

Die geotropische Reaktion in gespaltenen Stengeln.

Von

Johann Schtscherback, Odessa.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Die vorliegende Arbeit verfolgt den Zweck, zu untersuchen, welchen Anteil die einzelnen Gewebe an der geotropischen Krümmung haben, in wie weit sie etwa für sich geotropisch reagieren, und ob diese Partialreaktionen der Gesamtreaktion des ganzen Organs entsprechen. Die Methode, welche zur Beantwortung der in Rede stehenden Fragen benutzt wurde, besteht darin, die verschiedenen Gewebekomplexe eines pflanzlichen Organes zu isolieren und die geotropische Reaktion jedes der isolierten Teile zu beobachten. Daß die Deutung der auf diese Weise gefundenen Tatsachen besondere Vorsicht verlangt, wird verständlich, wenn man in Betracht zieht, daß bei jedem operativen Eingriffe pathologische Erscheinungen auftreten, welche auf den normalen Verlauf der Reaktion einen mehr oder weniger großen Einfluß haben. In der Hauptsache handelt es sich darum, die Wachstumstendenzen der sich geotropisch krümmenden Gewebe herauszufinden. In dieser Hinsicht läßt sich leicht die angeführte Methode einer Kritik unterwerfen. Es gilt zunächst, den Einfluß der Spaltung und des Entferns verschiedener Partien auf das bloße Wachstum ohne gleichzeitige Reizkrümmung zu studieren. In der ersten Serie der Versuche beschäftigte ich mich mit der Lösung dieser Frage. Bevor ich aber dazu übergehe, möchte ich zwei Worte über die Versuchstechnik sagen.

Methodik.

Die gewöhnlichen Skalpelle sind für die Spaltungen nicht brauchbar wegen der großen Dicke ihrer Klingen. Bei Benutzung dieser Skalpelle kann man die mechanische Zerrung der operierten Teile nicht vermeiden. Ich benutzte daher eine sehr feine zweischneidige Lanzette. Die kleine rhomboidale Lanzette, die bei

mikroskopischen Arbeiten häufig verwendet wird, erwies sich ebenfalls als untauglich für meine Zwecke, was aus der Ungleichmäßigkeit der bei ihrer Anwendung erhaltenen Resultate hervorgeht.

Die zu untersuchenden Objekte befanden sich in großen geschlossenen Zinnkästen, deren Boden mit Sand bedeckt war, während die Wände mit feuchtem Papier bekleidet waren. Die Mehrzahl der Versuche mit Hypokotylen von *Lupinus* wurden an den Objekten ausgeführt, die in kleine Töpfe mit Erde eingepflanzt waren. Außerdem kamen vielfach abgeschnittene Objekte zur Verwendung, die mit ihrer Basis in Glasröhren gebracht und vermittelt dieser in dem nassen Sand befestigt waren.

I. Der Einfluss der Spaltung auf die Wachstumsintensität.

Daß das Längsspalten von pflanzlichen Organen das Wachstum hemmt, darüber finden wir zerstreute Angaben bei den meisten Forschern, welche zu verschiedenen Zwecken pflanzliche Organe operierten. Es hat keinen Zweck, alle diese gelegentlichen Angaben hier zusammenzustellen. Ich möchte nur auf Arbeiten von Sachs¹⁾ und Copeland²⁾ hinweisen. An dieser Stelle erscheint es nur geboten, das Wachstum intakter und operierter Pflanzen zu vergleichen, wobei solche Objekte gewählt wurden, mit welchen ich später geotropische Versuche ausführte. Es genügen dazu wenige Beispiele.

Tabelle I.

Hypokotyle von *Lupinus albus*, etioliert. Versuchsraum: Zinnkasten mit feuchtem Sand. Temperatur: 19°. Ursprüngliche Länge 55—60 mm.

a) Intakte Pflanzen, vertikal.

Zahl der Tage	1	2	3	4	5	6	Gesamtzuwachs
Zuwachs in mm	10	8	5	5	3	2	33

b) dekapitierte, nicht gespaltene Pflanzen, Versuche a und b.

Zahl der Tage	1	2	3	4	5	6	Gesamtzuwachs
Zuwachs in mm a)	3	5	2	0	0	0	10
„ b)	4	4	3	1	0	0	12

1) Flora. 1873. p. 330.
2) Botan. Gazette. Vol. 29. 1900. p. 189.

c) symmetrisch gespaltene, dekapitierte Hypokotyle.

Zahl der Tage	1	2	3	4	5	6	Gesamt- zuwachs
Zuwachs in mm a)	3	3	2	2	0,5	0	10,5
„ b)	2	3	2	2	1	0	10
„ c)	1,5	1,5	2	1	0	0	6
„ d)	2	2,5	2	2	1	0	9,5

d) symmetrisch gespaltene, nicht dekapitierte Hypokotyle.

1) Spalt 45 mm lang, obere und untere 5 mm intakt gelassen.

Zahl der Tage	1	2	3	4	Gesamt- zuwachs
Zuwachs in mm a)	4	3		0	7
„ b)	5	3	2	0	10

2) Untere 25 mm gespalten, obere 30 mm intakt gelassen.

Zahl der Tage	1	2	3	4	Gesamt- zuwachs
Zuwachs in mm a)	8	8	6	4	26
„ b)	8	9	8	6	31

3) Obere 30 mm gespalten, untere 25 mm intakt gelassen.

Zahl der Tage	1	2	3	4	5	Gesamt- zuwachs
Zuwachs in mm a)	4	3	3	2	0	12
„ b)	5	3	0	0	0	8

Derartige Versuche wurden auch mit Keimlingen von *Ricinus communis*, *Helianthus annuus* und mit den Sprossen von *Silphium Hornemannii* gemacht. Etiolierte Keimlinge von *Ricinus*, 60 mm

lang, zeigten nach Spaltung und Dekapitierung an drei aufeinanderfolgenden Tagen Zuwüchse von 1—2 mm.

Als allgemeines Resultat dieser Versuche ergibt sich mithin eine starke Hemmung des Wachstums bei gespaltenen Sprossen gegenüber intakten Pflanzen.

Bei dem Studium der Reaktionsfähigkeit gespaltenen Organe kann man sich nicht nur auf symmetrische Spaltung beschränken; einen sehr interessanten Fall stellt vielmehr das Verhalten der Spaltstücke dar, welche durch einen unsymmetrisch geführten Schnitt erhalten werden. Zur richtigen Beurteilung der Beziehung, in welcher diese ungleichen Hälften sich bei dem Eintritt der geotropischen Reaktion befinden, ob etwa durch die Störung der lebendigen Kontinuität eine Disharmonie in ihrem Wachstum bedingt wird, ist es notwendig, zuerst zu prüfen, ob solche unsymmetrische Spaltung auch ohne geotropische Reizwirkung die normale Wachstumsverteilung beeinflusst. Diese Frage beantwortet Tabelle 2.

Tabelle II.

Lupinus albus, Hypokotyle, dekapitiert, vertikal, unsymmetrisch gespalten, ein Stück Gewebe von 1 mm Länge oben intakt gelassen. Ursprüngliche Länge 50 mm. Zuwüchse der beiden Hälften nach 40 Stunden.

	Dickere Partie	Dünnere Partie
Versuch a	3	2
„ b	5	2,5
„ c	3,5	2
„ d	3,5	1,5

Die Pflanzen zeigten folgendes Bild:

vor dem Versuch

nach dem Versuch

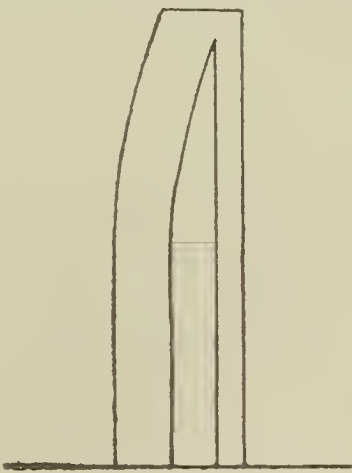
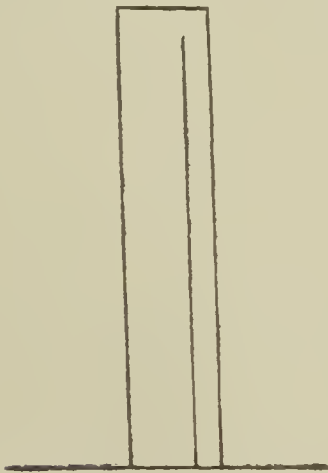


Fig. 1.

Sie zeigen also Krümmung in der Richtung gegen die dünnere Partie hin. Dieselben Krümmungen habe ich bei unsymmetrisch

gespaltenen Keimlingen von *Ricinus communis*, *Helianthus annuus* bekommen.

Es tritt also bei assymetrischer Spaltung ungleichmäßiges Wachstum ein und zwar in dem Sinne, daß die dickeren Partien rascher wachsen. Das gilt jedoch nur für den Fall, daß der Schnitt noch durch das Mark hindurchgeht, also den Gefäßbündelkreis durchschneidet. Wird dagegen bei assymetrischer Spaltung der Schnitt so geführt, daß die dünnere Hälfte nur aus der Rinde besteht, so bleibt in dieser dünneren Hälfte das Wachstum ganz aus, auch dann, wenn die Verbindung zwischen ihr und den benach-

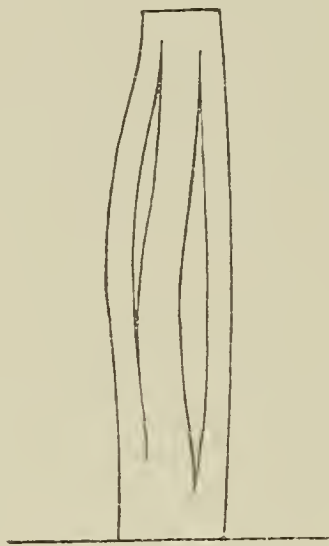


Fig. 2.

barten Geweben oben und unten erhalten bleibt. Die Rinde ist also zum Wachstum in isoliertem Zustande nicht befähigt.

