© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

6. Johannes Buder: Untersuchungen zur Statolithenhypothese.

(Eingegangen am 26. November 1907.)

Der Hypothese NĚMECs und HABERLANDTs, in den mit leichtbeweglicher Stärke begabten Zellen der Wurzelhaube und Stärkescheide Organe zur Perception des Schwerereizes zu sehen, ist es bisher noch nicht gelungen, die abwartende oder gar gänzlich ablehnende Haltung mancher Physiologen zu überwinden: sei es, dass diese Forscher den für die Hypothese sprechenden, anatomischen Befunden keine wesentliche Bedeutung zumessen, sei es, dass sie die experimentellen Belege nicht für eindeutig und einwandfrei halten, oder auf Versuchsanordnungen hinweisen, die zu Krümmungen führen, ohne dass es zur einseitigen Ansammlung der Stärke käme.

Die auffallende Korrelation zwischen dem Vorkommen beweglicher Stärke und geotropischer Reaktionsfähigkeit war der Ausgangspunkt der Hypothese. Sie ist in den Arbeiten von HABERLANDT (1900, 1902, 1903), NĚMEC (1900, 1901, 1902), SCHRÖDER (1904) und TISCHLER (1905) für eine so grosse Zahl von Objekten — die sich noch leicht vermehren liesse — festgelegt, dass die wenigen Fälle, wo man ähnliche „Statolithenstärke“ in reaktionslosen Organen vorfand (vgl. die Zusammenstellung bei LINSBAUER 1907), vollständig dagegen verschwinden und den Wert der Korrelation nicht ernstlich in Frage zu stellen vermögen. Man wird also HABERLANDT verstehen können, wenn er (Jahrb. f. wiss. Bot. 1905, S. 333) sagt: „Ich kann mich nicht dabei beruhigen, dass sie ein blosser „Zufall“ sei.“ Andererseits wird man den Gegnern zugeben müssen, dass auf rein anatomische Befunde eine physiologische Theorie von solcher Tragweite nicht aufgebaut werden darf. Sie können nur als Fingerzeig dienen, wo und wie die experimentelle Forschung einzusetzen hat.

Die experimentelle Begründung der Hypothese lässt aber — nicht nur in den Augen der Gegner — noch zu wünschen übrig, wenn schon es diesen bisher noch nicht gelungen ist, ein über-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zeugendes Argument dagegen ins Feld zu führen. Die folgenden Abschnitte mögen einen bescheidenen Beitrag zur Lösung des Problems liefern.

Technik.

Um den Gedankengang in der Darstellung der Untersuchungen nicht unnötig oft durch technische Kleinigkeiten unterbrechen zu müssen, will ich diese Dinge hier zusammenfassen und an den betreffenden Stellen des Textes darauf verweisen.

Kultur und Vorbehandlung. Von *Ricinus* benutzte ich zu meinen Versuchen die Hypocotyle einiger Gartenformen, die ich aus der Samenhandlung von KLAR, Berlin, unter dem Namen *R. bourboniensis* × *arboreus* und *bourboniensis* × *minor* bezog. Diese Pflanzen, sowie *Vicia faba* wurden im Mistbeet im Universitätsgarten kultiviert. *Vicia faba* wurde für die Versuche in der von BACH 1907 beschriebenen Weise mit Stecknadeln auf Korkstreifen befestigt. *Capsella* wurde auf ihrem natürlichen Standort (flaches Dach eines Institutsgebäudes), und zwar die Hauptaxen kleiner Exemplare, unter Wasser abgeschnitten, dann mit einem Wattebäuschchen in mit Wasser gefüllten, etwa 7 *cm* langen, 0,7 bis 0,9 *cm* weiten Glasröhrchen befestigt, und diese sofort senkrecht in ein Gefäss mit feuchtem Sand gesteckt. Die mit einer Glocke bedeckten Pflanzen wurden dann im dunklen Raum mehrere Stunden sich selbst überlassen. Durch diese Behandlung wurde eine vorherige Reizung möglichst ausgeschlossen und ausserdem dafür gesorgt, dass irgend welche, doch vorhandenen geo- oder heliotropischen Reizungen in dieser Zeit ausklingen oder zur Geltung kommen konnten. Zum Versuche wurden aus dem so vorbereiteten Material etwa die Hälfte, die gleichmässigsten Exemplare, ausgewählt.

Die Glasröhrchen kamen dann in eine mit Löchern versehene Scheibe, die der Achse des Klinostaten und der übrigen Apparate genau aufgepasst war. Die Scheibe bestand aus Weissbuchenholz und hatte einen Durchmesser von 22 *cm*, eine Dicke von etwa 3 *cm*. Die Mittelpunkte der Löcher befanden sich auf concentrischen Kreisen mit Radien von 2, 4, 6, 8 und 10 *cm*. In diese Löcher, deren lichte Weite etwa 1,2 *cm* betrug, wurden zum Gebrauche kleine Stücke Gummischlauch gesteckt, und die aussen etwas angefeuchteten Röhrchen unter leichtem Hin- und Herdrehen hineingeschoben. Auf diese Weise war es möglich, die für die Versuche bestimmten Exemplare schnell und bequem am Klinostaten oder der Centrifuge zu befestigen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Für die Kultur von *Lepidium sativum* hat sich eine Methode, deren Anregung ich Herrn Dr. P. Clausen verdanke, in folgender Form vorzüglich bewährt. Die Samen von *Lepidium* wurden, um sie von anhaftenden Bakterien usw. zu befreien, etwa 2 Minuten in einem Kölbchen mit absolutem Alkohol durchgeschüttelt, dann der Alkohol abgegossen und die letzten Spuren davon durch mehrmaliges Auswaschen mit sterilem Wasser entfernt. Die so behandelten Samen kamen in eine Petrischale, um, von dünner Schicht sterilen Wassers bedeckt, 12—24 Stunden zu quellen, bis die Wurzeln als weisse Spitzchen hervorbrachen. Die Samen wurden dann auf sterilem Fliesspapier ein wenig getrocknet und nun in gerader Reihe, etwa 8—10 in Petrischalen auf etwa fünfzehnprocentige, erstarrte Gelatine (nur Leitungswasser und Gelatine) gelegt, an der sie mit ihrer Schleimhülle fest haften bleiben. Die Petrischalen wurden in einem Kästchen so senkrecht gestellt, dass die Reihen der Samen horizontal gerichtet waren. Nach 24—48 Stunden, je nach der Temperatur, waren die Kulturen gebrauchsfertig. Die an der Gelatine entlang gewachsenen Wurzeln (etwa hineingedrungene sind unbrauchbar) haben dann eine Länge von 2—3 *cm* und besitzen eine gleichmässige und dabei hohe Empfindlichkeit für geotropische Reize. Die zarten Spitzen gestatten ausserdem, schon die geringsten Spuren einer Krümmung deutlich mit blossem Auge oder schwacher Lupe zu konstatieren. Die Handhabung der Schalen ist ausserordentlich bequem. Ich benutzte sie in der Weise, dass immer je zwei auf einer Holzscheibe von 22 *cm* Durchmesser mit Hilfe zweier Gummibänder befestigt wurden, wie es Skizze 1 in S zeigt.

Apparate. Zu allen Versuchen, bei denen es auf schnelle Rotation ankam (Centrifugalversuche und Versuche mit schneller Klinostatendrehung), benutzte ich ein Uhrwerk, das im wesentlichen aus einem Zahnradgetriebe von grosser Übersetzung bestand und durch ein Gewicht von 65 Kilo angetrieben wurde. Das Drahtseil, welches die Gewichte trug, war, um eine grosse Fallhöhe zu erreichen, über eine an der Zimmerdecke befestigte Rolle geleitet. Durch einen Centrifugalregulator, wie er bei den Phonographen üblich ist, und durch die Wahl geeigneter Übersetzungen konnte die Rotationsgeschwindigkeit zwischen 0,1 und 12 Sekunden variiert werden. Ich musste zu diesem etwas umständlich zu handhabenden Apparate greifen, da mir keine Wasserleitung mit konstantem Druck zum Betrieb einer Turbine zur Verfügung stand. Das Uhrwerk lief gleichmässig, hatte aber den Nachteil, dass es trotz grosser Fallhöhe des Gewichtes nur kurze Zeit (75 Minuten bei einmaligem Aufziehen) arbeiten konnte.

Für bestimmte Versuche war ausserdem ein Apparat erforderlich, der es erlaubte, die Objekte für kurze Zeit abwechselnd in ent-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gegengesetzten Lagen dem Einfluss der Schwerkraft auszusetzen. FITTING hat ein entsprechendes Instrument in Gestalt eines „intermittierenden Ansatzstückes zum PFEFFERschen Klinostaten", Jahrb. f. wiss. Bot. (1905 p. 233 ff.) beschrieben. Die mir zur Verfügung stehenden Klinostaten erlaubten leider keine so grosse Umdrehungsgeschwindigkeit, dass ich das FITTINGsche Ansatzstück für meine Zwecke hätte benutzen können. So stellte ich mir selbst eine einfache Vorrichtung her, deren wesentliche Teile auf Skizze 1 wiedergegeben sind.

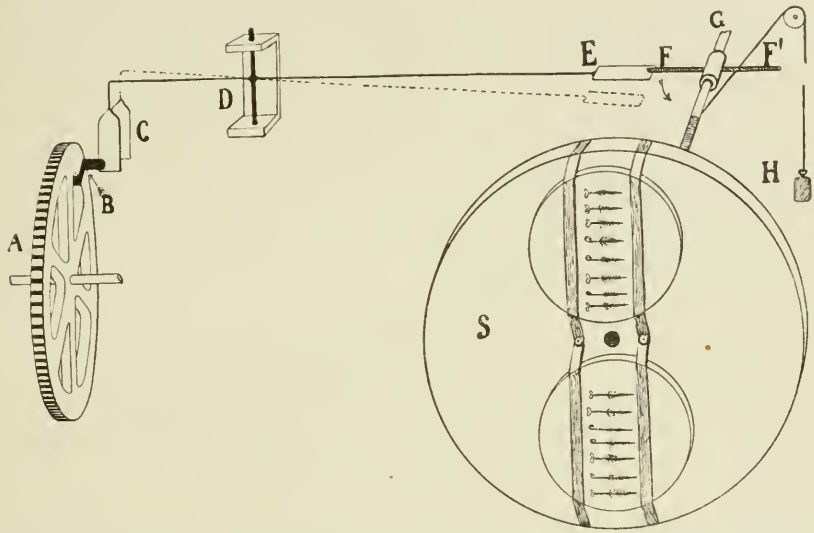


Fig. 1. Vorrichtung zur intermittierenden Exposition in Stellungen, die um 180° von einander verschieden sind.

