

Über den mechanischen Ausgleich der durch Verhinderung der geotropischen Krümmung in den Pflanzen entstandenen Spannungen.

Von **Richard Morgenstern.**

Einleitung.

Die Versuche und Beobachtungen von Sachs (I, S. 193) haben ergeben, daß eine geotropische Krümmung horizontal gelegter Pflanzen durch ein beschleunigtes Wachstum der Zellen der Unterseite und durch ein vermindertes Wachstum der Zellen der Oberseite ausgeführt wird. Die Reaktion ist eine Wachstumserscheinung. Wo das Wachstum erloschen ist, erfolgt auch keine Krümmung.

Wird nun eine Pflanze an der Krümmung gehindert, so kann sich die Unterseite nicht verlängern. Infolge der dauernden Einwirkung des geotropischen Reizes ist sie jedoch bestrebt, diese Verlängerung auszuführen. Ähnlich wie nun nach Pfeffer (I, S. 237) Pflanzenorgane gegen ein äußeres Hemmnis arbeiten, muß hier die Unterseite gegen die Oberseite wirken, die für sie einen äußeren Widerstand darstellt. Als Energiequelle für solches Wirken ist nach Pfeffer (I, S. 237) der Turgor anzusehen, der durch das entspannende Wachstum der Zellen der Unterseite für Außenleistungen frei wird. Diese bestehen in einer elastischen Dehnung der Zellen der Oberseite. Es werden daher infolge der einseitigen Wachstumsvorgänge Spannungen in der Pflanze geschaffen, und zwar wird die Unterseite in Druckspannung, die Oberseite in Zugspannung versetzt. Der stärkste Spannungsunterschied besteht im allgemeinen zwischen der äußersten Ober- und Unterseite. Dazwischen gibt es weniger entgegengesetzt sich verhaltende Schichten und schließlich auch eine, die an der Grenze von Zug und Druck liegt. Diese neutrale Grenzschicht darf als spannungslos angesehen werden. Wird dann das Hemmnis, welches der Pflanze die Aufkrümmung unmöglich machte, beseitigt, so kommt auf der Unterseite wieder die volle osmotische Energie gegen die Zellwände zur Wirkung, die dementsprechend gedehnt und gespannt werden. Die Zellen werden dadurch verlängert. Auf der Oberseite ziehen sie sich jedoch infolge der Elastizität der Wandungen wieder

auf die ihnen zukommende Länge zurück. Dadurch werden die Spannungen wieder ausgeglichen, und als äußere sichtbare Reaktion tritt eine plötzliche Emporkrümmung der Pflanze ein.

Dieser Ausgleich der Spannungen ist schon von mehreren Forschern, wenn auch nur mehr gelegentlich, beobachtet worden. So hat Sachs (I, S. 204) Versuche angestellt, bei denen er Stengelstücke horizontal in einen Zinkkasten gelegt und dann mit einer 4–5 cm dicken Lage feuchten Sandes bedeckt hatte. Dadurch waren sie an der geotropischen Krümmung gehindert worden. Nach einiger Zeit befreite er sie von dem Hemmnis und konnte beobachten, daß sofort eine Aufwärtskrümmung eintrat, die aber viel schwächer ausfiel als bei solchen Sprossen, die in derselben Zeit eine geotropische Krümmung ausgeführt hatten. Die Differenzen im Längenwachstum der einzelnen Gewebestreifen eines gehinderten Sprosses waren der Art nach denen eines frei gekrümmten gleich, der Quantität nach geringer, der geringen Krümmung entsprechend. Ohne näher auf diese Erscheinung einzugehen, begnügte sich Sachs mit der Tatsache, daß die plötzliche Krümmung weniger intensiv war als die geotropische Krümmung ungehinderter Sprosse.

Auch De Vries (II, S. 481) konnte ähnliches konstatieren, und zwar hinderte er durch geeignete Vorrichtung aus Haferstengeln herausgeschnittene Stücke, die in der Mitte einen Knoten besaßen, etwa 10 Tage lang an der geotropischen Aufkrümmung. Nach dem Befreien von dem Hemmnis krümmte sich der eine Stengel plötzlich empor, wodurch ein Winkel von 20–25° in einigen Knoten erreicht wurde. Er schlägt vor, diese Erscheinung, „welche mutatis mutandis auch bei wachsenden Sproßgipfeln beobachtet werden kann, mit dem Namen des potentiellen Geotropismus zu belegen.“ An anderer Stelle (I, S. 308) sagt er: „Les cellules du côté qui plus tard devient convexe ont peu à peu absorbé de l'eau, et, comme elles ne pouvaient s'étendre en longueur, elles ont dilaté et tendu leurs parois dans d'autres directions. L'obstacle disparaissant, elles prendront instantanément la forme qui s'accorde avec l'extensibilité et l'élasticité des parois cellulaires.“

Pfeffer (I, S. 400 ff.) konnte bei vollständig eingegipsten Gras-knoten, die er 2–4 Tage horizontal gehalten hatte, nach dem Befreien aus dem Gipsverbande ein Emporsechnellen von 5–8° konstatieren. In seiner Pflanzenphysiologie (1904 Bd. II, S. 659) spricht er davon, daß eine Schnellbewegung, worunter also das plötzliche Emporkrümmen verstanden wird, welches ein in Zwangslage gehaltener Sproß infolge Einwirkung eines tropistischen Reizes nach Befreiung aus dieser auszuführen imstande ist, durch den Ausgleich elastischer Spannungen hervorgerufen wird und deutet an, daß sie bei

Variationsbewegungen ansehnlicher zu sein pflegt als bei Nutationsbewegungen. Bei seinen Arbeiten über die Schlafbewegungen der Pflanzen hat er auch die Schnellbewegungen untersucht, die durch eine Bewegung der Blätter durch Turgoränderung, also durch Variation in einem polsterartigen Gelenk vollzogen werden. Er kommt zu dem Resultat (III, S. 182), daß in dem gegen einen Widerstand wirkenden Blatt die Bewegungsbestrebungen in der Hauptsache so fortgesetzt werden, wie es der Bewegungstätigkeit des freien Blattes entspricht. Er hat ferner beobachtet, daß auch den durch Wachstum vermittelten Schlafbewegungen dasselbe Verhalten zukommt, denn die momentan ausgeführte Schnellbewegung unterschied sich in ihrem Endresultat tatsächlich gar nicht oder fast gar nicht von der Krümmung eines ungehinderten Blattes.

Auch Wiedersheim (1904, S. 239) hat gefunden, daß die Blätter von *Impatiens parviflora*, deren Bewegungen ebenfalls durch Wachstum vermittelt werden, wenn sie durch Gewichtszug in Lichtstellung fixiert und 1—2 Stunden im Dunkeln gestanden haben, nach Beseitigung des Hemmnisses eine momentane Senkung ausführen, die nach einiger Zeit, anfangs rasch, später langsamer fortschreitend, schließlich zu der durch die Verdunkelung angestrebten Stellung führt.

Daß eine solche Schnellbewegung auch von den Ranken ausgeführt wird, die in der Zwangslage gereizt und dann befreit werden, haben de Vries (I, S. 308) und auch Fitting (1903, S. 531) beobachtet.

Nur die Wurzeln scheinen nach den mir bekannten Arbeiten von Sachs (II, S. 457), Pfeffer (I, S. 416) und Czapek (1895, S. 252 u. 280) hiervon eine Ausnahme zu machen.

Es war nun meine Aufgabe, diese Schnellkrümmung näher zu untersuchen. Hierbei stellte ich mir folgende Fragen:

1. Wo liegt die stärkste Krümmung?
2. Wie weit reicht die Krümmung?
3. Sind die Spannungen auch in solchen Partien noch erhalten, die in der Zwangslage ausgewachsen sind?

Meine daraufhin angestellten Versuche wurden mit Hypokotylen, abgeschnittenen Sproßspitzen, Knotenpflanzen und Wurzeln ausgeführt, wobei im wesentlichen zwei Methoden zur Anwendung gelangten, und zwar wurde die geotropische Aufkrümmung einmal durch Gewichtszug verhindert und außerdem durch totales Eingipsen der Objekte. Bei den Knotenpflanzen trat an Stelle des Gewichtszuges die „Gipsbrücke“, und bei Wurzeln wurde die Abwärtskrümmung durch Einführen in Glasröhrchen verhindert. Näheres über die Methode wird an geeigneter Stelle noch angeführt werden. Zum Schlusse wurden noch Versuche mit gewaltsam gebogenen Hypokotylen angestellt, wobei die Spannungen

nicht durch Wachstumsvorgänge, sondern rein mechanisch durch eine von außen wirkende Kraft entstehen. Es wurde versucht, eine Parallele zwischen dem Ausgleich dieser Spannungen und dem Ausgleich der durch Wachstum erzeugten aufzustellen.

Abschnitt I.

Der Ausgleich der Spannungen bei Hypokotylen.

Ich arbeitete zunächst mit Hypokotylen von Pflanzen, die ich aus Samen in Töpfen gezogen hatte. Die Pflanzen hatten in einem nach Süden zu gelegenen Gewächshaus des Leipziger botanischen Instituts hinter großen Leinwandschirmen gestanden, die eine direkte Bestrahlung durch die Sonne verhüteten. Etiolierte Pflanzen waren entweder im Dunkelzimmer oder im Wärmezimmer unter schwarzen Zylindern gewachsen. Zu den Versuchen wurden nur kräftige Hypokotyle verwendet. Als Unterlage diente gewöhnlich ein leerer Blumentopf, der an einem Stativ befestigt war. Die geotropische Aufkrümmung wurde zunächst durch die „Zugmethode“ verhindert. Näheres über die Anordnung findet sich bei Ball (1904, S. 308 ff.), worauf ich hiermit verweise. Als Gewichte dienten mir Bleirohrstücke von verschiedener Größe, die mit einem Drahthäkchen versehen waren. Je nach Bedarf, d. h. je nach der Dicke und der Wachstumsintensität des Hypokotyls wurden mehr oder weniger solcher Gewichte angehängt. Es mußte dabei Sorge getragen werden, daß die angehängte Last die Sprosse nicht zerriß, aber auch wieder ein Ausbiegen durch die Wachstumstätigkeit vermieden wurde. Wie starke Kräfte beim Wachstum der Pflanzen im Spiele sind und als Außenleistung zutage treten, ist in einigen Beispielen von Meischke (1899, S. 362) angegeben worden. Als Durchschnittsbelastung erwies sich meist ein Gewicht von 150 g als genügend. Die Versuche zeigten aber, daß mitunter auch eine extreme Belastung dennoch eine kleine Krümmung, besonders bei den mit großer Energie sich krümmenden Hypokotylen von *Lupinus albus*, nicht ganz ausschloß, worauf auch Bücher (1906, S. 282) und Ball (1904, S. 323) aufmerksam machen. War die Ausbiegung nur gering, so wurde sie nicht weiter beachtet, während größere Ausbiegungen anzeigten, daß das spannende Gewicht zu leicht war. Solche Pflanzen wurden dann ganz verworfen. Damit durch den immerhin beträchtlichen Zug die Pflanze nicht aus der Erde herausgerissen wurde, hatte ich nach der von Ball angegebenen Weise quer über den Topf einen Streifen Gipsbrei gegossen, der nach seiner Erhärtung eine genügend feste Widerlage bot. Eine gleichalte Pflanze wurde als Kontrollpflanze ebenfalls horizontal gelegt. Sie konnte sich frei aufkrümmen. Nach einem Tage wurde bei dem ge-

hemmten Hypokotyl die Lederschlinge dicht am Stengel abgeschnitten und es trat dann sofort ein Emporschnellen ein. Diese Schnellkrümmung wurde abgezeichnet.

Zu dem Zwecke wurde eine große photographische Camera verwendet, bei der die Mattscheibe durch eine einfache, mit Pauspapier überzogene Glasscheibe ersetzt war. Vorne hatte ich auf geeignete Weise ein Linsensystem eines Projektionsapparates angebracht. Der Abstand von der Pflanze bis zur Linse einerseits und dieser bis zur Mattscheibe andererseits betrug 30 cm. Diese Entfernung, bei der das Hypokotyl in natürlicher Größe auf der Mattscheibe sichtbar war, war vorher bestimmt und für immer eingestellt worden. Damit sich das Hypokotyl recht deutlich vom Hintergrunde abhob, hatte ich hinter ihm einen mit weißer Leinwand bespannten Wandschirm aufgestellt, hinter dem sich in gleicher Höhe mit dem Hypokotyl eine Glühbirne befand. Mit Hilfe eines in greifbarer Nähe angebrachten Schalters konnte sie bequem während der Zeit des Abzeichnens eingeschaltet werden.

Die Versuche waren zumeist auf dem Laboratoriumstisch aufgestellt. War das Hypokotyl von dem Hemmnis befreit, so wurde es sofort vor die Camera gestellt, die Lampe eingeschaltet und mit Bleistift die konvex gewordene Seite nachgezogen. Ebenso wurde das frei emporgekrümmte Hypokotyl abgezeichnet. Das Pauspapier wurde losgetrennt und der Krümmungsradius dadurch bestimmt, daß ich das Papier auf ein System konzentrisch aufgezeichneter Kreise legte, deren Radien von 5 zu 5 mm verschieden waren. Es wurde der Kreis aufgesucht, der bei möglichst großer Bogenlänge den kürzesten Krümmungsradius ergab. Bei dieser Bestimmung bleibt zwar der subjektiven Auffassung ein gewisser Spielraum, doch habe ich mich bemüht, immer möglichst gleichmäßig zu verfahren, soweit das eben hierbei möglich ist. Für vorliegende Zwecke dürfte diese Art der Bestimmung des Krümmungsradius völlig ausreichend sein.

Der Kürze halber habe ich durchgehends in der Arbeit die freie Pflanze mit (A) die gehemmte mit (B) bezeichnet und die ganze wachsende, also an der Aufwärtskrümmung sich beteiligende Region, in drei Abteilungen gesondert, in eine Spitzenzone mit dem intensivsten Längenwachstum, in eine Mittel- und in eine Basalzone, in der das Wachstum allmählich ausklingt. Die Länge dieser drei Zonen richtet sich natürlich nach der Länge des Objekts.

In Versuch 1 wurde zunächst der Einfluß der horizontalen Zwangslage auf das Längenwachstum festgestellt. Dazu wurden zwei Hypokotyle von *Helianthus annuus*, etwa 70 mm lang, mittels Tuschemarken in Zonen zu je 10 mm eingeteilt und horizontal gelegt. Die Zoneneinteilung begann an der Spitze. Die Länge der Zonen in Millimeter ist in der Tabelle I wiedergegeben.

Tabelle I.

Zone	A. nach			B. nach		
	24	48	70	24	48	70 Stunden
1	14	19	20	11	13	14
2	17	22	27	12	12	13
3	18	24	26	12	12	13
4	13	16	16	11	11	11
5	13	14	16	10	10	10
6	10	10	10	10	10	10
7	10	10	10	10	10	10
Gesamtzuwachs	25	45	55	6	8	11

Wir sehen hieraus, daß in der horizontalen Zwangslage das Längenwachstum bedeutend hinter dem eines solchen Hypokotyls zurückgeblieben ist, dem es möglich war, die geotropische Aufkrümmung auszuführen. Gleichzeitig konnten bei (B) in den Zonen 1—3, wo entsprechend bei (A) das stärkste Längenwachstum stattgefunden hatte, auf der Unterseite Querfaltungen und Querrunzeln konstatiert werden, während die Oberseite ganz glatt und glänzend war. (Vgl. hierzu auch De Vries I, S. 308, und Bücher 1906, S. 274.)

Daß diese Verlangsamung des Wachstums nicht durch die „Zugmethode“ bedingt wurde, sondern den besonderen Verhältnissen zuzuschreiben war, die bei dem Versuch durch die horizontale Zwangslage obwalteten, ergab der Versuch 2, bei dem ein Hypokotyl (B) von *Helianthus annuus*, etwa 50 mm lang, durch ein Gewicht von 150 g in Längszug versetzt wurde. Ein zweites Hypokotyl (A) von gleicher Länge wuchs frei empor. Der Gesamtzuwachs betrug:

		bei A.	bei B.
nach	42 Stunden	31 mm	35 mm
=	85	55	65
=	110	69	85
=	126	74	92

Es ergab sich also für B. sogar ein größeres Längenwachstum als für A. (Vgl. Wiesner 1881, S. 137, und Ball 1904, S. 312.) Der Zug hatte also nicht hemmend, sondern fördernd auf das Längenwachstum eingewirkt. Da meine Versuche aber meist nur einen Tag dauerten, braucht der durch den Zug bewirkte Einfluß, der während dieser Zeit also gering ist, nicht berücksichtigt zu werden.

