

Über Stärkegehalt und Geotropismus der Wurzeln von *Lepidium sativum* und anderer Pflanzen bei Kultur in Kalialaunlösungen.

Von
Arthur Block.

Mit 6 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Im Jahre 1909 erschien nach einer kurzen Mitteilung von Went¹⁾ eine Arbeit von Fräulein Pekelharing,²⁾ die in ihrem letzten Abschnitt schwerwiegende Einwände gegen die Némec-Haberlandtsche Statolithentheorie enthält. Es wird dort behauptet: „Wurzeln, die mittels Kalialaun entstärkt worden sind, können sich, wiewohl sie anscheinend durch die Entstärkung gelitten haben, in vielen Fällen dennoch geotropisch krümmen“.³⁾ Wäre diese Behauptung auf eindeutige, sichere Versuche basiert, so könnte man die so auffällige Anhäufung von umlagerungsfähiger Stärke in der Columella von Wurzelhauben wohl kaum in der Weise deuten, wie es durch Némec und Haberlandt geschehen ist; die Statolithentheorie müßte fallen. Da diese Theorie sich bis jetzt aber überall bestätigt und vieles Gegensätzliche späterhin zu ihren Gunsten sich geklärt hat, so war eine Nachprüfung der Pekelharingschen Versuche wohl am Platze. Schon Némec⁴⁾ hat eine solche vorgenommen, die nicht zugunsten der Behauptungen Pekelharings ausgefallen ist. Bei der Wichtigkeit des Gegenstandes schien jedoch eine nochmalige, eingehendere Nachprüfung wünschenswert, die ich auf Veranlassung von Professor Haberlandt im Winter-

1) Went, F. A. F. C., The inadmissibility of the statolith theory of Geotropism as proved by experiments of Miss C. J. Pekelharing. (Proceed. of the Kon. Akad. v. Wetenschappen Amsterdam. Nov. 1909.)

2) Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes von C. J. Rutten-Pekelharing. (Trav. bot. Néerlandais. Vol. VII. 1910.)

3) Pekelharing, l. c. p. 95.

4) Némec, B., Der Geotropismus entstärkter Wurzeln. (Ber. d. D. Bot. Ges. XXVIII. 1910. 4.)

und Sommersemester 1910/11 im Botanischen Institut der Universität Berlin ausgeführt habe.

II. Kritisches.

Wie bemerkt, ist bisher keine Tatsache bekannt geworden, die mit der Statolithentheorie, welche nunmehr seit 11 Jahren von ihren Begründern vertreten wird, unvereinbar wäre. Aber davon abgesehen, läßt sowohl die Methode, die den Pekelharing'schen Versuchen zugrunde liegt, wie auch die Art und Weise ihrer Anwendung von vornherein kritische Zweifel an der Beweiskraft dieser Versuche aufkommen.

Es ist zunächst trotz der Angaben Fluris¹⁾ und Pekelharing's²⁾ nicht einzusehen, wie durch Behandlung mit Kalialaun Pflanzen entstärkt werden sollen, ohne im übrigen mehr oder minder weitgehende Schädigung zu erfahren. Man wird doch nur erwarten können, durch Zucht in Kalialaunlösung Pflanzen zu bekommen, die neben verschiedenen anderen krankhaften Erscheinungen (Krüppel-Wachstum usw.) vor allem auch Stoffwechselstörungen und daraus sich ergebende Entstärkung zeigen. Das ist aber ein ganz anderer Erfolg als der von Fräulein Pekelharing angestrebte. Sie wollte ursprünglich normale, gesunde Pflanzen bekommen, die sich nur durch den Stärkemangel von anderen gesunden Pflanzen unterscheiden. Man wird nach dem Gesagten und dem, was Fräulein Pekelharing selbst schreibt, bezweifeln müssen, ob ihr das gelungen ist. Trotz der Kürze der Pekelharing'schen Angaben überhaupt sei auf folgende Stellen verwiesen: „Bei jeden hundert gekrümmten Wurzeln war stets eine Anzahl, die gänzlich entstärkt war“.³⁾ Das heißt: die Entstärkung muß überhaupt selten aufgetreten sein. Ferner: „In einer Lösung von 1 g Kalialaun in 4 l Leitungswasser wurde ein Teil der Wurzeln entstärkt; andere, dünner als die normalen Wurzeln, werden nach einigen Tagen sehr lang und behalten ihre Stärke.“⁴⁾ Und: „Wurzeln, die mittels Kalialaun entstärkt worden sind, können sich, wiewohl sie anscheinend durch die Entstärkung gelitten haben, in vielen Fällen dennoch geotropisch krümmen“.⁵⁾ Schließlich:⁶⁾ „Auch bei der schwachen Lösung war es vor dem Anfang des Versuches immer notwendig, eine Anzahl traumatotrop gekrümmter Wurzeln zu entfernen“. Es scheint also, daß normal lange Wurzeln ohne Stärke gar nicht aufgetreten sind, sondern Entstärkung nur bei kurzen, zurückgebliebenen zu finden war. Da Fräulein Pekelharing also offenbar nur mit kranken Wurzeln gearbeitet hat, muß die Richtigkeit ihrer Behauptung, daß die „positive Reaktion“, die sie beobachtete, wirklich eine geotropische

¹⁾ Fluri: Der Einfluß von Aluminiumsalzen auf das Protoplasma. (Flora. Bd. 99; 1908.)

²⁾ Pekelharing, l. c. p. 92.

³⁾ Pekelharing, l. c. p. 93.

⁴⁾ Pekelharing, l. c. p. 92.

⁵⁾ Pekelharing, l. c. p. 95.

⁶⁾ Pekelharing, l. c. p. 93.

gewesen ist, sehr bezweifelt werden. Vor allem kann man sich schwer dem Verdacht entziehen, daß bei ihren Versuchen „traumatrop“¹⁾ Krümmungen für geotropische gehalten worden sind.

Auch die Versuchsmethoden Frl. Pekelharings sind nicht einwandfrei und ihre Angaben darüber leider recht lückenhaft. Vor allem käme es darauf an zu erfahren, wann die Kulturen, in denen entstärkte, geotropisch gekrümmte Wurzeln beobachtet wurden, auf ihren Stärkegehalt geprüft worden sind. Es wäre möglich, daß diese Prüfung, die am sichersten gleich nach eingetretener Krümmung vorgenommen wird, zu spät ausgeführt wurde und daß alsdann Wurzeln, die schon zur Zeit der Krümmung nicht allzuviel Stärke enthielten, bis dahin gänzlich entstärkt waren. Dies ist um so wahrscheinlicher, als die Pekelharingsche Alaunlösung einen Teil der Wurzeln schon nach zwei Tagen gänzlich entstärkt haben soll. Ferner hat schon Němec mit Recht darauf aufmerksam gemacht, daß die Untersuchung der Wurzeln in Chloralhydrat nicht einwandfrei ist, da durch dieses mit der Zeit auch die Stärke angegriffen wird.²⁾ Schließlich wäre zu bemerken, daß Pekelharing es unterlassen hat, die entstärkten Wurzeln auf ihre Wachstumsfähigkeit zu prüfen. Hinsichtlich dieses Punktes wäre es auch von Wichtigkeit, zu wissen, ob alle Wurzeln, die umgelegt wurden, erst das Alter von drei Tagen hatten oder ob auch ältere Kulturen, von denen man noch sicherer vermuten könnte, daß sie ausgewachsen waren, umgelegt wurden. Schließlich ist zu bemerken, daß die Zucht der Wurzeln in zylindrischen Gefäßen ev. zu Irrtümern führt, da in denselben die Gestalt der Wurzeln dem Auge des Beschauers verzerrt erscheinen kann.

III. Eigene Versuche mit *Lepidium sativum*.

A. Methodisches.

Die eigenen Versuche wurden ebenfalls zunächst ausschließlich mit *Lepidium sativum* ausgeführt. Die Samen wurden nach vorherigem fünf- bis sechsständigem Quellen auf nicht appretiertem Mull ausgesät, der bei den ersten Versuchen über kleine Zylinder mittels Garn gespannt war. Die weitere Versuchsanordnung war dieselbe wie bei Frl. Pekelharing.³⁾ Es wurden also die mit den Samen beschickten Gefäße in Glaswannen gestellt und diese so weit gefüllt, daß die Lösung die Samen eben erreichte. Mull, Wannen, Gefäße und Zylinder wurden vor Benutzung mehrmals mit warmem Wasser ausgespült. Die Abwägungen von Salzen sind bis auf 0,01 g genau. Die Wannen waren mit Glasscheiben bedeckt und alle Kulturen wurden bei ca. 18° C. im Dunkeln aufgestellt. Es wurde chemisch reiner, wasserfreier Kalialaun benutzt.

¹⁾ Die Unzulässigkeit dieser Bezeichnung für die von Pekelharing beobachteten abnormalen Krümmungen wird später erörtert werden.

²⁾ Němec, 1910. l. c. p. 112.

³⁾ l. c. p. 92, 93.

Hinsichtlich der Anlage der Kulturen wäre noch weiter zu bemerken, daß ein Teil derselben nicht in Zylindern, sondern in parallelepipedischen Gefäßen gezogen wurde. Dieselben wurden mit ihren Längswänden an die Längswände der großen Glaswanne gestellt und die Samen dicht an den Längswänden entlang ausgesät. Es war so möglich, die Wachstumsfähigkeit festzustellen, indem außen an die Glaswanne mittels Maskenlack Marken angebracht wurden. Die Methode ist zwar ziemlich roh, aber es war auf diese Weise doch möglich, wenigstens normal wachsende Wurzeln von nicht oder kaum mehr wachsenden zu unterscheiden. Die Wurzeln und Hypokotyle wurden auf ihren Stärkegehalt sämtlich in wässriger Jod-Jodkaliumlösung geprüft. Von den Hypokotylen wurden dazu Handlängsschnitte angefertigt, die Wurzelspitzen wurden abgeschnitten und unter dem Deckglas etwas gequetscht. Diese Methode gestattet eine größere Anzahl Wurzeln schnell zu untersuchen und ist nach einiger Übung sehr sicher, da beim Quetschen die stärkehaltige Kolumella durch das Auseinanderweichen der Außenschichten meist frei zu liegen kommt. Vereinzelt auftretende Stärkekörner könnten bei dieser Art der Untersuchung ev. übersehen werden, doch war, wie sich aus dem Resultat der Versuche ergeben wird, eine genauere Prüfung nicht nötig. Sämtliche Wurzeln wurden gezeichnet und ihre Länge auf Millimeterpapier gemessen.

B. Experimentelles.

1. Wachstum und Stärkeverteilung.

Um zunächst die entstärkende Wirkung von Alaunlösung überhaupt zu prüfen, wurden vergleichsweise folgende Kulturen von *Lepidium sativum* gezogen: in Leitungswasser, in Knopscher Nährlösung (mit Leitungswasser angesetzt), in einem Gemisch von Erde und Sägespänen, in destilliertem Wasser, in einer Lösung von $\frac{1}{4}$ ‰ Alaun in Leitungswasser, schließlich in einer gleich konzentrierten Lösung von Alaun in destilliertem Wasser. Beobachtet wurden bis zum Alter von 10 bis 11 Tagen in jeder Kultur 50 bis 70 Wurzeln. Die Resultate sind auf Tabelle 1 verzeichnet, in welcher die täglichen Längen einem Durchschnitt von je 5 bis 10 wahllos entnommenen Wurzeln entsprechen und die Zahlen in den Spalten „Stärkegehalt“, „Krumme Wurzeln“, „Dicke Wurzeln“ und „Normale Wurzeln“ Prozente der in der Beobachtungszeit von 2 bis 10 Tagen in jeder Kultur überhaupt untersuchten Wurzeln (s. o.) bedeuten.

