

4. Clara Zollikofer: Über das geotropische Verhalten entstärkter Keimpflanzen und den Abbau der Stärke in Gramineen-Koleoptilen.

(Eingegangen am 22. Januar 1918).

(Vorläufige Mitteilung).

Die experimentelle Entstärkung geotropisch reizbarer Organe ist seit den Eingipsungsversuchen von NĚMEC¹⁾ verschiedentlich angestrebt worden²⁾, um den Anteil der Stärkekörner an dem Vorgang der Geoperzeption zu beleuchten. Eindeutige Resultate wurden aber nicht erzielt, da die umlagerungsfähige Stärke in Wurzeln und Stengeln sich als sehr widerstandsfähig erweist und die bisherigen Entstärkungsmethoden weitgehendste Schädigung der Versuchsobjekte nicht vermeiden konnten. An Keimpflanzen, die 1—4 Tage belichtet gewesen waren, gelang mir nun durch nachträgliche Verdunklung die Entstärkung ihrer Hypokotyle, ehe Wachstum und Reizperzeption sistiert waren, und mit solchen völlig stärkefreien, aber noch reaktionsfähigen Pflanzen führte ich eine Reihe von Versuchen aus, um ihr Verhalten gegen den Schwerereiz zu prüfen.

Als Versuchsmaterial dienten Keimpflanzen verschiedener Kompositen, deren Stärkegehalt im Hypokotyl auf die Gefäßbündelscheide beschränkt ist. Weitaus am geeignetsten erwies sich infolge seiner großen Widerstandsfähigkeit und geringen Neigung zum Etiolement *Tagetes erecta aurantiaca*. Versuche mit Keimlingen von *Dimorphotheca aurantiaca*, *Calendula officinalis grandiflora*,

1) NĚMEC, B., Ueber die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXVI., 1901.

2) Vergl. DARWIN, F., The Statolith-theory of Geotropism. Proc. Royal Soc. London, Vol. 71, 1903. — BUDER, J., Untersuchungen zur Statolithenhypothese. Diese Ber. XXVI., 1908. — RUTTEN-PEKELHARING, J. C., Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. Rec. trav. bot. néerl. VII, 1910. — NĚMEC, B., Der Geotropismus entstärkter Wurzeln. Diese Ber. XXVIII, 1910. — BLOCK, A., Ueber Stärkegehalt und Geotropismus der Wurzeln von *Lepidium sativum* usw. Beih. z. bot. Ctrlbl. 28 I, 1912. — DEWERS, F., Untersuchungen über die Verteilung der geotropischen Sensibilität an Wurzeln und Keimspitzen. Beih. z. bot. Ctrlbl. 31 I, 1914.

Helianthus annuus und *Helianthus multiflorus* ergaben nicht ganz so günstige, aber völlig gleichsinnige Resultate. Ich beschränke mich hier auf die Besprechung der Versuche mit *Tagetes*, die sich am vollständigsten durchführen ließen.

Bei Aufzucht unter dauerndem Lichtabschluß läßt sich ein Abbau der beweglichen Stärke erst nach tagelangem Wachstum der Keimlinge und auch dann bloß in geringem Maße erzielen. Die Versuchspflanzen, serienweise in rechteckigen, leicht horizontal zu legenden Tonkästen in Erde angezogen, wurden deshalb von der Keimung ab 2 bis 4 Tage hell kultiviert und dann in großen Zinkblechkästen dunkel gestellt. Eine Verdunkelung von 3 bis 4 Tagen genügte nunmehr, um die Entstärkung der Hypokotyle zu bewirken. Als Kriterium für den vollständigen Abbau der Statolithen bei der überwiegenden Mehrzahl der Versuchspflanzen galt mir das Fehlen jeglicher Stärke bei $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ der Pflanzen einer Serie, was durch Untersuchung von Längsschnitten mit Jodjodkalium bei 345 facher Vergrößerung festgestellt wurde. Schwach etiolierte Exemplare, die stets noch etwas Stärke aufwiesen, wurden vor Beginn des Versuchs entfernt. Dieses Material konnte nun auf seine Reaktionsfähigkeit hin geprüft werden. Das Wachstum wurde kontrolliert, indem die an ihrer oberen Grenze mit Tusche markierten Hypokotyle mit dem Horizontalmikroskop zu Anfang und Ende des Versuchs gemessen und so der Zuwachs während dieser Zeit ermittelt wurde. Um auch geringfügigste Krümmungen noch mit Sicherheit feststellen zu können, befestigte ich feine Glasnadeln am oberen Ende des Hypokotyls mit einem Tröpfchen Gipsbrei. Zur geotropischen Reizung wurden die so vorbereiteten Pflanzen durch einfaches Umlegen im Dunkelkasten während 24 Stunden in Horizontallage exponiert. Ich wählte die Reizdauer so lange, weil bei der unvermeidlichen Schwächung der Versuchspflanzen der Reaktionsverlauf beträchtlich verlangsamt war. Nach Beendigung des Versuchs wurde jeweilen der Stärkegehalt sämtlicher Pflanzen festgestellt.

