

# Untersuchungen über das Wachstum inversgestellter Pflanzenorgane.

Von

**Georg Hering.**

Mit 5 Textfiguren.

---

## Einleitung.

In der Reihe der äußeren Faktoren, die auf die Wachstumstätigkeit des pflanzlichen Organismus einen regulierenden Einfluß ausüben, nimmt die Schwerkraft eine Sonderstellung ein<sup>1)</sup>. Sie unterscheidet sich in ihrer konstanten Wirkungsweise von den übrigen, in erheblichen Grenzen schwankenden äußeren Einflüssen. Außerdem ist sie nie, wie Wärme, Licht und andere Agentien, diffus oder einseitig, sondern immer nur in der Lotrichtung wirksam. Durch diese Wirkungsweise bedingt sie, abgesehen von barymorphotischen Reizerfolgen<sup>2)</sup>, diejenigen Orientierungsreize, deren Folgeerscheinungen wir unter dem Begriff der geotropischen Bewegungen zusammenfassen. Ihre Auslösung hat die Einstellung positiv oder negativ geotropischer Organe (die transversalgeotropischen sollen hier außer acht gelassen werden) in die entsprechende Ruhelage parallel zur Lotrichtung zur Folge. Es entstand nun die Frage, ob die Schwerkraft, die bei einer Ablenkung der Pflanzen von der Vertikalstellung eine Wachstumsbewegung auslöst, auch in der Ruhelage parallel zur Lotrichtung irgend einen Einfluß auf das Wachstum der Pflanzen ausübt.

Für positiv geotropische Organe sprach Sachs<sup>3)</sup> die Annahme aus, daß nur dann ein Einfluß auf das Längenwachstum stattfindet,

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., II. Bd., p. 124.

2) Pfeffer, l. c., p. 124. Ferner: Über den Anteil der Schwerkraft an der Ausbildg. inhärenter polarer Eigenschaften, a. a. O. Kap. VII. Hofmeister, Allg. Morphologie 1868, p. 579.

3) Sachs, Lehrbuch d. Botanik, IV. Aufl., p. 811.

wenn die Schwerkraftsrichtung die Längsachse des Organs unter irgend einem Winkel schneidet, und zwar um so mehr, je mehr sich dieser Winkel einem Rechten nähert. Sachs nimmt also an, daß bei vertikal-normaler und bei diametral-entgegengesetzter, also inverser Lage kein Einfluß der Schwerkraft auf das Wachstum eines Organs stattfindet.

Mit dieser Frage haben sich eine Anzahl von Forschern beschäftigt.

In der Normallage ergab, nach Untersuchungen von Fr. Schwarz<sup>1)</sup>, sowie von Elfving<sup>2)</sup>, eine Steigerung der Gravitation keine bemerkenswerte Beeinflussung des Wachstums, wenigstens zeigten Pflanzen unter normalen Bedingungen und solche, die einer Zentrifugalwirkung bis zum fünfzigfachen Werte der Schwerkraft ausgesetzt wurden, keinen Unterschied im Zuwachs.

Ähnliches stellte Mottier<sup>3)</sup> bei Versuchen mit Maiswurzeln fest.

Bei Versuchen mit Keimpflanzen konnte ferner Fr. Schwarz<sup>4)</sup> keine Veränderung der normalen Wachstumsschnelligkeit beobachten, als er sie in horizontaler Lage am Klinostaten wachsen ließ, somit die Angriffsrichtung der Schwerkraft senkrecht gegen die Hauptachse der Pflanze gerichtet war, durch die äquale Einwirkung der Schwerkraft aber die geotropische Krümmung verhindert wurde. Dieselbe Beobachtung machte Elfving<sup>5)</sup> bei gleicher Versuchsanordnung mit Sporangiumträgern von *Phycomyces nitens*. Ebenso wenig konnte ich bei gleichen Versuchen mit Keimpflanzen von Gramineen eine Differenz in der Wachstumsgeschwindigkeit normal gezogener und am Klinostaten wachsender Pflanzen beobachten.

Wenn somit der veränderte Reizzustand, der bei der Änderung der parallelen Angriffsrichtung der Schwerkraft in eine diffuse, senkrecht zur Hauptachse gerichtete notwendigerweise eintreten muß, bei den untersuchten und jedenfalls den meisten radiären Organen keine merkliche Reaktion im Längenwachstum auslöst, so kann anderseits gerade durch die äquale Angriffsweise der Schwerkraft eine Wachstumsbewegung ausgelöst werden. Dieses Verhalten

1) Fr. Schwarz, Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen 1881, Bd. I, p. 53.

2) Elfving, Beitrag z. Kenntnis d. Einwirkung d. Schwerkraft auf d. Pflanzen, 1880 (Sep. a. Act. Societ. Scient. Fennic, Bd. 12). Vgl. auch Pfeffer, a. a. O., p. 126.