Die durchschnittlichen Längen sollen natürlich nur einen ungefähren Überblick geben und können keinen Anspruch auf wirkliche Genauigkeit machen, da die individuellen Schwankungen diesbezüglich sehr groß (s. auch Pekelharing, l. c. p. 92) und die Zahlen, aus denen der Durchschnitt gewonnen wurde, sehr klein sind. Immerhin geht aus den angegebenen Längen deutlich hervor, daß nur die Kulturen in destilliertem Wasser und in $\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösung in destilliertem Wasser eine starke Wachstumshemmung

zeigen, besonders die letzteren, bei welchen sich zu der schädlichen Wirkung des destillierten Wassers die des Kalialauns hinzugesellt. Die schädigende Wirkung dieser beiden Flüssigkeiten geht auch aus den Angaben über den hohen Prozentsatz der darin enthaltenen stark oder ganz entstärkten und krummen Wurzeln hervor. Vergleichen wir diesen Prozentsatz und die Längen dagegen bei den Kulturen in Knopscher Lösung, Leitungswasser und $\frac{1}{4}$ ‰ gewöhnlicher Alaunlösung, so können wir hier keine merklichen Unterschiede feststellen. Wichtig ist, daß 1. eine gewisse entstärkende Wirkung auch der Nährlösung und dem Leitungswasser

Tabelle 1. Wurzeln von *Lepidium sativum*.

Kultur in	Durchschnitts-Längen in mm							Stärkegehalt ‰ d. Wurzeln			Krumme Wurzeln ‰	Dicke Wurzeln ‰	Normale Wurzeln ‰
	2. Tag	3. Tag	4. Tag	6. Tag	7. Tag	9. Tag	10. Tag	0	wenig	reichlich			
einem Gemisch von Erde u. Sägespänen	5	12	28	36	40	57,7	42,2	8	—	92	8	—	92
Knopscher Nährlösung	4,5	7,6	14,7	—	20	26,5	—	—	40	60	24	14	64
Leitungswasser	4,3	11,6	25,3	40	39	43,3	61,7	3	30	67	18	14	72
$\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlös. in Leitungswasser	4,5	9,8	14,7	20	32	34,3	34	5	22	72	24	21	62
Destilliert. Wasser	6,2	8,8	9,3	7,2				14	33	53	57	nicht gezählt	nicht gezählt
$\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlös. in destill. Wasser	6,2	4,6	5,4	6				33	47	20	70	22	7

zukommt und daß sich 2. diese Wirkung nicht merklich von der einer schwachen Alaunlösung unterscheidet. Daß stärkere Alaunlösungen anders wirken, wird sich später zeigen. Es sei auf diese Tatsache besonders aufmerksam gemacht, weil Frl. Pekelharing auch mit einer $\frac{1}{4}$ ‰ Lösung gearbeitet hat. Sie hat hier Entstärkung beobachtet; nach dem vorhergehenden ist es aber gar nicht sicher, ob daran der Kalialaun schuld war oder die Kultur in Wasser, da diese ja in gleicher Weise den Stärkegehalt der Wurzeln herabsetzt. Letzteres wird uns besonders deutlich, wenn wir die Kultur in Erde zum Vergleich heranziehen. In dieser waren wohl auch einige Exemplare stärkefrei, gleichzeitig aber auch krumm (nicht geotropisch); alle übrigen Wurzeln enthielten

dagegen gleichmäßig sehr reichlich Stärke. Es geht daraus klar hervor, daß durch die Kultur in Wasser an und für sich (als einem den Erdpflanzen ungewohnten Medium) ein gewisser Prozentsatz der Wurzeln geschädigt und weitgehend entstärkt wird.

Im Anschluß an die Besprechung der Kultur in $\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösung, die zwecks genauer Nachprüfung der Pekelharingschen Resultate mehrfach angesetzt wurde, sei gleich auf eine Erscheinung hingewiesen, die bei Frl. Pekelharings Versuchen nicht aufgetreten zu sein scheint oder von der sie wenigstens keine Erwähnung macht. Jede Lösung von Alaun in der angegebenen Menge Leitungswasser ließ eine starke, weiße Trübung erkennen, die sich nach einigen Stunden als Fällung zu Boden setzte. Das gleiche wurde seinerzeit auch von Haberlandt bei einer kurzen Nachprüfung der Pekelharingschen Versuche in Graz beobachtet. Da die Fällung nicht beim Lösen in destilliertem Wasser auftritt, so muß dieselbe durch Stoffe bedingt sein, die im hiesigen Leitungswasser gelöst sind. Aus einer mir vom Städt. Untersuchungs-Amt freundlichst mitgeteilten Analyse desselben sei folgendes angeführt:

Härtegrad	10
Chlor	19,5
Oxydierbarkeit (KMnO ₄)	16,1
Entsprechend Sauerstoff	4,1
Eisen	0,04

Wahrscheinlich handelt es sich also um eine hydrolytische Spaltung des Aluminiumsalzes, die durch den hohen Härtegrad und Chlorgehalt des Wassers bedingt ist, so daß die Fällung wohl als ein Hydrat des Aluminiums anzusehen ist. Jedenfalls macht dieser Umstand eine genaue Nachprüfung der Pekelharingschen Versuche überhaupt illusorisch, denn das Leitungswasser ist überall anders beschaffen und demgemäß wird sich auch die Beschaffenheit einer gleich konzentriert angesetzten Alaunlösung ändern. Daß sich in meinen Versuchen die Wurzeln in Leitungswasser und $\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösung fast gleich verhielten, ist vielleicht auch darauf zurückzuführen, daß die Hauptmenge des Aluminiums ausgefallen war.

Vor allem handelt es sich uns bei diesen Versuchen um die Entstärkung der Wurzeln und wir wollen daher die Stärkeverteilung in den verschiedenen Lösungen und zu den verschiedenen Zeiten näher verfolgen. Gleich, wenn die Wurzeln 2 Tage alt sind, ist der große Unterschied zwischen den in Erde und den in Lösung gewachsenen gegeben: bei jenen ist die ganze Wurzelhaube mit Stärke vollgefropft, diese enthalten Stärke stets nur in den jüngeren Kolumellapartien. (S. Tab. 2.)

Doch ist auffallender Weise in Wurzeln, die in stärker schädigenden Lösungen gewachsen waren, am 2., seltener auch noch am 3. Tage mehr Stärke vorhanden, als bei den in Leitungswasser oder Knopscher Nährlösung gezogenen. In den höher konzentrierten Alaunlösungen wie auch bei den Kulturen in destilliertem Wasser geht der Stärkegehalt dann schon am 3., spätestens 4. Tage hinter dem der in Leitungswasser gewachsenen zurück und es ist ein hoher Prozentsatz entstärkt. Die in $\frac{1}{4}$ ‰ Alaun-Leitungswasser-

lösung gezogenen Wurzeln dagegen haben nach 4 Tagen ebensoviel Stärke wie die in Leitungswasser oder Knopscher Lösung. Mit Ausnahme einiger zurückbleibender, entstärkter Wurzeln findet nun in diesen 3 Kulturen normales Wachstum und allmähliche Zunahme der Stärke statt, und nach 9—11 Tagen sind die Wurzelspitzen fast ebenso vollgepfropft mit Stärke wie die gleichaltrigen in Erde gewachsenen. Das Beobachtungsmaterial, in Form der Tabelle 2 zusammengefaßt, läßt die geschilderten Verhältnisse erkennen. Man sieht also daraus, daß, wenn die anfängliche Schädigung der in Lösung gekeimten Samen nicht zu groß ist, wie in den Leitungswasser-, Nährlösung- oder $\frac{1}{4}$ ‰ Alaunkulturen, diese Wurzeln allmählich die Schädigung überwinden und ziemlich in den normalen

Tabelle 2. *Lepidium sativum*.

Kultur in	Durchschnittlicher Stärkegehalt d. Wurzeln im Alter von 2—9 Tagen. + bedeutet reichlicher, — geringer Stärkegehalt					
	2 Tage	3 Tage	4 Tage	6 Tage	7 Tage	9 Tage
einem Gemisch von Erde und Sägespänen	+	+	+	+	+	+
Knopscher Nährlösung	—	+	—	+	+	+
Leitungswasser	—	—	+	+	+	+
$\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösung in Leitungswasser	+	+	+	+	+	+
destilliertem Wasser	+	+	—	—	—	
$\frac{3}{4}$ ‰ Alaunlösung	+	—	—	—		
1 ‰ Alaunlösung	+	—	—	—		
$\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösung in destilliertem Wasser	—	—	—	—	—	

Zustand übergehen; andernfalls verkümmern sie nach wenigen Tagen.

Für die auffallende Tatsache, daß nach 2—3 Tagen die in den giftigeren Lösungen gezogenen Wurzeln mehr Stärke enthielten als die in der Leitungswasser- oder $\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösung, läßt sich eine bestimmte Erklärung nicht abgeben; doch könnte man vermuten, daß bei Kultur in starken Lösungen, die das Wachstum rasch hemmen, es aus diesem Grunde zunächst zu Stoffanhäufung in der Wurzelspitze kommt. Wird dann auch die Stoffleitung von den Kotyledonen her gestört, so tritt, da die vorhandene Stärkemenge bald verbraucht werden dürfte, Stärkemangel ein.

Die Untersuchungen wurden zum Teile auch auf die Hypokotyle der *Lepidium*-Pflanzen ausgedehnt. Die Resultate sind in Tabelle 3 enthalten und lassen sich kurz dahin zusammenfassen, daß die Beeinflussung der Hypokotyle durch die verschiedenen Lösungen eine weit geringere ist als die der Wurzeln.

Tabelle 3. *Lepidium sativum*.

Kultur in	Durchschnitts-Längen des Hypokotyls in mm							Stärkegehalt d. unter- suchten Hypokotyle. Alter 2—9 Tage.		
	2. Tag	3. Tag	4. Tag	6. Tag	7. Tag	9. Tag	10. Tag	Zahl d. un- ters. Hypok.	zieml. reichl. Stärke	sehr reichl. Stärke
einem Gemisch von Sägespänen und Erde	4,7	8,5	13	21,5	23,5	35	37,3	12	10	2
Knopscher Nährlösung	1,8	4,8	12,2		38,3	43		13	13	
Leitungswasser	1,9	5	6,8	27,6	34,4	38,3	42,7	13	12	1
$\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlös. i. Leitungswasser	2,5	5	13	19,1	39,4	43,3	36,7	16	16	
$\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlös. in destilliertem Wasser	2,2	2,9	3,9	9				8	3	5
$\frac{1}{2}$ ‰ Alaunlös. i. Leitungswasser								6	2	4
$\frac{3}{4}$ ‰ Alaunlös. i. Leitungswasser								11	2	9
destilliert. Wasser	1,8	7,2	9	12,2						

Dies folgt einmal aus den mittleren Längenangaben, die in derselben Weise gewonnen wurden wie die Wurzellängen auf Tabelle 1 (siehe p. 425), andererseits aus dem Stärkegehalt, der bis zu einem gewissen Alter in allen Fällen ein reichlicher war. Immerhin ist auch bei den Hypokotylen die Wachstumshemmung in den giftigen Lösungen eine deutliche und auch hier zunächst mit einer auffälligen Anhäufung von Stärke verbunden. Später trat in allen Fällen eine durch das Wachstum im Dunkeln bedingte völlige Entstärkung der Hypokotyle bis auf die auch dann noch stärkeführende oberste Region ein. Die Stärkeabnahme war bei den in Erde gewachsenen Pflanzen sehr gleichmäßig am 10. Tage, bei den in Leitungswasser, in Knopscher und $\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösung gewachsenen am 9.—10. Tage, bei den in konzentrierteren Alaunlösungen gezogenen vielfach schon früher zu bemerken.