Zunächst führte ich eine Anzahl Versuche aus, in denen das entstärkte Material lediglich geotropisch gereizt wurde. Das Ergebnis war, daß die Pflanzen, trotzdem sie in ihrer Mehrzahl noch ein durchschnittlich nicht unbeträchtliches Längenwachstum aufwiesen, zum großen Teil nicht mehr auf den Schwerereiz reagierten. Die sofortige Untersuchung ergab bei allen nicht gekrümmten Keimstengeln vollständiges Fehlen von Stärke. Diejenigen Exemplare aber, die sich geotropisch gekrümmt hatten, besaßen noch Reste von deutlich beweglicher Stärke.

In den wenigen Fällen, wo solche nicht nachweisbar war, zeigten in manchen Scheidenzellen die Chloroplasten die Lagerung an den physikalisch unteren Längswänden, welche von den Statolithen zu erwarten gewesen wäre. Das dürfte darauf hindeuten, daß ihre Umlagerung noch vor dem Abbau der letzten Stärkereste eingetreten, dieser somit erst im Verlauf der geotropischen Reizung erfolgt war.

Ob dies Ergebnis mit Recht zugunsten der Statolithentheorie zu deuten ist, ließ sich aber erst entscheiden nach Beantwortung der Frage, wie weit die auch bei diesem Entstärkungsverfahren nicht ganz zu umgehende Schädigung der Versuchspflanzen reicht. Ich untersuchte zunächst ihr Verhalten nach Wiederbelichtung. Von zwei gleich alten und gleichzeitig entstärkten und geotropisch gereizten Serien brachte ich nach Beendigung der Exposition die eine ins Gewächshaus, wo sie unter normalen Bedingungen weiterkultiviert wurde, während ich die Kontrollserie auf ihren Stärkegehalt hin untersuchte. Die ungekrümmten Kontrollpflanzen erwiesen sich in allen Fällen als stärkefrei; dasselbe dürfte somit auch für die weiter zu kultivierenden Serien angenommen werden. Diese reagierten nach $1\frac{1}{2}$ —2 Tagen bereits wieder kräftig auf erneute geotropische Reizung und besaßen zu dieser Zeit reichliche Mengen neugebildeter, noch kleiner, aber gut beweglicher Stärkekörner. Auf eine tiefgreifende Schädigung der Pflanzen durch den Lichtentzug war daraus nicht zu schließen. Doch konnte der Verlauf ihres Wachstums vom Tage der Verdunkelung ab einen weiteren Maßstab für den Grad ihrer Schwächung bieten. Ich führte die Messung der täglichen Zuwachsgrößen durch, einerseits vom Tage der Verdunkelung bis zur ersten geotropischen Reizung, andererseits vom Punkt der vollständigen Entstärkung bis zur zweiten Reizung, nach Regeneration der Stärke in wiederbelichteten Keimlingen. Im ersten Fall stellte sich der durchschnittliche tägliche Zuwachs der verdunkelten Pflanzen in Mikrometerteilstrichen (1 Teilstrich = 0,079 mm) folgendermaßen:

1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag
			(geotrop. Reizung)
21,8	7,4	3,5	5,0

gegenüber im Mittel 20 Teilstrichen bei einer hell weiterkultivierten Kontrollserie. Im zweiten Fall, an entstärkten und darauf wiederbelichteten Pflanzen fand ich folgende Durchschnittswerte:

Tag der	Wiederbelichtung			
1. geotr. Reizung	1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag
				(2. geotr. Reizg.)
3,7	2,4	3,3	3,5	10,7

Den tiefsten Punkt erreichte die Wachstumsfähigkeit also am 1. Tage der Wiederbelichtung, wo der Zuwachs bei manchen Exemplaren vorübergehend auf Null herabsank. Im ganzen ließ aber der Rückgang nicht auf eine so starke Schädigung schließen, daß daraus allein das Ausbleiben der geotropischen Reaktion erklärt werden konnte.

Sollte dieses mit Sicherheit auf das Fehlen der Statolithenstärke zurückgeführt werden, so war jedoch noch der Nachweis zu erbringen, daß das Protoplasma nicht etwa seine Sensibilität eingebüßt hatte, sondern gegen andere Reize mittlerer Intensität noch empfindlich war. Dazu dienten Parallelversuche, bei denen jeweilen von zwei Serien gleichaltriger und gleichzeitig entstärkter Pflanzen die eine Serie in der bisherigen Weise *geotropisch*, die andere dagegen im kohlenstofffreien Raum *phototropisch* gereizt wurde, indem sie mit einer Schale konzentrierter Kalilauge unter eine luftdicht schließende Glasglocke gebracht und das Ganze durch Ueberstülpen eines phototropischen Kastens mit kreisförmiger Oeffnung einseitiger Tagesbeleuchtung ausgesetzt wurde. In Tabelle 1 sei ein Beispiel aus diesen Versuchen angeführt. Krümmungen bis zu 20° sind als schwach bezeichnet, solche von $20-50^\circ$ als mäßig, über 50° als stark. Der Zuwachs bedeutet die Verlängerung der Mittellinie.

Bei allen noch wachstumsfähigen Pflanzen liegt eine mehr oder weniger kräftige phototropische Krümmung vor, während die geotropische Krümmung bei der Schwesterreihe ausblieb, soweit die Keimlinge völlig entstärkt waren. (Nr. 8 und 10 zeigten ihre stärkefreien Chloroplasten teilweise gleich Statolithen verlagert, woraus, wie oben erwähnt, auf deren Stärkegehalt zu Beginn der Reizung zu schließen war. Schwache Krümmungen ohne meßbare Verlängerung der Mittellinie, wie bei Nr. 16, traten auch bei phototropischer Reizung wiederholt auf.) Dieses an einer größeren Reihe von Versuchen übereinstimmend erhaltene Resultat bestätigte sich ebenfalls, wenn ich entstärkte Keimlinge nach 24 stündiger, erfolgloser geotropischer Reizung nunmehr im kohlenstofffreien Raum einseitiger Belichtung aussetzte: annähernd alle Pflanzen, die weiteren Zuwachs aufwiesen, reagierten noch auf den Lichtreiz, obgleich durch den verlängerten Hungerzustand die Reizempfindlichkeit des Protoplasmas ja weiter herabgesetzt sein mußte als zur Zeit der geotropischen Exposition.

Es bestand allerdings die Möglichkeit, daß das Licht als tonischer Faktor die geschwächte Sensibilität der ent-

Tabelle 1.

Tagetes crecta.

Geotropische und phototropische Reizung nach Entstärkung.

24. VIII. Aussaat. 1. IX. Verdunkelt. 4. IX. Kontrollen stärkefrei.

4.—5. IX. Geotropische, bzw. phototrop. Reizung.

Die mit * bezeichneten Pflanzen waren schwach etioliert.

Wert eines Teilstrichs 0,079 mm.

