

Zur Statolithentheorie des Geotropismus.

Von

G. Haberlandt.

Mit 3 Textfiguren.

Einleitung.

In der vorliegenden Abhandlung beabsichtige ich, einige anatomische und physiologische Thatsachen zusammenzustellen, die ich auf Grund eigener Untersuchungen zur Begründung und Ausgestaltung der Statolithentheorie des pflanzlichen Geotropismus vorbringen kann.

Nach der von mir¹⁾ und B. Němec²⁾ vertretenen Auffassung erfolgt die Perception des Schwerkraftreizes in analoger Weise wie bei den Thieren, nämlich durch otocysten- resp. statocystenartige Perceptionsorgane. Zum Unterschiede von Noll, der schon früher, von dem gleichen Gedanken ausgehend, das geotropische Perceptionsorgan in die ruhende Hantschicht des Protoplasten hineinverlegt hat und sich dasselbe „in Form einer Centrosphäre mit einem Centrosom, von anderem specifischen Gewicht, als deren Saft-raum“ vorstellt, identificiren wir die einzelne Statocyste — bei den höher entwickelten Pflanzen wenigstens — mit einer einzelnen Zelle, deren Stärkekörner passiv dem Zug der Schwerkraft folgen und derart den Statolithen entsprechen, während gewisse Theile der Plasmahaut dieser Zelle den Druck der Stärkekörner als Schwerkraftreiz percipiren, wenn die betreffenden Organe aus ihrer geo-

1) G. Haberlandt, Ueber die Perception des geotropischen Reizes. Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XVIII, 1900. — Ueber die Statolithenfunction der Stärkekörner. ebenda, Bd. XX, 1902.

2) B. Němec, Ueber die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen, ebenda, Bd. XVIII, 1900. — Ueber die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, 1901. — Die Perception des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XX, 1902.

tropischen Gleichgewichtsstellung gebracht werden. Jedes geotropische Organ besitzt eine grössere Anzahl solcher „Statocysten“, die in Stengeln und Blattstielen gewöhnlich die sogenannte Stärkescheide aufbauen (Haberlandt), in Wurzeln dagegen die Columella der Wurzelhaube bilden (Němec).

Bei vielen Pflanzen ist das geotropische Perceptionsorgan scharf differenzirt und erhebt sich zur Höhe eines wohlausgebildeten Sinnesorgans: die anatomisch-physiologische Arbeitstheilung ist strenge durchgeführt. Nicht selten aber lässt sich das reizpercipirende Gewebe von seiner Umgebung nicht scharf abgrenzen, auch Zellen mit anderer Hauptfunction können, soferne sie Stärkekörner oder überhaupt specifisch schwerere oder leichtere Körperchen besitzen, in den Dienst der Reizperception gestellt werden. Die Statolithentheorie umfasst auch diese Fälle, die nichts anderes vorstellen, als ein phylogenetisch älteres Stadium in der Ausbildung des geotropischen Perceptionsapparates.

I. Historisches.

Es dürfte manchem Pflanzenphysiologen nicht unerwünscht sein, wenn ich im folgenden eine kurze historische Darstellung der Statolithentheorie in der Thierphysiologie mittheile.

Nachdem Goltz¹⁾ im Jahre 1870 die Bogengänge des Ohrlabyrinthes als Sinnesorgan zur Erhaltung des Gleichgewichtes erkannt hatte, wurde seine Function von Ernst Mach, Breuer und Brown 1874 dahin präcisirt, dass es speciell zur Perception von Rotationsbewegungen, Winkelbeschleunigungen diene. Gleichzeitig sprach E. Mach²⁾ und kurz darauf auch Breuer³⁾ die Vermuthung aus, dass der Sacculus des Vorhofs resp. die Otolithenmasse der *Macula acustica* das Organ zur Empfindung der Lage und der Progressivbewegungen sei. Namentlich Breuer hat diese Auffassung bereits im Jahre 1874 ganz bestimmt vertreten.

1) Goltz, Ueber die physiolog. Bedeutung der Bogengänge des Ohrlabyrinthes. Pflüger's Archiv, III. Bd., 1870.

2) E. Mach, Versuche über den Gleichgewichtssinn. 2. Mitth. Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissensch., Math.-naturw. Cl., 69. Bd., ferner: Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen, Leipzig 1875.

3) J. Breuer, Ueber die Function der Bogengänge des Ohrlabyrinthes. Jahrbuch der Gesellschaft der Aerzte in Wien, 1874.

Er hat auch schon damals die Vermuthung geäußert, dass die sog. Gehörorgane der niederen Thiere mit ihren Otolithen vor allem Organe zur Empfindung der Bewegung und Lageveränderung seien.

Einige Jahre später (1877) hat sich dieser Auffassung C. v. Cyon angeschlossen, und im Jahre 1880 bezeichnete C. Chun¹⁾ den mit Otolithen versehenen Sinneskörper der Ctenophoren als ein Organ zur Regulirung der Ortsbewegung. Dann trat in der wissenschaftlichen Discussion dieses so wichtigen Problems eine längere Pause ein.

Erst im Jahre 1887 nämlich veröffentlichte Yves Delage²⁾ eine Reihe experimenteller Untersuchungen über die „Otocysten“ bei niederen Thieren, speciell bei Cephalopoden und Crustaceen. Er gelangte zu dem Ergebniss, dass die von den Zoologen bisher stets als Gehörorgane betrachteten Otocysten Organe sind, die dazu dienen, Abweichungen von der Gleichgewichtslage durch Uebertragung von Reizen auf das locomotorische System zu compensiren. Damit war der Grundgedanke der Mach-Breuer'schen Hypothese als richtig erwiesen.

Im selben Jahre (1887) theilte Th. Engelmann³⁾ seine Ansicht über die Function der Otolithen der Ctenophoren mit und sprach am Schlusse seines Aufsatzes die Vermuthung aus, dass den im Thierreich so verbreiteten Otolithenorganen ganz allgemein die Function der Regulirung des Gleichgewichtes zukommen dürfte. Die experimentelle Bestätigung der von Engelmann betreffs der Otocysten der Ctenophoren geäußerten Vermuthung wurde einige Jahre später von Verworn⁴⁾ erbracht, von dem auch der Vorschlag herrührt, die bisher gebräuchlichen Namen „Otolith“ und „Otocyste“ nunmehr fallen zu lassen und dafür die Ausdrücke „Statolith“ und „Statocyste“ zu gebrauchen. Indem Verworn am Schlusse seiner Abhandlung gleich Loeb den pflanzenphysiologischen Begriff „Geotropismus“ auch auf die entsprechenden Bewegungen und Orientirungen der Thiere anwendet, gelangt er schliesslich zu dem Satze: „Das Statolithenorgan ist ein Organ, das die geotropischen Einstellungen vermittelt.“

1) Carl Chun, Die Ctenophoren des Golfes von Neapel, Leipzig 1880, p. 171 ff.

2) Yves Delage, Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice. Archive de Zoologie experimentale, T. V, 1887.

3) Th. Engelmann, Ueber die Function der Otolithen. Zool. Anzeiger 1887.

4) Max Verworn, Gleichgewicht und Otolithenorgan. Pflüger's Archiv, 50. Bd., 1890.

Kurz vorher (1890) hatte auch Breuer¹⁾ den Gegenstand von neuem aufgegriffen. Er gelangte auf Grund eingehender Untersuchungen zu dem Ergebniss, dass bei den Wirbelthieren „durch den Otolithenapparat progressive Beschleunigungen und die Lage des Kopfes im Raume zur Wahrnehmung“ gelangen.

Schliesslich sind noch die Untersuchungen A. Kreidl's²⁾ zu erwähnen, unter denen besonders der schöne, von S. Exnerersonnene „Versuch mit dem Magneten“ bemerkenswerth ist. Schon im Jahre 1863 hat Hensen gefunden, dass gewisse Krebse (*Palaemon*-Arten) bei der Häutung ihre Otolithen verlieren und sich dann mit ihren Scheeren Sandtheilchen etc. als neue Otolithen in ihre Ohrblasen stopfen. Kreidl stellte nun dem *Palaemon* winzige Eisentheilchen als Otolithen zur Verfügung und fand dann, dass sich das Thier dem Magnetpole gegenüber so orientirt, dass seine Lage als Combinationswirkung der magnetischen Kraft und der Schwerkraft erscheint.

Auf pflanzenphysiologischem Gebiet musste der Statolithentheorie des Geotropismus selbstverständlich erst die von Frank, Sachs und Darwin angebaute Erkenntniss vorausgehen, dass die geotropischen Vorgänge Reizerscheinungen sind. Diese Erkenntniss wurde ungefähr in demselben Zeitabschnitte — in den siebziger Jahren des 19. Jahrhunderts — gewonnen, in welchem die Statolithentheorie in der Thierphysiologie durch E. Mach und Breuer begründet wurde.

II. Die Stärkescheide, ihr Vorkommen und ihre Stellvertretung.

Als das typische Perceptionsorgan für den Schwerkraftreiz habe ich in den negativ geotropischen Stengeln die Stärkescheide bezeichnet.

Nach Widerlegung der von Sachs aufgestellten Ansicht, dass die Stärkescheide als Leitungsbahn fungire, hat Heine³⁾ ihre Auf-

1) J. Breuer, Ueber die Function der Otolithenapparate. Pflüger's Archiv, 48. Bd., 1890.

2) A. Kreidl, Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes, I. Mitth. Versuche an Fischen. Sitzungsberichte der Wiener Academie der Wissensch., Mathem.-naturw. Cl., 101. Bd., 1892. — II. Mitth. Versuche an Krebsen, ebenda, 102. Bd., 1893.

3) H. Heine, Ueber die physiologische Function der Stärkescheide. Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XVIII, 1900, p. 263.

gabe darin erblickt, dass sie als Speichergewebe für die angrenzenden, in Entwicklung begriffenen Bastbündel und Bastringe diene. Dass auch diese Auffassung nicht haltbar ist, wurde von mir schon in meiner ersten Mittheilung¹⁾ dargelegt. Ich brauche auf diesen Punkt an dieser Stelle umsoweniger einzugehen, als ich seither in einer Anzahl neuer Beobachtungen eine vollkommene Bestätigung meiner früheren Ausführungen gefunden habe.

Ebenso habe ich die anatomischen Thatsachen, welche zu Gunsten meiner Auffassung der Stärkescheide sprechen, bereits in meiner ersten Mittheilung namhaft gemacht. Es hat sich dabei herausgestellt, dass die Uebereinstimmung zwischen dem Bau der Stärkescheide und ihrer von mir angenommenen Function nichts zu wünschen übrig lässt. Auch dieser Punkt kann hier demnach unerörtert bleiben. Dagegen ist das Vorkommen der Stärkescheide und ihre Stellvertretung etwas eingehender zu besprechen.

Die Stärkescheide ist zwar bei der grossen Mehrzahl der Phanerogamen vorhanden, doch giebt es immerhin nicht wenige Arten, bei denen sie fehlt. Für die Statolithentheorie des Geotropismus ist es nun eine wichtige Frage, ob und in welcher Weise bei solchen Pflanzen die mangelnde Stärkescheide durch andere Zellgruppen mit beweglichen Stärkekörnern vertreten wird²⁾.

In einer neueren Arbeit von Herm. Fischer³⁾ über den Pericykel wird u. a. die Verbreitung der Stärkescheide besprochen. Unter 100 untersuchten Pflanzen aus den verschiedensten Familien besaßen bloss 12 eine solche. Wenn diese Verhältnisszahl richtig wäre, so müssten berechtigte Zweifel bestehen, ob die Stärkescheide als das typische Perceptionsorgan für den Schwerkraftreiz gelten könne. Die Untersuchung der von H. Fischer namhaft gemachten Pflanzen, die angeblich keine Stärkescheide besitzen, lehrt aber sehr bald, dass das obige Zahlenverhältniss unrichtig ist. Fischer hat offenbar vollständig ausgewachsene Stengeltheile untersucht, die nicht mehr geotropisch krümmungsfähig sind und in denen, wie ich schon früher mitgetheilt habe¹⁾, die Stärkescheide in der Regel

1) Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XVIII, 1900, p. 263.

2) Diese Frage ist bereits von L. Jost (Die Perception des Schwerereizes in der Pflanze, Biol. Centralbl., Bd. XXII, 1902, p. 173) mit den Worten aufgeworfen worden: „Wo liegen bewegliche Stärkekörner, wenn die Stärkescheide nicht entwickelt ist.“

3) H. Fischer, Der Pericykel in den freien Stengelorganen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXV.

4) G. Haberlandt, Ueber die Perception des geotropischen Reizes. Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., 18. Bd., 1900, p. 264.

entleert ist. In der That ist bei der Mehrzahl der Arten, denen von H. Fischer die Stärkescheide abgesprochen wird, dieselbe in der noch krümmungsfähigen Stengelregion in typischer Ausbildung entwickelt; so z. B. bei *Corylus Avellana*, *Mercurialis annua*, *Helleborus foetidus*, *Paeonia*, *Raphanus Raphanistrum*, *Reseda odoratu*, *Viola tricolor*, *Hypericum perforatum*, *Ampelopsis quinquefolia*, *Poterium Sanguisorba*, *Agrimonia Eupatoria*, *Geum urbanum*, *Vicia faba*, *Digitalis purpurea*, *Mentha aquatica*, *Sambucus nigra*, *Centaurea jacea* u. a. Uebrigens giebt Fischer selbst an¹⁾, dass jene farblose, dünnwandige Grenzscheide der Rinde, welche durch ihren regelmässigen Bau und ihre Interstitienlosigkeit ausgezeichnet ist, im „Jugendstadium Stärke führt und als wohlausgebildete Stärkescheide auftreten kann“.

Eine andere Gruppe von Pflanzen, denen H. Fischer die Stärkescheide abspricht, führt die geotropischen Bewegungen in Gelenkknoten aus. Hinsichtlich solcher Pflanzen habe ich schon früher erwähnt, dass die Stärkescheiden beim Uebergang der Gelenke in die nicht mehr krümmungsfähigen Partien der Stengel — und Fischer hat offenbar nur diese untersucht — rasch stärkeärmer und häufig vollständig entleert werden.

Wenn ich auch statistische Untersuchungen über das Vorkommen der Stärkescheide nicht angestellt habe, so glaube ich doch auf Grund meiner Erfahrungen behaupten zu dürfen, dass bei der weitaus überwiegenden Mehrzahl der phanerogamen Gewächse die Stengel in der geotropisch krümmungsfähigen Region mit Stärkescheiden ausgestattet sind.

Immerhin ist aber die Zahl der Pflanzenarten nicht gering, bei denen eine Stärkescheide fehlt. In allen untersuchten Fällen sind es nun andere, meist scharf differenzierte Zellgruppen, die durch den Besitz leicht beweglicher Stärkekörner ausgerüstet sind und so die mangelnde Stärkescheide ersetzen.

An den Typus der einheitlichen, continuirlichen Stärkescheide schliesst sich am nächsten jene Reihe von Fällen an, in welchen in gleicher Lagerung stärkehaltige Zellen auftreten, die aber durch stärkeleere Zellen und Zellreihen von einander getrennt sind. Man könnte so von einer durchbrochenen Stärkescheide sprechen. Bei *Trollius europaeus* z. B. überbrücken die Stärkezellen die primären Markstrahlen zwischen den grossen Gefässbündeln; sie treten auch

1) l. c., p. 15.

über den kleineren Bündeln auf, fehlen aber vollständig über den procambialen Anlagen der Bastbelege, welche den grossen Gefässbündeln vorgelagert sind. Es geht daraus neuerdings hervor, dass die Stärkescheide nicht als Speichergewebe für sich entwickelnde Baststränge und Bastringe dienen kann; wenigstens ist dies nicht ihre Hauptfunction. — Die zwischen den grossen Gefässbündeln auftretenden Stärkezellreihen sind häufig durch stärkeleere Zellen unterbrochen. Die Stärkekörner der Perceptionszellen sind ziemlich gross (5—6 μ im Durchmesser), kugelig, aus zahlreichen Theilkörnern zusammengesetzt und leicht beweglich.

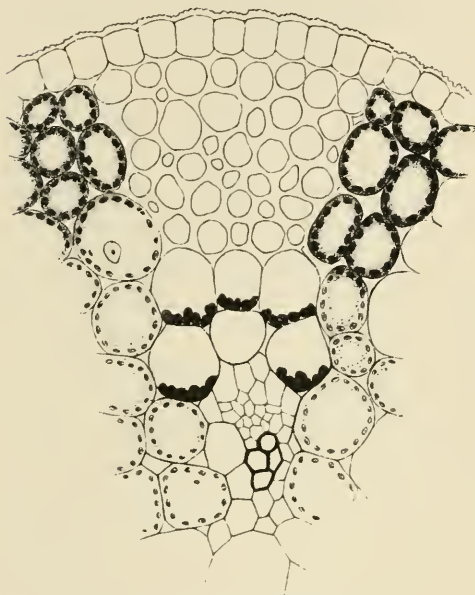
Noch weiter vorgeschritten ist die Auflösung der einheitlichen Stärkescheide bei *Urtica dioica*. Unter den vier breiten, mit schmalen Collenchymbändern ausgestatteten Kanten des Stengels treten alternirend 3 und 5 Blattspuren auf, denen an Stelle der Stärkescheide vereinzelter Stärkezellen vorgelagert sind; unter den Rinnen, resp. zwischen den Kanten fehlen sie. Einzelne Stärkezellen treten auch in den Rindenmarkstrahlen auf. Zwischen den Perceptionszellen, deren relativ grosse Stärkekörner sehr leicht beweglich sind, sowie über denselben enthalten die Chlorophyllkörner des Rindenparenchyms bloss winzige Stärkekörnchen. Auch das Mark enthält, namentlich um die Hadromtheile herum, zahlreiche kleine Stärkekörnchen, die aber stets regellos gelagert sind. Die Anzahl der stärkeführenden Perceptionszellen beträgt auf dem Querschnitt eines mittelstarken Stengels 120—150. An Längsschnitten sieht man, dass die auf dem Querschnitt vereinzelter Perceptionszellen in Längsreihen liegen. Die Zellen sind, wie so oft bei der typischen Stärkescheide, auffallend kurz, oft kürzer als breit.