Wie erwähnt, hatte die $\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösung bei den Wurzeln keinen stärkeren Einfluß auf die Entstärkung als das bloße Leitungswasser; nur blieben die Wurzeln gegenüber letzterer Kultur etwas im Wachstum zurück und zeigten häufiger Verdickung und unregelmäßige Krümmung (vergl. Tab. 1). Da die Wirkung der $\frac{1}{4}$ ‰-Lösung also (vielleicht infolge der erwähnten Fällung) nicht der Pekelharing'schen $\frac{1}{4}$ ‰-Lösung gleichkam, wurden Versuche mit höher konzentrierten Alaunlösungen unternommen. Wie Tabelle 4, die aus Beobachtungen an insgesamt etwa 130 Wurzeln zusammen-

gestellt ist, zeigt, wächst nun in der Tat die entstärkende Wirkung mit der Konzentration der Alaunlösung.

Tabelle 4. *Lepidium sativum*.

Kultur in	Durchschnitts-Längen der ganzen Pflanzen in mm				Stärkegehalt % der Wurzeln			Krumme Wurzeln %	Dicke Wurzeln %
	2. Tag	3. Tag	4. Tag	6. Tag	0	wenig	zieml. reichl.		
$\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösung	7,2	14,7	27,7	41,8	5	22	72	24	21
$\frac{1}{2}$ ‰ Alaunlösung	10,5	17,5	37,3	50	6	44	50	19	31
$\frac{3}{4}$ ‰ Alaunlösung	6,5	10,6	15,2	27,3	16	44	40	76	
1 ‰ Alaunlösung	8,5	11,8	11		46	39	15	69	69

Es zeigt sich dabei aber, daß die Sistierung des Längenwachstums, Krümmheit und Dicke, alles Anzeichen allgemeiner Abnormalität, im gleichen Verhältnis zunehmen, wie aus der Tabelle ersichtlich ist. Diese abnormen Erscheinungen treten aber gerade an den Wurzeln auf, die ganz oder fast ganz entstärkt sind, wie aus Tabelle 5 entnommen werden kann. Die Kulturen wurden mindestens bis zum Alter von 6 Tagen, meist bis zu 10 Tagen beobachtet; ausgenommen ist die 1‰-Alaunlösung, in der die Wurzeln nur bis zum Alter von 4 Tagen beobachtet wurden. Unter „mißgebildeten“ sind solche verstanden, die zu kurz, zu dick oder krumm (fast stets fällt mehreres davon zusammen) sind, und es zeigt sich also, daß diese mißgebildeten unter den entstärkten stets 67—100%, im Durchschnitt 83.5% ausmachen.

Wohl verstanden bezieht sich dies auch auf die wenig schädigende Leitungswasser- und $\frac{1}{4}$ ‰-Alaunkultur; auch hier sind die entstärkten fast immer kurz und krank, so daß wir das Ergebnis erhalten, daß von den 101 ganz oder fast ganz entstärkten Wurzeln, die unter 421 untersuchten aufgetreten sind, nur 11 normal entwickelt waren. Daneben muß der geringe Prozentsatz der gänzlich entstärkten auffallen; denn man sollte meinen, daß, wenn überhaupt Kalialaunkultur zur Stärkelösung führt, diese wenigstens in den konzentrierteren Lösungen überall einträte. Es fanden sich aber nur 50 Wurzeln unter den 421 (also 11%), die wirklich gar keine Stärke hatten. Diese kämen allein einwandfrei für die Pekelharingschen Versuche in Betracht, wenn sie nicht fast durchweg weitgehend deformiert gewesen wären. Zur Prüfung des geotropischen Verhaltens können nur die Kulturen verwendet werden, in denen wenigstens der Durchschnitt der Wurzeln annähernd normal ist, wie die Kulturen in Leitungswasser

oder in $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ ‰-Alaunlösung. In diesen übersteigt die Zahl der völlig entstärkten aber nicht 10% und von letzteren ist nur ein Bruchteil normal entwickelt. Aus dem eben mitgeteilten ergibt sich, daß die Methode des Entstärkens mittels Kalialaun sehr unverläßlich ist und sich kaum dazu eignet, zur Prüfung der Statolithentheorie verwendet zu werden. Auch wird man der Angabe Pekelharings¹⁾, daß man den Wurzeln a priori ansehen kann, ob sie Stärke enthalten oder nicht, einigen Zweifel entgegensetzen

Tabelle 5. *Lepidium sativum*-Wurzeln.

Kultur in	Zahl der untersuchten Wurzeln	Ganz oder nahezu entstärkte Wurzeln			Unter den entstärkten waren mißgebild.	
		keine Stärke	Spuren von Stärke	zusammen (% der untersuchten)	Anzahl	Prozent
Leitungswasser	107	4	11	15 (13 %)	11	73
$\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösg. i. Leitgsw.	131	11	7	18 (14 %)	14	78
$\frac{1}{2}$ ‰ Alaunlösg. i. Leitgsw.	43	1	2	3 (7 %)	2	67
$\frac{3}{4}$ ‰ Alaunlösg. i. Leitgsw.	39	8	5	13 (33 %)	11	85
1‰ Alaunlösg. i. Leitgsw.	20	9	4	13 (65 %)	13	100
dest. Wasser	21	2	5	7 (33,3 %)	7	100
$\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösg. in dest. Wasser	60	15	17	32 (54 %)	32	100
Summe	421	50	51	101	90	

müssen, wenn man die weitgehenden individuellen Verschiedenheiten im Stärkegehalt aus der Tabelle 6 entnimmt.

In allen in Lösung gewachsenen Wurzeln lassen sich in der Spitze mit Jod braunrot gefärbte Körnchen oder Tröpfchen erkennen. Diese Inhomogenkörper treten um so reichlicher auf, je mehr die sich mit Jod blauschwarz färbende Stärke verschwindet; in stärkelosen Wurzeln sind sie stets reichlich vorhanden. Allem Anschein nach handelt es sich dabei um ein Umwandlungsprodukt der Stärke, vielleicht zunächst um Amylodextrin. Die Umwandlung scheint dann aber noch weiter zu gehen, denn ein Teil dieser Inhalts-

¹⁾ l. c. p. 94.

körper, besonders diejenigen, welche deutliche Tröpfchenform erkennen lassen, färben sich mit Sudan III sehr intensiv und lösen sich in Äther auf. Eine nähere chemische Untersuchung dieser Körperchen wurde nicht vorgenommen, doch wurde stets beobachtet, daß sie sich an den physikalisch unteren Zellwänden ansammeln. Sie sind also spezifisch schwerer als das Plasma und könnten daher natürlich auch als Statolithen fungieren.

Tabelle 6. *Lepidium sativum*-Wurzeln.

Die aus je 2 Kulturen insgesamt beobachteten Wurzeln	Stärkegehalt					
	0	sehr wenig	wenig	zieml. reichl.	reichl.	sehr reichl.
Leitungswasser 4 Tage alt; 13 Wurzeln	1	2	1	5	3	1
$\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösung 6 Tage alt; 8 Wurzeln	1	1	1	2	1	2
$\frac{1}{2}$ ‰ Alaunlösung 3 und 4 Tage alt; 9 Wurzeln		2	2	5		
$\frac{3}{4}$ ‰ Alaunlösung 4 Tage alt; 12 Wurzeln	1	2	5	4		
$\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösung in dest. Wasser 4 Tage alt; 9 Wurzeln	2	1	4	1		1

Trotzdem sich also aus allen diesen Gründen die Pekelharing'sche Methode nur wenig zur Prüfung der Statolithentheorie eignet, wurden doch zahlreiche Versuche über das geotropische Verhalten der in Lösung gezogenen Wurzeln angestellt, die nunmehr beschrieben werden sollen.

2. Das geotropische Verhalten.

a) Beobachtungen an aufrechten Kulturen.

Was zunächst die primäre Wachstumsrichtung der Wurzeln in den aufrecht stehenden Kulturen betrifft, so war selbst in nicht allzu sehr geschädigten Kulturen nicht immer ein deutlicher positiver Geotropismus zu erkennen. Dies geht aus den Fig. 1—3 deutlich hervor. Die Figuren wurden nach 2—3 Tage alten in der Wanne befindlichen Pflanzen gezeichnet. Diese lassen nach 3 Tagen meist 2 deutliche Krümmungen erkennen (Leitungswasser und $\frac{1}{4}$ ‰ Alaunkultur): die eine liegt in der Nähe der Wurzelspitze und ist oft schon am 2. Tage sichtbar und in den in Kalialaun befindlichen Kulturen viel ausgeprägter. Wie namentlich diese letzteren Kulturen zeigen, handelt es sich hierbei um eine traumatische Krümmung (nicht um Traumatotropismus, wie Fr. Pekelharing sich ausdrückt; denn da die Alaunlösung allseitig

wirkt, kann von einem Tropismus nicht die Rede sein). Die 2. Krümmung findet sich viel weiter oben und hat mit dem Einfluß

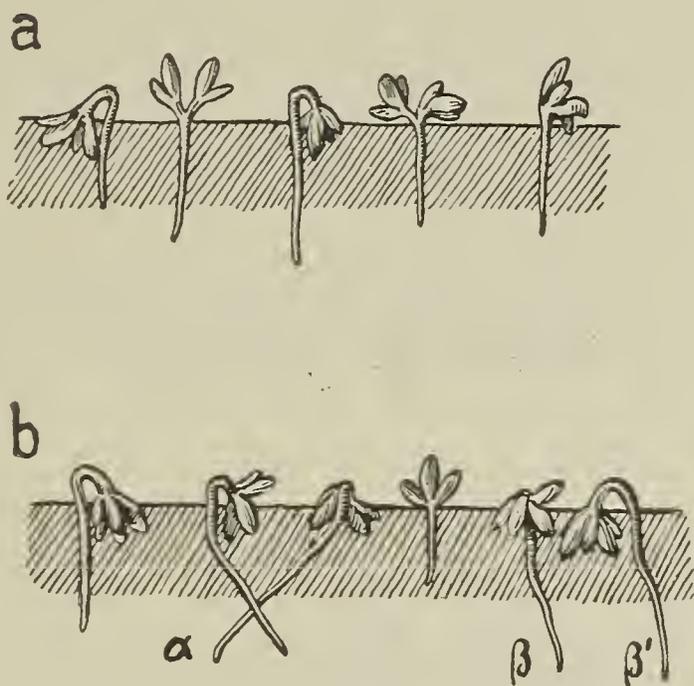


Fig. 1. Kultur in Leitungswasser.
a) 2 Tage alt. b) 3 Tage alt.