3) M. Mottier, Annals of Botan. 1899, Bd. 13, p. 355.

4) Fr. Schwarz, a. a. O.

5) Elfving, a. a. O.

zeigt der Grashalmknoten, der bei normaler Lage, also bei paralleler Angriffsrichtung der Schwerkraft zur Hauptachse ausgewachsen, am Klinostaten erneut Streckungswachstum zeigt<sup>1)</sup>.

Den Einfluß der Schwerkraft auf Organe in inverser Vertikalstellung untersuchte Vöchting<sup>2)</sup> eingehend an den hängenden Zweigen der Trauerbäume. Er beobachtete, daß die hängenden Zweige dieser Bäume langsamer wachsen, als die aufrechten. Die Wachstumshemmung der hängenden Zweige kann bis zum Absterben der Sproßspitze führen.

Ferner erfahren nach Vöchting<sup>3)</sup> die invers gehaltenen Blütenstiele einiger Pflanzen eine Hemmung im Längenwachstum bei gleichzeitig gesteigertem Dickenwachstum.

Eine weitgehende Beeinflussung des Wachstums in der inversen Lage, die gleichfalls zum Absterben der Vegetationsspitze führen kann, beobachtete ferner Raciborski<sup>4)</sup> an tropischen Schlingpflanzen. Bei einigen windenden Lianen stirbt die Spitze der herabhängenden Langtriebe ab, und der seiner Spitze beraubte Langtrieb bildet beblätterte Kurztriebe. Bei einigen andern tritt kein Absterben der Spitze ein, aber die Wachstumshemmung durch die Schwerkraft führt zu einer Metamorphose der Langtriebe in Kurztriebe.

Ferner untersuchte Elfving<sup>5)</sup> das Wachstum der Sporangiumträger von *Phycomyces nitens* in abwechselnd normaler und inverser Lage und beobachtete eine Hemmung des Wachstums in der vertikal abwärts gerichteten Stellung.

Nach Versuchen von J. Richter<sup>6)</sup> erfuhr die umgekehrte Hauptachse von *Chara fragilis* eine Wachstumshemmung im Vergleich mit Pflanzen in normaler Stellung.

Endlich stellte J. Ray<sup>7)</sup> für *Sterigmatocystis alba* eine wachstumshemmende Wirkung der Schwerkraft fest.

1) Elfving, Verhalten d. Grasknoten am Klinostaten, 1884 (Sep. aus Öfversigt of finska wafensk. soc. förhandlingar 1884); R. Barth, Geotrop. Wachstumskrümmung d. Knoten. Leipziger Dissert. 1894, p. 32. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 2. Bd., p. 126, 631.

2) Vöchting, Botan. Zeitung, 1880, p. 599; Organbildung 1884, p. 78. Vgl. ferner Sorauer, Forschung a. d. Gebiete d. Agrikulturphysik. 1885, Bd. 8, p. 235.

3) Vöchting, Bewegung d. Blüten 1882, p. 122.

4) Raciborski, Morphogenetische Versuche, Flora 1900, p. 35.

5) Elfving, a. a. O.

6) J. Richter, Flora 1894, p. 402.

7) J. Ray, Rev. général. d. Botan. 1897, Bd. 9, p. 255.

Die Frage, ob die Schwerkraft das Wachstum positiv geotropischer Organe bei inverser Aufstellung beeinflußt, wurde bisher noch wenig untersucht. Bei neueren Versuchen mit Wurzeln von *Vicia faba*, die aber in der experimentellen Methode nicht einwandfrei sind, konnte H. Ricôme<sup>1)</sup> keinen Unterschied im Längenwachstum normal wachsender und inversgestellter Wurzeln feststellen.

### Spezieller Teil.

Im Anschluß an die hier zitierten Arbeiten führte ich eine Reihe von Untersuchungen mit derselben Fragestellung aus. Die Beobachtungen erstreckten sich auf negativ und positiv geotropische Organe.

Von negativ geotropischen Organen wurden benutzt die Sporangiumträger einiger Schimmelpilze, und zwar *Phycomyces nitens*, *Aspergillus niger* und *Mucor stolonifer*. Von monokotylen Pflanzen verwendete ich Keimlinge von *Avena sativa*, *Hordeum vulgare*, *Secale cereale*, von dikotylen *Lepidium sativum*, *Cucurbita pepo*, *Helianthus annuus*, *Phaseolus multiflorus* und *Ricinus communis*. Schließlich wurden noch Beobachtungen an einigen Trauerbäumen angestellt; dazu diente je ein Exemplar von *Fraxinus excelsior* var. *pendula*, *Curaguna arborescens* var. *pendula* und *Pirus amygdaliformis* var. *pendula*. Die Untersuchung positiv geotropischer Organe nahm ich an den Hauptwurzeln von *Zea Mays*, *Lupinus albus* und *Vicia faba* vor. Endlich wurde auch noch das Wachstum der Wurzeln zweiter Ordnung von *Pistia* und *Pontederia* und von *Salix*-Stecklingen in vertikal aufwärts und abwärts gerichteter Stellung verfolgt.