Bei *Euphorbia palustris* ist gleichfalls keine geschlossene Stärkescheide vorhanden. Im inneren Theile des Rindenparenchyms liegen unregelmässig zerstreute Stärkezellen mit beweglichen Stärkekörnern, am häufigsten in der innersten Rindenschicht, die der typischen Stärkescheide entspricht, häufig aber auch in der zweit- oder drittvorletzten Schicht und in den Rindenmarkstrahlen. Die Stärkezellen sind auffallend kürzer als die angrenzenden stärkefreien Rindenzenellen.

Nicht selten wird die Stärkescheide durch sichelförmige Stärkezellgruppen vertreten, die sich an die Leptom- oder Hadromseite der Gefässbündel anlegen. Solche „Stärkesicheln“ kommen, wie ich schon in einer früheren Mittheilung erwähnt habe, in den Blattknoten der Gräser vor, wo sie an die Hadromtheile grenzen.

Im Blüthenschaft von *Arum ternatum* (Fig. 1) werden die subepidermalen Collenchymrippen von den darunter befindlichen Gefässbündeln durch grosszellige, sehr auffallende Stärkesicheln getrennt, die auf dem Querschnitt nur aus 5—6 Zellen bestehen; vor kleineren Gefässbündeln ist diese Sichel häufig auf zwei oder selbst nur eine Stärkezelle reducirt. Die Stärkekörner sind relativ gross, sehr leicht

Figur 1.



Stärkesichel aus dem Blüthenschaft von
Arum ternatum.

beweglich. Auch in diesem Falle fehlt jeder Anhaltspunkt, sie als Reservestärke aufzufassen. Die Chlorophyllkörner der angrenzenden Parenchymzellen sind stärkefrei. — Im beblätterten Stengel und Blüthenstiel von *Eschscholtzia californica* legen sich an die procambialen Bastbelege der Gefässbündel schöne Stärkesicheln an, mit grossen Zellen und grossen, leicht beweglichen Stärkekörnern. Dieselben grenzen nicht direct an das grüne Rindenparenchym; stets ist zwischen diesem und den Stärkesicheln noch eine grosszellige farblose

Parenchymzelllage ausgebildet, die wohl der innersten Rindenschicht entspricht. Die Bastbelege der Gefässbündel verdicken ihre Zellwände, ohne dass eine nennenswerthe Abnahme des Stärkegehaltes der angrenzenden Stärkesicheln zu constatiren wäre.

Eigenthümlich sind jene Fälle, in denen die Stellvertretung der Stärkescheide durch einschichtige Stärkezellgruppen erfolgt, die beiderseits an den Flanken der Gefässbündel auftreten. Hierher gehört z. B. *Ranunculus acris* (Fig. 2); eine geschlossene Stärkescheide fehlt; auch die einzelnen Gefässbündel besitzen keine Stärkescheiden und überhaupt keine Umhüllung von Scheidencharakter¹⁾.

1) Vergl. Strasburger, Leitungsbahnen, p. 310, 311.

Dafür treten zu beiden Seiten jedes Gefässbündels grosse Stärkezellen auf, meist 2—3 an jeder Seite, häufig aber auch nur eine, die mit grossen, kugeligen, zusammengesetzten und sehr leicht beweglichen Stärkekörnern ausgestattet sind. Ganz ähnlich verhält sich *R. Lingua*. Bei *R. arvensis* treten die Stärkezellen nicht bloss in Form von Belegen an den Gefässbündelflanken auf; vereinzelt finden sie sich auch an der Rindengrenze, also dort, wo sonst die Stärkescheide auftritt, und in den primären Markstrahlen.

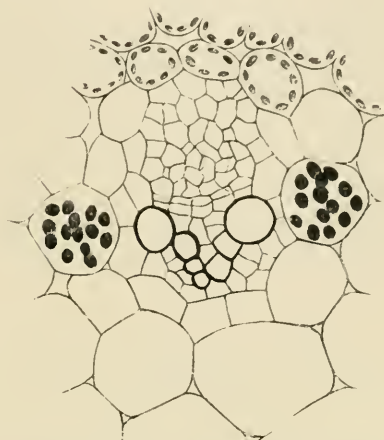
Bei *Fumaria officinalis* treten die Stärkezellen gleichfalls an den Flanken der Gefässbündel auf, vereinzelt aber auch über dem Leptom; ferner sind die Stärkezellbelege nahe benachbarter Gefässbündel häufig durch Reihen ebensolcher Zellen miteinander verbunden, welche die primären Markstrahlen überbrücken. Interessant ist der

Dimorphismus der Stärkezellen. In den Längsreihen, welche sie bilden, treten alternirend Lang- und Kurzzellen auf. Die ersteren sind $1\frac{1}{2}$ —2mal so lang als breit, die letzteren $1\frac{1}{2}$ —3mal so breit als lang, also von scheibenförmiger Gestalt. Beiderlei Zellen besitzen bewegliche Stärkekörner.

Bei *Chelidonium majus* sind die einzelnen Gefässbündel von Stärkescheiden umgeben. Allein nur an den Flanken der Bündel sind die Stärkekörner gross und leicht beweglich. Auf der Leptomseite sind sie kleiner und anscheinend weniger leicht beweglich; auf der Hadromseite noch kleiner und nicht beweglich¹⁾.

Zuweilen wird die Stärkescheide durch die primären Markstrahlen vertreten, deren Zellen grosse und leicht bewegliche Stärkekörner enthalten. Das ist z. B. bei *Thalictrum flavum* der Fall.

Figur 2.



Querschnitt durch ein Gefässbündel von *Ranunculus acris*; an den Flanken die stärkeführenden Perceptionszellen.

1) Wenn hier und an anderen Stellen von nicht beweglichen Stärkekörnern gesprochen wird, so ist damit natürlich nur gemeint, dass sie nicht dem Zug der Schwerkraft folgen.

Unter dem Rindenparenchym tritt ein schmaler Bastring auf, der durch nach innen vorspringende Bastruppen verstärkt ist, an die sich die verschieden tief in das Mark vorspringenden Gefässbündel anlegen. In der noch krümmungsfähigen Region enthalten die ziemlich schmalen Markstrahlen leicht bewegliche Stärkekörner. Bei *Papaver orientale* ist gleichfalls keine Stärkescheide vorhanden. Unter dem breiten Bastring treten die Gefässbündel in 2—3 unregelmässigen Reihen auf, zwischen denen das Grundparenchym grosse, leicht bewegliche Stärkekörner enthält.

Die angeführten Beispiele dürften genügen, um zu zeigen, dass bei jenen Pflanzenarten, denen eine typische, geschlossene Stärkescheide fehlt, stets Stärkezellen von verschiedener Lagerung vorhanden sind, die sich durch den Besitz relativ grosser, leicht beweglicher Stärkekörner auszeichnen und so als Perceptionsorgane für den Schwerkraftreiz, als Statocysten, dienen können.

III. Die Rückbildung des geotropischen Perceptionsapparates.

Die anatomische Beweisführung zu Gunsten der Statolithentheorie des Geotropismus hat u. a. auch solche Stengel und Wurzeln zu berücksichtigen, die nicht geotropisch sind. Man wird nach dieser Theorie erwarten dürfen, dass in solchen Organen die typischen Perceptionsorgane für den Schwerkraftreiz: die Stärkescheide, resp. die sie vertretenden Stärkezellgruppen in den Stengeln, die stärkehaltige Columella in den Wurzelhauben, fehlen. Dazu muss aber ausdrücklich bemerkt werden, dass das eventuelle Vorhandensein von Zellgruppen mit beweglichen Stärkekörnern in nicht geotropischen Organen kein ausschlaggebendes Argument gegen die Statolithentheorie abgeben kann. Denn nicht geotropische Stengel und Wurzeln stammen phylogenetisch sicher von geotropischen Organen ab; die Rückbildung des Perceptionsapparates kann sich zunächst im Verluste der Sensibilität der Plasmahäute äussern, während die Bildung beweglicher Stärkekörner noch länger fort-dauert. Man kann deshalb einer histologisch ganz typisch ausgebildeten Stärkescheide oder Columella nicht ansehen, ob sie functionsfähig ist, oder nicht.

Was zunächst die nicht geotropischen Stengel und Zweige betrifft, so ist ihr Vorkommen weit seltener, als man auf Grund einfacher Beobachtungen im Freien meinen möchte.

Von den hängenden Zweigen der Trauerbäume hat A. B. Frank¹⁾ angenommen, dass sie gegenüber der Einwirkung der Schwerkraft indifferent seien. Dagegen wurde von Vöchting²⁾ gezeigt, dass die später hängenden Zweige wenigstens „anfänglich“ mehr oder minder negativ geotropisch sind; bloss bei *Fagus silvatica*, var. *pendula* zeigen die im Frühjahr entstehenden langen Sprosse „keine Spur von negativem Geotropismus“. Vor kurzem hat auch Baranetzky³⁾ den negativen Geotropismus der hängenden Zweige verschiedener Trauervarietäten constatirt und gleich Vöchting in der Belastung durch die Laubblätter die Hauptursache für das Herabhängen erblickt. Dass die Last des Laubes das geotropische Krümmungsbestreben überwindet, führt Baranetzky auf den schwächeren Bau (geringere Wanddicke) des Holzkörpers zurück, sowie schon vor längerer Zeit A. Tschirch⁴⁾ bei *Fraxinus excelsior* var. *pendula* und *Salix caprea* var. *pendula* eine schwächere Ausbildung des mechanischen Systems der Rinde beobachtet hat.

Auch ich konnte feststellen, dass hängende und noch in Längenwachsthum begriffene Zweige von *Salix babylonica*, *Ulmus montana* var. *pendula*, *Pirus malus* var. *pendula* und *Sophora japonica* var. *pendula* nach ihrer künstlichen Entlaubung mehr oder minder auffallende geotropische Krümmungen zeigen. Die Versuche wurden zu Ende Juni durchgeführt; die Zweige sind also nicht nur „anfänglich“ geotropisch. Dementsprechend fand ich bei allen untersuchten Arten in der Krümmungsregion eine Stärkescheide mit beweglichen Stärkekörnern ausgebildet.

Ganz ähnlich verhalten sich die hängenden Inflorescenzachsen von *Cytisus Laburnum*. Es ist nur die Last der Blüten, welche die nicht hinreichend steifen Achsen in die hängende Lage bringt. Entfernt man die Blüten noch nicht ganz ausgewachsener Achsen, so vermögen sich diese in horizontaler Stellung zu erhalten und zeigen nun in der Sandkammer nach 24 Stunden deutliche geotropische Aufwärtskrümmungen. Der Erhebungswinkel beträgt 10

1) A. B. Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Leipzig 1868, p. 64.

2) H. Vöchting, Ueber Organbildung im Pflanzenreich. II. Theil, Bonn 1884, p. 78 ff.

3) J. Baranetzky, Ueber die Ursachen, welche die Richtung der Aeste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora, 89. Bd., 1901, p. 246 ff.

4) A. Tschirch, Beiträge zur Kenntniss des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XVI, p. 315 ff.

bis 15°. Damit in Uebereinstimmung steht wieder das Vorhandensein einer typischen Stärkescheide.

Schon seit langem ist bekannt, dass die Zweige von *Viscum album* nicht, oder wenigstens nicht merklich geotropisch sind. Heurige, noch im Längenwachsthum begriffene Zweige von 1—2 cm Länge führten in der Sandkammer horizontal gestellt nicht die geringsten geotropischen Krümmungen aus. Die mikroskopische Untersuchung (Ende Juni) ergab, dass in der primären Rinde, den Markstrahlen und im Marke ziemlich reichlich kleine Stärkekörner auftreten, die in den Zellen gleichmässig vertheilt sind und dem Einfluss der Erdschwere nicht unterliegen. Eine Stärkescheide mit beweglichen Stärkekörnern ist nicht vorhanden; auch stellvertretende Stärkezellgruppen fehlen; die an die noch collenchymatischen Bastbündel angrenzenden Rindenzellen sind nicht anders gebaut und auch hinsichtlich ihres Stärkegehaltes nicht anders geartet als die übrigen Rindenzellen. In den 2—4jährigen Zweigen ist der Stärkereichthum, besonders der Rinde, viel grösser, doch kommt es auch hier, wie nicht anders zu erwarten, zu keiner Differenzirung einer typischen Stärkescheide oder ihr analoger Zellgruppen. —

Gehen wir nun zu den Wurzeln über, so sind zunächst die Nebenwurzeln zweiter und dritter Ordnung in Betracht zu ziehen, die nach Sachs¹⁾ entweder garnicht oder nur in unmerklichem Grade geotropisch sind. Wenn sich die Nebenwurzeln erster Ordnung stark geotropisch krümmen, zeigen die Nebenwurzeln zweiter Ordnung noch schwachen Geotropismus, so z. B. bei *Zea Mais*. Nach Pfeffer²⁾ sind die Nebenwurzeln zweiter Ordnung in geringerem Masse geotropisch, als jene erster Ordnung. Jedenfalls kann man ersteren den Geotropismus nicht so bestimmt absprechen, wie dies Jost gethan hat³⁾. In ihren Wurzelhauben kommen zwar bewegliche Stärkekörner vor, allein dieselben treten an Zahl und Grösse zurück gegenüber den unbeweglichen Körnern, die in den äusseren Theilen der Wurzelhaube enthalten sind⁴⁾. Bei *Ricinus*

1) J. Sachs, Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeit. des botan. Institutes in Würzburg, 1. Bd., p. 629 ff.

2) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1. Aufl., 2. Bd., p. 299.

3) l. c., p. 173.

4) Die in den Wurzelhauben vorkommende Stärke dient offenbar zweierlei Functionen und ist dementsprechend auch in verschiedenen Theilen der Haube abgelagert: 1. Die in der „Columella“ vorhandenen Stärkekörner sind beweglich und dienen als

communis ist in den Wurzelhauben der Nebenwurzeln zweiter Ordnung noch eine schwache Columella mit kleinen aber beweglichen Stärkekörnern vorhanden. Die übrigen Theile der Haube, mit mit Ausnahme der äussersten Schichten, enthalten grössere Stärkekörner, die aber meist in der Mitte der Zelle um den Kern herum angehäuft sind. Bei *Plantago major* strahlen die Nebenwurzeln erster Ordnung büschelförmig im Erdreich aus. Die Nebenwurzeln zweiter Ordnung sind anscheinend nicht mehr geotropisch. Ihre Wurzelhaube besteht aus 4—5 Schichten. Nach einstündiger Verticalstellung (mit nach abwärts gekehrter Spitze) sind bloss die sehr kleinen Stärkekörnchen der innersten Zellschicht den unteren Zellwänden angelagert; die nach aussen zu immer grösser werdenden Körner der übrigen Schichten, die den grössten Theil der Zelllumina ausfüllen, sind unregelmässig gelagert. Der Perceptionsapparat für den Schwerkraftreiz ist also schon stark reducirt.

Die Nebenwurzeln dritter Ordnung dürften in der That nicht mehr geotropisch sein. Wenn Jost¹⁾ sagt, dass sie „genau so bewegliche Stärke führen wie Hauptwurzeln“, so kann ich das nicht bestätigen. Zuweilen fand ich in diesen letzten Wurzelauuszweigungen gar keine Stärkekörner, und zwar weder in der Wurzelhaube, noch im Urmeristem des Wurzelkörpers. Dies ist z. B. in den sehr zarten Nebenwurzeln von *Fagopyrum esculentum* der Fall. Gewöhnlich sind aber in den äusseren Theilen der Wurzelhaube, oft nur in ihrer Spitze, Stärkekörner vorhanden. Dieselben sind oft ziemlich gross und rel. zahlreich, doch zeigen sie eine regellose Lage oder sind um den Zellkern zusammengedrängt. Bei *Ricinus communis* z. B. ist der innere Theil der Wurzelhaube ganz stärkefrei; nur die äussersten Schichten enthalten Stärkekörner, die in der angegebenen Weise gelagert sind. Bei *Camabis sativa* enthält nur die Hauben-

Statolithen; 2. Die in der Haubenspitze und häufig auch in den äusseren seitlichen Schichten der Haube enthaltenen Stärkekörner bilden wahrscheinlich das Baumaterial für die sich schleimig verdickenden Zellwände der äusseren Haubenzellschichten; sie sind unbeweglich, resp. unregelmässig in der Zelle zerstreut oder um den Zellkern herum angehäuft. Auf das Vorkommen solcher unregelmässig gelagerter Stärkekörner in den Wurzelhauben hat auch schon Némec (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI. Heft 1. Fig. 10, 12, 13) hingewiesen. Die in der Haubenspitze positiv geotropischer Haupt- und Nebenwurzeln auftretenden Stärkekörner sind die unbeweglich gewordenen „Statolithen“ der Columella, deren oberste, resp. älteste Zellen höchst wahrscheinlich ihr Perceptionsvermögen ganz verloren haben und nur mehr eine mechanische, resp. schützende Rolle spielen.