An das Zahnrad A eines Klinostaten (das mittlere des kleinen PFEFFERschen Modells) wurde seitlich eine kleine Messingklemme B befestigt; diese stiess bei jedem Umlauf einmal an den Arm C eines Horizontalpendels, das seinen Drehpunkt in D hatte, und brachte es auf kurze Zeit in die durch Punktierung angedeutete Lage. Durch das Ausweichen des Armes E wurde dem Dorn F die Unterlage genommen und die zugehörige Achse G konnte sich, durch das Gewicht H angetrieben, um 180° drehen, bis der andere Dorn F' auf den inzwischen in die Ruhelage zurückgekehrten Arm E aufschlug.

Dis Scheibe S mit den beiden Petrischalen wurde so genau als möglich equilibriert, damit das Umschlagen aus der ersten in die zweite Lage nicht länger oder kürzer dauerte, als das aus der zweiten in die erste. Durch passende Wahl eines nicht zu grossen Gewichtes

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

liess sich ein ruhiges und gleichmässiges Umschlagen fast ohne jeden Stoss erzielen.

Zur Kombination verschiedener Ablenkungswinkel habe ich mich der von FITTING (1905) angewandten Methode bedient. Sie besteht darin, dass man das Objekt nicht wie gewöhlich parallel oder rechtwinklig, sondern unter einem beliebigen Winkel α zur Klinostatenachse orientiert, sodass es bei der Drehung um diese einen Kegelmantel beschreibt. Gibt man nun der Klinostatenachse eine Neigung β gegen die Horizontale, so wird, wie aus nebenstehender Skizze erhellt, das Objekt in den beiden extremsten Lagen das eine Mal einen Winkel von $(\beta + \alpha)°$, das andere Mal einen Winkel von $(\beta - \alpha)°$ mit der Horizontalen bilden. Es lassen sich so z. B. die

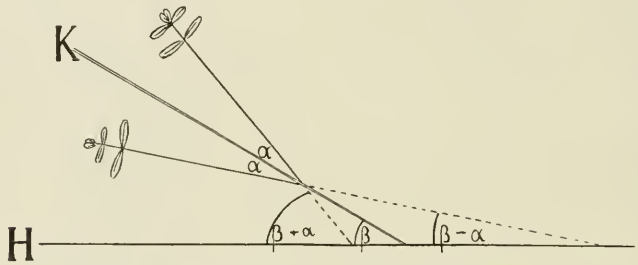


Fig. 2. Kombination verschiedener Ablenkungswinkel am Klinostaten. *K* Klinostatenachse, *H* Horizontale.

Ruhelage mit der Horizontalen an einer um 45°, die Ruhelage mit einer Ablenkung von 45° an einer um $22^1/_2$° geneigten Achse kombinieren, usw. Näheres s. bei FITTING l. c. 1905 p. 225ff.

* * *

Anatomischer Teil: Lagerung der Stärke bei verschiedenen Aussenbedingungen.

Die Angriffe gegen die Hypothese HABERLANDTs pflegen einer der beiden folgenden Richtungen anzugehören: Man versuchte entweder

1. den Nachweis zu erbringen, dass die als Stütze der Theorie hingestellten Versuche nicht eindeutig seien, oder sogar einer Nachprüfung nicht standhielten, oder

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

2. Beobachtungen über das Verhalten der Stärke bei verschiedener experimenteller Anordnung der Objekte zu sammeln, die mit den auftretenden Krümmungen nicht im Einklang stünden.[1])

Auf die erstgenannten Einwände soll später eingegangen werden. Die unter (2) fallenden finden zwar zum grössten Teil ihre Widerlegung in der neueren Fassung der Hypothese: Wiederholt weist HABERLANDT darauf hin, dass die einseitige Ansammlung der Stärke für eine erfolgreiche Perception keine conditio sine qua non sei. Trotzdem erschien es mir nicht überflüssig, die Verteilung der Stärke bei verschiedener Versuchsanstellung auf dem Klinostaten und der Centrifuge einer Nachprüfung zu unterziehen. Ich will meine diesbezüglichen Beobachtungen in Kürze mitteilen, einmal, weil sie zeigen, dass die Stärke — wenigstens in den „vollkommeneren" Statocysten im Sinne HABERLANDTs (Jahrb. f. wiss. Bot. 1905 p. 331 oben) — auch bei ziemlich komplizierter Versuchsanordnung den bei der Krümmung konvexen Seiten negativ geotropischer Organe mehr oder weniger vollständig anliegt, andrerseits, weil sie z. T. die Basis für die im zweiten Teil zu behandelnden, rein experimentellen Untersuchungen bilden.

Ich beginne mit der Darstellung der

Stärkeverteilung bei kombinierten Ablenkungswinkeln.

FITTING hat diese Methode (s. p. 166) in erster Linie dazu benutzt, um aus der Reaktionsweise seiner Objekte Schlüsse über den geotropischen Reizvorgang zu ziehen, aber auch gelegentlich die Lage der Stärke untersucht. Er fasst seine Beobachtungen zu einem, seiner Meinung nach für die Statolithenhypothese ungünstigen Resultate zusammen, indem er (l. c. 1905 p. 387) sagt: „Bei vielen dieser Versuche, in denen ich eine geotropische Krümmung erhielt, beobachtete ich nach Ablauf der Präsentationszeit keine Ansammlung der Stärke an einer der entsprechenden Hautschichten, teils wohl deshalb, weil die Rotation viel zu schnell erfolgte, teils deshalb, weil die bei der Rotation an der schrägen Klinostatenachse kombinierten Winkel, die noch eine Krümmung zur Folge haben, viel

1) In etwas anderer Richtung bewegt sich PICCARD (1904), der durch seine Versuche nachgewiesen zu haben glaubt, dass die Perzeption des Schwerereizes überhaupt nicht auf die Wurzelspitze beschränkt sei. Leider hat er seine sinnreiche Methode an etwas zu spärlichem Material erprobt, als dass man den erzielten Resultaten entscheidende Bedeutung zusprechen könnte. (Vgl. auch das Referat von JOST, Bot. Ztg. 1904 p. 209.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zu wenig differieren." Leider fehlen aber genauere Angaben, welche Versuche der Verfasser dabei im Auge hat. Man wird zwar ohne weitere Untersuchung einsehen können, dass bei Rotation an schiefer Achse, wenn die kombinierten Stellungen nur um wenige Grade von einander verschieden sind, eine einseitige Ansammlung nur schwer stattfinden kann.

Unter solchen Umständen trat aber auch in FITTINGs Versuchen, wie aus der Tabelle 11 (l. c. 1905 p. 306/8) hervorgeht, die Reaktion erst nach sehr langer Zeit, gewöhnlich erst nach 4–6 Stunden ein!

Differieren die Winkel um grössere Beträge von einander, so findet entweder eine ganz deutliche Umlagerung im Sinne der späteren Krümmung statt, oder es wird die betreffende Längswand in der Lagerung der Stärke wenigstens deutlich bevorzugt.

(1) So konnte ich z. B. für Hypocotyle von Ricinus bei einer Kombination der Ruhelage mit der Horizontalen feststellen, dass die Stärke schon nach 10 Minuten eine Lagerung angenommen hat, die der einer dauernden Ablenkung von 45°, also dem Mittel der kombinierten Stellungen, entspricht. Die Umdrehungszeit des Klinostaten betrug bei der einen Versuchsreihe 3,5 Minuten, bei einer anderen 23 Sekunden: das Resultat war aber in beiden Fällen das gleiche.

(2) Einen ähnlichen Erfolg hatte dieselbe Kombination bei jüngeren Stengelteilen von *Impatiens glanduligera* (Umdrehungsgeschwindigkeit des Klinostaten 6 Minuten) und mit Hypocotylen von *Helianthus*, bei dem einzelne Körner allerdings auch an anderen Wänden zerstreut lagen.

(3) Dagegen zeigte die Stärke bei *Vicia faba* (Epicotyle) unter gleichen Ablenkungsverhältnissen nicht nur die oben geschilderte Mittelstellung, sondern war in 10 bis 15 Minuten (also nur wenig länger als die normale Präsentationszeit![1]) den „richtigen"[2]) Längswänden mehr oder weniger vollständig angelagert. Stellenweise bot sich fast dasselbe Bild, als wenn man die Organe dauernd horizontal gelegt hätte. Auch hier war die Drehungsdauer des Klinostaten belanglos: Die Umlagerung trat ungefähr ebenso rasch und ebenso gut ein, wenn der Klinostat 25 Sekunden, als wenn er 5 oder 8 Minuten zu einer Umdrehung brauchte. Leider liessen die mir zur Verfügung stehenden Modelle des PFEFFERschen Klinostaten keine grössere Geschwindigkeit

1) Nach BACH 7–8 Minuten.

2) Auch künftig soll das Attribut „richtig" eine Umlagerung im Sinne der Hypothese bezeichnen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(auch trotz gänzlicher Entfernung des Windfanges) zu. Doch bin ich überzeugt, dass auch bei noch kürzerer Drehungsdauer die Umlagerung ebenso prompt erfolge.

Ebenfalls ohne Bedeutung für die Lagerungsverhältnisse war es, an welcher Stelle des am Klinostaten beschriebenen Kegelmantels, mit anderen Worten, in welcher Drehungsphase sich das Organ kurz vor der Untersuchung befand.[1])

Auch wenn die Differenz der kombinierten Winkel weit kleiner ist als 90°, tritt noch die Verlagerung im Sinne der zu erwartenden Krümmung ein.

(4) So war bei einer Kombination von + 50° und − 10° und einer Drehungsdauer von 4 Minuten in den Statocysten von *Ricinushypocotylen* die Mehrzahl der Körner auf die „richtigen" Längswände gewandert, während die übrigen z. T. noch der ursprünglichen Querwand anlagen, z. T. allerdings unregelmässig über die anderen Wände verteilt waren.

(5) Ähnliche Verhältnisse zeigte ein Versuch mit *Vicia faba.* Hier waren die mit der Horizontalen gebildeten Winkel negativ (− 42° und − 20°); die Rotation betrug $6^1/_4$ Minuten. Nach 25 Minuten (= 4 Umdrehungen) waren zwar auch hier einige Körner unregelmässig verteilt, aber die in der Stellung − 20° untere Seite in der Lagerung deutlich bevorzugt.

