

Der Wundreiz und die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln.

Von

Bohumil Němec.

Die bekannten, zuerst von Ciesielski und Darwin ausgeführten Versuche, welche beweisen, dass eine ihrer Spitze beraubte Wurzel transitorisch keiner geotropischen Reizung fähig ist, haben von Rothert¹⁾ eine kritische Diskussion erfahren, aus welcher hervorgeht, „dass geköpfte Wurzeln darum sich nicht geotropisch krümmen, weil ihre geotropische Empfindlichkeit durch die Operation aufgehoben worden ist.“ In analoger Weise deutet Rothert auch seine Versuche mit Graskeimlingen²⁾, wo sich ebenfalls gezeigt hat, dass die Dekapitation der Keimlinge (eigentlich der Coleoptile) nicht bloss ihr Wachstum modifiziert, sondern auch ihre Empfindlichkeit gegen äussere Reizursachen aufheben kann. Dies wurde sowohl für die heliotropische als auch die geotropische Empfindlichkeit nachgewiesen. Dass es sich um die Aufhebung der Empfindlichkeit und nicht der Reaktionsfähigkeit handelt, wird daraus geschlossen, dass die Wurzeln (nach Ciesielski, Darwin und Brunchhorst) eine ihnen vor der Verletzung induzierte Reizkrümmung auch nach der Dekapitation als Nachwirkungskrümmung ausführen, was nach Rotherts Versuchen auch für die Graskeimlinge gilt. Von weiteren Angaben seien diejenigen von Czapek³⁾

¹⁾ Rothert, W., Die Streitfrage über die Funktion der Wurzelspitze. Flora, 1894. Ergbd.

²⁾ Rothert, W., Über Heliotropismus. Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 7.

³⁾ Czapek, F., Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32, 1898, p. 202, 203.

angeführt. Auch dieser Forscher findet, „dass trotz Erhaltenbleibens sensibler Gewebe an Keimwurzeln eine bestimmte Zeit hindurch nach einer Verwundung der Spitze keine geotropische Reizung einen Effekt hat, weil die sensible Zone einen Shock erlitten hat und unempfindlich geworden ist. — — Diese also etwa einen Tag lang währende Unfähigkeit zur geotropischen Krümmung beruht nun nicht etwa auf einer motorischen Läsion. Das zeigen ohne weiteres Versuche, in denen man die Wurzeln erst geotropisch reizt und dann operiert; sie krümmen sich vollkommen normal geotropisch. Es muss vielmehr der Aufnahmeapparat, die Sensibilität des Organes durch den Shock der Verwundung beeinträchtigt worden sein, so dass das Organ eine Zeit hindurch für geotropische Reizung unempfindlich geworden ist. Die Impressibilität des sensiblen Apparates wird demnach durch Wundreiz herabgesetzt.“

Hingegen führt derselbe Forscher auch einen Fall an¹⁾, wo sich darauf schliessen lässt, dass auch die Reaktionsfähigkeit der Wurzel durch den Wundreiz aufgehoben werden kann. Es betrifft die Keimwurzeln von *Lupinus albus*, welche geotropisch gereizt und geköpft (um 1·5 mm) keine Nachwirkungskrümmung aufwiesen, obzwar eine solche bei Fabawurzeln (grosssamige Varietät) sicher nachgewiesen werden konnte. Diese Angaben sind deshalb wichtig, weil sie beweisen, dass der Wundreiz nicht bei allen Pflanzenarten dieselben Folgen haben muss. Rothert hat für seine Objekte (Graskeimlinge) nachgewiesen, dass durch die Verwundung (eigentlich Dekapitierung) ihre Empfindlichkeit aufgehoben wird. Ähnliches nimmt er auch für die Wurzeln an.

Ich habe mich im vorigen Jahre mit der Frage, ob es denn wirklich immer die Empfindlichkeit ist, welche durch den Wundreiz in der Wurzel aufgehoben wird, eingehender beschäftigt und will hier meine Resultate auseinandersetzen, wobei ich auch, soweit nötig, einige meiner Versuche ausführlicher beschreiben werde. Doch muss ich schon jetzt bemerken, dass alle meine Erfahrungen dafür sprechen, dass ähnlich, wie das nach Czapek für *Lupinus* gilt, auch bei meinen Objekten nicht in erster Reihe die Empfin-

¹⁾ Czapek, F., Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 27, 1895, p. 252 ff.

lichkeit gegen einen äusseren Reiz, sondern die Reaktionsfähigkeit selbst durch den Wundreiz aufgehoben werden kann.¹⁾

Weiter musste sich die Fragestellung selbst aus dem Grunde verändern, weil ich zur Ansicht gekommen bin, dass die typischen Wurzeln den Schwerkraftreiz in der Haube perzipieren, so dass man, wenn die Haube abgeschnitten wird, überhaupt nicht mit Perzeptionsfähigkeit (Empfindlichkeit) so lange rechnen muss, bis sich wieder die Perzeption vermittelnden Zellen regeneriert haben, was ziemlich leicht festzustellen ist. Es bleibt also in den Fällen, wo die Wurzel durch Entfernung der Haube samt den die Perzeption des Schwerkraftreizes ermöglichenden Zellen verwundet wurde, nur noch die Reizbarkeit und Reaktionsfähigkeit übrig. Es ist daher die ganze Diskussion viel einfacher, als z. B. bei der Plumula der Graskeimlinge, wo es eigentlich nicht möglich ist, durch einen Schnitt alle perzeptionsfähigen Zellen zu entfernen, ohne auch den grösseren Teil der reagierenden Zone abzutrennen. Ausserdem ist es bei typischen Wurzeln sehr leicht, die Haube als solche zu erkennen und abzuschneiden.

Rothert hat in seiner schon angeführten Arbeit „Über Heliotropismus“ nachgewiesen, dass man bei den durch äussere Reizursachen aufgelösten Vorgängen die Empfindlichkeit, die Reizbarkeit und die Reaktionsfähigkeit als differente Eigenschaften des Protoplasmas unterscheiden muss. Die geotropische Empfindlichkeit muss jedoch, wenn meine²⁾ und Haberlands³⁾ Angaben richtig sind, in mehrere Faktoren zerlegt werden, von welchen der erste das Vorhandensein von spezifisch schwereren (oder leichteren?) Körperchen in einem dünnflüssigen Protoplasma ist, der zweite die eigentliche Empfindlichkeit (s. Str.) der äusseren Plasmahaut für einen durch die spezifisch schwereren (oder leichteren?) Körperchen ausgeübten Druck. Wenn nun einer dieser Faktoren fehlt, so erscheint das Organ geotropisch unempfindlich, es mag

¹⁾ Ich habe daher in meiner Arbeit „Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen“, Jena 1901, auf Grund meiner Erfahrungen als Folge der Verletzung der Wurzeln die Sistierung der Reaktionsfähigkeit angeführt, was ich hier, um Missverständnissen vorzubeugen, bemerke.

²⁾ Němec, B., Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. deutschen botan. Ges., 1900.

³⁾ Haberlandt, G., Ueber die Perception des geotropischen Reizes. Ibidem.

im Speziellen die äussere Plasmahaut für den Druck unempfindlich sein, oder es mögen die den Druck erzeugenden Körperchen fehlen. Wenn man die Wurzel verwundet, so vermag sie nach der bisherigen Meinung transitorisch nicht den Schwerkraftreiz zu perzipieren, sie ist unempfindlich. Jedoch kann diese Unempfindlichkeit sowohl in dem Fehlen der den Druck erzeugenden Körperchen als auch in der Unempfindlichkeit der Plasmahäute gegen eventuellen Druck begründet sein, oder wird dies nur durch den ersten Faktor bedingt, die Wurzel besitzt nämlich keine druckerzeugende Körperchen, ob zwar die Häute gegen einen eventuell vorhandenen Druck empfindlich wären. Es ist nämlich nicht ausgeschlossen, dass auch die Plasmahäute der die Wurzel selbst ausbildenden Zellen gegen Druck empfindlich sind, da hier jedoch wegen den abweichenden physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas die eventuell vorhandenen Stärkekörner (oder überhaupt spezifisch schwerere Körperchen) keinen Druck auf die Plasmahäute unter normalen Verhältnissen erzeugen, kommt diese Empfindlichkeit nicht zum Vorschein. Wird die Wurzel der Haube beraubt, so verliert sie gleichzeitig die einzigen Zellen, wo durch spezifisch schwerere Körperchen Druck auf die Plasmahäute ausgeübt werden kann (unter normalen Umständen, wo die Massenbeschleunigung gleich $981 \text{ (cm sec}^{-2}\text{)}$ ist) und sie wird daher unempfindlich. Ob jedoch die übrig gebliebenen Plasmahäute unempfindlich sind, das lässt sich durch geotropische Versuche nicht beweisen. Man müsste auf die Wurzeln eine grössere Kraft einwirken lassen, wo das Protoplasma die spezifisch schwereren Körperchen nicht mehr zu tragen vermöchte und diese auf die Plasmahäute des Wurzelkörpers Druck ausüben könnten. Es wäre nicht unmöglich, den Druck dieser Körperchen gleich demjenigen zu machen, den unter normalen Verhältnissen die Stärkekörner in der Haube auf die Plasmahäute der perzeptorischen Zellen ausüben, z. B. unter Anwendung der Zentrifugalkraft. Ich selbst habe leider nicht Gelegenheit, solche Versuche auszuführen, möchte jedoch einiger Angaben von Wiesner gedenken, die sich hierher beziehen. Wiesner¹⁾ berichtet, dass er geköpfte Wurzeln durch Steigerung der normalen Massenbeschleunigung am Zentrifugal-

¹⁾ Wiesner, J., Unters. über die Wachstumsbewegungen der Wurzeln. Sitzber. d. Kais. Akad. Wien, 1889, Bd. 89.

apparat geotropische Krümmungen ausführen sah. Ob zwar die Richtigkeit dieser Angaben von Brunchhorst¹⁾ geleugnet wird, darf der positive Erfolg in Wiesners Versuchen nicht ohne Weiteres abgewiesen werden. Er würde beweisen, dass geköpfte (oder überhaupt verwundete Wurzeln) nicht geotropisch d. h. gegen Druck von spezifisch schwereren Körperchen im Zellinneren unempfindlich werden, sondern nur darum nicht gereizt werden, weil die physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas unter normalen Umständen keinen solchen Druck zu Stande kommen gewähren.

