium harmonisch in bezug auf die vier Kanten des Stengels. Wahrscheinlich sind die ziemlich zahlreichen Wurzeln auf den Seitenkanten ein Ausdruck für diese ursprünglich harmonische Disposition, gegen die jetzt freilich eine geringe Krümmung und namentlich die Schwerkraft wirken.

Fig. 38.



Versuch (schematisch dargestellt) über Umkehrbarkeit der Schwerkraftinduktion.

Wie die Induktion zur Wurzelbildung bei Wiederherstellen der äußeren Bedingungen in ihrem normalen Zustande zurückgehen kann, so ist es auch möglich, sie ganz umzukehren. Dies gelingt z. B. bei der Schwerkraftwirkung, wie folgende Versuche zeigen.

Ein kräftiger, bewurzelter Steckling wurde mit dem Topf umgekehrt unter einer Glasglocke aufgehängt und der obere Teil um einen Kork von 40 mm Durchmesser gebogen (siehe Fig. 38). Anfang des Versuches: 22. VI. Es bildeten sich Wurzeln in folgender Weise.

Internodium		I	II	III	IV	V	VI
Wurzelproduktion	1. VII.	0	2	6 un.x	0	0	0
	6. VII.	1	5 un	2 un	0	0	0

Dann wurde (6. VII.) der Topf wieder aufrecht gestellt und die Wurzelbildung fortwährend beobachtet (die vorhandenen Wurzeln entfernt).

Internodium		0	I	II	III	IV	V
Wurzelproduktion	11. VII.	0	0	0	1 un	2ob.s.x	0
	21. VII.	0	0	3	3 un	6 un	6

Wir sehen, daß auch jetzt die Wurzeln auf der nach der Erde gekehrten Seite der Biegung gebildet werden. Lehrreich ist nament-

lich das Verhalten des dritten Internodiums. Das vierte Internodium hatte in der ersten Hälfte des Versuchs keine Wurzeln hervorgebracht. Dann kamen am 11. VII. zwei auf der oberen Konvexseite. Wahrscheinlich waren sie schon vor dem 6. VII. angelegt, aber erst jetzt sichtbar geworden. Die später gebildeten 6 Wurzeln an dem nämlichen Internodium saßen alle auf der unteren Seite. — In einem zweiten ähnlichen Versuch, wobei jedoch eine geotropische Krümmung durch inverses Aufhängen einer Pflanze hervorgerufen und beobachtet wurde, bekam ich dasselbe Resultat. — In diesen Experimenten findet eine völlige Umstimmung statt. Die Schwerkraftinduktion ist also labil und leicht umkehrbar. Entsprechende Ergebnisse sollte man bei mechanischer Biegung erwarten. Die Experimente sind schwieriger anzustellen. In zwei Versuchen wurde zuerst eine gebogene Stelle von ein paar ausgewachsenen Internodien beobachtet: Es bildeten sich Wurzeln an der unteren Konkavseite. Dann wurden sie wieder mechanisch gerade und senkrecht gestreckt. Jetzt bildeten sich ebenfalls Wurzeln an derselben Seite. Dies kann schwerlich eine Nachwirkung sein, denn die Versuche wurden 1 bis 2 Wochen fortgesetzt. Das Phänomen läßt sich besser so deuten, daß die frühere Konkavseite bei der Streckung eine Dehnung erfährt, während die vorherige Konvexseite zusammengepreßt wird. Es treten folglich ähnliche Verhältnisse wie bei einem primär gebogenen Sproß ein, und die soeben relatierte Wurzelbildung ist einer Art von Konvexwirkung gleichzusetzen. Leider wurde es versäumt, den umgekehrten Versuch anzustellen, wo also anfänglich die Konvexseite nach unten gekehrt wäre.

Das Wachstum gebogener Internodien.

Wir haben in der vorhergehenden Darstellung mehrmals die Frage aufgeworfen, ob etwa eine Beziehung zwischen Wachstum und Disposition eines Internodiums für Wurzelbildung bestünde. Es stellte sich dabei heraus, daß das Wachstum an sich (Streckungswachstum) die Disposition nicht näher bestimmen dürfte. Wir fanden nur, daß für gewöhnlich die sich in der letzten Phase der großen Wachstumsperiode befindenden Internodien hinsichtlich der Wurzelbildung besonders günstig gestimmt sind, während die jüngeren Internodien schwieriger oder überhaupt nicht dazu zu bringen sind, Wurzeln zu produzieren. Was die älteren, schon ausgewachsenen anbetrifft, so haben sie bekanntlich eine starke Disposition zur Wurzelproduktion, unter gewissen Bedingungen, wie bei Umbiegung und Verwundung,

reagieren aber die soeben genannten nächst jüngeren schneller und ausgiebiger. Worauf dieses beruhe, wurde bei Besprechung der betreffenden Experimente auseinander zu setzen versucht. Während also das absolute Wachstum weniger wichtig für unsere Frage wäre, ließe es sich hingegen vermuten, daß das relative Wachstum der Internodien etwas bedeute. Namentlich betreffend der gebogenen Internodien wäre es von Interesse, zu sehen, ob hier das Wachstum im Vergleich mit geraden Sproßteilen beschleunigt oder gehemmt würde. Bei der geotropischen Krümmung dürfte im allgemeinen eine Retardation des Gesamtwachstums stattfinden. Ich habe einige Versuche angestellt, um die Frage nach der mechanischen Biegung zu beantworten. Man kann die etwaige Geschwindigkeitsänderung des Wachstums nur vergleichsweise an verschiedenen Sprossen bestimmen, was natürlich die Genauigkeit der Werte sehr verringert, sofern man nicht mit einem großen Material arbeitet. Ich stellte nur einen einfachen und zur guten Beantwortung der Frage unzureichenden Versuch an. Vier Sprosse von derselben Linie, die etwa denselben Entwicklungsgrad hatten, wurden abgeschnitten und als Stecklinge unter einer Glasglocke in einen großen Sandtopf gebracht. Zwei wuchsen gerade und zwei wurden umgebogen. Ich will nicht die Zahlen anführen, weil sie natürlich recht illusorisch sind. Anfangs konnte keine erhebliche Verschiedenheit zwischen den gerade und den gebogen wachsenden Sprossen bemerkt werden. Erst eine über 7 und 14 Tage ausgedehnte Beobachtung zeigte, daß der gekrümmte Sproß allmählich in seinem Wachstum gehemmt wird. Jedenfalls erlangt ein gebogenes Internodium nicht die normale Länge. Diese Hemmung des Wachstums gebogener Internodien hängt wohl mit der sekundär eintretenden geotropischen Reizung zusammen. In den Zellen werden Fähigkeiten wachgerufen, Reaktionen ausgelöst, die wegen der äußeren mechanischen Verhältnisse nicht zu ihrem bezweckten Resultat kommen können. Da aber die Reizung fortwährend da ist, können die Zellen ihre alte Entwicklungsbahn nicht wieder einschlagen, und als Äußerung dieses gehemmten Entwicklungsganges, der jetzt mit Notwendigkeit ins Abnormale überschlägt, haben wir die mehrmals erwähnten anatomischen und morphologischen Eigentümlichkeiten gebogener Sprosse anzusehen. Das gehemmte Gesamtwachstum eines gebogenen Sproßteiles ist als ein Glied in dieser abnormen Entwicklungskette zu betrachten und demgemäß ist es unmöglich zu sagen, ob die Wurzelbildung unmittelbar oder nur mittelbar mit ihm zusammenhänge. Wohl zu bemerken ist, daß

wir es bei dem gehemmten Wachstum der gebogenen Sprosse mit einer Reizreaktion zu tun haben, nicht etwa darin die Folge einer einfachen Ernährungshemmung sehen. Zwar werden die Gefäßbündel bei dem Biegen ein bißchen deformiert, ich glaube aber nicht, daß diese Deformation eine bemerkenswertere Hemmung des Leitungsvermögens mit sich bringe. Was für Schaden die ins Abnorme übergehenden Reizreaktionen anstellen, ist dagegen nicht leicht zu sagen. Wenn aber eine Hemmung wirklich einträte, müßte man dies am besten an dem Wachstum des Spitzenteiles gewahr werden. Tatsächlich scheint aber dieses gar nicht beeinträchtigt zu werden. Ich habe im Gegenteil manchmal eine auffallend rasche Verlängerung der über der Biegungsstelle befindlichen Sproßspitze beobachtet. Man könnte sogar versucht sein, eine korrelative Beziehung zwischen dem Wachstum der einzelnen Internodien anzunehmen. Wenn man dennoch bei dem mechanischen Umbiegen von einer Hemmung spricht, so ist dies, außer in dem oben erwähnten unmittelbaren Sinn, in mehr morphästhetischer Weise oder derart aufzufassen, daß gewisse Stoffe wegen der abnormen Gestaltung des Stammes an Orten angesammelt oder in ihrer Wanderung retardiert werden, wo dies an einem geraden Stamm nicht vorzukommen braucht.