Neben den soeben behandelten Fällen erscheint auch derjenige nicht uninteressant, wo Sprosse mit zwei Längsspalten versehen werden, also drei getrennte Teile entstehen, deren mittelster als Mittellamelle bezeichnet werden möge. Das Wachstum solcher mit zwei Spalten versehenen Hypokotylen von *Lupinus albus*, *Ricinus communis*, sowie entsprechender Sprosse von *Silphium Hornemannii* kann durch obenstehende Figur 2 veranschaulicht werden. Gegenüber der intakten Pflanze ist die Wachstumsverteilung hier insofern eine andere, als die Mittellamelle stärkeres Wachstum zeigt als die seitlichen.

Geotropische Reaktion gespaltenen Objekte.

A. Geotropische Reaktion der sogenannten Mittellamellen.

Entfernt man an einem Organ durch zwei parallele Schnitte längs der Achse zwei gegenüberliegende Gewebestreifen, so bleibt ein Gewebekomplex zurück, der mit der soeben behandelten Mittellamelle identisch ist. In der Mehrzahl der Fälle genügt diese kurze Charakteristik, um zu wissen, was für Gewebe und in welcher Verteilung dieselben in der Mittellamelle vorhanden sind. Dank

der Dünne der Rinde im Vergleich zu dem Centralzylinder bei Stengeln, wenigstens bei denjenigen, mit welchen Sachs,¹⁾ Noll²⁾ und Czapek³⁾ ihre Versuche ausführten, trennt immer der Schnitt die Rinde ab und zugleich ein Segment des Gefäßbündelringes und auch etwas Mark. Nicht immer aber läßt sich der Gewebekomplex, welcher nach der Operation verbleibt, in so einfacher Weise charakterisieren. Haben wir ein Organ, dessen Zentralzylinder im Vergleich zu dem peripheren Ring nicht so stark ist, wie z. B. das Hypokotyl von *Lupinus albus*, so ist der Begriff der Mittellamelle für diesen Fall näher zu bestimmen. Man muß jedesmal genau angeben, in welchem Niveau die Schnitte geführt wurden. Wie weiter gezeigt werden soll, ist dieser Umstand für den Ausgang der Versuche durchaus nicht gleichgiltig.

Die ersten Versuche mit Mittellamellen wurden von Sachs⁴⁾ ausgeführt.

Er experimentierte mit den Stengeln von *Silphium Hornemannii*, und fand dabei, daß die Mittellamellen häufig keine Krümmung zeigten, falls das Organ in horizontaler Stellung so orientiert wurde, daß die Schnittflächen ebenfalls horizontal lagen, daß die geotropische Reaktion aber jedesmal eintrat, wenn die Schnittflächen vertikal gerichtet waren. Diese Versuche wurden später von Noll⁵⁾, Czapek⁶⁾, Haberlandt⁷⁾ wiederholt und bestätigt. Czapek schließt aus diesen Ergebnissen, daß nicht sowohl jede Zelle für sich ein sensitives Organ bildet, sondern „daß es der Druck der Rindenzellen aufeinander ist, welcher geotropisch reizend wirkt und welcher von den perzipierenden Zellen wahrgenommen wird.“

Noll⁸⁾ kommt auf Grund seiner Ansichten über Reizfelder zu der Annahme, daß die Reaktion der Mittellamellen in der oben beschriebenen Lage mit Notwendigkeit ausbleiben muß.

Haberlandt⁹⁾ findet in diesen Versuchen einen Beweis für seine Statolithentheorie und sucht damit die verschiedene Empfindlichkeit des Plasma an den verschiedenen Wänden der Statolithenzellen zu begründen.

Zweifellos sind diese Versuche von Bedeutung für die richtige Beurteilung der Mechanik der geotropischen Krümmungen schon insofern, als sie Material liefern zum Studium der Verteilung von aktiven und passiven Elementen in den sich krümmenden Organen. Es schien mir darum für meine Frage wünschenswert, die Versuche zu wiederholen, und zwar an demselben Objekt, mit welchem Sachs (l. c.) gearbeitet hatte, nämlich mit *Silphium Hornemannii*. Der Stengel dieser Pflanze ist ziemlich stark und

1) Flora. 1873. p. 330.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 34. 1900. p. 467.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32. 1898. p. 248.

4) Flora, l. c. Arbeit d. botan. Institut. in Würzburg. Bd. I. 1873. p. 470.

5) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 34. 1900. p. 467.

6) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32. 1898. p. 250.

7) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 38. 1903. p. 470.

8) l. c.

9) l. c.

vierkantig. Letzteres ist besonders wichtig, weil die Anordnung der Gewebe in den zwei zu prüfenden Lagen bei den Mittellamellen leicht zu übersehen ist.

Außer mit *Silphium* wurden von mir auch Versuche mit verschiedenen anderen vierkantigen Stengeln gemacht, so mit verschiedenen Labiaten. Diese Objekte erwiesen sich aber mit Ausnahme von *Physostegia* spec. als ungeeignet für meine Zwecke wegen der Dünne der durch das Herausschneiden erhaltenen Lamellen oder dadurch, daß die Verwundung das Wachstum ganz zum Stillstand brachte. So reagieren die aus dem Stengel von *Sambucus*, *Physostegia*, *Coleus* herausgeschnittenen Lamellen gar nicht, auch wenn sie so liegen, daß die Schnittflächen senkrecht stehen, obwohl diese Lage bekanntlich die günstige Reizlage ist.

Die Messungen zeigen keinen Zuwachs oder nur einen Zuwachs um 1—2 mm. Aus diesen Gründen wurden meine Versuche hauptsächlich mit den Sprossen von *Silphium Hornemannii* ausgeführt.

Bevor ich aber zur Beschreibung dieser Versuche übergehe, möchte ich einige Versuche mit Hypokotylen von *Lupinus albus* besprechen. Dieses Objekt gestattet es, wegen der Dicke seiner Rinde, Mittellamellen zu bekommen, welche noch den ganzen Gefäßbündelring enthalten.

Werden dann diese Lamellen so orientiert, daß die Schnittflächen horizontal lagen, so hatte sich die Mittellamelle nach 20 Stunden stark geotropisch gekrümmt.

Ganz dünne Lamellen, bei welchen die oberen und unteren Bogen des Gefäßbündelkreises fehlten, zeigten meistens am Anfang, wenn sie ebenso wie oben orientiert wurden, eine Senkung nach abwärts, und auch späterhin war keine Aufkrümmung bemerkbar. Dagegen reagierten diese Lamellen sehr deutlich geotropisch, wenn die Schnittflächen vertikal orientiert waren. Man sieht also deutlich, daß das Unterbleiben der Reaktion im ersten Falle keineswegs der Sistierung des Wachstums zuzuschreiben ist.

Meine ersten mit *Silphium Hornemannii* angestellten Versuche zeigten einen großen Unterschied im Verhalten der Mittellamellen in beiden Lagen. Wie oben erwähnt, handelt es sich in allen beschriebenen Versuchen um Mittellamellen, welche durch Abspalten der Rinde mit den dicht darunter liegenden Leitbündeln erhalten wurden. Die Krümmung war sehr stark, wenn die Schnittflächen vertikal lagen, so daß kein wesentlicher Unterschied gegenüber intakten Kontrollpflanzen bemerkbar war. Möglichst symmetrisch herausgeschnittene Lamellen zeigten bei horizontaler Lage der Schnittflächen auch nach 48 Stunden keine Krümmung. Dann um 90° gedreht, reagierten dieselben am dritten Tage ganz gut geotropisch. Diese Versuche bestätigten also den großen Unterschied im Verhalten von Mittellamellen bei verschiedener Lage der Schnittflächen; immerhin weichen sie von den Sachs'schen (l. c.) Versuchen insofern ab, als in diesen auch bei horizontaler Lage der Schnittflächen, wenngleich in der Minderzahl der Fälle, eine Krümmung zustande kam. Dieser Umstand ist von großer Wichtig-

keit für die ganze Frage. Man könnte daran denken, daß dieses Versuchsergebnis von einigen noch nicht berücksichtigten Umständen abhängt. So wäre es zum Beispiel möglich, daß die Krümmung zwar angestrebt, aber nicht realisiert wird, weil bei den dünnen Mittellamellen die ausgelöste Energie nicht ausreicht, den Sproßteil zu heben. Um dies zu prüfen, stellte ich folgende Versuche an. Das untere Ende des abgeschnittenen Sprosses wurde mittels Watte in einem zum Teil mit Wasser gefüllten Reagenzglase befestigt. Die Reagenzgläser wurden in horizontaler Lage in den feuchten Sand eines geschlossenen Zinnkastens gesteckt. Die Temperatur betrug meistens 19°.

Um das statische Moment möglichst klein zu machen, wurden zwar lange Mittellamellen herausgeschnitten, doch wurde dafür Sorge getragen, daß sie nur eine ganz kurze Strecke aus der Röhre hervorragten. Dann wurden zwei Reihen von Versuchen angesetzt. Bei der einen Art wurden die Sprosse an der Spitze intakt gelassen, bei der anderen wurden sie dekapitiert, um die Last zu vermindern. Nur zwei bis drei ganz junge Internodien ragten aus den Röhren hervor, also eine Strecke nicht länger als 4—5 cm. Man muß dabei dafür sorgen, daß die Lamellen im Halse der Röhren nicht klemmen, was beim Befestigen mit Watte leicht passieren kann. Diese Vorsicht ist notwendig, weil die Krümmung gerade in dieser Zone scharf ausgeprägt sein kann.