Wir wenden uns nunmehr dem eigentlichen Thema der Arbeit zu.

Aus einer großen Anzahl von Versuchen wurden nur einige ausgewählt, die die Art des Ausgleiches der Spannungen besonders deutlich erkennen lassen. Diese sind, da sie im großen und ganzen alle dasselbe Resultat ergaben, nicht einzeln aufgeführt, sondern in der

Tabelle II.
a) grüne Hypokotyle.

Versuch	Objekt	Länge in mm	Versuchsdauer	Temperatur	Art der Krümmung	Lage der stärksten Krümmung	Länge des kleinsten Krümmungsradius in mm sofort später	Länge der gerade geblieb. Basalz. zone in mm	Bemerkungen
3	Helianthus annuus	50	18 Std.	18—19°	{ frei geschmellt	Basalz. zone Spitzenzone	15 — 25 15	8 8	
4	Helianthus annuus	50	17 $\frac{1}{2}$ =	18—19°	{ frei geschmellt	Basalz. zone Spitzenzone	15 — 15 20	5 5	Sehr starke Schnellkrümmg. Flache Krümmung.
5	Lupinus albus	60	22 =	18—19°	{ frei geschmellt	Sp. b. Basalz. Sp. b. Basalz.	40 — 30 25	— 15	Annäh. kreisförm. Krümmg. Spitze h. Vertic. n. g. erreicht. Spitze ü. d. Vertic. gekrümmt.
6	Ricinus communis	90	8	18—19°	{ frei geschmellt	Mittelzone Mittelzone	35 — 35 20	— 10	Spitze 90° hochgekrümmt. Sp. sehr. w. üb. d. Vertic. gekr.
7	Lupinus albus	70	3 Tage	18—19°	{ frei geschmellt	Basalz. zone Mittelzone	35 — 25 15	— 15	
8	Helianthus annuus	70 } 60 }	3 =	18—19°	{ frei geschmellt	Basalz. zone Sp. b. Basalz.	20 — 30 25	20 20	Annäh. krsf. Schnellkrümmg.

b) etiolierte Hypokotyle.

9	Ricinus communis	140	23 Std.	25°	{ frei geschmellt	Basalz. zone Spitzenzone	25 — 30 25	25 30	Sehr starke Krümmung.
10	Lupinus albus	90	24 =	25°	{ frei geschmellt	Basalz. zone Sp. b. Basalz.	35 — 25 20	— 10	Krsf. Krümmg. Sp. ü. d. V. gekr.
11	Lupinus albus	70	27 =	15°	{ frei geschmellt	Basalz. zone Sp. b. Basalz.	25 — 30 25	8 10	Annäh. krsf. Schnellkrümmg.
12	Lupinus albus	70	3 Tage	15°	{ frei geschmellt	Basalz. zone Sp. b. Basalz.	30 — 25 15	15 20	Krsf. Krümmg. Sp. ü. d. V. gekr.

Tabelle II zusammengestellt. Die Versuche 3—8 wurden mit grünen, die Versuche 9—12 mit etiolierten Hypokotylen ausgeführt. In der Kolonne „Länge des kleinsten Krümmungsradius“ sind bei der geschnellten Pflanze zwei Werte angegeben, wovon sich der erste auf die sofortige, der zweite auf die nach einiger Zeit erreichte Krümmung bezieht. Dieser zweite Wert wurde erhalten, nachdem die Bewegung zum Stillstand gekommen war. Er stellt also ungefähr den Endwert dar. Versuch 9 und 10 waren im Wärmezimmer, Versuch 11 und 12 im Dunkelzimmer ausgeführt worden. Einige Besonderheiten sollen dann in der Diskussion noch erwähnt werden.

Die Versuche ergaben, daß nach Beseitigung des Hemmnisses das Hypokotyl sofort ein Stück emporschnellte. Diese Schnellkrümmung blieb aber nicht stehen, erreichte also nicht momentan einen Endwert, sondern setzte sich noch eine längere oder kürzere Zeit weiter fort. Dabei gelangte die Spitze nicht selten sogleich in die Vertikale, d. h. sie krümmte 90° empor. Meist bog sie dann noch über dieselbe hinaus, und zwar bedeutend weiter, als man solches bei sich frei emporkrümmenden Hypokotylen infolge der geotropischen Wirkung beobachten kann. Sehr oft wurde auch sofort die Vertikale überschritten. Die Krümmungsbewegung war je nach dem Objekte in verschieden langer Zeit beendet. Bei *Helianthus* betrug diese Zeit meist nur 30 Minuten, bei *Lupinus* konnte im Versuch 11 und 12 noch nach zwei Stunden eine schwache Zunahme der Krümmung beobachtet werden.

Die Form der durch Schnellen erzielten Krümmung, wie sie uns am Ende der Bewegung entgegentritt, ist nicht die eines Kreisbogens, sondern es gibt eine Stelle mit einem kleinsten Krümmungsradius. Von da an spitzenwärts sowohl wie basalwärts zu verflacht sich die Krümmung mehr und mehr, bis sie schließlich an der Basis in die Gerade übergeht. Die am stärksten gekrümmte Stelle liegt meist in der Spitzenzone, sie fällt also mit der Zone des intensivsten Längenwachstums zusammen. Wo dieses sich über die ganze Länge des Hypokotyls gleichmäßig verteilt, ist auch die Krümmung annähernd kreisförmig. Dies wurde z. B. bei den Hypokotylen von *Lupinus* konstatiert. Wir finden also hier ein Analogon zu der Beobachtung Nolls (1888, S. 506), daß ein reizbares Organ dort die stärkste Krümmung zeigt, wo es am lebhaftesten sich streckt. Man kann die Form der Schnellkrümmung mit der einer Parabel vergleichen, deren Scheitel in der am stärksten wachsenden Zone liegt. Bei der sich frei aufkrümmenden Pflanze liegt bekanntlich die stärkste Krümmung schließlich in der am wenigsten und endlich am langsamsten wachsenden Basalzone; die darüberliegenden Zonen haben ihre Krümmung durch ein antagonistisch geleitetes Wachstum wieder ausgeglichen.

In der Basalzone ist also die freie Pflanze viel stärker gekrümmt als die gehemmt gewesene. Die Zone der stärksten Schnellkrümmung kann man aber nicht direkt mit der entsprechenden einer freien Pflanze vergleichen, denn diese hat sich ja während des Versuches unter ganz anderen Bedingungen befunden. Wir können aber aus der Form der Schnellkrümmung verschiedene Schlüsse auf die Intensität der vorhanden gewesenen Spannungen ziehen.

Da die Spannungsintensität sich allmählich entwickelt, so muß sie auch infolge des Reaktionsbestrebens in den geotropisch reaktionsfähigen Zonen immer mehr zunehmen, bis schließlich die Zellen der Unterseite ausgewachsen sind. Das ist ganz deutlich aus den Versuchen mit *Lupinus* zu erkennen. In dem Versuch 7, wo das Hypokotyl drei Tage horizontal gehalten war, wurde nach dem Befreien von dem Hemmnis die Schnellkrümmung sofort bedeutend intensiver ausgeführt als im Versuch 5 mit nur 22 Stunden Versuchsdauer. Hier war die Krümmung annähernd kreisförmig und der Krümmungsradius betrug in der am stärksten gekrümmten Stelle 25 mm. In Versuch 7 betrug er jedoch nur 15 mm. Das Auswachsen der Zellen findet natürlich am ersten in der Basalzone statt. Dort erreichen die Spannungen also zuerst einen Endwert. Gleichzeitig nimmt auch an dieser Stelle die Elastizität der Wandungen immer mehr zu, während die Dehnbarkeit abnimmt, wie dies von Sachs (III, S. 763) und De Vries (III, S. 539) festgestellt worden ist. Dadurch wird der innere Widerstand immer größer, während die Kraft, ihn zu überwinden, immer kleiner wird. Die Folge davon ist, daß in der Basalzone nach den Dimensionsänderungen bemessen viel geringere Spannungsunterschiede entstehen als weiter spitzwärts zu. In der Spitzenzone hat während der ganzen Zeit der Versuchsdauer das Wachstum auf der Unterseite stattgefunden, soweit es eben in der Zwangslage überhaupt hat stattfinden können. Dadurch sind die Spannungsunterschiede immer größer geworden und haben bald diejenigen der Basalzone überholt. Wir kommen also zu dem Ergebnis, daß die Spannungsunterschiede von einem Minimum in der Basalzone bis zu einem Maximum in der Zone des intensivsten Längenwachstums ansteigen, um dann noch weiter nach der Spitze zu wieder abzunehmen.

Die an der Basis gerade gebliebene Strecke bei der gehemmt Pflanze ist gleichlang oder nur wenig länger als die bei der frei gekrümmten. Die Schnellkrümmung hat sich also ungefähr gleichweit wie die freie Krümmung bis zur Basis hinab erstreckt. An der Stelle, wo sich eine Schnellkrümmung bemerkbar macht, findet der mechanische Ausgleich der Spannungen statt. Diese Stelle wird noch besonders deutlich markiert, wenn man den Krümmungsverlauf vom Moment des Ausgleiches an etwa alle 10 Minuten aufzeichnet. Dann sieht man,

daß von diesem Punkte an die weiteren Krümmungskurven alle ihren Ausgang nehmen. Ich bin nun der Meinung, daß auch unterhalb dieses Punktes noch Spannungen vorhanden sein müssen, die aber derart sind, daß sie keine Krümmung mehr bewirken können, da die inneren Widerstände zu groß sind. Es ist ja auch an der Stelle, wo eine freie Krümmung an der Basis ihr Ende findet, noch nicht alle Wachstumstätigkeit und damit alles Bestreben zum weiteren Krümmen erloschen. Wie weit dieses Wachstumsbestreben dann noch basalwärts zu möglich ist und auch in geringem Maße realisiert wird, wurde nicht untersucht. Wo dann alles Wachstum erloschen ist, wird ein vollkommen spannungsloser Zustand angetroffen, da ohne Wachstum trotz Einwirkung des geotropischen Reizes keine Spannungen entstehen können. Unter diesem spannungslosen Zustande ist natürlich der zu verstehen, der eben infolge ungleichseitigen Wachstums zwischen Ober- und Unterseite erst hervorgerufen wird. Daß an dieser Stelle aber noch ein Spannungsunterschied zwischen Mark und Rinde vorhanden ist, braucht wohl nicht weiter ausgeführt zu werden. Der spannungslose Zustand zwischen diesen beiden Elementen, auf den Kraus in seiner Arbeit über Gewebespannung (1867, S. 108) aufmerksam macht, dürfte erst da anzutreffen sein, wo sämtliches Wachstum aufgehört hat, nachdem zuvor durch Wachstumsvorgänge die Spannungen ausgeglichen worden sind.

Was nun die Versuche mit den etiolierten Hypokotylen anlangt, so sieht man, daß die Schnellkrümmung bedeutend intensiver als bei grünen erfolgt ist. Nicht selten fand eine sehr starke Überkrümmung der Spitze über die Vertikale hinaus statt. Das ist verständlich, denn nach Pfeffer (II, S. 652) ist der tropistische Reaktionserfolg u. a. abhängig von der Aktionsfähigkeit, weshalb etiolierte Stengel schneller und demnach auch stärker geotropisch reagieren. Auch hier schritt die Schnellkrümmung noch eine ganze Zeitlang weiter fort. Die Parabelgestalt ist aber eine gedrungenere geworden und geht mehr in die eines Kreisbogens über, d. h. die Zone der stärksten Krümmung mit dem kürzesten Krümmungsradius ist länger als bei grünen Hypokotylen. Das stärkere Schnellen wird also durch die ausgiebigere Wachstumstätigkeit bedingt, die mehr kreisförmige Gestalt der Krümmung kommt daher, daß bei etiolierten Stengeln die wachsende Region länger zu sein pflegt, woraus eine längere Zone mit gleich intensiver Wachstumstätigkeit resultiert. Daher werden auch die Spannungen in der Basalzone noch so stark ausgeprägt, daß der Krümmungsradius bei der Schnellkrümmung in dieser Zone oft nur wenig länger ist als in der Spitzen- und Mittelzone. In Versuch 10 führte das Hypokotyl von *Lupinus* eine so starke Schnellbewegung aus, daß die Krümmung vollkommen kreisförmig war.

Der Krümmungsbogen betrug sofort etwa 210° und nach 30 Minuten 250° .

Um eine weitere ungleichseitige Einwirkung des Schwerkraftreizes auszuschalten, wurde im Versuch 11 der Topf so an den Pfefferischen Klinostaten gesetzt, daß die Klinostatenaxe in die Normallage des Hypokotyls fiel. Die Krümmung schritt auch am Klinostaten weiter fort, und nach zwei Stunden hatte sich der kleinste Krümmungsradius auf 25 mm verkürzt. Nachdem beide Hypokotyle $17\frac{1}{2}$ Stunden am Klinostaten rotiert hatten, waren die Krümmungen soweit wieder zurückgegangen, daß die Spitzenzonen wieder gerade geworden waren. Dieses Ergebnis stimmt auch mit den Beobachtungen von Baranetzky (1901, S. 145) überein, wonach eine geotropische Krümmung am Klinostaten wieder ausgeglichen wird, vorausgesetzt, daß das Wachstum inzwischen nicht erloschen ist. In der Basalzzone waren die Krümmungen erhalten geblieben, sie hatten sich nur etwas verflacht. Der Krümmungsradius betrug bei beiden Hypokotylen dort etwa 35 mm. Ob nach längerer Versuchszeit nicht doch noch ein weiterer Ausgleich der Krümmungen in den ausgewachsenen Zonen stattfindet, wie es z. B. an Wurzeln von Simon (1912, S. 133 ff.) beobachtet worden ist, habe ich nicht untersucht. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die in diesem Versuch konstatierte Abflachung der Krümmung in der Basalzzone den von Simon bei Wurzeln beobachteten Erscheinungen entspricht.

Abschnitt II.

Der Ausgleich der Spannungen bei Sproßspitzen.

Es wurde eine Anzahl ganz gerade gewachsener Sproßspitzen aus dem botanischen Garten zu den Versuchen verwendet. Die Stengel der verschiedenen Spezies wurden gleichlang geschnitten und darauf mit dem abgeschnittenen Ende in Gipsblöcken befestigt. Zu dem Zwecke hatte ich mir deren mehrere im voraus gegossen, die etwa $5 \times 5 \times 3$ cm groß waren. In der Mitte hatte ich ein Loch gebohrt und sie dann in Wasser gelegt, damit sie sich genügend vollsaugen konnten. War dies geschehen, so wurden die Löcher mit Gipsbrei ausgegossen und die Stengel hineingesteckt. Nach einiger Zeit war der Gips erhärtet und hatte sich so fest mit dem Block verbunden, daß auch durch kräftiges Ziehen mit der Hand die Stengel nicht wieder herausgezogen werden konnten. Nach Beendigung des Versuches wurden die Stengel am Block abgeschnitten und mit dem Messer der darin steckende Stumpf herausgebohrt. Auf diese Weise konnten die Blöcke mehrmals wieder verwendet werden. Um nun zu verhüten, daß beim Erhärten des Füllgipses Wasser aus der Schnittfläche gezogen würde, legte ich die Blöcke, nachdem die Stengel

einigermaßen fest saßen, wieder ins Wasser. Darauf wurden sie in einen Zinkkasten auf einen aufgeschichteten feuchten Sandwall horizontal gelegt. Die Verhinderung der Krümmung geschah auch hier mit Hilfe der „Zugmethode“. Der Zwirnsfaden lief über eine dünne Glasröhre, die in gleicher Höhe durch zwei Leisten gesteckt war, die ihrerseits wieder an den Seiten eines Brettes aufgenagelt waren. Ein quer durch den Zinkkasten gespanntes Brett verhinderte einmal das Herabrutschen des Sandes und diente, da es etwas über den Sand emporragte, gleichzeitig als Widerlage für die Blöcke. Die Vorrichtung gestattete, daß zu gleicher Zeit mehrere Versuchspflanzen angesetzt werden konnten. Über die Gipsblöcke waren Fließpapierstreifen gelegt, die aus einer Wasserschale getränkt wurden. An den Stengeln waren die Blätter abgeschnitten worden und dadurch die Verdunstung möglichst herabgesetzt. Durch Kontrollpflanzen, denen die Blätter belassen worden waren, hatte ich mich überzeugt, daß dadurch kein störender Einfluß auf die Krümmung zustande kam. Der Boden des Zinkkastens, der geschlossen gehalten wurde, war mit einer Schicht Wasser bedeckt, wodurch ein dampfgesättigter Raum erzielt wurde. In dem Zinkkasten war eine Durchschnittstemperatur von 20° C.