Feuchtigkeit, Wasser und Sauerstoff als Bedingungen.

In allen unsern Versuchen wurde als selbstverständliche Bedingung Feuchtigkeit mitgenommen. Es ist allbekannte Tatsache, daß die Wurzelbildung in hohem Grade von der Feuchtigkeit abhängig ist, obwohl die Empfindlichkeit verschiedener Gewächse in dieser Hinsicht recht verschieden sein kann. Wir wollen jetzt den Einfluß von Feuchtigkeit auf die Wurzelbildung von *Coleus*-Sprossen etwas näher untersuchen. Zuerst sei denn erwähnt, daß bei Umbiegung von Sprossen in trockener Luft keine oder nur wenige Wurzeln gebildet werden. Von einer sieben Internodien hohen Pflanze wurden das dritte bis siebente Internodium in einem Kreis gebogen. Die Pflanze wurde auf einen mit Glaswänden versehenen Balkon des Heidelberger Institutes plaziert. Die Luft ist hier bei reicher Besonnung und recht hoher Temperatur ziemlich trocken. Es bildeten sich in 15 Tagen keine Wurzeln; das dritte und vierte Internodium waren angeschwollen.

Meistens dürften sich einige Anlagen bilden, obwohl sie nicht zum Vorschein kommen. In einem andern Versuch wurden von

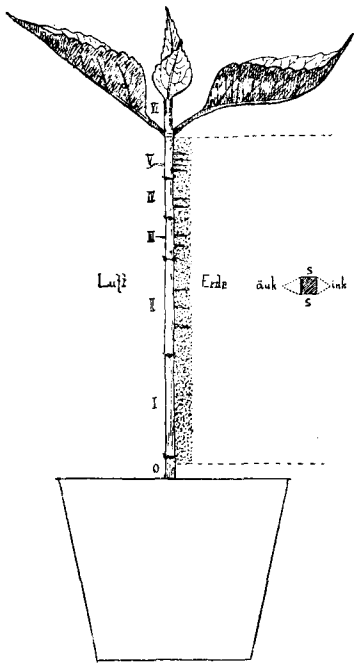
einem sieben Internodien langen Sproß (bewurzelter Steckling) die fünf obersten Internodien gebogen. Auf dem Balkon bildeten sich in 12 Tagen keine Wurzeln. Auch hier waren das dritte und vierte Internodium stark angeschwollen und, wie Messungen ergaben, in ihrem Wachstum sehr gehemmt. In diesem Zustand wurde die Pflanze unter einer Glasglocke in das Warmzimmer des Gewächshauses gebracht (Temperatur 25—35° C.). Es kamen jetzt in 22 Tagen an dem vierten Internodium 13, an dem fünften Internodium 11 Wurzeln hervor; an den übrigen nichts. Diese verhältnismäßig wenigen Wurzeln (man vergleiche die von Anfang an in feuchter Luft angestellten Versuche) kann man sowohl von in der Balkonluft gebildeten unsichtbaren Anlagen, wie von einer erst in der feuchten Luft zur Sichtbarkeit erlangten Schwerkraftinduktion ableiten. Jedenfalls wurde die Reaktionsfähigkeit der gebogenen Internodien hinsichtlich der Wurzelproduktion in der trockenen Luft fast verdorben. Die Biegung war in dem erwähnten Versuch während des Aufenthaltes in der trockenen Luft durch anatomische Veränderungen fixiert worden, so daß sich der Sproß an der gebogenen Stelle, wenn nachher der Verband weggenommen wurde, nicht wieder aufkrümmte. Wir können daher aus dem Versuch ableiten, daß die empfindliche Periode, wo also die Disposition zur Wurzelbildung sehr günstig ist, mit der Zeitdauer der als Reizfolge eintretenden inneren Veränderungen und äußeren Deformationen zusammen fällt. Sind die allgemeinen äußeren Bedingungen während dieser Periode ungeeignet, so hat das gebogene Internodium die Zeit ihrer besten Disposition verpaßt, und was nachher zurückbleibt, ist nur die schwache und allmählich abklingende Reizung, die kontinuierlich von der Schwerkraft ausgeht und die wir vorher verfolgt haben (S. 556).

Auch wenn man die Disposition in anderer Weise günstiger zu stimmen sucht, erzielt man bei einem derartig gebogenen Sproßstück, für welches die günstigste Zeit schon vorbei ist, nur sporadisch hervortretende Wurzeln. Ich versuchte es z. B. einmal mit Abschneiden des Sprosses und seine Plazierung in feuchten Sand, wobei von einer ähnlichen Überlegung ausgegangen wurde, wie in dem S. 528 beschriebenen Versuch. Es bildeten sich aber bei einer Versuchsdauer von fast einem Monat nur ganz wenige Wurzeln, obwohl der Sproß sehr kräftig und reich beblättert war.

Die Feuchtigkeit stellt nicht nur eine allgemeine Vorbedingung für alle andern Experimente über Wurzelbildung dar, sondern tritt auch selbst als wichtiger Reiz und Ursache auf. An geraden, gut

bewurzelten Stengeln gelingt es im allgemeinen nicht, durch Erhöhung der Luftfeuchtigkeit Wurzelbildung an den oberirdischen Internodien hervorzurufen. Auch durch Umwickeln eines geraden, senkrecht stehenden Internodiums mit nassem Filtrierpapier gelingt es nicht, Wurzeln hervorzulocken. Man muß zu diesem Zwecke etwas energischere Mittel anwenden, oder auch von vornherein, z. B. durch Verwundung, Umbiegung, Entwurzelung eines Sprosses, die innere Disposition günstig stimmen. Ich stellte einen Versuch in der Weise an, daß die eine Seitenfläche eines geraden, größtenteils entblätterten Stengels in Kontakt mit feuchter Erde kam (vgl. Fig. 39*a*, *b*). Das Pflänzchen war gut bewurzelt und die Epidermis an der einen Seitenfläche zweier Internodien (III, IV) abgeschabt. Der Versuch macht eine Fortsetzung des S. 540 geschilderten aus. Es hatten sich vorher 9 bzw. 2 Wurzeln an den Internodien IV und III gebildet und außerdem 9 an dem darüber befindlichen Internodium V. Bei der soeben geschilderten Versuchsanstellung traten nunmehr Wurzeln in folgender Zahl und Lage (vgl. Fig. 39*b*) auf.

Fig. 39.



Versuch über einseitige Einwirkung von feuchter Erde.

Anfang: 26. VI.

Internodium		I	II	III	IV	V	VI
Wurzelproduktion	29. VI.	0	3 in.k	2 in.k + 1 äu.k	2 in.k	4 in.k + 1 äu.k	0
	8. VII.	0	1 in + 2 s	1 s	2 in	1 in	0

Die große Mehrzahl der Wurzeln bilden sich also an der inneren, d. h. in Kontakt mit der feuchten Erde befindlichen Seite oder Kante. Ohne Zweifel wirkt hier die feuchte Erde als lokaler Reiz, aber wahrscheinlich bedurfte es der durch den Wundreiz erhöhten Disposition, um überhaupt eine sichtbare Reaktion hervorzurufen. Das erwähnte

Experiment kann also Veranlassung geben, über das Problem der inneren Disposition von einer neuen Seite nachzudenken. Was wir in dieser Abhandlung mit Disposition oder Stimmung verstehen, ist in gewissen Fällen schon an sich ein Reizzustand. Denn wenn ein Internodium besser disponiert ist als ein anderes, so heißt dieses, daß bei ihm etwas Neues hinzukommt, das es in einen reaktionsfähigen Zustand bringt. Und dieses Neue kann in vielen Fällen als der Folgezustand einer Reizung definiert werden. Dies ist der Fall bei gekrümmten und verwundeten Internodien. In andern Fällen ist die Disposition mehr a priori, indem sie durch den inneren ontogenetischen Zustand bestimmt wird; und es ist vielleicht nicht rätlich, auch hier von einem Reizzustand zu sprechen. Um die Wurzelproduktion wirklich hervorzurufen, genügt nicht nur ein Moment, sondern wenigstens zwei müssen zusammenwirken, und von diesen zweien betrifft das eine die innere Disposition, das andere die äußeren Bedingungen.