Trotz aller dieser Vorsichtsmaßregeln konnte ich bei möglichst symmetrischer Spaltung keine erhebliche Krümmung nachweisen. Eine Krümmung trat aber ein, wenn man Lamellen durch asymmetrische Spaltung herstellte. Bei sechs Sprossen von *Silphium* wurden die Spitzen abgeschnitten und die Mittellamellen daraus herausgeschnitten, und zwar so, daß von einer Seite eine dickere Schicht abgenommen wurde als von der anderen. Es saß kein Gefäßbündelgewebe an den Schnittflächen, die Mittellamellen zeigten an denselben nur Mark. Die so behandelten Pflanzen wurden in den Sand im dunkeln Zinnkasten vertikal gesteckt. Nach 20 Stunden zeigten alle diese Pflanzen, die einen sehr deutlich, die anderen schwächer, eine einseitige Krümmung, und zwar nach der Seite hin, wo der weniger dicke Streifen abgespalten worden war. Diese Krümmung wird augenscheinlich durch das ungleichmäßige Wachstum der Marksichten bedingt. Daß eine durch diese Ungleichmäßigkeit bedingte Spannung eintritt, lehrt der einfache Versuch: Wird eine möglichst symmetrisch herausgeschnittene Mittellamelle parallel zur ersten Schnittfläche halbiert, so krümmen sich bald beide Hälften einwärts. Diese Einwärtskrümmung tritt schärfer bei älteren Teilen als bei den jüngeren ein, so daß die obengenannte Krümmung am stärksten unten ausgeprägt ist. Auch mit *Coleus* wurden dieselben Resultate erhalten. In analoger Weise läßt sich im voraus vermuten, daß man verschiedene Krümmungen bei horizontal gestellten Schnittflächen der Mittellamellen hervorrufen kann. In der Tat lassen sich sehr starke Krümmungen aufwärts beobachten, wenn eine dünnere Schicht von der oberen Seite weg-

geschnitten ist als von der Unterseite. In ähnlicher Weise läßt sich auch eine Krümmung nach unten erzielen.

Nach diesen Erfahrungen ist zu vermuten, daß die Krümmungen, welche Sachs bei den Mittellamellen beobachtete, durch deren Unsymmetrie bedingt waren, und daß symmetrisch herausgeschnittene Mittellamellen wirklich nicht geotropisch reagieren, wenn sie so gestellt sind, daß ihre Schnittflächen horizontal liegen. Ein anderes Verhalten wurde von Haberlandt¹⁾ bei den aus Grasknoten herausgeschnittenen Lamellen gefunden.

Es sind zwei Ursachen möglich für das Unterbleiben der Reaktion in dem beschriebenen Falle. Entweder fehlt die Perzeptionsfähigkeit, weil die perzipierenden Teile entfernt sind, oder die Perzeptionsfähigkeit bleibt zwar erhalten, die Teile aber, welche die Reaktion bewerkstelligen, sind entfernt worden, mit anderen Worten, es fehlt der Mittellamelle die Reaktionsfähigkeit. Es ist im letzten Falle möglich, daß die Mittellamelle auch in den intakten Pflanzen als passives Element erscheint.

Theoretisch ist auch eine andere Möglichkeit denkbar. Bekanntlich geht in den geotropisch reagierenden Organen die einmal begonnene Reaktion auch dann weiter, wenn der Reiz schon nicht mehr auf das betr. Organ wirkt. Wenn einige Gewebe in einem pflanzlichen Organ als reizperzipierend vorkommen, und der Krümmungsimpuls zu anderen Geweben fortgeleitet wird, so läßt sich auch denken, daß, nachdem die Gewebe beider Art sich so lange in lebendiger Kontinuität befanden, daß der Reiz von einem zum anderen fortgeleitet worden ist, die Reaktion auch dann weiter geht, wenn das perzipierende Gewebe entfernt wird. Czapek²⁾ hat es versucht, diese Frage zu entscheiden. Keimlinge von *Helianthus annuus* befanden sich zuerst einige Zeit in horizontaler Lage, und erst dann wurden aus denselben Mittellamellen herausgeschnitten. Als Nachwirkung der Induktion trat bei den sonst nicht geotropisch reagierenden Mittellamellen mit horizontal gestellten Schnittflächen eine Krümmung ein. Leider sind Czapeksche Angaben über diese Versuche sehr dürftig. Aus den früher angeführten Gründen hielt ich es für nötig, das Verhalten der Mittellamellen von *Silphium* auch in dieser Hinsicht zu prüfen. Frühere Versuche haben gezeigt, daß man nach Belieben solche Mittellamellen herausschneiden kann, welche mit ihren Schnittflächen in die horizontale Lage versetzt, sich ohne Induktion abwärts oder aufwärts krümmten, oder auch solche, die gerade bleiben. Meine Induktionsversuche wurden zuerst mit möglichst symmetrischen Mittellamellen ausgeführt. Ich möchte schon an dieser Stelle auf ein Moment hinweisen, welches einen großen Einfluß auf das Endresultat der Versuche hat. Die ersten Versuche verliefen sämtlich ganz glatt und gleichmäßig und ergaben ein klares Resultat, was bei den späteren nicht der Fall war. Die ersten Versuche wurden nämlich mit ganz jungen Sprossen von *Silphium* gemacht. Wegen

¹⁾ l. c.

²⁾ l. c. p. 252.

der andauernden Bewolkung zur Zeit ihres anfänglichen Wachstums wuchsen diese Sprosse ganz gerade ohne jede Spur einer heliotropischen Krümmung. Begünstigend wirkte außerdem der Umstand, daß die Blätter dabei noch schwach entwickelt waren und bei ziemlich weiter Entfernung der Stengel voneinander keine Bedingungen zum Hervorbringen großer Differenzen in der Beleuchtung verschiedener Flanken geschaffen waren. Das Fehlen solcher heliotropischer Krümmungen ist notwendig für den Erfolg der Induktionsversuche. Ich stellte nämlich auch mit Sprossen, die sich schon im Freien heliotropisch gekrümmt hatten, Versuche an, um zu sehen, inwieweit diese Krümmung in späterem Verhalten der Mittellamellen eine Rolle spielt. Zu diesem Zwecke wurden möglichst symmetrische Lamellen aus solchen schon schwach heliotropisch gekrümmten Sprossen hergestellt und mit den Schnittflächen in horizontale Lage versetzt und zwar so, daß die Krümmungsebene senkrecht stand. Schon nach 5—6 Stunden war eine sehr starke Krümmung in der Richtung der ursprünglichen ganz schwachen heliotropischen Krümmung bemerkbar nach oben oder nach unten. Allerdings war auch in diesem Falle die Aufwärtskrümmung stärker ausgeprägt als die Abwärtskrümmung. Aus diesen Tatsachen ergibt sich, mit welcher Vorsicht Induktionsversuche zu deuten sind: Erstens müssen möglichst gerade Sprosse ohne jede Spur einer heliotropischen Krümmung gewählt werden. Dann muß stets auf die etwaige Assymetrie der Mittellamelle geachtet werden. In einer zweiten Serie von Versuchen wurde der letzte Faktor absichtlich eingeführt. Ich gehe jetzt zur Beschreibung der durch die Induktionsversuche gewonnenen Resultate über.

In den meisten Fällen wurden die intakten Sprosse drei Stunden in horizontaler Lage gehalten. Übrigens zeigen Sprosse von verschiedener Dicke und auch Sprosse von gleicher Dicke große Differenzen in Bezug auf die Zeit, die nötig ist zum Erzielen der eben merklichen Krümmung. Am besten wird die eingetretene Krümmung durch Messung beider Flanken erkannt. Als Zeichen der beginnenden Reaktion wurde ein Zuwachs von 1—2 mm an der unteren Flanke betrachtet und kein Zuwachs an der oberen. Wie erwähnt, tritt diese Differenz bei einigen Objekten schon innerhalb $1\frac{1}{2}$ —2 Stunden ein, bei den anderen erst nach 4—5 Stunden, besonders bei dickeren Sprossen. Sogleich nach dem Herausschneiden zeigten die Lamellen selbst meistens keine merkliche Krümmung. Die seitlich abgespaltenen Gewebestreifen dagegen zeigen verschieden starke Krümmung und zwar so daß die obere einen größeren Winkel mit der Lamelle bildet als die untere. Die Versuchsobjekte werden stets so in dem Reagenzrohr befestigt, daß der ungespaltene Basalteil nicht bis an die Mündung des Glases heranreicht, sodaß auch noch der Anfang der herausgespaltenen Mittellamellen mit darin Platz findet. Diese Vorsicht ist unentbehrlich; reichen nämlich die Schnitte nicht wenigstens bis an die Röhre heran, so kann hier an der intakten Stelle eine Krümmung stattfinden, welche die Mittellamelle mit sich zieht und die wahre Krümmung der Lamelle selbst vortäuscht.

Von den ungefähr 60 Versuchen fielen ungefähr 30% negativ aus; bei den übrigen 70% wurden ziemlich starke Krümmungen als Folge der geotropischen Induktion erhalten. Die Größe der Krümmung ist stark genug, um jeden Zweifel auszuschließen, daß wir es hier wirklich mit einer Nachwirkung zu tun haben. Auf Grund der Versuche mit asymmetrischen Lamellen könnte man dagegen diese Resultate noch bezweifeln, weil man immer daran denken muß, daß die Symmetrie möglicherweise nicht völlig erreicht wurde und daß deshalb die früher besprochenen Erscheinungen eintreten. Um volle Gewißheit zu bekommen, war es notwendig, zu prüfen, in wieweit die Folgen der absichtlich ausgeführten unsymmetrischen Spaltung durch das Eingreifen der Induktion modifiziert werden können. Zu diesem Zwecke wurden nach erfolgter Induktion Mittellamellen herausgeschnitten, und zwar unsymmetrisch, sodaß von der unteren Seite eine dickere Schicht abgetragen wurde als von der oberen, so daß ohne Induktion eine Krümmung nach unten stattfinden müßte. Aber auch unter solchen Bedingungen zeigten die induzierten Lamellen zumeist eine Krümmung nach oben.