Sollte das Hemmnis beseitigt werden, so wurde auch hier wieder die Lederschlinge dicht am Stengel abgeschnitten. Dieser wurde dann aufrecht vor die Camera gestellt und die Krümmung und deren weiterer Verlauf abgezeichnet. Es war auch hier für genügende Bewässerung des Gipsblockes mit Hilfe feuchter Fließpapierstreifen gesorgt worden.

Nachdem im Abschnitt I die beiden ersten Fragen beantwortet worden sind, wurde hier ganz besonders auf die dritte Frage Wert gelegt: „Sind die Spannungen auch in solchen Partien noch erhalten, die in der Zwangslage ausgewachsen sind?“ Dazu wurden die Stengel nach dem Aufzeichnen der freien sowohl als auch der Schnellkrümmung wieder in den Zinkkasten und zwar vertikal auf den Boden gestellt. Soweit die noch wachstumsfähige Region reichte, mußte nach den bisher gemachten Erfahrungen auch die Krümmung infolge der neuen veränderten Einwirkung des Schwerkraftreizes und des dadurch ausgelösten ungleichseitigen Wachstums wieder ausgeglichen werden. Was unterhalb dieser ausgeglichenen Zone lag und noch Krümmung im alten Sinne aufwies, zeigte, daß sie dort schon fixiert, daß diese Zone also ausgewachsen war. Nach einem Tage wurden die Stengel abermals abgezeichnet. Um die Länge der ausgewachsenen Zone messen zu können, wurde die zuletzt erhaltene Kurve mit der ersten so zur Deckung gebracht, daß die schon nach dem ersten Tage gerade gebliebenen Basalteile zusammenfielen. An der Stelle, wo beide aufeinander gelegten Krümmungen auseinandergingen, hatte neues Wachstum eingesetzt. Auf diese Weise konnte ziemlich genau das

Tabelle III.

Versuch	Objekt	Länge in cm	Versuchs- dauer	Anzahl der Objekte	Art der Krümmung	Lage der stärksten Krümmung	Länge des Krümmungsradius in mm		Länge der gerade gebil- Basalzone in cm	Länge der er- halten gebl. Krümmung nach 21 Stunden in cm
							sofort	später		
13	<i>Sisymbrium strictissimum</i>	20	19 Std.	{ 3	frei geschmellt	Basalzone Spitzenzone	30—35	—	3 —4,5	3,5—5
							30—50	25—40	4 —7	2,5—5
14	<i>Lepidium Draba</i>	16	22 =	{ 4	frei geschmellt	Mittelzone Spitzenzone	20—25	—	5 —7	3 —4
							30—45	20—25	6,5—7,5	4 —4,5
15	<i>Fritillaria Meleagris</i>	13	21 =	{ 2	frei geschmellt	Mittelzone Mittelzone	20	—	5,5	1,5
							18—20	13—15	5 —6,5	2
16	<i>Hippuris vulgaris</i>	15	24 =	{ 3	frei geschmellt	Basalzone Spitzenzone	45	—	2 —3,5	7,5—9
							45—65	40—50	3 —4,5	10 —12,5
17	<i>Clematis integrifolia</i>	12	23 =	{ 4	frei geschmellt	Basalzone Spitzenzone	30—40	—	4,5—7,5	—
							20—25	10—20	6,5—8	—
18	<i>Syringa vulgaris</i>	14	28 =	{ 4	frei geschmellt	Spitzenzone Spitzenzone	40	—	2 —3	3 —4
							35—40	18—25	3 —4	3

Stück ermittelt werden, in dem die erste Krümmung erhalten geblieben war.

Diese Versuche sind in der Tabelle III zusammengestellt. Da diesmal zu jedem Versuch mehrere Objekte verwendet wurden, ist ihre Zahl mit angeführt worden. Bei der Angabe der „Länge des Krümmungsradius“ etc. wurde nicht der Mittelwert eingezeichnet, sondern es sind die erlangten größten und kleinsten Werte als Grenzwerte angegeben. Wenn also z. B. im Versuch 13 die Länge des Krümmungsradius mit 30—50 mm angegeben ist, so heißt das, daß der kleinste Krümmungsradius einmal 30 mm, bei einem zweiten Objekt 50 mm lang war und bei einem dritten eine Länge hatte, die dazwischen lag. Die Zahlen sind also nicht zu lesen „30—50 mm“, sondern „zwischen 30 und 50 mm“.

Wir sehen, daß die abgeschnittenen Sproßspitzen, nachdem sie aus der horizontalen Zwangslage befreit worden sind, eine Schnellkrümmung ausführen. Diese wird nun je nach dem Objekt und seiner inneren Beschaffenheit mehr oder weniger intensiv vollzogen. Sie erfolgt auch hier bis zu einem gewissen Grade plötzlich und erreicht dann langsam den Endwert. Die Zeit, während welcher die Nachwirkung ausklingt, ist bei den einzelnen Objekten verschieden. Wenn man auch im großen und ganzen die Bewegung innerhalb weniger Stunden als beendet ansehen kann, so zeigte doch Versuch 18, daß sie bei *Syringa vulgaris* noch 7 Stunden nach dem Befreien von dem Hemmnis anhält. Eine allgemeingültige Zeit als Grenze für den Ausgleich läßt sich also nicht angeben.

Bei diesen Versuchen trat besonders deutlich die parabelähnliche Gestalt der Schnellkrümmung hervor, deren Scheitel in der Spitzenzone liegt. Nach dem Basalende zu wird sie immer flacher. Die Versuche haben aber ferner ergeben, daß die Krümmung sowohl einer freien Pflanze in der Basalzone als auch die bei einer gehemmt gewesenen an derselben Stelle durch Schnellen erzeugten, auch nach erneuter Einwirkung des geotropischen Reizes in der Vertikalstellung auf ungefähr gleicher Länge erhalten geblieben war. Die Krümmung war nur in der Mittelzone und besonders in der Spitzenzone wieder ausgeglichen worden. Es muß demnach die gekrümmte Zone der freien Pflanze schon vor dem Vertikalstellen, also noch in der Horizontallage des Objekts ausgewachsen gewesen sein. Dies läßt aber die Folgerung zu, daß auch bei der gehemmt gewesenen Pflanze die an ungefähr gleicher Stelle stattgefundene Schnellkrümmung ebenfalls in einer Zone erfolgt sein muß, die schon in der Zwangslage ausgewachsen war. Die Spannungen sind also z. T. erhalten geblieben, obgleich die Zone des Auswachsens immer mehr spitzwärts fortgeschritten ist, und sind nach dem Befreien von dem Hemmnis durch

die Schnellkrümmung rein mechanisch ausgeglichen worden. Kraus (1867, S. 108) kommt bei seiner Untersuchung über die Gewebespannung zu demselben Resultat. Er sagt, daß dort, wo die Gewebe in ihrer ursprünglichen Ungleichheit verharren, auch die Spannung in ihrer Intensität permanent ist.

Wenn man jedoch die Länge der gerade gebliebenen Strecke an der Basis bei den freien und bei den gehemmt gewesenen Pflanzen näher betrachtet, die sich z. B. im Versuch 18 bei der freien Pflanze zwischen 3 und 4,5 cm, bei der gehemmten zwischen 4 und 7 cm bewegt, so könnte man zu der Auffassung gelangen, daß hier infolge des fortschreitenden Auswachsens ein Teil der Spannungen mit ausgeglichen worden sein muß. Dies trifft wohl auch sicher bis zu einem gewissen Grade zu, aber man muß auch bedenken, daß zur Erzeugung so starker Spannungsunterschiede, die ein Schnellen ermöglichen, das Wachstum mit einer gewissen Intensität erfolgen muß, um die inneren Widerstände zu überwinden. Was unter diesem Intensitätswert liegt, ist wohl noch fähig, einen freien Stengel emporzukrümmen, vermag aber nicht mehr so starke Spannungsunterschiede hervorzubringen, daß eine Schnellkrümmung ausgeführt werden kann. In den Versuchen mit den abgeschnittenen Sproßspitzen macht sich demnach mit dem Alter die Zunahme der Widerstände besonders bemerkbar, die sich dem Ausdehnungsbestreben der Unterseite entgegensetzen. Durch diese Widerstände werden also einmal die Wachstumsvorgänge so stark beeinflußt, daß die Spannungsunterschiede auf einer längeren Strecke nur gering bleiben, und diesen schwachen Spannungsunterschieden treten sie dann beim Beseitigen des Hemmnisses weiterhin entgegen, so daß eine Schnellkrümmung nicht möglich ist. Erst wo die Spannungsunterschiede die Widerstände zu überwinden vermögen, kommt eine solche zur Ausführung.

Abschnitt III.

Elastische und geotropische Nachwirkung.

Wie wir gesehen haben, wird eine Schnellkrümmung anfangs sehr rasch ausgeführt und geht dann schließlich in eine langsamere Bewegung über. Diese Erscheinung hat eine gewisse Ähnlichkeit mit den Vorgängen, die sich bemerkbar machen, wenn man einen elastischen Körper ausdehnt und dann wieder losläßt. Er nimmt dann nicht sofort wieder seine ursprüngliche Gestalt an, sondern es bleibt zunächst eine kleine, erst allmählich verschwindende Deformation zurück. Diese Erscheinung wird bekanntlich die „elastische Nachwirkung“ genannt. Ohne damit sagen zu wollen, daß wir bei der Schnellkrümmung analoge Verhältnisse antreffen, können wir doch im

gleichen Sinne von einer elastischen Nachwirkung reden. Die Unterseite dehnt sich bis zu einem gewissen Grade momentan aus und die Oberseite zieht sich in entsprechender Weise zusammen. Der weitere Ausgleich der Spannungen findet dann um so langsamer statt, je mehr die Spannungen abnehmen und je größer die inneren Widerstände werden.

Bekanntlich hört aber auch eine geotropische Krümmung, wenn das Objekt plötzlich aus der Reizlage entfernt wird, nicht sofort auf. Es macht sich vielmehr eine „geotropische Nachwirkung“ geltend, die mehr oder weniger lange Zeit noch fort dauert. Diese Nachwirkung kommt dadurch zustande, daß die Wachstumserscheinungen, die infolge der Einwirkung des Reizes ausgelöst werden, noch längere Zeit anhalten und erst allmählich zum Stillstand gelangen. Es liegt nun nahe, anzunehmen, daß auch bei der gehemmten Pflanze nach dem Befreien aus der Zwangslage noch eine solche geotropische Nachwirkung zur Geltung kommt. Daher fragt es sich, wie weit darf man die allmählich ausklingende Schnellbewegung als elastische und wie weit als geotropische Nachwirkung ansprechen?

Da die elastische Nachwirkung als ein rein mechanischer Vorgang anzusehen ist, die geotropische Nachwirkung aber auf Wachstum beruht, so müssen beide Erscheinungen bis zu einem gewissen Grade getrennt werden können, wenn man das Wachstum sistiert. Dies läßt sich nach Czapek (1895, S. 108) durch Kälte erreichen.

Zu dem Zwecke wurden die gehemmten Stengel in der Zwangslage in eine Schale mit Wasser gelegt, in der Eisstücke schwammen. Das Wasser hatte eine Temperatur von 1—2° C. Die Hemmung war durch Einführung der Stengel in Glasröhren zustande gekommen. Nachdem ein Stengel (B_2), der einen Tag lang in dieser Zwangslage gehalten worden war, zwei Stunden in dem Eiswasser gelegen hatte, und zwar so, daß die Ebene der zu erwartenden Schnellkrümmung horizontal lag, wurde er aus der Glasröhre herausgezogen und die Schnellkrümmung aufgezeichnet. Darauf wurde er sofort wieder in das Eiswasser gelegt und Sorge getragen, daß die im Wasser schwimmenden Eisstücke die fortschreitende Einkrümmung nicht behinderten. Von Zeit zu Zeit wurden Kurven aufgezeichnet, die das Fortschreiten der Krümmung anzeigten. Ein anderer Stengel (B_1), der als Kontrollpflanze gleich lange Zeit in einer Glasröhre horizontal gehalten worden war, wurde während dieser Zeit in derselben Lage in ein entsprechendes Gefäß mit Wasser von Zimmertemperatur getaucht.

Als Versuchspflanzen dienten im Versuch 19 vier Stengel von *Solidago gigantea*, die etwa 13 cm lang waren und 24 Stunden horizontal gehalten wurden. Am Basalende waren sie in Gipsblöcken befestigt. Die zwei freien Stengel zeigten eine stärkste Krümmung

mit Radius 25 mm in der Basalzone. Die Schnellkrümmung der beiden gehemmt gewesenen Stengel (B_1 und B_2) war annähernd gleich, und zwar betrug der kürzeste Krümmungsradius in der Spitzenzone bei beiden etwa 65 mm. (B_2) wurde nun wieder ins Eiswasser gelegt. Beide Stengel krümmten sich etwa 20 Minuten lang mit derselben Intensität weiter. Dann blieb die Krümmung bei (B_2) etwa 2½ Stunden stehen, während sie bei (B_1) weiter fortschritt. (B_2) wurde daher wieder aus dem Eiswasser genommen und vertikal vor die Camera aufgestellt. Nach einiger Zeit setzte sich dann die Krümmung weiter fort und hatte nach drei Stunden ungefähr dieselbe Gestalt angenommen wie bei (B_1). Der Krümmungsradius hatte sich bei beiden Stengeln auf 40 mm verkürzt.

Im Versuch 20 wurden vier Stengel von *Solidago canadensis*, 20 cm lang, 24 Stunden horizontal gehalten. Der kürzeste Krümmungsradius in der am stärksten gekrümmten Basalzone betrug bei (A_1) = 40 mm, bei (A_2) = 30 mm. Bei (B_1) und (B_2) war die Schnellkrümmung zu Anfang ebenfalls gleich intensiv. Der kürzeste Krümmungsradius in der Spitzenzone betrug bei (B_1) = 80 mm, bei (B_2) = 75 mm. (B_2) lag nun weiter zehn Stunden lang in Eiswasser. Als Endresultat ergab sich, daß (B_2) nicht so stark gekrümmt war wie (B_1). Um den Grad der Einkrümmung zu erreichen, der bei (B_2) nach zehn Stunden zu verzeichnen war, hatte (B_1) nur etwa zwei Stunden gebraucht. Bei beiden Stengeln hatten sich die Krümmungsradien verkürzt. Sie betragen bei (B_1) etwa 40 mm, bei (B_2) etwa 45 mm.

Diese Versuche zeigen uns also, daß sich die Schnellkrümmung aus beiden Faktoren, der elastischen und geotropischen Nachwirkung, zusammensetzt, und zwar macht sich anfangs vornehmlich die elastische Nachwirkung bemerkbar. Schließlich wird sie von der geotropischen mit unterstützt, und von einer gewissen Zeit an kommt dann nur noch die geotropische Nachwirkung zur Geltung. Eine genauere Grenze zwischen beiden festzustellen, dürfte wohl nicht möglich sein.

Die bisher zur Anwendung gelangte Methode zur Verhinderung der geotropischen Aufkrümmung hatte als solche selbst gar keinen oder nur einen geringen Einfluß auf die Gestaltung der Pflanze. Wir haben gesehen, daß die in der horizontalen Zwangslage zur Ausbildung gelangten Spannungen lediglich durch die spezifischen Wachstumsänderungen infolge der obwaltenden Verhältnisse bedingt wurden. Wie aber schon auf S. 112 angedeutet wurde, konnte dabei eine geringe Ausbiegung nicht immer ganz vermieden werden. Um nun eine solche vollständig auszuschließen, vor allen Dingen aber auch eine hemmende Wirkung auf das Wachstum in der horizontalen Lage von außen ausüben zu können, wurde in dem folgenden Abschnitt die Krümmung durch totales Eingipsen der Objekte verhindert. Es fragt sich nun,

Tabelle IV.
a) grüne Hypokotyle.