Ein treffliches Beispiel dieses Satzes gaben die oben angeführten Versuche über Biegung in trockener Luft. Denn hier war die innere Disposition da, aber die äußeren Bedingungen fehlten (hier Feuchtigkeit). Umgekehrt haben wir im Vorherigen mehrmals Fälle kennen gelernt, wo die Bedingungen da sind, aber die Disposition fehlt (z. B. junge Internodien in den ersten Wachstumsphasen). Die Anlage von Wurzeln an den Internodien ist also (bei *Coleus*) kein ontogenetischer Prozeß, der ganz von inneren Verhältnissen, Disposition, abhängt (in den Knoten pflegen auch in dem normalen Entwicklungsgang Wurzelanlagen gebildet zu werden; vgl. auch *Salix*-Triebe). Sie gehört in eminentem Grade zu denjenigen morphologischen Vorgängen, die durch eine lebhafte Wechselwirkung zwischen Außenwelt und Innenwelt der Pflanze zustande kommen.

Die Schwierigkeit, eine dergleichen Reaktion zu beherrschen, besteht darin, die innere Disposition zu bewältigen; während wir die äußeren Bedingungen völlig in unsern Händen haben. Als ein Mittel, außer den oben genannten, die innere Disposition günstig zu stimmen, haben wir das sukzessive Entfernen gebildeter Wurzeln kennen gelernt; denn dadurch greift die innere Störung, welche die Pflanze durch Produktion von Wurzeln zu beseitigen sucht, immer weiter um sich, die jüngeren Internodien werden durch eine Art von Reiz, der den ontogenetischen Auslösungsfaktoren ähnelt, schneller als normal in einen reaktionsfähigen Zustand gebracht.

Das Hervorlocken von Wurzeln an der einen Seite disponierter

Internodien durch einseitiges Einwirken von Feuchtigkeit oder Wasser gelingt selbstverständlich nur, wenn das Internodium sonst von recht trockener Luft umgeben ist. Versuche, die unter einer Glasglocke angestellt wurden, und wobei der (gebogene) Sproß an einer Seite in Kontakt mit nassem Fließpapier gebracht wurde, geben daher nicht immer besonders deutliche Ergebnisse, obwohl allerdings einige Wurzeln an Orten, wo sie sich sonst weniger häufig bilden, z. B. auf der oberen Seite gekrümmter Internodien, hervorgelockt werden können. — Noch ein paar theoretische Bemerkungen: Falls wir zwischen Reiz und Ursache in SCHOPENHAUERschem Sinne unterscheiden, so leuchtet ein, daß das Wasser und die Feuchtigkeit meistens wahre Ursachen sind. Sie sind in dieser Hinsicht dem inneren Nahrungsstrom gleich zu setzen (vgl. S. 543). Daneben dürfte es berechtigt sein anzunehmen, daß das Wasser auch als Reiz wirke, indem ja chemische Reaktionen durch Konzentrationsverschiebungen ihre Richtung und Geschwindigkeit ändern. — Im allgemeinen herrscht wohl die Ansicht, daß Wasser ein sehr wichtiger Faktor für die Wurzelbildung wäre. Ich verweise auf die betreffenden Ausführungen in KLEBS »Willkürlichen Entwicklungsänderungen bei Pflanzen«. Diese Ansicht ist sicher ganz zutreffend, allerdings ist dabei nicht die bedeutende Rolle der inneren Disposition zu vergessen. Meine Auffassung über diese Dinge, zu der mich die Experimente geführt haben, dürfte aus dem vorher in dieser Abhandlung Angeführten hinreichend begründet sein und einige ergänzende Bemerkungen werden wir unten bei Besprechung der Polarität hinzufügen.

Pflanzen, welche eine ausgesprochene Fähigkeit besitzen, von oberirdischen Stammteilen Wurzeln zu produzieren, pflegen im allgemeinen Bewohner feuchter Standorte zu sein. Dies dürfte der Fall sein mit meiner *Coleus*-Art (zwei andere von mir untersuchte, mehr xerophile, behaarte *Coleus*-Arten, *Coleus arabicus* und *C. Pfitzneri*, besitzen die Fähigkeit zur gleichen Wurzelbildung in sehr unbedeutendem Grade) und GOEBEL erwähnt in seiner »Experimentellen Morphologie« (S. 171), daß *Veronica Beccabunga*, *Myosotis palustris*, *Cardamine pratensis* u. a., wenn man sie unter einer Glasglocke in feuchter Luft kultiviert, an den oberirdischen Teilen Wurzeln in großer Menge produzieren. Auch bei *Coleus* beobachtet man bei langer Kultur jüngerer Individuen in einem feuchtwarmen Raum Wurzelbildung an den unteren Internodien sowohl des Hauptsprosses wie der Achselsprosse und an den Knoten. Ob man diese Wurzelbildung als eine besonders zweckmäßige ansehen soll, ist doch, scheint es mir, recht

zweifelhaft. Ich stelle mir vor, daß diese reiche Wurzelproduktion wenigstens z. T. rein sekundär dadurch entsteht, daß die Stengelteile usw. sehr viel Wasser in sich aufnehmen: die Epidermis ist sehr durchlässig (vgl. S. 540). Und ein innerer Wasserreichtum scheint im allgemeinen die Fähigkeit zur Bildung von Adventivwurzeln oder -knospen mit sich zu bringen (vgl. Succulenten, Kakteen). Diese ausgesprochene Vermehrungslebhaftigkeit bei großem Wasserreichtum kann, wenn man so will, als eine allgemeine organische Zweckmäßigkeit betrachtet werden, denn das Wasser ist ja das Medium, dessen die Pflanzen am meisten bedürftig sind. Eine andere Sache ist es, ob diese allgemeine Zweckmäßigkeit auch in den besonderen Fällen immer als eine ökonomische Anpassung hervortritt.

Eine ganz allgemeine Bedingung, neben der Feuchtigkeit und dem Wasser, stellt der Sauerstoff, oder im allgemeinen die atmosphärische Luft dar. Nur wenige Wurzeln und pflanzliche Organe überhaupt vermögen ohne Sauerstoff zu wachsen; die *Coleus*-Wurzeln gehören diesen Ausnahmen nicht an, sie brauchen den Sauerstoff, um hervorkommen und wachsen zu können. Wenigstens interpretiere ich in dieser Weise einige Versuche über die Wurzelbildung an untergetauchten Sproßteilen. Wenn man nämlich einen abgeschnittenen Sproß mit seinem unteren Teile in Wasser versetzt, so bilden sich nicht etwa die meisten Wurzeln an dem basalen Internodium, sondern an einer 1—2 cm unter der Wasseroberfläche bzw. in derem Plan liegenden Zone. Ich will einige Beispiele anführen. Ein beblätterter, fünf Internodien langer Sproß wurde so plaziert, daß die Wasseroberfläche am Anfang des zweiten Internodiums stand (Basis wird, wie immer, mit 0 bezeichnet). Es bildeten sich in 9 Tagen 5 lange Wurzeln an der Wasseroberfläche (also an dem Knoten), außerdem 32 kleine (1—3 mm) Wurzeln an dem ganzen ersten Internodium, dagegen an der Basis keine. In einem andern in KNOPscher Nährlösung vorgenommenen Versuch war das Ergebnis noch deutlicher, indem hier alle Wurzeln an der oberen Hälfte des untergetauchten Internodiums I standen. Ich kann mir dieses Phänomen in keiner andern Weise deuten, als daß der Sauerstoffgehalt des Wassers in den oberen Schichten größer als in den unteren ist[1]). Die Verschiedenheit des Mediums würde dann in ähnlicher Weise wie bei den Versuchen über Feuchtigkeit die innere Disposition (die wenig-

[1]) Vgl. die ähnlichen Angaben von VÖCHTING, Organbildung. Bd. I. 1878, S. 131 ff., und KÜSTER, Jahrb. f. wiss. Botanik. 1904. S. 279.

stens nicht schwächer an der Basis wie in dem ersten Internodium ist) zu einem verschiedenen Grade von Aktivität veranlassen, welche Erklärung durch die vorher erwähnte Tatsache, daß die Epidermis sehr permeabel ist, unterstützt wird.