Nach diesen Erfahrungen sind also die horizontal mit der Schnittfläche gelegten Mittellamellen nicht zu einer geotropischen Reaktion befähigt, die aber eintritt, wenn die Mittellamelle nach der geotropischen Induktion des Sprosses herausgeschnitten wird. Damit ist zugleich gesagt, daß die Mittellamelle aktionsfähig ist, daß also das Fehlen der geotropischen Krümmung an den gespaltenen Mittellamellen auf dem Ausbleiben der geotropischen Reizung beruht.

B. Reaktion der gespaltenen Objekte.

Ich wende mich nun zur Betrachtung der geotropischen Reaktion solcher Objekte, die durch einen Schnitt in zwei Längsteile gespalten wurden. Bei Betrachtung einer einfachen geotropischen Krümmung erhebt sich die Frage, ob beide Flanken des sich geotropisch krümmenden Organes aktiv sind, oder ob nur die eine, die konvexe oder die konkave aktiv wirksam ist. Eine gewisse Orientierung ergibt sich schon durch direkte Messungen der Konkav- und Konvexseite und durch Vergleich ihrer Längen mit den unge reizten Objekten. Es fehlt nicht an derartigen Untersuchungen. Hofmeister¹⁾ wollte beweisen, daß „bei der geotropischen Reaktion auch die konkav werdende Flanke eine Verlängerung ausführt. Zu diesem Zwecke befestigte er gerade Stengelstücke mit beiden Enden unverrückbar auf der Unterseite einer horizontal liegenden Glasplatte. Aus der Tatsache, daß diese Stengelstücke sich von der Glasplatte ablösten und eine Krümmung ausführten, läßt sich jedoch noch nicht entscheiden, ob diese Erscheinung auf der aktiven Verlängerung der konkav werdenden Flanke beruht, oder ob das Wachstum derselben unter dem Einfluß der Schwerkraft ganz aufgehoben ist und die Verlängerung lediglich durch die rasche Streckung der entgegengesetzten Flanke bedingt wird.

¹⁾ Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 1. 1863. p. 86.

Weitere Messungen über die Zuwachsverteilung bei geotropischen Krümmungen hat Sachs¹⁾ ausgeführt. Von ihm wurden die konkaven und konvexen Flanken von geotropisch sich krümmenden Wurzeln und Stengelteilen gemessen und der Zuwachs der Mittellinie daraus berechnet. An Grasknoten wurden solche Messungen von Sachs²⁾ und später von Pfeffer³⁾ und Barth⁴⁾ ausgeführt. Die letzten vorliegenden Messungen dieser Art hat Graf Luxburg⁵⁾ angestellt, und zwar mit einer Genauigkeit, die nichts zu wünschen übrig läßt.

Alle diese Versuche stimmen darin überein, daß das Wachstum an der konkaven Flanke stets mehr oder weniger eine Verlangsamung, an der konvexen hingegen eine Beschleunigung erfährt. Bei verschiedenen Objekten halten sich beide Werte so ziemlich das Gleichgewicht, so daß bei ihnen keine oder nur eine geringe Wachstumsbeschleunigung der Mittellinie resultiert. Dagegen ergaben z. B. die Versuche mit Grasknoten als Endeffekt eine starke Beschleunigung des Wachstums dieser Linie. Solche Versuche lassen aber stets die Frage unentschieden, inwieweit die Konkav- und Konvexflanken sich passiv verhalten oder inwieweit sie sich aktiv an der Krümmung beteiligen. Das Unterbleiben einer Verlängerung in der Konkavflanke kann auf passivem oder aktivem Wege erreicht werden. Daß bei der Verkürzung der Konkavseite der Grasknoten eine passive Kompression beteiligt ist, folgt schon aus den Faltungen, welche sich vielfach an ihr mit der Zunahme der geotropischen Krümmung bemerkbar machen.⁶⁾ Die Abwesenheit solcher Faltungen spricht indessen noch nicht für eine aktive Verkürzung, weil immer die Möglichkeit besteht, daß das Wachstum einfach unter dem Einfluß des Druckes seitens der benachbarten Gewebe unterbleibt.

Die von mir ausgeführten Messungen der Konkavseite bei der geotropischen Krümmung verschiedener Objekte, wie Hypokotyle von *Lupinus*, Sprosse von *Silphium Hornemannii* u. a. zeigten keinen Zuwachs derselben. Es wurde mittels Meßpapier gemessen. 10—15 cm lange Sprosse von *Silphium Hornemannii* zeigten an der konkaven Flanke nach 24 Stunden keinen Zuwachs. Möglicherweise ließe sich ein solcher durch mikrometrische Messung dennoch konstatieren, was aber für unsere Frage nicht von Belang war. Bei der geotropischen Aufrichtung erreichen bald die jüngeren Teile des Sprosses die normale, vertikale Lage und beginnen dann normal weiter zu wachsen.

Daß bei den Versuchen mit intakten Pflanzen das Wachstum an der Konkavflanke der Krümmungsstelle unterbleibt, kann ebenso wie die starke Streckung der konvexen Seite entweder auf der direkten Reizwirkung der Schwerkraft auf diese beide Gewebe-

1) Arbeiten d. botan. Instit. Würzburg. Bd. I. 1873. p. 463.

2) l. c. p. 466.

3) Druck- u. Arbeitsleistungen. 1893. p. 393.

4) Die geotropischen Wachstumskrümmungen d. Knoten. 1894. p. 11.

5) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 41. 1905. p. 399.

6) Pfeffer, l. c.

komplexe beruhen, oder es könnten korrelative Einflüsse mit im Spiele sein, vermöge deren jeder Flanke ihre bestimmte Wachstumsintensität induziert wird.

Die künstliche Isolierung beider Flanken könnte vielleicht in dieser Hinsicht einigen Aufschluß liefern, und ich wählte daher die Beobachtung des Verhaltens beider antagonistischen Hälften bei ungehinderter Krümmung zum Gegenstand der folgenden Versuche.

a) Reaktionen bei ungehinderter Krümmung.

Die ersten Beobachtungen über gespaltene Wurzeln und Sprosse wurden von Sachs¹⁾ gemacht; es folgten weitere Angaben von Frank, Ciesielski; sowie über das Verhalten gespaltenen Grasknoten von De Vries²⁾, Pfeffer³⁾.

In allen diesen Fällen zeigten beide Hälften der gespaltenen Organe eine Krümmung aufwärts, falls dieselben horizontal lagen. Sachs (l. c.) gibt folgende Zahlen für das Wachstum der durch die Spaltung erhaltenen Sproßhäften von *Silphium connatum* in 23 Stunden:

Obere Längshälfte	{	Epidermis oben	— 1,0 mm
		Markschnittfläche unten	+ 10,7 mm
Untere Längshälfte	{	Markschnittfläche oben	+ 7,0 mm
		Epidermis unten	+ 2,0 mm

Aus diesen Angaben geht zwar hervor, daß beide Hälften geotropisch reagieren; man kann aber nicht sehen, ob das Wachstum beider Hälften die bei der geotropischen Krümmung des intakten Sprosses notwendige Harmonie zeigt. Die Gewebespannung ist bei diesem Objekte ziemlich groß, so daß die Spalthälften am Anfang eine verschiedene Neigung zur Horizontalebene zeigen. Auf diese Weise befinden sich dieselben von Anfang an in verschiedenen Reaktionsbedingungen. In beiden Fällen erreicht der Reiz nicht die Größe wie bei den völlig horizontal liegenden Sproßteilen. Die älteren Sproßteile haben eine verhältnismäßig günstige Reizlage; denn sie weichen nur um einen kleinen Winkel von der Horizontal-lage ab, während die jüngeren Teile meist ganz bedeutend davon abweichen, ja, sehr häufig fast senkrecht stehen. Hieraus erklärt sich der verhältnismäßig kleine Unterschied im Wachstum beider Hälften, welchen Sachs beobachtet hat. Der Übelstand, welcher durch das starke Auseinandergehen der Spalthälften bedingt wird, wird wesentlich gemindert dort, wo die Gewebespannung nicht groß ist. In dieser Hinsicht sind etioliierte Hypokotyle von *Lupinus* und *Ricinus* günstige Objekte. Es läßt sich hier auch erreichen, daß beide Längshälften zuerst dieselbe Lage haben wie am normalen, unverletzten Organ und daß sie trotz des Fehlens der lebendigen

¹⁾ l. c.

²⁾ Landwirtschaftliche Jahrb. Bd. 9. 1880. p. 483.

³⁾ l. c.

Kontinuität doch verbunden bleiben. Dies geschieht, wenn man die Spalthälften nur am oberen Ende oder an einigen Stellen mittels Baststreifen zusammenbindet oder eine nicht gespaltene Gewebebrücke am oberen Ende beläßt. Es wurden Versuche nach beiden Methoden ausgeführt, da man a priori nicht sagen konnte, ob sich bei Erhaltung der lebendigen Kontinuität auf einer kurzen Strecke dieselben Resultate wie beim Fehlen derselben ergeben würden.

In den folgenden Tabellen sind die Resultate der Versuche zusammengestellt:

Tabelle III.

Etiolierte Hypokotyle von *Lupinus albus*, dekapitiert, vollständig und möglichst symmetrisch längsgespalten, horizontal gelegt, ohne Bindung. Zuwüchse in mm.

Anfängl. Länge		Stunden				Gesamtzuw. während der ganzen Versuchszeit
		20	40	80	100	
40	O ¹⁾	0	0	0	0	0
	U ²⁾	5,5	0	3	0	8,5
40	O	0	0	0	0	0
	U	4,5	2	2,5	0	9
38	O	0	0,5	0	0	0,5
	U	4	0,5	4,5	0,5	9,5
35	O	0,5	0	0	0	0,5
	U	6	1	3	0	1,0
35	O	0	0	0	0	0
	U	5	2	2	0	9

1) Obere Flanke; 2) Untere Flanke.