Versuch	Objekt	Länge in mm	Versuchs- dauer	Tem- peratur	Art der Krümmung	Lage der stärksten Krümmung	Länge des		Grad der		Länge der gerade gebil- Basalzone in mm
							sofort	später	sofort	später	
21	<i>Helianthus annuus</i>	45	24 Std.	18—19°	frei geschw.ellt	Basalzone Spitzenzone	20 mm	—	70°	—	—
22	<i>Ricinus communis</i>	90	22 "	18—19°	frei geschw.ellt	Basalzone Spitzenzone	30 "	20 mm	35°	60°	15 mm
23	<i>Cucurbita Pepo</i>	75	20 "	18—19°	frei geschw.ellt	Basalzone Sp. bis Mittlz.	45 "	—	90°	—	15 "
24	<i>Vicia Faba</i>	80	20 "	18—19°	frei geschw.ellt	Basalzone Spitzenzone	25 "	—	55°	60°	30 "
25	<i>Helianthus annuus</i>	35	5 Std.	24°	frei geschw.ellt	Basalzone Sp. bis Mittlz.	70 "	—	90°	—	10 mm
26	<i>Lupinus albus</i>	80	21 "	24°	frei geschw.ellt	Basalzone Sp. bis Mittlz.	20 "	25 mm	30°	—	30 "
27	<i>Ricinus communis</i>	90	22 "	24°	frei geschw.ellt	Basalzone Sp. bis Mittlz.	70 "	55 "	90°	45°	30 "
28	<i>Solidago grigantea</i>	10	15 Std.	20°	frei geschw.ellt	Basalzone Spitzenzone	25 "	—	90°	15°	30 "
29	<i>Sisymbrium stratiss.</i>	20	20 "	20°	frei geschw.ellt	Basalzone Spitzenzone	40 "	—	45°	—	3 em
30	<i>Lepidium Draba</i>	16	20 "	20°	frei geschw.ellt	Basalzone Spitzenzone	30 "	—	90°	—	5,5 "
31	<i>Fritillaria Melegris</i>	12	23 "	20°	frei geschw.ellt	Basalzone Spitzenzone	80 "	—	10°	—	16 "
					frei geschw.ellt	Basalzone Spitzenzone	25 "	45 mm	90°	60°	7 "
					frei geschw.ellt	Basalzone Spitzenzone	20 "	—	50°	—	10 "
					frei geschw.ellt	Basalzone Spitzenzone	45 "	25 mm	90°	60°	6 "
					frei geschw.ellt	Basalzone Spitzenzone	—	—	40°	—	7,5 "

b) etiolierte Hypokotyle.

c) Spießspitzen.

d) Spießspitzen.

e) Spießspitzen.

f) Spießspitzen.

g) Spießspitzen.

h) Spießspitzen.

i) Spießspitzen.

j) Spießspitzen.

ob auch in dieser Zwangslage die inneren Wachstumsvorgänge zu Spannungsunterschieden zwischen Ober- und Unterseite führen und wie weit nach dem Entgipsen eine Schnellbewegung realisiert wird.

Abschnitt IV.

Der Ausgleich der Spannungen bei eingegipst gewesenen Pflanzen.

Das vollständige Eingipsen, sowie das Entgipsen der Pflanzen wurde nach der von Pfeffer (I, S. 239 ff.) angegebenen Weise ausgeführt. Die Hypokotyle wurden dazu am besten mit den Wurzeln aus den Töpfen herausgehoben, und nachdem der Gipsverband erhärtet war, wieder eingepflanzt. Sie wurden unter schwarzen Zylindern entweder im Laboratoriumszimmer bei einer Temperatur von 18—19° C. (grüne Pflanzen) oder im Wärmezimmer (etiolierte Pflanzen) bei einer Temperatur von durchschnittlich 24° horizontal gelegt. Die eingegipsten Sproßspitzen wurden auf den Boden eines mit feuchtem Sande bedeckten Zinkkastens bei einer Temperatur von durchschnittlich 20° horizontal gelegt. Über die basalen Enden der Stengel wurde der Sand zu einem Wall erhöht. Die Kontrollpflanzen wurden in Gipsblöcken befestigt und ebenfalls horizontal gelegt. Die Aufzeichnung der Krümmung geschah in der Weise, daß die Pflanzen nach dem Befreien aus dem Gipsverbande auf weißes Kartonpapier gelegt und mit Bleistift die konvex gewordene Unterseite vorsichtig umfahren wurde. Nach Durchpausen auf Pauspapier wurden die Krümmungsradien wie auf S. 113 bestimmt.

Die Versuche sind in der Tabelle IV zusammengestellt.

Wir sehen, daß auch Pflanzen, wenn sie durch totales Eingipsen an der geotropischen Aufwärtskrümmung gehindert und dann befreit werden, eine Schnellkrümmung ausführen. Diese fällt aber geringer aus als bei den durch die „Zugmethode“ gehemmten Pflanzen. Es findet auch hier eine geringe Nachkrümmung statt, die jedoch bald beendet ist. Die Schnellkrümmung hat gleichfalls parabelähnliche Gestalt. Meine Beobachtungen stehen demnach in einem Gegensatz zu den von Czapek (1895, S. 280) angeführten Ergebnissen. Er hat Hypokotyle von *Helianthus annuus* sechs Stunden lang eingegipst und horizontal gelegt. Nach dem Befreien aus der Zwangslage hat er sie an den Klinostaten gestellt und gefunden, daß sie eine geotropische Nachkrümmung ausführen. Von einer Schnellkrümmung ist bei ihm nicht die Rede, und er scheint auch keine gesehen zu haben, denn er folgert aus seinen Beobachtungen, daß die Eingipsungsmethode ein Mittel sei, die Reaktionsfähigkeit zu verhindern, während die Empfindlichkeit intakt gelassen wird. Die Pflanze kann in der

Gipshülle den geotropischen Reiz wohl perzipieren, aber nicht durch Wachstum darauf reagieren. Das findet erst statt, wenn der Pflanze die Freiheit wiedergegeben ist. Daß die Zeit nicht den Unterschied zwischen meinen und Czapeks Ergebnissen verursachte, zeigt der Versuch 25, wo *Helianthus annuus* nur fünf Stunden eingegipst war und doch eine ganz ansehnliche Schnellkrümmung ausführte. Pfeffer (I, S. 379) hat nun nachgewiesen, daß auch bei Aufenthalt in Gips die Zellwände fortfahren zu wachsen, und daß sie dadurch oft sogar einen ansehnlichen Druck gegen die Widerlage entwickeln können, „woraus sich ganz allgemein ergibt, daß die jeweiligen Wachstumsbestrebungen nicht durch mechanische Hemmungen zum Stillstand gebracht werden“ (III, S. 209). Die Deutung Czapeks ist demnach auch nicht mit der Auffassung von Pfeffer in Einklang zu bringen. In meinen Versuchen wird aber durch die realisierte Schnellkrümmung festgestellt, daß auch während der Zwangslage durch den Gipsverband Spannungen in der Pflanze entstanden sind. Es muß also auch im Gipsverband ein ungleichmäßiges Wachstum auf den antagonistischen Seiten stattgefunden haben, was mit den Erfahrungen von Pfeffer übereinstimmt.

Es fragt sich nun, in welcher Weise hat trotz allseitiger mechanischer Hemmung das Wachstum realisiert werden können? Um hierauf eine Antwort zu erhalten, müssen wir annehmen, daß es nach dem Entspannen der Zellwände und, soweit es die Interzellularen zulassen, zu inneren Ausbanchungen und Zellfaltungen gekommen sein muß, die aber, entsprechend der geringen realisierten Schnellkrümmung, nur sehr gering gewesen sein können. Pfeffer (I, S. 406) hat ähnliches für die Collenchymbündel in eingegipsten Grasknoten angenommen. Diese Faltungen auf radialen Längsschnitten mikroskopisch nachzuweisen, ist mir jedoch nicht gelungen. Das ist aber auch weiter nicht zu verwundern, wenn man nämlich die geringe Schnellkrümmung bedenkt und den durch die geringe Verlängerung der Unterseite auf eine Zellwand entfallenden Anteil berechnet. Es handelt sich dabei, wie auch im Versuch 32 ersichtlich wird, um eine Verlängerung von höchstens 1—2%, und diese in der Faltung einer Zellwand mikroskopisch erkennen zu können, dürfte wohl kaum möglich sein.

Wenn wir nun berücksichtigen, daß im Gipsverband eine Verlängerung des Objekts nicht möglich ist, so können wir auch nicht von einer passiven Ausdehnung der Oberseite sprechen, denn sie kann durch die Wachstumsvorgänge auf der Unterseite nicht oder doch nur minimal gedehnt werden. Es muß daher im Gipsverband die Oberseite in ihrem Zustand verharren, und deshalb dürften vorwiegend nur Druckspannungen auf der Unterseite zum Ausdruck kommen. Hieraus kann man dann auch zum Teil mit die geringe Schnellkrümmung der entgipsten Pflanze erklären. Die Oberseite wirkt nicht

aktiv mit, indem sie sich zusammenzieht, sondern sie setzt dem Ausdehnungsbestreben der Unterseite einen Widerstand entgegen, der nur soweit überwunden wird, als sie sich von der Unterseite zusammendrücken läßt.

Die Versuche haben aber ferner ergeben, daß bei den entgipsten Pflanzen ein längeres Stück an der Basis gerade geblieben ist als bei den frei sich aufkrümmenden. Hierfür können wohl zwei Erklärungen herangezogen werden. Einmal konnten, da die Zellen im Gipsverband schneller auswachsen, wie dies Pfeffer (I, S. 355) und Hallbauer (1909, S. 48) konstatiert haben, auf einer gewissen Länge der Basalregion auch gar keine Spannungen entstehen. Und wenn man zweitens berücksichtigt, daß auch in der am stärksten wachsenden Zone nur eine geringe Schnellkrümmung ausgeführt wird, wofür die Gründe eben erörtert worden sind, so ist es verständlich, wenn sich ein größeres Stück an der Basis mit seinem geringeren Wachstum nicht am Schnellen beteiligt hat. Das geringe Wachstum hat eben nicht ausgereicht, so starke Spannungen aufkommen zu lassen, daß nach Beseitigung des Hemmnisses die inneren Widerstände überwunden werden. Ich bin der Meinung, daß beide Erscheinungen, das vorzeitige Auswachsen und das geringe Wachstum in der Basalzone, das Auftreten von stärkeren Spannungen verhindert haben.

Das Erwähnte gilt in gleichem Maße für Hypokotyle wie auch für eingegipste Sproßspitzen. Einen allgemeingültigen Unterschied zwischen grünen und etiolierten Hypokotylen konnte ich nicht konstatieren, wenngleich auch die beiden Versuche 22 und 27 insofern eine Abweichung zeigten, als das etiolierte Hypokotyl von *Ricinus communis* bedeutend weniger schnellte als das grüne.

Abschnitt V.

Das Halbieren der geotropisch induzierten Stengel.

Einige Stengel wurden am basalen Ende in Gipsblöcken befestigt und durch die „Zugmethode“ im Zinkkasten einen Tag lang am Aufkrümmen gehindert. Darauf wurden sie mit einem feinen Messer in der Zwangslage senkrecht zur Krümmungsebene gespalten, so daß zwei möglichst gleiche Hälften, eine obere und eine untere, entstanden. Am oberen Ende wurden zunächst beide Hälften noch verbunden gelassen. Nun wurde der Schnitt bis zur Spitze durchgeführt und die Lederschlinge am Stengel abgeschnitten. Beide Hälften klafften dann auseinander. Die Versuche wurden mit Stengeln von *Silphium Hornemannii*, *Epilobium hirsutum*, *Sisymbrium strictissimum*, *Lepidium Draba* und *Fritillaria Meleagris* ausgeführt.

Sie haben ergeben, daß bei einem geotropisch induzierten Stengel, der in der Zwangslage halbiert wird, doch so, daß er an der Spitze noch verbunden bleibt, die untere Hälfte sofort nach unten ausbiegt, und zwar wird dabei die untere Seite konvex. Man kann daraus erkennen, daß sie im intakten Stengel zusammengepreßt gewesen sein muß und sich daher in Druckspannung befunden hat. Sie versucht sofort nach dem Halbieren länger zu werden und erreicht dies durch die Ausbauchung nach unten. Dieselbe Beobachtung hat auch Schtscherback (1910, S. 373) gemacht. Nachdem er seine Objekte sogleich beim Überführen in die horizontale Reizlage halbiert hatte, wuchsen die beiden Hälften verschieden schnell. Er sagt darüber: „Die zuerst fest anliegenden Spalthälften fangen an auseinander zu rücken und der Spalt zwischen denselben nimmt ständig zu. Wir bekommen das Bild eines Bogens, dessen Sehne durch die obere Hälfte gebildet wird.“ Was sich also bei Schtscherbacks Versuchen erst nach und nach eingestellt hat, hat sich bei meiner Versuchsanordnung plötzlich vollzogen. Die obere Hälfte verändert sich nicht; ihrem Streben, sich elastisch zusammenzuziehen, wirkt der Gewichtszug entgegen. Wurde dann der Schnitt bis zur Spitze durchgeführt und das Hemmnis beseitigt, so schnellten beide Hälften empor, die obere Hälfte aber bedeutend stärker als die untere. Nach einiger Zeit machte sich eine weitere Einkrümmung der oberen Hälfte bemerkbar, während die untere Hälfte gewöhnlich die Krümmung etwas verflachte.

Daß bei diesen Erscheinungen die im Stengel primär vorhandene Gewebespannung einen großen Einfluß mit ausübt, darf nicht übersehen werden, denn wir müssen immer bedenken, daß, wie auch Pfeffer (I, S. 427) dargelegt hat, die übliche Gewebespannung trotz mechanischer Hemmung des Wachstums erhalten bleibt. Der Einfluß geht nun dahin, daß sie beim Halbieren in der oberen Hälfte krümmungsfördernd, in der unteren krümmunghemmend wirkt. Daraus erklärt sich dann auch die nach einiger Zeit erfolgte weitere Krümmung der Oberseite und die Verflachung der Krümmung auf der Unterseite.

Abschnitt VI.

Messungen mit dem Horizontalmikroskop.

Der folgende Versuch sollte zahlenmäßig den Nachweis bringen, daß beim Schnellen die konvex werdende Seite sich absolut verlängert, die konkav werdende dagegen verkürzt, daß sich also die untere ausdehnt, die obere zusammenzieht.

Versuch 32.

Ein Stengel von *Silphium Hornemannii*, etwa 25 cm lang, wurde am Basalende so in einem Gipsblock befestigt, daß in der Horizontal-lage die vier Flächen sich oben und unten, links und rechts befanden. Er wurde durch Zug in der Reizlage festgehalten. Die weitere Ver-suchsanordnung war folgende. Auf einem Brett war ein Holzklotz befestigt, auf dem zwischen drei eingeschlagenen Nägeln der Gips-block unverrückbar eingeklemmt werden konnte. In einiger Entfernung war ein zweiter Holzklotz aufgenagelt, an dem in gleicher Höhe die Rolle angebracht war, über die der Faden lief, so daß der Stengel genau horizontal lag. Für gute Bewässerung des Blockes war gesorgt worden. Das Gestell stand im dampfgesättigten Zinkkasten bei einer Temperatur von 20° C. Nach einem Tage wurde das Hemmnis be-seitigt und der Stengel schnellte sofort in flachem Bogen bis 90° empor. Der kürzeste Krümmungsradius in der Spitzenzone betrug 60 mm.

Beim Ansetzen des Versuches waren nun in einigen Abständen an der oberen und unteren Kante einer seitlichen Fläche möglichst genau senkrecht übereinander mit Tusche Systeme von je zwei kleinen Punkten angebracht worden, die etwa 5—7 mm auseinander lagen. Die genaue Entfernung wurde mit dem Horizontalmikroskop nach der von Pfeffer (I, S. 294) angegebenen Methode abgelesen. Ein Teil-strich der Skala im Mikroskop entsprach 0,0769 mm. Es wurde am Anfang des Versuches abgelesen, dann kurz vor dem Befreien von dem Hemmnis und zum Schluß, nachdem das Hemmnis etwa eine Stunde beseitigt, die Nachwirkung also zum großen Teile vorüber war.

Die Entfernung der einzelnen Punkte voneinander, in Teilstrichen ausgedrückt, sowie auch die Lage der Punktsysteme ist in der folgenden Tabelle wiedergegeben, in der auch die Verlängerung (+) und Verkürzung (—) in Prozenten ausgerechnet ist.