Die Empfindlichkeit gegen Druck kann in verschiedenen Zellen desselben Organs einen verschieden hohen Grad zeigen und in dieser Beziehung könnte sie mit einer verschieden hohen heliotropischen Empfindlichkeit, da das Licht bei den höheren Pflanzen höchst wahrscheinlich ohne besondere Vorrichtungen perzipiert werden kann, verglichen werden.

Es ist somit nicht vollständig richtig, wenn man eine heliotropische mit einer geotropischen Unempfindlichkeit vergleicht, denn die geotropische Unempfindlichkeit kann z. B. durch das Fehlen der druckerzeugenden Körperchen verursacht sein, also durch einen so zu sagen äusseren Umstand, wogegen die Plasmahäute für den Druck empfindlich sein können. Das ist z. B. höchst wahrscheinlich in Wurzeln der Fall, bei denen in der Haube durch Eingipsen oder Aushungern die Stärkekörner verloren gegangen sind; sicher sind hier die Zellen wenigstens für das Fehlen des Druckes empfindlich.²⁾ Und dennoch sind derartige Wurzeln geotropisch unempfindlich, denn es fehlt ein die geotropische Perzeption bedingender Faktor. Wenn jedoch die geotropische Perzeptionsfähigkeit der geotropischen Empfindlichkeit gleich gesetzt wird, so kann man auch in solchen Fällen getrost von geotropischer Unempfindlichkeit sprechen, wenn es sich speziell um diese handelt, denn sie wird eben durch die beiden bezeichneten Faktoren bedingt.

Wie gesagt, wird eine ihrer Haube beraubte Wurzel geotropisch unempfindlich, wenn auch diese Unempfindlichkeit vorübergehend

¹⁾ Brunchhorst, Die Funktion der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln s. Geotropismus. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1889.

²⁾ Němec, B., l. c., ausführlichere Arbeit erscheint in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 36. Dasselbst werden auch weitere, das hier behandelte Thema (Wundreiz und Reaktionsfähigkeit) betreffende Versuche ausgeführt.

sit. Diese Unempfindlichkeit wurde jedoch nicht durch den Wundreiz verursacht, sondern einfach dadurch, dass die Verbindung zwischen der motorischen Zone und dem perzeptorischen Apparat unterbrochen wurde. Wie wirkt nun der Wundreiz auf die motorische Zone? Er kann entweder ihre Reizbarkeit aufheben (oder vermindern), das heisst jene Vorgänge unmöglich machen, welche zwischen der Perzeption und der Reaktion liegen, oder er kann die Wurzel der Reaktionsfähigkeit berauben. Nicht unbeachtet darf jedoch gelassen werden, dass er auch die Plasmahäute gegen einen eventuell vorhandenen Druck unempfindlich machen kann, ebenso wie er nach Rothererts Angaben vorübergehend einen sonst heliotropisch empfindlichen Teil der Plumula der Graskeimlinge gegen die Richtung der Lichtstrahlen unempfindlich macht. Doch können wir diese Wirkung des Wundreizes unberücksichtigt lassen, da sie, wie schon hervorgehoben, nur einen Faktor der geotropischen Perzeptionsfähigkeit ausmacht.

Es handelt sich also hauptsächlich um den Einfluss des Wundreizes auf die Reizbarkeit und Reaktionsfähigkeit des eigentlichen Wurzelkörpers, speziell auf seinen wachsenden Endteil. Dass er denselben nicht seiner Reaktionsfähigkeit beraubt, scheint aus den angeführten Angaben von Ciesielski, Darwin, Brunchhorst und Czapek hervorzugehen. Die Reaktionsfähigkeit setzt jedoch die Reizbarkeit voraus, denn obzwar beide auf verschiedenen Eigenschaften des Protoplasmas beruhen und somit different sind, ist a priori einzusehen, dass unter normalen Verhältnissen kein Organ reagieren kann, welches nicht reizbar ist. In unserem Fall handelt es sich jedoch um besondere Verhältnisse. Denn es kann sich die Wurzel noch krümmen, d. h. reagieren, obzwar ihr Plasma nicht mehr reizbar ist und zwar dann, wenn die aus der Haube zugeleiteten Erregungszustände schon die „Reizkette“ bis eben zu der Reaktion durchgelaufen haben, so dass eben die die Reaktion einleitenden Vorgänge beginnen, wenn die Reizbarkeit erlischt. Dass dies nicht undenkbar ist, beweist der Umstand, dass nach den Angaben von Noll, Kohl, Mac Dougal u. s. w. die Reaktion selbst eine komplexe Erscheinung ist.

Es ist klar, dass man noch am ehesten den Einfluss des Wundreizes auf die Reizbarkeit und Reaktionsfähigkeit der Wurzeln erkennen wird, wenn man geotropisch gereizte Wurzeln verwunden

und an ihnen die Einwirkung des traumatischen Reizes untersuchen wird. Denn ungereizte und verwundete Wurzeln werden schon aus dem Grunde nicht benutzt werden können, weil sie, wenn die ganze Haube durch die Verwundung entfernt wird, so wie so nicht reagieren werden (ehe sich nicht neue perzeptionsfähige Zellen bilden), und wenn sie verwundet werden, ohne dass dadurch auch die perzeptionsfähigen Zellen entfernt sind, wird die Sorte durch die eventuell noch vorhandene Empfindlichkeit kompliziert.

Aus diesen Gründen habe ich die meisten Versuche mit geotropisch gereizten und nachher verwundeten Wurzeln ausgeführt. Zum Vergleiche werden ungereizte Wurzeln untersucht. Die Versuche zerfallen überhaupt in zwei Gruppen. In der ersten befinden sich diejenigen, wo die Wurzeln der ganzen perzeptionsfähigen Zellgruppe durch die Verwundung beraubt werden, in der zweiten jedoch, wo es sich um eine blosser Verwundung ohne Entfernung der Perzeptionszellen handelt.

Zu den Versuchen wurden Keimwurzeln benutzt. Es wurden möglichst gleichartig entwickelte Samen gewählt, und in Wasser aufgequollen, in Sägespänen keimen gelassen. Sodann wurden normale, gesunde und möglichst gleich entwickelte Wurzeln zu den Versuchen benutzt. Trotzdem zeigten sich nicht unbedeutende individuelle Verschiedenheiten in der Reaktion, wie das so oft für die Wurzeln angegeben wurde. Bei den Versuchen selbst wurde eine besondere Sorgfalt geübt, um die Wurzeln nicht welken zu lassen, denn ein ganz kurz andauerndes Welken einer eben reagierenden Wurzel kann die Reaktion vorübergehend sistieren oder beeinträchtigen. Um die Wurzeln, möglichst turgeszent zu erhalten, wurden sie auch bei der geotropischen Reizung und nach der Verwundung mit sehr lockeren Sägespänen umgeben. Die Versuche wurden in einem Zimmer ausgeführt, dessen Luft durch zahlreiche hier aufgestellte Aquarien ziemlich feucht war und die Temperatur zwischen 18 und 21° C. schwankte.

Die Messungen wurden in der Weise ausgeführt, dass die Umrisse der geotropisch gekrümmten Wurzeln genau gezeichnet wurden, worauf die neutrale Mittellinie gezogen wurde und zu dieser etwa an der Stelle des Vegetationspunktes oder des transversalen Meristems eine Tangente konstruiert. Wurde die Wurzel ursprünglich horizontal gelegt, so bedeutet die Wurzelachse gleich-

zeitig die Horizontale und durch die Bestimmung der Winkel, welche dieselbe mit der Tangente schliesst (mit Hilfe eines durchsichtigen Winkelmessers) wird die Ablenkung der Wurzelspitzen von der Horizontalen angegeben. Sollten mit normalen Wurzeln solche verglichen werden, denen ein Teil ihrer Spitze abgeschnitten wurde, wurden in beiden Fällen Tangenten zu analogen Punkten der Mittellinie gezogen.

I.

Zunächst seien die Versuche angeführt und discutiert, wo die Wurzeln durch einen Querschnitt ihrer ganzen Haube beraubt wurden. Der Schnitt wurde durch das Transversalmeristem (bei *Vicia* und *Pisum*) oder durch den Vegetationspunkt geführt (*Cucurbita*).

Versuch 1. *Vicia faba* typ.

1·5—2 cm langen Keimwurzeln von *Vicia faba* wurde die Haube entfernt und dieselben dann in sehr lockere, feuchte Sägespäne horizontal gelegt. 48 Stunden nach der Verwundung zeigt eine Wurzel eine deutliche geotropische Krümmung, nach weiteren zwei Stunden sind drei weitere Wurzeln deutlich geotropisch gekrümmt, zwei nutieren unregelmässig.