Kontrollversuche: dekapitierte, nicht gespaltene Hypokotyle.
Zuwüchse in mm.

Urspr. Länge		Stunden					Ges.-Zuw.
		20	44	68	100	124	
41	O	0	0,5	1	2	2 ¹⁾	5,5
	U	6	2	2	3	2	15
38	O	0	1	1	3	2	7
	U	6	2,5	3,5	4	2	18

1) Obere Partie vollständig aufgerichtet.

Tabelle IV.

Gleiches Objekt wie in Tabelle 3, beide Hälften durch Baststreifen zusammengehalten.

a) Zwei mäßig feste Bandagen.

Urspr. Länge		Stunden					Ges.-Zuw.
		20	40	64	84	108	
40	O	0,5	0,5	0	0	0	1
	U	5	0	2	2	0	9
40	O	0	0	0	0	0	0
	U	4	1	2	1	0	8
38	O	1	0	0	0	0	1
	U	5	2	6	2	1	16
35	O	2	0	0	0	0	2
	U	5	2	5	3	1	16

b) Drei Bandagen, sehr feste Bindung.

Urspr. Länge		Tage					Ges.-Zuw.
		1	2	3	4	5	
40	O	1	0	1	0	0	2
	U	6	0	1	0	0	7
43	O	0	0,5	0,5	0	0	1
	U	5	0	1	1	0	7
40	O	0	0	1	0	0	1
	U	4	0	0,5	0	0	4,5

Nach dem Lösen der Bandagen keine relative Verlängerung oder Verkürzung beider Hälften.

Tabelle V.

Unvollständig gespaltene Objekte, ohne Bandagen, Verbindung oben und unten durch intakt gebliebenes Gewebestück.

Urspr. Länge		Tage				Ges.-Zuw.
		1	2	3	4	
42	O	0	0	0	0	0
	U	5	0,5	3	0	8,5
40	O	0,5	0	0	0	0,5
	U	3	1	3	0	7
40	O	0	0	0	0	0
	U	5	0	2	0	7

Aus diesen Versuchen folgt, daß beide Hälften, die infolge der schwachen Gewebespannung nur wenig auseinandergehen, eine schöne geotropische Krümmung ausführen. Dabei unterscheiden sich beide Krümmungsradien nur wenig von einander, und das Auseinandergehen beider Hälften unterscheidet sich auch nur wenig von dem in vertikaler Lage. Es wird also das Wachstum in den verschiedenen Gewebeschichten beider getrennter Hälften nach dem Bedürfnisse der Krümmung reguliert trotz der fehlenden lebendigen Kontinuität zwischen beiden antagonistischen Hälften. Am ersten Tage zeigen die Zuwüchse sogar vollständige Harmonie, so daß die Endflächen beider Hälften nicht auseinanderrücken. An folgenden Tagen ändert sich aber die Sache. Die untere Hälfte fährt fort, sich zu verlängern, indem sie denselben Krümmungsradius beibehält, die obere aber zeigt gar keinen Zuwachs. Wir bekommen ein starkes Hervorrücken der unteren Hälfte. Hier zeigt es sich also deutlich, daß die Harmonie des Wachstums gestört ist. Dieselbe Erscheinung kann man auch in Versuchen beobachten, wo die Hälften noch durch eine Gewebebrücke verbunden sind. In diesem Falle beobachten wir folgendes. Die zuerst fest aneinanderliegenden Spalthälften fangen an, auseinanderzurücken und der Spalt zwischen denselben nimmt ständig zu. Wir bekommen das Bild eines Bogens, dessen Sehne durch die obere Hälfte gebildet wird. Dasselbe Bild bekommen wir auch in dem Falle, wo die Verbindung beider Hälften durch Bandagen bewirkt wird, jedoch natürlich nur dann, wenn diese Bandagierung das Hervortreten des einen Spaltstückes zuläßt. Bei zu fester Bindung kommt es zu mechanischen Gegenwirkungen zwischen beiden Hälften, so daß das Wachstum der unteren Hälfte etwas gehemmt, das der oberen jedoch nur in geringem Maße, gefördert zu sein scheint. Besonders stark ist das Auseinandergehen beider Hälften im Falle, wo keine Dekapitation stattfindet, also die Kotyledonen und die ganze Sproßspitze erhalten bleiben, zumal, wenn diese Spitze noch mit einem Gewicht, z. B. Wachsstücken, belastet wird. Dies Verhalten findet seine Erklärung darin, daß die Krümmung durch das erhöhte Gewicht erschwert wird und die Wirkung des geotropischen Reizes auf beide Hälften vergrößert ist.

Auch bei *Ricinus communis* wurde ein Auseinanderklaffen beider Hälften erreicht, jedoch nicht so stark wie bei Lupinen.

Versuche mit *Mirabilis longiflora* ergaben im Wesentlichen dasselbe Resultat.

Eine interessante Beobachtung machte ich mit Sprossen von *Silphium Hornemannii*: Den vierkantigen Stengel dieser Pflanze kann man in doppelter Weise längs spalten, nämlich entweder parallel einer Seite des Schnittquadrates oder in der Richtung der Diagonale. Der Effekt ist in beiden Fällen verschieden. Wenn beide Hälften oben durch eine Brücke oder durch Bandagen verbunden aus horizontaler Lage sich geotropisch aufrichteten, so lagen sie bei parallel zur Seitenflanke geführttem Schnitt fest beisammen. Das Auseinanderrücken, welches allerdings bisweilen zu beobachten war, hatte hier offenbar eine andere Ursache als das vorher bei

Lupinus beschriebene. Hier spielt nämlich die untere Hälfte die Rolle einer Bogensehne. Augenscheinlich ist hier die obere Hälfte zu lang, oder besser, die untere Hälfte hat mit ihrer Streckung dem Bedürfnis der Krümmung nicht rasch genug folgen können.

Anders verhält es sich, wenn die Sprosse von *Silphium* nach der Diagnale gespalten werden. In diesem Falle beobachten wir dieselbe Erscheinung wie früher bei Lupinen- und bei anderen Sprossen mit rundem Querschnitt. Dabei äußert sich das Auseinandergehen hier schon in 24 Stunden, während es bei Lupinen erst später einsetzte.

Eine andere Serie von Versuchen hatte den Zweck, das Verhalten unsymmetrisch gespaltenen Stengel beim geotropischen Aufkrümmen zu studieren. Dabei wurden Hypokotyle von Lupinen wie bei den früher beschriebenen Versuchen behandelt. Der unsymmetrische Schnitt wurde so geführt, daß auch auf die schwächere Hälfte noch etwas Mark kam. Denn Sprosse, bei denen die eine Spalthälfte nur Rindengewebe darstellt, zeigen auch hier ein besonderes Verhalten, wie später erörtert werden soll. Folgende Tabellen enthalten die Resultate der Versuche:

Tabelle VI:

a) Sprosse dekapitiert, vollständig und zwar unsymmetrisch gespalten, an zwei Stellen mäßig fest gebunden; beim Horizontal-liegen die dünnere Hälfte nach unten.

Urspr. Länge		Zuwüchse nach Stunden				Ges.-Zuw.
		20	44	60	100	
41	O	0	1	0	0	1
	U	2	1	0,5	0,5	4
41	O	1	0,5	0	0	1,5
	U	1	1	0,5	3,5	6
40	O	0,5	0,5	0	0	1
	U	1	1,5	2,5	1	6
40	O	0	0,5	0	0	0,5
	U	1,5	2	0	0,5	4
39	O	1	0	0	0	1
	U	1,5	1	0,5	1,5	4,5

b) Unvollständig gespalten.

Urspr. Länge		Zuwüchse nach Tagen					Ges.-Gew.
		1	2	3	4	5	
35	O	1	0	0	0	0	1
	U	1	1,5	3	1	0	5,5
41	O	0,5	0,5	0	0	0	1
	U	1	2	3	2	0,5	8,5
39	O	0,5	0	0	0	0	0,5
	U	2	2	2,5	1	0	7,5

Tabelle VII.
Die dünnere Spalthälfte liegt oben.

a) Vollständig gespalten und gebunden.

Urspr. Länge		Zuwüchse nach Tagen				Ges.-Zuw.
		1	2	3	4	
42	O	0	0	0	0	0
	U	5	2	1	0	8
42	O	0	0	0	0	0
	U	4	3	0	0	7
39	O	0	0,5	0	0	0,5
	U	5,5	2,5	1	1	10
50	O	0	0	0	0	0
	U	6	4	0	0	10
51	O	0	0	0	0	0
	U	3,5	1,5	0	0,5	5,5

b) Unvollständig gespalten, vorn eine kurze Gewebebrücke.

Urspr. Länge		Zuwüchse nach Tagen					Ges.-Zuw.
		1	2	3	4	5	
40	O	0	0	0	0	0	0
	U	5	3	2,5	1	0	11,5
42	O	0	0	0	0	0	0
	U	5	4	2	1	0	12
46	O	0	0	0	0	0	0
	U	4	2	2	1	1	10

Es ergibt sich also eine Disharmonie des Wachstums auch bei unsymmetrischer Spaltung. Trotzdem die obere Hälfte dicker ist und nach den Erfahrungen an den vertikal stehenden Objekten infolgedessen ein stärkeres Wachstumsbestreben hat als die dünnere untere, so induziert der geotropische Reiz dennoch gerade bei dieser die intensivere Wachstumstätigkeit. Nimmt die dickere Hälfte die untere Lage ein, so tritt die Krümmung sehr rasch ein, und das Auseinandergehen beider Hälften erfolgt ebenso schnell. Liegt dagegen die dickere Hälfte nach oben, so zeigt sie entgegen ihrem Verhalten bei symmetrischer Spaltung bei der asymmetrischen Spaltung noch Zuwüchse. Dabei bleibt der Stengel auch nach 24 Stunden fast gerade. Erst später stellt die obere Hälfte ihr Wachstum ein, die untere aber setzt ihr Wachstum fort, es tritt wieder eine Disharmonie im Wachstum beider Hälften ein, und wir bekommen wieder das Klaffen beider Hälften. Der Antagonismus

beider Flanken äußert sich erst später. Daß die Disharmonie nicht etwa durch die Verwundung und ihre Folgen bedingt wird, ersieht man daraus, daß sich ein auffallender Unterschied zwischen runden und vierkantigen Stengeln zeigte, trotzdem der Faktor der Verwundung derselbe war.