(6) Analog verhielt sich *Ricinus:* Bei Kombination von − 50° und − 20° war schon nach 15 Minuten ein grosser Teil der Stärke aus der ursprünglich gleichmässigen Verteilung an der Querwand in die Ecke zwischen ihr und der entsprechenden Längswand geglitten.

Aus diesen Befunden glaube ich zum mindesten schliessen zu dürfen, dass den oben citierten Angaben FITTINGs keine allgemeine Giltigkeit zukommt.

Der Ausfall der unter (5) und (6) dargestellten Versuche, bei denen es sich um Kombinationen negativer Ablenkungswinkel handelte, liess mir auch eine Angabe NOLLs als zweifelhaft erscheinen.

NOLL untersuchte (Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde 1905), ausgehend von Erscheinungen, die er an einem wohl nicht ganz typischen Modell einer Statocyste (vgl. auch HABERLANDT 1905 p. 339) beobachtete, die Lagerung der Stärke in Keimlingen von *Phalaris*, *Phleum*, *Helianthus* u. a., die er abwechselnd

1) Bei noch langsamerer Drehung (etwa 15—20 Minuten) lässt sich entsprechend den später auf p. 174 mitgeteilten Verhältnissen erwarten, dass die Stärke in jeder Drehungsphase die jeweilig physikalisch untere Seite einnimmt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einmal in 90°, das andere Mal in 135° Ablenkung von der Ruhelage je 5 Minuten reizte (vgl. Fig. 3. I.) Hier sollen die Stärkekörner auf die in der Stellung − 135° unteren Wände überwandern, während eine Krümmung im Sinne der Horizontalexposition eintritt. In der Erkenntnis der Wichtigkeit dieser Befunde, deren Bestätigung eine strikte Widerlegung der Hypothese bedeutet hätte, hat sie indess schon HABERLANDT (l. c. 1905 p. 339—43) einer Nachprüfung unterzogen, mit dem Erfolge, dass von einer Ansammlung an der falschen

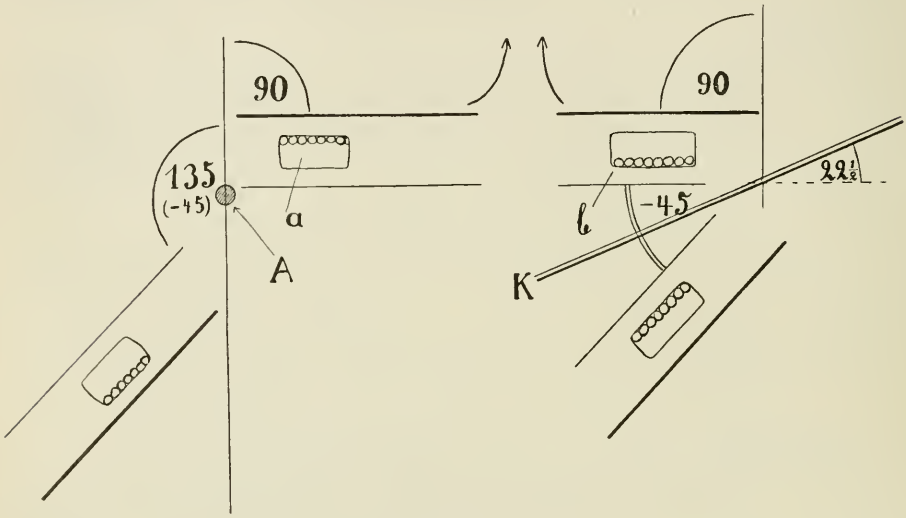


Fig. 3.

I. Schema der Ablenkung in den Versuchen NOLLs. *A* Axe, um die die Drehung erfolgt; *a* zeigt die Lagerung der Stärke nach NOLLs Angaben.
II. Schema der Ablenkung um die 22½° geneigte Klinostatenachse *K* (Kombination von 0° und −45°); *b* zeigt die Lagerung der Stärke.

In beiden Figuren bezeichnen die Pfeile die Richtung, in der eine spätere Krümmung erfolgt.

Seite „keine Rede“ sein kann. Mir standen nicht die geeigneten Apparate zur Verfügung, um das Experiment in genau derselben Weise zu wiederholen. Doch musste durch die kontinuierliche Rotation an einer um 22½° geneigten Achse derselbe Effekt hervorgerufen werden, da es sich in beiden Fällen um das gleiche Prinzip, die Kombination von 0° und − 45° handelte. Nur der Weg aus der einen in die andre Stellung war verschieden (siehe Figur 3. II) Da in den unter (5) und (6) genannten Versuchen aber immer die der Horizontalen am nächsten liegende Stellung in der Lagerung der Stärke bevorzugt wurde, war es von vorn herein unwahrscheinlich, dass sich die Stärke bei Kombination von 0° und −45° anders ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

halten sollte. Eine nachträglich angestellte Versuchsreihe bestätigte diese Vermutung: Auch hier sammelte sich die Stärke auf der richtigen Seite an.

7. Es war z. B. bei einer Umdrehungsdauer von $5^1/_2$ Minuten bei *Vicia faba* nach 11 Min.: die Stärke zur Hälfte unregelmässig z. H. auf der Horizontalen,
„ „ „ 33 „ meist die Längswand im Sinne der Horizontalen bevorzugt,
Ricinus „ 25 „ nur wenige Körner unregelmässig gelagert, die meisten auf der Horizontalen.

Verteilung der Stärke beim Centrifugieren.

JOST hatte an *Linsenwurzeln* und *Panicumcoleoptilen* (1904 Bot. Ztg. 279) nach zwei- bis dreistündiger Einwirkung einer Centrifugalkraft von 0,02—0,05 *g* Krümmungen erhalten, ohne dass es zur einseitigen Ansammlung von Stärke gekommen wäre. DARWIN und PERTZ dagegen fanden (Proc. of the Roy. Soc. of Ldn. 1904 p. 477 bis 490), dass in den Coleoptilen von *Setaria* und *Sorghum* noch für Centrifugalkräfte von 0,02—0,04 *g* eine merkliche Umlagerung stattfindet. Doch untersuchten sie die Keimlinge erst nach Verlauf eines Tages und verabsäumten es, den Beginn einer solchen Umlagerung wenigstens annähernd zu bestimmen. Grössere Centrifugalkräfte sind bisher nicht auf ihre Einwirkung auf die Stärke untersucht worden.

Der für meine Versuche verwandte Apparat (cf. p. 164) gestattete leider nur für 75 Minuten ununterbochene Anwendung. In dieser Zeit konnte ich bei *Ricinus*, *Helianthus* und *Vicia faba* für Centrifugalkräfte von 0,04 *g* noch keine einseitige Ansammlung konstatieren. In Anbetracht der kurzen Arbeitsdauer des Apparates richtete ich mein Augenmerk auf etwas grössere Centrifugalkräfte. Die ursprünglich gehegte Vermutung, die Wanderzeiten möchten zu den Kraftintensitäten in umgekehrtem Verhältnis stehen, fand sich nur innerhalb kleiner Grenzen in der Nähe des Wertes 1 *g* bestätigt, während es bei schwachen Centrifugalkräften bedeutend länger dauerte, bis eine deutliche Bevorzugung der betreffenden Längswand sichtbar wurde. Diese Beobachtung erhielt durch die Arbeit von BACH, die gerade während dieser Untersuchung erschien, eine grössere Bedeutung. BACH fand nämlich, dass auch die Präsentationszeit bei kleineren Centrifugalkräften verhältnismässig lang ist. Dies erscheint ihm um so merkwürdiger, als die Präsentationszeiten für verschiedene Neigungswinkel (α) gegen die Ruhelage, in denen auch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tabelle 1.

Nach BACH: Zentrifugalkraft *g*	Nach BACH: Präsentationszeit Minuten	von mir angewandte Zentrifugalkraft *g*	Objekt	Nach Minuten	Lagerung der Stärke („L" bedeutet die Längswand, auf die nach der Theorie die Stärke drücken muss)
		0,04	*Vicia Faba*	15	ursprüngliche Lage der Stärke fast unverändert;
				30	nur wenig verändert, z.T. zerstreut
				45, 60	in allen Zellen ± unregelmässig zerstreut
				75	noch keine Wand deutlich bevorzugt
0.13	50	0,13	*Ricinus*	10, 15	ursprüngliche Lage nur wenig verändert
				20	Stärke unregelmässig zerstreut
				25, 30	unregelmässig zerstreut, z. T. „L" bevorzugt
			Vicia Faba	45, 60	nur in einigen Zellen zertreut, meist „L" bevorzugt
		0,2	*Vicia Faba*	10	meist unverändert
				20	in einigen Zellen Stärke unregelmässig gelagert, in emigen der „L" genähert
				30	schon oft „L" bevorzugt
				50	meist „L" deutlich bevorzugt
		0,3	*Ricinus*	15	unregelmässig verteilt
				30	meist gut der „L" angelagert
				40	immer gut der „L" angelagert
0,4	30	0,4	*Vicia Faba*	12	schwacher Beginn der Umlagerung nach „L"
				18, 22	Umlagerung fortgeschritten, in manchen Zellen „L" schon erreicht
				27	Umlag. weiter fortgeschr., in den meisten Zell. der „L" angelagert
0,71	10	0,7	*Vic. Faba*	10	gut der „L" angelagert
1	8	1	*Vicia Faba*	6	zur Hälfte unregelmässig, z. H. angelagert
				9	in fast allen Zellen typische Anlagerung an „L"
1,2–2,3	4–5	1.6	*Vicia Faba*	3	Stärke noch unregelmässig verteilt
				5	Stärke der „L" angelagert
2,5–3,5	3	3,2	*Vic. Faba*	3	meist gut der „L" angelagert
3,7–6,8	2	4,4	*Vic. Faba*	2	gut angelagert
8,4–12,9	1	9	*Vic. Faba*	1	gut angelagert

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nur Bruchteile von g (nämlich $g \cdot \sin \alpha$) zur Wirkung kommen, bedeutend kürzer sind. Ich gebe hier seine Zusammenstellung wieder:

1. Zentrifugalversuche.

Angewandte Centrifugalkraft	1	0,71	0,6	0,4	0,14	g
Präsentationszeit	8	10	25	30	50	Min.

2. Ablenkungsversuche.

Senkrecht zur Organachse einwirkender

Teil der Schwerkraft	1,0	0,87	0,71	0,5	0,26	g
Präsentationszeit	$7^1/_2$	10	$11^1/_2$	14	18	Min.