Addiert man die Zahlen, die den Zuwachs in 24 Stunden in Pro-zenten angeben, so erhält man für die Gesamtverlängerung des Stengels einen Durchschnittswert von 4,2%. Dieser Versuch zeigt uns also die geringe Verlängerung in der horizontalen Zwangslage. In Zone I, die das stärkste Längenwachstum aufzuweisen hat, kommt auf 5,7675 mm in der oberen Hälfte eine Verlängerung von 0,769 mm, d. i. 13,33%. Auf der Unterseite beträgt die Verlängerung 14,64%. Man sieht also, daß die Unterseite das Bestreben gehabt hat, schneller zu wachsen. Nach der Basalzone zu wird der Zuwachs geringer und in Zone VI konnte mit der angewandten Vergrößerung nur ein Zuwachs von einem Teilstrich konstatiert werden, das ist im Durchschnitt 1,6%. Nach Be-seitigung des Hemmnisses trat dann die gewöhnliche Schnellkrümmung ein. Die erlangten Zahlen lassen deutlich erkennen, daß die Ober-

Tabelle V.

	Sy- stem	Entfernung des Systems von der Spitze	Teil- striche zw. 2 Punkten am Anfang	nach 24 Stunden	nach dem Schnellen
oben unten	I	zwischen 3 u. 4 cm	{ 75 68	85 = + 13,33% 78 = + 14,64%	82 = - 3,5% 80 = + 2,5%
oben unten	II	= 9 u. 10 =	{ 72 72	75 = + 4 % 74 = + 2,8 %	73 = - 2,7% 75 = + 1,3%
oben unten	III	= 13 u. 14 =	{ 86 82	89 = + 3,5 % 84 = + 2,4 %	87 = - 2,3% 85 = + 1,2%
oben unten	IV	= 16 u. 17 =	{ 81 86	83 = + 2,4 % 89 = + 3,5 %	83 = + 0 % 90 = + 1,2%
oben unten	V	= 20 u. 21 =	{ 90 88	92 = + 2,2 % 89 = + 1,1 %	92 = + 0 % 91 = + 2,4%
oben unten	VI	= 23 u. 24 =	{ 69 53	70 = + 1,4 % 54 = + 1,8 %	70 = + 0 % 54 = + 0 %

seite dabei kürzer geworden ist, daß sie sich also im Augenblick des Schnellens zusammengezogen hat, während die Unterseite länger geworden ist, sich also ausgedehnt hat.

Addiert man nun ebenfalls die Zahlen, die nach dem Schnellen die Verlängerung der Unterseite resp. die Verkürzung der Oberseite angeben, so erhält man für die Verlängerung der Unterseite 1,49% und für die Verkürzung der Oberseite 1,42%. Die Verlängerung des ganzen Stengels entspricht also ungefähr der Verkürzung. Die Werte der einzelnen Systeme sind untereinander natürlich nicht gleich, was mit der verschiedenen Wachstumsintensität zusammenhängt. Würden sie gleich sein, dann müßte die Schnellkrümmung die Form eines Kreisbogens haben. Die stärkste Schnellkrümmung lag jedoch in der Zone des stärksten Wachstums, also dort, wo das Punktsystem I aufgetragen war. Von da an basalwärts zu verflachte sie sich mehr und mehr. Dem entspricht auch die Verlängerung resp. Verkürzung in den einzelnen Systemen. Man sieht, daß beide Hälften in ungefähr gleicher Weise an dem Zustandekommen der Schnellkrümmung beteiligt sind. Mit Kohls Ansicht über die Beteiligung der beiden Hälften an der Schnellkrümmung kann ich mich nicht einverstanden erklären. Er legte (1894, S. 86) ein krümmungsfähiges Internodium von *Pisum sativum* horizontal und hinderte es durch Belastung an der Krümmung. Darauf schnitt er ein Stück heraus, und nach seiner Darstellung kontrahierte sich die obere Hälfte nach dem Zerlegen um 2 mm, während die untere Hälfte ihre Länge behielt. Er sieht dies als einen Beweis dafür an, daß nicht die Ausdehnung der Unterseite,

sondern die Kontraktion der Oberseite das *agens movens* bei dem Krümmungsprozeß ist.

Des weiteren wurden Versuche mit dem Horizontalmikroskop angestellt, und zwar wollte ich beobachten, ob in der horizontalen Zwangslage die untere Hälfte eines Stengels sich etwas nach unten ausbaucht, entsprechend den Ausbauchungen bei Grasknoten, die an der Aufwärtskrümmung gehindert werden, wie sie besonders von De Vries (II, S. 482) näher beschrieben worden sind. (Vgl. hierzu auch De Vries I, S. 308.)

Zu dem Zwecke verwendete ich ebenfalls Stengel von *Silphium Hornemannii*. Die Versuchsanordnung war dieselbe wie im Versuch 32. Diesmal wurden jedoch an einer Längsseite Systeme von drei übereinanderliegenden Punkten angebracht, von denen einer in der Mitte lag und je einer an der oberen und unteren Kante. Ihre Entfernung voneinander wurde mit dem Horizontalmikroskop gemessen.

Nach einem Tage konnte ich auch eine geringe Zunahme der Entfernung des unteren Punktes von dem in der Mitte konstatieren. Wurde dann das Hemmnis beseitigt, so konnte ich beobachten, daß die Entfernung des unteren Punktes von dem mittleren kleiner, die des oberen von diesem jedoch größer wurde. Die unter Druck befindliche Unterseite verkürzt bei Verlängerung ihren Durchmesser, während die Oberseite ihn beim Zusammenziehen vergrößert. Die Unterschiede waren jedoch sehr gering und betragen nur $\frac{1}{2}$ —1 Teilstrich der Skala in der am stärksten gekrümmten Zone. Meine vielen in dieser Hinsicht angestellten Versuche waren also recht wenig befriedigend. Ich habe daher von der weiteren Verfolgung dieser Fragen absehen müssen und will nur noch eine Beobachtung anführen, die mich in der oben dargelegten Annahme bestärkt.

Ich hatte Stengel von *Solidago gigantea* horizontal gehalten und nach einem Tag in Alkohol gelegt, ohne sie jedoch aus der Röhre herausgezogen zu haben. Nach einem weiteren Tag wurden dann die Stengel befreit und es trat kein Schnellen ein. Nunmehr wurden in der Zone, in der sonst die intensivste Schnellkrümmung stattfand, radiale Längsschnitte gemacht und unter dem Mikroskop betrachtet. Ich hoffte in den Zellen der Unterseite an deren Längswänden Faltungen zu finden, was jedoch nicht der Fall war. (Vgl. hierzu auch S. 128.) Dagegen konnte ich ganz deutlich gefaltete Querwände beobachten. Auf Schnitten von ungekrümmten Pflanzen, die ebenfalls in Alkohol gelegen hatten, und solchen, die eine Schnellkrümmung ausgeführt hatten, waren diese Falten ebensowenig zu sehen wie in den Zellen der Oberseite. Wenn also die seinerzeit konstatierten Falten der Querwände in den Zellen der Unterseite keine Täuschung waren, woran ich nicht glaube, da sie ganz deutlich und bei mehreren

Objekten zu sehen waren, so dürfte damit bewiesen sein, daß in der horizontalen Zwangslage eine geringe Ausbauchung nach unten stattfindet. Daß dies nach mehreren Tagen eintritt, ist ja von Bücher (1906, S. 274) konstatiert worden.

Bisher sind die Erscheinungen beobachtet worden, die infolge des mechanischen Ausgleiches der Spannungen nach Beseitigung des Hemmnisses hervortraten. In dem folgenden Abschnitt seien nun noch einige Beobachtungen mitgeteilt, bei denen der Ausgleich der Spannungen durch innere Wachstumsvorgänge erzielt wurde, indem das Objekt, ohne daß das Hemmnis beseitigt worden wäre, um 180° gedreht wurde. Dasselbe wurde dann durch Drehung der Objekte in der Zwangslage am Klinostaten erreicht.

Abschnitt VII.

Der Ausgleich der Spannungen infolge innerer Wachstumsvorgänge.

a) Drehung der Objekte um 180° .

Versuch 33.

Zwei in einem Topf gewachsene Hypokotyle von *Helianthus annuus*, 35 mm lang, wurden vier Stunden horizontal gehalten. (A) hatte während dieser Zeit die Aufkrümmung vollendet, es war aber noch das ganze Hypokotyl von der Spitze bis zur Basis gekrümmt. Die stärkste Krümmung lag in der Basalzone. (B) war durch Zug an der Aufkrümmung gehindert worden. Nunmehr wurde der Topf um 180° gedreht, ohne daß das Hemmnis beseitigt wurde, da es sonst zum Schnellen gekommen wäre. (A) zeigte mit der Spitze in einem Bogen nach abwärts, und nach weiteren vier Stunden hatte (A) die Krümmung wieder soweit ausgeglichen, daß es die horizontale Lage wieder einnahm. Nunmehr wurde das Hemmnis von (B) beseitigt und es trat kein Schnellen ein.

Versuch 34.

Ein zweiter in derselben Weise angestellter Versuch mit *Helianthus annuus* von derselben Länge ergab im wesentlichen das gleiche Resultat. Das Hypokotyl war $4\frac{1}{2}$ Stunden in der Horizontallage gehalten worden. Darauf war der Topf um 180° gedreht und nach weiteren 24 Stunden das Hemmnis beseitigt worden. (A) hatte die Horizontale noch nicht wieder ganz erreicht, es zeigte mit der Spitze noch um wenige Grade abwärts. (B) führte eine geringe Schnellkrümmung aus, die Spitze schnellte etwa 5° unter die Horizontale.

Wir sehen also, daß die Spannungen durch ein entsprechend geleitetes Wachstum wieder ausgeglichen worden sind. Dabei ergab

sich, daß die Rückkrümmung einer ungehinderten Pflanze in ungefähr derselben Zeit erfolgte, als die erste Emporkrümmung, und daß zum Ausgleich der Spannungen durch Wachstum auch ungefähr dieselbe Zeit notwendig war als zur Entstehung derselben. Bei dem Ausgleich der Spannungen durch Wachstum fangen die unter Zugspannung stehenden Zellen der Oberseite nach Drehung um 180° infolge der veränderten Einwirkung des Geotropismus an sich zu entspannen, d. h. zu wachsen. Die Zellen, die unter Druckspannung standen und das Bestreben hatten, sich weiter auszudehnen, dürften dem nunmehr einsetzenden Wachstum der gegenüberliegenden Seite vielleicht nur passiv folgen.

Analoges hat Fitting (1903, S. 593) bei Ranken konstatieren können, die in der Zwangslage gereizt und erst dann befreit wurden, nachdem eine gekrümmte Ranke durch entsprechende Wachstumsvorgänge ihre Krümmung wieder ausgeglichen hatte. Es fand dann keine Einrollung statt, sondern die Ranken blieben gerade.

b) Drehung der Objekte am Klinostaten.

Versuch 35.

Zwei Hypokotyle von *Helianthus annuus*, etwa 35 mm lang, wurden an den Pfefferschen Klinostaten gesetzt, und zwar so, daß die Achse in die Horizontalebene fiel. Der Klinostat war aufgezogen, aber noch nicht in Bewegung gesetzt. (A) konnte sich frei emporkrümmen, während (B) durch Zug gehemmt wurde. Nach $7\frac{1}{2}$ Stunden war (A) soweit emporgekrümmt, daß die Hauptkrümmung in der Basalzone lag, während die Spitzenzone wieder gerade geworden war. Die Richtung der Krümmung wurde durch einen Strich auf dem Topftrand markiert. Jetzt wurde der Klinostat in Bewegung gesetzt, das Hemmnis jedoch nicht beseitigt. Nach 14 Stunden war (A) nicht nur wieder gerade geworden, sondern mit der Spitze sogar etwas nach der entgegengesetzten Seite übergekrümmt. Das Hemmnis wurde nun beseitigt und es trat kein Schnellen ein.

Am Klinostaten war also die realisierte Krümmung durch entsprechendes Wachstum auf der Gegenseite wieder ausgeglichen worden. Mein Versuch stimmt demnach mit ähnlichen Beobachtungen von Baranetzky (1901, S. 154) überein. Er faßt sie in den Worten zusammen: „Der Stengel ist befähigt, auf jede durch äußere oder innere Faktoren hervorgerufene Krümmung durch ein Streben zur Krümmung nach der entgegengesetzten Seite hin zu reagieren. Mit der Bildung einer Krümmung werden zugleich auch die Bedingungen für eine Gegenkrümmung geschaffen.“

Es wird aber durch den Versuch ferner gezeigt, daß auch schon ohne Realisierung der Krümmung in der horizontalen Zwangslage in dem Hypokotyl ein entgegengesetztes Wachstum ausgelöst wird, wodurch die entstandenen Spannungen ausgeglichen werden. Wir können also konstatieren, daß die durch Verhinderung der geotropischen Krümmung bewirkten Spannungsunterschiede wieder ausgeglichen werden können, wenn und solange ein antagonistisch eingeleitetes Wachstum stattfindet.

Dieses Ergebnis kann wohl mit einem Beweis für die Annahme Fittings (1903, S. 612) abgeben, wonach die Ursachen für den Ausgleich der Krümmungen darin gesucht werden, „daß die Ungleichheit der Verhältnisse, der Druckverteilung, Gewebespannung etc., die in den Zellen auf den verschiedenen Seiten des ursprünglich geraden Organs infolge einer angestrebten oder ausgeführten Reaktion hergestellt worden sind, als neuer Reiz empfunden wird.“ Dieser löst nun seinerseits die Erscheinungen aus, die das Organ wieder in den alten Zustand versetzen. Die Fähigkeit der Selbstregulation behalten die Pflanzen solange, als sie noch reaktionsfähig, d. h. in unserem Falle wachstumsfähig sind. Eine Hauptbedingung ist natürlich die, daß der erste Reiz wirkungslos gemacht wird, was z. B. bei der geotropischen Induktion durch Rotation am Klinostaten erreicht wird (vgl. hierzu auch Pfeffer II, S. 429, 516, 524; Czapek 1895, S. 314 und Ohno, 1908, S. 637).

Auch die Erfahrung von Wiedersheim (1904, S. 269—272) kann hier mit angeführt werden. Er hat beobachtet, daß die Rückkrümmung einer photonastischen und thermonastischen Krümmung dadurch zustandekommt, daß das infolge der Reizreaktion beschleunigte Wachstum der Unterseite bei *Impatiens*-blättern erst etwas später ausgelöst wird als das der Oberseite, und daß dadurch die gesenkten Blätter wieder emporgekrümmt werden. Dazu hatte er Blätter etwa vier Stunden in Dunkelstellung festgehalten, und zwar in der Lage, die sie bei Tageslicht eingenommen hatten. Nach dem Befreien von dem Hemmnis beobachtete er, daß sie keine Schnellkrümmung ausführten, was sie jedoch taten, wenn er sie nur zwei Stunden festgehalten hatte. Es sagt dies, daß ebenso wie in meinem Versuche, zur Erzielung eines Rückganges als Gegenreaktion die Einkrümmung nicht nötig ist. Die in beschleunigtem Wachstum befindliche Seite zieht die andere unter Überwindung eines gewissen Widerstandes in die Länge. Dadurch ergibt sich auf der einen Seite eine aktive Streckung, auf der anderen eine passiv erreichte Verlängerung, eine elastische Dehnung, oder mit anderen Worten, eine Druck- und eine Zugspannung. Dieser Zustand wird von der Pflanze als ein neuer Reiz empfunden,

und sie leitet den Ausgleich durch entgegengesetztes Wachstum selbsttätig ein, wodurch sie dann im Sinne Fittings wieder in die Ruhelage gelangt.

Abschnitt VIII.

Der Ausgleich der Spannungen bei Knotenpflanzen.

Unter Knotenpflanzen verstehe ich solche, deren Stengel an den Blattansätzen knotenartig verdickt sind resp. bei denen die Knoten durch Blattpolster gebildet werden. Das zwischen zwei solchen Knoten liegende Internodium ist gewöhnlich nach einiger Zeit ausgewachsen und nur eine kurze Strecke, der Knoten, ist noch längere Zeit befähigt, nach Überführung in die horizontale Reizlage Wachstumsvorgänge auf der Unterseite auszulösen und dadurch den Stengel geotropisch aufzukrümmen. Die Knoten übernehmen dann die Rolle von Gelenken.