Ich möchte in Kürze die Erscheinungen schildern, welche dann eintreten, wenn der Sproß so gespalten wird, daß die eine Hälfte nur aus Rinde besteht. Hypokotyle von *Lupinus* haben eine verhältnismäßig starke Rinde und gestatten, solche Versuche leicht durchzuführen. Man kann an den Hypokotylen diese Rindenstreifen so abspalten, daß dieselben oben und unten mit dem Hypokotyl in Verbindung bleiben. Die so operierten, vertikal in einen feuchten Raum versetzten Hypokotyle zeigten nach 20 Stunden eine starke Krümmung nach der dünneren Hälfte hin.

Messungen an fünf Objekten ergaben, daß das Rindenstück eine Verlängerung von nur 1—2 mm aufwies, während die andere Hypokotylhälfte einen Zuwachs von 6—10 mm erkennen ließ. Da bekanntlich die Rinde zu selbständigem Wachstum nicht befähigt ist, so ist es wahrscheinlich, daß die beobachtete schwache Verlängerung durch den Zug herbeigeführt worden ist.

Werden die nach obiger Angabe operierten Hypokotyle dagegen horizontal gelegt, sodaß der abgespaltene Rindenstreifen nach unten gekehrt ist, so bildet derselbe hier, entsprechend seinem Verhalten in vertikaler Stellung, ein Hindernis für die Aufkrümmung. Meine Versuche ergaben nämlich zu Anfang sehr ungleichmäßige Resultate. Einige Hypokotyle zeigten nach 20 Stunden eine S-förmige Krümmung, wobei der Bogen derselben in der unteren Spalthälfte abwärts, in der oberen aufwärts gerichtet war. Hierbei war die charakteristische Abhebung des Rindenteiles von der anderen Hälfte zu beobachten. In anderen Fällen glich die Krümmung fast vollständig einer normalen geotropischen Aufkrümmung, nur daß der Krümmungsradius ziemlich hohe Werte behielt. Wie die Untersuchung ergab, trat der erste Fall, also die S-förmige Krümmung, immer nur dann ein, wenn der Rindenstreif von Anfang an nur lose der benachbarten Hälfte anlag: Deshalb wurden bei einer anderen Reihe von Versuchen die Sprosse bandagiert. Sodann ergaben alle Versuche das gleiche Resultat, nämlich starke Aufkrümmung nach 20 Stunden ähnlich einer normalen Krümmung. Allerdings war bei dieser Versuchsanstellung nach einigen Tagen stets ein Zerreißen des Rindenstreifens zu beobachten. In dieser Weise spielt also das gegenseitige feste Anliegen beider Hälften bei fehlender lebendiger Kontinuität eine Rolle für das Zustandekommen der Krümmung. Was die Deutung dieser Vorgänge anbelangt, so könnte man glauben, daß die Zugwirkung bei vertikaler Lage des Hypokotyls geringer sei als in der horizontalen Orientierung; denn das geotropisch sich aus der Horizontallage aufrichtende Organ hat vermutlich die größere Energie gegenüber dem durch die hemmende Rinde aus der vertikalen Lage abgelenkten Hypokotyl. Es wäre schließlich auch denkbar, daß die dichte Berührung beider Hälften insofern eine Rolle spielt, als die-

selbe einen Austausch etwaiger sich in der stärkeren Hälfte bildenden Stoffe ermöglicht, welche das Wachstum der Rinde begünstigt. Erwähnt sei noch, daß bei dieser Art von Spaltung, wo also die Rinde eine Strecke weit abgetrennt, jedoch oben und unten noch in natürlicher Verbindung mit der anderen Spalthälfte gelassen wird, die geotropische Aufkrümmung nur unbedeutend verlangsamt ist gegenüber der beim intakten Organ. Ich will endlich noch bemerken, daß der Versuch, ein Hypokotyl geotropisch zu induzieren und sodann den unteren Rindenstreifen abzuspalten, kein positives Resultat ergab, da keine Beförderung des Wachstums dieses Streifens als Nachwirkung der Induktion erfolgte.

Während das Bisherige sich auf meine Untersuchungen an Sprossen bezog, möchte ich im Folgenden auch einiges über meine mit Wurzeln angestellten Versuche berichten. Bekanntlich unterscheiden sich Stengel und Wurzel u. a. durch die verschiedene Verteilung von Perzeption und Aktion bei Reaktionen auf äußere Reize. Bei den Wurzeln ist meistens die Perzeptionsfähigkeit in der Wurzelspitze lokalisiert, während die Reaktion selbst an anderen an sich nicht empfindlichen Stellen stattfindet. Eine solche auffällige Trennung wird bei Stengeln nicht beobachtet. Mit Rücksicht auf diese Sachlage erscheint es nicht uninteressant, einen Vergleich der Erscheinungen vorzunehmen, welche gespaltene Stengel gegenüber gespaltenen Wurzeln zeigen.

Versuche an gespaltenen Wurzeln von *Vicia Faba* wurden von Sachs (l. c.) ausgeführt. Beide Hälften krümmten sich in horizontale Lage versetzt abwärts und zeigten dabei einen großen Unterschied im Wachstum. Diesen Unterschied brachte Sachs in Zusammenhang mit den normalen Differenzen im Wachstum beider Flanken bei der geotropischen Krümmung. Czapek¹⁾ bestritt diese Ansicht. Er ist der Meinung, daß jede Hälfte nach der Operation anders arbeitet als im organischen Verbande: „Das stärkere Wachstum der oberen Längshälften ist einfach die entsprechende Reaktionsweise der isolierten Hälften. Diese Erscheinungen sind aber Effekt der Operation und nicht zu verwechseln mit den normalen Vorgängen bei geotropischer Krümmung intakter Wurzeln.“ Meine wenigen mit Wurzeln ausgeführten Versuche bestätigen die Ansicht von Sachs. Bei ganz gespaltenen Wurzeln von *Vicia Faba* und *Lupinus albus* fand in feuchter Erde ebenfalls eine ungemein starke Verlängerung der oberen Hälfte und ein Zurückbleiben der unteren statt. Noch besser als mit den ganz freien Hälften gelingen diese Versuche, wenn beide Hälften mittels Baststreifen gebunden werden. Die Versuche wurden ähnlich denen mit Hypokotylen von Lupinen gemacht. Wurzeln von *Vicia Faba* und *Lupinus albus* wurden auf eine Strecke von 10 mm möglichst symmetrisch gespalten, wobei jedoch an der Spitze 0,5 mm intakt gelassen wurden. In diesem Falle zeigten alle Wurzeln nach 24 Stunden in feuchter Erde eine Krümmung von derselben Form, welche für gespaltene und partiell gebundene Lupinensprosse

¹⁾ Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32. 1898. p. 231.

charakteristisch ist, mit dem Unterschied natürlich, daß die Sehne des Bogens hier unten lag.

Werden den Wurzeln die Spitzen 1,5 mm weit abgetrennt und dann die oben beschriebenen Versuche von neuem ausgeführt, so wachsen beide Hälften gerade und zeigen keinen wesentlichen Unterschied in der Verlängerung.

Diese Versuchsergebnisse zeigen eine große Analogie mit den Erscheinungen, welche bei Stengeln beobachtet wurden, und es liegt keine Notwendigkeit vor, die Ursache des Unterschiedes im Wachstum beider Wurzelhälften in der Verwundung zu suchen.

b) Reaktionen bei verhinderter Krümmung.

Nachdem sich nun herausgestellt hat, daß beide getrennte Hälften eines geotropisch sich krümmenden Organes bei ungehinderter Krümmung keine Harmonie im Wachstum zeigen, erscheint es nicht uninteressant, das Verhalten beider Spalthälften auch in dem Falle zu verfolgen, wo der geotropische Reiz längere Zeit auf sie einwirkt, die Krümmung aber künstlich verhindert wird. Zuerst gilt es hier, zu fragen: Wie verhalten sich beide Hälften, wenn dieselben sich in lebendiger Kontinuität befinden? Mit anderen Worten: Wie verhalten sich intakte Organe in horizontaler Lage bei verhinderter Krümmung? Werden Hypokotyle von *Lupinus* in eine Glasröhre in die horizontale Lage versetzt, so daß die Krümmung verhindert wird, so ist die Verlängerung derselben nach einigen Tagen nicht größer als 2 mm, während bei normaler Krümmung das Wachstum der Mittellinie viele Millimeter beträgt. Bei dem Antagonismus der verlängernden und verkürzenden Komponenten überwiegen daher bei verhinderter Krümmung die verlangsamenden Kräfte. Bei dem Spalten des Organes nach der Mittellinie wird die gegenseitige Hemmung beider Hälften aufgehoben. Es fragt sich, wie sich diese getrennten Hälften bei verhinderter Krümmung verhalten werden. Wir verdanken Copeland¹⁾ die Untersuchung dieser Frage. Sprosse von verschiedenen Pflanzen wurden gespalten. Die erhaltenen Hälften wurden in Glasröhren befestigt in horizontale Lage versetzt, und zwar einige mit der Schnittfläche abwärts, andere mit der Schnittfläche nach oben. Das Wachstum von beiden wurde gemessen und mit dem von vertikal orientierten Hälften verglichen. Nach 48 Stunden wurden in allen drei Fällen Unterschiede gefunden. Auf Grund dieser Versuche kommt Copeland zu dem Schluß: „That the rate of growth of an isolated half stem is greater, in general perhaps twice as great, if it occupies the position of the inferior half of an innujured prostrate stem, than if it is in the position of the superior half.“ Bezeichnen wir, sagt Copeland, das Wachstum der vertikalen Hälften durch die Zahl 100, so berechnet sich dasjenige der horizontalen Hälften mit der Schnittfläche nach unten zu 88,5, und das der horizontalen Hälften mit der Schnittfläche aufwärts zu 178,9. Copelands Versuche

¹⁾ Botanical Gazette. Bd. 29. 1900. p. 189.

berechtigen schon zu dem Schluß über die Aktivität der beiden Sproßhälften bei der Krümmung: The behavior of split stems emphasizes the fact that geotropic irritability is dependent upon the relative positions of the tissues of the stem; and seems to me to point toward a more intimate connection of the perception of the stimulus with the execution of the response than we have hitherto felt justified in assuming. The execution of the response by whole stems does not demonstrate any transverse transmission of a stimulus by which the halves compare their positions, for the behavior of the separate halves shows that no comparison is required."