Der Versuch beweist die bekannte Thatsache, dass die ihrer Spitze (eigentlich in unserem Versuche der Haube) beraubten Wurzeln transitorisch ihre geotropische Reaktionsfähigkeit verlieren. Ob diese direkt oder indirekt durch die Aufhebung der geotropischen Empfindlichkeit (Perzeptionsfähigkeit) verloren gegangen ist, kann der Versuch nicht entscheiden. Rother t¹⁾ meint, „dass die dekapierten Wurzeln eine Zeit lang ihrer geotropischen Empfindlichkeit beraubt waren.“ Ebenso meint Czapek²⁾, „dass das verwundete Organ eine Zeit hindurch für geotropische Reizung unempfindlich geworden ist.“ Nach meiner Ansicht über die Perzeption des Schwerkraftreizes muss eine typische, ihrer Haube beraubte Wurzel wenigstens solange einer geotropischen Perzeption unfähig sein, bis sie neue perzeptorische Zellen gebildet hat. Die mikroskopischen Untersuchungen ihrer Haube beraubter und

¹⁾ Rother t, W., Die Streitfrage, p. 201.

²⁾ Czapek, F., Weitere Untersuchungen, p. 203.

geotropisch gereizter Wurzeln haben dies bestätigt. Hand in Hand mit der Ausbildung neuer perzeptorischer Zellen kehrt — sehr wenige Fälle ausgenommen — die Reaktionsfähigkeit zurück, allerdings nur indirekt dadurch, weil sie bei einer vor der Verwundung nicht gereizten Wurzel durch die Perzeptionsfähigkeit bedingt ist. Somit ist es möglich, dass die Wurzel in unserem Versuche nicht in diesem Sinne geotropisch unempfindlich gemacht wurde, wie es Rothert und Czapek meinte, und dennoch hat das äussere Verhalten der Wurzel eine unverkennbare Ähnlichkeit mit dem Verhalten einer verwundeten Coleoptile, wo es sich nach Rothert sicher um eine transitorische Sistierung der Empfindlichkeit handelt. Ob in diesem Sinne auch die Empfindlichkeit der Plasmahäute der Zellen in der ihrer Haube beraubten Wurzel durch den Wundreiz aufgehoben wird, könnte, wie schon hervorgehoben, durch Anwendung der Zentrifugalkraft entschieden werden. Doch hat es in unseren Versuchen einen gewissen Vorteil, dass unter normaler Massenbeschleunigung durch Schwerkraft mit dieser Empfindlichkeit nicht gerechnet werden muss. Die Empfindlichkeit der Haubenzellen werden wir später mit Hilfe einer anderen Methode zu untersuchen versuchen. Es bleibt jedoch noch die Möglichkeit da, dass die Verwundung vielleicht die Reizbarkeit und Reaktionsfähigkeit der Wurzel direkt affiziert haben, doch wenn dem auch so wäre, dauert diese Affektion kaum so lange, bis sich die perzeptorischen Zellen regeneriert haben, denn die Wurzel perzipiert und reagiert sofort nach der Ausbildung der erwähnten Zellen. Ob die Reaktionsfähigkeit oder Empfindlichkeit jetzt absolut kleiner ist als bei der intakten Wurzel, lässt sich nicht bestimmen.

Versuch 2. *Vicia faba* typ.

I. 3—4 cm lange Keimwurzeln wurden in lockere feuchte Sägespäne horizontal gelegt, nach 1 Stunde 40 Minuten gezeichnet und gemessen und die Ablenkung der Spitze von der Horizontalen bestimmt (Kolonne A), sodann um 90° um ihre Längsachse gedreht, wiederum in Sägespäne horizontal gelegt und nach 1 Stunde (B), sowie nach einer weiteren Stunde (C) gemessen.¹⁾

¹⁾ Der Kürze wegen verstehe ich unter Messung die Bestimmung der Ablenkung der Wurzelspitze von der Horizontalen.

A	B	C
43	58	60
41	59	62
38	62	69
37	60	59
37	56	56

II. Ähnliche Wurzeln wurden in Sägespäne horizontal gelegt, nach 1 Stunde 40 Minuten gemessen (A), sodann wurde ihnen die Haube abgeschnitten, die Wurzeln um 90° um ihre Längsachse gedreht, wieder in Sägespäne horizontal gelegt, nach 1 Stunde (B) sowie nach einer weiteren Stunde gemessen (C).

A	B	C
50	49	40
41	46!	35
40	44!	29
39	38	28
36	38!	26

Durch die Umdrehung der geotropisch gereizten Wurzeln um 90° ¹⁾ sollte die Grösse der in der ersten Stellung induzierten geotropischen Reizung ermittelt werden. Thatsächlich hat die ursprüngliche Krümmung bei den unverletzten Wurzeln (I) in der ersten Stunde nach der Drehung bedeutend zugenommen und auch in der zweiten Stunde lässt sich eine, wenn zwar eine kleinere, Zunahme bei vier Wurzeln konstatieren. Hingegen kann man bei Wurzeln, welche der Haube beraubt werden (II) nur bei drei Wurzeln in der ersten Stunde nach der Umdrehung und Verwundung eine recht unbeträchtliche Zunahme der Krümmung beobachten, wogegen in der zweiten Stunde die Krümmung rapide zurückgeht. Und doch wurden beiderlei Wurzeln in gleicher Weise gereizt und der Verwundung ungeachtet, behandelt. Die Zunahme der Krümmung ist ganz sicher als Nachwirkung zu betrachten. Dass geköpfte Wurzeln Nachwirkungskrümmungen ausführen, haben, wie schon angeführt wurde, mehrere Forscher angegeben, ja Czapek sagt, dass sich die zuerst geotropisch gereizten und dann operierten Wurzeln

¹⁾ Die Methode habe ich in Kohls Arbeit „Die paratonischen Wachstumskrümmungen der Gelenkpflanzen“, Bot. Ztg. 1900, kennen gelernt.

vollkommen normal geotropisch krümmen. Unser Versuch beweist, dass die Nachwirkungskrümmung an operierten Wurzeln viel schwächer ist als diejenige, welche an intakten Wurzeln erscheint. Und weiter will ich bemerken, dass ich überhaupt nur noch in zwei Versuchen eine sichere Nachwirkungskrümmung an ihrer Haube beraubten Wurzeln beobachtet habe. Der eine Versuch wurde eben angeführt, ein anderer wird später mitgeteilt werden. Sonst hat die mit seiner Entfernung der Haube verknüpfte Verwundung zu einer Sistierung der induzierten Krümmung und weiter zu ihrem Rückgang geführt. Zum Beweis seien die nachfolgenden Versuche angeführt.

Versuch 3. *Vicia faba* typ.

I. 4—4,5 cm lange Wurzeln wurden in feuchten, lockeren Sägespänen horizontal gelegt, nach 1 Stunde 20 Minuten gemessen (A), dann um 90° um ihre Längsachse gedreht, wiederum (in Sägespäne) horizontal gelegt und nach 1 Stunde 15 Minuten wieder gemessen (B), schliesslich nach $15\frac{3}{4}$ Stunden (C).

A	B	C
57	62	20
40	68	35
33	62	32
34	58	34
33	58	14
30	48	30

II. Ähnliche Wurzeln wurden in Sägespäne horizontal gelegt, nach 1 Stunde 20 Minuten gemessen (A), sodann ihrer Haube beraubt, um 90° um ihre Längsachse gedreht, in Sägespäne gelegt und nach 1 Stunde 15 Minuten (B), schliesslich nach $15\frac{3}{4}$ Stunden gemessen (C).

A	B	C
45	17	25
43	32	25
37	32	30
30	0	0
29	28	28
27	17	17
27	0	0

III. Ähnliche, 1 Stunde 20 Minuten in horizontaler Lage geotropisch gereizte Wurzeln wurden gemessen (A) und dann in der ursprünglichen Lage weiter horizontal gelegt, nach 1 Stunde 15 Minuten (B) und nach 16 Stunden 35 Minuten gemessen (C).

A	B	C
45	58	89
35	42	80
30	49	85

Versuch 4. *Vicia faba* typ.

2—3 cm lange Keimwurzeln wurden in Sägespänen horizontal gelegt, nach 5 1/2 Stunden gemessen (A), sodann ihrer Haube beraubt wiederum horizontal gelegt und nach 1 1/2 Stunden (B), 3 Stunden (C), 18 1/2 Stunden (D) gemessen.