1) l. c. p. 173. Nähere Angaben theilt Jost nicht mit.

spitze Stärkekörner. In der äussersten Zellschicht sind sie sehr spärlich, meist dem der Innenwand angelagerten Zellkern angeschmiegt. In den inneren Zellen zeigen sie eine regellose Lagerung. Bei einer Wurzel, die sich eine halbe Stunde lang in der Verticalstellung befand (Spitze nach abwärts) waren bloss in den zwei axil gelegenen Zellen der 2. und 3. Etage (von der Haubenspitze aus gezählt) die Stärkekörner zum Theil auf den unteren Zellwänden angesammelt. Eine kleine Anzahl von Körnern war an den Seitenwänden oder in den oberen Zellecken zurückgeblieben: also Verringerung ihrer Beweglichkeit. Nicht selten enthalten in den letzten Wurzelanszweigungen auch die innersten Schichten der Wurzelhaube über dem Scheitel des Wurzelkörpers Stärkekörner; dieselben sind stets kleiner, als die der äusseren Schichten. Unbeweglich fand ich sie in den durch Anthocyan roth gefärbten Wurzelhauben von *Impatiens glanduligera*. Nach einstündiger Verticalstellung der Wurzel waren die Stärkekörner in allen Theilen der Wurzelhaube regellos gelagert. Bei *Myosotis palustris* und *Oxalis acetosella* sind sie aber beweglich und folgen dem Zuge der Schwerkraft. Bei letzterer Pflanze waren sogar die grösseren Stärkekörner der mehr nach aussen gelegenen Zellen der Wurzelhaube nach einhalbstündiger Verticalstellung der Wurzel einseitig gelagert. Solche Wurzeln sind aber wahrscheinlich in wenn auch nur geringem Grade geotropisch. Uebrigens tritt der Verlust der geotropischen Empfindlichkeit der Nebenwurzeln verschiedener Pflanzen gewiss nicht immer auf derselben Stufe des Verzweigungssystems ein. Auch können wohl Nebenwurzeln derselben Ordnung bei ein und derselben Pflanzenart den jeweiligen biologischen Bedürfnissen entsprechend in bald höherem, bald geringerem Grade geotropisch sein, ja zeitweilig ihre geotropische Empfindlichkeit ganz einbüssen, ohne dass diese Aenderungen im Statolithenapparat zum Ausdruck kommen müssen.

Im allgemeinen lässt sich sagen, dass bei den Nebenwurzeln zweiter und namentlich jenen dritter Ordnung, die in geringerem Grade oder garnicht geotropisch sind, eine mehr oder minder auffällige Rückbildung des Perceptionsapparates zu constatiren ist. Dieselbe äussert sich entweder darin, dass bewegliche Stärkekörner in der Wurzelhaube überhaupt fehlen, oder wenigstens darin, dass die Anzahl der Haubenzellen mit beweglichen Stärkekörnern auch relativ eine sehr geringe ist und dass diese Stärkekörner meist auffallend klein sind.

Sehr bemerkenswerthe Ergebnisse lieferte die Untersuchung der nicht geotropischen Haftwurzeln einiger Kletterpflanzen. Bei *Hedera helix* ist die am Scheitel aus 6–8 Zellschichten bestehende Wurzelhaube junger Haftwurzeln vollständig stärkefrei; ebenso wenig ist im Urmeristem des Wurzelkörpers Stärke enthalten. Ganz ähnlich verhalten sich die Haftwurzeln der dem Substrat dicht angeschmiegtten, plagiotropen Zweige von *Marcgravia dubia*; sie besitzen ebenfalls nur eine ziemlich schwach ausgebildete, vollkommen stärkefreie Wurzelhaube. Bei *Hoya carnosa* ist die „Columella“ der schwach entwickelten Wurzelhaube stärkefrei; nur die äussersten Zellschichten der Haubenspitze enthalten spärliche, kleine, nicht bewegliche Stärkekörnchen, die unregelmässig zerstreut, noch häufiger aber um den Zellkern angehäuft sind. Aehnlich verhält sich *Ficus repens*; nur die Haubenspitze enthält Stärkekörner, die aber nicht beweglich sind. Bei *Pothos cordatus* enthalten die äussersten Schichten der Wurzelhaube am Scheitel sowohl wie an den Flanken ziemlich grosse, runde zusammengesetzte Stärkekörner, die dem Einfluss der Schwerkraft keine Folge leisten. Sie liegen fast immer den inneren Zellwänden an, wo auch der Plasmabelag etwas dicker ist und meist auch der Zellkern liegt. An der horizontalen Haftwurzel sind also die Stärkekörner auf der oberen Flanke der Wurzelhaube den physikalisch unteren, auf der unteren Flanke den physikalisch oberen Zellwänden angelagert.

Zusammenfassend lässt sich also sagen, dass in Uebereinstimmung mit der Statolithentheorie des Geotropismus die Wurzelhauben der untersuchten nicht geotropischen Haftwurzeln entweder überhaupt keine Stärkekörner enthalten oder höchstens im Besitze „nicht beweglicher“ Stärkekörner sind.

IV. Die Sensibilität der Plasmahäute der Perceptionszellen.

Eine der naheliegendsten und wichtigsten Fragen hinsichtlich der Beschaffenheit der als Statocysten fungirenden Zellen der Stärkescheide und der Wurzelhaube ist die nach der Sensibilität der Hautschichten ihrer Plasmakörper. Ist die gesammte Hautschicht des betreffenden Protoplasten sensibel oder localisirt sich die Empfindlichkeit auf die bestimmten Wandungstheilen anliegenden Plasmahäute? Ich habe diese Frage bereits in meiner ersten Mittheilung gestreift und möchte sie nun etwas eingehender erörtern.

Dabei berücksichtige ich wieder in erster Linie den orthotropen, negativ geotropischen Stengel.

In einer typischen Stärkescheide kommen für unsere Frage folgende Zellwände, resp. die denselben anliegenden Plasmahäute in Betracht: 1. die Querwände; und zwar a) die untere, basiskope, b) die obere, akroskope Querwand; 2. die Längswände; und zwar a) die äussere Tangentialwand, b) die innere Tangentialwand, c) die beiden Radialwände. Welche dieser Wände hat man für empfindlich, welche für unempfindlich zu halten?

1. Die untere Querwand. In der geotropischen Gleichgewichtslage des orthotropen Stengels drücken die Stärkekörner auf die Plasmahäute der unteren, basiscopen Querwände. Da dieser Druck keine Reizreaction zur Folge hat, so ist die naheliegendste und einfachste Annahme die, dass keine Reizperception stattfindet, dass die Plasmahäute der unteren Querwände nicht sensibel sind. (Für die positiv geotropischen Wurzeln gilt natürlich das Umgekehrte: die Plasmahäute der oberen acroscopen Querwände sind unempfindlich.)

Nun liesse sich allerdings auch die Behauptung aufstellen, dass auch der Druck auf die unteren Querwände percipirt, empfunden wird, dass er aber zufolge bestimmter Constellationen in der Reizkette keine Bewegung auslöst¹⁾. Der Beweis für das Vorhandensein solcher reactionsloser Druckempfindungen lässt sich aber selbstverständlich nicht erbringen. Die „Oekonomie des wissenschaftlichen Denkens“ verlangt demnach, die einfachere Annahme als richtig anzuerkennen und die unteren Querwände als unempfindlich zu betrachten.

Damit ist nun aber nicht gesagt, dass die vertical aufrechte Stellung des orthotropen Stengels, d. i. die stabile Ruhelage, unter allen Umständen eine völlig reizlose Ruhelage darstellt. Wenn die Stärkekörner so spärlich auftreten, dass auf jeder Querwand nur eine einzige Schicht von Körnern aufliegt, die noch dazu die angrenzenden Partien der Längswände nicht berühren, dann allerdings ist die „Gleichgewichtsstellung“ eine reizlose Ruhelage. Wenn aber die Stärkekörner, wie das häufig vorkommt, die Querwand in mehreren Lagen bedecken und auch die Längswände berühren, dann üben sie auf diese naturgemäss einen wenn auch nur schwachen

1) Vergl. F. No11, Zur Controverse über den Geotropismus. Berichte d. Deutsch. botan. Gesellschaft, Bd. XX, 1902, p. 416, 2. Anm.

Seitendruck aus; da nun, wie die Erfolge bei intermittirender Reizung lehren¹⁾, die Längswände, resp. die ihnen anliegenden Plasmahäute bis hinab zu den Querwänden empfindlich sind, so werden sie von den benachbarten Stärkekörnern „geotropisch“ gereizt. Diese Reizung kann aber zu keiner einseitigen Krümmung führen, weil alle Längswände gleichmässig gereizt werden, und weil die Reizung an allen Flanken des aufrechten Stengels gleich stark ist. Die allseitigen Reizwirkungen heben sich gegenseitig auf²⁾.

Für die Erhaltung in der stabilen geotropischen Ruhelage ist diese anhaltende Reizung keine unumgängliche Bedingung; sie ist vielmehr nur eine bedeutungslose, doch unausweichliche Folgeerscheinung der gegebenen Construction des Perceptionsapparates³⁾.

2. Die obere Querwand. Schon Sachs⁴⁾ hat sich die Frage vorgelegt, wieso es denn eigentlich kommt, dass umgekehrt aufgestellte, mit der Spitze zenithwärts gerichtete, positiv geotropische Wurzeln sich wieder abwärts krümmen. Die Schwerkraft wirkt ja „ebenso wie bei einer genau senkrecht abwärts wachsenden Wurzel mit der Wachstumsachse parallel und auf allen Seiten derselben gleichartig“. Sachs hat auch bereits in den spontanen Nutationen der Wurzelspitze das wichtigste Mittel erblickt, durch welches das Zustandekommen einer geotropischen Reaction in der Inversstellung ermöglicht wird. Diese Annahme ist von Czapek⁵⁾ durch neue Versuche als richtig erwiesen worden. Die Versuchsobjecte — Wurzeln und Stengel verschiedener Pflanzenarten — wurden durch Eingypsen fixirt und dann in inverser Stellung möglichst genau vertical aufgestellt. Nach 5–6 Stunden wurde die Gypshülle entfernt und das betreffende Organ auf den Klinostaten gebracht. Eine geotropische Induction hatte niemals stattgefunden. Da bei diesen Versuchen durch die Fixirung mittels Gyps die

1) Vergl. G. Haberlandt, Ueber die Statolithenfuction der Stärkekörner. Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XX, 1902, p. 190.

2) Nachträgl. Anmerkung. In analoger Weise erledigt sich auch der Einwand, den Noll jüngst (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XX, p. 426, Sonderabdr.) aus event. Unregelmässigkeiten in der Gestalt der Perceptionszellen, nicht streng axialer Lage, Schrägstellung der Querwände, abgeleitet hat. Solche allseitige kleine Unregelmässigkeiten heben sich in ihren Wirkungen natürlich auf.

3) Vgl. F. Noll, Ueber Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIV, p. 987.

4) J. Sachs, Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg, I. Bd., p. 459.

5) F. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, p. 290 ff.

Nutationen gänzlich verhindert werden, so ist es mindestens in hohem Grade wahrscheinlich, dass eben desshalb die geotropischen Krümmungen am Klinostaten unterblieben.

Ich habe diese Versuche in abgeänderter Form mit den Inflorescenzachsen von *Capsella bursa pastoris* angestellt. Die Achse wurde in angewektem, schlaffem Zustande mit ihrem unteren Ende in ein mit Wasser gefülltes Glasröhrchen gesteckt und dieses annähernd vertical an einem Stativ derart befestigt, dass die Spitze nach abwärts sah. Das Ausfliessen des Wassers und Herausgleiten des Versuchsobjectes wurde dadurch verhindert, dass das Ende der Achse mittels eines durchlöcherten Korkpfropfens in das Glasröhrchen eingepasst war. An das obere Ende der Achse wurde mittels eines Zwirnfadens ein Gewicht von 5—10 g angehängt, so dass sich die schlafe Achse genau vertical einstellte und in dieser Lage ihre Turgescenz wiedergewann. Das Object wurde nun 3—4 Stunden lang im mit feuchter Luft erfüllten Dunkelkasten belassen. Nach Ablauf dieser Zeit, als die normale Präsentationszeit längst verstrichen und auch die Stärkekörner schon längst auf die nach unten gekehrten oberen Querwände der Stärkescheide herabgesunken waren, wurde die vollkommen gerade, turgescente Achse nach Entfernung des Gewichtes auf den Klinostaten gebracht. Bei jedem der mehrmals ausgeführten Versuche unterblieb nun jegliche geotropische Reaction. Controlobjecte, die nach gleicher Vorbehandlung statt auf die Klinostaten gebracht zu werden, horizontal aufgestellt wurden, zeigten schon nach kurzer Zeit ebenso schöne geotropische Krümmungen, wie solche Achsen, die direct horizontal gestellt wurden. Ich kann also Czapek's Versuchsergebnisse nur bestätigen.

Auch Noll betrachtet die invers aufrechte Stellung orthotroper Organe als „labile Ruhelage“, in der eine geotropische Reizung nicht stattfindet. Dementsprechend hat die Statolithentheorie in der von mir und Němec durchgeführten Ausgestaltung anzunehmen, dass die oberen Querwände der Perceptionszellen in Stengeln (die unteren in Wurzeln)¹⁾ mit Plasmahäuten ausgestattet sind, welche den Druck der auf ihnen lastenden Stärkekörner nicht empfinden, sich also ebenso verhalten, wie die Plasmahäute der unteren Querwände in Stengeln (der oberen in Wurzeln).

Bei völlig unbefangener Betrachtung der Dinge will es einem allerdings befremdlich erscheinen, dass ein orthotropes Organ die

1) Natürlich handelt es sich hier immer um orthotrope Organe.

inverse Stellung nicht direct wahrnehmen soll, sondern erst durch gelegentliche Nutationen „darauf kommt“, dass es auf dem Kopfe steht. So liegt denn der Gedanke nahe, dass die Plasmahäute der oberen Querwände bei Stengeln, der unteren bei Wurzeln, die bei inverser Stellung von den Stärkekörnern belastet werden, den Druck doch percipiren und dass sich die Reizreaction in einer Beschleunigung und Verstärkung der spontanen Nutationen äussert, wodurch die Chancen für die baldige Wiederkehr in die Normalstellung vergrössert würden. Ein ähnlicher Gedankengang scheint auch Czapek veranlasst zu haben nachzusehen, „ob die umgekehrt verticale Lage eine Vergrösserung des Ausschlages der Nutation bedinge gegenüber der normalen Gleichgewichtslage und der Horizontallage am Klinostaten“¹⁾. Dahin zielende Versuche lehrten ihn aber, „dass in invers senkrechter Lage keine verstärkten autonomen Nutationen auftreten.“ Auch ich konnte bei meinen Versuchen mit Inflorescenzachsen von *Capsella bursa pastoris* nichts dergartiges beobachten. Es ist sonach doch am wahrscheinlichsten, dass die Plasmahäute der in Rede stehenden Querwände unempfindlich sind.

3. Die Tangentialwände. Wird ein orthotroper Stengel horizontal gelegt, so sinken die Stärkekörner der Stärkescheide von den unteren Querwänden auf die physikalisch unteren Längswände hinab. Sie lasten jetzt in der obersten Längszone des Stengels bloss auf den inneren, in der untersten Längszone bloss auf den äusseren Tangentialwänden, in der Mitte der beiden Seitenflanken bloss auf den Radialwänden. Diese Lagerungen gehen natürlich, wenn wir den Gesamtumfang des Stengels berücksichtigen, durch intermediäre Lagerungen allmählich ineinander über.

Da der horizontal gelegte Stengel auf der Unterseite eine Wachsthumsförderung erfährt, so kann kein Zweifel darüber bestehen, dass der Druck der Stärkekörner auf die Plasmahäute der äusseren Tangentialwände von diesen empfunden wird und die Wachsthumsförderung auslöst. Die Oberseite des Stengels erfährt eine Wachsthumshemmung; da ist nun wieder die nächstliegende Annahme die, dass auch der Druck der Stärkekörner auf die inneren Tangentialwände percipirt wird und die Wachsthumshemmung auslöst. Diese Auffassung steht in vollkommener Uebereinstimmung

1) l. c., p. 291, 292.

mit Noll's Ansichten über die Orientirung seiner geotropischen „Reizfelder“¹⁾.

Nun wäre es aber auch möglich, dass nur die äusseren Tangentialwände empfindlich sind, die inneren dagegen nicht und dass die Wachsthumshemmung der Stengeloberseite in irgend einer Weise von der Wachsthumsförderung der Unterseite bedingt wird. Bei den Grasknoten wird durch den geotropischen Reiz bekanntlich nur die Unterseite zu neuem Wachsthum angeregt, die Oberseite zeigt überhaupt kein Wachsthum und verhält sich bei der Krümmung passiv. Es liegt also kein Grund vor, anzunehmen, dass sie den Schwerkraftreiz percipire; findet aber keine Reizperception statt, so sind eben die in Bezug auf die Organachse inneren Tangentialwände der Zellen der Stärkesicheln für den Druck der Stärkekörner unempfindlich.

Im Einklange mit dieser Folgerung stehen die Ergebnisse von Lamellenversuchen, die ich mit Grasknoten angestellt habe. Aus ca. 6 cm langen Halmstücken, die in der Mitte mit einem Knoten versehen waren, wurden mediane Längslamellen von ca. 1,2 mm Dicke herausgeschnitten. Nur der basale Halmtheil blieb in einer Länge von ca 2 cm intact. Um die vollständig freie Beweglichkeit der beiderseitigen Längsstreifen der Blattscheide zu sichern, wurde das Internodium an seiner Basis, d. i. an der Insertionsstelle der polsterförmigen Verdickung der Blattscheide vollständig exstirpirt. Dann wurden die Lamellen in der Sandkammer so horizontal aufgestellt, dass die Schnittflächen vertikal standen. Zu den Versuchen dienten die kräftigen Knoten von *Triticum villosum*, *Secale fragile* und *Sorghum halepense*.