Es ist interessant, Copelands Versuche zu erweitern. Seine Methode gestattet es, das Verhalten getrennter Hälften etwas ausführlicher zu studieren. Es ist nur notwendig, die Beobachtungen über das Wachstum der Hälften längere Zeit fortzusetzen, um zu bestimmen, wie groß im äußersten Falle der Unterschied im Wachstum beider Hälften werden kann. Der Beobachter physiologischer Vorgänge muß ja allgemein den betreffenden Prozeß immer möglichst bis zu Ende verfolgen, wenn er keine voreiligen Schlüsse ziehen will. Besonders gilt das für Versuche, die operative Eingriffe erfordern, weil die Folgen der Verwundung gewöhnlich erst nach einiger Zeit verschwinden. Für die mich interessierende Frage hat die Ausdehnung der Beobachtungen auf längere Zeit besondere Bedeutung, wie aus folgendem hervorgeht.

Meine Versuche wurden nach einer Methode ausgeführt, die sich wenig von der Copelandschen unterscheidet. Hypokotyle der Lupinen wurden nach Entfernung von Kotyledonen und Vegetationsspitzen möglichst symmetrisch in zwei Hälften gespalten, die jedoch an der Basis in Verbindung blieben. Diese Sprosse wurden dann in Glasröhren befestigt. Dies geschah durch Anbringen eines Gypsringes an den Basen der Glasröhren. Die Röhren wurden so in einem dunklen, dampfgesättigten Zinkkasten befestigt, daß die Schnittflächen horizontal lagen; andere Röhren wurden vertikal gestellt. Die Temperatur betrug bei diesen Versuchen 18—19°. Es wurden etiolierte Objekte verwendet.

Folgende Tabellen enthalten die Zuwüchse in beiden Hälften in Millimeter (dekapitierte Hypokotyle von *Lupinus albus*):

Tabelle VIII.
Beide Hälften vertikal.
a) Die ganze Zeit vertikal.

Urspr. Länge	Zuwüchse nach Tagen						Ges.-Zuw.
	1	2	3	4	5	6	
63	3	3	2	2	0,5	0	10,5
59	2	3	2	2	1	0	10
61	1,5	1,5	2	1	0	0	6
63	2	2,5	2	2	1	0	9,5

b) Beide Hälften zuerst vertikal, nach einem Tage horizontal gelegt.

Zuwüchse nach Tagen							Ges.-Zuw.
1		2	3	4	5	6	
3	O U	0 6	0 6	0 6	0 2	0 0	3 23
2,5	O U	0 4	0 3	0 1	0 0	0 0	2,5 10,5
2,5	O U	0,5 4	0 4	0 2	0 0	0 0	3 12,5
2	O U	0 5	0 5	0 5	0 0,5	0 0	2 17,5
2	O U	0 4	0 4	0 3	0 0	0 0	2 13

Tabelle IX.
Von Anfang an horizontal.

Urspr. Länge	Tage							Gesamt- zuwachs i. d. Versuchszeit
		1	2	3	4	5	6	
65	O U	0,5 6	0 6	0 6	0 5	0 3	0 0	0,5 26
62	O U	0,5 6	0 8	0 6	0 5	0 4	0 0	0,5 29
61	O U	0,5 6	0 5	0 3	0 0,5	0 0	0 0	0,5 14,5
55	O U	1 4	0 4	0 5	0 5	0 3	0 0	1 21

Tabelle X.
Horizontal, am zweiten Tage um 180° gedreht.

Urspr. Länge	Tage								Ges.-Zuw. i. d. Versuchs- zeit
		1		2	3	4	5	6	
60	O U	0,5 6	U O	7 1	7,5 0	2,5 0	0 0	0 0	17,5 7
59	O U	1 6	U O	4 2	4 0	0,5 0	0 0	0 0	9,5 8
62	O U	0,5 6	U O	5 0,5	5 0	7 0	2 0	0 0	19,5 6,5

Tabelle XI.
Zuerst horizontal, am zweiten Tage vertikal gestellt.

Urspr. Länge	Tage							Ges.-Zuw.
		1	2	3	4	5	6	
62	O	0	2	1	0	0	0	3
	U	3	0	0	0	0	0	3
62	O	0	3	2,5	0,5	0	0	6
	U	7	2	0	0	0	0	9
61	O	0	3	3	4	2	0,5	12,5
	U	5	2	2	1,5	0,5	0	11
63	O	0	4	5	5	2	0,5	16,5
	U	2	3	3	3	1	0	12

Unsere Versuche mit *Lupinus* ergeben also, daß sich bei den durch medianen Längsspalt halbierten Objekten das Wachstum nach der Überführung in horizontale Lage (Spalthälfte horizontal) erheblich ändert. Denn in abwärts gewandten Hälften tritt gegenüber den in Vertikallage befindlichen Spalthälften erhebliche Beschleunigung des Wachsens ein, während dieses in den aufwärts gewandten Hälften sehr stark gehemmt wird. Diese Hemmung geht so weit, daß diese so oben liegende Hälfte (Schnittfläche abwärts schauend) das Wachstum so gut wie ganz einstellt. Der kleine Zuwachs am ersten Tage (0,5—1 mm meist nicht überstehend) kann wohl als Nachwirkung, d. h. Folge davon angesehen werden, daß es eine gewisse Zeit bedarf, bis nach dem Horizontallegen die Reizwirkung zur vollen Geltung kommt.

So lange das Wachstum in der abwärts gewandten Hälfte fortschreitet, vergrößert sich also die Längsdifferenz der beiden Spalthälften, die endlich bei den von uns angewandten Objekten — Hypokotylen von *Lupinus* — bis zu 30 mm stieg. Im Vergleich mit ähnlichen gespaltenen Objekten, die in vertikaler Stellung gehalten wurden, ist dann schließlich die abwärts gewandte Hälfte um ca. 20 mm länger, während die aufwärts gewandte Hälfte um ca. 10 mm kürzer ist. Hieraus ist zu ersehen, wie ansehnlich die Zuwachsbeschleunigung ist, welche die abwärts gewandte Hälfte erfährt. Naturgemäß fallen diese Differenzen, je nach der Zeitdauer der Versuche, der Natur und den Entwicklungsstadien der Objekte verschieden, aber immer in besagtem Sinne für Stengel aus.

Durch geotropische Reizung wird somit auch an den isolierten Längshälften eine ähnliche Änderung in der Zuwachstätigkeit erzielt, wie sie ein intakter Sproß bei geotropischer Reaktion erfährt. Wie bei diesem erfolgt auch an den Spalthälften (die an Krümmung gehindert sind) endlich Auswachsen. Nach vorstehenden Versuchen tritt das Erlöschen des Wachsens ungefähr zu gleicher Zeit bei intakten, vertikal stehenden Sprossen und den horizontal in Glasröhren gehaltenen Spalthälften ein.

So lange Wachstum resp. Wachstumsfähigkeit noch nicht erloschen sind, führt die Veränderung der Lage an den horizontal gehaltenen Sprossen eine entsprechende Modifikation der Wachstumstätigkeit herbei. Wird also das Objekt in Horizontallage um 180° gedreht, so daß die bisher abwärts gewandte Hälfte nun nach oben zu liegen kommt, so wird nunmehr das Wachstum in dieser Hälfte gehemmt, während in der bisher nicht wachsenden oberen Hälfte infolge der veränderten geotropischen Reizlage das Wachstum aufgenommen wird. Dieses geschieht auch, jedoch in gewissem Grade, wenn der gespaltene Sproß aus der Horizontallage in die normale Vertikallage gebracht wird. In diesem Falle ist demgemäß auch die Wachstumshemmung geringer für die bisher abwärts gewandte Hälfte. Nachdem Wachstumsfähigkeit ausgeklungen, ist natürlich kein Erfolg mehr zu erzielen.

Analoges findet man auch bei Versuchen mit intakten Sprossen. Denn mit Umkehren in Horizontallage tritt ein beschleunigtes Wachsen an der bisher gehemmtten Konkavseite und Hemmung an der nun zur Konkavseite werdenden bisherigen Unterseite ein. Ebenso erfolgt auch mit Vertikalstellung Ausgleichung der Krümmung an den noch wachstumsfähigen Objekten. Es ist das eine Folge davon, daß die bisherige Wachstumshemmung (durch geotropische Reizung) auf der Konkavflanke aufgehoben wird. Dazu treten noch Reizwirkungen aus dem Krümmungseffekt und andere Faktoren.