Andern stofflichen Bedingungen gegenüber ist die Wurzelbildung nicht so empfindlich. Ich habe Versuche mit $^1/_{100}$ N-Lösungen verschiedener Nährsalze angestellt. Viele und lange Wurzeln bilden sich an gebogenen Sprossen in KNOPscher Nährlösung, sowie in $^1/_{100}$ N $Ca(NO_3)_2$ und $^1/_{100}$ N $MgSO_4$. Auch in $^1/_{100}$ N KCl wurden viele Wurzeln produziert, sie waren aber auffallend kurz (1—2 mm) und stumpf[1]). Sogar in $^1/_{100}$ N Na_2HPO_4 bilden gebogene Internodien Wurzeln, obwohl die Blätter sterben.

Polaritätserscheinungen.

Wir sind zu der letzten Phase unserer Untersuchungen angelangt, nämlich zur Besprechung einer Anzahl Versuche, die im Hinblick auf die Polaritätsverhältnisse angestellt wurden. Ich hatte zwar gar nicht die Absicht, das Polaritätsproblem näher anzugreifen, es schien mir aber der Vollständigkeit halber geboten, auch in dieser Hinsicht mein Material zu prüfen, und möglicherweise können die Ergebnisse ein klein wenig zur Klärung dieses vielumstrittenen und noch recht dunkeln Problems beitragen.

Ein gerader, in feuchter Luft aufgehängter Sproß bildet Wurzeln an seiner Basis, während die oberen Achselsprossen, wenn der Hauptsproß abgeschnitten wurde, in ihrer Entwicklung den unteren vorauseilen. Ausnahmen kommen doch vor, und ebenso pflegen sich umgekehrt aufgehängte Sprosse nicht immer normal polar zu verhalten (vgl. hierzu VÖCHTING, Über Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. Botan. Zeitung, 1906). In der Regel läßt sich aber an geraden Sprossen keine Umkehrung der Polarität beobachten. Daß die Disposition zur Wurzelbildung an der Basis weit stärker ist als an der Spitze, wird bei jeder Versuchsanstellung bewiesen; sogar wenn man mit Absicht die äußeren Bedingungen bei der nach unten gekehrten Sproßspitze, z. B. durch feuchten Sand, viel günstiger als

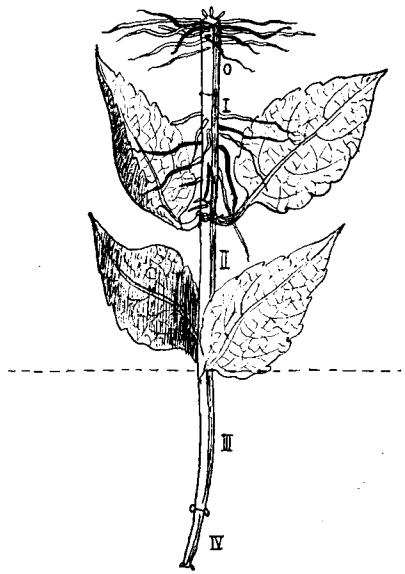
[1]) Vgl. LUNDEGÅRDH, Über die Permeabilität der Wurzelspitzen von *Vicia faba* unter verschiedenen äußeren Bedingungen. Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar. Bd. 47. No. 3. 1911. p. 162. Die Wurzeln von *Vicia faba* sind sonst empfindlicher. So wuchsen sie z. B. schlecht in $^1/_{100}$ N $MgSO_4$ (a. a. O. S. 165), während die *Coleus*-Wurzeln in dieser Lösung auffallend gut gediehen.

an der nach oben gekehrten Basis macht, kommt die Polarität, die äußeren gegenwirkenden Verhältnisse überwindend, deutlich zum Ausdruck. In Fig. 40 ist ein derartiger Versuch abgebildet. Der Vegetationspunkt wurde entfernt. Nach einiger Zeit hatten sich Wurzeln laut folgender Tabelle gebildet.

Internodium	0	I	II	III	IV
Zahl der Wurzeln	16	16	8	0	0

Ein anderer Versuch wurde in folgender Weise angestellt. Von einem Sproß wurden die jüngsten und ältesten Blätter entfernt, so daß nur ein paar in der Mitte übrig blieben. Die jüngsten zwei oder drei Internodien wurden mit feuchtem Sand umgeben, was in der Weise erreicht wurde, daß man die Sproßspitze von unten her durch das Loch in einen mit Sand gefüllten Blumentopf hineinführte. Der Topf wurde im Gewächshaus aufgehängt und fleißig bewässert. Der untere Teil des Sprosses blieb also in der Luft. Nach 2 Wochen wurde .der Spitzenteil untersucht: Es waren keine Wurzeln vorhanden. Die Wasseraufnahme konnte nur unvollständig durch die jüngsten Internodien geschehen: Die Blätter waren fast dauernd etwas welk, dessenungeachtet wirkte dies keineswegs als teleologische Ursache. Die innere Disposition ließ sich also hier nicht umändern oder wenigstens etwas günstiger stimmen.

Fig. 40.



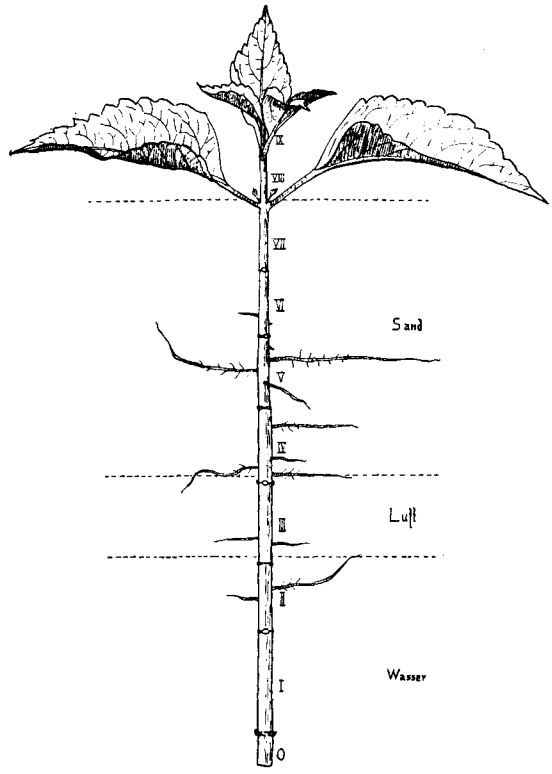
Versuch mit einem umgekehrt in Sand gesetzten Sproß.

Es wurden mehrere Versuche angestellt, in denen ein gerader Sproß der Einwirkung eines heterogenen Mediums ausgesetzt wurde.

Ein recht langer Sproß wurde durch einen mit feuchtem Sand versehenen Blumentopf gezogen, so daß der untere Teil in ein Gefäß mit Wasser tauchte. Der Stamm war somit der Einwirkung drei verschiedener Medien ausgesetzt (vgl. Fig. 41): Unten Wasser,

dann (feuchte) Luft, dann feuchter Sand, dann wiederum (Gewächshaus-)Luft. Die Wurzelbildung an diesem Sproß wurde nunmehr untersucht. Anfang: 7. VI. Am 15. VI. waren Wurzelanlagen an

Fig. 41.