Diese Mitteilungen bewogen mich, die Stärkeverhältnisse auch für das gleiche Objekt und möglichst gleiche Centrifugalbeschleunigungen zu untersuchen. Ich fasse die Resultate in nebenstehender Tabelle 1 zusammen.

Die Lage der Stärke ist nun, wie schon aus den in der Tabelle angewandten Bezeichnungen hervorgeht, bei den schwächeren Centrifugalkräften freilich nicht so typisch wie bei dauernder Exposition in der Horizontalen; immer aber ist nach der von BACH ermittelten Präsentationszeit wenigstens ein grösserer Teil der Statolithen auf die der Theorie entsprechende Längswand gewandert. Dies Resultat wird auch nicht dadurch beeinflusst, dass bisweilen zwischen Zellreihen mit ganz typischer Lagerung plötzlich eine und die andere Zelle vollständig zerstreute Stärke aufweist. Solche Abweichungen haben ebensowenig Unerwartetes, wie die kleinen Verschiedenheiten, die man oft in bezug auf die Geschwindigkeit der Wanderung auch bei dauernd horizontal gelegten Objekten konstatieren muss. Sie dürften auf ungleicher Konsistenz des Protoplasmas, z. T. auch auf unregelmässiger Form der Stärkekörner beruhen. Es ist verständlich, dass sie umsomehr hervortreten werden, je kleiner die einseitig wirkenden Kräfte im Verhältnis zu den allseitig wirkenden sind.

Mit der verspäteten Umlagerung der Stärke korrespondiert, wie ein Vergleich mit den BACHschen Zahlen lehrt (s. Tabelle), ziemlich genau die Verlängerung der Präsentationszeit. Soll diese Kongruenz auch nicht als Beweis der Hypothese gelten, so wäre es doch andererseits sehr merkwürdig, dass zwei Erscheinungen von so verschiedenem Charakter, wie es die Umlagerung der Stärke und die Präsentationszeit sind, von variablen Aussenbedingungen in derselben Weise beeinflusst werden, ohne dass sie in gegenseitiger Beziehung stünden.

Die Versuche mit kleinen Zentrifugalkräften waren mir noch in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

anderer Hinsicht interessant. Es zeigte sich nämlich, dass die ursprüngliche Lagerung der Stärke mit nur ganz geringen Abweichungen verhältnismässig lange erhalten blieb (cf. Tab. 1 für 0,04 u. 0,13 *g*).

Durch diese Beobachtung wurde ich veranlasst, im Zusammenhange die

Verteilung der Stärke am Klinostaten bei verschiedenlanger Rotation

zu untersuchen.

Nach dem Verhalten der Stärke kann man hinsichtlich der Drehungsdauer drei Kategorien unterscheiden, deren Typen etwa repräsentiert werden durch eine

1. Drehungsdauer von 20—30 Minuten
2. „ „ 4—10 „
3. „ „ 5—10 Sekunden

Ist die Drehung des Klinostaten langsam genug, so wird, wie dies schon DARWIN und PERTZ (l. c. 1904) konstatiert haben, die Stärke in jeder Drehungsphase die jeweilig physikalisch untere Wand bedecken. Die genannten Autoren haben dies bei *Sorghum-* und *Setariacoleoptilen* für Drehungsgeschwindigkeiten von 17 und 30 Minuten gefunden. Ich kann ihre Wahrnehmung durchaus bestätigen. Sie ist um so leichter zu machen, je beweglicher die Statolithen sind. So fand ich bei *Ricinushypocotylen* von etwa 12—14 *cm* Länge, deren Statocysten nur verhältnismässig wenige, aber sehr grosse und leicht bewegliche Körner besitzen, die Stärke bei Umdrehungsgeschwindigkeiten von 10—20 Minuten ziemlich prompt auf der Unterseite gelagert, gleichviel welche Drehungsphase untersucht wurde. Besonders schön gelingt der Versuch, wenn die betreffenden Stengelstücke parallel zur Achse orientiert sind und vor dem Drehungsbeginn einige Zeit in dieser horizontalen Stellung belassen werden, bis die Stärke vollständig auf eine Längswand übergeführt ist.

Dagegen pflegt bei Umdrehungsgeschwindigkeiten von 4 bis 10 Minuten, wie sie für geotropische Untersuchungen häufig zur Anwendung kommen, die Stärke über alle Wände verteilt zu sein. Auch dies haben schon DARWIN und PERTZ (a. a. O.) beobachtet.

Steigert man die Drehungsgeschwindigkeit noch mehr, so weit, dass gerade noch keine nennenswerten Centrifugalkräfte hervorgerufen werden, also auf etwa 10 Sekunden[1]), dann hat die Stärke

1) Bei einer Drehungsdaner von 10 Sekunden und einem Radius von 0,10 *m* ist die Centrifugalkraft

$$\gamma = \frac{4\pi^2 r}{t^2} \cdot \frac{1}{g} = 0{,}004\ g$$

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

keine Zeit mehr, sich merklich zu verschieben und bleibt noch ziemlich lange in der ursprünglichen Lage.

Durch folgende Erscheinung wird dies Verhalten noch begreiflicher: Kehrt man Organe in die Inverslage, so ist die Wanderung zur Gegenseite hin nicht sofort zu beobachten; man sieht vielmehr fast immer noch nach $^1/_2$—1 Minute in der überwiegenden Mehrzahl der Zellen die Stärke fast unverrückt auf der physikalisch jetzt oberen Wand. Erst nach einiger Zeit setzt dann eine deutliche und schnelle Wanderung zur Gegenseite ein. So war, um ein Beispiel anzuführen, in den Statocysten von *Ricinushypocotylen*, die in die inverse Vertikalstellung gebracht waren,

nach 1 Min. die Stärke fast unverrückt,
„ 2 „ „ „ um 4—6 μ von ihrer ursprünglichen Wand entfernt,
„ 5 „ „ „ „ 65—80 μ von der Wand entfernt,

d. h. in der ersten Minute war ihre Wanderungsgeschwindigkeit gleich 0, um dann in der zweiten auf 4—6 μ, in den folgenden dreien auf durchschnittlich 20—25 μ zu wachsen.
Ist nun die Drehungsdauer des Klinostaten sehr kurz, etwa wie oben angenommen 10 Sekunden, so sind die Statolithen nur je 5 Sekunden dem einseitigen Einfluss der Schwerkraft ausgesetzt: nämlich in der rechten bzw. linken Hälfte des vom Objekt am Klinostaten beschriebenen Kreises.

Bevor also die Schwerkraft wesentliche Verschiebungen auslösen kann, beginnt schon ihre Wirkung in entgegengesetzter Richtung. Wäre das Protoplasma nun durchaus homogen und beständen die Statholithen aus mathematisch genauen Kugeln, so dürfte überhaupt keine Verschiebung zustande kommen. Beides ist nicht der Fall. Die schon früher erwähnten Ungleichmässigkeiten in der Konsistenz des Protoplasmas und der Gestalt der Stärke machen es verständlich, dass sie auch hier schliesslich auf alle Wände verteilt wird. Immerhin wird die ursprüngliche Lagerung noch ziemlich lange beibehalten: es waren bei

Ricinushypocotylen	nach 10—15 Minuten
Impatiens parviflora (Stengel) .	„ 8—10 „
Capsella bursa pastoris . . .	„ 10—12 „

(Drehungsdauer des Uhrwerkes 8—10 Sekunden) die Statolithen noch den Längswänden deutlich angelagert, die vor der Rotation längere Zeit (etwa 10—15 Minuten) die physikalisch unteren gewesen waren. Nach 20—30 Minuten hatten sich zwar oft schon Körner von dieser Wand abgelöst, aber nur verschwindend wenige die Gegenseite erreicht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die angeführten Tatsachen erschienen mir deshalb interessant und wichtig, weil es auf diese Weise möglich ist, trotz allseitig gleichmässiger Exposition eine ursprünglich gegebene einseitige Lage der Stärke eine Zeit lang zu erhalten.

Da sich aus diesem Verhalten, wie in einem späteren Kapitel gezeigt wird, für die Statolithenhypothese wichtige Schlüsse ziehen lassen, legte ich darauf Wert, es noch auf einem anderen Wege zu erreichen, dass die ursprüngliche Lagerung auf einige Zeit bewahrt bleibt. Es gelang mir mit Hilfe der intermittierenden Exposition.

Verteilung der Stärke bei intermittierender Exposition.

Bringt man Organe, die man so lange horizontal gelegt, bis die Stärke die unteren Wände der Zellen in gleichmässiger Schicht bedeckt, abwechselnd kurze Zeit, z. B. 10 Sekunden in die inverse, dann wieder 10 Sekunden in die ursprüngliche Horizontallage, so kann während der kurzen Exposition in der Inverslage ebensowenig eine wesentliche Verschiebung eintreten, wie bei der schnellen Rotation. Es zeigten Versuche mit *Epicotylen* von *Ricinus*, Stengelstücken von *Galinsoga parviflora*, *Impatiens glanduligera* und Wurzeln von *Lepidium sativum*, dass nach 20—30 Minuten noch die Mehrzahl der Körner den ursprünglich innegehabten Seiten fest anlag und so gut wie keines die Gegenseite erreicht hatte.

Mit der Darlegung dieser Befunde mag der erste, anatomische Teil der Arbeit seinen Abschluss finden. Bevor ich dazu übergehe, in dem zweiten rein experimentelle Untersuchungen, die sich auf die anatomischen Befunde aufbauen, mitzuteilen, sei es erlaubt, die bisherigen experimentellen Grundlagen der Statolithenhypothese und die dagegen erhobenen Einwände in Kürze zu würdigen.

* * *

Experimenteller Teil: Nachweis einseitiger Reaction trotz gleichlanger Exposition aller oder zweier diametral entgegengesetzten Flanken.

Von Anfang an war es die Sorge der Begründer der Hypothese, ihre Gültigkeit auch experimentell zu zeigen. Sehen wir nun von den Eingipsungs- und Resektionsversuchen, denen von vorn herein keine grosse Beweiskraft zugesprochen werden kann, ganz ab, so stehen nur HABERLANDTs Schüttel- und Kälteversuche, ferner ein gelegentlicher Hungerversuch desselben Autors zur Diskussion.