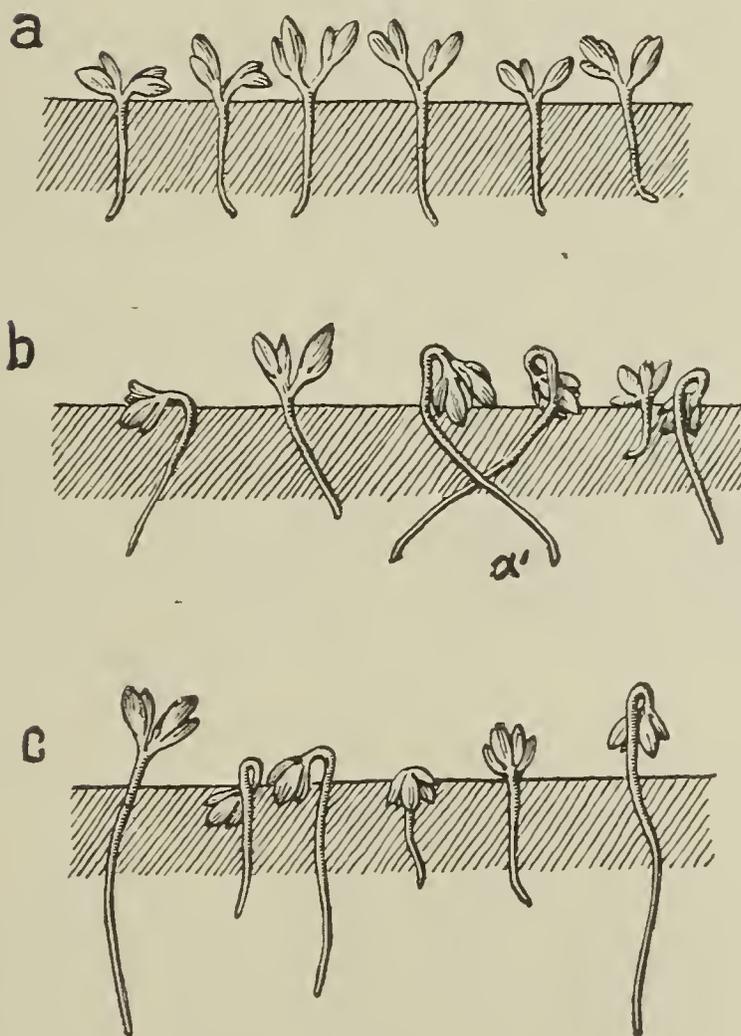


Fig. 2. Kultur in $\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösung.
a) 2 Tage alt. b) 3 Tage alt. c) 3 Tage alt.

der Lösung gar nichts zu tun. Sie ist lediglich bedingt durch das Verhalten des Hypokotyls, das zuerst positiv geotropisch ist und

nachher negativ geotropisch wird.¹⁾ Da nun die Kotyledonen anfänglich meist im Schleime der Samenschalen am Mull festkleben, wird die normal negativ geotropische Aufrichtung der Hypokotyle verhindert und die Folge davon ist, daß das unter dem Mull befindliche Stück des Hypokotyls sich aufkrümmt und in eine schräge Lage übergeht (s. Fig. 4). Derart werden auch die Wurzeln in schiefe Lagen gebracht, die aber auf keinen Fall durch traumatischen

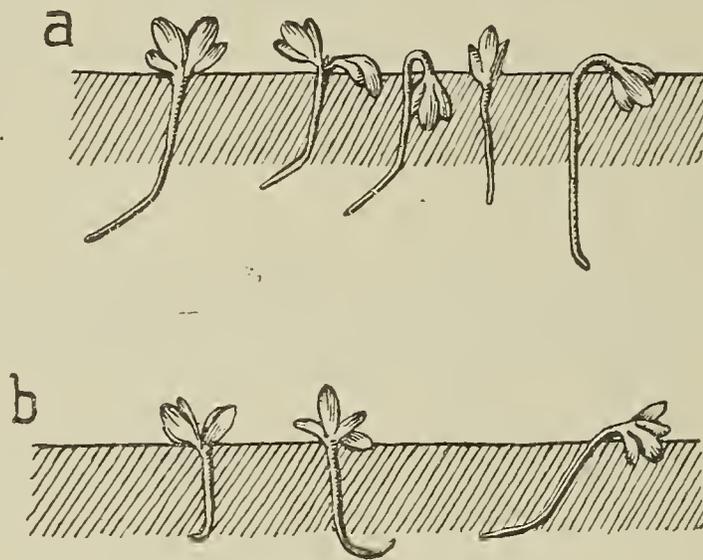


Fig. 3.

a) Kultur in 1‰ Alaunlösung; 3 Tage alt. b) Kultur in 1/4‰ Alaunlösung in dest. Wasser; 3 Tage alt.

Reiz erklärt werden dürfen, wie es Frl. Pekelharing vielleicht getan hat, weil sie sagt:²⁾ „Meistens . . . reagieren die Wurzeln mit Hinwegkrümmung aus der Lösung“. Als traumatische Reaktionen kommen nur die hakenförmigen Krümmungen an der Spitze in Betracht. Es kann nun, wie schon eingangs erwähnt wurde (S. 424),

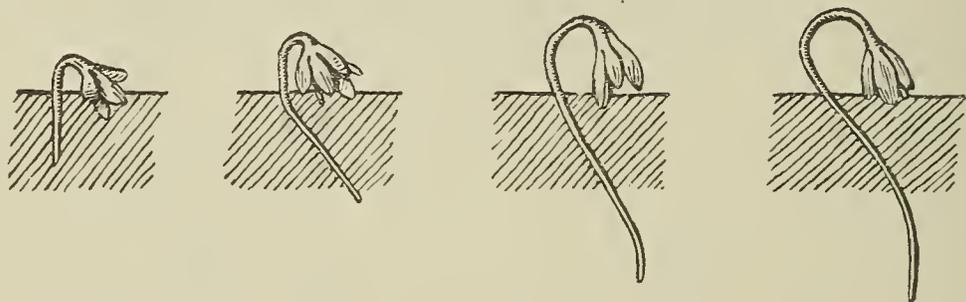


Fig. 4.

die Vermutung nicht unterdrückt werden, daß derartige Krümmungen von Frl. Pekelharing für geotropische Krümmungen gehalten worden sind. Man vergleiche z. B. in Fig. 1b und 2b die Wurzeln α , α' und β , β' . Die Fälle β und β' zeigen, wie das Hypokotyl 2 und 3 Tage nach der Keimung die Wurzeln infolge seines Geotropismus schief stellt und so dieselben veranlaßt, mit einer andauernd

¹⁾ Schütze, R., Über das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledons. (Jahrb. f. wiss. Bot. XLVIII.)

²⁾ l. c. p. 92.

schwachbogigen Krümmung in die geotropische Normallage zurückzukehren. So hatten denn auch in Leitungswasser die Mehrzahl der Wurzeln nach 3 Tagen die Gestalt der Wurzeln β und β' . Andererseits wird man kaum geneigt sein, die scharfe Krümmung nahe der Spitze der Wurzeln α , α' als eine geotropische Reaktion zu betrachten, denn wie Fig. 2a zeigt, treten solche hakenförmigen Krümmungen in der $\frac{1}{4}$ ‰-Alaunlösung zunächst regellos, jedoch durchaus entgegen der Schwerkraftrichtung auf und werden, wie aus der Fig. 2b zu entnehmen ist, erst durch die Schiefstellung des Hypokotyls in die Lage senkrecht nach abwärts gebracht; in dieser täuschen sie dann freilich leicht geotropische Krümmungen vor, von welchen sie sich in dieser Lage wirklich schwer unterscheiden lassen; doch gibt wohl das eben geschilderte Zustandekommen dieser Krümmungen einen ziemlich sicheren Beweis dafür, daß es keine geotropischen sind. Die beiden Typen α und β konnten in weniger geschädigten Kulturen stets beobachtet werden und sind ein Beispiel dafür, wie schwer es im gegebenen Falle ist, geotropische von traumatischen Krümmungen zu unterscheiden. In den Lösungen von höherem Alaungehalt und in destilliertem Wasser treten die hakenförmigen Krümmungen fast regelmäßig auf und sind, wie die Abbildungen (Fig. 3 a, b) erkennen lassen, noch weit auffallender.

Das Bild ändert sich nun völlig, wenn wir ältere Kulturen betrachten. In einem Alter von 6—8 Tagen sind die Pflanzen in den stärkeren Alaunlösungen infolge weiterer traumatischer Reaktionen meist ganz krumm und schief und nicht mehr wachstumsfähig; die Wurzeln in Leitungswasser und $\frac{1}{4}$ ‰-Alaunlösung dagegen schön senkrecht nach unten gewachsen; die eigentümlichen hakenförmigen Krümmungen der Spitze sind an ihnen nirgends mehr zu finden, offenbar weil sich die Wurzeln, wie schon früher erwähnt (S. 428), späterhin an ihr Medium gewöhnen. Die mitgeteilten Beobachtungen können somit folgendermaßen zusammengefaßt werden: 1. Auch in Lösungen wenig schädigenden Einflusses zeigen zahlreiche Wurzeln traumatische Krümmungen. 2. Diese sind in gewissen Fällen schwer von geotropischen Krümmungen zu unterscheiden, 3. Sie verschwinden in diesen Kulturen an 4—5 Tage alten Keimlingen.

War schon früher darauf hingewiesen worden, daß bei den Pekelharingschen Experimenten traumatische Krümmungen vielleicht mit geotropischen verwechselt wurden, so gewinnt dies noch an Wahrscheinlichkeit, wenn wir jetzt darauf aufmerksam machen, daß sie die Pflanzen „erst am 3. Tage geotropisch reizte“. ¹⁾ Der 3. Tag aber ist gerade der, wo, wie gezeigt wurde, die traumatischen Krümmungen in allen wenig schädigenden Kulturen am häufigsten auftreten, während sie nachher verschwinden, so daß sich also spätere Tage für geotropische Versuche viel besser eignen würden. Es ist also nach allem nicht zu bezweifeln, daß bei den

¹⁾ l. c. p. 94.

Versuchen Pekelharings der Prozentsatz entstärkter, nicht traumatisch gekrümmter Wurzeln ein sehr geringer war.

An dieser Stelle seien noch die Beobachtungen nachgeholt, die an abnorm dicken Wurzeln gemacht wurden. Diesen wurde stets eine besondere Aufmerksamkeit geschenkt, weil sie auch in der Pekelharingschen Arbeit eine besondere Stelle einnehmen. Wir lesen nämlich bei Pekelharing¹⁾, daß entstärkte Wurzeln sich durch das etwas abnormale Dickenwachstum auszeichneten, wodurch sie zur Zeit der Reizung als entstärkt identifiziert werden konnten (vergl. die Notiz darüber S. 431). Durch die Beobachtungen an diesen Wurzeln glaubt also Fräulein Pekelharing dem Einwand zu entgehen, daß ihre gekrümmten, stärkeleeren Wurzeln zur Zeit der Krümmung noch Stärke gehabt haben könnten. Tabelle 7 zeigt uns den verschiedenen Stärkegehalt in den beobachteten, abnormal dicken Wurzeln.

Tabelle 7. *Lepidium sativum*.

Stärkegehalt von 99 dicken Wurzeln.

Alter	wenig	normal	sehr reichlich
2—3 Tage	9	8	15
4—6 Tage	20	18	8
7—10 Tage	7	14	
Summe	36	40	23

Vor allem finden wir, daß von abnormal dicken Wurzeln als durchweg entstärkten nicht die Rede sein kann. Der Prozentsatz derjenigen Wurzeln, die weniger Stärke enthalten, als dem normalen Gehalt entspricht, ist unter diesen Wurzeln allerdings verhältnismäßig hoch, was Fräulein Pekelharing (wohl infolge der Prüfung zu weniger Exemplare) zu ihrer Behauptung veranlaßt haben dürfte. Andererseits geht aus der Tabelle hervor, daß unter den verdickten Wurzeln viele ganz normalen, andere vor allem anfänglich sogar besonders hohen Stärkegehalt aufweisen. Dieser reiche Stärkegehalt der Wurzeln nimmt dann, wie schon früher erwähnt (S. 427), vom 3. Tage an häufig sehr rasch ab. Da nun Pekelharing gerade an solchen Objekten und zu dieser Zeit die geotropische Reizung vornahm, ist es leicht möglich, daß diese zur Zeit der Krümmung noch Stärke besaßen, die zur Zeit der Untersuchung verschwunden war. Daß über den Zeitpunkt der letzteren keine Angaben gemacht wurden, ist schon eingangs (S. 424) bemerkt worden.

¹⁾ l. c. p. 94.

b) Beobachtungen an horizontal gelegten Kulturen.

Es sei nun mitgeteilt, was bei der geotropischen Reizung der eigenen Kulturen beobachtet wurde. Gereizt wurden durch Umlegen des Glasgefäßes in der Wanne in allen Altersstufen von 3 bis zu 10 Tagen

41	Wurzeln in Leitungswasser,	
55	" " $\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösung,	
27	" " $\frac{1}{2}$ ‰ "	
14	" " $\frac{3}{4}$ ‰ "	
7	" " 1 ‰ "	
6	" " $\frac{1}{4}$ ‰ " in dest. Wasser,	

also im ganzen 150 Wurzeln. Alle Wurzeln wurden sowohl kurz nach dem Umlegen als auch vor der Prüfung des Stärkegehaltes in ihrer Stellung in der Wanne gezeichnet, so daß ein Irrtum hinsichtlich der ausgeführten Krümmung unmöglich war. Die Untersuchung auf Stärke fand verschiedentlich und zwar 6—24 Stunden nach dem Umlegen, immer aber sofort nach dem Herausholen aus der Lösung statt.