Bei bisherigen Versuchen mit *Lupinus* waren die Reservestoff enthaltenden Kotyledonen entfernt, und es wird also mit der Zeit gewisser Nahrungsmangel eintreten. Um das zu vermeiden, wurden auch einige Versuche gemacht, in welchen sich an der einen Spalthälfte ein Kotyledon und außerdem die Plumula befanden. Bei diesen Experimenten wurde zunächst ein Kotyledon entfernt und dann die Spaltung so vollführt, daß die eine Hälfte in besagter Weise mit einem Samenlappen und Sproßspitze versehen war, während die andere eine kotyledonfreie Längshälfte vorstellte, wie sie beim Längsspalt des dekapitierten Hypokotyls genommen wird. In diesen Versuchen wurde die Wurzel sowie das gespaltene Hypokotyl ebenfalls in eine Glasröhre geschoben und zwar so weit, als es der Samenlappen erlaubte. Wenn dieser dann durch den Zuwachs von der Glasröhre fortgerückt war, wurde die Pflanze wiederum so weit eingeschoben, bis der Samenlappen der Mündung der Glasröhre angepreßt war. Um solches zu ermöglichen, waren weder Wurzel noch Hypokotyl in der Glasröhre fixiert. Der Abstand von der Insertionsstelle des Stiels des Kotyledons und dem Wurzelhals ergab in diesem Falle den Zuwachs. Praktisch wurde dieser mit für uns zureichender Genauigkeit dadurch bestimmt, daß man die Lage des Wurzelhalses zu Beginn des Versuches und nach dem jedesmaligen Wiederhereinschieben der Pflanze durch einen Tuschestrich auf der Glasröhre markierte. Der Abstand dieser Marken ergab ja direkt den Zuwachs in den betreffenden Zeiten. In den folgenden Tabellen sind die Resultate der Versuche zusammengestellt:

Tabelle XII.

Zuwüchse vertikaler, nicht dekapitierter Spalthälften von *Lupinus albus* in Millimeter.

Urspr. Länge	Nach Tagen										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
60	2	4	9	7	5	4	2	1	0	0	0
50	2	2,5	5	2	1	1	1	0	0	0	0
43	3	4	9	7	5	3	2	1	1	0	0
50	2	3	8	10	6	3	2	1	1	0	0
60	2	2	6	5	5	2	2	2	2	1	0
60	2	2	5	10	8	6	5	3	2	2	0

Tabelle XIII.

Horizontal, Schnittfläche aufwärts gekehrt.

Urspr. Länge	Nach Tagen											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
55	5	5	13	15	7	6	5	5	5	3	2	0
65	3	3	7	9	5	5	4	3	3	2	0	0
60	2	3	6,5	7	4	4	4	3	2	2	1	0
55	3	3	7	7	0 ¹⁾	0	0	0	0	0	0	0

¹⁾ Um 180° gedreht.

Tabelle XIV.

Horizontal, Schnittfläche abwärts gekehrt.

Urspr. Länge	Nach Tagen										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
62	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
76	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
67	0	0	5 ¹⁾	6	4	3	3	1	0	0	0
63	1	1	0	0	0	5 ¹⁾	6	3	1	1	0

¹⁾ Um 180° gedreht.

Die Resultate fielen im wesentlichen gleich aus wie die schon berichteten. Die Dauer des Wachstums beträgt meistens 10—11 Tage, der Unterschied im Wachstum vertikaler und der unteren horizontalen Hälften ist nicht so groß wie bei den dekapitierten Hälften. Bei der Drehung der unteren Hälften um 180° hört das Wachstum bald auf.

Die letzte Tabelle enthält die Resultate der Versuche mit den Hälften, deren Schnittfläche abwärts gekehrt war. In allen in den Tabellen angeführten Fällen ist der Zuwachs gleich Null. Ich muß jedoch bemerken, daß in anderen Fällen schwache Zuwüchse erhalten wurden, welche sich nach 6—7 Tagen ansehnlich vergrößerten. Das geschah immer dann, wenn die Spitzen von Anfang an eine schwache Krümmung zeigten, was sehr oft der Fall war, wenn der obere Teil des Hypokotyls bedeutend dünner war als die älteren Teile. Diese nicht ganz horizontale Lage war auch die Ursache, warum der obere Teil mit dem Kotyledon bald eine fast vertikale Lage einnahm. Solche Objekte wurden weiteren Beobachtungen nicht unterworfen. In anderen Fällen zeigten die Hälften gar keinen wirklichen Zuwachs. Das Unterbleiben des Wachstums konnte aber keineswegs dem Umstande zugeschrieben werden, daß diese Objekte etwa schwer von der Operation mitgenommen waren und überhaupt nicht mehr wachstumsfähig waren, wie folgende Versuche zeigen. Nachdem die Hälften schon einige Tage keinen Zuwachs gezeigt hatten, wurden sie um 180° gedreht, um zu bestimmen, ob das Wachstum nach einem fortdauernden Stillstand hierdurch wiedererweckt werden könne. Wie sich herausstellte, war dies wirklich der Fall, und zwar bei allen Objekten nach 3, 5, 7 und 9 Tagen, d. h. die Fähigkeit des Wachstums bleibt auf dieselbe Zeit erhalten, welche vertikale Hälften wachsen. In dieser Weise wird also das Wachstum gehemmt, so lange Objekte dem entsprechenden geotropischen Reiz unterworfen sind; es geht jedoch nicht auf immer verloren, sondern kehrt jedesmal bei der Drehung um 180° zurück. Für die ausgeführten Versuche wurden Hypokotyle von *Lupinus* gewählt, weil dieses Objekt bedeutende Unterschiede im Wachstum der Spalthälften zeigt. Andere Pflanzen, wie *Ricinus communis* und *Phaseolus multiflorus*, erwiesen sich für diese Versuche als weniger geeignet, weil das Wachstum der operierten Teile bei ihnen früher stillstand als bei *Lupinus*. Gute Resultate zeigte jedoch noch *Helianthus annuus*.

Zusammenfassung der Resultate.

Werden Sprosse median längsgespalten, so tritt im allgemeinen eine gewisse Verlangsamung des Wachstums ein. Doch wachsen bei normaler Vertikalstellung beide Teilhälften gleichmäßig und gleichschnell weiter.

Bringt man solche gespaltene Sprosse von *Lupinus albus* in Horizontallage (in Glasröhren), so daß die Spaltfläche horizontal liegt, so erfährt infolge der geotropi-

schen Reizung die abwärts gewandte Hälfte eine erhebliche Wachstumsbeschleunigung, die aufwärts gewandte Hälfte aber eine so starke Hemmung, daß das Wachstum ganz sistiert werden kann. Auf diese Weise kommt also mit der Zeit eine ganz ansehnliche Längendifferenz beider Hälften zustande. Klar treten solche Verhältnisse hervor, wenn wegen geringer Gewebespannung (wie bei etiolierten Lupinen) die Sproßhälften nicht klaffen und außerdem durch Einschieben in Glasröhren Krümmungen vermieden und Objekte in dieser Lage zwangsweise gehalten werden.

In den horizontal gehaltenen Teilhälften (*Lupinus*) erlischt die Wachstumstätigkeit bzw. Wachstumsfähigkeit ungefähr ebensoschnell wie in den normal vertikal stehenden Spalthälften. Wenn das geschehen, ruft eine Lagenänderung keine Reaktion hervor. Zuvor wird indeß durch Drehung um 180° um die horizontale Achse in der nach oben gewandten zuverigen Unterhälfte das Wachstum gehemmt, in der nun nach abwärts gerichteten bisherigen Oberhälfte aber beschleunigt. Auch beim Vertikalstehen werden entsprechende Hemmungen und Beschleunigungen ausgelöst (nach Maßgabe der noch vorhandenen Wachstumsbefähigung).

Die bezüglichlichen Hemmungen und Beschleunigungen, wie sie an intakten Objekten bei geotropischer Reaktion eintreten, stellen sich also auch an den gespaltenen Hälften ein, sind also von der lebendigen Kontinuität von Ober- und Unterseite unabhängig. Wo solche vorhanden, werden infolge des Zusammenhangs mechanische Zug- und Druckwirkungen eine Rolle spielen. Ebenso sind anderweitige Reizregulationen nicht ausgeschlossen für Erzielen von harmonischem Zusammenwirken.

Bis zu gewissem Grade kommen solche mechanische Effekte auch zur Geltung, wenn die beiden Spalthälften mit Baststreifen zusammengebunden werden und dann geotropisch gereizt wird. Indeß trat zumeist ein mehr oder minder ausgeprägtes Gleiten aufeinander bei den nach ungleicher Länge strebenden Hälften ein.

Eine herausgeschnittene Mittellamelle, bei der durch die Längsschnitte an zwei opponierten Seiten die Gefäßbündelelemente entfernt sind, reagieren gut geotropisch, wenn die Schnittfläche vertikal gestellt wird. Ist diese horizontal gerichtet, so erfolgt keine geotropische Reaktion. Eine solche tritt, wenn auch in mäßigem Grade, aber ein, wenn der Sproß zuvor geotropisch induziert wurde und dann, bevor Reaktion eintrat, die Mittellamelle in entsprechender Weise herausgeschnitten wird. Es wird dadurch erwiesen, daß das Mark (sowie in dieser Lage auch die

386 Schtscherback, Die geotropische Reaktion in gespaltenen Stengeln.

vorhandenen Gefäßbündelelemente) den geotropischen Reiz nicht perzipieren, jedoch an sich aktionsfähig sind. [Diese Versuche wurden mit den sehr geeigneten Stengeln von *Silphium* angestellt.]

Die vorliegende Arbeit wurde im Leipziger Botanischen Institute ausgeführt. Dem Vorstand desselben, Herrn Geheimrat Professor Dr. W. Pfeffer, bin ich für die Leitung der Arbeit zu großem Danke verpflichtet. Auch den Herren Professoren Dr. Miede und Dr. Nathansohn möchte ich meine Dankbarkeit ausdrücken.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [BH_25_1](#)

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

Artikel/Article: [Die geotropische Reaktion in gespaltenen Stengeln. 358-386](#)