Versuch über die Einwirkung verschiedener Medien.

dem in Sand befindlichen Teil und 7 kleine Wurzeln an der Basis zu sehen. Dann wurde die Basis abgeschnitten. Am 20. VI. hatten sich Wurzeln in folgender Weise gebildet:

Internodium	0	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Zahl der Wurzeln	0	0	0	2	6 1–2,5 mm	6 2–5,5 mm	2 1–5 mm	0	0	0	0

Diese Wurzeln wurden entfernt und der Sproß oben bis zum Vegetationspunkt in Sand eingehüllt. Die untere Grenze für die Sandschicht ging jetzt bei dem achten Internodium; der Sproß war

nämlich nicht unerheblich gewachsen. In der Folgezeit wurden Wurzeln nach folgender Tabelle gebildet.

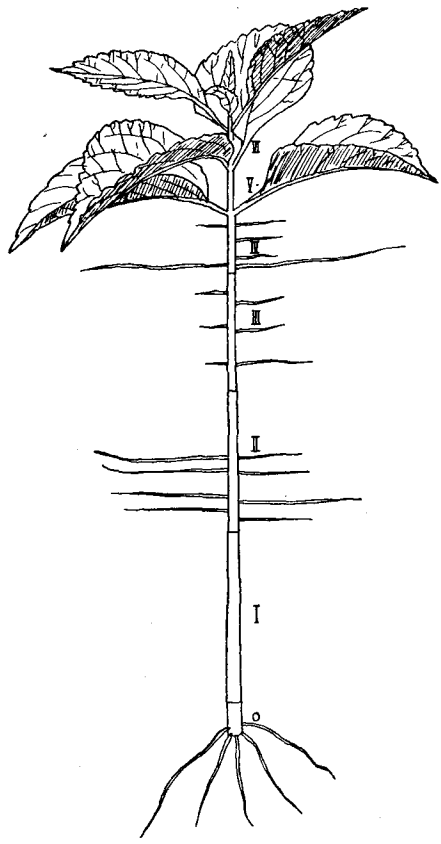
Internodium		0		II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Zahl der Wurzeln	26. VI.	0	0	0	0	3	1	1	0	2	0	0	0
	3. VII.	0	0	0	0	0	0	0	1	4	7	5	0
	9. VII.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0

Die Internodienlänge am Ende des Versuchs geht aus folgendem hervor.

Internodium		VII	VIII	IX	X	XI
Länge in mm	3. VII.	14	12	16	26	9
	9. VII.	14	12	17	27	17

Aus dem Versuch geht ohne weiteres hervor, daß von den drei Medien der feuchte Sand das günstigste ist[1]). Dies ist auch erklärlich, denn die zwei notwendigen Bedingungen, Feuchtigkeit und Sauerstoff, kommen hier vereint zur vollen Geltung. Daß dem Sande auch eine mechanische Bedeutung zukomme, glaube ich nicht. Mit unserer Versuchsanstellung gelingt es an einem gerade wachsenden Sproß Wurzeln an jungen, in der letzten Phase des Wachstums befindlichen Internodien hervorzulocken. Dies gelingt aber nicht sogleich, sondern man beobachtet auch hier, ähnlich wie bei den gebogenen Sprossen, eine Wanderung der maximalen Wurzelproduktion von der Basis nach der Spitze. Noch ein Beispiel

Fig. 42.



Versuch über die Einwirkung einer heterogenen Umgebung.

[1]) Vgl. VÖCHTING, Botan. Ztg. 1906. S. 119.

derselben Erscheinung gibt folgender, in ähnlicher Weise wie der vorhergehende angestellte Versuch (vgl. Fig. 42).

Anfang: 7. VI.

Internodium		0	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Wurzelproduktion	20. VI.	12 (10–55 mm)	0	8 (3–25 mm)	5 (3–10 mm)	6 (5–30 mm)	1	0	0	—
	27. VI.	5	0	6	9	7	6	2	0	—
	3. VII.	4	1	1	2	3	3	8	10	—
	9. VII.	0	0	2	3	1	0	9	17	4

Anmerkung: Schon am 15. VI. waren 7 Wurzeln an der Basis, im übrigen keine hervorgekommen. Die Doppelstriche in der Tabelle bedeuten die jedesmalige (wegen des Wachstums versetzte) untere Grenze zwischen Sand und Luft.

Das Wachstum wird aus folgender Tabelle ersichtlich.

Internodium		II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Länge in mm	20. VI.	33	26	14	9	10	3	—
	27. VI.	33	26	14	9	25	19	—
	3. VII.	33	26	14	10	25	32	9
	9. VII.	34	26	14	10	26	32	32

Es gelang in diesen Versuchen nicht, die Produktion von Wurzeln an ganz so jungen Internodien wie in den S. 550 f. beschriebenen Versuchen mit gebogenen Sprossen hervorzurufen, was schon den äußeren Umständen zugeschrieben werden kann. Denn wegen des schnellen Wachstums der jüngsten Internodien war es schwierig zu verhindern, daß sie dann und wann aus dem Sand emporgewachsen waren. Die innere Disposition der jungen Internodien wird wohl auch in diesen Versuchen allmählich verbessert, was natürlich z. T. auf deren rein ontogenetischem Alter beruht, z. T. aber auf eine Art Wellenbewegung eines inneren Reizes zurückzuführen ist (vgl. S. 552).

Die maximale Produktion von Wurzeln wird bei unserer Versuchsanstellung an einer mittleren oder oberen Zone des Sprosses erreicht, weil die äußeren Bedingungen hier am günstigsten waren[1]). Zu einem geringeren Teil dürfte die erwähnte Dispositionswelle mitwirken. Eine »Umkehrung« der normalen Polarität beweisen die Versuche natürlich nicht. Es hat sich nur darum gehandelt, die äußeren Bedingungen am oberen Teil auf Kosten des unteren Teiles

[1]) Dasselbe Ergebnis wurde auch in andern, hier nicht mitgeteilten Versuchen erhalten.

des Sprosses zu begünstigen. Unsere obigen und noch mehr die S. 550 ff. beschriebenen Versuche zeigen aber, daß die Disposition auch in den jüngeren Internodien vorhanden ist, oder, wie wir die Sache gedeutet haben, darin durch sukzessives Entfernen der zuerst basal gebildeten Wurzeln hervorgerufen werden kann, daß sie aber normal schon deshalb nicht sichtbar wird, weil die basalen Internodien a priori einen Vorsprung haben und der Reiz zur Wurzelbildung verschwindet, wenn hinreichend viel Wurzeln an der Basis gebildet sind. Dieser Vorsprung der basalen Internodien ist eben was man manchmal z. B. im Hinblick auf die Wurzelbildung, welchen Fall wir hier ausschließlich betrachten, unter den Begriff Polarität führt. Eine nähere Überlegung der Probleme, die mit Polaritätserscheinungen im Pflanzenreich zusammenhängen, unter Rücksichtnahme auf die im vorhergehenden beschriebenen Versuche mit *Coleus*, zeigt aber, daß der gebräuchliche Begriff Polarität nicht einheitlich ist. Nach meiner Meinung kann und soll man schon vom experimentell-morphologischen Standpunkt darin zwei Dinge auseinander halten. Da es nicht meine Absicht ist, hier das Polaritätsproblem in seinem ganzen Umfange zu behandeln, will ich mich auf mein eigenes Material beschränken.

Von Polarität spricht man ja im allgemeinen, wenn es sich um einen dualen Gegensatz an einem Organ oder einem ganzen Organismus handelt. Der Begriff ist vorwiegend morphologisch, es handelt sich um die formale Reaktionsweise. Ein solcher Gegensatz zwischen »vorn« und »hinten«, »oben« und »unten« kann natürlich kausal in sehr verschiedener Weise zustande kommen. Kennen wir doch ähnliche Erscheinungen schon in der anorganischen Natur. Der Fehler bei der Behandlung des Gegenstandes an den Organismen ist, daß man eben diese einfache Tatsache übersehen hat, daß es eigentlich sehr verschiedene Fälle oder Arten von Polarität gibt. Bei *Coleus* und in ähnlichen Fällen kommt eine Art von Polarität an normalen, geraden Sprossen dadurch zustande, daß die innere Disposition zur Wurzelbildung, wenn man sich von der Spitze nach der Basis bewegt, eine kontinuierliche Veränderung erfährt, d. h. eine Zunahme findet bis zu einer gewissen Grenze statt. Die Disposition und ihre Zunahme ist eine ontogenetisch bestimmte Eigenschaft. Dieses meinen wir mit dem Epitheton »a priori«. Diese gradweise Dispositionsverschiedenheit kommt dadurch zustande, daß das Wachstum apikal ist und auch die innere Ausbildung der Internodien von der Spitze gegen die Basis fortschreitet, so daß die Disposition erst bei einem gewissen Alter des Internodiums merkbar wird, um dann

stärker zu werden. Die durch die gradweise Dispositionsverschiedenheit entstandene Polarität braucht daher gar nicht zu bedeuten, daß auch die embryonalen, in einer homogenen Umgebung sitzenden Zellen in irgendeiner Hinsicht polar konstruiert wären.