### I. Methodisches.

Bevor ich zur Besprechung meiner Resultate gelange, will ich die Schilderung der Versuchsanstellung vorangehen lassen, die für die verschiedenen Pflanzen in Frage kam. Bekanntlich gelingt es nicht, orthotrope Organe ohne Anwendung äußerer Hilfsmittel längere Zeit in vertikal inverser Stellung zu erhalten, weil dieselben infolge autonomer Wachstumsbewegungen sehr bald ihre

1) H. Ricôme, Comptes rendus 1903, Bd. 137, p. 204.

Lage parallel zur Schwerkraftsrichtung etwas verlassen und infolgedessen einen geotropischen Krümmungsreiz erfahren. Man muß deshalb, wenn man das Wachstum solcher Organe in inverser Stellung verfolgen will, künstlich die geotropische Umkrümmung in die Normallage verhindern. Bei Versuchen mit negativ geotropischen Organen liegt es nahe, für stark positiv heliotropische Pflanzen das Licht als Hilfsfaktor zu verwenden; es gelingt auch tatsächlich, Keimpflanzen durch geeignete Beleuchtung zum Abwärtsachsen zu bringen<sup>1)</sup>. Auch die negativ geotropischen Sporangiumträger von *Phycomyces nitens* wachsen bei dieser Behandlung senkrecht abwärts nach der Lichtquelle zu.

Dieses Mittel ist aber nur für eine verhältnismäßig geringe Anzahl von Pflanzen brauchbar. Für andere Pflanzen muß man zu einem mechanischen Hilfsmittel greifen, um geotropische Krümmungen zu unterdrücken, und zwar zur Invershaltung durch Zug.

Bei meinen Versuchen machte ich sowohl von starker Beleuchtung, als auch von einer mechanischen Invershaltung Gebrauch und lasse eine Beschreibung der experimentellen Versuchsanordnung folgen.

## A. Beleuchtungsmethode.

### 1. Beleuchtungsapparat für *Phycomyces nitens*.

Im Anschluß an die Versuche Elfving's<sup>1)</sup> führte ich einige Untersuchungen an Sporangiumträgern von *Phycomyces* aus. Im Prinzip wurde die Versuchsmethode beibehalten, aber in der technischen Anordnung in einigen Punkten variiert. Elfving benutzte horizontal einfallendes Tageslicht und langsame Drehung der Sporangiumträger um ihre vertikale Achse, um sie in vertikal aufwärts und abwärts gerichteter Lage wachsen zu lassen. Durch die Drehung am Klinostaten wurde eine gleichstarke Beleuchtung der Sporangienträger von allen Seiten erzielt und infolge ihrer starken heliotropischen Sensibilität eine Wegkrümmung aus der Vertikalrichtung in aufrechter, wie inverser Stellung verhindert. Elfving kultivierte die Pilze auf feuchten Brotwürfeln. Diese wurden dann in ein kleines, auf einer Gipsplatte befestigtes Glas-

1) H. Müller, Flora 1876, p. 94.

2) Elfving, a. a. O.

kästchen eingeschoben und über das Ganze ein Dekantierglas gestülpt. Die Platte mit Pilzkultur und Dekantierglas wurde dann einfach auf den Klinostaten gestellt. Sollten die Pilze abwärts wachsen, so wurde Platte samt Glas umgekehrt. Die Messung des Zuwachses erfolgte mittels Horizontalmikroskops mit Okularmikrometer.