A	B	C	D
90	58	47	47
72	35	24	24
67	32	21	14
66	34	27	27
57	45	28	18
52	29	0	17

In diesen Fällen konnte höchstens in den ersten 75 Minuten nach der Verwundung die geotropische Krümmung durch Nachwirkung zugenommen haben, jedoch muss die Zunahme schon wieder aufgehalten haben und zurückgegangen sein, wie der Versuch 3 zeigt. Denn während bei unverletzten Wurzeln während der ersten 75 Minuten nach der Umdrehung die geotropische Krümmung stark zugenommen hat, ist sie bei den ihrer Haube beraubten Wurzeln beträchtlich kleiner geworden, ja bei zwei Wurzeln sogar gänzlich verschwunden. Auch im Versuche 4 hat bei den ihrer Haube beraubten Wurzeln die geotropische Krümmung während der 90 Minuten nach Verwundung stark abgenommen, eine Zunahme äusserte sich erst nach 18 1/2 Stunden bei einer einzigen Wurzel, die kaum eine Nachwirkungskrümmung ist, da die Krümmung bloss bei dieser einzigen Wurzel zugenommen hat. Nun werden wir aus einem später anzuführenden Versuch (9) erfahren, dass auch schon 60 Minuten nach der Ver-

wundung die Krümmung getropisch gereizter Wurzeln kleiner geworden ist, obzwar Wurzeln, denen die Haube nicht entfernt wurde, eine deutliche Nachwirkungszunahme der Krümmung aufweisen (Versuch 3). Da nun in unverletzten Wurzeln durch Nachwirkung die Krümmung auch zwei Stunden nach Aufheben der Reizursache (Versuch 2) zunimmt und da in den der ganzen Haube beraubten Wurzeln nach meiner Auffassung der Hypothese über die Perzeption des Schwerkraftreizes die Empfindlichkeit nicht in Betracht kommt, scheint es, dass es sich bloss um die Herabsetzung oder gänzliche Aufhebung der Reizbarkeit und Reaktionsfähigkeit der Wurzel handelt.

Da in den Arbeiten der schon angeführten Forscher über Nachwirkungskrümmungen geotropisch gereizter und sodann ihrer Spitze beraubter Wurzeln sehr bestimmt gesprochen wird, habe ich meine Versuche auch an Keimwurzeln anderer Pflanzenarten ausgedehnt, doch mit demselben Resultate wie bei *Vicia faba*, wie das aus den nachfolgenden Versuchen hervorgeht.

Versuch 5. *Pisum sativum* (grünsamige Varietät).

2—2,5 cm lange Keimwurzeln wurden in feuchter Luft horizontal gestellt, nach 5 Stunden 15 Minuten gemessen (A), sodann wurde ihnen die Haube abgeschnitten, die Wurzeln wurden wieder horizontal gestellt und nach 1 Stunde gemessen (B). Die dritte Messung (C) geschah 6 Stunden 15 Minuten nach der Verwundung.

A	B	C
68	51	45
67	51	45
65	50	45
60	50	45
60	47	45
60	47	41

Versuch 6. *Pisum sativum* (grünsamige Varietät).

I. 2—3 cm lange Keimwurzeln wurden in Sägespänen horizontal gelegt, nach 4 1/2 Stunden gemessen (A), sodann wurde ihre Haube durch einen Querschnitt entfernt, die Wurzeln wiederum horizontal gelegt, nach 1 1/2 Stunden (B) und nach 16 Stunden gemessen (C).

Der Wundreiz und die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln. 199

A	B	C
90	80	77
72	70	40
71	45	41
70	62	48
63	37	32

II. Ähnliche Wurzeln wurden horizontal gelegt, nach 4 $\frac{1}{2}$ Stunden gemessen, wiederum horizontal gelegt, nach 1 Stunde (B) und schliesslich nach 16 Stunden (C) gemessen.

A	B	C
61	76	
55	70	
53	67	
35	96	
89	89	89
51	62	70
32	55	88

Versuch 7. *Cucurbita melopepo*.

2,5—3 cm lange Keimwurzeln wurden in feuchter Luft horizontal gestellt und nach 5 Stunden gemessen (A). Dann wurde ihnen die Haube durch einen den Vegetationspunkt treffenden Querschnitt entfernt und die Wurzeln wurden wiederum horizontal gestellt. Sie wurden nach 1 $\frac{1}{2}$ Stunden (B) und nach 18 $\frac{1}{2}$ Stunden gemessen (C). Die nach 18 $\frac{1}{2}$ Stunden bestimmte Krümmung hat sich im Weiteren nicht verändert. Erst 120 Stunden nach der Verwundung zeigte sich eine neue geotropische Krümmung. Im Callus befanden sich zahlreiche neue perzeptorische Zellen.

A	B	C
100	96	67
79	72	22
77	74	59
62	31	16

Versuch 8. *Cucurbita pepo*.

4—5 cm lange Keimwurzeln wurden in Sägespäne horizontal gelegt und nach 17 Stunden 15 Minuten gemessen (A); sodann

wurde ihnen die Haube abgeschnitten und die Wurzeln wieder horizontal gelegt. Nach $1\frac{1}{4}$ Stunde wurden sie zum zweitenmal gemessen (B).

A	B
69	49
59	47
53	28
32	26

In allen diesen Versuchen erschien als Folge der Verwundung eine Abnahme der Krümmung in den geotropisch gereizten und gekrümmten Wurzeln. Eine Nachwirkungszunahme der Krümmung müsste etwa bloss in den 60—90 Minuten nach der Verwundung stattgefunden haben, meist ist jedoch schon 60 Minuten nach der Verwundung eine Abnahme der Krümmung festzustellen. In den Versuchen, wo sich eine Zunahme der Krümmung nachweisen liess, war sie relativ klein, so betrug sie im Versuch 2 bei den verwundeten Wurzeln etwa 10%, wogegen an intakten Wurzeln die Krümmung in derselben Zeit etwa um 50% zugenommen hat. Und doch scheint es, wenn die verwundete Wurzel ihre normale Reaktionsfähigkeit besässe, dass derartige Unterschiede im Vergleich mit dem Verhalten normaler Wurzeln nicht bestehen könnten. Man könnte meinen, dass die Nachwirkungszunahme innerhalb der ersten Stunde nach der Verwundung ihre volle Höhe erreicht, dass dieselbe also schneller vor sich geht als an intakten Wurzeln. Dem ist nicht so. Ich kann in dieser Beziehung den folgenden Versuch anführen.

Versuch 9. *Vicia faba* typ.

3—4 cm lange Keimwurzeln wurden in feuchte, lockere Sägespäne horizontal gelegt und nach 1 Stunde 30 Minuten gemessen (A). Sodann wurden sie der Haube beraubt, um 90° umgedreht horizontal gelegt und nach 15 Minuten (B), 30 Minuten (C), 45 Minuten (D), 60 Minuten (E) gemessen.

A	B	C	D	E
37	37	36	34	32
36	38	38	36	30
34	35	37	35	28
30	33	29	27	24

Der Versuch schliesst die eben besprochene Möglichkeit völlig

aus. Einerseits sind die Veränderungen der Krümmung in den ersten 45 Minuten nach der Verwundung so unbedeutend, dass sie fast noch nicht die Fehlergrenzen überschreiten. Und wenn man sie auch als real betrachtet, so folgt höchstens, dass bei drei Wurzeln während der ersten 15—30 Minuten die Krümmung schwach zunimmt, und dann bei allen Wurzeln ziemlich schnell zurückgeht. Der Rückgang der Krümmung ist an sich mit dem Wundreize wahrscheinlich nur indirekt verbunden, da bei ihm dem Autotropismus die entscheidende Aufgabe zufällt. So viel beweist jedoch der Rückgang der Krümmung, dass die geotropisch gereizte und sodann ihrer Spitze (Haube) beraubte Wurzel meist keiner völligen Reaktion fähig ist. Offenbar ist den Wurzeln ein Erregungszustand induziert worden, die Wurzeln vermögen jedoch nicht die Reaktion auszuführen, oder führen eine solche in sehr geschwächtem Maasse aus. Es muss auch dessen bedacht werden, dass überhaupt die Reaktion nie rein erscheint, sondern als Resultante zwischen den induzierten Vorgängen und dem antagonistisch wirkenden Autotropismus. Ob also die Reaktionsfähigkeit vollständig verschwunden ist, wenn die geotropisch gereizte und verwundete Wurzel einen Rückgang der Krümmung zeigt, lässt sich mit absoluter Sicherheit nicht sagen. Sie müsste da jedoch sehr unscheinbar sein, und äusserlich erscheint die Wurzel als reaktionsunfähig. Wenn sich noch nach der Verwundung eine Zunahme der Krümmung zeigt, so ist zu bemerken, dass dieselbe viel kleiner ist als die Nachwirkungskrümmung einer intakten Wurzel (Vers. 2) und schon dies beweist, dass die Reaktionsfähigkeit in der Wirkung gegen den Autotropismus schwächer erscheint. Bei einigen Wurzeln kommt es jedoch zu keiner Nachwirkungsreaktion, wie dies die erste Wurzel im Versuche 9 beweist. Die Reaktionsfähigkeit setzt zwar noch die Reizbarkeit des Plasmas für den Reiz voraus. Der Reiz wurde hier jedoch aus der Haube zugeführt und die Zellen sind im Momente der Verwundung schon gereizt. Es handelt sich also im weiteren Verlaufe des Versuches um diejenigen Prozesse der Reizkette, welche direkt zur Reaktion führen. Wenn nun diese nach einer Verwundung vollständig ausbleiben kann, so beweist dies, dass eben diese Vorgänge eingestellt wurden, d. h. die Wurzel ist nicht reaktionsfähig.¹⁾

¹⁾ Eine scharfe empirische Grenze zwischen den mit der Reizbarkeit und andererseits mit der Reaktionsfähigkeit verbundenen Vorgängen lässt sich derzeit allerdings nicht ziehen, zumal die Vorgänge selbst nicht bekannt sind.