Die Art der Verteilung der inneren Disposition eines *Coleus*-Sprosses läßt sich, wie wir im vorhergehenden gelernt haben, verändern. Nämlich durch verschiedene Eingriffe, wie Verwundung und mechanisches Biegen. Man kann durch Umbiegen sehr leicht einen Sproß veranlassen, aus inneren Gründen mehr Wurzeln an der Mitte als an der Basis zu produzieren, und sogar eine zeitliche Bevorzugung jüngerer Internodien läßt sich unter diesen Umständen beobachten. Insofern man also mit Polarität diese Art der Verteilung der inneren Disposition meint, läßt sie sich leicht umkehren. Nun ist aber das Problem durch diese Konklusion keineswegs erledigt. Es gibt in unserm *Coleus*-Stamm noch eine andere Art von Polarität.

Auf diese Tatsache kann man kommen, wenn man die Zeitlichkeit der Wurzelproduktion beachtet. Es ist nämlich so, wie wir es vorhin erwähnt haben, daß die morphologisch unteren Partien einen Vorsprung haben vor den jüngeren. Dieser Vorsprung kann zwar ebenfalls auf günstigere Disposition zurückgeführt werden, aber er steht meistens in keinem Verhältnis zur Quantität der Wurzelproduktion. Ferner wird der unsichtbare, weil in einer inneren Gradverschiedenheit liegende, Gegensatz zwischen Spitze und Basis an einem Sproßstück nicht aufgehoben durch die künstlich verursachte Dispositionsveränderung. Ich kann zwar ein Sproßstück dazu veranlassen, unter gleichartigen Bedingungen mehr und sogar früher Wurzeln an der Mitte als an der Basis zu bilden, es gelingt mir aber nicht, sie auf andere Eigenschaften des Sproßstückes zu überführen. Denn eine durch Verwundung oder Biegung verursachte Dispositionsänderung ist immer, auch wenn sie auf die angrenzenden Internodien übergreift, lokalisiert, und es ist nicht möglich, die Eigenschaften eines längeren Sproßstückes ganz umzukehren, so daß jetzt der frühere Spitzenteil Basis wird. Dies ersieht man daraus, daß an einem an der Mitte umgebogenen Trieb die Sproßspitze nicht ihr Wachstum zugunsten der Achseltriebe an der Biegungsstelle einstellt. Dieser und ähnliche Fälle lehren, daß die Polarität doch eigentlich nicht umgekehrt wird, obwohl dies Verhalten der Disposition die Reaktion verschleiert und unklar macht.

Durch die lokale Dispositionsänderung wird zwar der vorher einheitliche Gegensatz zwischen Spitze und Basis des normalen Sprosses

aufgehoben. Aber an den entstandenen kleineren Zonen tritt derselbe Gegensatz wieder hervor. Worauf beruht nun dieses? Nach meiner Meinung darauf, daß Disposition in unserer Definition und Polarität im engeren und eigentlichen Sinn zwei verschiedene Dinge sind. Die normalen Dispositionsverhältnisse, die sich ebenfalls in einem Gegensatz zwischen Spitze und Basis äußern, können durch äußere Eingriffe umgekehrt werden. Denken wir an einen in einem Kreis gebogenen Sproß, z. B. den in Fig. 8 abgebildeten schönen Fall. Die meisten Wurzeln bilden sich an dem dritten, vierten und fünften Internodium, und wir haben mehrmals die Tatsache hervorgehoben, daß bei dergleichen Eingriffen wie Biegung und Verwundung die sich in der letzten Phase des Wachstums befindenden Internodien besonders stark begünstigt werden, so daß sie früher und mehr Wurzeln als die Basis bilden. Dabei ist allerdings zu bemerken, daß die Wurzeln an der Basis, obwohl sie weniger sind, doch dichter sitzen. Ich schreibe aber diesen Umstand dem Wundreiz zu, denn dieser begünstigt, wie wir gesehen haben, die Wurzelproduktion. Auch die im vorherigen erwähnten Klinostatversuche (s. S. 520ff.) beweisen die Begünstigung des gebogenen Internodiums gegenüber der Basis. Bei der Deutung der Experimente mit gebogenen Sprossen ist nun auf mehrere Umstände Rücksicht zu nehmen, die wir in der vorhergehenden Darstellung an verschiedenen Stellen erwähnt haben. Die innere Disposition wird sicher geändert. Diese Änderung hat selbstverständlich gegen eine vorhandene normale Disposition zu wirken. Sie kann als ein Reizvorgang aufgefaßt werden, durch welchen abnorme stoffliche Ansammlungen und anatomische Neubildungen sowie Rückbildungen vor sich gehen. Es ist also sehr wohl möglich, daß ein derartig gebogenes Internodium die Dispositionsänderung dauerhaft machen kann. Nach meiner Ansicht wird nun aber durch diese Änderungen und Umstimmungen nichts an der eigentlichen Polarität geändert. Die eigentliche Polarität dürfte nämlich in einer durch die ontogenetische Entwicklung bestimmten Neigung, die Stoffe in gewisser Richtung zu leiten, begründet sein. Sie ist mit andern Worten eine besondere Seite des Korrelationsphänomens. Bei unsern Experimenten ist die Richtung des Saftstromes nicht umgekehrt worden. Es handelt sich überall nur um Hemmungen oder eine Andeutung zur Plurivalenz des vorher bivalenten Sprosses, wenn ich mich so ausdrücken darf. Die Umbiegungsstelle bekommt Analogie mit dem Nodus an einer schwingenden Saite. Diese Aufteilung des vorher homogenen polaren Bezirkes kommt durch die lokale Ver-

stärkung der natürlichen Disposition zustande (wir betrachten fortwährend nur die Wurzelneubildung). Und dabei dürfte es sich nicht um eine einfache Hemmung des Stoffwanderungsstromes, ähnlich wie bei einer Ringelung oder einem allseitigen mechanischen Druck, handeln, sondern es kommen sicher andere durch das Biegen mittelbar oder unmittelbar verursachte Umstände, die wie Reizvorgänge erscheinen, mit in Betracht (vgl. S. 526, 559).

Es scheint mir wichtig, die Disposition und die eigentliche Polarität auseinanderzuhalten. Denn mehrere Angaben über angebliche Umkehrung der Polarität sind auf bloße Dispositionsänderungen zurückzuführen. Anderseits wurde vielfach fälschlich eine Identität zwischen dem kontinuierlichen Dispositionsfall in einem Sproß, wenn man von der Basis zur Spitze geht, und der Polarität behauptet.

Eine Umkehrung der echten Polarität wäre erzielt, wenn man ein Internodium nicht nur veranlassen könnte, die Stoffe in umgekehrter Richtung zu leiten, sondern sich auch innerlich so zu verändern, daß die Stoffleitung in dieser neuen Richtung leichter ginge als in der alten. Man kann sich nunmehr fragen: Worauf beruht diese Festheit der echten Polarität; an welchen Eigenschaften des Substrates ist sie gebunden? Das ist allerdings eine Frage, deren Beantwortung ganz außer dem Rahmen unserer gegenwärtigen Aufgabe liegt. Da es aber für die richtige Auffassung der bisher vorgeführten Gedankengänge von Wichtigkeit ist, will ich die Vermutung aussprechen, daß die echte Polarität an strukturelle Eigenschaften der leitenden Gewebe des Stammes gebunden ist, und dann muß ich außerdem in Kürze ausführen, weshalb ich diese Eigenschaften als ausgesprochen ontogenetisch entstanden ansehe; denn hier liegt ein wichtiger Differenzpunkt zwischen verschiedenen Forschern vor.