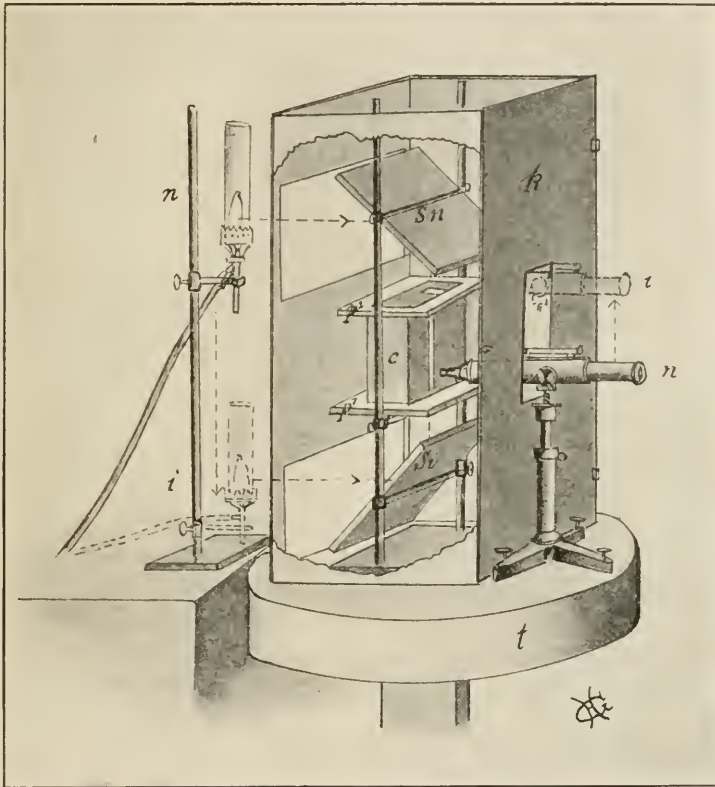
Die Verwendung des Tageslichtes ist in diesem Falle, wo es sich um die Feststellung kleiner Unterschiede im stündlichen Zuwachs handelt, nicht ratsam, da bei einer Versuchsdauer von 10–12 Stunden die Schwankungen der Lichtintensität ziemlich groß sein können. Die daraus resultierende Beeinflussung der Zuwachsbewegung<sup>1)</sup> kann aber eventuell den Verlauf der Wachstumskurve deutlich beeinträchtigen.

Ein anderer Nachteil der Elfvingschen Methode lag in der Verwendung von Brot als Pilzsubstrat, da das Schrumpfen desselben beim Eintrocknen als Fehlerquelle berücksichtigt werden muß. Diese beiden Mängel wurden bei meinen Versuchen durch Anwendung künstlichen Lichtes und eines nicht schrumpfenden Substrates vermieden. Außerdem wurde direkte Beleuchtung von oben, resp. von unten, nicht seitliche Beleuchtung und Drehung auf dem Klinostaten, gewählt.

Der Beleuchtungsapparat (Fig. 1) war in einem verfinsterten Raume des Kellergeschosses im Botanischen Institut aufgestellt. Auf einem zitterfreien Holztisch (*t*) war ein eisernes Doppelstativ befestigt, das in halber Höhe die zur Pilzaufnahme bestimmte Küvette (*c*) trug. Deckel- und Bodenseite derselben paßten genau in den Ausschnitt einer Gipsplatte ( $p^1$ ), die auf dem Tragrings des Stativs befestigt war. Eine gleiche Gipsplatte ( $p^2$ ) wurde auf die Deckelseite der Küvette aufgelegt. In gleicher Entfernung unter und über der Küvette waren zwei Spiegel (*Su* und *Si*), unter 45° geneigt, so befestigt, daß sie horizontal einfallende Lichtstrahlen senkrecht von unten nach oben, resp. von oben nach unten in die Küvette reflektierten. Als Lichtquelle diente ein Auerlichtbrenner, der in  $\frac{1}{4}$  m Entfernung von der Küvette an einem Stativ verstellbar befestigt war und je nach Bedarf so verschoben wurde, daß sein Licht von dem oberen Spiegel senkrecht nach unten oder von dem unteren senkrecht nach oben reflektiert wurde. Die zur Pilzaufnahme bestimmte Glasküvette, etwa 15 cm hoch und breit

1) Pfeffer, a. a. O., p. 108, und die p. 110 zit. Lit.

und 6 cm tief, aus geschliffenen Glasplatten zusammengesetzt, war mit einer lichtabschließenden Hülle von schwarzem Papier umkleidet. An der Bodenseite befand sich in der Umhüllung ein 2 cm<sup>2</sup> großer Ausschnitt, durch welchen ein Lichtkegel hereinfallen konnte; ein anderer 3 mm breiter Spalt verlief an der Breitseite der



Figur 1. Beleuchtungsapparat für *Phycomyces*.

Die Küvette *c* dient zur Pilzaufnahme; *Sn* ist der senkrecht nach unten, *Si* der nach oben reflektierende Spiegel; *p<sup>1</sup>* und *p<sup>2</sup>* Gipsplatten zur Verhinderung seitlicher Bestrahlung. Der ganze Apparat steht in einem lichtabschließenden Pappkasten *k* auf dem zitterfreien Tisch *t*. *n*-Stellung der Lampe und des Mikroskops bei Normalstellung des Sporangiumträgers. Bei Inversstellung wird die Lampe in die Stellung *i* verschoben, die Küvette um 180° gedreht und das Mikroskop hochgeschraubt (von *n* nach *i*), bis der Sporangiumträger wieder im Gesichtsfeld erscheint.

Küvette vom Deckel-bis zum Boden und gestattete, ein Horizontalmikroskop auf den zu messenden Sporangiumträger im Innern der Küvette einzustellen. Die Pilzkultur wurde mit kleinen Drahtklammern auf einer Korkplatte befestigt, welche die Innenseite des

Küvettendeckels bildete, und zwar so, daß sie sich gegenüber der Lichtöffnung befand.