Man kann nun zwischen solchen Pflanzen unterscheiden, bei denen die noch wachstumsfähige Stelle eine Basalzone des Internodiums darstellt, wobei die Blattscheide mehr oder weniger passiv gekrümmt wird, wie es z. B. bei den Commelinaceen der Fall ist, und zwischen solchen, bei denen allein die Blattscheide zu den Wachstumsvorgängen befähigt ist und der eingeschlossene Stengel bei der Krümmung nur passiv mit gekrümmt wird. Zu den letzteren gehören die von mir benutzten Gräser *Alopecurus pratensis*, *Arrhenaterum elatius*, *Secale cereale*, *Triticum sativum*, *Hordeum sativum* und *Avena sativa*.

a) Commelinaceen.

Zunächst sollen nun die Versuche mit den Knotenpflanzen der ersteren Art angeführt werden.

Die Verhinderung der geotropischen Aufkrümmung geschah mit Hilfe der „Gipsbrücke“. Auf ein Brettchen von 10 cm Länge und 3 cm Breite wurden an den beiden schmalen Enden in einer Entfernung von 2 cm je zwei 5 cm lange Nägel, etwas schräg nach außen gerichtet, eingeschlagen. Um sie herum wurde mit Hilfe eines nicht allzu dünnen Gipsbreies ein Wall errichtet, der sich vollkommen fest mit ihnen und der Holzunterlage, die vorher einige Zeit im Wasser gelegen hatte, verband. In dem einen Wall, dem Basalwall, wurde das Basalende der Pflanze eingebettet, in dem Spitzenwall kam die Spitze zu liegen. Zu den Versuchen wurden ganz gerade gewachsene Stengel mit drei Knoten und möglichst langen Internodien verwendet. Der dritte von oben war der Versuchsknoten, da er sich, wie Barth (1894, S. 10) und Mielche (1902, S. 533) festgestellt haben, am besten krümmt. Er schwebte frei in der Luft, während der zweite im

Spitzenwall eingebettet war oder kurz davor lag, denn es ist nach letzterem Autor (1902, S. 541) für das Zustandekommen einer normalen Krümmung in einem Gelenk die Anwesenheit der nächstoberen Knotenpartie erforderlich. Am Ende des Versuches wurden die Objekte dadurch befreit, daß der Stengel unmittelbar am Spitzenwall durchgeschnitten wurde. Die Kontrollobjekte, die sich frei aufkrümmen konnten, wurden mit dem basalen Ende in Gipsblöcken befestigt. Die Versuche waren in dem bereits mehrfach erwähnten Zinkkasten bei einer Temperatur von durchschnittlich 20° C. angesetzt. Einige Versuche wurden auch im Wärmezimmer bei einer Temperatur von 24° C. unter Glasglocken ausgeführt, die mit feuchtem Fließpapier ausgelegt waren. Nach dem Befreien von dem Hemmnis wurde an den Stengeln ein Stück weißes Kartonpapier angelegt und mit Bleistift die untere Seite umfahren. Die Winkel, die die Unterseite beider Schenkel einschlossen, wurden mit dem Transporteur bestimmt.

Auch mit total eingegipsten Pflanzen wurden einige Versuche ausgeführt. Das Eingipsen geschah auf die Weise, daß ich auf eine Glasplatte einen etwa $\frac{1}{2}$ cm dicken Streifen Gips brachte und auf diesen die Stengel legte. Darauf bedeckte ich auch die Oberseite mit einer gleich dicken Schicht Gips. Nach dem Erhärten des Gipsverbandes wurde das Ganze horizontal auf feuchten Sand gelegt und über das Basalende der Stengel der Sand zu einem Wall aufgeschichtet. Sollten die Stengel aus der Zwangslage befreit werden, so wurde die Gipshülle durch einen leichten Druck zerbrochen und die Schenkel konnten dann ohne Zerrung freigelegt werden. Die Winkel wurden gleichfalls auf Kartonpapier aufgezeichnet und wie oben angegeben bestimmt.

Die Versuche sind in Tabelle VI zusammengestellt, und zwar sind die aus mehreren Versuchen erlangten Durchschnittswerte eingetragen.

Bei den Versuchen mit der Gipsbrücke konnte eine gewisse Ausbiegung nach unten nicht vermieden werden, namentlich war der über dem Knoten gelegene Schenkel etwas gebogen. Bei der freien Aufkrümmung war die Oberseite der Blattscheide passiv zusammengepreßt worden, was man deutlich an den aufgetretenen Querfalten sehen konnte. (Vgl. hierzu auch Pfeffer I, S. 321, und Barth 1894, S. 4). Die Blattscheide wurde daher vorsichtig entfernt, und es kam dann zu einer Verstärkung der Krümmung um 5—10°. Die inaktive Blattscheide hatte also einen Widerstand für die Bewegung abgegeben, der in einer Unterdrückung der Krümmung um einige Grade sich geltend machte. Bei den gehemmtten Pflanzen wurde vor dem Befreien die Blattscheide ebenfalls entfernt, da auch die Schnellkrümmungen um einige Grade gehindert wurden. Die in den Versuchen angegebenen Winkel sind alle ohne Blattscheide gemessen.

Tabelle VI.

Ver- such	Objekt	Versuchs- dauer	Tem- pera- tur	frei ge- krümmt	Brücke		eingegipst	
					ge- schnellt	nach- gekr.	ge- schnellt	nach- gekr.
36	<i>Commelina nudiflora</i>	24 Std.	20 ⁰	10 Stck. 58,5 ⁰	10 Stck. 23 ⁰	2,6 ⁰	5 Stck. 11 ⁰	2,4 ⁰
37	<i>Commelina nudiflora</i>	20 =	24 ⁰	6 Stck. 59,5 ⁰	6 Stck. 35,5 ⁰	1,8 ⁰	5 Stck. 11,4 ⁰	2 ⁰
38	<i>Tradescantia fluminensis</i>	24 =	20 ⁰	5 Stck. 28 ⁰	5 Stck. 10,4 ⁰	2 ⁰	5 Stck. 5 ⁰	—
39	<i>Tradescantia fluminensis</i>	28 =	24 ⁰	4 Stck. 44,2 ⁰	4 Stck. 24 ⁰	2 ⁰	4 Stck. 7,7 ⁰	—
40	<i>Commelina bengalensis</i>	46 =	20 ⁰	3 Stck. 36 ⁰	3 Stck. 18 ⁰	3,7 ⁰	—	—
41	<i>Tradescantia virginica</i>	48 =	20 ⁰	2 Stck. 72,8 ⁰	2 Stck. 22,5 ⁰	3,5 ⁰	2 Stck. 16,5 ⁰	5 ⁰

Ein für meine Versuche besonders günstiges Objekt war *Commelina nudiflora*, das sich durch lange Internodien und gute geotropische Krümmungen auszeichnete. Meines Wissens ist bei den bisher erschienenen Arbeiten, die sich mit diesem Gegenstande befassen, diese Pflanze niemals verwendet worden. Ich fand sie im Gewächshaus des Leipziger botanischen Gartens, wo sie gelegentlich mit anderen Pflanzen eingeschleppt worden sein soll. Für ihre Bestimmung, die durch Vermittlung von Herrn Dr. Gießler im botanischen Garten zu Berlin geschah, sage ich ihm auch an dieser Stelle sowie dem „Botanischen Garten zu Berlin“ meinen besten Dank.

Die Versuche zeigen, daß die Commelinaceen, wenn sie an der geotropischen Aufkrümmung gehindert werden, dennoch fortfahren auf der Unterseite der kurzen Wachstumszone stärker zu wachsen als auf der Oberseite, ja, daß sich die Oberseite nach Barth (1894, S. 11) überhaupt nicht verändert. Wir haben also hier im wesentlichen dieselben Erscheinungen wie bei Stengeln, nur daß die Wachstumszone auf eine kürzere Strecke beschränkt ist. Die ungleichseitigen Wachstumserscheinungen haben auch hier zu Spannungsunterschieden geführt, die in derselben Weise ausgeglichen werden wie bei den Stengeln. Nach dem Befreien von dem Hemmnis erfolgt die Krümmung ebenfalls momentan, sie erreicht aber nicht ganz die freie Krümmung. Die Bewegung wird dann langsam weiter fortgesetzt, doch ist die Nachkrümmung durchweg nicht sehr bedeutend und dauert auch nur kurze Zeit, etwa 10 Minuten. Kohl (1894, S. 23) hat ähnliche Versuche mit *Tradescantia discolor* angestellt und berichtet, daß nach dem Be-

freien von dem Hemmnis die Krümmung sehr rasch, in kaum 15 Minuten, ausgeführt wird. Die total eingegipsten Pflanzen zeigen eine noch geringere Schnellkrümmung. Daß sie aber überhaupt eine solche ausführen, läßt erkennen, daß auch im Gipsverband ungleichseitiges Wachstum stattgefunden haben muß, und daß dadurch Spannungsunterschiede entstanden sind.

Wurde eine Pflanze, die eine Schnellkrümmung ausgeführt hatte, in heißes Wasser gesteckt und dadurch sofort abgetötet, so änderte sich die Krümmung nicht wesentlich. Die Krümmung war also durch Wachstum fixiert worden. Hieraus können wir erkennen, daß es sich bei diesen Schnellkrümmungen um Wachstumskrümmungen, nicht um Variationskrümmungen handelt, worauf auch schon Barth (1894, S. 12) hingewiesen hat. Er hat gefunden, daß auch durch Plasmolyse die Krümmung nicht oder doch nur in geringem Grade rückgängig gemacht werden kann.

b) Grasknoten.

Die Versuchsanordnung war dieselbe wie bei den vorhergehenden Knotenpflanzen. Als Versuchsknoten wurden gewöhnlich die jüngsten genommen, nachdem die Pflanzen schon vollkommen entwickelt, aber noch nicht zum Blühen gekommen waren. Es wurde beim Ansetzen der Versuche große Sorgfalt darauf verwendet, daß nur solche Stücke benutzt wurden, deren Knoten nicht die geringste Krümmung aufwiesen. So konnte namentlich bei den eingegipsten Knoten der ganze Winkel zwischen den beiden Internodien als geschneit betrachtet werden. Die Versuche wurden im Zinkkasten bei einer Temperatur von 20° C. ausgeführt. Sie sind in der Tabelle VII zusammengestellt, in der ebenfalls wieder die Durchschnittswerte aus einer größeren Anzahl gleicher Versuche eingetragen sind.

Wird die geotropische Aufkrümmung eines horizontal gelegten Grashalmes verhindert, dann wird im Knoten bekanntlich ein Dickenwachstum der unteren Hälfte ausgelöst, und es treten eigenartige Hervorwulstungen auf, die von De Vries (III, S. 482), Noll (1888, S. 508) und auch von Pfeffer (I, S. 396) näher beschrieben sind. Dadurch wird die Aktivität der konvex werdenden unteren Hälfte beim Krümmungsprozeß dargetan. Die obere wächst gar nicht. Man kann also auch hier nicht, im Gegensatz zu den Stengeln, von einer Verlangsamung des Wachstums reden, da vorher gar keins vorhanden war. Wie aus den vielen Querfalten im Knoten bei einer geotropischen Krümmung ersichtlich ist, wird die Oberseite dabei passiv zusammengepreßt. In der horizontalen Zwangslage wird sie etwas ausgedehnt und es kann schließlich sogar ein Zerreißen zustande kommen, wie dies von Pfeffer (I, S. 665) konstatiert worden ist. Doch ist die

Tabelle VII.

Ver- such	Objekt	Versuchs- dauer	Tem- pera- tur	frei ge- krümmt	Brücke		eingegipst	
					ge- schnellt	nach- gekr.	ge- schnellt	nach- gekr.
42	<i>Alopecurus pratensis</i>	2 Tage	20°	4 Stck. 54°	4 Stck. 19,2°	2,2°		
43	<i>Arrhenatherum elatus</i>	2 =	20°	6 Stck. 39,8°	6 Stck. 14,5°	1,5°	6 Stck. 4,8°	
44	<i>Secale cereale</i>	3 =	20°	5 Stck. 40,8°	5 Stck. 10,8°	2,4°	5 Stck. 8°	1,6°
45	<i>Triticum sativum</i>	3 =	20°	7 Stck. 57,3°	7 Stck. 9,8°	1,1°	8 Stck. 8,7°	2°
46	<i>Hordeum sativum</i>	3 =	20°	6 Stck. 64,3°	8 Stck. 14,4°	6,9°	9 Stck. 11,5°	2,3°
47	<i>Avena sativa</i>	4 =	20°	8 Stck. 47,2°	8 Stck. 9,5°	0,7°	10 Stck. 4,1°	1,2°

Ausdehnung meist nur minimal. Die Oberseite setzt dem Druck der Unterseite infolge ihrer Festigkeit und hohen Elastizität einen beträchtlichen Widerstand entgegen. Die Auswulstung im Knoten sieht wie ein Keil aus, der zwischen die Internodien von unten hereingetrieben ist, und so ist auch die Wirkung, die von ihm ausgeht, der eines Keiles ganz ähnlich. Bei seinem andauernden Wachsen vermag er einen fortwährenden Druck gegen die Widerlage zu entwickeln, der für einige Fälle von Pfeffer (I, S. 388 ff.) näher bestimmt worden ist. Diese Widerlage wird nun in erster Linie durch die Internodien dargestellt, die unverrückbar im Gips befestigt sind. Würden sie aus einer weichen Masse bestehen, so würden sie einfach zusammengedrückt werden. Die Halme der Gräser setzen jedoch einem Druck in der Längsrichtung einen sehr starken Widerstand entgegen. Durch die keilförmige Gestalt der Knoten, die natürlich infolge der besonderen Verhältnisse durch die Wachstumserscheinung bedingt ist, wird aber schließlich der von ihnen ausgehende Druck in der Weise gegen die Internodien gelenkt, daß es zu einer mechanischen Biegung derselben kommt, die schließlich zu einem Knick führen kann. Auf diese Weise waren bei meinen Versuchen mit der Gipsbrücke fast sämtliche Halme mehr oder weniger nach unten ausgebogen. Wurden die Halme am oberen Wall durchgeschnitten, so kam es zu einer Schnellkrümmung.

Der eingennommene Winkel ist jedoch nicht allein durch Schnellen im Knoten erreicht worden, sondern ein großer Teil ist dem Ausgleich der im Internodium mechanisch eingetretenen Biegung zuzuschreiben.

Es wurden daher zunächst die Ausbiegungswinkel bestimmt, was nach der oben angegebenen Methode durch Anlegen von weißem Kartonpapier geschah, und dann erst der Halm durchgeschnitten. Von dem jetzt erhaltenen Winkel wurde der Ausbiegungswinkel abgezogen und auf diese Weise der durch Schnellen im Knoten erreichte erhalten. Nur dieser ist in den Versuchen angegeben. Ob De Vries (II, S. 482), der bei *Avena* Schnellwinkel bis 25° erhielt, diese Ausbiegung beobachtet hat, mag dahingestellt bleiben. Ein Umgipsen des Knotens machte die Hervorwulstung und zugleich auch die Ausbiegung unmöglich. Jetzt wurde naturgemäß ein Druck gegen die Gipshülle ausgeübt. Wurde dann der Knoten aus dem Gipsverband befreit, so trat ebenfalls eine Schnellkrümmung ein.

Die Schnellkrümmung wurde bei Grasknoten ebenso rasch ausgeführt wie bei den Stengeln. Bei den eingegipst gewesenen ging sie etwas langsamer vor sich, nach 30—60 Minuten war die Krümmung jedoch meist beendet. Die Versuche zeigen uns, daß durch die Schnellkrümmung nicht so große Winkel erreicht werden, wie sie durch die freie Emporkrümmung eingenommen werden, doch wurden bei solchen Knoten, die in der Gipsbrücke gehemmt waren, immer noch größere Werte erreicht als bei den total eingegipst gewesenen.

Auf die Mechanik der Schnellkrümmung brauche ich weiter nicht einzugehen, denn die bei Verhinderung der Krümmung im Knoten sich geltend machenden Wachstumsvorgänge und die daraus sich ergebenden Spannungszustände, sowie deren Ausgleich, sind von Pfeffer (I, S. 400 ff.) sehr genau studiert worden. Ich darf daher auf seine Ausführungen verweisen.

Abschnitt IX.

Der Ausgleich der Spannungen bei Wurzeln.