An dieser Stelle sei gleich folgende Beobachtung mitgeteilt: es befanden sich in einer Wanne immer mehrere Gefäße mit gleich alten *Lepidium*-pflanzen. Wurde nun eines von diesen umgelegt, so zeigte in vielen Fällen, wie die Tabelle 8 erkennen läßt, diese Kultur schon nach einem Tage gegenüber den aufrecht gebliebenen eine deutliche Abnahme des Wachstums und Stärkegehaltes.

Tabelle 8. *Lepidium sativum*.

Kultur in	Stärkegehalt aufrecht gezogener Pflanzen	Stärkegehalt von aufrecht gezogenen, dann umgelegten Pflanzen; umgelegt seit:		
		19 Stunden	24 Stunden	3 Tagen
$\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösg. 4 Tage alt	4 Wurzeln geprüft; alle reichlich		6 Wurzeln geprüft; 4 keine, 1 Spuren, 1 wenig	
$\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösg. 6 Tage alt	4 Wurzeln geprüft; 1 wenig, 3 reichlich			6 Wurzeln geprüft, 3 keine, 1 Spuren, 1 wenig, 1 zieml. reichlich
$\frac{1}{2}$ ‰ Alaunlösg. 4 Tage alt	4 Wurzeln geprüft; zieml. reichl., Hypo- kotyle reichl.	5 Wurzeln geprüft; 3 zieml. reichl. 2 sehr wenig, Hyp. zieml. reichl. bis wenig		

Dies trat hauptsächlich beim Umlegen junger (3--4 Tage alter Kulturen) ein und erklärt sich wohl durch den Sauerstoffmangel bei submerser Kultur. Diese raschere Entstärkung bei gänzlichem Ein-

tauchen in die Lösung macht es noch wahrscheinlicher, daß anfänglich noch Stärke enthaltende Wurzeln bei späterer Prüfung stärkeelos erscheinen und so scheinbar gegen die Statolithentheorie sprechen.

Ich gehe nun zu den eigentlichen Beobachtungen über die Beziehungen zwischen Krümmung und Stärkegehalt über. Zunächst sollen die entstärkten und nahezu entstärkten Wurzeln besprochen werden. Wie schon erwähnt, wurden 150 Wurzeln geotropisch gereizt. Von diesen waren 20 stärkefrei, 18 hatten noch Spuren von Stärke. Die Verteilung dieser 38 Wurzeln in den verschiedenen Kulturen war folgende:

Tabelle 9. *Lepidium sativum*-Wurzeln.

Kultur in	Ganz oder fast ganz entstärkte:			Zahl der entstärkten in % aller umgelegten
	Zahl	Längen in cm	Alter in Tagen	
Leitungswasser	7	13—32	3—4	17
$\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösung in Leitungswasser	13	15—60	3—12	24
$\frac{1}{2}$ ‰ Alaunlösung in Leitungswasser	2	18	3	7,4
$\frac{3}{4}$ ‰ Alaunlösung in Leitungswasser	7	15—20	5—6	50
1 ‰ Alaunlösung in Leitungswasser	6	10—14	3	86
$\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösung in destilliertem Wasser	3	9	4	50

Es sind also ganz oder nahezu entstärkte Wurzeln in verschiedenen Altersstufen und allen Lösungen geotropisch gereizt worden und zwar mit dem Erfolge, daß die 38 erwähnten Wurzeln nach mindestens 6stündiger, meist aber 12—24stündiger Reizung nicht geotropisch gekrümmt waren; nur bei 2 unter ihnen hatte sich die Wurzelspitze überhaupt gekrümmt. Von diesen beiden hatte sich die eine (Fig. 5b, β) entgegen der Schwerkraft um ca. 45° von der Vertikale hinweggekrümmt, die andere Wurzelspitze hatte sich schräg nach abwärts gewendet. Letztere war jedoch in 1 ‰ Alaunlösung gewachsen, dessen stark schädigende Wirkung mehrfach besprochen wurde und am besten aus nachstehender Figur 5 hervorgeht. Diese mit α bezeichnete Wurzel ist die einzige entstärkte Wurzel, bei der Krümmung nach unten beobachtet wurde. Daß diese Krümmung aber keine geotropische, sondern eine traumatische war, ist wohl nicht zu bezweifeln, wenn man sie mit den nach allen Richtungen auftretenden Krümmungen der anderen Wurzeln vergleicht.

Wie schon früher (S. 430) bemerkt wurde, befanden sich unter den 101 überhaupt beobachteten entstärkten oder fast ganz entstärkten Wurzeln nur 11, die bezüglich ihres Längenwachstums und ihrer Gestalt normale Entwicklung erkennen ließen. Es ist nun wichtig, daß von den 38 geotropisch gereizten, stärkeleeren bzw. ganz entstärkten Wurzeln 7 zu diesen 11 normalen gehörten, und zwar 3 ganz und 4 fast ganz entstärkte. Es waren also unter den 150 gereizten Wurzeln 7 ganz oder fast ganz stärkeleere vorhanden, die zu normalem Wachstum und daher auch zu geotropischen Krümmungen wirklich befähigt gewesen wären, solche aber nicht ausgeführt haben. Von diesen 7 Wurzeln hätten 4 gegen die Theorie sprechen können. Wie erwähnt, krümmten sie sich aber nicht geotropisch, zeigten

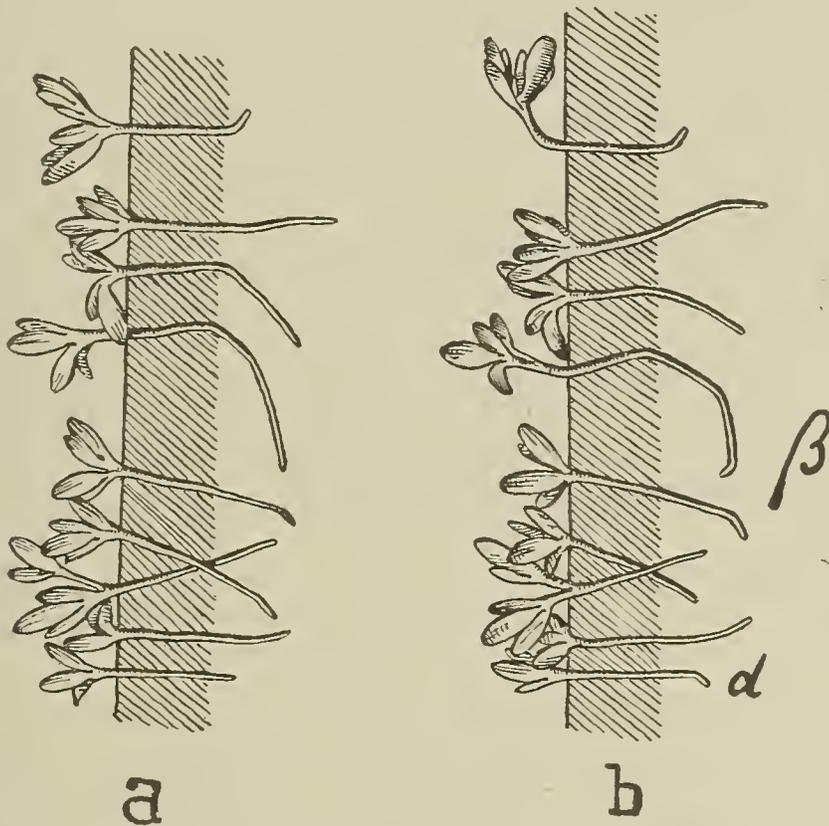


Fig. 5. Kultur in 1‰ Alaunlösung.

a) Sofort nach dem Umlegen. b) Nach 14stündiger Reizung.

also ein Verhalten, das mit der Theorie durchaus im Einklang steht.

Es lag nahe, bei dieser Gelegenheit zu prüfen, ob eine Proportionalität zwischen der Stärke der Krümmung und der Menge des Stärkegehaltes besteht, was ja a priori im Sinne der Statolithentheorie zu vermuten ist. Es konnte nun beobachtet werden, daß in der Tat von den 112 geotropisch gereizten stärkehaltigen Wurzeln 65 sich dem Stärkegehalt entsprechend gekrümmt hatten. In Fig. 6 ist eine Anzahl gekrümmter Wurzeln gezeichnet, bei welchen diese Proportionalität deutlich zum Ausdruck kommt. Man wird dem entgegenhalten, daß die restlichen 47 Wurzeln sich nicht so verhalten haben. Die folgenden Angaben machen aber auf einen Umstand aufmerksam, der dieses abweichende Verhalten sehr erklärlich macht. Es entfallen nämlich von den 65 sich im Sinne der Theorie verhaltenden Wurzeln 64 auf die Kulturen in den

440 Block, Stärkegehalt u. Geotropismus d. Wurzeln von *Lepidium sativum* etc.

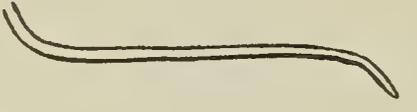
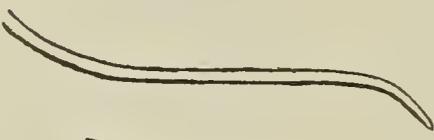
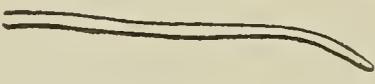
No.	Richtung der Wurzelspitzen vor der Reizung	Richtung der Wurzelspitzen nach der Reizung	Stärkegehalt	Alter und Reizungsdauer
1.			zieml. reichl.	4 Tage alt; 24 Stunden gereizt (Leitungs- wasser)
2.			wenig	
3.			Spuren	
4.			Spuren	
5.			Spuren	
6.			sehr reichl.	9 Tage alt; 2 Tage gereizt (Leitungs- wasser)
7.			reichlich	
8.			reichlich	
9.			zieml. reichl.	
10.			zieml. reichl.	
11.			sehr reichl.	10 Tage alt; 3 Tage gereizt (Leitungs- wasser)
12.			sehr reichl.	
13.			reichlich	
14.			reichlich	
15.			zieml. reichl.- wenig	
16.			zieml. reichl.	4 Tage alt; 24 Stunden gereizt (1/2 ⁰ /100 Alaun- lösung)
17.			zieml. reichl.	
18.			zieml. reichl.- wenig	
19.			sehr wenig	
20.			sehr wenig	

Fig. 6.

weniger schädigenden Lösungen: 25 auf Leitungswasser, 20 auf $\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösung in Leitungswasser, 19 auf die $\frac{1}{2}$ ‰ Alaunlösung in Leitungswasser und nur eine auf die $\frac{3}{4}$ ‰ Alaunlösung. In den stärkeren Lösungen, sowie in destilliertem Wasser tritt, wie schon mehrfach betont wurde, (s. Tab. 1 u. 4) neben der Stärkeabnahme eine weitgehende Herabsetzung des Wachstums ein, die bis zum Stillstande führen kann. Dann ist aber auch, wenn reichliche Stärke vorhanden ist, eine geotropische Krümmung nicht mehr möglich. Ferner erlischt bei einem Alter von über 10 Tagen auch in Leitungswasser und $\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösung das Wachstum schon sehr häufig, wogegen Stärke in der Wurzelhaube noch vorhanden ist (vergl. Tabelle 10).

Tabelle 10. Eine Kultur von *Lepidium sativum* in Leitungswasser, 12 Tage alt; 7 Stunden gereizt.