Die Schüttelversuche, bisher eins der stärksten Argumente der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hypothese, sind neuerdings von A. BACH (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907) einer ausgedehnten Nachprüfung unterzogen worden und zwar mit durchaus negativem Erfolg. In keinem seiner zahlreichen Versuche reagierten die geschüttelten Exemplare schneller, als die ungeschüttelten. Die Richtigkeit der Ergebnisse möchte ich vorläufig um so weniger bezweifeln, als — was BACH entgangen zu sein scheint — HABERLANDT selbst entsprechende Beobachtungen mitteilt, die er natürlich anders interpretiert. Nachdem von dem schädigenden Einfluss des Schüttelns die Rede war, sagt er (Jahrb. f. wiss. Bot. 1903 p. 350): „Zuweilen gelang es, die Dauer und Schnelligkeit des Schüttelns so zu regulieren, dass die in horizontaler Stellung geschüttelten und die nicht geschüttelten Wurzeln sich ungefähr gleichzeitig abwärts krümmten. Das ist meines Erachtens so zu erklären, dass durch das Schütteln in horizontaler Stellung die Reizintensität gesteigert, die Sensibilität oder das Reaktionsvermögen aber geschwächt würde."

Sollten sich die BACHschen Angaben durchgehends bestätigen, so müsste die Hypothese auf dieses Argument vollständig verzichten.

Wenn BACH nun auch HABERLANDTs Kälteversuchen auf Grund seiner eigenen die Beweiskraft absprechen möchte, dürfte dies doch etwas zu weit gegangen sein. Er findet nämlich, dass (l. c. 1907 S. 74, Tab. 18 und 21) bei vorhergehendem Kälteaufenthalt von 2 Stunden 15 Minuten bis 28 Stunden 45 Minuten die Reaktionszeit um 30 Minuten vergrössert wird. Wenn er daraus folgert: „Diese Versuche mit verhältnismässig hoch über 0° liegenden Temperaturen (4°—10° d. Verf.) zeigen auch, dass die Versuche HABERLANDTs mit Pflanzen, die durch Kälte entstärkt waren, nicht eindeutig sind, da schon ein relativ kurzer Aufenthalt in niederen Temperaturen einen deutlichen und nachhaltigen Einfluss auf den geotropischen Vorgang hat," so ist diese Folgerung schon darum unzulässig, weil er, wie er ausdrücklich bemerkt, den Einfluss der verschieden langen Dauer des Kälteaufenthaltes nicht bestimmt hat; und was will schliesslich eine halbe Stunde gegenüber den fünf Tagen besagen, die HABERLANDT bei *Ruta graveolens* bis zum Eintritt einer Krümmung verstreichen sah? Vorläufig müssen HABERLANDTs Kälteversuche also als unwiderlegt gelten.

Schliesslich möchte ich noch auf einen gelegentlichen Versuch HABERLANDTs mit Prolifikationen von *Caulerpa* (Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Klasse Bd. 115 S. 577—98) hinweisen. Hier blieb bei einem Ästchen, das infolge Lichtmangels entstärkt war, die geotropische Reaktion aus, während sie bei normalen, stärkeführenden Ästen eintrat. Als ich vor etwa zwei Jahren auf Veranlassung des Herrn Professor Dr. SCHWENDENER der Statolithen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

theorie näher trat, hatte ich zunächst die Absicht, festzustellen, ob sich in ähnlicher Weise in geotropisch empfindlichen Wurzeln und Stengeln eine Abnahme des Reaktionsvermögens parallel mit dem Schwinden der Statolithenstärke nachweisen liesse.

Mag es nun an der unglücklichen Wahl der Objekte, an ungünstigen Kulturbedingungen, oder anderen Gründen gelegen haben — jedenfalls ermutigten mich die Ergebnisse der ersten Versuchsreihen nicht, die Arbeit in dieser Richtung fortzusetzen. Es zeigte sich nämlich, dass bei den untersuchten Pflanzen das Wachstum zum Stillstand kam, viele Exemplare sogar abstarben, während die Statolithenstärke in vielen Partien noch vollständig intakt war. Steht man auf dem Standpunkt der Hypothese, so könnte man diese Erscheinung durch die Annahme verständlich machen, dass die Statolithenstärke — wenn ich mich so ausdrücken darf — mehr Statolith als Stärke ist, d. h. dass die Stärke ihre ursprüngliche Funktion als Reservestoff zu Gunsten der jüngeren als Perceptionsmittel, soweit eingebüsst hat, dass sie die Pflanze auch bei mangelnder Assimilation nur wenig anzugreifen vermag. Natürlich ist mit solchen Speculationen nichts gewonnen.

Resultate, die man als einigermassen stichhaltiges Argument für die Hypothese gelten lassen kann, dürften auf diesem Wege nur schwer zu erbringen sein. Wenn — im günstigsten Falle — bei vorhandener Wachstumsfähigkeit und mangelnder Stärke geotropische Krümmungen ausblieben, so würde dies von gegnerischer Seite sicher auf das Konto des unnormalen, mehr oder weniger krankhaften Zustandes gesetzt werden — und tatsächlich ist es ja auch in einem Referat Fittings (Bot. Ztg. 1904 S. 295/96) über den erwähnten Caulerpaversuch geschehen. Durch gleichzeitigen Nachweis der Empfindlichkeit so entstärkter Organe für andere, (z. B. Licht-) Reize, könnte zwar die Beweiskraft der Versuche erhöht werden, immer aber bliebe es misslich, dass die Beweisführung, wie alle experimentellen Stützen der Theorie — mit Ausnahme der Schüttelversuche — auf dem „Ausbleiben“ von Krümmungen basiert.

Denkbar ist es freilich andererseits auch, dass es gelingt, Pflanzen zu entstärken, ohne ihnen die geotropische Reaktionsfähigkeit zu nehmen. Ein derartiges Resultat würde dann mit einem Schlage das ganze Gebäude der Statolithentheorie für immer zerstören.

Ich habe, wenn es mir auch nicht gelang, auf diesem Wege zu einem befriedigenden Resultat in diesem oder jenem Sinne zu kommen, doch wenigstens die Bedingungen eines solchen, die in dem einen oder anderen Falle erfüllt werden müssten, kurz andeuten wollen.

Dagegen glückte es mir, mit Hilfe anderer Methoden ein Ar-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gument für die Hypothese zu finden, das auf dem Eintritt von Krümmungen beruht, die ohne die Erklärung der Statolithentheorie nicht verständlich wären.

Erfolge der intermittierenden Exposition.

Auf S. 176 ist gezeigt worden, dass es möglich ist, eine einmal vorhandene, einseitige Lagerung der Stärke eine Zeit lang zu bewahren, obwohl man das Objekt gleiche Zeiträume in der ursprünglichen und der um 180° verschiedenen Horizontallage dem Einfluss der Schwerkraft aussetzt, wenn nur die Einzelexpositionen möglichst kurz gewählt sind. Vermitteln nun wirklich die Stärkekörner die Reizperception, so würde also bei dieser Versuchsanordnung nur eine einseitige Reizung zustande kommen können, so lange die ursprüngliche Lage gewahrt bleibt: nämlich nur im Sinne der ursprünglichen Exposition, da die Gegenseite, obwohl sie während der Dauer des Intermittierens in Summa genau ebensolange die physikalisch untere ist, nicht von der Stärke berührt wird. Es kommt nun darauf an, eine solche Anordnung des Experimentes zu treffen, dass die nach der Statolithenhypothese geforderte Reizung sich in sichtbaren Krümmungen kundgibt.

Die geschilderte Versuchsanordnung verlangt, dass am Beginn des Intermittierens die Stärke einer Längswand in allen Zellen glatt und gleichmässig anliegt. Um diesen Zustand zu erreichen, muss man die Organe längere Zeit horizontal legen. Zeiträume, die bei sensiblen Objekten (und nur solche kommen in Frage) die Präsentationszeit erreichen oder auch überschreiten, also für sich allein genügen würden, um eine Nachkrümmung hervorzurufen. Man kann nun dies Krümmungsbestreben dadurch kompensieren, dass man vor die längere Horizontalexposition noch eine genau ebensolange in entgegengesetzter Richtung einschaltet, so dass sich die Vorgänge etwa so abspielen (vgl. Fig. 4):

In der Ruhelage (O) befinden sich die Stärkekörner auf einer Querwand. Sie wandern bei der ersten Exposition (1) auf die physikalisch untere Wand b der Statocyste und haben sich dort z. B. nach 12 Minuten in vollständig gleichmässiger Schicht verteilt. Nach diesen 12 Minuten wird das Organ und mit ihm die Statocyste um 180° gedreht. Die Stärke wandert nun von der jetzt oben befindlichen Wand b auf die jetzt untere Wand a und hat sich dieser in 12 Minuten ebenfalls gleichmässig angelagert (2). Da nun Fitting gezeigt hat, dass sich zwei gleichlange Reizungen an zwei um 180° verschiedenen Flanken vollständig kompensieren, wenn die Reizzeit

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Präsentationszeit nicht bedeutend überschreitet, (was bei 12 Minuten gewöhnlich nicht der Fall ist), so ist am Ende der zweiten Reizung der gewünschte Zustand erreicht: Einseitige Lagerung der Stärke ohne gleichzeitiges Krümmungsbestreben.

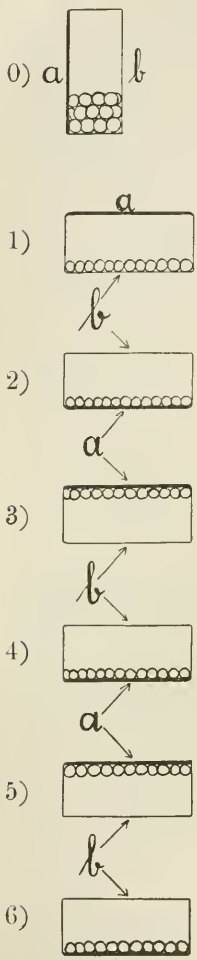


Fig. 4.

Nun beginnt das Intermittieren mit einer Dauer der Einzelexpositionen von z. B. 10 Sekunden, d. h. es wird 10 Sekunden die Wand b (3), 10 Sekunden die Wand a (4), dann wieder b (5), dann wieder a (6), u. s. f. die physikalisch untere Seite sein.

Ein Druck der Stärke auf eine Hautschicht kann nur zustandekommen, wenn die Wand a die untere ist (in den Stadien 4, 6 u. s. f.)