Wassergetränkte Baumwollepfropfen, die gleichfalls am Deckel angesteckt waren, sorgten für genügende Feuchtigkeit im Innern der Küvette.

Bei dieser Versuchsanordnung wuchsen die Sporangiumträger in vertikaler und inverser Lage senkrecht in der Richtung des einfallenden Lichtes. Bei Versuchen mit einer größeren Lichtöffnung krümmten sie sich infolge zu starker seitlicher Lichtreflexe um, sodaß es also nicht auf die absolute Lichtintensität, sondern vielmehr auf die Differenz in der Beleuchtung von oben und von den Seiten her ankam. Das Stativ mit der Küvette stand, um alle seitlichen Reflexe zu vermeiden, in einem schwarzen Pappkasten (*k*), der an der Vorderseite zwei Öffnungen in der Höhe der Spiegel für das einfallende Licht, an der Rückseite eine Tür mit einem breiten Spalt hatte, durch den das Horizontalmikroskop eingeführt wurde. Die Messung des stündlichen Zuwachses eines Sporangiumträgers erfolgte, wie bei Elfving, mittels Horizontalmikroskops mit Okularmikrometer bei zehnfacher Vergrößerung. Beim Überführen des Sporangiumträgers aus der Normallage in die Inversstellung wurde die Tür des Kastens geöffnet, die Küvette umgedreht, sodaß die Deckelseite nach oben, die Bodenseite mit der Beleuchtungsöffnung nach unten zu liegen kam, der Glühlichtbrenner wurde vor den unteren Spiegel verschoben und das Mikroskop wieder mit dem Teilstrich Null des Mikrometers auf die Spitze des Sporangiumträgers eingestellt. In analoger Weise wurde bei der Überführung aus der Inversstellung in die Normalstellung verfahren. Das Umkehren und Neueinstellen beanspruchte etwa eine halbe Minute, doch wurden der Genauigkeit wegen die Ablesungsperioden zu 59 Minuten gerechnet. Als Substrat für die Pilzkulturen benutzte ich Würfel, die aus einem Gemenge von schaumig geschlagenem Gips mit feinen Sägespänen gegossen wurden. Diese wurden mit einer Zuckernährlösung mit etwas Gelatinezusatz getränkt und sterilisiert. Sie waren sehr porös, sodaß das Pilzmycel sich leicht auf und in ihnen entwickeln konnte, und auch die Atmung nicht gehindert wurde. Diese Gipswürfel wurden in einem nach Angaben von Pfeffer gebauten Dampfkasten mit *Phycomyces*-Sporen geimpft und in sterilen Glasschalen im Zimmer mit konstanter Temperatur bei 25° C. verdunkelt aufgestellt. Auf diese Weise erhielt ich Reinkulturen, die nach zwei bis drei Tagen die



ersten Sporangienträger gebildet hatten. Da die ersten Fruchtträger meist sehr zart sind, wurden sie vorsichtig abgeschnitten und erst die am folgenden Tage erscheinenden, viel kräftigeren benutzt. Durch tägliche Aussaat wurde immer für neues Material gesorgt.

## 2. Beleuchtungsapparat für monokotyle und dikotyle Keimpflanzen (Fig. 2).

Bei den Versuchen mit monokotylen und dikotylen Keimpflanzen wurden nicht, wie bei den Pilzversuchen, dieselben Objekte abwechselnd in vertikal aufwärts und abwärts gerichteter Stellung gemessen, sondern es wurde von möglichst gleichen Paaren der Versuchspflanze ein Exemplar in normaler, das andere in inverser Stellung gezogen, und die Differenz im Längenwachstum beider beobachtet. Bei dieser Art der Versuchsanordnung konnten natürlich nur die übereinstimmenden Ergebnisse von einer größeren Zahl von Versuchspaaren ein brauchbares Resultat liefern.

Am geeignetsten erwies es sich, das Wachstum des Hypokotyls oder Epikotyls von Keimpflanzen zu verfolgen. Die Messungen des Zuwachses erfolgten alle 24 Stunden. Abwechselndes Vertikal- und Inversstellen derselben Pflanze in kürzeren Intervallen wäre deshalb nicht vorteilhaft gewesen, weil die Versuchspflanzen anfangs im Tageslicht gezogen und erst zu Beginn des Versuchs in konstantes Licht, resp. ins Dunkle gebracht wurden, mithin Nachwirkungen der täglichen Periodizität der Zuwachsbewegung<sup>1)</sup> zu erwarten gewesen wären.