Geotropische Reizung					Phototropische Reizung				
Nr.	Hypokotyl- länge mm	Zu- wachs- in 24 Std. Teil- striche	Krüm- mung	Stärke- gehalt	Nr.	Hypokotyl- länge mm	Zu- wachs in 24 Std. Teil- striche	Krüm- mung	Stärke- gehalt
1	13	1	—	0	1	14	8	schwach	0
2	11	2	—	0	2	14	6	mäßig	0
3	12	5	—	0	3	16	6	schwach	0
4	9	3	—	0	4	9	2	„	0
5	13	4	—	0	5	14	7	mäßig	0
6	14	5	mäßig	wenig	6	16	5	schwach	0
7	14	26	mäßig	wenig	7	13	17	mäßig	0
8	17	7	schwach	0	8	11	7	„	0
9	13	3	—	0	9	15	8	„	0
10	20	12	schwach	0	10	17	16	stark	0
11	16	6	—	0	11	12	0	—	0
12	13	4	schwach	wenig	12	16	0	—	0
13	14	7	—	0	13	15	21	mäßig	0
14	18	3	—	0	14	17	10	„	0
15	11	4	—	0	15	19	7	„	0
16	13	0	schwach	wenig	16	12	16	stark	0
17	14	3	—	0	17	20	26	„	0
18	10	0	—	0	18	20	6,5	„	0
19	10	3	—	0	19*	12	31	„	Spuren
20	13	5	—	0	20	18	9	„	0
21	10	3	—	0	21*	21	30	„	Spuren
22	11	7	—	0	22	19	10	schwach	0
23	14	2	—	0					

stärkten Keimpflanzen reaktiviert hatte, zumal in einigen Versuchen der durchschnittliche Zuwachs der geotropisch gereizten Serie unter demjenigen der phototropisch gekrümmten Kontrollpflanzen blieb. Ich nahm deshalb die geotropische Reizung im diffusen Lichte vor, indem ich die Pflanzen in horizontaler Stellung um die vertikale Achse eines kleinen Klinostaten rotierte, der in einem geräumigen, einseitig mit Glaswand versehenen Zinkblechkasten mit kohlenstofffreier Atmosphäre aufgestellt war. Die geotropische Reaktion trat bei dieser Anordnung ebenso wenig ein wie beim Dunkelversuch, und auch eine Beeinflussung der geradlinigen Wachstumsgeschwindigkeit durch das Licht war nicht festzustellen. Damit dürfte die direkte Vergleichbarkeit der ausgeführten Parallelversuche erwiesen sein, zumal bei den phototropischen Kontrollreizungen der Prozentsatz der reaktions-

fähigen Pflanzen sich auf annähernd gleicher Höhe hielt, wie derjenige der noch wachstumsfähigen bei den geotropischen Versuchen. Auch die gemessenen Zuwachsgrößen bewegten sich im allgemeinen in gleichen Grenzen, wären also mehr als ausreichend gewesen, um auch die geotropische Krümmung zu ermöglichen. Daß schon der geradlinige Zuwachs von 2 Teilstrichen dafür genügt hätte, soll in einer ausführlicheren Publikation dargelegt werden.

Der Vergleich mit den phototropisch gereizten Kontrollserien zeigte ferner, daß letzte, nicht völlig aufgelöste Stärkereste nicht etwa als Energiequelle einen merklichen Einfluß auf die Reaktion ausüben: weder die Zuwachsgröße, noch der Grad der Krümmung wiesen bei phototropisch gereizten Keimlingen irgendwelche Beziehung zu gelegentlich vorhandenen Stärkeresten auf, außer wo es sich um schwach etiolierte Exemplare handelte. Dagegen trat bei geotropischer Reizung im allgemeinen ein Zusammenhang zwischen der Menge der noch nachweisbaren Statolithenstärke, sofern es nur geringe Reste waren, und der Intensität der Krümmung zutage, wie er von DARWIN¹⁾ und BLOCK²⁾ beobachtet wurde. Bei etwas ansehnlicheren Stärkemengen wurde in meinen Versuchen infolge der langen Exposition teilweise bereits die maximale Krümmungsintensität erreicht. Als Reservestoff, der den entstärkten Keimlingen noch weiteres Wachstum ermöglichen konnte, ließ sich ein fettes Oel im Rindenparemchym feststellen, ein Beweis dafür, daß noch kein extremer Hungerzustand vorlag.