Obzwar diese Schlüsse richtig zu sein scheinen, muss bemerkt werden, dass es noch eine andere Erklärung der bisher angeführten Versuche geben kann. Es darf nicht vergessen werden, dass die Wurzel nicht einfach verwundet wurde, sondern dass ihr gleichzeitig das perzeptorische Organ entfernt wurde und diese Entfernung an sich könnte mit dem Aufheben der Reaktionsfähigkeit und dem Rückgange der Krümmung in Zusammenhang gebracht werden. Einerseits könnte die Reaktionsfähigkeit durch eine gewisse Korrelation zwischen Wurzelkörper und Haube bedingt werden, andererseits könnte der induzierte Erregungszustand sich vornehmlich in den perzeptorischen Zellen anhäufen, d. h. die Nachwirkungskrümmung wird nur in ihrem ganz kleinen Teile durch den in der motorischen Zone befindlichen (allerdings aus der Haube zugeleiteten) Erregungszustand hervorgebracht, vielmehr wird auch nach dem Aufhören der Reizursache immer noch aus den perzeptorischen Zellen ein Impuls zur weiteren Krümmung zugeleitet. Die Wurzel krümmt sich, so lange ihr aus der Haube der Reiz zugeführt wird, die Induktion bezieht sich jedoch direkt bloss auf die perzeptorischen Zellen in der Wurzelhaube. Diese speichern gewissermassen den Erregungszustand auf und leiten ihn auch nach dem Aufhören der Reizursache der motorischen Zone zu. Wenn der geotropisch gereizten Wurzel die perzeptorischen Zellen abgeschnitten werden, so wird ihr auch gewissermassen der Vorrat an gespeichertem Erregungszustand entfernt und die Nachwirkungskrümmung kann sehr gering sein. Sie wird nämlich nur durch jene Erregungsvorgänge verursacht, welche eben vor dem Schnitte, der die Haube entfernt, aus dieser in den Wurzelkörper übergetreten sind und durch jene, welche in der Wurzel der Reaktion nahe sind. Es ist weiter denkbar, dass auch diese Erregungszustände wenigstens teilweise von dem Wundreiz in ihrer Wirkung aufgehoben werden können.

Eine Entscheidung hierüber lässt sich von Versuchen, in welchen die Haube bei der Verwundung entfernt wurde, nicht erwarten; man muss daher Versuche anstellen, wo die Wurzeln verwundet werden, ohne dass ihnen die Haube entfernt worden wäre. Wichtig sind in dieser Beziehung Versuche, welche von Rothert (über Heliotropismus) angeführt werden. Um zu erfahren, ob jede beliebige Verwundung der Coleoptile der Graskeimlinge dieselben ihrer heliotropischen Empfindlichkeit beraubt, verwundete

er die Coleoptile von *Avena* durch bis zur Mittellinie reichende Quereinschnitte, doch blieben die Operationen ohne merklichen Einfluss auf die Krümmungsfähigkeit der Keimlinge. Bloss als er den Keimlingen je zwei Quereinschnitte an zwei opponierten Seiten angebracht hatte, verminderte sich teilweise die heliotropische Krümmungsfähigkeit der Keimlinge, obzwar nur unbedeutend. Wenn dem auch bei den Wurzeln und ihrer geotropischen Krümmungsfähigkeit so wäre, könnte offenbar nicht angenommen werden, dass die Verwundung an sich ihre Krümmungsfähigkeit vermindert oder aufhebt.

II.

Um in dieser Beziehung klare Einsicht zu bekommen, wurde der Einfluss der Verwundung an geotropisch gereizten Wurzeln untersucht, die ihrer Haube nicht beraubt waren. Wie schon bemerkt wurde, ist die Erklärung der so gewonnenen Resultate komplizierter, als wenn die Haube vollständig entfernt wird, denn es muss jetzt auch die Empfindlichkeit der Wurzeln berücksichtigt werden.

Versuch 10. *Vicia faba* typ.

I. 2,5—3,5 cm lange Keimwurzeln wurden mit Hilfe einer feinen Glasnadel etwa im Bereiche des Transversalmeristems quer durchstochen und in Sägespänen horizontal gelegt. Zwei Stunden nach der Verwundung ist keine geotropische Krümmung zu beobachten. Einige Wurzeln wurden um 90° um ihre Längsachse umgedreht und wieder horizontal gelegt. Nach einer Stunde zeigen sie keine Nachwirkungskrümmung. Einige von den in ursprünglicher Lage gelassenen Wurzeln zeigen 3½ Stunden nach ihrer Horizontallegung eine schwache geotropische Krümmung. Nach einer weiteren Stunde beträgt bei den gemessenen Wurzeln diese Krümmung 36, 31, 28, 26, 19 (°).

Die verwundeten Wurzeln krümmen sich daher erst 3½ Stunde nach Beginn der Reizung, die Reaktion beginnt sicher erst nach zwei Stunden. Aus früheren Versuchen erhellt jedoch, dass bei unverletzten Wurzeln die Krümmung 1 Stunde 20 Minuten nach Beginn der Reizung (Versuch 3) grösser ist, als hier nach einer 4 Stunden 30 Minuten andauernden Reizung. Und doch wurde die Wurzel nur durch einen Stich verwundet, wobei der Perzeptions-

apparat unversehrt geblieben ist. Es ist jedoch möglich, dass sich auf ihn der Wundreiz verbreitet hat und transitorisch seine Perzeptionsfähigkeit sistiert hat. Weiter wäre es möglich, dass Reizbarkeit und Reaktionsfähigkeit der motorischen Zone afficiert wurde, so dass trotz des fungierenden Perzeptionsapparates die Wurzel selbst nicht zu reagieren vermag. Wenn es uns gelänge, an geotropisch gereizten und sodann verwundeten Wurzeln ähnliche Erscheinungen zu beobachten, wie wir sie im ersten Abschnitt unserer Arbeit mitgeteilt haben, so könnte diese Erklärung als wahrscheinlich richtig angenommen werden. Dies soll in den nachfolgenden Versuchen entschieden werden.

Versuch 11. *Vicia faba* var. *maior*.

I. 3,5—4,5 cm lange Keimwurzeln wurden in Sägespäne horizontal gelegt, nach 2 Stunden 30 Minuten gemessen (A), sodann um 90° gedreht, wieder horizontal gelegt und nach weiteren 3 Stunden gemessen (B). Sodann wurden sie durch zwei bis zur Mittellinie reichende Quereinschnitte, die an gegenüberliegenden Seiten der Wurzel geführt wurden (einer in der Höhe des Transversalmeristems, der zweite etwas höher) verwundet, horizontal gelegt und nach 1 Stunde gemessen (C).

A	B	C
85	90	66
63	70	68
98	68	50

II. 3,5—4,5 cm lange Keimwurzeln wurden auf 2 Stunden 30 Minuten horizontal gelegt, gemessen (A), sodann durch ähnliche zwei Einschnitte verwundet, horizontal gelegt, nach 3 Stunden (B), nach 1 Stunde (C) und nach einer weiteren Stunde gemessen (D).

A	B	C	D
75	81	65	72
50	70	60	41
50	70	60	41

III. Ähnliche Wurzeln wurden auf 2 Stunden 30 Minuten horizontal gelegt, gemessen (A) und sodann ihrer Haube durch einen knapp hinter dem Transversalmeristem geführten Schnitt be-

raubt. Sie wurden wiederum horizontal gelegt, nach 3 Stunden (B) und einer weiteren Stunde gemessen (C).

A	B	C
38	35	50
32	22	16
31	30	29

Der Versuch beweist, dass bei der grossamigen Varietät von *Vicia faba* auch verwundete Wurzeln geotropische Krümmungen ausführen können. Bei der ersten Abteilung (I) wurde die Nachwirkung an intakten Wurzeln festgestellt, bei der zweiten (II) die Nachwirkung einer verwundeten Wurzel. Die Zunahme der Krümmung ist bei den verwundeten Wurzeln nicht kleiner als bei den intakten. Die ihrer Haube beraubten Wurzeln zeigen jedoch einen beträchtlicheren Rückgang der Krümmung. Dies scheint für die Richtigkeit der Annahme zu sprechen, dass in derselben der induzierte Erregungszustand gespeichert wird, wie es schon angeführt wurde, oder dass der Zusammenhang des Wurzelkörpers mit der Haube in irgend welcher Weise die Grösse des Wundreizes herabsetzt, wie das für Graskeimlinge nach Rotherts Versuchen gilt. Oder aber eben diese *Vicia*-Sorte verhält sich thatsächlich anders, als das sonst untersuchte Versuchsmaterial. Eine andere Erklärungsweise werden wir noch später anführen.

Die ihrer Haube beraubten Wurzeln zeigen den gewohnten Rückgang der Krümmung, was auf eine Herabsetzung oder Sistierung ihrer Reaktionsfähigkeit hinweisen könnte. Doch erscheint dies mit Rücksicht auf die Resultate der ersten zwei (I, II) Versuchsabteilungen nicht ganz sicher. Hingegen sprechen für die Herabsetzung oder Sistierung der Reaktionsfähigkeit durch den Wundreiz die nachfolgenden Versuche, welche mit der typischen *Vicia faba* ausgeführt wurden.

Versuch 12. *Vicia faba* typ.

I. 2,5—3,5 cm lange Keimwurzeln wurden in Sägespäne auf 5 Stunden horizontal gelegt, nach 5 Stunden 30 Minuten gemessen (A), sodann wurden 4 Wurzeln in der Höhe des Transversalmeristems mit Hilfe einer Glasnadel quer durchstochen (1), 4 andere 7 mm weit vom Transversalmeristem (2). Die Wurzeln wurden

sodann um ihre Längsachse um 90° gedreht und wieder in Sägespäne horizontal gelegt. Sie wurden 2 Stunden nach der Verwundung (B) und nach einer weiteren Stunde (C) gemessen.