Unmittelbar nach der Operation spreizten die beiden Längsstreifen der Blattscheide in der Regel etwas auseinander: eine Folge der Gewebespannung in den ringsum isolirten Längsstreifen des Knotens. Nach 24, resp. 48 Stunden zeigten die meisten Versuchsobjecte folgendes Verhalten: der untere Längsstreifen der

1) Von Němec (Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., 20. Bd., 1902, p. 350) wurde vor kurzem gesagt, ich hätte in meiner ersten Mittheilung angegeben, dass in negativ geotropischen Organen die inneren Tangentialwände für Druck unempfindlich sein müssten. Diese irrige Angabe Němec's kann nur auf einem Missverständniss beruhen. Ich habe im Gegentheil in jener Mittheilung (p. 270, 271) Versuche mit den Knoten von *Tradescantia* beschrieben, aus deren Ergebniss ich folgerte, dass sowohl die „tangentialen Längswände“, als auch die radialen (d. h. deren Plasmahäute) empfindlich seien. Allerdings halte ich den Versuch heute nicht mehr für beweisend.

Blattscheide war in der Knotenpartie um 9—40° geotropisch aufwärts gekrümmt; diese letztere war wie an unverletzten geotropisch gekrümmten Knoten mehr oder minder wulstig verdickt und etwas gewachsen. Der obere Längsstreifen blieb vollkommen gerade und verharrte in seiner anfänglichen Lage. Dieses Aussehen boten aber die Halmstücke nur dann dar, wenn der untere Längsstreifen bei seiner Krümmung nach aufwärts durch eine schwache Seitenkrümmung an dem oberen Längsstreifen seitlich vorbeigeführt wurde. Erfolgte die Krümmung genau in der Medianebene, dann drückte er von unten auf den oberen Längsstreifen und bog diesen gleichfalls aufwärts. Wenn man nun diesen letzteren etwas zur Seite bog oder abschnitt, dann nahm die geotropische Krümmung des unteren Streifens innerhalb weniger Secunden um ein bedeutendes zu: es erfolgte die Ausgleichung der durch das Hemmniss herbeigeführten Spannung.

Aus diesen Versuchen geht zunächst hervor, dass schmale Längslamellen aus Grasknoten, in denen bei horizontaler Lage der Längsachse und abwärts gekehrter Aussenseite die Stärkekörner bloss die der Unterseite, resp. Aussenseite des Organs zugekehrten Wandpartien der Stärkezellen (die äusseren Tangentialwände) belasten können, den Reiz percipiren und sich geotropisch ungefähr ebenso energisch aufwärts krümmen, wie intacte Knoten. Daraus folgt, wenn es noch eines Beweises bedürfte, die Sensibilität der äusseren Tangentialwände. Aus der weiteren Thatsache, dass sich die oberen Längslamellen nicht krümmten und überhaupt keine Lageveränderung zeigten, darf gefolgert werden, dass sie den geotropischen Reiz überhaupt nicht percipirten, oder mit anderen Worten, dass die Plasmahäute der inneren Tangentialwände der Stärkezellen für den Druck der auf ihnen lastenden Stärkekörner unempfindlich waren.

Für die positiv geotropischen Wurzeln gilt in Bezug auf die Sensibilität der Tangentialwände der Perceptionszellen *mutatis mutandis* dasselbe, wie für die negativ geotropischen Stengel.

Die Radialwände. Für das Verständniss der geotropischen Krümmungen orthotroper Organe ist vom Standpunkte der Statolithentheorie aus die Sensibilität der die Radialwände der Perceptionszellen bekleidenden Plasmahäute nicht erforderlich. Wird ein orthotropes Organ wagerecht gelegt, so werden in den Mittellinien der Seitenflanken nur die Radialwände von den Stärkekörnern belastet. Vom Standpunkte Noll's aus dürfte dieser Druck über-

haupt nicht percipirt werden, da er auf Grund seiner Betrachtungen über die Abgrenzung der geotropischen Reizfelder schon theoretisch den Schluss zieht, dass an den Seitenkanten eines wagerecht gelegten orthotropen Organs die „partielle Ruhelage“ herrscht, worin trotz horizontaler Lage der Zellenlängsachsen keine Reizung und keine Reaction stattfindet¹⁾. Noll fügt ausdrücklich hinzu: „diese Ruhelage ist jedoch auf engumschriebene Gewebestreifen beschränkt.“ Ein experimenteller Beweis für die Richtigkeit dieser theoretischen Annahme ist ihm das Ergebniss des bekannten Sachs'schen Lamellenversuches.

Sachs²⁾ hat aus nicht hohlen Dicotylensprossen (z. B. *Senecio Doria*, *S. umbrosus*) eine Mittellamelle der Länge nach herausgeschnitten; wie dick diese Lamelle war, wird nicht angegeben. Wenn diese Mittellamelle so horizontal gelegt wird, dass die Schnittflächen selbst vertical liegen, so krümmt sie sich immer aufwärts. Wenn dagegen die Schnittflächen horizontal liegen, so „findet nicht selten keine geotropische Aufrichtung statt“. Also doch nur „nicht selten“, was zur Annahme berechtigt, dass Sachs in der Regel auch in dieser Lage eine geotropische Aufrichtung beobachtet hat. Czapek³⁾ hat diese Versuche mit dem Hypocotyl von *Helianthus annuus* wiederholt und gefunden, „dass die geotropische Aufrichtung in diesem Falle unterbleibt“. Allerdings giebt er zu, dass auch Ausnahmen vorkommen. Auch Noll⁴⁾ findet, dass bei diesen Lamellenversuchen „das charakteristische Ergebniss nicht immer, ja nicht einmal in der Regel zum Ausdruck gelangt“. Doch führt er dies auf die technischen Schwierigkeiten der Versuchsanstellung zurück. Dieselben sind zweifellos vorhanden, allein Noll geht sicher zu weit, wenn er alle Aufwärtskrümmungen, die sich in der Horizontallage der Lamellen beobachten lassen, auf „Spannungsdifferenzen“ und „Versuchsfehler“ zurückführt.

Von mir⁵⁾ wurden einige Versuche mit 2½ mm dicken Mittellamellen aus den Knoten von *Tradescantia virginica* angestellt; es

1) F. Noll, Ueber heterogene Induction, p. 31 ff., ferner: Ueber Geotropismus, I. c., p. 467.

2) J. Sachs, Ueber Wachstum und Geotropismus aufrechter Stengel. Flora 1874, und Gesammelte Abhandlungen, Bd. II, p. 970.

3) Fr. Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotrop. Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, p. 250.

4) F. Noll, Ueber Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, p. 469.

5) G. Haberlandt, Ueber die Perception des geotropischen Reizes. Berichte d. Deutsch. botan. Gesellsch., 18. Bd., p. 271.

konnte eine zum Theil sehr energische Aufwärtskrümmung beobachtet werden. Endlich liegen auch Versuche von Němec¹⁾ vor, die mit 3—4 cm langen Keimwurzeln von *Vicia faba* ausgeführt wurden. Die beiden lateralen Theile der Haube wurden entfernt, so dass nur eine Mittellamelle von etwa 0,5 mm Dicke zurückblieb. Bei 3 unter 6 Versuchsobjecten trat in der Horizontallage eine geotropische Abwärtskrümmung von 20—45° ein.

Nach neuen Beobachtungen, die ich an Mittellamellen aus Grasknoten angestellt habe, gelingen die Versuche mit diesen Objecten am sichersten. Die Halmstücke mit den Knoten wurden in der schon oben beschriebenen Weise präparirt; die Mittellamelle resp. die beiden Längsstreifen der Blattscheide und ihres Knotens war 1—1,5 mm dick. Als Versuchspflanzen dienten *Triticum villosum*, *Secale fragile* und *Bromus secalinus*.

Als Beispiel will ich zunächst einen Versuch mit den drei Knoten eines Halmes von *Secale fragile* anführen. Die Lamellen waren ca. 1,2 mm dick. Nach 24stündiger Horizontallage im Sandkasten waren folgende geotropische Aufwärtskrümmungen eingetreten:

		Mittel
Unterer Knoten	1. Längsstreifen	18°
	2. „	30°
		24°
Mittlerer Knoten	1. Längsstreifen	35°
	2. „	37°
		36°
Oberer Knoten	1. Längsstreifen	40°
	2. „	58°
		49°

Die beiden Längsstreifen jedes Knotens waren dabei nur wenig auseinandergespreizt.

Als ein weiteres Beispiel sei ein Versuch mit drei Halmknoten von *Bromus secalinus* angeführt; die Lamellen waren ca. 1,5 mm dick. Nach 48stündiger Horizontallage im Sandkasten ergaben sich folgende geotropische Krümmungen:

		Mittel
1. Knoten	1. Längsstreifen	6°
	2. „	10°
		8°
2. Knoten	1. Längsstreifen	13°
	2. „	30°
		21,5°
3. Knoten	1. Längsstreifen	16°
	2. „	30°
		23°

1) B. Němec, Ueber die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, p. 91, 92.

Die beiden Längsstreifen jedes Knotens resp. jeder Blattscheide spreizten mehr minder weit auseinander und schlossen Winkel von $16-60^{\circ}$ miteinander ein.

Zuweilen unterblieben die geotropischen Krümmungen gänzlich, doch waren dies Ausnahmen, die das Gesamtergebniss nicht in Frage stellen konnten.

Aus all dem geht hervor, dass Mittellamellen orthotroper Organe auch bei horizontaler Lage der Schnittflächen geotropische Krümmungen auszuführen vermögen. Allerdings sind die Krümmungen in der Regel weniger ausgiebig, als bei verticaler Lage der Schnittflächen.

Darf nun daraus, wie ich und Nömc angenommen haben, die Sensibilität der Radialwände resp. ihrer Plasmahäute gefolgert werden? Spricht diese Thatsache gegen Noll's Annahme über die Abgrenzung der geotropischen Reizfelder?

Zunächst könnte die Möglichkeit bestehen, dass durch die Isolirung von Mittellamellen eine traumatische Umstimmung der Sensibilitätsverhältnisse hervorgerufen wird. Die Mittellamellen könnten in Bezug auf den Geotropismus ebensolche physiologische Einheiten repräsentiren, wie die intacten Organe. Die Radialwände wären dann in der Nähe der Schnittflächen zu sensiblen Tangentialwänden geworden, die den Druck der auf ihnen lastenden Stärkekörner percipiren. Diese Eventualität hat aber nur eine geringe Wahrscheinlichkeit für sich. Gegen sie spricht auch die oben festgestellte Thatsache, dass an Mittellamellen aus Grasknoten, deren Schnittflächen vertical stehen, der obere Längsstreifen sich niemals geotropisch krümmt, was er doch thun müsste, wenn die eben erwähnte Umstimmung der Sensibilitätsverhältnisse stattgefunden hätte.

Die Erklärung der in Rede stehenden Erscheinung liegt nach der Statolithentheorie viel näher: im Hinblick auf die Dicke des ganzen Organes sind Lamellen von 1—2 mm Dicke nicht dünn genug, um in der Horizontallage bloss eine Belastung der Radialwände zu ermöglichen. In der Nähe beider Schnittflächen nehmen die Radialwände eine etwas geneigte Lage ein und in Folge dessen rücken die beweglichen Stärkekörner zum Theil auf die angrenzenden Wandpartien der Tangentialwände hinüber und reizen hier durch ihren Druck die sensiblen Plasmahäute. Nehmen wir z. B. an, der cylindrische, orthotrope Stengel besäße einen Durchmesser von etwas über 4 mm, die

Stärkescheide einen solchen von genau 4 mm. Schneiden wir aus einem solchen Stengel eine Mittellamelle von 1 mm Dicke heraus und bringen wir diese in die Horizontallage, eine Schnittfläche oben, die andere unten, so ergibt die Rechnung, dass die Radialwände der obersten und untersten Scheidenzellen mit der Horizontalen einen Winkel von ca. 14° einschliessen. Ebenso wie in einem intacten Stengel, der mit der Verticalen einen Winkel von 14° einschliesst, wird ein Theil der Stärkekörner auf die angrenzenden Partien der Tangentialwände hinübersinken, auf der unteren Seite gegen die äusseren, auf der oberen gegen die inneren Tangentialwände zu, und der dadurch bewirkte Druck auf die Plasmahäute reicht hin, um die geotropische Krümmung auszulösen. Da nur ein kleiner Theil der Tangentialwände von Stärkekörnern belastet wird, während bei verticaler Stellung der Lamellen (Längsachse horizontal) sämtliche Stärkekörner auf die Tangentialwände hinüberücken, so erklärt sich auch die schon von Sachs und Næmec constatirte Thatsache, dass die geotropische Krümmung der Lamellen in der Horizontallage meist geringer ist als in der Verticallage. Auch das häufige Ausbleiben der Krümmung in erstgenannter Lage kann nicht befremden. Denn der schon an und für sich geringe geotropische Reiz kann durch die Folgen der schweren Verwundung leicht bis zur Unwirksamkeit beeinträchtigt werden.

Das geotropische Verhalten der Mittellamellen orthotroper Organe steht also mit der Statolithentheorie in vollkommener Uebereinstimmung. Zu seiner Erklärung ist es nicht nöthig anzunehmen, dass die Plasmahäute der Radialwände der Perceptionszellen sensibel seien.

Das Gesamtergebniss der vorstehenden Erwägungen und Versuche lässt sich folgendermassen ausdrücken:

In orthotropen Organen sind die Plasmahäute der unteren und oberen Querwände der Perceptionszellen nicht empfindlich. Sensibel sind bloss die Plasmahäute der tangentialen Längswände, und zwar vor allem der äusseren bei negativ, der inneren bei positiv geotropischen Organen. Ob auch die diesen gegenüberliegenden Tangentialwände sensible Plasmahäute aufweisen, ist ungewiss. Bei den Grasknoten liegt kein Grund vor, dies anzunehmen. Die Plasmahäute der Radialwände sind sehr wahrscheinlich nicht sensibel.

V. Das Verhalten von Stengeln mit entstärkter Stärkescheide.

Die experimentelle Beweisführung zu Gunsten der Statolithentheorie kann zwei directe Wege einschlagen.

Der erste Weg führt zu Resectionsversuchen: das hypothetische, stärkehaltige Perceptionsorgan wird operativ entfernt und aus dem nunmehrigen Ausbleiben der geotropischen Krümmung wird auf die Function jenes stärkeführenden Zellcomplexes als Perceptionsorgan geschlossen. Ich habe solche Versuche mit den Knoten von *Tradescantia virginica*, Némec mit verschiedenen Wurzeln ausgeführt. Man hat diese Versuche als nicht beweiskräftig hingestellt, da der gewaltsame operative Eingriff auch auf andere Weise das geotropische Perceptionsvermögen schädigen, resp. aufheben konnte. Auf die Frage, inwieweit dieser Einwurf berechtigt ist, will ich hier nicht näher eingehen und ohne weiteres zugeben, dass Resectionsversuche stets Bedenken wachrufen werden.

Der zweite Weg führt zu weniger gewaltsamen Versuchen: nicht das ganze Perceptionsorgan wird entfernt, sondern nur einer seiner beiden integrierenden Bestandtheile, der Statolithenapparat, während die sensiblen Plasmahäute intact bleiben. Ist die Statolithentheorie in unserer Formulirung richtig, so dürfen Stengel oder Wurzeln mit entstärkten Stärkescheiden resp. Wurzelhauben keine geotropischen Krümmungen ausführen, obgleich sie noch geotropisch reizbar sind. Die empfindlichen Plasmahäute können eben nicht mehr gereizt werden.

Dieser Weg ist zuerst von Némec, später auch von mir betreten worden. Némec hat die Stärkekörner in der Wurzelhaube durch achttägiges Eingypsen der Wurzeln zum Verschwinden gebracht. Vom Gypsverband befreit, sind die Wurzeln nunmehr trotz des stattfindenden Wachstums nicht im Stande, sich geotropisch zu krümmen. Sie vermögen dies erst nach dem Wiederauftreten beweglicher Stärkekörner. Auch dieser Versuch ist beanstandet worden¹⁾, da wohl als sicher anzunehmen ist, dass durch achttägiges Eingypsen nicht bloss der Statolithenapparat, sondern auch das Perceptionsvermögen der Plasmahäute geschädigt wird.

Ich habe deshalb die Entfernung der Stärkekörner überhaupt nicht durch einen experimentellen Eingriff herbeigeführt, sondern

1) Vergl. L. Jost, Die Perception des Schwereereizes in der Pflanze. Biolog. Centralbl., Bd. XXII, 1902, p. 174.

Vorgänge, die sich in der freien Natur von selbst abspielen, als Hilfsmittel zur Entstärkung der Stärkescheide herangezogen. Als solche dienten mir die niederen Temperaturen des Spätherbstes und des ungewöhnlich milden Winters 1901/02¹⁾.

Durch die Untersuchungen Russow's, Baranetzky's und namentlich A. Fischer's ist festgestellt worden, dass bei vielen Holzgewächsen die Stärke im Winter vollständig verschwindet, vor allem in der Rinde, bei einigen auch im Holze. Die Stärke wird entweder in Fett verwandelt, oder sie wandert nach Umwandlung in Glykose theilweise aus; bei den „Stärkebäumen“ setzt sie sich nach A. Fischer vielleicht in einen noch unbekannten Stoff um. Die Auflösung der Stärke im Herbst geht verhältnissmässig langsam vor sich; sie wird nicht nur von den niederen Temperaturen hervorgerufen, sondern beruht auch auf „erblicher Periodizität“. Sehr rasch erfolgt dagegen bei Erhöhung der Temperatur die Regeneration der Stärke. Bringt man Aeste oder Rindenstücke zur Zeit des Winterminimums ins warme Zimmer, so erscheinen bei 20° C oft schon nach zwei Stunden die ersten Stärkekörnchen.