Wenn also von entstärkten Keimstengeln der Schwerereiz nicht mehr beantwortet wird, während einseitig einwirkendes Tageslicht an Kontrollpflanzen oder nachträglich sogar an den gleichen Versuchspflanzen noch deutliche tropistische Krümmungen auszulösen vermag, wenn ferner eine relativ kurze Belichtung genügt, um die Pflanzen zur Neubildung von beweglicher Stärke zu veranlassen, mit deren Auftreten erneute geotropische Reaktionsfähigkeit sofort Hand in Hand geht, so sprechen diese Ergebnisse zweifellos für eine maßgebende Beteiligung des Statolithenapparates an der Geoperzeption.

1) DARWIN, F., a. a. O.

2) BLOCK, A., a. a. O.

Einen weiteren Beitrag zum Verhalten der Statolithen lieferten Versuche mit Gramineen-Keimlingen. Bei dem erfolglosen Bemühen, diese durch nachträgliche Verdunklung zu entstärken, machte ich die Beobachtung, daß im Grundparenchym der Koleoptilenspitze, dem Orte maximaler geotropischer Empfindlichkeit, die bewegliche Stärke stets rascher resorbiert wurde, als in den Gefäßbündelscheiden von Koleoptile und Internodium. NĚMEC¹⁾ und V. GUTTENBERG²⁾ hatten im Gegensatz dazu an jungen, vermutlich noch geschlossenen Koleoptilen eine fortschreitende Längenzunahme der stärkeführenden Spitzenzone beobachtet. Angaben über das weitere Schicksal der Koleoptilenstärke aber fehlen in der Literatur. Ich suchte deshalb festzustellen, ob vielleicht der Abbau der beweglichen Stärke in der Koleoptilenspitze zeitlich mit dem Rückgang der geotropischen Empfindlichkeit zusammenfällt, und ob zwischen Dunkelkeimlingen und normal im Lichte erzogenen Pflanzen Unterschiede im Verhalten der Stärke auftreten. Die Untersuchungen wurden vorgenommen an *Sorghum vulgare* und *Hordeum vulgare*, die serienweise in Sägespänen erzogen waren, ein Teil im diffusen Tageslicht, ein anderer bei vollständigem Lichtausschluß. Um bei *Sorghum* die im Lichte sehr früh eintretende Durchbrechung der Koleoptile etwas zu verzögern und die Stärkeverteilung im geschlossenen Organ leichter beobachten zu können, erzog ich einen Teil der Pflanzen bei täglich nur zweistündiger diffuser Belichtung³⁾, nachdem es sich herausgestellt hatte, daß bei dieser Behandlung der Abbau der Stärke in ganz analoger Weise erfolgt wie bei Lichtkeimlingen. Die jüngeren Koleoptilen wurden direkt auf ihren Stärkegehalt hin untersucht. Die älteren, vermutlich nicht mehr geotropisch empfindlichen, wurden im Dunkelkasten auf 6—18 Stunden in geotropische Reizlage gebracht und dann nach kurzer Vorbehandlung in Eau de Javelle mit Jodjodkalium geprüft.

Die Versuche ergaben tatsächlich eine deutliche Gesetzmäßigkeit im Abbau der Koleoptilenstärke. Bei den Lichtkeimlingen beider untersuchten Objekte setzt nach anfänglicher Verlängerung der stärkereichen Spitzenzone entsprechend dem Wachstum der Koleoptile der Abbau schon vor dem Durchbrechen der Laubblätter ein. Er beginnt in der äußersten

1) NĚMEC, B., 1901 a. a. O. S. 125.

2) GUTTENBERG, H. VON, Ueber die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile der Gramineen. Jahrb. f. wiss. Bot. L, 1912.

3) Vergl. BATALIN, A., Ueber die Wirkung des Lichtes auf die Entwicklung der Blätter. Bot. Ztg. XXIX, 1871, S. 674 fe.

Spitze der Keimscheide und schreitet basalwärts fort; zunächst wird vorwiegend die bewegliche Stärke des Grundparenchyms aufgelöst, während die Gefäßbündelscheiden ihre Statolithen länger behalten, teilweise bis zum Erlöschen der geotropischen Reizbarkeit. Zu diesem Zeitpunkt erscheint stets die empfindliche Spitzenregion mehr oder minder weit entleert, und nur die mittleren und basalen Teile führen noch reichlich Stärke.