Stärkegehalt,	Länge mm	Wachstum	Krümmung
Sehr reichlich	106	ja	ja
reichlich	72	„	„
reichlich	44	„	„
sehr reichlich	46	„	„
reichl. bis ziemlich reichlich	88	nein	nein
reichlich	126	„	„
sehr reichlich	147	„	„
reichl. bis sehr reichlich	113	„	„

Von den 47 erwähnten Wurzeln hatten sich nun tatsächlich trotz Stärkegehaltes 30 gar nicht gekrümmt und diese waren, soweit beobachtet wurde, auch nicht gewachsen. Von diesen 30 nicht gekrümmten Wurzeln entfallen auf die stärkeren Lösungen 9, von den restlichen 21 waren 15 schon 10—12 Tage alt. 17 von den 47 abweichenden Wurzeln hatten sich, wie erwähnt, gekrümmt, jedoch durchaus — und das ist für die Statolithentheorie sehr bemerkenswert — im Verhältnis zum Stärkegehalt sehr wenig. Das heißt: es ist in 17 Fällen trotz reichlicher Stärke nur geringe Krümmung eingetreten, niemals aber bei geringem Stärkegehalt eine starke Krümmung. Daß trotz hohen Stärkegehaltes besonders in stärkeren Lösungen keine nennenswerten Krümmungen mehr eintreten, ist nach dem früher vorgebrachten sehr begreiflich. Die Wachstumshemmung ist eben eine stärkere als die Stärkeabnahme. Dazu kommt, daß die Umlagerungsfähigkeit der Stärke bei Kultur in Lösungen wohl stets vorhanden, aber nicht so auffällig ist als bei Erdkulturen. Die Untersuchungen darüber wurden nur an in Alkohol fixiertem Material vorgenommen.

Bei kurzer Zusammenfassung kommen wir zu folgendem Ergebnis: Von 112 gereizten stärkehaltigen Wurzeln waren 30 nicht

mehr krümmungsfähig; unter den übrigen 82 Exemplaren zeigten 65, d. i. 79%, eine Übereinstimmung zwischen Stärkegehalt und Krümmungsintensität.

Anschließend seien noch einige kleinere Beobachtungen hinzugefügt, die gleichfalls für die Statolithentheorie sprechen. In einer 6 Tage alten Kultur in Erde, in der die Durchschnittslänge der Wurzeln 70 mm betrug und die Wurzeln mit sehr reichlichem Stärkegehalt senkrecht nach unten gewachsen waren, fand sich eine dickere, sichtlich kranke und völlig entstärkte Wurzel von nur 11 mm Länge, die ohne jede Spur von Krümmung fast gerade nach oben aus dem sehr lockeren Erdgemisch herausragte. Dieselbe war offenbar von Anfang an stärkefrei und ohne jede geotropische Orientierung aus dem Samen herausgewachsen.

Wie schon erwähnt (vergl. S. 428), wurden auch die Hypokotyle beobachtet, und ihr geotropisches Verhalten steht nun offenbar ganz im Einklang mit der Statolithentheorie. Ganz in Analogie zu den Wurzeln konnte an einigen 10—12 Tage alten Pflanzen, deren Hypokotyle stärkefrei waren, festgestellt werden, daß dieselben bei der geotropischen Reizung keinerlei Krümmung erkennen ließen, während alle anderen stärkehaltigen sich beim Umlegen der Glasgefäße ihrer ganzen Länge nach gleichmäßig bogig nach aufwärts krümmten. Es wurden indessen auch hier stärkehaltige beobachtet, die sich nicht krümmten, so daß auch hier wie bei den Wurzeln der Satz gilt, daß die Reaktions- und vielleicht auch die Wachstumsfähigkeit schneller erlischt, als die Stärke verschwindet. Interessant verhielten sich ältere Hypokotyle, die schließlich nur noch dicht unter den Kotyledonen wachstums- und krümmungsfähig waren. Diese enthielten nur in dieser kurzen Zone noch Stärke.

IV. Versuche mit anderen Pflanzen.

Nachdem die Angaben Pekelharings über das Verhalten von *Lepidium sativum* in Alaunlösung nachgeprüft worden waren, lag es nahe, des Vergleiches halber auch andere Pflanzen in gleicher Weise zu behandeln. Bei der Auswahl derselben wurde darauf gesehen, daß sie sich in Bezug auf Verwandtschaft und Samen- bzw. Keimlingsgröße möglichst weit sowohl untereinander als auch von *Lepidium sativum* unterschieden. Dementsprechend wurde mit *Helianthus annuus*, *Vicia Faba*, *Trifolium repens* und *Setaria italica* experimentiert. Im folgenden sei das Verhalten dieser Pflanzen in Wasser- und Alaunlösungen kurz in der Reihenfolge geschildert, wie sie zur Untersuchung herangezogen wurden.

A. *Helianthus annuus*.

Helianthus annuus setzte der Kultur erhebliche Schwierigkeiten entgegen, denn der schon für *Lepidium sativum* angegebene, dort aber weniger ausgeprägte, allgemein schädigende Einfluß der Wasserkultur wirkte bei *Helianthus* sehr störend. Es gelang über-

haupt nicht, Keimlinge aus Früchten, die erst 24 Stunden auf feuchtem Fließpapier angekeimt waren, in Wasser- oder Alaunlösung zum Weiterwachsen zu bringen. Die Wurzeln hatten nach 3—4 Tagen sowohl in Leitungswasser- wie in $\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{2}$ ‰ Alaunlösung eine Länge von nur 1 cm und waren erheblich dicker als gleichalterige, in Sägespänen gezogene, die 3—4 cm lang waren. Nach 5 Tagen gingen die Versuchspflanzen, offenbar infolge von Luftmangel, zu Grunde. Die Wurzeln bräunten sich und faulten. Auch der Versuch, die Keimlinge im feuchten Raum auf Filterpapier, das in die Lösungen tauchte, zu ziehen, schlug fehl, da nur ein sehr geringer Prozentsatz gesunder Wurzeln zur Entwicklung kam. Schließlich wurden die 1 Tag lang auf feuchtem Fließpapier angekeimten Früchte noch weitere 2 Tage in Sägespänen herangezogen. Die dann 3—4 cm langen Pflanzen wurden hierauf in die Lösung gebracht (Kotyledonen über dem Flüssigkeitsniveau) und waren nunmehr innerhalb der ersten 3—4 Tage zu geotropischen Versuchen brauchbar. Es zeigte sich also auch hier wie bei *Lepidium*, daß ältere Pflanzen dem schädlichen Einfluß der Lösung besseren Widerstand leisten als jüngere. Später hörte allerdings auch bei ersteren das Wachstum auf, wobei die Wurzelspitzen braun und schlaff wurden. Die Versuche wurden zuerst in Anlehnung an die Versuche mit *Lepidium* so ausgeführt, daß kleinere Gefäße, die in größeren Wannen standen, an ihrer Öffnung mit durchlöcherten Korkplatten versehen wurden, welche die Pflanzen trugen. Später wurden die Pflanzen einfach an den Kotyledonen auf Korkplatten gespießt, die man dann senkrecht in die großen Wannen stellte. Auf dem Kork angebrachte Tuschemarken oder besser vernickelte Nadeln gestatteten leicht und sicher festzustellen, ob Wachstum stattfand oder nicht. Die Korkplatten wurden vorher mit heißem Wasser ausgekocht. Zur Untersuchung auf Stärke wurden hinreichend dünne Handlängsschnitte hergestellt.

Wie schon bemerkt, gelten die vorstehenden Mitteilungen über die allgemeinen Kulturschwierigkeiten in gleicher Weise für Leitungswasser wie für Alaunlösung. Äußerlich unterschieden sich daher die Wasserkulturen garnicht von Alaunkulturen bis zu $\frac{1}{2}$ ‰ Konzentration, indem in beiden gleich häufig kranke Wurzeln auftraten. Die Entstärkung war dieser äußerlich sichtbaren Schädigung nicht proportional. Überwiegend war die Zahl derjenigen Wurzeln, die nach mehrtägiger Kultur abstarben und trotzdem noch reichlich, wenn auch deformierte Stärke in der Haube besaßen. Stärkeabnahme trat bei einigen Wurzeln in Leitungswasser und in den Alaunlösungen ein, und zwar in letzteren in bedeutend höherem Maße (vergl. Tabelle 11).

Vielfach führten die Wurzeln traumatische Krümmungen aus, ähnlich wie sie für *Lepidium* beschrieben wurden. In den Alaunlösungen bis $\frac{1}{2}$ ‰ blieb ein Teil der Wurzeln, wie erwähnt, 3—4 Tage lang wachstumsfähig, während bei Wurzeln, die in $\frac{3}{4}$ ‰ oder 1 ‰ Alaunlösung gezogen waren, das Wachstum schon am zweiten Tage erlosch. Die wachstumsfähigen Wurzeln besaßen aber fast immer noch reichlich Stärke, und von den 23 in Tabelle 11 angeführten ganz oder fast ganz entstärkten Wurzeln waren nur

4 in geringem Maße wachstumsfähig. Eine davon war schräg aufwärts gekrümmt. Die 3 restlichen waren unter allen untersuchten Pflanzen (199 Stück) die einzig normalen Individuen mit beträchtlicher Stärkeabnahme. Alle 3 Wurzeln waren vor der Untersuchung auf Stärke durch Horizontallegen in der Lösung geotropisch gereizt worden. 2 hatten sich nicht gekrümmt und von diesen besaß eine gar keine, die andere Spuren von Stärke. Die 3. Wurzel hatte sich äußerst schwach nach abwärts gekrümmt und enthielt noch etwas Stärke. Das Verhalten der Helianthuswurzeln in Alaunlösung ergab also kein Argument gegen die Statolithentheorie.

Bemerkt sei noch, daß von den wachstumsfähigen, reichlich Stärke enthaltenden Wurzeln viele nicht mehr geotropisch reagierten. Irgend welche Proportionalität zwischen der Stärke der Krümmung und dem Stärkegehalt konnte nicht nachgewiesen werden. Diese Störung im geotropischen Verhalten kann nicht verwundern, da die

Tabelle 11. *Helianthus annuus*.

Kulturen in	Zahl der untersuchten Pflanzen	Davon waren fast oder gänzlich entstärkt
Leitungswasser	48	3
$\frac{1}{4}$ ‰ Alaunlösung	43	9
$\frac{1}{2}$ ‰ Alaunlösung	71	10
$\frac{3}{4}$ ‰ Alaunlösung	8	1

Wurzeln in den Lösungen, wie mehrfach erwähnt wurde, stark geschädigt werden. Selbst Wurzeln, die $1\frac{1}{2}$ Tage lang in Sägespänen durchweg normal gewachsen waren und gleich horizontal in die Lösungen gebracht wurden, zeigten zum Teil schwache, zum Teil gar keine geotropischen Krümmungen, obwohl ihr Stärkegehalt noch unverändert war. Dagegen hatten sich in Sägespänen horizontal exponierte, gleichaltrige Pflanzen sehr schön gekrümmt. Dies beweist auch, daß die Laboratoriumsluft an den Störungen unbeteiligt war.

Besondere Erwähnung verdiente noch das Verhalten des Hypokotyls. Vor allem sei bemerkt, daß es durch seine geotropischen Krümmungen¹⁾, sowie auch durch anscheinend traumatische Nutationen derart störend wirkte, daß horizontal gelegte Pflanzen auf die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln nur so geprüft werden konnten, daß sie mittels Nadel an der Grenze zwischen Hypokotyl und Wurzel fixiert wurden; denn das Hypokotyl der an den Kotyledonen fixierten Pflanzen krümmte sich infolge des negativen Geotropismus im basalen Teil aufwärts und brachte dadurch die Wurzel in eine nahezu inverse Lage. Merkwürdigerweise

¹⁾ R. Schütze, l. c. p. 19.

wird in Alaunlösungen diese Aufkrümmung des Hypokotyls viel stärker als im Wasser und führt oft zu Überkrümmungen. Vielleicht hing dies damit zusammen, daß alle in Alaunlösung befindlichen Hypokotyle durchschnittlich doppelt so schnell wuchsen wie in Leitungswasser gezogene. Alle Hypokotyle besaßen reichlich Stärke, auch die der auf Seite 443 geschilderten kranken Pflanzen, deren Wurzel meist weitgehend entstärkt war.