Die echte Polarität ist, wie gesagt, meiner Ansicht nach eine Beschaffenheit des leitenden Gewebesystems. Ich stelle mir nämlich vor, daß die Oberflächen, Tüpfeln usw. der Zellwände eine derartige Struktur besitzen, daß der Transport von Nahrungs- und Produktionsstoffen in einer Richtung leichter als in der entgegengesetzten stattfindet. Diese Beschaffenheit der leitenden Zellen (die vielleicht in so minutiösen Strukturverschiedenheiten liegt, daß wir es gar nicht beobachten können, und wobei möglicherweise auch andere Bestandteile der Zelle mit beteiligt sind) scheint mir nun sehr wohl als ein ontogenetisches Phänomen betrachtet werden zu können, ja eine andere Erklärungsweise würde mir unwahrscheinlich und sogar falsch

vorkommen. Für das Zustandekommen der Polarität in erwähntem Sinn können folgende Momente als maßgebend betrachtet werden.

Bei der normalen Ontogenese, z. B. einer Sproßasche, findet die ganze innere Differenzierung unter dem dauernden Einfluß der durch die langgestreckte Form und das lokalisierte Wachstum herbeigeführten Wanderungsrichtuug der Nahrungs- und Produktionsstoffe statt, und es kann daher nicht überraschen, daß sich schließlich dieses Verhältnis in der feineren Konstruktion der speziellen Gewebeelemente, namentlich der Leitungselemente, abspiegelt. Wesentlich für die Ausbildung dieser Art von Polarität ist: Erstens, daß das Wachstum der Pflanzenteile mit einer Ausdehnung im Raume verbunden wird, die in einer Richtung meistens beträchtlicher als in allen andern ist (bei schließlich mehr weniger kugelförmigen Organen erfolgt das Wachstum nicht konzentrisch, wenigstens anfangs nicht, wo es immer ein Längenwachstum ist); zweitens, daß diese Ausdehnung der Organe im Raume aus inneren Gründen erfolgt, ontogenetisch und phylogenetisch bestimmt wird (die Spezifität dieser Ausdehnung oder, mit andern Worten, die Richtung wird häufig von außen, z. B. durch Schwere, Licht, induziert). Die Polarität scheint mir in vielen Fällen wesentlich durch die Begrenzung und Lokalisation der wachsenden Zone bedingt zu werden, indem dann die innere Differenzierung und überhaupt die ontogenetische Entwicklung in einer durch die Orientierung der Wachstumszone in bezug auf die räumliche Ausdehnung des Organs bestimmten Richtung fortschreitet (vgl. Stamm von *Coleus*). In andern Fällen könnte eine Polarität auch ohne dergleichen Lokalisation des Wachstums zustande kommen, einfach als Folge der Arbeitsteilung und der gegenseitigen Kompensation, Wechselwirkung der örtlich separierten Funktionen. Jedenfalls brauchen äußere, einseitig wirkende Kräfte gar nicht mit im Spiele zu sein, und hinsichtlich des Gesagten ist vor allem an den von VÖCHTING aufgestellten Satz zu denken, daß die Beschaffenheit jedes Teiles des Organismus eine Funktion seiner Lage im Ganzen darstellt. Denn eben unter diesem ontogenetischen Fundamentalgesetz wird die echte Polarität (und natürlich alle andern Arten) mit einbegriffen, in der Meinung, daß sie ein Ausdruck ist für die Korrelation, d. h. das durch das ontogenetische Fundamentalgesetz bedingte wechselseitige Zusammenwirken der Teile. Die echte Polarität ist in der Weise an dem Substrat gebunden, wie ein Bach an die Furche, die er im Boden ausgegraben hat.

Wenn wir sagen, daß die Polarität wesentlich ein Produkt der

inneren ontogenetischen Vorgänge ist, so wird damit keineswegs behauptet, daß auch nicht äußere Momente eine Polarität induzieren könnten. Die Schwerkraft hat in der Tat ein solches Vermögen. Ein Analogon bietet die von uns beobachtete Induktion zur Wurzelbildung in *Coleus*-Stämmen, obwohl diese nur temporär ist und leicht umgekehrt werden kann, weil die Induktion hier offenbar nur in vorübergehenden und nicht durch Spezialisation der Zellen fixierten Stofflokalisationen bestand. In andern Fällen könnten aber die durch die Schwerkraft herbeigeführten Lokalisationsverhältnisse und Reizvorgänge bleibende Spuren im Substrat hinterlassen, in welchem Falle eine wirkliche Schwerkraftinduktion der echten Polarität stattgefunden hätte.

Wir verstehen jetzt, warum es so schwierig ist, die ontogenetisch induzierte Polarität umzukehren. Man müßte nämlich zu diesem Zweck den ontogenetischen Entwicklungsgang partiell umkehren, was vielen Hindernissen begegnet. Nach unserer Theorie wäre die Polarität weniger ausgeprägt in jungen Pflanzenteilen (wenn in ihnen überhaupt ein in oben erläuterter Weise zustande gekommener dualer Gegensatz vorkommt; auch in Blättern ist dieses manchmal der Fall, weshalb sie häufig normale Polarität besitzen; siehe GOEBEL, Experimentelle Morphologie. 1908. S. 241). Ebenso wäre sie weniger hervortretend in Gewebearten, die weniger im Dienste der Korrelation, der Stoffleitung, stehen (dergleichen Fälle noch nicht untersucht). Die Schwierigkeit, die normal induzierte Polarität z. B. in einem ausgewachsenen Stamm umzukehren, hängt damit zusammen, daß die Disposition zur Bildung oder zum Auswachsen von Wurzel- und Sproßanlagen meistens überall vorfindlich ist. In einem solchen Stammstück müssen sich daher bald die normalen morphologischen Verhältnisse wieder herstellen, d. h. es bilden sich Wurzeln an der Basis, Knospen an der Spitze, weil nämlich die Stoffleitung »a priori« in der gewohnten Richtung erfolgt und Wurzeln und Knospen höchstwahrscheinlich auf verschiedene stoffliche Reize und Ursachen gestimmt sind. Die Disposition besteht nach unsern vorherigen zerstreuten Andeutungen in einem gewissen reizempfänglichen Zustand des Cambiums und dieser kann durch verschiedene Eingriffe verändert werden. Durch dergleichen Dispositionsänderungen kann man den Äußerungen der echten, normalen Polarität, die in der Richtung der Stoffleitung besteht, entgegenwirken. Es kommt dann zu einem Wettstreit, indem die durch abnorme Veränderung der Disposition entstandenen, abnorm plazierten Organe (Wurzeln an der

Spitze, Knospen an der Basis) durch Produktion und Verbrauch Stoffwanderungen einleiten, die denen ganz entgegengesetzt sind, an welchen die die normale Polarität besitzenden Leitungsgewebe angepaßt sind. Es hängt nun vom Zufall und von der Stärke der ursprünglichen Polarität ab, welche von den beiden Tendenzen siegreich wird.

Unsere hier ausgesprochene Ansicht über die Polarität, die sich übrigens der Auffassung GOEBELS anlehnt, wird dadurch nicht geändert, daß an niederen Organismen die einzelnen Zellen häufig polar reagieren. Denn eine Algenzelle ist in diesen sowie in andern Fällen gar nicht mit den Zellen an einem phanerogamen Vegetationspunkt zur vergleichen. Auch die Algenzelle hat ihre Ontogenie, und die Polarität, die wahrscheinlich auch hier durch eine besondere Beschaffenheit der Zellwände bestimmt wird, so daß sich das Plasma leichter in einer Richtung als in der entgegengesetzten bewegt, dürfte erst durch entsprechende Umkehrungen des ontogenetischen Entwicklungsganges verändert werden können.