Ist das Organ sensibel genug und bleibt die Stärke lange genug auf der Wand a liegen, muss eine Krümmung im Sinne der zweiten Reizung eintreten, obwohl die Wand a in Summa genau so lange die physikalisch untere war, als b, nämlich 12 Minuten + n · 10 Sekunden. Nun bleibt nach S. 176 die Stärke 20—30 Minuten auf der betreffenden Wand; da diese nur etwa die Hälfte der Zeit[1]) die untere ist, kann in günstigen Fällen der Überschuss an Reizzeit nur etwa 8 bis 12 Minuten betragen. Die Seite a wird also in unserem Beispiel im ganzen etwa 20—22, die Seite b nur 12 Minuten gereizt werden. Nach längeren orientierenden Vorversuchen mit Hypocotylen von *Ricinus*, *Helianthus* und Epicotylen von *Vicia faba*, die sich ihrer Trägkeit wegen wenig eigneten, fand ich in den Wurzeln von *Lepidium sativum* ein hinreichend sensibles Objekt, das, auf Gelatine in Petrischalen in der S. 164 beschriebenen Weise kultiviert, auch recht bequem zu handhaben war und fast durchweg die nach der Hypothese zu erwartenden Resultate lieferte.

Beispiel 1. Zwei Schalen (bezeichnen wir sie als + - und — - Schale) mit zusammen 15 Pflänzchen, deren Wurzellänge zirka 2,5—3,0 *cm* betrug, wurden auf einer Holzscheibe befestigt, und diese equilibriert. Von 9^{32} bis 9^{47}, d. h. 15 Minuten wurde die Scheibe (s. Skizze 5, I)

1) Genau genommen, etwas weniger; denn das Umschlagen aus der einen in die andere Lage beim Intermittieren erfordert eine Zeit von zirka 2 Sekunden = $^1/_5$ der Expositionsdauer.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

so gestellt, dass die +-Schale, von 9^{47} bis 10^{02}, ebenfalls 15 Minuten so, dass sich die —-Schale oben befand (Fig. 5, II). Zwischen 10^{03} und 10^{25} (22 Minuten) nahm die Scheibe abwechselnd je 8 Sekunden die erste und die zweite Stellung ein, wobei zwischen jeder Exposition ein Zeitraum von ca. 2 Sekunden verstrich, den die Scheibe brauchte, um von der einen in die andere Stellung umzuschlagen. 10^{25} wurde die Scheibe auf die Axe eines Klinostaten mit gewöhnlicher Drehungsgeschwindigkeit gebracht, und schon 10^{50}, 47 Minuten nach Beginn der zweiten Exposition, waren die ersten Spuren einer Krümmung in ihrem Sinne (von — zu +) zu erkennen. Die Krümmung nahm in der folgenden Zeit rasch zu, bis sich 11^{30} alle

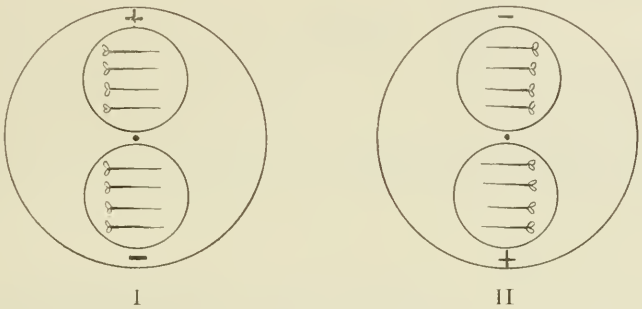


Fig. 5.

Exemplare deutlich gekrümmt hatten (um etwa 25—30°). Diese Krümmung hielt dann mehrere Stunden an.

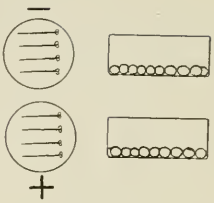
Um die Möglichkeit auszuschliessen, dass etwa eine kleine, unkontrollierbare Unregelmässigkeit im Gange des Apparates oder des Klinostaten für die Krümmungen verantwortlich sei, wurde in den meisten der folgenden Versuche die Vorsicht angewandt, die eine der Schalen nach der zweiten Exposition, also im Moment vor dem Intermittieren, um 180° zu drehen. Dann mussten die Krümmungen in den Schalen in entgegengesetzter Richtung eintreten.

Beispiel 2. Zwei Kulturen mit je 10 Exemplaren. Wurzellänge ca. 3 *cm*, Temperatur 24° C.

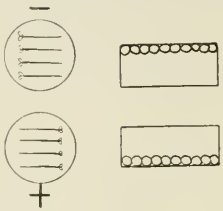
9^{40} / 9^{55} } 15 Minuten + oben

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

9^{55} / 10^{10} } 15 Minuten — oben



Jetzt wurde die oben befindliche — -Schale auf der Scheibe um 180° gedreht:



so dass die Stärke die in der Skizze angedeutete Lage einnahm.

10^{10} / 10^{30} } 20 Minuten intermittierende Exposition je 10 Sekunden;

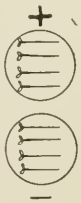
Am Klinostaten	10^{30}	
	10^{40}	deutlicher Beginn der erwarteten Krümmung (nach aussen) bei allen Exemplaren.
	11^{05}	Krümmung verstärkt,
	11^{30}	„ „
	12^{00}	„ noch in der gleichen Stärke
	12^{30}	Schluss des Versuches.

Um auch eine etwaige, begünstigende Wirkung der kleinen Centrifugalkräfte, die beim Umschlagen aus der einen in die andere Lage wirksam sind, auszuschliessen, liess ich bei einer Anzahl von Versuchen die Krümmung nach innen, also einer eventl. Centrifugalwirkung entgegengesetzt, erfolgen. Dies war leicht zu erreichen, indem nach der zweiten längeren Exposition nicht, wie in Beispiel 2 die obere, sondern die untere Schale um 180° gedreht wurde.

Beispiel 3.

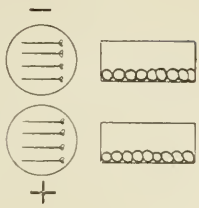
18 Exemplare, Wurzellänge 2—3 *cm*, Temperatur 24° C.

8^{08} / 8^{23} } 15 Minuten + oben

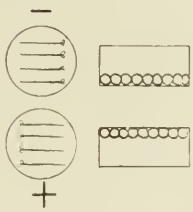


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

8^{23} / 8^{38} } 15 Minuten — oben



8^{38} die + - Schale gedreht.



8^{38} / 9^{00} } 22 Minuten intermittierend exponiert je 9 Sekunden,

Am Klinostaten { 9^{20} Erster Beginn der Krümmung bei einigen Exemplaren nach innen.
9^{40} Krümmung nach innen bei allen 18 deutlich.

In derselben Weise, wie in Beispiel 2 und 3 angegeben, wurden eine grössere Zahl von Versuchen ausgeführt, bei denen sowohl die Zeit der längeren, als der kürzeren Expositionen variiert wurde, wie folgende Tabelle 2 (S. 184) zeigt.

Hieraus ersieht man, dass im Grossen und Ganzen die Experimente für HABERLANDTs Hypothese sehr günstig ausfielen. Für das negative Ergebnis von No. 9 der Tabelle habe ich keine bestimmte Erklärung; möglich ist es vielleicht, dass irgend welche störenden Einflüsse während der Kultur das Ausbleiben der Krümmung verschuldet haben. Bei No. 15 betrug die Dauer der langen Expositionen nur 9 Minuten. In dieser Zeit kann zwar der grösste Teil der Stärke auf die physikalisch unteren Wände fallen, sie genügt jedoch nicht, um eine so vollständige und glatte Anlagerung zu ermöglichen, wie sie für das Gelingen der Versuche nötig ist; denn die gleichmässige Verteilung der Stärke auf alle Wände kann dann zu schnell erfolgen. Sie wird ausserdem begünstigt durch die grössere Dauer der Einzelexpositionen. Vielleicht ist auch das Ergebnis von No. 14 und der späte Eintritt der Krümmung bei No. 13, (die übrigens nur schwach war) so zu erklären.

In den bisherigen Versuchen waren die Einzelexpositionen beim Intermittieren fast genau gleich. Der Unterschied betrug höchstens $^1/_3$ Sekunde; d. h. nur $^1/_{30}$ einer Exposition von 10 Sekunden. Dass dieser Fehler bei der kurzen Dauer des Intermittierens (durch-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tabelle 2.

Lfd Nummer	Einzeldauer der langen Expositionen Minuten	Einzeldauer der kurzen Expositionen Sekunden	Gesamtdauer des Intermittierens Minuten	Zahl der zum Versuch verwandten Exemplare	Zahl der gekrümmten Exemplare	Eintritt der Krümmung nach Minuten	Temperatur in Celsius
1	17,0	8	23	13	11	50	23,5
2	16,0	8	24	(cr. 12)	(cr. 9—10)	50	23,0
3	16,0	10	26	14	12	60	29,5
4	16,0	10	23	18	18	75	19,0
5	15,5	8	22	15	14	60	23,0
6	15,0	9	22	18	18	45	24,0
7	15,0	10	20	20	20	45	24,0
8	15,0	10	21	14	14	40	23,0
9	15,0	9	22	11	Keine Krümmung		23,0
10	15,0	13	22	16	14	55	22,5
11	14,5	12	20	(cr. 14)	Nur schwache Krümmung bei etwa der Hälfte		
12	13,5	10	21	14	14	60	20,0
13	11,0	24	40	19	9	90	17,0
14	11,0	17	30	17	Keine Krümmung		21,0
15	9,0	19	30	16	„	„	19,5

schnittlich etwa 25 Minuten) keinen nennenswerten Einfluss auf das Versuchsergebnis ausüben konnte, war von vornherein zu erwarten. Durch die in Beispiel 2 und 3 angegebene Versuchsanordnung hätte überdies ein solcher Einfluss durch das Ausbleiben der Krümmung in einer Schale entdeckt werden müssen. Derartiges war nie zu beobachten. In allen Fällen, in denen eine Krümmung auftrat, geschah es gleichschnell und gleich intensiv in beiden Schalen. Hierdurch wurde ich veranlasst, festzustellen, wie gross etwa der Unterschied sein musste, um in der beim Intermittieren weniger begünstigten Schale das Zustandekommen einer Krümmung zu verhindern.

Betrug der Unterschied der Einzelexpositionen ungefähr $^3/_4$ Sekunden, so trat noch die Krümmung bei den weniger begünstigten Exemplaren in der gleichen Weise ein, wie in den in der Tabelle mitgeteilten Versuchen.