B. *Vicia Faba*.

Bei *Vicia Faba* bestehen hinsichtlich der Kultur ähnliche Schwierigkeiten, wie sie für *Helianthus annuus* beschrieben worden sind. Auch hier entwickeln sich kranke Kulturen, wenn man 24 Stunden lang angekeimte Samen gleich in die Lösungen bringt. Die Wurzeln solcher Pflanzen hatten durchweg am 6. Tage nicht die Länge von 1 cm erreicht, besaßen jedoch auch dann noch, sowohl in Leitungswasser wie in $\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{2}$ ‰ Alaunlösung, immer Stärke. Es empfahl sich daher auch hier, die Pflanzen nach dem Ankeimen durch 3—4 Tage in Sägespänen zu ziehen. Die dann 3—4 cm langen Wurzeln zeigten nunmehr, in Leitungswasser oder Alaunlösungen gebracht, während der ersten 2 Tage weiteres Wachstum. Die geotropische Reizung erfolgte nach Ablauf des ersten Tages. Dabei mußte die Vorsicht gebraucht werden, die Kotyledonen nicht in die Flüssigkeit tauchen zu lassen; andernfalls erlosch sowohl im Leitungswasser wie in Alaunlösungen das Wachstum bei über 50 ‰ aller Wurzeln in kürzester Frist. Die Untersuchung auf Stärke geschah wie bei *Helianthus*. Zugleich wurde stets ihre Verlagerungsfähigkeit geprüft, zu welchem Zweck die vorher in horizontaler Reizlage befindlichen Wurzeln zunächst in der gleichen Stellung in 90 prozentigem Alkohol fixiert wurden. Hierauf wurden entsprechende Handlängsschnitte hergestellt.

Vicia Faba unterscheidet sich dadurch vorteilhaft von *Helianthus*, daß das sehr kurze Hypokotyl fast gar keine Krümmungen ausführt und dadurch bei geotropischen Versuchen weniger störend wirkt. Die Wurzeln selbst führten häufig Krümmungen aus, die wohl dem schädigenden Einfluß der Lösungen zuzuschreiben sind. In schwachem Bogen verlaufende Krümmungen der Wurzel fanden sich sowohl in Leitungswasser als in Alaunlösungen und bewirkten oft, daß senkrecht fixierte Pflanzen mit schief oder beinahe horizontal gerichteter Wurzelspitze weiter wuchsen. Durch ihre Häufigkeit störend wirkten ferner eckige Krümmungen der Wurzelspitzenregion, die besonders reichlich in Alaunlösungen von 2 ‰ ab auftraten. Einige Tage lang in Sägespänen gezogene Keimlinge von *Vicia Faba* wurden, in Alaunlösung gebracht, viel stärker beeinflusst als in Leitungswasser. Außer bei den letzterwähnten Krümmungen, die nur in Alaunlösungen auftraten, zeigte sich dies in folgendem: die Wurzeln wuchsen in den letzteren innerhalb der ersten 2 Tage nur um 1—2 cm weiter, während in dieser Zeit die Wachstumszunahme in Leitungswasser etwa 4 cm betrug. Auch geht die Beeinflussung des Wachstums durch Alaunlösungen deutlich aus den Angaben von Tabelle 12 hervor.

Tabelle 12. *Vicia Faba*.

2tägige Kulturen in	Zahl der untersuchten Pflanzen	Davon waren nicht gewachsen	Gehalt an Statolithenstärke			
			reichl.	wenig	sehr wenig	keine
1 ‰ Alaunlösung	46	3	20	22	3	1
2 ‰ Alaunlösung	15	6	3	11	1	
5 ‰ Alaunlösung	17	8	6	9	1	1

Die Wurzeln zeigten ferner in starken Alaunlösungen (5 und 8 ‰) auch schwarze Färbung; sie wiesen außerdem in 1—2 ‰ Alaunlösungen eigentümliche Querrunzeln auf, die durch Aufreißen der Epidermis und der darunter liegenden Parenchymschichten zustande kamen. Es scheint also in Alaunlösungen eine abnorm erhöhte Gewebespannung zu herrschen.¹⁾ Die in Leitungswasser gewachsenen Pflanzen unterschieden sich nicht wesentlich von in Sägespänen gezogenen. Das völlig normale Verhalten dieser Pflanzen in jeder (auch geotropischer) Beziehung spricht im übrigen dafür, daß bei *Vicia Faba* die Laboratoriumsluft an den erwähnten Schädigungen keinen Anteil hat. Zum Beweise dafür diene auch, daß sich einerseits in feuchter Luft gezogene und geotropisch gereizte Pflanzen ebenfalls normal verhielten, andererseits in Alaunlösung wachsende Pflanzen auch, wenn die Wannen im Gewächshaus aufgestellt waren, in gleicher Weise geschädigt wurden. Erwähnt sei an dieser Stelle, daß auch die noch zu beschreibenden Objekte von der Laboratoriumsluft ebenso wenig beeinflusst wurden.

In besonderer Weise kommt die schädigende Wirkung der Alaunlösung noch hinsichtlich des Statolithen-Apparates zur Geltung. Betreffs der entstärkenden Wirkung ist insofern nichts neues zu sagen, als sie zwar vorhanden, aber wieder so unvollständig wie bei den früher beschriebenen Pflanzen ist, was darin zum Ausdruck kommt, daß von 156 in Lösungen gewachsenen und überhaupt untersuchten Wurzeln nur 7 keine und 15 sehr wenig Stärke hatten. Jedoch geht die Entstärkung, wenn überhaupt, so sehr rasch, innerhalb von 2 Tagen vor sich und ist ausschließlich auf die Alaunlösungen beschränkt, denn die in Leitungswasser gewachsenen Pflanzen zeigten nach 2 Tagen keine wesentliche Abnahme der Stärke. Daß auch die Konzentration der Alaunlösung dabei von deutlichem Einfluß ist, geht aus den Angaben von Tabelle 12 hervor. Andererseits zeigt die Tabelle auch, daß in einer 5 ‰ Alaunlösung die Entstärkung nicht weiter fortschreitet wie in Alaun-

¹⁾ Eine ähnliche Steigerung der Gewebespannung fanden Richter (Über Turgorsteigerung i. d. Atmosphäre der Narkotika. *Lotos*, Bd. 56. 1908) und Molisch (Über d. Einfluß d. Tabakrauches a. d. Pflanze. *Sitzber. K. Akad. d. Wiss. Wien*, Bd. CXX. 1911) in verunreinigter Luft.

lösungen von 2 ‰, denn der Prozentsatz der weitgehend entstärkten Pflanzen bleibt in beiden Alaunlösungen gleich gering. Ebenso findet in späteren Tagen nach Einstellung des Wachstums keine weitere Entstärkung statt. Es trifft also auch hier die von Némec¹⁾ bei *Pisum sativum* festgestellte Tatsache nicht zu, daß Entstärkung und Sistierung des Wachstums Hand in Hand gehen; sondern wie bei *Lepidium* und *Helianthus* erlischt auch bei *Vicia Faba* das Wachstum vor der gänzlichen Entstärkung. So hatten von 40 seit 24 Stunden nicht mehr gewachsenen Wurzeln noch 19 reichlich, 17 wenig Stärke und nur 4 waren fast ganz oder ganz entstärkt. Eine weitere für *Vicia Faba* sehr charakteristische Wirkung der Alaunlösung ist eine weitgehende Herabsetzung der Verlagerungsfähigkeit der Statolithenstärke. Diese Herabsetzung trat allerdings nicht immer ein und war auch häufig nur eine teilweise; denn entweder zeigte oft nur die Hälfte der Statolithenzellen (namentlich die älteren) unverlagerte Stärke, oder aber es ließ sich in den meisten Zellen Verlagerung nachweisen, die aber bei weitem nicht so ausgeprägt war wie die in sämtlichen Statolithenzellen der in Wasser oder Sägespänen gewachsenen Pflanzen. Immerhin zeigten aber unter 148 24 Stunden lang geotropisch gereizten Wurzeln 36 völlig unverlagerte Stärke, so daß man wohl von einer teilweisen Aufhebung der Verlagerungsfähigkeit reden kann.

Hinsichtlich des geotropischen Verhaltens der Kulturen sei mitgeteilt, daß im ganzen 148 Wurzeln in Alaunlösungen geotropisch gereizt wurden. Die Wurzeln hatten sich vorher einen Tag lang in derselben Lösung befunden. Von diesen Wurzeln waren 104, also ein hoher Prozentsatz, während der Zeit der geotropischen Reizung (24 Stunden) noch gewachsen. Bezüglich der erzielten Resultate sei auf Tabelle 13 verwiesen.

Tabelle 13. *Vicia Faba*.
Das geotropische Verhalten von 104 Wurzeln
nach 24stündiger Reizung.

Anzahl	Stärkegehalt				Verlagerg. d. Stärke		
	reichl.	wenig	sehr wenig	keine	ganz	teilweise	gar nicht
geotrop. gekrümmte 40	28	12			36	4	
nicht gekrümmte 61	25	24	9	3	5	29	20
traumat. gekrümmte 3	2	1			2	1	

Die 3 traumatisch gekrümmten Wurzeln zeigten Krümmungen nach oben. Wichtig im Sinne der Statolithentheorie ist, daß die 12 ganz oder fast ganz entstärkten Wurzeln keine Krümmungen

¹⁾ Némec, l. c. p. 111.

aufwiesen. Besonders fällt in Tabelle 13 der hohe Prozentsatz der Wurzeln auf, die sich nicht krümmten, obwohl sie reichlich Stärke besaßen. Es muß aber darauf aufmerksam gemacht werden, daß unter den nicht gekrümmten nur sehr wenige (5) ganz verlagerte Stärke besaßen, wogegen bei 49 die Verlagerungsfähigkeit gestört oder aufgehoben war. Andererseits traten bei geotropisch gekrümmten Wurzeln solche mit völlig unverlagerter Stärke gar nicht auf und auch die Zahl der Wurzeln mit teilweise verlagerter Stärke war unter ihnen sehr gering (4 unter 40). Ergibt sich hieraus auch kein Beweis für die Statolithentheorie, so lassen doch die angeführten Zahlen deutlich erkennen, daß die Verlagerungsfähigkeit der Stärke für die geotropische Reaktion von Bedeutung ist. Interessant ist noch, daß alle in Leitungswasser kultivierten Wurzeln ähnlich den in Sägespänen gezogenen vollkommene geotropische Krümmungen ausführten, wie sie bei der großen Zahl der in Alaunlösungen gereizten Wurzeln nur selten auftraten. Dies entspricht der schon erwähnten normalen Beschaffenheit des Statolithenapparates jener Pflanzen und der unverminderten Verlagerungsfähigkeit ihrer Statolithenstärke.

C. *Trifolium repens*.

Trifolium repens verhält sich bei der Kultur in Leitungswasser und Alaunlösungen ganz ähnlich wie *Lepidium sativum* und kann deshalb kurz erledigt werden.

Die Kleesamen, welche bedeutend kleiner als die Kressesamen sind, wurden in derselben Weise wie diese kultiviert, so daß hier auf die für *Lepidium* angegebene Versuchsmethodik verwiesen werden kann. Der Einfluß von Leitungswasser auf *Trifolium repens* war nicht erheblich verschieden von dem der Alaunlösungen bis zur Konzentration von $\frac{1}{2}\text{‰}$, wie aus Tabelle 14 hervorgeht.

Tabelle 14. *Trifolium repens*-Wurzeln.