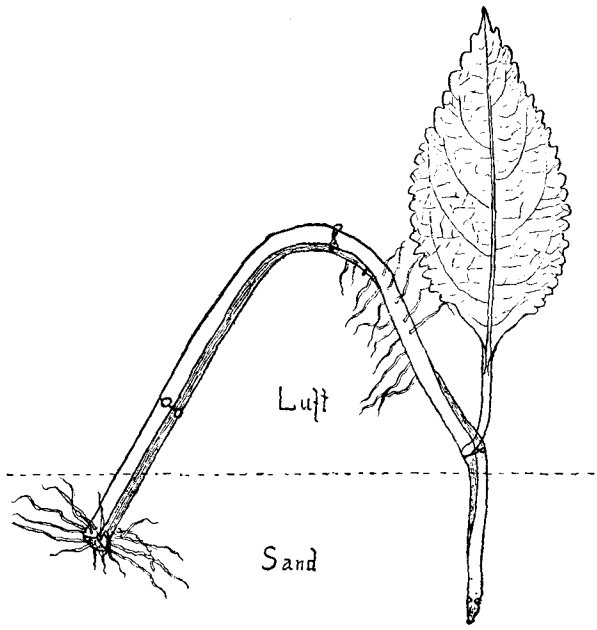
Eine wesentlich andere Theorie als die unsrige über den Ursprung der Polarität bei den Pflanzen vertritt VÖCHTING. Er spricht sich am Ende einer Abhandlung in der Botanischen Zeitung, 1906, in folgender Weise aus: »Die Polarität wird auf keiner Entwicklungsstufe der Pflanze durch die Wirkung äußerer Kräfte hervorgerufen. Sie ist demnach eine Eigenschaft des Körpers, die schon im Bau des Idioplasmas der Eizelle begründet ist« (vgl. auch VÖCHTING, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen 1908. S. 133 ff.). Diese Ansicht ist insofern richtig, als die Polarität häufig wirklich nicht durch die unmittelbare Wirkung einer äußeren Kraft hervorgerufen wird. Dies hat VÖCHTING durch seine Versuche mit Samen setzenden Pflanzen am Klinostat oder in verschiedener Lage zur Lotlinie bewiesen. Allein nach unserer obigen Darstellung wird in den meisten Fällen die Polarität durch innere, während der Ontogenie stattfindende, Induktion geschaffen. Diese Polarität ist rein funktionell, weil sie der Arbeitsteilung und Korrelation entspringt, und eine Schwerkraftwirkung ist meistens gar nicht nötig, was man auch aus dem Verhalten diageotropischer Organe, wie Rhizome, entnehmen kann. Wenn VÖCHTING annimmt, daß die Polarität schon in den Zellen des Urmeristems da wäre, macht er sich allerdings das Erklären des Phänomens sehr bequem, verfährt dabei aber falsch. Denn seine Annahme wird nur durch eine Hypothese ermöglicht, die eine leicht erkennbare psychologische Verwandtschaft mit der von HERBERT SPENCER stammenden Vererbungs-

und Entwicklungstheorie, die schon mehrmals von andern sowie von mir selbst kritisiert wurde, besitzt. Weil VÖCHTING keinen Ausweg sieht, die Polarität als ontogenetisches Entwicklungsphänomen zu erklären, greift er nach dem alten Erklärungsprinzip, daß das was wir am fertigen Individuum in großem Maßstabe sehen, schon in den Embryonalzellen in ganz derselben Form, obwohl unsichtbar, enthalten wäre. Andere Forscher behaupten, es wäre viel besser, die Erklärung dort zu suchen, wo sie nach einem gesunden Urteil liegen sollte, nämlich in der Ontogenie, da wir doch tatsächlich die Polarität erst über einer gewissen Entwicklungsstufe beobachtet haben. Ich erinnere hier an die betreffenden Ausführungen PFEFFERS in seiner Pflanzenphysiologie. Unser obiger Versuch, eine Auffassung mitzuteilen, die wenigstens den Keim einer mehr verwendbaren Erklärungsart enthalten könnte, schließt sich ebenfalls diesen Ausführungen PFEFFERS in vielem an. In Ansehung meiner beschränkten Aufgabe, erachte ich es aber nicht für nötig, meine Theorie im einzelnen auszuführen; dies würde sich vielleicht bei einer besseren Gelegenheit tun lassen. Ich füge nur noch die Bemerkung hinzu, daß die als sehr zweckmäßig erwiesene Unterscheidung wenigstens zweier Arten der Polarität, von denen die eine unter der Benennung innere Disposition figuriert, laut VÖCHTINGS Auffassung sich schwer erklären ließe, während sie erst in Verbindung mit unserer Theorie verständlich wird. Meiner Meinung nach nimmt die Polarität keine Sonderstellung unter den ontogenetischen Problemen ein. Es muß als ein Fehler betrachtet werden, hier ohne weiteres die Vererbung einzumischen. Denn die Polarität ist eine höchst allgemeine Eigenschaft, nicht der vererbungstragenden embryonalen Zelle, sondern des Organismus, indem sie als Folgeerscheinung der bei der Ontogenie offenbarten morphologischen und funktionellen Gliederung des Pflanzenkörpers auftritt. Ihre Rätselhaftigkeit hat sie vornehmlich dem Umstand zu verdanken, daß sie sehr unvollkommen in den unsern Augen zugänglichen anatomischen Verhältnissen zutage tritt, obwohl man notwendig annehmen muß, daß sie in irgendeiner Weise an die Form, sagen wir die Struktur, und zwar an die ontogenetische, spezielle, nicht »spezifische» Struktur gebunden ist.

Zum Schluß will ich noch ein Experiment mit *Coleus* anführen, welches zeigt, daß auch bei jungen Internodien eine Umkehrung der Polarität ausbleibt, wenn nämlich andere Auswege zu Gebote stehen. Ich muß allerdings die Bemerkung hinzufügen, daß ich mir bis jetzt keine besondere Mühe damit gegeben habe, die Polarität bei

Coleus umzukehren. In dem in Fig. 43 dargestellten Versuch wurde ein Sproß gebogen und die beiden Enden (von dem Spitzenteil war der Vegetationskegel entfernt) in den feuchten Sand des Vermehrungskastens gesteckt; der gebogene Teil befand sich folglich in feuchter Luft. Nach 8 Tagen hatten sich Wurzeln in der in Fig. 43 angegebenen Weise gebildet, und zwar an der Basis 22, am zweiten Internodium 18 Wurzeln, weiter nichts. Bei der Erklärung hat man darauf zu achten, daß die normale Stoffleitung und -verteilung durch

Fig. 43.



Polaritätsversuch mit einem *Coleus*-Trieb.

die Biegung gestört war. Es traten aber nicht etwa Wurzeln an dem jüngsten Internodium (III) auf, obwohl die Bedingungen hier sehr günstig waren, sondern oberhalb des Blattes, wie in der Fig. 43 zu sehen ist. Die Stoffleitung konnte durch diese Reaktion in der normalen Richtung ungehindert fortlaufen. Unser Experiment zeigt auch, daß die Ernährung für die Disposition bedeutungsvoll ist. Man hatte nämlich alle Blätter, außer bei dem jüngsten Knoten, fortgenommen. In bezug auf die innere Nahrungszufuhr befand sich daher Internodium II in einer günstigeren Lage als Internodium I, aus welchem offenbar Stoffe an die stark wurzelbildende Basis gezogen wurden. Von

dem Einfluß der inneren Nahrungszufuhr auf die Disposition haben wir schon oben S. 543 gesprochen. Die im Experiment Fig. 43 beobachtete starke Wurzelbildung kann auch teilweise durch die bei Biegung günstig beeinflußte Disposition von noch nicht ganz ausgewachsenen Internodien bedingt sein, und selbstverständlich spielen Polaritätsverhältnisse eine bedeutende Rolle, wie ohne weiteres einzusehen ist.

Die Wurzelbildung am Stengel von *Coleus* läßt sich also in verschiedener Weise beherrschen: Durch die äußeren Bedingungen, indem man es in seiner Hand hat, durch Feuchtigkeit, Schwerkraft, Licht, Sauerstoff die innere Disposition lokal zum sichtbaren Ausdruck zu bringen; durch Änderung dieser Disposition selbst, was mittels Verwundung, Umbiegen des Stengels oder sukzessivem Entfernens der sich bildenden Wurzeln, allerdings nur innerhalb gewisser, durch die ontogenetische Entwicklung und Nahrungverhältnisse bestimmter Grenzen, gelingt. Die echte Polarität wird bei diesen Dispositionsänderungen meistens gar nicht beeinflußt.

Stockholm, Botanisches Institut der Universität, 10. Juni 1913.