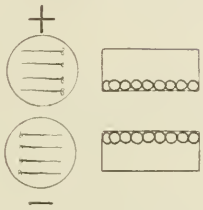
Beispiel 4. Lepidiumwurzeln. Dauer der Einzelexpositionen beim Intermittieren $8^1/_2$ und $9^1/_4$ Sekunden. (Verhältnis 1 : 1,09) In der + - Schale 5, in der — - Schale 6 Exemplare.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

12^{12} | 12^{29} | 17 Minuten — oben

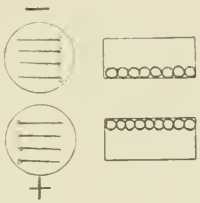
12^{29} | 12^{46} | 17 Minuten + oben

12^{46} die — - Schale gedreht:



In dieser Lage dauerten beim Intermittieren die Expositionen $9^1/_4$ Sekunden.

In der entgegengesetzten:



(— oben) nur $8^1/_2$ Sekunden.

12^{46} | 1^{10} | 24 Minuten intermittierend exponiert

1^{10} | 1^{40} | langsame Klinostatendrehung

1^{40} war in beiden Schalen der deutliche Beginn einer Krümmung nach innen zu konstatieren.

In diesem Versuch war während des Intermittierens bei den Exemplaren der — - Schale die Wand, der die Statolithen anlagen, kürzere Zeit die physikalisch untere als die stärkefreie Wand b. Trotzdem wurde nur die Wand, der die Statolithen anlagen, geotropisch gereizt, wie die auftretende Krümmung bewies.

Dagegen blieben in einem Versuch, in dem die Einzelexpositionen 7 und 8 Sekunden betrugen (Verhältnis 1 : 1,14) und das Intermittieren 31 Minuten währte, die Exemplare der weniger begünstigten Schale sämtlich gerade, während bei den übrigen die Krümmung wie gewöhnlich nach etwa 50 Minuten eintrat. Das gleiche Resultat erhielt ich, wenn die Expositionen 9 und 11,5 Sekunden (Verhältnis 1 : 1,28) und wenn sie 8 und 11 Sekunden (Verhältnis 1 : 1,33) betrugen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Als letztes Beispiel dieser Reihe sei noch ein Versuch genannt, in dem sich die Expositionszeiten beim Intermittieren fast wie 1 : 2 verhielten.

Beispiel 5. + - Schale mit 4, — - Schale mit 5 Exemplaren.

8^{56} / 9^{13} } 17 Minuten + oben

9^{13} / 9^{30} } 17 Minuten — oben

9^{30} + - Schale gedreht,

9^{30} / 9^{51} } 21 Minuten intermittierende Exposition; es dauerten die Einzelexpositionen in der in der folgenden Skizze unter I angegebenen Stellung etwa 6,5 Sekunden, in II (+ oben) etwa 3,3 Sekunden.

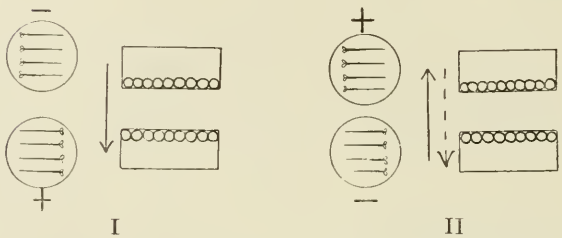


Fig. 6. Die ausgezogenen Pfeile geben die Richtung der Schwerkraft während der längeren, der gestrichelte während der kürzeren Exposition an.

9^{51} / 10^{15} } Drehung am Klinostaten

10^{15} waren von den 5 Exemplaren der — - Schale 4 nach innen, in der + - Schale von 4 Exemplaren 2 nach aussen gekrümmt, die übrigen gerade.

In diesem Versuch war der Zeitüberschuss der längeren Expositionen gross genug, um in den Exemplaren der + - Schale ein Überwandern der Stärke von der ursprünglichen Seite, die nur 3,3 Sekunden die physikalisch untere war, auf die Gegenseite, die es 6,5 Sekunden war, zu ermöglichen. In den vorher angeführten Versuchen genügte der Zeitüberschuss zwar, um die Stärke bald aus ihrer ursprünglichen Lage zu entfernen, konnte aber, da er in diesen Versuchen viel kleiner war als in Beispiel 5, bei der kaum halbstündigen Dauer des Intermittierens nicht die Überwanderung einer genügenden Zahl von Statolithen an die Gegenwand hervorrufen und so auch keine Krümmung in entgegengesetztem Sinne auslösen.

Wie man sieht, stimmen alle diese Ergebnisse auf das beste mit der Statolithenhypothese überein. Doch schien es mir geboten, um

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

möglichste Eindeutigkeit der Versuche zu erreichen, eine Anzahl Kontrollversuche anzustellen.

Erstens musste festgestellt werden, ob nicht etwa schon als Folge der ersten beiden längeren Expositionen Krümmungen im Sinne der zweiten auftreten; zweitens schien es mir wünschenswert, zu ermitteln, ob auch bei längerer Dauer der Expositionen beim Intermittieren Krümmungen zustande kämen.

Die erste Feststellung war deshalb besonders nötig, weil DARWIN und PERTZ (1894 und 1902) bei abwechselnder Gegenreizung (gewöhnl. je 30 Minuten) oscillierende Krümmungen erst im Sinne der ersten, dann der zweiten beobachtet hatten und FITTING ihre Ergebnisse bestätigte. Die von mir in den geschilderten Versuchen angewandten Expositionszeiten betrugen zwar gewöhnlich nur etwa 15 Minuten. Immerhin wäre das Auftreten einer ähnlichen Erscheinung denkbar gewesen und hätte vielleicht die Möglichkeit einer anderen Erklärung der in meinen Versuchen aufgetretenen Krümmungen gegeben.

Die Kontrollversuche zeigten aber keine derartigen Oscillationen. Ich teile einige von ihnen mit.

1) 8 Exemplare *Lepidium*. Dauer der Expositionen 13 Minuten.

3^{25}, 3^{38} } 13 Minuten + oben

3^{38}, 3^{51} } 13 Minuten — oben

von 3^{51} ab Klinostatendrehung

4^{25} bei 1—2 Exemplaren Beginn einer Krümmung im Sinne der ersten Exposition.

5^{00} bei 5—6 Exemplaren schwache Krümmungen im selben Sinne.

6^{10} bei 7 Exemplaren ziemlich deutliche Krümmungen im selben Sinne.

2) 14 Exemplare. Dauer der Expositionen je 15 Minuten.

6^{13}, 6^{28} } 15 Minuten + oben,

6^{28}, 6^{43} } 15 Minuten — oben

von 6^{43} an Klinostatendrehung.

7^{00} Noch alles gerade.

7^{30} Erste Spuren einer Krümmung von + zu —, also im Sinne der ersten Exposition, bei einigen Exemplaren.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

8^{25} Krümmung bei einigen etwas verstärkt, einzelne gerade.

3) Dauer der Expositionen 14 Minuten, 6 Exemplare.

11^{13} / 11^{27} } 14 Minuten + oben

11^{27} / 11^{41} } 14 Minuten — oben,

von 11^{41} ab Klinostatendrehung,

12^{30} gerade,

1^{00} Beginn einer Krümmung im Sinne der ersten Exposition.

1^{30} Krümmung verstärkt.

Diese Versuche zeigen, dass eine Krümmung im Sinne der zweiten Exposition nicht auftrat, sondern nur schwache Krümmungen im Sinne der ersten Ein Oscillieren, ähnlich wie es DARWIN und PERTZ beobachten konnten, findet hier also bei der angewandten Reizdauer nicht statt. In einigen weiteren Versuchen, in denen die erste Exposition etwas kürzer währte als die zweite, traten (aber nur zum Teil) noch schwache Krümmungen ein, wenn z. B. die

erste 12 Minuten, die zweite 15 Minuten
oder die „ 15 „ „ „ 18 „

dauerte, und noch bei einem Verhältnis von 15 : 21 blieben Krümmungen im Sinne der zweiten Reizung aus.

Es scheint mir deshalb also ausgeschlossen, dass die in den Versuchen auf Seite 180—185 beschriebenen Krümmungen eine Folge der längeren Anfangsexpositionen sind.

Dass die Krümmungen nicht so sicher eintreten, wenn die Dauer der Einzelexpositionen beim Intermittieren vergrössert wird, zeigte schon No. 13—15 in Tabelle 2 (S. 184).

Einige Versuche, in denen die Dauer der ersten, längeren Expositionen 14 oder 15, die der kürzeren Expositionen beim Intermittieren 3—4 Minuten betrug, hatten ebenfalls keine Krümmung zur Folge. Nach der Statolithentheorie ist dies zu erwarten, denn in 3—4 Minuten kann schon ein Teil der Stärke auf die Gegenwand gleiten; zum mindesten aber haben sich alle Körner von ihrer ursprünglichen Wand abgelöst. Das Haftenbleiben der Statolithen an der ursprünglichen Wand war aber, wie erinnerlich, der springende Punkt der Versuche, und nur, wenn diese Bedingung erfüllt ist, kommt eine Krümmung zustande.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Versuche mit schneller Klinostatendrehung.

Zu dem gleichen Resultat, zu dem die Versuche mit intermittierender Exposition führten, musste man auch mit Hilfe gleichmässiger, schneller Drehung um eine horizontale Axe gelangen. Ist nämlich durch die „Vorbehandlung", wie ich die beiden längeren Expositionen in inversen Horizontallagen kurz nennen möchte, die Stärke auf eine Längswand gebracht, ohne dass zugleich ein Krümmungsbestreben im Sinne der zweiten Exposition ausgelöst wird (cf. S. 180), so bleibt die Stärke an dieser Stelle eine Zeitlang liegen, wenn die Pflanzen mit hinreichender Schnelligkeit am Klinostaten rotieren (cf. S. 175).

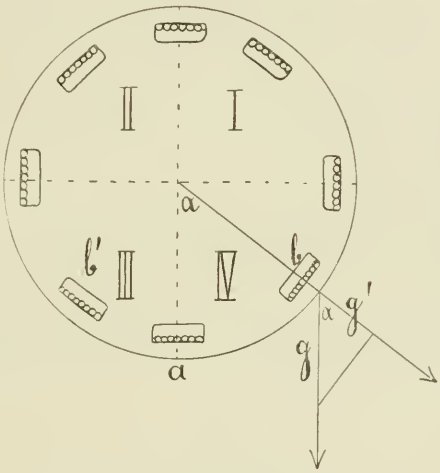


Fig. 7. Erklärung im Text.

Hier gestalten sich die Druckverhältnisse der Stärke ein wenig komplizierter. In nebenstehender Figur sind eine Anzahl der Stellungen, die die Statocyste mit der einseitig gelagerten Stärke auf ihrer Kreisbahn annimmt, festgehalten.