Kulturen in	Anzahl der untersuchten Pflanzen	Stärkegehalt					traumat. gekrümmte
		reichl.	zieml. reichl.	wenig	sehr wenig	keine	
Leitungswasser	21	8	10	4			6
$\frac{1}{4}\text{‰}$ Alaunlös.	12	4	6	2			2
$\frac{1}{2}\text{‰}$ Alaunlös.	54	25	20	7	2		15
1 ‰ Alaunlös.	10		2	2	5	1	6

Diese Tabelle enthält nur jene Pflanzen, die durch 2–8 Tage aufrecht in den Lösungen gewachsen waren, wobei die Hypokotyle sich oberhalb des Flüssigkeitsniveaus befanden. Zwar bewiesen in Sägespänen gezogene Kontrollpflanzen, die gar keine traumatischen Krümmungen, viel stärkeres Wachstum und stets sehr reich-

lich Stärke aufwiesen, daß sowohl Leitungswasser wie $\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{2}\text{‰}$ Alaunlösungen schon in entschieden nachteiliger Weise einwirkten, indessen zeigt das Beispiel der 1‰ -Alaunlösung in Tabelle 14, daß erst diese Lösung eine allgemeinere Entstärkung bewirkte. Beträchtliche Stärkeabnahme trat in den ersten drei Lösungen erst am 8.—9. Tage auf, doch war dann das Wachstum schon ganz oder fast ganz erloschen, während sich entstärkte Wurzeln in der 1‰ -Lösung schon am 2. Tage fanden. In dieser Lösung war aber zugleich der Prozentsatz der traumatisch gekrümmten Wurzeln ein sehr hoher. Auch stellten die Wurzeln schon am 4. Tage der Kultur ihr Wachstum ein, nachdem sie etwa 12—14 mm lang geworden waren, während sie in Leitungswasser, $\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{2}\text{‰}$ -Alaunlösungen, wie erwähnt, bis zum 8. und 9. Tage wuchsen und dann Längen bis zu 4 cm erreichten. Die in konzentrierteren Alaunlösungen gewachsenen Wurzeln waren also derart geschädigt, daß sie zu geotropischen Versuchen nicht mehr brauchbar waren. Wir kommen also auch hier zu dem schon für *Lepidium sativum* gewonnenen Resultat, daß rasche Entstärkung nur bei allgemein geschädigten Wurzeln stattfindet und Stärkeverlust in relativ gesunden Wurzeln erst zu einer Zeit eintritt, wo das Wachstum schon mehr oder weniger erloschen ist. Für die erstere Behauptung spricht auch, daß von den in Tabelle 14 angeführten 29 traumatisch gekrümmten Wurzeln 23 nur ziemlich reichlich oder weniger Stärke besaßen. Erwähnt sei, daß die für Leitungswasser und Alaunkulturen bis zu $\frac{1}{2}\text{‰}$ Konzentration in Tabelle 14 angegebenen, traumatisch gekrümmten Wurzeln sämtlich nur in den ersten 2—3 Tagen auftraten, was wie bei *Lepidium* dafür spricht, daß ältere Pflanzen der allgemeinen Schädigung in Leitungswasser und den schwächeren Alaunlösungen weniger unterliegen als junge, bzw. sich an sie gewöhnen. Außerdem ist bemerkenswert, daß sich die entstärkende Wirkung der 1‰ -Alaunlösung nur auf die Wurzelhaube bezieht und daß oberhalb der Haube dieser Wurzeln eine auffällige Anhäufung von großen Massen sich mit Jod schwarzbraun färbender Stärke zu beobachten ist.

In den meisten Fällen trat, wie schon bemerkt, gänzliche Entstärkung erst nach Einstellung des Wachstums ein. Die Feststellung des letzteren konnte hier nicht in derselben sicheren Weise wie bei *Helianthus* und *Vicia*, sondern nur wie bei *Lepidium* durch außen an den Gläschen angebrachte Tuschemarken erfolgen. Dies sei bemerkt, weil infolgedessen vielleicht manche Wurzeln, die für ausgewachsen gehalten wurden, noch geringfügig gewachsen waren. Die gemessene Verschiebung der Wurzelspitze ist im übrigen sicher auf das Wachstum der Wurzeln und nicht auf das der Hypokotyle zurückzuführen, da die Pflanzen stets an der Grenze zwischen Hypokotyl und Wurzel, infolge der daselbst vorhandenen Wurzelhaare, am Mull festhafteten.

Es wurden 133 Wurzeln geotropisch gereizt. Darunter waren 17 stärkefrei, von denen sich 16 gar nicht (5 unter diesen waren sicher gewachsen), 1 dagegen nach abwärts gekrümmt hatte. Die Krümmung dieser letzteren Wurzel hatte jedoch die eigentümlich

hakige Form der traumatischen Krümmungen und nicht das Aussehen der geotropischen Krümmung normaler Wurzeln. Auch war die Wurzelspitze nicht normal kegelförmig zugespitzt, sondern eigentümlich abgerundet. Es handelt sich hier wohl sicher um eine traumatische und keine geotropische Krümmung. Von den übrigen 116 stärkehaltigen Wurzeln hatten sich nur 52 geotropisch, die restlichen 64 dagegen gar nicht gekrümmt. Dieser hohe Prozentsatz der ungekrümmten Wurzeln erklärt sich zum Teil sicher aus der Sistierung des Wachstums, zum Teil vielleicht auch aus der Herabsetzung der Sensibilität oder eines anderen Faktors der Reizkette. 10 in Sägespänen gewachsene und geotropisch gereizte Wurzeln von Kontrollpflanzen krümmten sich viel stärker als die Wurzeln aller in Lösungen kultivierten Pflanzen.

Erwähnt sei noch das Verhalten der Hypokotyle. Trotzdem nur 24 Hypokotyle nach der geotropischen Reizung auf Stärke geprüft wurden, ist doch das Resultat bemerkenswert. 7 hatten keine Stärke und waren nicht gekrümmt. 7 weitere, wovon 4 reichlich, die übrigen weniger Stärke besaßen, waren stark gekrümmt. Die 10 restlichen schließlich waren schwach gekrümmt und hatten alle nur wenig Stärke. Es ergab sich also bei diesem allerdings nur geringem Beobachtungsmaterial eine entschiedene Proportionalität zwischen der Intensität der ausgeführten Krümmungen und dem Stärkegehalt.

D. *Setaria italica*.

Schließlich wurde noch *Setaria italica* gewählt, um auch das Verhalten einer Graminee in Alaunlösungen zu studieren. Die Pflanze war indessen für die Pekelharingschen Versuche noch weniger geeignet als die schon erwähnten Objekte. Es wurden Kulturen in Leitungswasser, $\frac{1}{2}\text{‰}$, 1‰ , $1\frac{1}{2}\text{‰}$ und 2‰ Alaunlösungen sämtlich vom 2. Tage an bis zu dem Augenblick beobachtet, wo das Wachstum zu erlöschen drohte. Dies war bei Leitungswasserkulturen am 9. Tage, bei Kulturen in $\frac{1}{2}\text{‰}$ Alaunlösung am 7., in $1\frac{1}{2}$ und 2‰ Lösungen dagegen schon am 4. Tage der Fall. Die in Leitungswasser und in $\frac{1}{2}\text{‰}$ Alaunlösung gewachsenen Wurzeln erreichten hierbei Längen bis zu 70 mm. Sie wuchsen in beiden Flüssigkeiten schnell und gerade in die Länge, so daß selbst den in Sägespänen gezogenen Pflanzen gegenüber kaum ein Unterschied festzustellen war. In den konzentrierteren Alaunlösungen dagegen wurden die Wurzeln kaum 10—15 mm lang. Entstärkung war in den Leitungswasser- und den Kulturen in $\frac{1}{2}\text{‰}$ Alaunlösung kaum zu bemerken. Sie trat erst in den stärker schädigenden Alaunlösungen gegen Ende der Wachstumsperiode ein. Immerhin fanden sich unter den 143 Pflanzen, die geotropisch gereizt worden waren, 22 sehr weitgehend und 7 völlig entstärkte Wurzeln. Diese hatten sich sämtlich nicht gekrümmt. Jedoch entfielen 14 davon auf die stark schädigenden Alaunlösungen von 1‰ oder höherer Konzentration, und außerdem konnte nur bei 5 von ihnen noch Wachstum nachgewiesen werden. Es ist also die Anwendung der Pekelharingschen Methode bei

Setaria fast aussichtslos, da die Entstärkung der Wurzeln zeitlich mit der Einstellung ihres Wachstums nahezu zusammenfällt und die Wurzeln in den stärkeren Alaunlösungen, die allein Entstärkung bewirken, deutlich geschädigt werden. Von den 114 übrigen (stärkeführenden) geotropisch gereizten Pflanzen waren 70 geotropisch gekrümmt; davon hatten 56 ziemlich reichlich, 14 wenig Stärke. 44 waren nicht gekrümmt, worunter 18 ziemlich reichlich und 26 nur wenig Stärke aufwiesen. Es wurde auch eine Kontrollkultur in Sägespänen geotropisch gereizt. Die Krümmungen dieser Wurzeln waren durchweg viel stärker als die derjenigen, die sich in Lösungen gekrümmt hatten. Es wird also auch bei *Setaria* der Geotropismus schon durch bloße Wasserkultur beeinträchtigt.

V. Zusammenfassung.

Die Hauptresultate der Untersuchung seien nunmehr kurz zusammengefaßt:

1. Die Methode der Entstärkung mit Kalialaun eignet sich wenig dazu, die Richtigkeit der Statolithentheorie zu prüfen und zwar aus folgenden Gründen:
 - a) Entstärkung tritt meist in Lösungen ein, die das Gedeihen der Pflanzen, besonders ihre Wachstumsfähigkeit, weitgehend schädigen.
 - b) Es finden dabei traumatische Krümmungen statt, die leicht geotropische Reaktionen vortäuschen können.
 - c) Nach dem Verschwinden der Stärke treten manchmal bei *Lepidium* umlagerungsfähige Inhomogenkörper auf, die eventl. als Statolithen fungieren könnten.
2. Bei allen untersuchten, stärkefreien Wurzeln trat niemals eine geotropische Krümmung ein, und zwar auch dann nicht, wenn sie noch wachstumsfähig waren. — In mehreren Fällen krümmten sich die Wurzeln um so stärker geotropisch, je mehr Stärke sie besaßen. Analoges gilt auch für die Hypokotyle.
3. Der Widerspruch zwischen meinen Beobachtungen und den Ergebnissen Pekelharings dürfte auf folgendes zurückzuführen sein:
 - a) Pekelharing hat höchstwahrscheinlich traumatische Krümmungen für geotropische gehalten.
 - b) Sollten diese Krümmungen dennoch geotropische gewesen sein, so ist mit Sicherheit anzunehmen, daß die Wurzeln zur Zeit der Krümmung noch Stärke enthielten, die dann zur Zeit der Beobachtung schon verschwunden war. Dafür spricht die Tatsache, daß in Le-

pidiumwurzeln, welche das Alter von 3 Tagen besitzen — und mit solchen hat Pekelharing gerade gearbeitet — die Entstärkung sehr rasch vor sich geht, besonders wenn die Pflanzen, wie das gleichfalls bei den Pekelharing'schen Versuchen der Fall war, beim Umlegen ganz oder fast ganz in die Flüssigkeit eingetaucht werden. Schließlich können Irrtümer auch durch die Beobachtung der Schnitte in Chloralhydrat unterlaufen sein.

4. Die angeführten Tatsachen lassen erkennen, daß die Statolithentheorie durch die Pekelharing'schen Versuchenichterschüttert wird. Vielmehr wurden im Verlaufe dieser Nachuntersuchungen verschiedene Beobachtungen gemacht, welche als neue Stützen der Theorie bezeichnet werden müssen.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [BH_28_1](#)

Autor(en)/Author(s): Block Arthur

Artikel/Article: [Über Stärkegehalt und Geotropismus der Wurzeln von *Lepidium sativum* und anderer Pflanzen bei Kultur in Kalialaunlösungen. 422-452](#)