Ich habe nun nach einigen schon im November 1901 angestellten Proben im December 1901 und Januar 1902 verschiedene Pflanzen des Grazer botanischen Gartens auf ihren Stärkegehalt geprüft und gefunden, dass bei mehreren Arten eine vollständige Entstärkung ihrer Stengel und Blätter erfolgt war. Auch die Stärkescheide war vollkommen stärkefrei. Im übrigen waren diese Pflanzen ganz unversehrt. Ihre Laubblätter zeigten ein gesundes Aussehen, und bei der damals herrschenden Temperatur fand sogar ein schwaches Wachsthum statt.

Die Temperaturverhältnisse waren nach den Aufzeichnungen des hiesigen physikalischen Institutes die folgenden:

	Mittlere	Mittleres		Absolutes	
	Monatstemper.	Max.	Min.	Max.	Min.
December 1901	+ 1,3	+ 4,1	— 2,2	+ 7,8	— 8,3
Januar 1902	+ 1,4	+ 5,2	— 2,4	+ 10,0	— 7,2

Linum perenne. Die meisten Versuche habe ich mit dieser Pflanze angestellt, die sich als ein ausgezeichnetes Versuchsobject

1) Eine vorläufige Mittheilung über meine Versuche mit Stengelorganen, die durch niedere Temperaturen vollständig entstärkt waren, habe ich bereits in den Berichten d. Deutsch. botan. Gesellsch. (Ueber die Statolithenfuction der Stärkekörner), Bd. XX. 1902, p. 193 ff. veröffentlicht.

erwies. Sie bot in den angegebenen Wintermonaten ein eigenthümliches Aussehen dar. Die zahlreichen jüngeren Laubsprosse, die erst im Spätherbst zur Entwicklung gelangten und meist vollkommen gerade waren, schlossen mit der Horizontalen die verschiedensten Winkel ein; einige waren vollkommen horizontal gelagert, andere zeigten eine bald stärkere, bald schwächere Schiefstellung, und wieder andere wuchsen annähernd vertical aufwärts. Die Sprosse waren mit einem Worte im Raume vollständig desorientirt, ihr Geotropismus lahmgelegt. Dagegen zeigten sie hin und wieder deutliche Krümmungen nach Süden. Im allgemeinen kam aber bloss ihr Autotropismus zur Geltung.

Die Stengel dieser Pflanzen waren im December und Januar vollkommen stärkefrei. Die Stärkescheide war auch in jener Region, in der sich die geotropische Krümmung vollzieht, vollkommen entstärkt. Ihre Chlorophyllkörner enthielten keine Spur von Stärkeeinschlüssen.

Zunächst war nun festzustellen, innerhalb welcher Zeit die Regeneration der Stärke in der Stärkescheide vor sich geht. Abgeschnittene Zweige liessen im Laboratorium bei einer Temperatur von 18—20° C. nach 2 Stunden weder in der Stärkescheide, noch in anderen Theilen des Stengelquerschnittes regenerirte Stärke erkennen. Nach 5 Stunden war zwar die eigentliche Stärkescheide noch stärkefrei, wohl aber enthielten die auffallend grossen, an die Stärkescheide angrenzenden Zellen der Rindenmarkstrahlen in ihren Chlorophyllkörnern bereits ziemlich grosse Stärkeeinschlüsse. Hier wird also die Stärke am frühesten neugebildet. Nach 20 Stunden sind die Stärkekörner auch in der Stärkescheide vollkommen regenerirt, von ansehnlicher Grösse und leicht beweglich. Auch in den Schliesszellen und ihren Nebenzellen treten jetzt schöne Stärkekörner auf. Dieselben sind aber, unabhängig von der Schwerkraft, stets den Innenwänden angelagert. In den ausgewachsenen, nicht mehr krümmungsfähigen Theilen des Stengels ist die Stärke zwar in den Spaltöffnungszellen, nicht aber in der Stärkescheide regenerirt. — Im Rindenparenchym und im Marke zeigt sich keine Spur von Stärke.

Nachdem so festgestellt war, nach welcher Zeit die Regeneration der Stärke im Laboratorium erfolgt, konnte mit den Experimenten begonnen werden. Die 8—9 cm langen, geraden Sprosse wurden aus dem Freien ins Laboratorium gebracht, in dem stets eine Temperatur von 17—20° C herrschte, und hier in horizontaler Stellung

2—2½ Stunden lang dem Einfluss der Schwerkraft ausgesetzt. Mit seinem unteren Ende steckte jeder Spross in einem einseitig zugeschmolzenen Glasröhrchen, das mit Wasser gefüllt war. Durch kleine Korkkeile wurde der Zweig im Röhrchen fixirt. Nach der angegebenen Expositionszeit wurden die Sprosse am Klinostaten um eine horizontale Achse rotiren gelassen: niemals zeigten die während der Exposition noch ganz stärkefreien Sprosse nachträglich am Klinostaten auch nur die geringste geotropische Krümmung. — Nun wurden nach eintägiger Rotation dieselben Sprosse, in denen inzwischen die Regeneration der Stärke in der Stärkescheide erfolgt war, nach Herstellung frischer Schnittflächen wieder 2—2½ Stunden lang horizontal exponirt. Die Herstellung frischer Schnittflächen hatte den Zweck, dem Einwande zu begegnen, dass früher die geotropische Reizperception möglicherweise bloss in Folge des Wundshoks unterblieben sei. Nach der angegebenen Expositionszeit, die natürlich in jedem einzelnen Versuche genau so gross war, wie am Tage vorher, erfolgte wieder die Rotation der Sprosse um die horizontale Achse des Klinostaten. Stets traten nun schon nach einigen Stunden die schönsten geotropischen Krümmungen der nunmehr stärkehaltigen Sprosse auf.

Nachstehend theile ich ein Beispiel mit: Am 9. Januar wurden 4 Sprosse aus dem Garten ins Laboratorium gebracht und 2½ Stunden lang horizontal exponirt. Dann kamen sie auf den Klinostaten. Nach 3, 4, 8 und 24 Stunden zeigte kein Spross eine geotropische Krümmung. Nun wurden sie abermals 2½ Stunden lang horizontal exponirt. Nach vierstündiger Rotation waren sie sämmtlich geotropisch gekrümmt. Die Krümmungswinkel betrugen 15°, 30°, 30° und 50°.

Gegen die Verwerthung dieser Versuche zu Gunsten der Statolithentheorie kann der naheliegende Einwand erhoben werden, dass durch die vorausgegangene Abkühlung die Sprosse vielleicht die Empfindlichkeit ihrer Plasmahäute, eventuell das Vermögen der Reizleitung oder der Reizreaction eingeüsst haben, und dass die Wiederherstellung des normalen Zustandes nicht schon in den ersten Stunden nach Einwirkung der höheren Temperatur, sondern erst später, etwa nach einem Tage, eintrete.

Nach Czapek¹⁾ heben Temperaturen von 0 bis + 2° C. die geotropische Empfindlichkeit der Keimwurzeln von *Faba* und

1) Fr. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus, l. c., p. 271 ff.

Lupinus und des Hypokotyls von *Helianthus annuus* nicht aufschwächen sie dagegen in beträchtlichem Grade. Bei diesen Versuchen ging aber die Abkühlung der geotropischen Induction nicht voraus, die letztere erfolgte vielmehr während der Abkühlung. Diese Versuche kommen also für unsere Frage nicht direct in Betracht; immerhin lehren sie, dass selbst bei einer Temperatur von 0 bis 2° C. die geotropische Sensibilität noch nicht erloschen ist. Meine Versuchspflanzen waren aber tagsüber im Freien Temperaturen bis zu 10° C. (absolutes Maximum) ausgesetzt; umso mehr war anzunehmen, dass dann bei einer Temperatur von 18–20° C. ihre Sensibilität die normale war.

Da mir aber diese Erwägung doch nicht genügend erschien, um jenem Einwand zu begegnen, so führte ich noch folgenden Versuch aus.

Am 11. Januar wurden zwei Sprosse, die durch dreitägigen Aufenthalt im Laboratorium in den vollen Wiederbesitz der Stärkekörner in der Stärkescheide gelangt waren, in eine Abtheilung des Kalthauses gebracht, in der bei Tag eine Temperatur von 4–5° C., Nachts eine solche von 2,5–3° herrschte. Hier rotirten sie in horizontaler Stellung um die horizontale Achse des Klinostaten von 5 Uhr Nachm. bis 10 Uhr Vorm., d. h. durch 17 Stunden. Nun wurden sie ins Laboratorium gebracht und bei einer Temperatur von 19° C. 2½ Stunden lang in horizontaler Stellung dem Einfluss der Schwerkraft unterworfen. Nun erfolgt wieder die Rotation am Klinostaten. Schon nach einer Stunde war eine schwache geotropische Krümmung bemerkbar. Nach 6 Stunden war die Krümmung bereits sehr stark; der eine Spross hatte sich um 60°, der andere um 45° erhoben. Die vorausgegangene starke Abkühlung, die für die Sprosse um so empfindlicher sein musste, als sie aus dem warmen Laboratorium direct in das Kalthaus übertragen wurden, hatte also die geotropische Sensibilität nicht im geringsten geschädigt. Die mikroskopische Untersuchung eines Controlsprosses ergab ferner, dass durch die 17 stündige Abkühlung der Stärkegehalt der Stärkescheide keine Verminderung erfahren hatte.

Nun liesse sich noch einwenden, dass vielleicht nach länger andauernder Abkühlung, wie sie die Freilandpflanzen im December und Januar erfahren hatten, die Sensibilität der Plasmahäute so sehr geschädigt sei, dass nach Uebertragung der Pflanzen in das warme Laboratorium die normale Empfindlichkeit nicht schon in

den ersten Stunden zurückkehre. Dieser Einwand ist vor kurzem von Noll¹⁾ erhoben worden. Dagegen möchte ich nun nochmals bemerken, dass die Freilandpflanzen in jenen Monaten durchaus keiner anhaltend starken Abkühlung unterworfen waren. Das mittlere tägliche Temperaturmaximum betrug im December $4,1^{\circ}$, im Januar sogar $5,2^{\circ}$ C. und da noch dazu an vielen Tagen die Sonne schien, welche meine Versuchspflanzen direct bestrahlte, so war ihre Erwärmung immer wieder beträchtlich genug, um ihre geotropische Reizbarkeit wenigstens soweit intact zu erhalten, dass sie nach Uebertragung der Sprosse in den erwärmten Versuchsraum sehr bald wieder ihre normale Grösse erreichen konnte. Wenigstens liegt gar kein Grund vor, das Gegentheil anzunehmen.

Analoges gilt auch für die Reizleitung. Czapek²⁾ nimmt auf Grund seiner Versuchsergebnisse an, dass „so lange die Perception besteht, auch Reizleitung erhalten bleibt“. Für abgekühlte *Lupinus*-Wurzeln ergab sich bei $+5^{\circ}$ C. eine Leitungsgeschwindigkeit von 10 Minuten, bei $+2^{\circ}$ C. eine solche von 20 Minuten. Da in den meisten Stengeltheilen der geotropische Reiz von jener Zone percipirt wird, in welcher die Reizreaction stattfindet³⁾, so kann es sich hier bloss um Reizleitung auf geringe Entfernungen hin handeln, nämlich aus dem Perceptionsorgan, der Stärkescheide, in das benachbarte Mark- und Rindengewebe, woselbst die Förderung resp. Hemmung des Wachstums ausgelöst wird. Diese Querleitung hätte innerhalb der 24 Stunden, während welcher die entstärkten Sprosse am Klinostaten bei $18-20^{\circ}$ C. rotirten, gewiss mit hinreichender Schnelligkeit und Intensität stattfinden können, wenn es überhaupt zur Reizperception gekommen wäre.

Was endlich die Beeinflussung der Reizreaction, der Krümmungsfähigkeit, durch die vorausgegangene Abkühlung betrifft, so geht schon aus dem oben p. 476 mitgetheilten Versuche hervor, dass die normale Reactionsfähigkeit der Sprosse nach Uebertragung in günstige Temperaturen jedenfalls schon nach einigen Stunden wiederkehrt. Dasselbe lehrte auch ein Versuch mit entstärkten, direct aus dem Freien in das warme Laboratorium gebrachten Sprossen, die horizontal in die Sandkammer gesteckt nach etwa sechs Stunden bereits den Beginn der geotropischen Aufwärts-

1) Fr. Noll, Zur Controverse über den Geotropismus. Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., XX. Bd., p. 423.

2) Fr. Czapek, Weitere Beiträge etc., I. c., p. 222.

3) Vergl. Fr. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus, I. c., p. 269.

krümmung erkennen liessen. Wie oben mitgetheilt wurde, tritt nämlich schon nach 5 Stunden regenerirte bewegliche Stärke in den an die Stärkescheide angrenzenden grossen Markstrahlzellen auf. Innerhalb 24 Stunden verstärkten sich jene Krümmungen stets in sehr ansehnlicher Weise. Wenn also aus dem Freien ins Laboratorium gebrachte Sprosse, nach $2-2\frac{1}{2}$ stündiger Induction, am Klinostaten innerhalb 24 Stunden nicht die geringste geotropische Krümmung zeigten, so konnte dies nicht auf ihrer mangelnden Krümmungs- resp. Reactionsfähigkeit beruhen. Die Ursache lag im Perceptionsapparat, in dem die als Statolithen fungirenden Stärkekörner fehlten.

Linum usitatissimum. Eine überwinternde Pflanze hatte zahlreiche 8—12 cm lange Laubsprosse getrieben, die theils aufrecht, theils mehr minder horizontal, theils schräg aufwärts oder abwärts orientirt waren. Die am 27. December 1901 vorgenommene Untersuchung eines aufrechten Sprosses ergab, dass die Stärkescheide lebhaft grüne Chlorophyllkörner ohne Stärkeeinschlüsse enthielt. Nur ausnahmsweise waren in ihnen noch winzige Stärkekörnchen nachweisbar. Die Chlorophyllkörner waren den unteren Querwänden aufgelagert. Sowohl in der Rinde wie im Mark waren die Chlorophyllkörner vollkommen stärkefrei.

Die Regeneration der Stärke in der Stärkescheide erfolgte bei einer Temperatur von $18-20^{\circ}$ C. ebenso rasch wie bei *Linum perenne*. Dementsprechend zeigten in der Sandkammer horizontal aufgestellte Sprosse nach 24 Stunden bereits sehr ausgiebige geotropische Krümmungen.

Die Klinostatenversuche ergaben dasselbe Resultat wie bei *Linum perenne*. Als Beispiel führe ich folgenden Versuch an:

Am 7. Januar wurden zwei aus dem Freien direct ins Laboratorium gebrachte vollkommen gerade Zweige 3 Stunden lang in horizontaler Lage dem Einfluss der Schwerkraft ausgesetzt. Dann wurden sie am Klinostaten um eine horizontale Achse rotiren gelassen. Innerhalb 24 Stunden trat nicht die geringste geotropische Krümmung auf. Dann erfolgte nach Herstellung frischer Schnittflächen abermals eine 3 stündige Induction in horizontaler Lage. Am Klinostaten rotirend zeigten nunmehr beide Zweige nach 4 Stunden geotropische Krümmungen. Der Krümmungswinkel betrug 15° und 35° . Nach 24 Stunden waren die Krümmungen autotropisch fast vollständig ausgeglichen.

Capsella bursa pastoris. Zu den Versuchen wurden Inflorescenzachsen in verschiedenen Entwicklungsstadien verwendet. Am 5. Januar war die Stärkescheide sowohl in den älteren wie in den jüngeren Stengeltheilen stärkefrei. Ebenso Mark und Rinde.

Ich habe mit dieser Pflanze nur wenige Versuche ausgeführt, die übereinstimmende Ergebnisse lieferten. Zwei davon seien hier beschrieben:

Am 7. Januar wurde eine Inflorescenzachse aus dem Freien ins Laboratorium gebracht und in horizontaler Lage 3 Stunden lang exponirt. Nach 4 stündiger Rotation am Klinostaten war keine geotropische Krümmung eingetreten; ebensowenig nach 24 Stunden. Nach neuerlicher 3 stündiger Exposition in der Horizontallage war die Achse schon am Ende der Expositionszeit um 45° geotropisch aufwärts gekrümmt. Nach 4 stündiger Rotation am Klinostaten betrug der Krümmungswinkel 55° . Die mikroskopische Untersuchung ergab jetzt, dass in den Chlorophyllkörnern der Stärkescheide reichlich Stärke vorhanden war.

Sehr bemerkenswert war folgender Versuch. Am 14. Januar wurden zwei aus dem Freien ins Laboratorium gebrachte Inflorescenzachsen 2 Stunden lang horizontal exponirt. Die eine war noch jung, die andere älter, bereits mit grünen Schötchen versehen. Nach 5 stündiger Rotation zeigte die jüngere Achse eine deutliche geotropische Krümmung, die ältere war ganz gerade. Die sofortige mikroskopische Untersuchung lehrte nun, dass in der jüngeren Achse die Stärkescheide ziemlich reichlich feinkörnige Stärke enthielt, während sie in der älteren stärkefrei war. In der jüngeren Achse war aus irgend einem Grunde die vollständige Auflösung der Stärke unterblieben, oder die Stärke wurde ungewöhnlich rasch regenerirt, so dass die Perception des geotropischen Reizes möglich war. Es ist dies auch deshalb von besonderem Interesse, weil daraus klar hervorgeht, dass die geotropische Empfindlichkeit der Plasmahäute, nach voransgegangener längerer Abkühlung, bei einer Temperatur von $18-20^{\circ}$ schon in den ersten 2 Stunden gross genug ist, um die Reizperception zu ermöglichen. Wenn diese in anderen Fällen ausbleibt, so kann dies also nur auf dem Mangel an Stärkekörnern beruhen.