Man erkennt ohne weiteres, dass eine Druckwirkung der Statolithen auf die Wand, der sie angelagert sind, überhaupt nur in den unteren Quadranten III und IV möglich ist. Die ganze Intensität der Schwerkraft kommt nur in der Stellung a zur Geltung, in der die betreffende Längswand eine horizontale Lage hat, in jeder anderen Stellung b, b' nur ein Bruchteil. Dieser Teil ist, wenn man die Ablenkung der Statocyste von der Lage a mit α bezeichnet: $g' = g \cos \alpha$. Der Druck auf die Wand beginnt im III. Quadranten mit dem Werte 0 und steigt bis g, um dann im IV. wieder bis 0 zu fallen. Auf eine genaue Bestimmung der Summe dieser Kräfte will

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ich hier, um nicht zur Infinitesimalrechnung greifen zu müssen, verzichten. Auch ohne die Kenntnis eines bestimmten Wertes, wird man einsehen, dass ein nennenswerter einseitiger Druck der Stärke trotz gleichmässiger Rotation am Klinostaten eintreten muss, natürlich — um es noch einmal zu sagen — unter der Voraussetzung, dass die Stärke die in der Figur angedeutete Lage beibehält, was (cf. S. 175) 20—30 Minuten tatsächlich der Fall ist.

Als Versuchsmaterial verwandte ich hier hauptsächlich *Capsella bursa pastoris* (cf. S. 163). Sowohl die Präsentationszeit als die Wanderzeit der Stärke sind hier kleiner als bei *Lepidium*. Es genügten schon 6—7 Minuten, um die Stärke einer Längswand anzulagern.

Beispiel 1

20 *Capsella*. Temperatur 23° C.

Sie kamen

von 10^{26} bis 10^{33} } 7 Minuten in die erste Horizontallage,

von 10^{33} bis 10^{40} } 7 Minuten in die zweite (inverse) Horizontallage,

von 10^{40} bis 11^{35} } 55 Minuten rotierten sie am Uhrwerk mit einer Drehungsgeschwindigkeit von 7 Sekunden.

Schon 11^{35} zeigten 19 Exemplare im Sinne der zweiten Horizontallage eine deutliche Krümmung, die in der nächsten Viertelstunde (am Klinostaten) noch rasch zunahm.

Beispiel 2.

20 *Capsella*. Temperatur 22° C.

10^{39} 10^{45} } 6 Minuten erste Horizontallage.

10^{45} 10^{51} } 6 Minuten zweite Horizontallage.

10^{51} 11^{45} } 54 Minuten Rotation (Dauer einer Drehung 7 Sekunden).

11^{16} Schon einige im erwarteten Sinne gekrümmt.

11^{45} 19 von 20 deutlich im Sinne der zweiten Horizontallage gekrümmt.

Beispiel 3.

18 *Capsella*. Temperatur 22° C.

11^{31} 11^{37} } 6 Minuten erste Horizontallage.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

11^{37} / 11^{43} } 6 Minuten zweite Horizontallage.

11^{43} / 12^{15} } 28 Minuten Rotation (Drehungsdauer 8 Sekunden).

am Klinostaten:

12^{15} Schon einige im Sinne der zweiten Horizontallage gekrümmt.

12^{40} 16 im Sinne der zweiten Horizontallage gekrümmt.

* * *

Durch die während der Rotation wirksamen Centrifugalkräfte wurde die Krümmung nicht hervorgerufen. Sie sind an und für sich schon so klein, dass sie während der kurzen Dauer ihrer Einwirkung nicht imstande sind, Krümmungen auszulösen: Es kommen bei 7 Sekunden Drehungsdauer und einem Radius von 10 *cm* eine Centrifugalkraft von 0,008 *g*, bei 8 Sekunden und 10 *cm* nur von 0,006 *g* in Betracht, die in den Versuchen durchschnittlich 40 Minuten wirksam waren. Zudem krümmten sich die Pflanzen, obwohl sie in verschiedener Entfernung vom Rotationscentrum (2—10 *cm*) befestigt waren, gleich schnell und stark. Ferner war immer eine Anzahl so orientiert, dass die Krümmungen zum Teil senkrecht, zum Teil entgegengesetzt zur Wirkung der Centrifugalkraft auftraten.

* * *

Sowohl die Versuche mit intermittierender Exposition, als mit gleichmässiger Rotation haben gezeigt, dass unter Verhältnissen Krümmungen auftreten, bei denen sie nach unseren bisherigen Kenntnissen nicht zu erwarten waren; nur die Statolithenhypothese gibt uns hinlängliche Aufklärung. Was kann man aber von einer naturwissenschaftlichen Hypothese mehr verlangen, als dass fremdartige Erscheinungen, deren Möglichkeit man aus ihr deduciert, sich tatsächlich durch das Experiment nachweisen lassen? Ich glaube daher, in den mitgeteilten Versuchen ein starkes Argument zu ihren Gunsten sehen zu müssen; dies um so mehr, als es sich hier um den Eintritt von Krümmungen handelt, nicht, wie bei vielen der bisher vorgebrachten Argumente, um ein Ausbleiben.

* * *

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Im Gegensatz zu den Angaben FITTINGs nimmt auch bei Kombination verschiedener Ablenkungswinkel mit der Ruhelage die Stärke die nach der Statolithenhypothese zu erwartende Lage ein.

2. Der Einwirkung der Centrifugalbeschleunigung folgt die Statolithenstärke auch bei geringerer Grösse der einwirkenden Kraft. Sie wurde untersucht von 0,13 *g* bis 9 *g*. Es zeigt sich dabei eine deutliche Coincidenz zwischen den Wanderzeiten und den von BACH ermittelten Präsentationszeiten.

3. Es gelingt mit Hilfe schneller Klinostatendrehung und intermittierender Exposition in entgegengesetzten Lagen bei kurzer Dauer der Einzelexpositionen, eine gegebene einseitige Lagerung der Stärke eine Zeit lang zu erhalten.

4. Diese Erscheinung lässt sich bei bestimmter Versuchsanordnung dazu benutzen, Krümmungen hervorzurufen, deren Auftreten ohne die Annahme der Statolithenhypothese nicht erklärbar ist.

Die Arbeit wurde November 1905 im Botanischen Institut der Königl. Universität Berlin begonnen und die Versuche im September 1907 abgeschlossen. Meinen hochverehrten Lehrern Herrn Geheimrat Professor Dr. SCHWENDENER, sowie Herrn Dr. BAUR, spreche ich für das Interesse, das sie meiner Arbeit entgegenbrachten, meinen herzlichen Dank aus.

Literaturverzeichnis.

1. BACH, H., 1907: Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Aussenbedingungen. PRINGSHEIMs Jahrb. für wiss. Botanik, Bd. 44, S. 57.
2. DARWIN, F., 1903: The statolith-theory of geotropism. Proc. of the Roy. Soc. of Ldn., Vol. 71, S. 362.
3. DARWIN, F., and PERTZ, D. F. M., 1892: On the artificial production of rhytm in plants. Ann. of Bot. VI, p. 245.
4. —, 1903: On the artificial production of rhytm in plants. Ann. of Bot. XVII, p. 93.
5. —, 1904: Notes on the statolith-theory of geotropism. Proc. of the Roy. Soc of Ldn., Vol. 73, p. 477.
6. FITTING, H., 1904: Geotropische Untersuchungen. Vorläufige Mitteilung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXII, S. 361.
7. —, 1905: Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang, PRINGSHEIMs Jahrb f. wiss. Bot., XLI, S. 221.
8. —, 1906: Referat über Nr 13 (HABERLANDT, Caulerpa), Bot. Ztg. 64, S. 295.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

9. HABERLANDT, G., 1900: Über die Perception des geotropischen Reizes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XVIII, S. 261.
10. —, 1902: Über die Statolithenfunktion der Stärkekörner. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XX, 189.
11. —, 1903: Zur Statolithentheorie des Geotropismus. PRINGSHEIMs Jahrb. für wiss. Bot. XXXVIII, S. 447.
12. —, 1904: Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl.
13. —, 1904: Über den Geotropismus einiger Meeresalgen. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss, Wien. Math.-Nat. Kl, Bd. 115, I, S. 577.
14. —, 1905: Bemerkungen zur Statolithentheorie. PRINGSHEIMs Jahrb. für wiss. Bot., XLII, S. 321.
15. —, 1906: Statolithenstärke in den Prolificationen von *Caulerpa prolifera*. Bot. Ztg. 64, S. 360.
16. JOST, L., 1902: Die Perception des Schwerereizes in der Pflanze. Biologisches Centralblatt, Bd. XXII, S. 161.
17. —, 1904: I. Referat über Nr. 29 (PICCARD 1904). Bot. Ztg. 62, S. 209.
18. —, 1904: II. Referat über Nr. 2 (DARWIN 1903) in Bot. Ztg. 62, S. 277.
19. —, 1904: III. Referat über Nr 30 (SCHRÖDER 1904). Bot. Ztg. 62, S. 278.
20. —, 1904: IV. Referat über Nr. 5 (DARWIN und PERTZ 1904). Bot. Ztg. 62 S. 279.
21. LINSBAUER, K., 1907: Über Wachstum und Geotropismus der *Aroideen*-Luftwurzeln. Flora 97, S. 267—298.
22. NĚMEC, B., 1900: Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XVIII, S. 241.
23. —, 1901: Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. PRINGSHEIMs Jahrb. f. wiss. Bot, XXXVI, S. 80.
24. —, 1902: Die Perception des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. der Deutsch. Bot. Ges., XX, 339.
25. NOLL, F., 1902: Zur Kontroverse über den Geotropismus. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XX, S. 403.
26. —, 1903: Referat über Nr. 11 (HABERLANDT, 1903). Bot. Ztg. 61, S. 181.
27. —, 1906: Kritische Versuche zur Stärkestatolithenhypothese. Sitzungsber. der niederrh. Ges. f. Natur- und Heilkunde, 1905, 2. Hälfte (Bonn 1906).
28. PFEFFER, W., 1904: Pflanzenphysiologie II, 2. Aufl., 1904.
29. PICCARD, A., 1904: Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. PRINGSHEIMs Jahrb. f. wiss. Bot., XL, S. 94.
30. SCHRÖDER, H., 1904: Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Beihefte zum Bot. Centralbl., 16, S. 269.
31. TISCHLER, 1905: Über das Vorkommen von Statolithen bei wenig oder garnicht geotropischen Wurzeln. Flora 94, S. 1.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 26

Autor(en)/Author(s): Buder Johannes

Artikel/Article: Untersuchungen zur Statolithenhypothese. 162-193