Bis jetzt ist meines Wissens in der Literatur nichts über eine plötzliche Abwärtskrümmung der Wurzeln nach dem Befreien aus der horizontalen Zwangslage zu finden. Nur Sachs (II, S. 446), spricht einmal davon, daß sich bei Wurzeln, die 24 oder 48 Stunden in lockerer Erde geotropisch gekrümmt waren, nach dem Herausziehen die Krümmung plötzlich etwas verflachte. Er deutet das so, daß die Zellen der Unterseite, welche anfangs etwas langsamer wuchsen als die der Oberseite, nachträglich von neuem stärker gewachsen sind. Dadurch stemmt sich die untere Partie der Wurzel gegen die Erde, die ihrerseits wieder die angestrebte Ausgleichung der Krümmung verhindert. Diese Erscheinung soll jedoch selten vorkommen „wegen der geringen und sehr unvollkommenen Elastizität der Wurzel, die es bedingt, daß der ihr durch den Widerstand des Bodens aufgezungene

Zustand ein dauernder wird.“ Diese von Sachs geschilderte Beobachtung läßt deutlich erkennen, daß in der Wurzel Spannungen zum Ausdruck gekommen sein müssen, die nach dem Herausziehen aus der Erde mechanisch ausgeglichen worden sind. Diese Beobachtung bestärkte mich daher in der Meinung, daß auch umgekehrt, wenn die Abwärtskrümmung verhindert wird, solche Spannungsunterschiede zustande kommen müßten.

Die Abwärtskrümmung der Wurzeln wurde dadurch verhindert, daß ich sie in Glasröhrchen, die etwa 5—6 mm im Durchmesser hatten, einführte, nachdem sie in Sägespänen bis zu einer Länge von 20 bis 30 mm herangewachsen waren. Die Glasröhrchen hatte ich mit Fließpapier ausgelegt. Zu dem Zwecke wurde ein gleichlanges Stück Fließpapier etwa zweimal so zusammengerollt, daß es bequem in das Röhrchen geschoben werden konnte. Mit einem dünnen Glasstab wurde dann die Rolle an die Wände angedrückt, wobei natürlich Faltungen vermieden werden mußten. Dann wurden die Röhrchen zum Anfeuchten ins Wasser gelegt. Die zum Versuch verwendeten Wurzeln wurden vorher von den anhaftenden Sägespäneteilchen sorgfältig durch Spülen in Wasser befreit und etwa 15 mm weit in die Röhrchen geschoben, da die wachsende Zone bei den meisten Wurzeln nach Sachs (III, S. 730) und Pfeffer (II, S. 10) etwa 10 mm beträgt. An der Stelle, wo die Wurzeln aus den Röhrchen herausragten, wurde mit Tusche ein Strich aufgezeichnet, um den Zuwachs messen zu können. Die Röhrchen wurden dann in einer mit feuchten Sägespänen angefüllten Schale horizontal gelegt. Der überstehende basale Teil der Wurzeln und der Samen wurden mit Sägespänen bedeckt. Die Schale stand im Wärmezimmer bei einer Temperatur von 24° C. Nach einem Tage wurden die Wurzeln vorsichtig aus den Röhrchen herausgezogen und zum Messen des Zuwachses auf ein Papier mit Millimeteinteilung gelegt. Dann kamen sie in eine Schale mit Wasser, worauf gewöhnlich sofort eine Abwärtskrümmung der Spitze eintrat. Die Krümmung wurde auf die Weise aufgezeichnet, daß die Samen an einen Kork gesteckt wurden, der an einem Stativ vor der Zeichencamera befestigt war. Es wurde die konvex gewordene Oberseite abgezeichnet. Die Bestimmung der Krümmungsradien geschah nach der früher angegebenen Methode. Einige Besonderheiten sind in den einzelnen Versuchen noch angegeben.

Zunächst stellte ich einige Versuche an, die die Art der Abwärtskrümmung bei ungehinderten Wurzeln in Luft darlegen sollten.

Versuch 48.

Vier Wurzeln von *Vicia Faba* waren mit feuchtem Fließpapier umhüllt worden. Das vordere Ende von etwa 15 mm ragte frei daraus

hervor. Die Wurzeln wurden mit Nadeln auf einen Kork in horizontaler Lage festgesteckt und auf einen Teller gestellt, über den eine mit feuchtem Fließpapier ausgelegte Glasglocke gestülpt war. Die Lage der Wurzelspitze wurde durch eine in den Kork gesteckte Nadel markiert. Nach 22 Stunden war die Abwärtskrümmung beendet. Die Spitze bildete jedoch mit der Vertikalen einen Winkel, hatte sie also nicht ganz erreicht. Die Umbiegung war da erfolgt, wo sich beim Ansetzen des Versuches die Spitze befand. Als Durchschnittswerte ergaben sich für:

die ursprüngliche Länge 24,5 mm,
den Zuwachs 24,7 mm = 100,8%,
die Länge des Krümmungsradius 20 mm.

Die Abwärtskrümmung war in einem ziemlich flachen Bogen erfolgt. Darauf weist auch Sachs schon hin (II, S. 446), indem er sagt: „daß die anfängliche geotropische Krümmung der Wurzeln in Luft und Wasser sich während des weiteren Wachstumsverlaufes oft stark abflacht, zuweilen sogar fast gerade wird.“ In dieser Abflachung sieht Simon (1912, S. 90) einen nachträglichen Ausgleich der geotropischen Krümmung.

Um den Unterschied der Krümmung in einem festen Medium kennen zu lernen, ließ ich im folgenden Versuch Wurzeln von *Vicia Faba* in Sägespänen abwärts wachsen.

Versuch 49.

Sechs Wurzeln von *Vicia Faba* wurden in einem mit feuchten Sägespänen angefüllten Kasten hinter einer Glaswand horizontal gelegt und die Lage der Spitze durch eine außen aufgeklebte Papiermarke bezeichnet. Nach 23 Stunden waren die Wurzeln abwärts gekrümmt. Die Krümmung lag direkt unterhalb der aufgeklebten Marke. Nachdem die Spitze bis zur Vertikalen umgebogen war, war der weitere Zuwachs in dieser Richtung erfolgt. Als Durchschnittswerte ergaben sich für:

die ursprüngliche Länge 19,7 mm,
den Zuwachs 21 mm = 106,5%,
die Länge des Krümmungsradius 13,5 mm.

Man sieht, daß in Sägespänen die Krümmung eine viel intensivere war, der Krümmungsradius war im Durchschnitt kleiner. Auch der Zuwachs war ein größerer als im vorhergehenden Versuch.

Nummehr wurden die Wurzeln nach der angegebenen Methode an der Abwärtskrümmung gehindert. Wie aber die beiden vorhergehenden Versuche gezeigt haben, konnten hierbei keine Kontrollwurzeln angesetzt werden, da sich die Krümmung je nach dem Medium verschieden verhält. Es mußte daher auf einen Vergleich mit einer

freien Krümmung verzichtet werden. Die Ergebnisse sind in der Tabelle VIII zusammengestellt, in der ebenfalls Durchschnittswerte eingetragen sind.

Tabelle VIII.

Versuch	Objekt	Anzahl	Versuchsdauer	Urspr. Länge	Zuwachs	Länge d. Krümmung	Länge des Krümmungsradius
50	Vicia Faba	6 Stück	22 Std.	25 mm	28,7 = 114,8%	26 mm	14 mm
51	Vicia Faba	5 =	23 =	24,8 =	21,8 = 87,9%	20,8 =	10 =
52	Lupinus albus kleinsamig	6 =	23 =	33,6 =	21,6 = 64,2%	23,3 =	14 =
53	Lupinus albus großsamig	5 =	22 =	27 =	23,8 = 88 %	23,2 =	7,2 =
54	Lupinus albus großsamig	6 =	23 =	38 =	24,5 = 64,4%	26,2 =	8,5 =
55	Ricinus comm.	9 =	24 =	16,5 =	12,3 = 74,5%	13,9 =	8,5 =
56	Zea Mays	8 =	20 =	25 =	18,7 = 74,8%	27,2 =	9,6 =

Durch diese Versuche, die mit einer Anzahl von Wurzeln dikotyler Pflanzen sowohl als auch mit *Zea Mays*, einem Vertreter des monokotilen Typs, ausgeführt worden sind, ist bewiesen, daß auch Wurzeln bei geeigneter Versuchsanordnung befähigt sind, nach dem Befreien aus der horizontalen Zwangslage sofort eine Abwärtskrümmung auszuführen. Diese erfolgt aber nicht plötzlich, sondern geht langsamer, mehr allmählich vor sich. Innerhalb 5 Minuten ist sie jedoch meist beendet. Es sind also auch bei Wurzeln in der horizontalen Zwangslage Spannungsunterschiede zwischen Ober- und Unterseite ausgebildet worden, deren Entstehung analog den Spannungsunterschieden bei horizontal gehaltenen Stengeln zu denken ist, nur befindet sich bei Wurzeln die Oberseite in Druckspannung und die Unterseite in Zugspannung. Da die Abwärtskrümmung gewöhnlich erst nach Einlegen der Wurzeln in Wasser sich vollzieht, so dürfte sie vermutlich auf einer Steigerung der Turgeszenz der an der Mechanik der Krümmung beteiligten Zellen beruhen, woraus man schließen kann, daß der Druckspannung der Zellen der Oberseite ein größerer Anteil an der Krümmungsbewegung zugesprochen werden muß, als der Zugspannung der Zellen der Unterseite.

Die Krümmung erstreckt sich fast über die gesamte Länge des in der Versuchszeit erfolgten Zuwachses. Dieser hat während der Zeit der Horizontallage alle Phasen der Streckung durchgemacht und ist schließlich auch in den ausgewachsenen Zustand übergegangen.

Es hat sich also nicht nur die noch wachstumsfähige Zone an der Abwärtskrümmung beteiligt, sondern auch noch ein großes Stück, das schon ausgewachsen war. Die Spannungen sind also auch in den ausgewachsenen Partien noch erhalten geblieben. Dies wurde auch wie bei Stengeln (S. 120) durch den Ausgleich der Krümmung konstatiert, der nur in der Spitzenzone erfolgt war.

Die Gestalt der Krümmung ist ebenfalls parabelförmig. In der am stärksten wachsenden Spitzenzone befindet sich die stärkste Krümmung mit dem kürzesten Krümmungsradius. Die Krümmung war oftmals so stark, namentlich bei *Lupinus albus* und *Ricinus communis*, daß die Spitze hakenförmig umgebogen war. Nach der Basis zu verflacht sich die Krümmung mehr und mehr. Da in einer Wurzel sich die verschiedenen Querzonen alle einmal in einer optimalen Wachstumstätigkeit befunden haben, müssen in jeder Querzone gleichstarke Spannungsunterschiede zur Entwicklung gekommen sein. Wären nun diese in ihrer vollen Stärke erhalten geblieben, so hätte die Abwärtskrümmung eine mehr kreisförmige Gestalt haben müssen. In der Spitzenzone ist das ja auch tatsächlich der Fall. Wie wir aber gesehen haben, findet nach dem basalen Teil zu eine Abnahme der Krümmung statt. Es müssen daher mit der Zeit gewisse innere Veränderungen sich geltend gemacht haben. In diesen Veränderungen sieht Sachs (II, S. 457) ein nachträgliches Wachstum der Zellen der Unterseite, wodurch ein Entspannen erzielt wird, das nach seinen Beobachtungen soweit geht, daß die Wurzel nach dem Befreien gerade bleibt. Simon (1912, S. 151) nimmt an, daß die durch das Dickenwachstum produzierten Zellen eine Entspannung in der Wurzel bewirken, welche mit dem Hinzukommen neuer Gewebe immer mehr vorwärts schreitet. Ob nicht auch mit dem Alter eine Zunahme der Dehnbarkeit der Wandungen eintritt, die ein Nachgeben der elastisch gedehnten Wandungen der Zellen der Unterseite herbeiführt, bleibt noch dahingestellt. Es geht ja bekanntlich in einer Wurzel die spröde und biegeunstarre Spitzenzone in eine ganz biegsame über, wovon man sich durch künstliche Biegung leicht überzeugen kann. (Vgl. hierzu auch Sachs III, S. 752.)

Die Versuche ließen weiterhin erkennen, daß sich die Abwärtskrümmung nach einiger Zeit entweder am Klinostaten oder auch in vertikaler Stellung wieder ausglich, jedoch nur in der noch wachstumsfähigen Spitzenzone. Ob mit der Zeit auch die älteren Teile ihre Krümmung wieder ausgleichen, wie dies neuerdings Simon (1912, S. 139) beobachtet hat, konnte ich nicht feststellen, da ich meine Versuche nicht auf so lange Zeit ausdehnte. Es dürften sich aber die durch die angegebene Methode erhaltenen Krümmungen sehr gut zum weiteren Studium dieser Frage eignen.

Beim Abtöten der Wurzeln in heißem Wasser ging die realisierte Abwärtskrümmung nicht wieder zurück, sie war also durch Wachstum fixiert worden.

Es wurden nun noch einige Versuche mit Röhren ohne Fließpapier angestellt. Ich wollte dadurch erfahren, ob die Reibung an dem Fließpapier die Wirkung des geotropischen Reizes verstärkt, wie dies Sachs (II, S. 437) und Pfeffer (I, S. 373) annehmen, oder ob die günstigen Resultate nur auf eine bessere Bewässerung zurückzuführen waren. Es muß aber gleich hier erwähnt werden, daß ich zu keinem einwandfreien Ergebnis gelangt bin.

Die Röhren wurden kurz vor dem Einführen der Wurzeln durch Eintauchen in Wasser angefeuchtet, wobei auch einzelne Tropfen in ihnen hängen blieben. Die übrige Versuchsanordnung war dieselbe, wie auf Seite 143 angegeben. Die Versuche sind in der Tabelle IX zusammengestellt, in der ebenfalls nur die Durchschnittswerte aus einer größeren Anzahl gleichwertiger Versuche eingetragen sind.

Tabelle IX.

Ver- such	Objekt	Anzahl	Ver- suchs- dauer	Urspr. Länge	Zuwachs	Länged. Krüm- mung	Länge des Krüm- mungs- radius
57	Vicia Faba	8 Stück	23 Std.	35 mm	20,6 = 58,8%	20 mm	17,5 mm
58	Lupinus albus großsamig.	6 "	23 "	34,3 "	25 = 72,8%	21,2 "	10 "

Die Versuche haben ergeben, daß diese Wurzeln ebenfalls eine Abwärtskrümmung ausführten, doch war die Krümmung nicht so intensiv wie bei den früheren Versuchen. Der Krümmungsbogen mit dem kleinsten Krümmungsradius war bedeutend kürzer, und der Krümmungsradius war im Durchschnitt einige Millimeter länger. Weitere Untersuchungen nach dieser Richtung hin wurden nicht angestellt. Es muß also die Frage offen bleiben, ob das Auslegen der Röhren mit Fließpapier und damit das Zustandekommen einer stärkeren Reibung den angedeuteten Einfluß hat, oder ob nur eine bessere Bewässerung die günstigen Resultate erzielen ließ.

Einige angestellte Versuche mit vollständig eingegipsten Wurzeln, die einen Tag lang horizontal lagen, bestätigten die Angaben Pfeffers (I, S. 416), daß die Wurzeln weder sogleich nach dem Befreien, noch nach Injektion mit Wasser eine Abwärtskrümmung ausführen. Damit ist aber noch nicht gesagt, daß im Gipsverband der geotropische Reiz keine Wachstumsvorgänge ausgelöst hat, wie dies Czapek (1895, S. 28) annimmt. Pfeffer erklärt diese Erscheinung so (I, S. 320), daß in dem aktiven Spitzenteil die Interzellularen ziemlich klein sind

und in dem ebenfalls aktiven Urmeristen gänzlich fehlen. Dadurch wird zugleich von innen eine völlige Widerlage geschaffen und ein Ausbiegen im Innern unmöglich gemacht. Wir müssen annehmen, daß das Flächenwachstum nach Entspannung der Zellhaut nicht weiter fortgesetzt wird. Es können daher in einer eingegipsten Wurzel auch nur geringe Spannungen auftreten, die eine Schnellkrümmung nicht bewirken können.

Abschnitt X.

Der Ausgleich mechanischer Krümmungen.

Zum Schluß seien noch einige Versuche mitgeteilt, die sich mit dem Ausgleich der Spannungen befassen, die durch künstliche Biegung rein mechanisch entstanden waren. Solche Versuche sind auch schon von Sachs (III, S. 753 ff.) ausführlich beschrieben worden, und es sei daher gleichzeitig auf seine Aufzeichnungen hingewiesen.