Ruta graveolens. Die Versuche mit dieser Pflanze lieferten in mehrfacher Hinsicht ein interessantes Ergebniss. Anfangs Januar waren in den aufrechten Laubsprossen Mark und Rinde ganz stärkefrei, ebenso auch die Stärkescheide. In der primären Rinde fielen

einzelne Zellen durch ihren Stärkereichthum auf. Dieselben waren aber mehr weniger collabirt, ihr Plasmakörper abgestorben. Offenbar waren dies Zellen, die schon zu einer Zeit zu Grunde gingen, als noch die ganze Rinde stärkereich war.

Am 4. Januar in horizontaler Stellung in die Sandkammer gesteckte Zweige (Temp. 18—20° C.) zeigten nach 3 Tagen noch gar keine geotropische Krümmung. In der Stärkescheide und nur in dieser — waren zu dieser Zeit bereits Stärkekörner vorhanden, allein dieselben waren nicht beweglich, die Chlorophyllkörner, in denen sie auftraten, waren dicht um den Zellkern zusammengeballt, der keine bestimmte Lage aufwies. Am 5. Tage zeigten die Zweigspitzen eine schwache Aufwärtskrümmung, am 6. war sie stärker, am 7. hatte sich die oberste 7—8 cm lange Stengelpartie in scharfem Bogen aufwärts gekrümmt. Der Erhebungswinkel betrug 30—60°. Die Stärkescheide enthielt nun reichlich grosskörnige Stärke, die unabhängig vom Zellkern den unteren Zellwänden angelagert war. Diese Loslösung vom Zellkern war schon am 5. Tage zu beobachten.

Bei *Ruta graveolens* geht also die Regeneration der Stärke in der Stärkescheide verhältnissmässig langsam vor sich. Ueberdies sind die Stärkekörner anfänglich dem richtenden Einfluss der Schwerkraft entzogen und um den Zellkern zusammengeballt. Dementsprechend kommt es auch noch nicht zur Perception des Schwerkraftreizes. Erst wenn die grösser gewordenen Stärkekörner sich vom Zellkern lösen und leicht beweglich werden, wird der Schwerkraftreiz percipirt und die Krümmung ausgelöst.

Die Versuche mit *Ruta graveolens* sind auch deshalb lehrreich, weil wohl niemand behaupten dürfte, dass die geotropische Empfindlichkeit der Plasmahäute beim Aufenthalte im geheizten Laboratorium erst nach 5 Tagen wiedergekehrt sei.

Das Hauptergebniss der vorliegenden Beobachtungen und Versuche lässt sich in den Satz zusammenfassen:

Negativ geotropische Stengel, die durch anhaltend niedere Temperaturen stärkefrei geworden sind und auch in der Stärkescheide keine Stärke mehr aufweisen, sind nicht im Stande, bei höherer Temperatur geotropische Krümmungen auszuführen, solange die Stärke fehlt. Erst nach der Regeneration beweglicher Stärkekörner sind wieder geotropische Krümmungen möglich. Jenes Unvermögen kann nach dem Mitgetheilten nicht auf fehlender Sensi-

bilität, Reizleitung oder Reactionsfähigkeit, sondern nur darauf beruhen, dass die als Statolithen fungirenden Stärkekörner fehlen, infolge dessen die sensiblen Plasmahäute nicht gereizt werden können.

Ich erblicke daher in den mitgetheilten Versuchsergebnissen einen einwandfreien Beweis zu Gunsten der Statolithentheorie des Geotropismus.

Von Vöchting¹⁾ wurde vor einigen Jahren gezeigt, dass die Laubspresse gewisser krautiger Gewächse, speciell von *Mimulus Tilingii* „bei hoher Temperatur emporwachsen, bei niedriger dagegen horizontale Richtung behalten oder, wenn schon in die aufrechte Stellung übergegangen, wieder annehmen“. „Bei niedriger Temperatur verhalten sich die Triebe also wie plagiotrope, bei hoher wie orthotrope Gebilde.“ Vöchting giebt nicht an, wie er sich diesen Einfluss der Temperatur auf die Sprossrichtung eigentlich vorstellt. Er spricht von einer „besonderen Eigenschaft“, auf der dieser Einfluss beruht und schlägt für sie die Bezeichnung „Psychroklinie“ vor. Eine Umstimmung der geotropischen Eigenschaften der Sprosse durch den Temperaturwechsel scheint er also nicht im Auge zu haben, wenigstens spricht er nicht davon. —

Den Nachweis, dass es sich bei den psychroklinischen Bewegungen mancher Pflanzen thatsächlich um geotropische Bewegungen handelt, hat Lidforss²⁾ für *Holostium umbellatum* und *Lamium purpureum* zu erbringen gesucht. Im Freien bei niedriger Temperatur gezogene Topfkulturen mit horizontal wachsenden Stengeln wurden bei 20–30° am Klinostaten in solcher Lage befestigt, dass die Wirkungen der Schwerkraft und des Lichtes aufgehoben wurden. Es traten keine Krümmungen ein; die Stengel wuchsen autotropisch in der vorher eingeschlagenen Richtung weiter. Die bei erhöhter Temperatur eintretenden Krümmungsbewegungen sind also geotropischer Natur. Dass die Aufwärtskrümmung der horizontalen Stengel bei höherer Temperatur auf negativem Geotropismus beruhe, war aber von vornherein wahrscheinlich. Dagegen

1) H. Vöchting, Ueber den Einfluss niedriger Temperatur auf die Sprossrichtung. Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., XVI. Bd., 1898. p. 37 ff.

2) B. Lidforss, Några fall af psykroklini, Botaniska Notiser 1901, Heft 1. Mir nur durch das ausführliche Referat im Botan. Centralblatt, 1901. 88. Bd., p. 169, bekannt.

ist Lidforss den stricten Beweis, dass das Annehmen der Horizontallage bei niedriger Temperatur auf Transversal-Geotropismus beruhe, schuldig geblieben. Wenigstens wird in dem Referate des Botan. Centralblattes kein Klinostatenversuch erwähnt, in welchem aufrecht wachsende Pflanzen bei der Rotation am Klinostaten einer niedrigen Temperatur ausgesetzt worden wären. Wenn auch bei diesem Versuche jede Krümmung unterbleiben würde, dann wäre freilich der Transversal-Geotropismus der Sprosse bei niedriger Temperatur erwiesen. Er wird allerdings durch die Beobachtung sehr wahrscheinlich, dass bei niedriger Temperatur die künstlich aus ihrer Lage gebrachten *Holosteum*-Stengel immer wieder in die Horizontallage zurückkehren. Immerhin bedarf diese Frage, auch im Hinblick auf die letzten Arbeiten Baranetzky's¹⁾ und Wiesner's²⁾, einer erneuten Untersuchung.

Wenn nun thatsächlich die bei niederen Temperaturen horizontale Lage der Laubsprosse mancher Pflanzen auf Transversal-Geotropismus beruhen sollte, so müssten nach der Statolithentheorie mindestens in dem Zeitraum, in dem sich bei Temperaturwechsel die geotropischen Bewegungen vollziehen, in der Stärkescheide bewegliche Stärkekörner vorhanden sein. Für den Uebergang aus der Vertical- in die Horizontallage ist das ohne weiteres anzunehmen, denn die Zweige haben sich ja in höherer Temperatur befunden und die Stärke wird bei Temperaturniedrigung nur langsam aufgelöst. Wenn andererseits der Uebergang aus der Horizontal- in die Verticallage nicht zu rasch erfolgt — etwa innerhalb eines Tages —, so kann die geotropische Reizung ganz gut durch regenerierte Stärke bewirkt werden. Ist aber die geotropische Aufwärtskrümmung nach Eintritt höherer Temperatur eine sehr rasche, so müssen die Stärkekörner wohl auch bei niedriger Temperatur erhalten geblieben sein.

Horizontal wachsende *Holosteum*-Pflanzen zeigen bei 20—30° nach Lidforss schon nach 1½ Stunden die geotropische Aufwärtskrümmung des oberen Theiles ihrer obersten Internodien. Da wird wohl die Stärke durch die vorherige Temperaturniedrigung überhaupt nicht zum Verschwinden gebracht worden sein.

Lamium purpureum ist nach Lidforss eine ausgesprochen „psychrocline“ Pflanze. Am 7. Januar 1901 fand ich die Stengel

1) Flora, Bd. 89, 1901, p. 138.

2) Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., 20. Jahrg., 1902, p. 321.

in horizontaler Lage, dem Boden anliegend, nur ihre Spitzen waren geotropisch aufgerichtet. Die Stärkescheide enthielt in jedem Chlorophyllkorn ein einziges ziemlich grosses Stärkekorn. Sonst war der Stengel bis auf die Spaltöffnungszellen vollkommen stärkefrei. In diesen waren theils Stärkekörner, theils Fetttröpfchen vorhanden. Bei *Stellaria media* ist nach Lidforss die Psychroklinie weniger ausgeprägt. Ich fand die Pflanzen schon am 3. November ganz horizontal ausgebreitet; bloss die jüngsten Internodien waren schwach geotropisch aufwärts gekrümmt. Die Chlorophyllkörner der Stärkescheide in den jüngeren Stengelknoten enthielten ziemlich grosse Stärkekörner. Ein am genannten Tage horizontal in die Sandkammer gestellter Spross war bei 18° nach 24 Stunden schön geotropisch aufgerichtet. Der Krümmungswinkel des jüngsten Stengelknotens betrug 40° , des zweitjüngsten 7° .

Schliesslich sei noch darauf hingewiesen, dass Stengelorgane, die auch bei anhaltend niederen Temperaturen negativ geotropische Krümmungen ausführen, normale, d. h. stärkehaltige Stärkescheiden besitzen. Das ist z. B. bei den Inflorescenzachsen von *Bellis perennis* und in den Blütenstielen von *Primula acaulis* der Fall.

VI. Charakteristik des geotropischen Reizes.

1. Der Schwerkraftreiz beruht auf dem Druck fester Körperchen.

Um den Schwerkraftreiz näher zu charakterisiren, ist vor allem die Feststellung der Thatsache nothwendig, dass die geotropische Reizung der Plasmahäute nur durch den Druck fester Körperchen, nicht aber durch den Druck einer Flüssigkeitssäule bewirkt werden kann. Das ist der Hauptsatz der Statolithentheorie.

Es war zuerst Pfeffer¹⁾, der die Möglichkeit ins Auge fasste, dass die Schwerkraft durch Herstellung eines Druckunterschiedes in der Ober- und Unterseite eines horizontal gelegten Pflanzentheiles auslösend wirkt. Er hat dabei an den Druck einer Wassersäule gedacht, wobei er mit Recht hervorhob, dass die Geringfügigkeit des etwa einer Wassersäule von der Höhe eines Wurzelquerschnittes entsprechenden Druckes nicht als Gegengrund geltend

1) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1. Aufl. II. Bd., p. 331.

gemacht werden könne; denn schon sehr leichte Körper vermögen an sensitiven Organen wirksam Contactreize auszuüben.

Vor kurzem hat auch Noll¹⁾ die Frage aufgeworfen, ob das Gewicht des Körnerplasmas und des Zellsaftes als Vermittler des Gravitationsreizes dienen könne. Er verneint diese Frage ohne weiteres aus dem Grunde, weil er sich schwer vorstellen kann, wie im Hinblick auf die Grösse des Turgordruckes „das geringe Gewicht des flüssigen, resp. halbflüssigen Zellinhaltes einseitig noch besonders percipirt werden könne. Es wird unterhalb der Schwelle für Unterschiedsempfindlichkeit bleiben“. Nun ist aber das Gewicht der Stärkekörner, oder anderer discreter Körperchen, die auf den physikalisch unteren Plasmahäuten eines horizontal gelegten Stengels lasten, um ein Vielfaches geringer, als das Gewicht der entsprechenden Zellsaftsäule; man kann also von vornherein nicht sagen, dass der Druck des Zellsaftes nicht ausreiche, um die Reizperception zu ermöglichen. Solange man bloss schlechtweg an einen „Druck“ denkt, unbekümmert darum, wie er zu Stande kommt, müsste man im Gegentheile den Druck des Zellsaftes für geeigneter halten, den Schwerkraftreiz zu vermitteln, als den Druck der Stärkekörner, denn der Zellsaft ist doch viel schwerer als die vorhandene Stärke.

Dass es sich bei der geotropischen Reizung um den Druck fester Körperchen und nicht um den Druck einer Flüssigkeitssäule handelt, muss also experimentell bewiesen werden. Dieser Beweis wird durch die im vorigen Capitel mitgetheilten Versuche mit stärkelosen Stengeln geliefert: wenn durch niedere Temperaturen entstärkte Laubspresse von *Linum perenne* u. a. auch bei höherer Temperatur den Schwerkraftreiz solange nicht percipiren, als die Stärke in der Stärkescheide fehlt, so folgt daraus natürlich nicht bloss, dass die Stärkekörner die Vermittler des Schwerkraftreizes vorstellen, sondern gleichzeitig auch der Satz, dass der Druck des Zellsaftes auf die sensiblen Plasmahäute nicht als Reiz empfunden wird. Es müssen discrete, rel. feste Körperchen sein, die durch ihren Druck den Reiz bewirken.

Diese wichtige Eigenthümlichkeit hat also die geotropische Reizbarkeit mit der Contactreizbarkeit gemein, wie sie uns bei den Ranken entgegentritt. Bekanntlich können

1) Fr. Noll, Zur Controverse über den Geotropismus. Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., XX. Jahrg. 1902. p. 425.

Ranken nur durch Berührung und Reibung seitens fester Körper, nicht aber durch den Anprall von Wassertropfen gereizt werden. Es müssen also, wie Pfeffer¹⁾ sich ausdrückt, „discrete Punkte beschränkter Ausdehnung gleichzeitig oder in genügend schneller Aufeinanderfolge von Stoss oder Zug hinreichender Intensität betroffen werden. Dagegen reagirt die Ranke nicht, sobald der Stoss alle Punkte eines grösseren Flächenstückes mit ungefähr gleicher Intensität trifft, so dass also die Compression benachbarter Punkte erhebliche Differenzen nicht erreicht“. — Von mir²⁾ wurde dann genauer dargelegt, welcher Art die Deformation der sensiblen Plasmahäute sein muss, damit Reizperception stattfinden könne. Für einen streng radialen Druck, wie er durch sehr grosse Reizflächen, die sich der Oberfläche des Organs anschmiegen (Wasser, Quecksilber, erstarrte aber noch weiche Gelatine) erzielt wird, beziehungsweise für die dadurch hervorgerufene Deformation (Zusammendrückung) ist das sensible Plasma unempfindlich. Wenn aber sehr kleine Reizflächen — ein fester Körper mit seinen Unebenheiten — auf das Organ drücken, dann entstehen ausser der radialen Druckspannung auch noch tangential Druck- und Zugspannungen, für die allein die Plasmahaut empfindlich ist.

Analog liegen die Verhältnisse bei der Perception des Schwerkraftreizes. Der radiale Druck, den der Zellsaft und das Körnerplasma auf die sensiblen Plasmahäute der Längswände des horizontal gelegten Organes ausüben, wird nicht percipirt. Die auf der Plasmahaut lastenden und in dieselbe ev. auch etwas einsinkenden Stärkekörner dagegen müssen Deformationen hervorrufen, die zum Theil wenigstens in tangentialen Verschiebungen bestehen, also tangentiale Spannungen voraussetzen. Das Ergebniss des Versuches mit der weichen Thonscheibe, in die eine kleine Holz- oder Metallscheibe eingedrückt wird, das ich zur Illustrirung der tangentialen Spannungen in den Aussenwänden einer von einem festen Körper berührten Ranke angeführt habe³⁾, kann ebenso auch zur Verdeutlichung der Deformationen dienen, die ein auf die Plasmahaut drückendes Stärkekorn in dieser hervorrufen muss.

1) W. Pfeffer, Zur Kenntniss der Contactreize. Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen, I. Bd., p. 483 ff.

2) G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perception mechanischer Reize, Leipzig 1901, p. 122 ff.

3) G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, p. 131.

2. Die geotropische Reizung wird durch statischen Druck bewirkt.

Bei den Ranken ist die Reizung der sensiblen Plasmahaut durch directe Berührung nicht möglich. Immer ist zwischen dem reizenden Körper und der Plasmahaut die relativ feste und elastische Zellwand ausgespannt, durch die hindurch sich der Reiz erst mechanisch fortpflanzen muss. Vielleicht ist dies einer der Gründe, wesshalb bei den Ranken ein durch allmähliches Andrücken erzielter constanter Druck wirkungslos bleibt und bloss rasch verlaufende Compressionen zur Reizung führen. Ranken werden nur durch Stösse gereizt, die überdies mehrere Male rasch hintereinander sich einstellen müssen.