	A	B	C
1	70	61	53
	70	57	45
	66	60	42
	52	49	45
2	47	53	65
	47	52	57
	40	67	77
	36	38	39

II. Ähnliche Versuche wurden mit Hilfe einer Glasnadel in einer Entfernung von 2,1 mm vom Transversalmeristem quer durchstoßen und in feuchte Sägespäne horizontal gelegt. 5 Stunden 30 Minuten nach der Verwundung wurden sie gemessen. Die Ablenkung der Wurzelspitzen von der Horizontalen betrug: 79, 65, 62, 60, 58, 54, 52, 50, 47, 45°. Die Krümmung war bloss zwischen dem Transversalmeristem und der Wundstelle lokalisiert, nur bei zwei Wurzeln erstreckte sie sich kaum merklich ein wenig hinter die Stichwunde.

III. Die Wurzeln wurden 6 mm weit vom Transversalmeristem quer durchstoßen und dann in Sägespäne horizontal gelegt. Ihre geotropische Krümmung betrug nach 5 Stunden 30 Minuten 63, 58, 52, 52, 50°.

An diesem Versuche ist zunächst auffallend, dass nach der 5 Stunden 30 Minuten andauernden geotropischen Reizung sowohl die intakten als auch die verwundeten Wurzeln im Durchschnitt eine fast gleich grosse Reaktion aufweisen. Denn bei den intakten Wurzeln beträgt die Ablenkung ihrer Spitze von der Horizontalen im Durchschnitt 58° , bei den durchstochenen 57° und 55° . Das beweist, dass die Empfindlichkeit und Reaktionsfähigkeit der gekrümmten Teile durch die Verwundung nicht affiziert wurde. Dieselben reichen jedoch nicht über die Wundstelle, und dies beweist, dass in der Wurzelspitze der Wundreiz sich hauptsächlich basalwärts, akropetal jedoch kaum nachweisbar verbreitet, ähnlich wie dies Rotherth für die Plumula der Graskeimlinge gezeigt hat. Dies

geht auch aus dem Versuche (I) hervor, wo schon reagierende Wurzeln verwundet wurden. Bei denjenigen Wurzeln, welche durch einen am Anfang der reagierenden Zone geführten Querstich verwundet wurden, wird diese Zone derart von dem basipetal sich verbreitenden Reize affiziert, dass die Krümmung schon zwei Stunden nach der Verwundung merklich zurückgeht, welcher Rückgang in der weiteren Stunde noch merklicher wird, während Wurzeln, die etwa am Ende der reagierenden Zone verwundet wurden, noch eine Nachwirkungszunahme ihrer Krümmung aufweisen.

Was den Rückgang der Krümmung betrifft, so ist er offenbar in ähnlicher Weise zu erklären, wie derjenige, den man beobachtet, wenn die Wurzel durch einen Querschnitt ihres perzipierenden Teiles völlig beraubt wird. Er beweist, dass trotzdem der Wurzel eine Erregung induziert wurde, sie keine Krümmung auszuführen in stande war, obzwar sie mit dem perzipierenden Teile noch verbunden war. Es ist möglich, dass innerhalb der ersten zwei Stunden nach der Verwundung die Krümmung zugenommen hat, um dann wieder abzunehmen, doch habe ich dies hier nicht näher verfolgt. Sicher ist, dass nicht der ganze induzierte Erregungszustand zur Reaktion gelangt, dass vielmehr der Autotropismus ziemlich früh nach der Verwundung in Wirkung tritt und die Krümmung zum Rückgang bringt. Bei Wurzeln, welche etwa in der Mitte der reaktionsfähigen Zone verwundet und sodann gereizt wurden, ist die Reaktion nicht über die Wundstelle gegangen, d. h. der vom Wundreiz getroffene Teil der motorischen Zone ist nicht reaktionsfähig. Es ist jedoch möglich, dass er nur indirekt nicht reaktionsfähig ist, d. h. weil er nicht reizbar ist, dass in denselben kein Reizvorgang zugeleitet werden kann. Immerhin sehen wir, dass es sich in diesen Fällen nicht bloss um die Affektion der Empfindlichkeit durch den Wundreiz handelt.

Es bleibt also auch in diesem Fall, wo die Wurzel verwundet, ohne dass ihr der perzipierende Teil entfernt wurde, die Reizbarkeit und Reaktionsfähigkeit zur Diskussion übrig. Dass beide auf differenten Eigenschaften des Protoplasmas beruhen, hat Rotherth bewiesen. Allerdings ist die jeweilige Reaktion von der Reizbarkeit abhängig, nicht jedoch umgekehrt.

Zunächst sei bemerkt, dass die im ersten Kapitel aufgeworfene Erklärung der Versuche — wo durch Entfernung der Haube bei

den geotropisch reagierenden Wurzeln ein Rückgang der Krümmung erzielt wird, — dass in der Haube die induzierten Erregungszustände gewissermassen gespeichert werden und von da der motorischen Zone nach Aufhören der Reizursache zugeleitet werden, nicht allgemein ausreichend ist. In dem Versuche 12 ist doch die Wurzel mit der Haube in hinreichender Verbindung geblieben und dennoch hat sich auf die vom Wundreiz getroffenen Teile der motorischen Zone einerseits keine Reaktion ausgebreitet, oder die schon vorhandene ist zurückgegangen. Man könnte meinen, wenn in einigen Fällen auch nach der Verwundung die Krümmung zunimmt (Versuch 11), dass dies als Beweis der noch vorhandenen Reaktionsfähigkeit zur Annahme zwingt, dass nicht diese, sondern die Reizbarkeit vom Wundreiz aufgehoben werde. Dem entgegen sprechen Versuche, wo sofort nach der Verwundung die Krümmung zurückgeht, dafür, dass die Wurzel nicht reaktionsfähig ist, obzwar sie doch gereizt ist. Ich führe hier noch einen Versuch an, um die Sache zu klären.

Versuch 13. *Pisum sativum* (gr. V.)

2 cm lange Wurzeln wurden auf 2 Stunden horizontal in Sägespäne gelegt, sodann gemessen (A), durch 2 bis zur Mittellinie reichende 0,4 mm hinter einander von entgegengesetzten Seiten quer geführte Schnitte, von denen der erste in der Höhe des Transversalmeristems geführt wurde, verwundet, um 90° um ihre Längsachse gedreht, wiederum in Sägespäne horizontal gelegt und nach 20 Minuten (B), weiteren 20 Minuten (C) und nochmals nach 30 Minuten (D) gemessen.

A	B	C	D
67	61	55	48
64	60	56	49
60	57	53	47

Die Wurzeln wurden genau gezeichnet und ihre Formen dann verglichen. Es hat sich gezeigt, dass sich zunächst die der Wunde nächst liegenden Zonen gerade streckten, d. h. hier ist die Krümmung zuerst zurückgegangen. Der gerade gestreckte Teil ist 20 Minuten nach der Verwundung 1,5 mm, nach weiteren 20 Minuten 2—2,5 mm

lang. Die weiteren Wurzelteile strecken sich nicht gerade, bloss lässt sich an ihnen eine geringe Abflachung der Krümmung beobachten.

In diesem Versuche lässt sich nichts beobachten, was auf eine Nachwirkungsreaktion deuten könnte. Die Wurzeln, obzwar ihnen gewiss Reizzustände induziert waren, begannen sofort nach der Krümmung autotropisch sich gerade zu strecken und da sicher ihr Plasma schon durch aus der Haube zugeleitete Vorgänge gereizt war, da sicher diese Vorgänge teilweise direkt vor dem letzten Phasen der Reaktion selbst standen, so wäre, wenn die Reaktionsfähigkeit durch den Wundreiz nicht beeinflusst wäre, doch eine Nachwirkungszunahme der Krümmung zu erwarten. Wenn diese in einigen Versuchen nicht nachzuweisen ist, so ist auch anzunehmen, dass hier die Reaktionsfähigkeit durch den Wundreiz direkt affiziert wurde. Sie wird in den Wurzeln transitorisch aufgehoben.

Es handelt sich im Weiteren um die Erklärung der nicht zu leugnenden Thatsache, dass in einigen Versuchen (2, 9, 11) nach der Verwundung eine Zunahme der Krümmung zu beobachten ist. Da muss darauf hingewiesen werden, dass der Wundreiz nicht momentan auf die ganze krümmungsfähige Zone der Wurzelspitze sich verbreitet, sondern dass er sich mit einer nicht allzugrossen Geschwindigkeit von der Wundstelle verbreitet. Czapek¹⁾ giebt für den geotropischen Reiz an, dass er sich in der Wurzel mit einer Geschwindigkeit etwa von 1 mm in 5 Minuten fortpflanzt; wenn man auch diese Geschwindigkeit für die Verbreitung dieses Wundreizes annimmt²⁾ und weiter bedenkt, dass die Vorgänge, welche in der Zelle die Reaktionsfähigkeit aufheben, ebenfalls eine gewisse Zeit in Anspruch nehmen, wird man sich nicht wundern, wenn noch nach der Verwundung eine Zeit lang die Krümmung zunimmt. Das gilt besonders für massigere und mit einer längeren Krümmungszone ausgestattete Wurzeln, wie solche *Vicia faba maior* im Vergleiche mit denen von *Pisum sativum* und *Vicia faba typ.* besitzt. Es rührt da höchst wahrscheinlich die Zunahme der Krümmung von jenen Teilen der motorischen Zone her, auf welche sich der Wundreiz noch nicht verbreitet hat. Dass sich in gereizten und verwundeten Zellen keine Nachwirkungskrümmung nach hergestellter Reaktionsfähigkeit ein-

¹⁾ Czapek, F., Weitere Beiträge, pag. 219.