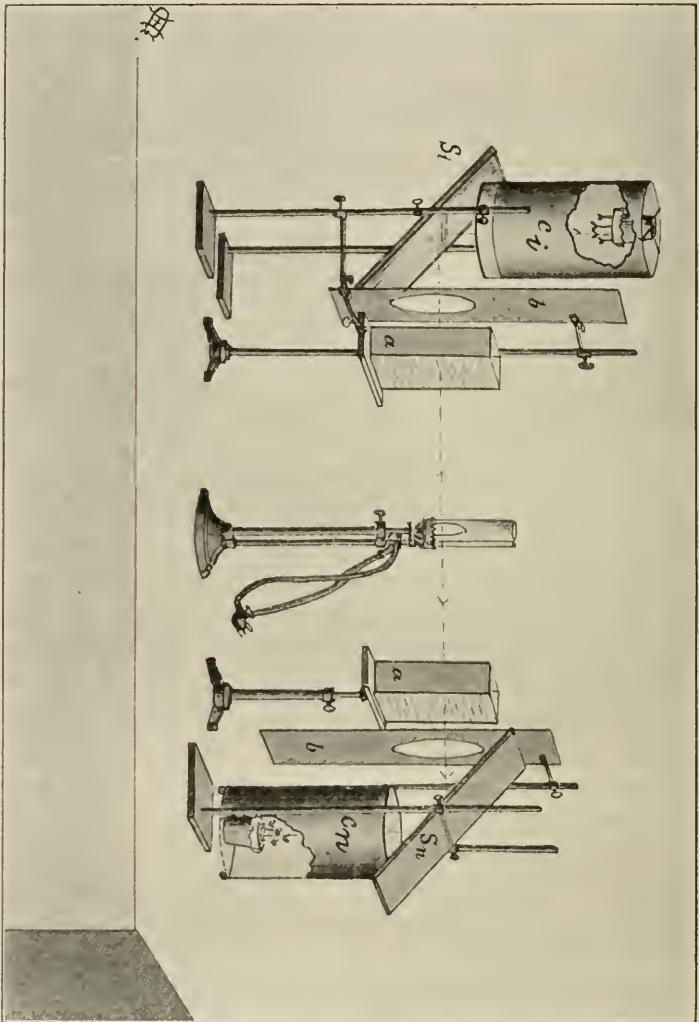
Wie schon angedeutet, gelang es bei einigen monokotylen und dikotylen Keimpflanzen, bei inverser Stellung geotropisches Aufkrümmen durch Beleuchtung zu verhindern. Besonders geeignet waren einige Gramineen, nämlich *Secale*, *Hordeum* und *Avena*, und eine Crucifere, *Lepidium sativum*.

Der Beleuchtungsapparat stand in demselben verfinsterten Kellerraum, wie der vorher beschriebene, und war folgendermaßen eingerichtet.

Auf einem langen Tische waren zwei Spiegel in einer Entfernung von 120 cm voneinander aufgestellt und mit der Spiegelfläche einander zugekehrt. Der eine Spiegel war um  $45^{\circ}$  nach unten ( $S_n$ ), der andere um  $45^{\circ}$  nach oben gedreht ( $S_i$ ), ersterer

1) Pfeffer, a. a. O., p. 256. Sachs, Arb. d. Botan. Instit. in Würzburg 1872, I, p. 167. Baranetzky, Die tägl. Periodizität im Längenwachstum, 1879, p. 5.

reflektierte horizontal einfallendes Licht senkrecht nach unten, der andere nach oben. In der Mitte zwischen beiden standen als Lichtquelle zwei Auerlichtbrenner. Ihr Licht wurde von den Spiegeln in zwei zur Aufnahme der Versuchspflanzen bestimmte, schwarze



Figur 2. Beleuchtungsapparat für monokotyle und dikotyle Keimpflanzen. Der Pappzylinder  $c_n$  nimmt die Keimpflanzen in der Normalstellung,  $c_i$  die in der Invertstellung auf;  $S_n$  ist der nach unten,  $S_i$  der nach oben reflektierende Spiegel. Zwischen Lichtquelle und Spiegel ist je eine wassergefüllte Küvette  $a$  und ein Lichtschirm  $b$  zur Verhinderung unnötiger Wärmestrahlung eingeschaltet.

Pappezylinder ( $c$ ) geworfen, die senkrecht unter resp. über dem entsprechenden Spiegel angebracht waren. Zwischen Lichtquelle und Spiegel war je eine geschliffene, wassergefüllte Küvette ( $a$ ) eingeschaltet, um die Schädigung der Pflanzen durch zu starke

Wärmestrahlung zu verhindern. Außerdem ließ ein zwischen Küvette und Zylinder eingeschalteter Lichtschirm (*b*) mit kreisrundem Ausschnitt eben nur einen Lichtkegel vom Durchmesser des Zylinders auf den Spiegel fallen, sodaß durch die Abblendung des übrigen Lichtes eine unnötige Erhöhung der Wärmestrahlung verhindert wurde. Die Pappezyylinder waren außerdem zum Zwecke besserer Luftzirkulation beiderseitig geöffnet. Die rasche Temperaturzunahme in den höheren Luftschichten des Raumes bedingte einen Temperaturunterschied in den beiden Zylindern. Durch geeignete Abblendung gelang es aber, denselben bis auf 2° C. herabzudrücken; da außerdem die Zimmertemperatur in der Nähe des Optimums für die Versuchspflanzen lag, konnte dieser geringe Unterschied außer acht gelassen werden.