Anders verhält sich die Sache bei der geotropischen Reizung. Der drückende Körper, das Stärkekorn, sinkt durch das Körnerplasma bis unmittelbar zur Plasmahaut hinab, drückt auf diese und bewirkt so streng locale Deformationen, worunter die tangentialen Verschiebungen als Reiz empfunden werden. Müssen nun diese Deformationen ebenso wie bei den Ranken, stossweise erfolgen, oder genügt zur Reizperception jener langsamere Verlauf der Deformationen, wie er durch constanten Druck erzielt wird? Ich habe bereits bei früherer Gelegenheit¹⁾ hervorgehoben, dass es sich bei der geotropischen Sensibilität wahrscheinlich um eine Empfindlichkeit für statischen Druck handelt. „Denn die Umlagerung der Stärkekörner geht zwar verhältnissmässig rasch vor sich, ist aber natürlich lange nicht schnell genug, um zu Stosswirkungen zu führen. Allerdings könnten solche Stosswirkungen durch Schwingungen des umgebenden Mediums zu Stande kommen.“

Eine bestimmte Antwort auf jene Frage kann wieder nur auf experimentellem Wege erreicht werden. Es ist festzustellen, ob auch bei möglichst zitterfreier Aufstellung der Versuchspflanzen geotropische Krümmungen zu Stande kommen? Handelte es sich auch bei der geotropischen Reizung um sich wiederholende Einzelstösse, so dürften die Versuchspflanzen keine geotropischen Krümmungen ausführen, oder dieselben müssten, da eine absolut zitterfreie Aufstellung kaum zu bewerkstelligen ist, erst sehr spät eintreten. Die mit den Epikotylen von *Vicia faba* und *Phaseolus multiflorus*, der Keimblattscheide von *Zea Mais* und den Wurzeln von *Vicia faba*, *Phaseolus multiflorus* und *Zea Mais* angestellten

1) G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, p. 142, 3. Ann.

Versuche, die in dem für zitterfreie Aufstellung eingerichteten Raume des hiesigen physikalischen Institutes ausgeführt wurden¹⁾, lieferten nun das Ergebniss, dass bei einer Temperatur von 15 bis 16° C. schon nach wenigen Stunden die schönsten geotropischen Krümmungen eintreten. Auch bei möglichst zitterfreier Aufstellung erfolgen also die geotropischen Krümmungen in gewohnter Weise. Daraus geht bestimmt hervor, dass die geotropische Reizung schon durch den statischen Druck fester Körperchen erzielt wird²⁾.

Durch den constanten Druck der Stärkekörner auf die Plasmahaut werden also allmählich Deformationen bewirkt, die nach Ablauf eines gewissen Zeitraums jene Grösse erreichen, bei welcher eine erfolgreiche, d. h. zur geotropischen Krümmung führende Perception des Reizes stattfindet.

3. Die Wanderzeit der Stärkekörner und die geotropische Präsentationszeit.

Es ist nunmehr die Frage aufzuwerfen, welcher Zeitraum im allgemeinen erforderlich ist, damit der statische Druck der Stärkekörner die zur Auslösung des Reactionsvorganges nothwendige Deformirung des sensiblen Plasmas bewirken könne. Diese Frage steht im nächsten Zusammenhange mit einer anderen Frage, die das Verhältniss der „Präsentationszeit“ zur „Wanderzeit der Stärkekörner“ betrifft.

Unter der „Präsentationszeit“ verstehe ich im Anschluss an Czapek die minimale Reizungsdauer, die eben noch zur erfolgreichen Perception des Reizes führt³⁾. Als „Wanderzeit der

1) Für die Benutzung dieses Raumes bin ich meinem verehrten Collegen, Herrn Hofrath Prof. L. Pfaundler zu bestem Dank verpflichtet.

2) Wenn Jost (Biolog. Centralbl., 22. Bd., p. 176, Anm.) sagt, dass Czapek „bei jeder geotropischen Reizung eine Summirung von Einzelstössen“ annehme, um den Erfolg der intermittirenden Reizung zu erklären, so beruht das offenbar auf einem Missverständniss. Czapek spricht an der betreffenden Stelle (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, p. 206) von einer „Summirung von Einzelanstössen“ und nicht von „Einzelstössen“, ferner von den „zeitlich gehäuften Impulsen der continuirlichen Reizung“, und „kurzen Einzeleindrücken“. Der Ausdruck „Einzelanstösse“ ist bei Czapek synonym mit „Partialreizungen“, ein Ausdruck, den Czapek gleichfalls gebraucht. — Solche Partialreizungen müssen aber natürlich nicht Einzelstösse sein.

3) Czapek definiert die Präsentationszeit in seinen „Weiteren Beiträgen“, p. 183 als die „minimale Reizungsdauer, welche eben noch zur Perception des Reizes führt“. Das ist allerdings nicht ganz genau ausgedrückt, es ist aber klar, dass auch Czapek

Stärkekörner“ bezeichne ich die Zeitdauer, welche die Stärkekörner in ihrer Gesamtheit benöthigen, um bei Horizontallage des Organs von den Querwänden auf die Längswände der Perceptionszellen hinüberzugleiten.

In meiner ersten Mittheilung habe ich darauf hingewiesen, dass die Umlagerungsdauer der Stärkekörner (15—20 Minuten) ungefähr der geotropischen Präsentationszeit entspreche. Es sollte damit nicht mehr gesagt sein, als dass die Umlagerung der Stärkekörner schnell genug vor sich geht, um die relativ kurzen Präsentationszeiten, die Czapek festgestellt hat, verständlich zu machen. Neuere Untersuchungen haben mich nun gelehrt, dass die Wanderzeit der Stärkekörner bei den untersuchten Stengelorganen viel kürzer ist als die Präsentationszeit.

Zur Ermittlung der Wanderzeit benutzte ich zuerst nicht zu dünne Längsschnitte, an denen die Umlagerungen der Stärkekörner mit dem Horizontalmikroskop direct beobachtet wurden. Es stellte sich aber heraus, dass die durch den Wundreiz ausgelösten Plasmaströmungen in den Zellen der Stärkescheide die normale Umlagerung der Stärkekörner störend beeinflussten. Es wurde desshalb von dieser Methode abgesehen und an rasch angefertigten Längsschnitten, die in Pausen von 2—3 Minuten hergestellt wurden, der jeweilige Stand der Umlagerung beobachtet. Es stellten sich dabei nicht unbeträchtliche Unterschiede in den einzelnen Zellen derselben Stärkescheide heraus, so dass die unten mitgetheilten Zahlen nur annähernd richtige Mittelwerthe darstellen. — Die Präsentationszeit wurde in der Art ermittelt, dass horizontal gelegte Stengel von 5 zu 5 Minuten auf den Klinostaten gebracht wurden, wo sie um eine horizontale Achse rotirten. Dann wurde festgestellt, nach welcher Expositionsdauer sich eine schwache geotropische Nachkrümmung zeigte. Natürlich handelt es sich auch hierbei nur um Annäherungswerthe. Die Temperatur betrug 18—19°.

Nachstehende Tabelle enthält die Versuchsergebnisse:

	Wanderzeit in Minuten	Präsentationszeit
<i>Capsella bursa pastoris</i> , Inflorescenzachse	8	25
<i>Rumex acetosa</i> , Inflorescenzachse	10	25

eine erfolgreiche, d. h. eben noch zur geotropischen Nachkrümmung führende Perception gemeint hat. Der Widerspruch, den Noll (Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., 20. Jahrg., p. 413) zwischen Czapek's früherer und neuerer Definition der Präsentationszeit zu erblicken meint, besteht demnach nicht.

	Wanderzeit in Minuten	Präsentationszeit in Minuten
<i>Ranunculus acer</i> , Blütenstiel	10	25
<i>Taraxacum officinale</i> , Blüthenschaft	15	30
<i>Tradescantia virginica</i> , mittlerer Knoten eines Sprosses	20	30

Bei den Wurzeln dürfte sich die Sache ähnlich verhalten, wobei allerdings der Unterschied zwischen Wanderzeit und Präsentationszeit ein geringerer zu sein scheint. Nach den Beobachtungen von Němec dürfte die Wanderzeit im Durchschnitt ca. 15 Minuten betragen. Czapek¹⁾ bestimmte für die Keimwurzeln von *Pisum sativum*, *Lupinus albus*, *Zea Mais*, *Cucurbita Pepo* eine Präsentationszeit von 20 Minuten. Bei *Vicia faba* ist aber die Differenz eine sehr grosse. Ich bestimmte die Wanderzeit zu ca. 18 Minuten, die Präsentationszeit beträgt nach Czapek 50 Minuten.

Wir haben uns demnach nach der Statolithentheorie den Ablauf des Perceptionsvorganges folgendermassen vorzustellen.

In dem Momente, als das orthotrope Organ, Stengel oder Wurzel, horizontal gelegt wird, beginnt mit dem einseitigen Druck der Stärkekörner die Perception. Der anfänglich ganz schwache Reiz wird immer stärker, je mehr Stärkekörner von den Querwänden auf die Längswände hinüberwandern. Sind alle Stärkekörner auf den Längswänden angesammelt, so ist die Reizung am stärksten, sie hat aber in diesem Zeitpunkte die Reizschwelle für den Reactionsvorgang noch nicht erreicht. Die Stärkekörner müssen noch eine Zeit lang auf die Plasmahaut drücken, resp. in diese einsinken, bis die dadurch erzielten Deformationen so gross geworden sind, dass die Reizkrümmung ausgelöst wird. Dieser Zeitraum beträgt bei den untersuchten, geotropisch sehr empfindlichen Stengeln ungefähr 10—17 Minuten. Bei Grasknoten und manchen Stengelorganen, deren Präsentationszeit einige Stunden beträgt, ist jener Zeitraum entsprechend länger. Sehr kurz ist er im allgemeinen bei Wurzeln (ca. 10 Minuten), doch giebt es auch hier Ausnahmen; bei *Vicia faba* beläuft er sich auf etwas über 30 Minuten.

4. Die Perception bei stossweiser Reizung.

Wenn auch, wie wir oben gesehen haben, bei statischem Druck der Stärkekörner die allmähliche Deformation des sensiblen Plasmas

1) Fr. Czapek, Weitere Beiträge, I. c., p. 184.

Die rotirende Welle w , die durch einen Wassermotor in Bewegung gesetzt wird, bringt durch ihren schwach excentrischen Metallstift s die bei g mit einem Gelenk versehene metallene Stossstange st in eine stossende Auf- und Abbewegung. Die Führung der Stossstange besorgt die an einem hölzernen Stativ befestigte Metallröhre r . Das obere Ende der Stossstange durchsetzt das untere kreisrunde Loch des hölzernen Doppeltisches t, t^1 , der auf einer Seite an den Holzbalken b genagelt ist. Dieser lässt sich in einem bei sch angebrachten (in der Zeichnung nicht dargestellten) Schlitten mit Reibung auf- und abschieben, sodass der Abstand der oberen Tischfläche vom Ende der Stossstange zu reguliren ist. Auf dem Doppeltisch liegt die Metallgabel g , deren beide Arme a, a^1 in entsprechend weiten Löchern beider Tischplatten ohne Reibung auf- und abbewegt werden können. In der Mitte trägt das horizontale Mittelstück der Gabel auf seiner Unterseite, genau über der Endfläche der Stossstange, einen halbkugeligen Knopf. Darüber trägt die Gabel die federnde Klemme k , die zum Festhalten der Glasröhren oder des Glasgefässes bestimmt ist, in dem das Versuchsobject in der Horizontallage fixirt wird.

Ist der Apparat in Bewegung, so stösst die Stossstange von unten auf den Knopf der Gabel und hebt diese empor. Die „Stosshöhe“ kann durch die oben erwähnte Schlittenvorrichtung von 3 mm bis auf Bruchtheile eines Millimeters verringert werden. Gewöhnlich kamen ganz geringe Stosshöhen zur Verwendung. Mittelst verschieden grosser Drehscheiben liess sich die Zahl der Stösse pro Secunde reguliren. Bei meinen Versuchen betrug die Anzahl der Stösse 5—15 pro Secunde.

Die betreffenden Laubspresse oder Inflorescenzachsen wurden mit ihrem unteren Ende in einseitig zugeschmolzene, mit Wasser gefüllte Glasröhrchen gesteckt und durch Korkkeile darin fixirt. Dann gelangten sie in entsprechend weite Glasröhren und wurden nun an beiden Enden durch Kork- und Baumwollpfropfe fixirt, so dass sie beim Schütteln in horizontaler Lage keine Biegungen erfahren konnten. Dies war nothwendig, um die Baranetzky'sche „Gegenkrümmung“ nach mechanischer Verbiegung auszuschliessen, die leicht geotropische Krümmungen vortäuschen könnte. — Bei Verwendung von Keimlingen mit kurzen, steifen Hauptwurzeln war diese Vorsicht nicht nöthig. Dieselben wurden mittelst Stecknadeln in Glaszylindern an Korkstückchen befestigt. Glasröhren und Glaszylinder waren theilweise mit nassem Filterpapier ausgekleidet.

Während des Schüttelns wurde der ganze Apparat mit einem innen geschwärzten Blechkasten zugedeckt.

Nach 3—10 Minuten langem Schütteln, resp. Stossen wurden die Versuchsobjecte aus den Glasröhren herausgenommen und am Klinostaten um eine horizontale Achse rotiren gelassen. Natürlich war für die Sättigung der Luft mit Wasserdampf und für vollständige Verdunkelung gesorgt. Die Temperatur betrug bei den im Sommer mit Stengeln durchgeführten Versuchen 19—22° C., bei den im Herbst mit Wurzeln durchgeführten 16—18°.

Als Versuchsobjecte dienten Blüthenschäfte von *Taraxacum officinale*, Blüthenstiele von *Ranunculus acer*, Inflorescenzachsen von *Capsella bursa pastoris*, *Rumex acetosa*, *Plantago lanceolata*, *Arabis bellidifolia*, Halmknoten von *Secale cereale*, *Poa pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Arrhenatherum elatius*. Keimwurzeln von *Vicia faba*, *Phaseolus multiflorus*, *Pisum sativum* und *Zea Mais*.

Als allgemeines Ergebniss dieser Versuche stellte sich heraus, dass bei den meisten Objecten ein 5 Minuten langes Schütteln, resp. Stossen in der Horizontallage genügt, um nachträglich am Klinostaten sehr ausgiebige geotropische Krümmungen zu erzielen.

Stengel. — *Capsella bursa pastoris*. Mit den Inflorescenzachsen dieser Pflanze habe ich besonders zahlreiche Versuche ausgeführt, die in den meisten Fällen sehr bestimmte Resultate lieferten. Gewöhnlich war nach 5 Minuten langem Schütteln auf dem Klinostaten schon nach einer halben Stunde die geotropische Nachwirkung deutlich erkennbar; nach einer Stunde war die Krümmung oft schon sehr stark. Zur Erzielung schwächerer geotropischer Krümmungen genügte bereits ein 3 Minuten langes Schütteln (10 Stösse pro Secunde). Im weiteren Verlauf der Krümmung stellten sich nach mehreren Stunden gewöhnlich ausgiebige Circumnutationen ein. Da die normale Präsentationszeit 25 Minuten beträgt, so bedeutet die Präsentationszeit für stossweise Reizung — c. 3 Minuten — eine sehr beträchtliche Abkürzung.

Taraxacum officinale. Zu den Versuchen wurden geköpfte Blüthenschäfte verwendet, nachdem vorher festgestellt war, dass dieselben durch die Decapitation in ihrer Perceptions- und Reactionsfähigkeit nicht beeinträchtigt werden. Decapitirte Schäfte erheben sich in der Sandkammer sogar rascher aus der Horizontallage, als intacte. So waren drei decapitirte Schäfte nach 2 Stunden im Durchschnitt bereits um 25° in grossem Bogen aufwärts gekrümmt,

während drei nicht decapitirte erst knapp unter dem Involucrum den Beginn der Krümmung erkennen liessen.

Die Versuche gelangen in den meisten Fällen. Nach 5 Minuten langem Schütteln (10 Stösse pro Secunde) war am Klinostaten nach einer Stunde meist schon eine deutliche geotropische Krümmung zu beobachten, die sich nach 2 Stunden auf 20—25° steigerte. Zuweilen war eine so ansehnliche Krümmung schon nach 1 Stunde eingetreten. Die Krümmungen bildeten wie in der Sandkammer grosse, flache Bögen. Normale Präsentationszeit 30 Minuten.

Ranunculus acer. Drei Blütenstiele mit noch geschlossenen Blüten wurden 5 Minuten lang geschüttelt (15 Stösse pro Secunde). Nach 1½ Stunden am Klinostaten schöne geotropische Nachwirkung; Krümmungswinkel 25°, 30° und 50°. Normale Präsentationszeit 25 Minuten.

Plantago lanceolata. Zwei Blüthenschäfte wurden 3 Minuten lang geschüttelt (15 Stösse pro Secunde). Nach 1 Stunde war der eine Schaft am Klinostaten ganz schwach, der andere um 15° geotropisch gekrümmt. Normale Präsentationszeit 15 Minuten.

Rumex acetosa. Decapitirte Inflorescenzachsen zeigten nach 8 Minuten langem Schütteln (15 Stösse pro Secunde) am Klinostaten nach einer Stunde deutliche geotropische Krümmungen bis zu 20°. Dieselben verstärkten sich nicht weiter, es stellten sich Circumnutationen ein und nach 6 Stunden waren die Achsen autotropisch mehr minder gerade gestreckt. Normale Präsentationszeit 25 Minuten.

Grasknoten. Gegenüber den vorstehend besprochenen Stengelorganen sind die Halmknoten der Gräser in geotropischer Hinsicht sehr träge Organe. Ihre Präsentationszeit beträgt jedenfalls mehrere Stunden; für *Poa pratensis* bestimmte ich sie zu ungefähr 4 Stunden. Dementsprechend war auch ein längeres Schütteln in der Horizontal-lage notwendig, um am Klinostaten geotropische Nachwirkungen zu erzielen. Doch genügte in der Regel ein 15 Minuten langes Schütteln (15 Stösse pro Secunde), um dann am Klinostaten nach 24 Stunden ganz deutliche geotropische Krümmungen zu beobachten. Der Krümmungswinkel betrug 3—5°.