Anders bei den Dunkelkeimlingen. Bei *Hordeum* beginnt die Resorption der Koleoptilenstärke nach dem Durchbrechen der Laubblätter, und in größerer Ausdehnung setzt sie erst nach dem Erlöschen der geotropischen Empfindlichkeit ein. Bei *Sorghum* dagegen tritt auch nach dem Durchbrechen des ersten Laubblattes bei einer Keimlänge von 16—17 cm ein Abbau der Stärke in der Koleoptilenspitze ebensowenig ein, wie ein Verschwinden der geotropischen Reaktionsfähigkeit. Solange sich überhaupt die Keimlinge am Leben erhalten ließen, blieb der Stärkevorrat der Koleoptile unvermindert bestehen.

Es liegt also bei den Lichtkeimlingen, in geringerem Grade auch bei den Dunkelkeimlingen von *Hordeum*, ein deutlicher Parallelismus vor zwischen dem Rückgang der geotropischen Reaktionsfähigkeit und der Resorption der umlagerungsfähigen Stärke in der Koleoptilenspitze. Daß diese großen Stärkemengen, die während des maximalen Wachstums der Koleoptile nicht angegriffen, sondern sogar noch vermehrt wurden, nunmehr abgebaut werden gerade zu der Zeit, wo die geotropische Reaktionsfähigkeit schwindet, scheint entschieden für ihre Funktion im Dienste der Geoperzeption zu sprechen. Damit steht auch ihre extreme Widerstandsfähigkeit bei den Dunkelkeimlingen von *Sorghum* im Einklang. Deren Verhalten zeigt solch auffallende Uebereinstimmung mit dem der untersuchten Kompositen hinsichtlich der Resistenz der Statolithen, daß die diesbezüglichen Beobachtungen wohl von allgemeinerer Gültigkeit sein dürften. In all diesen Fällen erscheint im Dunkelkeimling die bewegliche Stärke von größter Widerstandsfähigkeit, und wird entweder gar nicht oder erst nach Tagen und in ganz beschränktem Maße angegriffen. Nach kurzer Belichtung dagegen setzt der Abbau ein, der bei den Kompositen-Keimstengeln rasch zur völligen Entstärkung, bei *Sorghum* zur normalen Entleerung der Koleoptile führt. Bei meinem Entstärkungsverfahren genügte eine minimale Belichtung von 1 Tag, bei der BATALIN'schen Methode¹⁾,

1) BATALIN, A., a. a. O.

die sich auch zur Entstärkung von *Tagetes*-Keimlingen brauchbar erwies, eine solche von 2 Stunden an 6 aufeinanderfolgenden Tagen. Die Resistenz der Statolithenstärke wird offenbar vom Licht beeinflusst und erscheint in engem Zusammenhang mit dem Etiolierungsgrad des Keimlings. Bei geringem Etiollement ist noch vollständige Entstärkung durch längere Verdunklung erreichbar; je hochgradiger aber das Etiollement, um so widerstandsfähiger zeigen sich die Statolithen. Ich möchte in ihrer leichteren Angreifbarkeit nach Belichtung eine Reizwirkung des Lichtes vermuten.

Biologisch wird ihre Resistenz im etiolierten Keimling leicht verständlich, sobald wir die Stärkescheide als statisches Organ betrachten, das der Pflanze das Durcharbeiten ans Licht erleichtern soll. Ebenso einleuchtend erscheint es, wenn bei den Gramineen der Statolithenapparat in der Koleoptilenspitze erhalten bleibt, solange die Wachstumsfähigkeit von Internodium und Koleoptile eine geotropische Orientierung überhaupt ermöglicht. Die Entleerung der letzteren aber nach dem Abschluß ihres Wachstums und der Erfüllung ihrer Funktion als Perzeptionsorgan ist für die Pflanze nunmehr eine zweckentsprechende Materialersparnis.

Für die Anregung zu diesen Untersuchungen und für sein stetes lebenswürdiges Interesse daran möchte ich Herrn Geheimrat HABERLANDT hier noch meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

Berlin, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität,
im Januar 1918.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Zollikofer Clara

Artikel/Article: [Über das geotropische Verhalten entstärkter Keimpflanzen und den Abbau der Stärke in Gramineen-Koleoptilen. 30-38](#)