²⁾ Nicht viel grössere Geschwindigkeiten, meist jedoch kleinere, ergab mir die Untersuchung der Fortpflanzung der traumotropen Reaktion.

stellt, lässt sich vielleicht aus Czapeks Untersuchungen über die Impressionszeit erklären. Die induzierten Vorgänge überdauern wahrscheinlich bei hinreichend grosser Wundreizwirkung meist nicht die Dauer der Reaktionsfähigkeit. Es scheint nun, dass dies eben nur bei einer hinreichend grossen Wundreizwirkung der Fall ist, wie aus dem nachfolgenden Versuche hervorgeht.

Versuch 14. - *Pisum sativum* (gr. V.).

2—2,5 cm lange Keimwurzeln wurden in Sägespänen horizontal gelegt und nach einer Stunde gemessen (I) einige (a) um 90° um ihre Längsachse gedreht und wiederum horizontal gelegt, andere (b) im Bereiche des Transversalmeristems quer durchstoehen, um 90° gedreht und horizontal gelegt, die weiteren (c) von zwei gegen-einander liegenden Flanken bis zur Mittellinie eingeschnitten (der erste Einschnitt in der Höhe des Transversalmeristems, der zweite ein wenig höher) um 90° gedreht und horizontal gelegt, die letzten (d) wurden durch einen durch das Transversalmeristem geführten Querschnitt der Haube beraubt und ebenfalls um 90° gedreht horizontal gelegt. Die Messung der Krümmung geschah 1 Stunde (II), 2 Stunden (III) und 5 1/2 Stunden (IV) nach der Umdrehung, bzw. Verwendung. In der Kolonne V sind die neuen, auf die ursprünglichen, senkrechten, geotropischen Krümmungen angegeben.

	I	II	III	IV	V
a	45	51	50	35	0 ¹⁾
	37	48	10	0	0
	37	43	19	0	0
	35	38	16	6	0
b	43	33	28	0	0
	39	30	35	19	0
	37	27	29	0	0
	37	23	32	45	0
c	31	27	30	0	0
	31	27	0	0	16
	25	21	27	0	0
	25	21	0	0	30

1) Wurde nicht gemessen.

d	}	36	30	25	16	0
		29	21	21	0	0
		29	21	19	0	0
		22	15	10	0	0

Einige Wurzeln der Abteilung **b** und **c** zeigen zunächst eine Abnahme der Krümmung um weiter eine Zunahme aufzuweisen, die sicher nicht als Beobachtungsfehler anzusehen ist. Dies könnte so erklärt werden, dass nach der Verwundung die Wurzel transitorisch nicht reaktionsfähig ist. Nachdem nun diese Unfähigkeit vorüber ist, kann an Wurzeln, in welchen noch die induzierten Erregungsvorgänge nicht erloschen sind, eine Nachwirkungskrümmung erscheinen, während in den übrigen die Krümmung auch weiter zurückgeht. Es ist auffallend, dass die erwähnte Zunahme nicht nur bei Wurzeln zu beobachten ist, welche bloss durchstochen werden, sondern auch an solchen, welche durch zwei Halbeinschnitte verwundet wurden; dagegen ist dieselbe an Wurzeln, welche durch eine eben so grosse Wundfläche, wie die zweimal halb angeschnittenen Wurzeln verwundet, gleichzeitig jedoch der Haube beraubt wurden, nicht zu konstatieren. Das könnte zur Meinung führen, dass hier nicht die Verwundung an sich, sondern in erster Reihe die An- und Abwesenheit der Wurzelhaube in Betracht kommt. Allerdings nicht in der schon besprochenen Beziehung, dass der Reizzustand in der Haube gewissermassen gespeichert und von da in die motorische Zone geleitet wird und zwar so, dass auch die ganze Nachwirkungszunahme der geotropischen Krümmung von diesen nach Aufhören der Reizursache zugeführten Vorgängen abhängt. Es ist jedoch leicht einzusehen, dass wenn in der Haube der Reiz perzipiert wird, auch hier ein gewisser Teil des Reizzustandes die Einwirkung der Reizursache überdauert und wenn er der motorischen Zone zugeleitet werden kann, hier die Nachwirkung verstärken kann. Immerhin ist die Nachwirkungszunahme der Krümmung überhaupt von dem Verhältnisse der Impressionszeit zur Dauer der Reaktionsunfähigkeit abhängig und da beide Faktoren (individuellen?) Variationen unterliegen, ist es nicht zu verwundern, wenn sich in den Versuchen die Nachwirkung nicht immer und nicht im gleich starken Grade zeigt. Andererseits beweist der Versuch auf das Deutlichste, dass durch den Wundreiz die Reaktionsfähigkeit

der Wurzel angegriffen wird. Denn da die in der Kolonne III für einige Wurzeln registrierte Zunahme der Krümmung beweist, dass thatsächlich die Wurzel in gereiztem Zustande sich befand, ohne bei der ersten nach Verwundung vorgenommenen Messung eine Zunahme der Krümmung aufzuweisen, und vielmehr einen Rückgang derselben zeigt, muss auf eine Läsion der motorischen Thätigkeit geschlossen werden. Diese Läsion ist transitorisch. Da die „Energie“ der induzierten Reizzustände bei den mit der Haube noch versehenen Wurzeln wahrscheinlich grösser ist, als bei haubenlosen Wurzeln, wird bei solchen Wurzeln auch der Nachwirkungseffekt grösser sein, d. h. er wird unter Umständen auch eine Zunahme der Krümmung erzielen können, was bei haubenlosen Wurzeln meist nicht der Fall ist.

Man könnte meinen, dass sich die hier behandelten Fragen viel strikter beantworten liessen, als es im Vorstehenden geschehen ist. Leider ist mir das nicht geglückt, obzwar ich zahlreiche mannigfach modifizierte Versuche angestellt habe. Überall trat die grosse individuelle Variabilität der Wurzeln hindernd in den Weg. Ich stelle mir jedoch die Vorgänge etwa so vor:

1. Die Summe der induzierten Erregungszustände ist (*ceteris paribus!*) desto grösser, ein je grösserer Zellenkomplex gereizt wird und in je grösserem Organ dieselben ausgelöst werden können. Wird ein Teil dieses gereizten Organes entfernt, wird dadurch die Summe der Erregungszustände (also auch ihre Gesamtenergie) herabgesetzt.
2. Der Wundreiz pflanzt sich mit einer bestimmten Geschwindigkeit von der Wundstelle fort und beraubt die Zellen, auf welche er sich ausgebreitet hat, transitorisch ihrer Reaktionsfähigkeit. Es können also noch eine Zeit lang nach der Verwundung entferntere Partien die Reaktion fortsetzen, allerdings nur so lange, bevor sie vom Wundreize nicht getroffen werden. Daher rührt die kontinuierlich auch nach der Verwundung hie und da beobachtete und eine kurze Zeit andauernde (Versuch 9) Zunahme der Krümmung.
3. Die vom Wundreiz getroffenen Partien trachten sich autotropisch gerade zu strecken, daher der in allen Versuchen zu beobachtende Rückgang der Krümmung. Die Geschwindigkeit dieses Rückganges kann, wenn die Reaktionsfähigkeit nicht vollständig aufgehoben wird, von der relativen Grösse der induzierten Erregungszustände und des Wundreizes abhängig sein. Die grösseren Krümmungen

werden nicht vollständig ausgeglichen, was mit Czapeks¹⁾ Befunden an normalen, geotropisch gekrümmten und dann auf dem Klinostat rotierenden Wurzeln von *Lupinus albus* in Einklang steht. 4. Ist die Impressionszeit der induzierten geotropischen Erregungszustände länger, als die Dauer der motorischen Läsion, kann die Wurzel nach einem Rückgang der Krümmung eine Nachwirkungszunahme derselben aufweisen.²⁾ (Versuch 2, 11.) Kombiniert man diese Versuche mit dem Ergebnisse des Versuchs 9, so ist es möglich anzunehmen, dass unter Umständen die Krümmung eine kurze Zeit lang nach der Verwundung schwach zunimmt, dann stark zurückgeht, sodann wieder ziemlich beträchtlich zunimmt, schliesslich definitiv zurückgeht. Unter anderen Umständen kann die direkt nach der Verwundung stattfindende Krümmungszunahme unmerklich klein werden, ebenso die zweite. Diese kann jedoch überhaupt ausfallen.

III.

Ich habe keine Methode ausfindig machen können, um die Frage zu beantworten, wie der Wundreiz auf die Reizbarkeit, d. h. die Fähigkeit des Protoplasmas jene Vorgänge in sich abspielen zu lassen, die die Perzeption mit der Reaktion verbinden, einwirkt. Hingegen kann man einiges konstatieren, was darauf hinweist, dass durch den Wundreiz die Empfindlichkeit der Wurzeln, resp. ihrer Hauben nicht aufgehoben wird. Bei den Wurzeln kommt meist nur die Empfindlichkeit der perzeptorischen Haubenzellen in Betracht. In denselben wird nun, wie ich gefunden habe³⁾ durch den geotropischen Reiz eine sehr leicht feststellbare Reaktion ausgelöst, welche darin besteht, dass an denjenigen Zellwänden, welche in der Ruhelage von spezifisch schwereren Körperchen bedeckt sind, eine starke, auffallende Plasmaansammlung zu beobachten ist, wenn die Wurzel aus ihrer Ruhelage gebracht wird, wodurch jene Zellwände gänzlich oder teilweise vom Drucke der spezifisch schwereren Körperchen befreit werden. Obzwar diese Plasmaansammlung wahrschein-

¹⁾ Czapek, F., Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 27, p. 316.