Wurzeln sind im allgemeinen weniger geeignete Versuchsobjecte als Stengel. Es treten leicht andersgeartete Krümmungen auf, die das Versuchsergebniss verschleiern; auch scheint zu rasches Schütteln, resp. Stossen einen schädigenden Einfluss auf die geotropische Sensibilität auszuüben. Es wurde daher die Anzahl der

Stösse pro Secunde verringert (4—10), auch die Stosshöhe wurde auf Bruchtheile eines Millimeters herabgesetzt. Vielleicht war auch die ungünstige Jahreszeit (Anfang October), in der die Stossversuche mit Keimwurzeln ausgeführt wurden, Ursache, dass eine Anzahl von Objecten kein bestimmtes Ergebniss lieferte. Immerhin war die Zahl der gelungenen Einzelversuche gross genug, um mit Bestimmtheit sagen zu können, dass auch bei Wurzeln die Präsentationszeit durch Schütteln während der Induction sehr stark verkürzt wird.

Vicia faba. Die Keimwurzeln dieser Pflanzen waren das günstigste Versuchsobject. Nachstehend einige Beispiele in tabellarischer Form:

No.	Expositions- dauer	Zahl der Stösse pro Sec.	Krümmungswinkel	
			nach 6 Stunden	nach 24 Stunden
1.	5'	8	35°	—
2.	5'	4	0°	34°
3.	5'	4	0°	30°
4.	5'	10	15°	—
5.	7'	10	20°	60°
6.	5'	10	33°	—
7.	5'	10	15°	—

Die normale Präsentationszeit beträgt nach Czapek¹⁾ 50 Minuten.

Pisum sativum. Vier Keimlinge wurden 5 Minuten lang geschüttelt; 10 Stösse pro Sec. Am Klinostaten betrugen nach 5 Stunden die geotropischen Krümmungswinkel der Wurzeln: 0°, 12°, 20°, 25°. Normale Präsentationszeit nach Czapek 20 Minuten.

Phaseolus multiflorus. Die Keimwurzeln dieser Pflanze sind ziemlich empfindlich. Die besten Resultate erhielt ich, wenn die Keimlänge nicht direct aus den feuchten Sägespähen oder dem Sande auf den Schüttelapparat gelangten, sondern vorerst mit nach abwärts gekehrter Wurzelspitze 24 Stunden lang in dampfgesättigter Luft gezogen wurden. Auch darf nicht zu rasch und heftig geschüttelt werden. Nachstehend ein Beispiel:

No.	Expositions- dauer	Zahl der Stösse pro Sec.	Krümmungswinkel	
			nach 4 Stunden	nach 24 Stunden
No. 1	5'	5	35°	70°
No. 2	5'	5	25°	34°

1) Fr. Czapek, Weitere Beiträge etc., l. c., p. 184.

Häufig war die geotropische Krümmung nach 24stündiger Rotation am Klinostaten bereits in die Baranetzky'sche Gegenkrümmung übergegangen.

Zea Mays. Zu den Versuchen eignen sich am besten junge Keimlinge mit ca. $1\frac{1}{2}$ cm langen Hauptwurzeln. Beispiele: Ein Keimling wurde 5 Minuten lang geschüttelt; 10 Stösse pro Sec. Beginn der geotropischen Krümmung am Klinostaten nach 3 Stunden. Nach 5 Stunden betrug der Krümmungswinkel 40° , nach 8 Stunden 45° , nach 24 Stunden 50° . Zwei Keimlinge wurden 5 Minuten geschüttelt; 10 Stösse pro Sec. Krümmungswinkel am Klinostaten nach 6 Stunden 16° und 20° . — Auch beim Mais geht die geotropische Krümmung nach länger andauernder Rotation am Klinostaten häufig in die Gegenkrümmung über. — Die normale Präsentationszeit beträgt nach Czapek 20 Minuten.

Nach den vorstehend mitgetheilten Versuchsergebnissen treten mit Ausnahme der Grasknoten bei allen untersuchten Stengeln und Wurzeln schon nach 5 Minuten langem Stossen in der Horizontal-lage nachträglich am Klinostaten sehr kräftige geotropische Krümmungen auf. Die Präsentationszeit für stossweise Reizung ist natürlich noch kürzer als 5 Minuten; sie beträgt für die Infloreszenzachsen von *Capsella bursa pastoris* ca. 3 Minuten (10 Stösse pro Sec.). Die normale Präsentationszeit (25 Minuten) ist daher ca. 8 mal so gross als die Präsentationszeit bei stossweiser Reizung. Auch bei den anderen Objecten ist die erstere jedenfalls ein Multipolum der letzteren.

Das Stossen während der Exposition des geotropischen Objectes wirkt also wie eine Zunahme der Kraftgrösse bei der Reizung. So wie sich diese grössere Reizintensität durch Abkürzung der Präsentationszeit äussert, so muss sie auch dadurch zum Ausdruck kommen, dass geotropische orthotrope Organe in der Horizontallage sich rascher krümmen, wenn sie während der Induction gestossen werden, als wenn sie ruhig bleiben.

Zu diesen Versuchen wurde theils der oben beschriebene Schüttelapparat benützt, wobei die Stosszahl auf 50—120 pro Minute herabgesetzt wurde, theils kam eine einfache Vorrichtung zur Verwendung, bei welcher die sanften Stösse durch das Pendel eines kräftigen Uhrwerkes erzeugt wurden. Das Pendel stiess nämlich bei seinem seitlichen Ausschlag an einen aus Draht angefertigten ~-förmigen Doppelhebel an, der mit seinen beiden Enden in

kleinen Korkwürfeln steckte. Der Drehpunkt des Hebels war in der Mitte und die Lastvertheilung eine solche, dass wenn durch das Anstossen des Pendels an den abwärts gekehrten Arm der aufwärts gekehrte in die Höhe schnellte, er dann sofort wieder etwas herabsank. Ueber dem stossenden Hebelarm war das mit dem Schnittende in einem wassergefüllten Glasröhrchen fixirte Versuchsobject in horizontaler Lage so befestigt, dass der Korkwürfel dem aus der Glasröhre hervorragenden unteren Theil des Objectes, der sich an der Krümmung nicht mehr betheiligte, von unten her einen ganz leichten Stoss versetzte. Die Anzahl der Stösse betrug bei diesen „Pendelversuchen“ 40 in der Minute. — Neben den gestossenen Stengeln befanden sich unter den gleichen äusseren Umständen (gleiche Luftfeuchtigkeit, Temperatur und Verdunkelung) die Controlobjecte in möglichst ruhiger Aufstellung.

Die Versuche wurden mit decapitirten Blüthenschäften von *Taraxacum officinale*, mit Inflorescenzachsen von *Capsella bursa pastoris* und mit den Blüthenstielen (Blüthen noch im Knospenzustande) von *Ranunculus acer* durchgeführt.

Capsella bursa pastoris. Die zahlreichen Versuche lieferten fast immer dasselbe Ergebniss: Die gestossenen Inflorescenzachsen richteten sich rascher auf, als die ruhigen. Nachstehend zwei Beispiele:

Je zwei Achsen — alle von gleichem Alter — wurden in horizontale Lage ganz sanft gestossen (50 Stösse pro Minute) und ruhig aufgestellt. Der Erhebungswinkel betrug nach

		½ Stunde	1 Std.	1½ Std.	2 Std.
A. gestossen	1. schwache Krümmung	35°	50°	80°	
	2. schwache Krümmung	35°	50°	85°	
A. ruhig . .	1. keine Krümmung .	10°	30°	40°	
	2. keine Krümmung .	12°	35°	55°	

Je zwei Achsen — alle gleichaltrig — wurden in horizontaler Lage sanft gestossen (100 Stösse in der Minute) und ruhig aufgestellt. Der Erhebungswinkel betrug nach

		½ Stunde	1 Std.	2 Std.	3 Std.
A. gestossen	1. schwache Krümmung	30°	55°	90°	
	2. schwache Krümmung	35°	70°	90°	
A. ruhig . .	1. keine Krümmung .	15°	25°	50°	
	2. keine Krümmung .	schwache Kr.	10°	40°	

Taraxacum officinale. Je 3 decapitirte Blüthenschäfte gleichen Alters wurden in horizontaler Lage geschüttelt (120 Stösse in der

Minute) und ruhig aufgestellt. Die Erhebungswinkel der gestossenen Schäfte betrugen nach 2 Stunden 24° , 32° , 33° , im Durchschnitt 30° ; die Erhebungswinkel der ruhigen 20° , 23° , 29° , im Durchschnitt 24° . Der Unterschied war also bei diesem Versuche nicht sehr gross. Aehnliches zeigte sich bei einigen anderen Versuchen mit obiger Stosszahl; nicht selten machte sich in der Schnelligkeit der Aufrichtung überhaupt kein Unterschied geltend. Es scheint bei diesen Versuchen die Anzahl der Stösse eine zu grosse gewesen zu sein. Pendelversuche (40 Stösse pro Minute) lieferten ein günstigeres Ergebniss. So betrug z. B. der Erhebungswinkel zweier decapitirter Schäfte nach

	1 Stunde	$1\frac{1}{2}$ Std.
Schaft gestossen . . .	19°	45°
Schaft ruhig . . .	8°	28°

Ramunculus acer. An den Blütenstielen dieser Pflanze zeigte sich am deutlichsten der Unterschied im Verhalten der geschüttelten und der ruhigen Versuchsobjecte. Es war sehr auffallend, wie sehr die geschüttelten, resp. gestossenen Stengel in der geotropischen Aufrichtung den ruhigen vorausseilten. Dies zeigte sich sowohl am Schüttelapparat, wie bei den Pendelversuchen.

Je drei gleichaltrige Blütenstiele wurden in Horizontallage geschüttelt (120 Stösse pro Minute) und ruhig aufgestellt. Die Erhebungswinkel betrugen

		nach 1 Stunde	nach 2 Stunden
Schaft gestossen	1.	50°	90°
	2.	30°	90°
	3.	55°	90°
Schaft ruhig . .	1.	15°	45°
	2.	30°	50°
	3.	10°	30°

Nach 2 Stunden waren also die gestossenen Blütenstiele geotropisch vollkommen aufgerichtet (Erhebungswinkel 90°), während bei den ruhigen der Erhebungswinkel im Durchschnitt bloss 42° betrug.

Aus all diesen Versuchen geht also hervor, dass sich geschüttelte, resp. gestossene Stengel aus der Horizontallage rascher aufrichten, als ruhige. Es entspricht dies der schon früher festgestellten Abkürzung der Präsentationszeit.

Die Erklärung für die Wirkung des Stossens während der Exposition liegt nach der Statolithentheorie sehr nahe. Da nicht anzunehmen ist, dass durch das Schütteln und Stossen die

geotropische Sensibilität der Plasmahäute erhöht wird, nachdem ich ferner gefunden, dass die Wanderzeit der Stärkekörner durch das Schütteln keine nennenswerthe Abkürzung erfährt, trägt nachfolgende Erklärung den gegebenen Thatsachen am besten Rechnung:

Beim Schütteln resp. Stossen werden die in der Horizontallage des Organs sehr bald auf die physikalisch unteren Längswände rückenden Stärkekörner gewaltsam in die sensiblen Plasmahäute hineingetrieben. So werden weit rascher als bei ruhigem Hineinsinken jene Deformationen bewirkt, die zur Auslösung der Krümmung führen. Der auslösende Reiz ist bei den Stossversuchen in erster Linie nicht die Schwerkraft, sondern die lebendige Kraft der Stösse. Die Schwerkraft ist an dem ganzen Auslösungsvorgang im wesentlichen nur insoferne betheiligt, als sie die Stärkekörner in eine solche Lage bringt, dass durch die Stossreize eine geotropische Reaction erzielt wird.

Der experimentelle Beweis für die Richtigkeit dieser Erklärung wurde auf folgende Weise erbracht:

Inflorescenzachsen von *Capsella bursa pastoris* und Blütenstiele von *Ranunculus acer* wurden in horizontaler Ruhelage 10 Minuten lang exponirt. Innerhalb dieses Zeitraums sanken die Stärkekörner in ihrer Gesamtheit oder doch zum grössten Theile von den Querwänden auf die physikalisch unteren Längswände der Stärkescheide herab. Da die Präsentationszeit für die genannten Pflanzentheile bei ruhiger Aufstellung 25 Minuten beträgt, so war nach Ablauf jener 10 Minuten die Reizschwelle für eine erfolgreiche Perception des Schwerkraftreizes noch lange nicht erreicht. Nun wurden die Versuchsobjecte um ihre horizontale Längsachse um 180° gedreht, so dass die von den Stärkekörnern bedeckten Längswände nach oben gekehrt waren. In dieser inversen Horizontalstellung wurden die Versuchsobjecte am eben beschriebenen Schüttelapparate 2 Minuten lang rasch gestossen (15 Verticalstösse pro Secunde). Bei jedem Stoss wurden die Stärkekörner in die sensiblen Plasmahäute gewaltsam hineingepresst. Da das Schütteln bloss 2 Minuten lang dauerte, so war ein Herabsinken der Stärkekörner auf die nunmehr unteren Längswände nicht zu besorgen. Dann kamen die Versuchsobjecte auf den Klinostaten. Schon nach Ablauf von 30—60 Minuten war der Beginn der Krümmungen zu beobachten. Nach einigen Stunden waren stets sehr ausgiebige Krümmungen bis zu 60° — 70° eingetreten. Gewöhnlich wendete der Krümmungsbogen seine convexe Seite genau den von den Stärkekörnern bedeckten Längs-

wänden zu, wie bei gewöhnlicher Horizontallage negativ geotropischer Stengel. Nachdem einmal durch die Schwerkraft eine bestimmte Lagerung der Stärkekörner gegeben war, erfolgte die Reizkrümmung im Sinne dieser Lagerung wie sonst bei negativ geotropischen Stengeln, obgleich während der Dauer der Reizung durch Stösse das Organ sich in inverser Lage befand. — Nicht selten traten auch mehr minder seitliche Krümmungen auf, die wohl auf einseitigen Verschiebungen der sinkenden Stärkekörner beruhten, wie solche bei nicht ganz genau verticalen Stössen leicht eintreten konnten.

Ein rascheres Eindringen der Stärkekörner in die sensiblen Plasmahäute und mithin eine ausgiebigere Reizung kann natürlich auch durch Anwendung entsprechend grosser Centrifugalkräfte bewirkt werden. Bei einem Versuch mit den Keimwurzeln von *Zea Mais*, wobei die Fliehkraft $= 14\text{ g}$ war, traten schon nach 3 Minuten langer Rotation nachträglich am Klinostaten sehr schöne Krümmungen auf. Centrifugalkräfte und Stosskräfte sind also insofern von analoger Bedeutung, als sie beide eine intensivere Reizung der für Druck empfindlichen Plasmahäute ermöglichen.

Die stossweise Reizung, wie sie in den obigen Versuchen zur Anwendung kam, kann auch als intermittirende Reizung aufgefasst werden¹⁾. Denn es lässt sich mit Bestimmtheit annehmen, dass bei der Auf- und Abbewegung, die jedem Einzelstosse folgt, ein ganz kurzer Moment eintritt, in welchem der Druck der Stärkekörner auf die Plasmahäute gleich Null ist. Zum mindesten treten rhythmische Druckschwankungen auf. Zur Erklärung des Erfolges dieser Art von intermittirender Reizung braucht aber keinerlei unbekannte Eigenthümlichkeit der Sensibilität der Plasmahäute angenommen zu werden. Wir haben ja gesehen, dass sich dieser Erfolg aus der grösseren Reizintensität erklärt, die zur rascheren Deformirung des sensiblen Plasmas führt. Es liegt nun nahe, anzunehmen, dass in allen Fällen, wo beim Geotropismus durch intermittirende Reizung eine Abkürzung der normalen Präsentationszeit erreicht wird, die bei der Art der Versuchsanstellung unvermeidlichen Stosswirkungen als Reizursachen mit in Betracht kommen. Wenn es möglich wäre, den Druck der auf den sensiblen Plasmahäuten lastenden Stärkekörner rhythmisch zu unterbrechen, ohne das ganze Object in Bewegung zu setzen, so würde die intermittirende Reizung vielleicht von anderen Resultaten begleitet sein.

1) Vergl. Němec. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, p. 177, 178.

Der Erfolg stossweiser Reizung liess sich nach der Statolithentheorie des Geotropismus voraus sagen. Der positive Ausfall der Schüttelversuche ist daher gleichfalls ein wenn auch nur indirecter Beweis für die Richtigkeit unserer Theorie.

Ob die Fähigkeit der Stengel und Wurzeln, sich bei stossweiser Reizung rascher geotropisch zu krümmen, für die Pflanzen einen biologischen Vortheil bedeutet, soll hier nicht weiter erörtert werden. Die Beantwortung dieser Frage hängt davon ab, ob die in der freien Natur sich einstellenden Stosswirkungen, die durch Luftströmungen, durch Bodenerschütterung, durch Reibung der wachsenden Wurzeln an den Bodentheilchen etc. hervorgerufen werden, intensiv genug sind, um eine nennenswerthe Beschleunigung der geotropischen Krümmungen zu erzielen. Ich halte dies nicht für ausgeschlossen, wenn auch nicht gerade für wahrscheinlich.

Botanisches Institut der Universität Graz,

24. October 1902.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [38](#)

Autor(en)/Author(s): Haberlandt Gottlieb Johann Friedrich

Artikel/Article: [Zur Statolithentheorie des Geotropismus. 447-500](#)