Die Versuchspflanzen wurden in gewöhnliche Blumentöpfe gepflanzt, und diese in entsprechender Lage in den dazu bestimmten Pappezyindern aufgehängt resp. aufgestellt. Um das Herausfallen der Erde und der Pflanzen aus dem inversgestellten Topfe zu verhüten, wurde derselbe mit feinmaschiger Gaze überspannt, dasselbe geschah mit dem andern Topfe, um die gleichen Bedingungen für die Durchlüftung des Bodens herzustellen. Die Samen der Versuchspflanzen wurden, mit Ausnahme von *Lepidium*, erst auf feuchtem Fließpapier angekeimt, dann die kräftigsten Keime ausgesucht und reihenweise in Töpfe gepflanzt, die ich dann vorsichtig mit Gaze überspannte. Die Pflanzen blieben ein bis zwei Tage in diffusem Tageslicht stehen, um gut einzuwurzeln, und begannen nach dieser Zeit kräftig zu treiben. Es wurden dann aus zwei Topfkulturen in Länge und Stärke übereinstimmende Paare ausgesucht, durch nummerierte, daneben gesteckte Holzspänchen kenntlich gemacht und der Versuch dann in Gang gesetzt. Die *Lepidium*-Samen wurden sogleich auf die überspannten Töpfe gesät. Sie keimten rasch und die Wurzeln drangen durch die Gaze in die Erde ein. Es wurden dann wieder gleiche Paare ausgesucht und nummeriert, die überflüssigen Keime wurden herausgezupft.

Es erwies sich als praktisch, die Gramineenkeime erst einige Tage alt werden zu lassen, weil dann das Gewebe der Blattscheide so weit gefestigt war, daß die Keime sich nicht mehr leicht aus der inversen Stellung aufkrümmen konnten. Bei Verwendung sehr junger Keime krümmten sich bisweilen einige Pflänzchen trotz der starken Beleuchtung von unten negativ geotropisch. Auch war darauf zu achten, daß die Gaze straff auf dem Boden auflag;

wurde das nicht beachtet, so blieb ein basales Stück der Keime zwischen Erde und Gaze beschattet; die Pflanzen krümmten sich dann an dieser Stelle in einem scharfen Knie und legten sich flach dem Boden auf. Die Versuche mit *Lepidium sativum* konnten erst dann in Gang gesetzt werden, wenn die anfängliche Krümmung des Hypokotyls, die oft bis zur Schleifenbildung geht, beendet, und dasselbe vollständig gerade gestreckt war. Wurden die Pflanzen vorzeitig in den Beleuchtungsapparat gebracht, so streckten sie sich überhaupt nicht, oder nur sehr langsam gerade. In welcher Weise das die Brauchbarkeit der Resultate beeinträchtigte, ist später zu erörtern.

Die Messung des täglichen Zuwachses erfolgte mittels eines gewöhnlichen Maßstabes mit Millimeteerteilung. Als Wachstumsmarken dienten ein Tuschepunkt an der Basis des Pflänzchens und — als obere Marke — bei Gramineen die Spitze des ersten Blattes, bei den Dikotylen der Winkel, in dem die Kotyledonen zusammenstoßen.

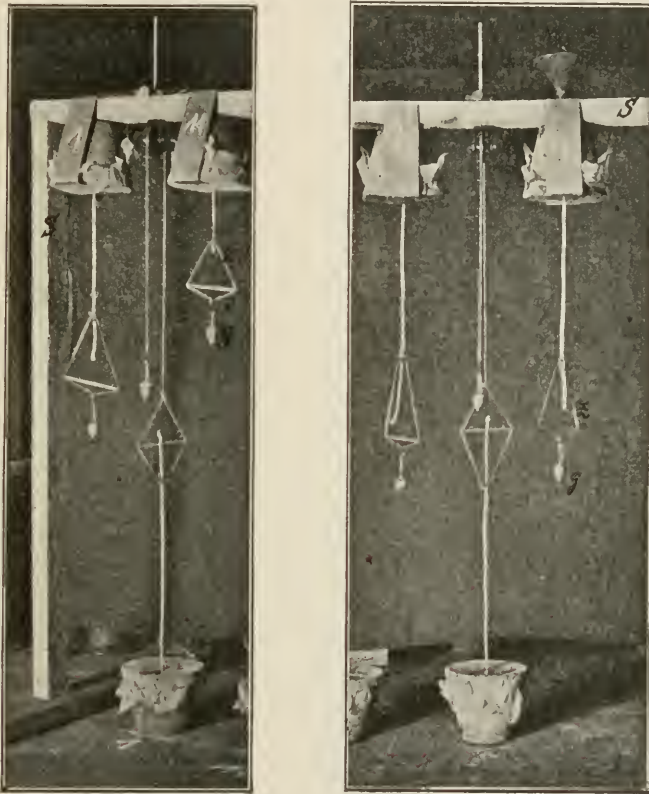
## B. Methode einer mechanischen Erhaltung der Inverslage.