Die Versuche wurden mit Hypokotylen ausgeführt. Unterhalb der Kotyledonen war eine Lederschlinge angebracht, an der ein Zwirnsfaden befestigt war. Eine Rolle, über die dieser Faden geleitet wurde, war ungefähr in der Höhe des Topfrandes an einem daneben stehenden Stativ befestigt. Die Spannung des Fadens wurde durch kleine Bleikugeln erreicht, die zur Vermeidung einer ruckweisen Biegung vorsichtig ohne große Erschütterung auf eine am Ende des Fadens befindliche Pappschale gelegt wurden. Auf diese Weise wurde das Hypokotyl, welches vertikal stand, allmählich über eine Glasröhre gebogen. Nach einiger Zeit durchschnitt ich die Lederschlinge und das Hypokotyl schnellte wieder empor. Die Versuche waren vor der Zeichencamera aufgestellt, so daß jederzeit bequem die Lage des Hypokotyls abgezeichnet und vor allem der Verlauf der Aufkrümmung genau beobachtet werden konnte.

Die Versuche ließen erkennen, daß die einer Pflanze durch gewaltsames Biegen aufgenötigte Krümmung nicht beibehalten wird, vielmehr schnell nach dem Befreien von der biegenden Kraft die Pflanze momentan wieder zurück. Durch das gewaltsame Biegen ist jedoch im Gegensatz zu den bisherigen Versuchen die konkave Seite zusammengepreßt, die konvexe ausgedehnt worden. Letztere hat sich in Zugspannung befunden und hat infolge der Elastizität der Wandungen dem gewaltsamen Ausdehnen durch Biegen einen Widerstand entgegengesetzt. Nach Beseitigung der biegenden Kraft sucht sie sich auf die ihr zukommende Länge wieder zurückzuziehen. Die konkave Seite dagegen hat sich in Druckspannung befunden. Sie ist zusammengepreßt worden und ist bestrebt, sich wieder auszudehnen. Wir treffen also hier dieselben Erscheinungen an, wie bei einer an der geotropischen Krümmung gehinderten Pflanze. Der Unterschied

besteht nur in der Entstehung der Spannungen. Bei der Verhinderung der geotropischen Krümmung wurden diese durch die verschiedene Wachstumstätigkeit der antagonistischen Seiten erzeugt, hier sind sie rein mechanisch durch eine von außen wirkende Kraft entstanden. Der Ausgleich der Spannungen ist aber beide Male ein rein mechanischer Vorgang, der einmal zu einer Krümmung führt, die sich allmählich verstärkt, das andere Mal ein Geradestrecken anstrebt. Freilich wird diese Geradestreckung nicht vollkommen erreicht. Nach einem momentanen Zurückschnellen verlangsamt sich die Bewegung und bleibt schließlich stehen. In diesem Augenblick sind die künstlich erzeugten Spannungen wieder aufgehoben. Daß die Ausgangslage nicht wieder ganz erreicht wird, mag daran liegen, daß durch das gewaltsame Biegen Zerrungen und Dehnungen über die Elastizitätsgrenze hinaus erfolgt sind, worunter Sachs innere, zum Teil bleibende Veränderungen versteht. Bei der Verhinderung der geotropischen Krümmung konnten wir eine Überdehnung der Oberseite durch die Wachstumsvorgänge in der Zwangslage nicht konstatieren. Bei der künstlichen Biegung ist also eine Verlängerung der Zellwände der konvexen Seite eingetreten, die zunächst beibehalten wird. Mit der Zeit tritt dann in den noch wachstumstätigen Zonen eine entsprechende Gegenreaktion ein, die je nach der Versuchsanstellung am Klinostaten oder durch Vertikalstellung selbstregulatorisch auftritt oder durch die Einwirkung des Geotropismus hervorgerufen wird. Dadurch wird die Krümmung wieder ausgeglichen. In ausgewachsenen Partien, wie dies in der gekrümmten Basalzone beobachtet werden konnte, bleibt von der aufgedrängten Krümmung gewöhnlich ein Stück erhalten.

Es wurden dann noch einige Versuche mit Wurzeln nach der von Sachs (II, S. 393) angegebenen Weise ausgeführt und dieselbe Beobachtung gemacht, daß nämlich die künstliche Krümmung nicht wieder vollkommen ausgeglichen wird. Die Versuche wurden mit Wurzeln von *Vicia Faba* und *Lupinus albus* angestellt. Die Wurzel war in einer hinter der Wachstumszone gelegenen Partie am stärksten gekrümmt. Wurde sie befreit, so schnellte sie sogleich wieder der Ausgangsstelle zu. Die Rückkrümmung ging erst plötzlich vor sich, um dann immer langsamer zu werden. Schließlich blieb sie ein ganzes Stück vor der Ausgangsstellung stehen. Sachs meint, daß „während des Biegens innere, zum Teil bleibende Veränderungen stattfinden, die sehr rasch, wie es scheint, im Augenblick der Krümmung selbst, und zwar vorwiegend in der jüngeren, aber vollkommen ausgewachsenen Region auftreten.“ Diese inneren Veränderungen bestehen nach meiner Meinung in einer Überdehnung über die Elastizitätsgrenze. Durch den Vorgang wird somit angedeutet, daß die Elastizität der Wurzeln eine sehr unvollkommene ist.

Nach Fertigstellung der vorliegenden Arbeit erschien die schon mehrfach angeführte Abhandlung von Simon: „Untersuchungen über den autotropischen Ausgleich geotropischer und mechanischer Krümmungen der Wurzeln“, die jedoch während der Versuche nicht mehr berücksichtigt werden konnte. In dem Abschnitt VI „Der Ausgleich mechanischer Krümmungen“ ist u. a. dargelegt, daß die in ausgewachsenen Zonen gekrümmten Wurzeln nach ihrer Befreiung nur einen kleineren Teil sogleich elastisch wieder ausgleichen, was also auch mit meinen Beobachtungen übereinstimmt. Des weiteren hat dann Simon festgestellt, daß im Verlauf der folgenden Tage auch die noch restierenden Krümmungen einen mehr oder weniger starken Rückgang erfahren können. Er spricht die Vermutung aus, daß es sich bei einem derartigen Rückgang um rein elastische Nachwirkungen handelt. Da meine Versuche nicht auf so lange Zeit ausgedehnt wurden, konnte ich die nachträgliche Rückkrümmung nicht beobachten.

Zusammenstellung einiger Ergebnisse.

Wurde eine Pflanze in der horizontalen Zwangslage festgehalten und nach einiger Zeit befreit, so schnellte sie sofort ein beträchtliches Stück empor. Die Emporkrümmung erreichte dabei jedoch nicht momentan ihren Endwert, sondern von einem gewissen Zeitpunkte an verlangsamte sich die Bewegung, bis sie schließlich ganz nachließ. Diese Schnellbewegung ist als ein mechanischer Ausgleich der in der Pflanze durch Verhinderung der geotropischen Krümmung entstandenen Spannungsunterschiede anzusehen. Diese sind Folgeerscheinungen verschiedener Wachstumstätigkeit in den opponierten Seiten. Die Oberseite ist in Zugspannung, die Unterseite in Druckspannung versetzt worden. Nach dem Befreien von dem Hemmnis dehnte sich die zusammengepreßte Unterseite aus und die ausgedehnte Oberseite zog sich zusammen.

Die Form der Schnellkrümmung war nicht die eines Kreisbogens, sondern es gab eine Stelle mit einem kleinsten Krümmungsradius, die mit der Zone des intensivsten Längenwachstums zusammenfiel. Man kann die Form der Schnellkrümmung mit der einer Parabel vergleichen, deren Scheitel in der am stärksten wachsenden Zone liegt.

Im allgemeinen erstreckte sich eine Schnellkrümmung genau soweit basalwärts wie eine freie Krümmung. In der Basalzone war erstere jedoch bedeutend weniger intensiv. Hier waren daher nur geringere Spannungen zur Entwicklung gekommen. Die Zunahme der Elastizität der Wandungen und die Abnahme der Wachstumsintensität sind dabei mitwirkende Faktoren, die bei einigen Pflanzen das Auftreten stärkerer Spannungen und deren Ausgleich auf einer längeren Basalstrecke ganz unmöglich machen.

Waren die Spannungen einmal ausgebildet, so blieben sie bestehen, auch wenn die betreffende Stelle inzwischen ausgewachsen war. Es beteiligten sich dann auch ausgewachsene Partien am Schnellen.

Wie eine freie Krümmung, so konnte auch eine Schnellkrümmung durch Einwirken eines neuen geotropischen Reizes wieder ausgeglichen werden. Der Ausgleich erfolgte aber nur dann, wenn in der betreffenden Zone das Längenwachstum noch nicht erloschen war. War dies der Fall, wie z. B. in der Basalzone, so blieben beide Krümmungen an dieser Stelle erhalten.

Bei etiolierten Hypokotylen konnte festgestellt werden, daß die Schnellkrümmung bisweilen bedeutend intensiver ausgeführt wurde als bei grünen. Der Grund hierfür wurde in der intensiveren Wachstumstätigkeit und der Beschaffenheit der Gewebe gesehen, die eine Ausbildung von stärkeren Spannungen bewirkte. Aus der Länge der Wachstumszone mit gleicher Intensität ergab sich eine gedrungener Form der Krümmung. In einem Versuch mit *Lupinus albus* hatte sie ungefähr die Gestalt eines Kreisbogens.

Bei abgeschnittenen Sprossen wurde nachgewiesen, daß sich die Schnellkrümmung aus zwei Teilen zusammensetzt. Der eine Teil stellt den rein mechanischen Ausgleich der Spannungen dar, der mit großer Heftigkeit einsetzt und in der elastischen Nachwirkung ausklingt. Der andere Teil, der erst später zur Geltung kommt, beruht auf geotropischer Nachwirkung. Letztere ist auf neues Wachstum zurückzuführen.

Total eingegipste Pflanzen führten nach dem Befreien aus der Zwangslage eine weniger starke Schnellkrümmung aus. Dadurch wird jedoch angedeutet, daß auch bei vollständiger mechanischer Hemmung in der Pflanze Spannungen entstanden sind. Bei diesen Versuchen war ein längeres Stück an der Basis gerade geblieben.

Die Versuche mit halbierten Sprossen ließen erkennen, daß die primär vorhandene Gewebespannung nach dem Halbieren in der oberen Hälfte fördernd auf die Schnellkrümmung einwirkt, während sie in der unteren Hälfte die Krümmung hemmt.

Durch einsetzende innere Wachstumsvorgänge wurde ein Ausgleich der Spannungen ohne Schnellkrümmung erzielt. Dies wurde durch Drehung der Objekte um 180° und am Klinostaten erreicht. In letzterem Falle waren die Wachstumsvorgänge autotropischer Natur, sie waren als Auslösung des Reizes anzusehen, der durch die Spannungen in der Pflanze neu geschaffen worden ist.

Durch Messungen mit dem Horizontalmikroskop wurde bei *Silphium Hornemannii* die absolute Verlängerung der Unterseite und die absolute Verkürzung der Oberseite nach dem Schnellen konstatiert. Die Frage, ob in der horizontalen Zwangslage eine Ausbauchung in

der unteren Hälfte stattfindet, konnte nicht befriedigend beantwortet werden.

Die verwendeten Knotenpflanzen glichen nach dem Befreien von dem Hemmnis die Spannungen ebenfalls in einer Schnellkrümmung aus, die anfangs plötzlich erfolgte und dann schließlich in die Endstellung überführte. Es wurden jedoch nicht so starke Krümmungen erhalten, wie sie bei ungehinderten Pflanzen in derselben Zeit angetroffen werden. Bei der Hemmung durch totales Eingipsen fielen sie noch schwächer aus. Nach Abtöten der Pflanzen ging die Schnellkrümmung nicht zurück.

Auch die Wurzeln führten bei geeigneter Versuchsanstellung nach dem Befreien von dem Hemmnis eine plötzliche Abwärtskrümmung aus, die einer Schnellkrümmung gleichkam. Sie war nach wenigen Minuten beendet. Auch hier beteiligten sich ausgewachsene Partien am Schnellen. Total eingegipte Wurzeln krümmten sich nach dem Befreien nicht abwärts.

Die zum Schlusse angeführten Versuche mit gewaltsam gebogenen Hypokotylen und Wurzeln bestätigten die Angaben von Sachs. Bei dem Ausgleich der entstandenen Spannungsunterschiede handelte es sich, wie auch bei den durch Verhinderung der geotropischen Krümmung hervorgerufenen, um einen rein physikalischen Vorgang. Die Krümmung wurde zunächst plötzlich ausgeführt und ging dann schließlich in langsamere Bewegung über. Die Ausgangslage wurde jedoch nicht ganz wieder erreicht, da durch das gewaltsame Biegen die Elastizitätsgrenze überschritten worden war.

Literatur.

(Die hier angegebenen Seitenzahlen beziehen sich auf den Anfang der Arbeiten in den betr. Zeitschriften.)

- Ball, Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. *Jahrb. f. wiss. Botanik.* Bd. 39. 1904. S. 305.
- Baranetzky, Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste und Straucharten bedingen. *Flora. Erg.-Bd.* 1901. S. 138.
- Barth, Die geotropischen Wachstumskrümmungen der Knoten. *Inaug.-Dissert.* Leipzig 1894.
- Bücher, Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. *Jahrb. f. wiss. Botanik.* Bd. 43. 1906. S. 271.
- Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. *Jahrb. f. wiss. Botanik.* Bd. 27. 1895. S. 243.
- De Vries (I), Sur les causes des mouvements auxotoniques des organes végétaux. *Archives Néerlandaises* 1880. Tome XV.
- (II), Über die Aufrichtung des gelagerten Getreides. *Landwirtschaftl. Jahrbücher* 1888. Bd. 9. S. 473.
- (III), Über die Dehnbarkeit wachsender Sprosse. *Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg.* Bd. I. 1874. S. 519.
- Fitting, Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. *Jahrb. f. wiss. Botanik.* Bd. 38. 1903. S. 545.
- Hallbauer, Über den Einfluß allseitiger mechanischer Hemmung durch einen Gipsverband auf die Wachstumszone und die innere Differenzierung der Pflanzen. *Inaug.-Dissert.* Leipzig 1909.
- Kohl, Die Mechanik der Reizkrümmungen. *Marburg* 1894.
- Kraus, Die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen. *Botanische Zeitung* 1867. Bd. 25. S. 105.
- Meischke, Über die Arbeitsleistung der Pflanzen bei der geotropischen Krümmung. *Jahrb. f. wiss. Botanik.* Bd. 33. 1899. S. 337.
- Miehe, Über correlative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. *Jahrb. f. wiss. Botanik.* Bd. 37. 1902. S. 527.
- Noll, Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. *Arbeiten d. botanischen Instituts in Würzburg.* Bd. III. 1888. S. 496.
- Ohno, Über das Abklingen von geotropischen und heliotropischen Reizvorgängen. *Jahrb. f. wiss. Botanik.* Bd. 45. 1908. S. 601.

- Pfeffer (I), Druck und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Bd. 20 der Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. Kgl. Sächs. Gesellschaft d. Wissenschaften. 1893. S. 235.
- (II), Pflanzen-Physiologie. 2. Aufl. 1904. Bd. II.
 - (III), Der Einfluß von mechanischer Hemmung und von Belastung auf die Schlafbewegungen. Bd. 32 d. Abhandl. d. math.-phys. Klasse der Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. 1911. S. 163.
- Sachs (I), Längenwachstum der Ober- und Unterseite horizontal gelegter und sich aufwärts krümmender Sprosse. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. I. 1874. S. 193.
- (II), Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. I. 1874. S. 385.
 - (III), Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. 1874.
- Schtscherbaek, Die geotropische Reaktion in gespaltenen Stengeln. Beihefte zum bot. Zentralblatt. Bd. 25. 1910. S. 358.
- Simon, Untersuchungen über den autotropischen Ausgleich geotropischer und mechanischer Krümmungen der Wurzeln. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 51. 1912. S. 81.
- Wiedersheim, Studien über photonastische und thermonastische Bewegungen. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 40. 1904. S. 230.
- Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. 1881.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Biologie der Pflanzen](#)

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [12_1](#)

Autor(en)/Author(s): Morgenstern Richard

Artikel/Article: [Über den mechanischen Ausgleich der durch Verhinderung der geotropischen Krümmung in den Pflanzen entstandenen Spannungen 109-154](#)