²⁾ Natürlich einer zunächst geotropisch gereizten und nach der Verwundung entweder um 90° umgedrehten oder am Klinostat rotierenden Wurzel.

³⁾ l. c. pag. 245.

lich nicht direkt mit der geotropischen Krümmungsreaktion zusammenhängt, hängt sie doch mit der Lage der im Dienste der Perzeption des Schwerkraftreizes stehenden Körperchen zusammen und zeigt so viele Beziehungen zur Krümmungsreaktion selbst, dass die Empfindlichkeit durch deren Vorhandensein ihr Hervorrufen bedingt wird, höchst wahrscheinlich mit der geotropischen Empfindlichkeit selbst übereinstimmt. Aber wenn auch dem nicht so wäre, zeugt die sich einstellende Plasmaansammlung für die Empfindlichkeit der perzeptorischen Zellen überhaupt und es genügt zunächst ihr Vorhandensein festzustellen.

Es ist wichtig vorerst festzustellen, wie die Verwundung der Wurzelhaube auf die Reaktionsfähigkeit einwirkt.

Versuch 15. *Vicia faba* typ.

2–3 cm lange Keimwurzeln wurden auf 5 1/2 Stunden in Sägespäne horizontal gelegt und gemessen (I), sodann durch einen Querschnitt etwa ¹/₂ der Hälfte der Haube beraubt. Sie wurden wiederum horizontal gelegt und nach 1 1/2 Stunden (II), 3 Stunden (III), 18 1/2 Stunden (IV) gemessen.

I	II	III	IV
88	72	68	90
82	44	—	30
77	50	34	86
71	43	28	60
71	33	49	45
53	37	20	54

Versuch 16. *Pisum sativum* gr. V.

2–3 cm lange Keimwurzeln wurden in Sägespäne horizontal gelegt, nach 4 1/2 Stunden gemessen (I) und durch einen Querschnitt ¹/₂–¹/₃ der Haube beraubt, wiederum horizontal gelegt, nach 1 1/2 Stunden (II) und 16 Stunden (III) gemessen.

¹) Genau lässt sich dies natürlich nicht ausführen. Es wurde meist mehr als eine Hälfte der Columella abgeschnitten, weil die äussersten Zellenetagen nicht mehr im Dienste der geotropischen Perzeption stehen und ich eigentlich etwa die Hälfte des perzeptorischen Zellenkomplexes abtragen wollte.

Der Wundreiz und die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln. 215

I	II	III
75	62	75
72	46	80
62	45	78
60	40	86
55	50	75
55	42	90
55	36	85

Versuch 17. *Vicia faba* typ., *Pisum sativum* gr. V.

1,7—2 cm lange Keimwurzeln von *Vicia* und 4—5 cm lange Wurzeln von *Pisum* wurden durch mediane, etwa bis in das Transversalmeristem oder ein ganz wenig hinter dasselbe reichende Einschnitte verwundet und in Sägespäne horizontal gelegt. Bei *Vicia* wurden erst 4 Stunden 24 Minuten nach der Verwundung die ersten geotropischen Krümmungen beobachtet, bei *Pisum* erst 5 Stunden nach der Verwundung.

Man sieht aus diesen Versuchen, dass die Verwundung der Haube ähnlich auf die geotropische Reaktionsfähigkeit der Wurzeln einwirkt, wie die Verwundung des Wurzelkörpers selbst. Würde es sich gleichzeitig um die Sistierung oder Herabsetzung der Empfindlichkeit handeln, so müsste dieselbe in den noch vorhandenen Haubenzellen sich erkennen lassen. Und da die Reaktion, welche in der erwähnten Plasmaansammlung besteht, mit der geotropischen Empfindlichkeit innig zusammenhängt, wird es interessant sein, zu untersuchen, wie sich dieselbe in verwundeten Hauben verhält.

1. Es wurden 2—3 cm lange Keimwurzeln von *Pisum sativum* (grünsamige Varietät) einerseits umgekehrt (mit der Spitze aufwärts) in dampfgesättigtem, dunklem Raume aufgestellt und nach 45 Minuten fixiert, in Mikrotomschnitte zerlegt und untersucht. Es zeigten sich an den morphologisch unteren Zellwänden der Columella starke Plasmaansammlungen. 2. Ähnliche Wurzeln wurden verwundet und zwar einerseits durch einen bis ins Transversalmeristem reichenden medianen Längseinschnitt, andererseits durch einen Querschnitt, durch welchen die Hälfte der Haube von der Wurzel abgetrennt wurde. Die Wurzeln wurden sofort nach der Verwundung umgekehrt (mit der Spitze aufwärts) gestellt und

nach 45 Minuten fixiert. Die der Wundfläche direkt benachbarten intakt gebliebenen Zellen zeigten keine Plasmaansammlungen. Die Stärkekörner waren diffus im Cytoplasma verteilt. Hingegen zeigten die übrigen perzeptorischen Zellen eine recht deutliche Plasmaansammlung an den morphologisch unteren Zellwänden, die nicht geringer war als jene, die an unverletzten Wurzeln zu beobachten war. 3. Ähnliche Wurzeln wurden durch einen medianen Einschnitt oder einen durch die Haube geführten Querschnitt verwundet, vertikal (mit der Spitze abwärts) in Sägespäne gestellt, nach 45 Minuten umgekehrt mit der Spitze aufwärts gestellt und nach 45 Minuten fixiert. Die der Wundfläche benachbarten, intakt gebliebenen Zellen (zuweilen auch zwei Zelllagen) zeigten keine Plasmaansammlung. Hingegen war in den übrigen perzeptorischen Zellen eine deutliche Reaktion zu beobachten, obwohl nun die Plasmaansammlungen ein wenig schwächer entwickelt zu sein schienen.

Es ist somit zu folgern, dass die perzeptorischen Zellen durch den Wundreiz — wenigstens unter Umständen, welche bei unseren Versuchen vorhanden waren, — für den Druck der spezifisch schwereren Körperchen oder für sein Fehlen nicht unempfindlich werden. Es ist möglich, dass die Empfindlichkeit ein ganz wenig herabgesetzt wird, sistiert wird sie jedoch nicht. Nun wird der geotropische Reiz eben als Druck der spezifisch schwereren Körperchen empfunden, man kann daher jene Reaktion, die in der Plasmaansammlung besteht, da sie mit Empfindung des Druckes seitens jener Körperchen zusammenhängt, als Beweis auch der geotropischen Empfindlichkeit betrachten. Ist das richtig, so muss daraus gefolgert werden, dass durch den Wundreiz die geotropische Empfindlichkeit nicht aufgehoben wird. Dieses Resultat ist nun sehr wichtig, um die schon oben erwähnten Versuche von Wiesner zu erklären. Aus denselben scheint hervorzugehen, dass in der Wurzel durch Verwundung überhaupt nicht die Empfindlichkeit der Plasmahäute aufgehoben wird und dass sie unter gewissen Umständen zur Geltung kommen kann. Der Wundshock, welcher die Reaktionsfähigkeit sistiert oder sehr herabsetzt, wirkt bloss transitorisch. Wird die Wurzel ihrer Haube samt den perzeptorischen Zellen beraubt, so dauert es sehr lange, ehe sie unter normalen Umständen den Schwerkraftreiz zu perzipieren vermag; nämlich so lange, bis sich der perzeptorische Zellenkomplex regeneriert hat. Hingegen stellt

sich die Reaktionsfähigkeit an sich ziemlich früh her, z. B. nach 3—5 Stunden, wie das aus den Versuchen 10 und 14 gefolgert werden kann. Werden nun solche Wurzeln an einer Zentrifuge durch eine grössere Kraft als es die Schwerkraft ist, gereizt, so werden spezifisch schwerere Körperchen an die äusseren Plasmawände angedrückt¹⁾ und es wird der Wurzel ermöglicht, nicht nur die Richtung der Massenbeschleunigung bewirkenden Kraft zu perzipieren, sondern sie kann auch reagieren, da der Wundshock schon vorüber ist.

Als Resultat der vorstehenden Versuche können wir also anführen, dass der Wundreiz in den Keimwurzeln von *Vicia faba*, *Pisum sativum*, *Cucurbita pepo* und *melo pepo* in erster Reihe die Reaktionsfähigkeit herabsetzt oder sistiert, hingegen kann höchstwahrscheinlich in solchen Wurzeln die geotropische Empfindlichkeit erhalten bleiben. Das Resultat bezieht sich bloss auf die Wurzeln der eben angeführten Pflanzenarten und gilt für ihre geotropische Perzeptions- und Reaktionsfähigkeit.

¹⁾ Dass dies möglich ist, beweisen Mottiers Versuche (The effect of centrifugal force upon the cell. Ann. of Botany. Vol. 13, 1899).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Wissenschaftlichen Botanik](#)

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Nemeč Bohumil Rehor

Artikel/Article: [Der Wundreiz und die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln 186-217](#)