Für Versuche mit Keimpflanzen von *Cucurbita*, *Helianthus*, *Phaseolus* und *Ricinus* erwies sich das Hilfsmittel der Beleuchtung als unzureichend zur Erhaltung der vertikal inversen Stellung. Vielleicht wären auch sie abwärts gewachsen, wenn ich eine noch stärkere Lichtquelle angewandt hätte; wenigstens zeigten Versuche mit *Helianthus*-Keimen, daß die negativ geotropische Aufkrümmung, welche im diffusen Licht oder im Dunkeln in einigen Stunden erfolgt, durch Beleuchtung von unten verlangsamt wird; sie war erst in zwei Tagen beendet. Es wurde jedoch zu andern Hilfsmitteln gegriffen. Das in vertikal abwärts gerichteter Lage befindliche Hypokotyl oder Epikotyl der Versuchspflanzen wurde einer Zugspannung unterworfen und auf diese Weise gehindert, sich negativ geotropisch zu krümmen. Es wurden zwei verschiedene Arten dieser mechanischen Methode angewandt. Ich beschreibe zuerst die

### 1. Zugmethode durch Belastung.

Es mußte bei diesem Verfahren berücksichtigt werden, daß durch gesteigerten Zug in vielen Pflanzen eine Beschleunigung des Wachstums (bis zu 20%) bewirkt wird, der eine trans-

itorische Hemmung (bis 80%) vorausgeht<sup>1)</sup>. Dieser Umstand bedingte natürlich für die Pflanzen in normaler Stellung eine gleiche Behandlung. Um die aus heliotropischen Reizen sich



Figur 3. Zugmethode durch Belastung.

Normal- und inversgestellte Pflanzen sind unter den Kotyledonen mit der Leder-  
schlinge  $z$  gefaßt, an welche bei den inversgestellten Pflanzen das Zuggewicht un-  
mittelbar angehängt ist. Von der Zugschlinge der normalstehenden Pflanzen aus  
läuft eine Schnur über die Präzisionsrolle  $r$  und trägt am Ende das Zuggewicht.  
Die Größe des Traggestells  $S$ , an welches die Töpfe mittels Blechbügeln an-  
gehangen wurden, gestattete, gleichzeitig eine Versuchsreihe von 12 Paaren an-  
zusetzen (bei den inversgestellten Pflanzen 1, 8 und 9 wuchs die freibewegliche  
Plumula freiwillig vertikal abwärts, vgl. p. 532).

ergebenden Komplikationen zu vermeiden, stellte ich alle Versuche  
im Dunkeln an.

1) Pfeffer, a. a. O., p. 149. Baranetzky, Tägliche Period. d. Längenwachst.  
1879, p. 20. M. Scholz (Cohns Beiträge z. Biol. 1887, Bd. 4, p. 323). R. Hegler  
(ebenda 1893, Bd. 6, p. 383).

Das Verfahren war folgendes. Es wurden größere Mengen von den Samen der Versuchspflanzen in feuchten Sägespänen angekeimt, dann die kräftigsten Keime einzeln in Töpfe mit Erde verpflanzt und bei allseitiger Beleuchtung im Tageslicht weiterkultiviert, bis die Hypokotyle völlig gerade gestreckt waren<sup>1)</sup>. Von diesen Pflanzen wurden sehr sorgfältig Paare von gleicher Länge und Kräftigkeit ausgesucht. Trotzdem kam es bisweilen vor, daß solche Pflanzenpaare gleich bei Beginn des Versuchs infolge individueller Verschiedenheiten, vielleicht auch infolge verschiedenen Alters und Reife des Samens, auffällige Differenzen in der Wachstumsgeschwindigkeit zeigten. Diese wurden sofort durch neue ersetzt. Die brauchbaren Pflanzen wurden sodann nach einem von Ball<sup>2)</sup> beschriebenen Verfahren dicht unter den Kotyledonen mit einer Schlinge ( $z$ ) von weichem Leder gefaßt, die zum Anhängen des Zuggewichts ( $y$ ) bestimmt war. Um die Bewegungsfreiheit der auswachsenden Plumula nicht zu beeinträchtigen, wurde die Zugschlinge durch ein horizontal eingesetztes Hölzchen in Form eines Rhombus auseinander gespreizt. Die so vorbereiteten Versuchspflanzen wurden dann in normaler und inverser Stellung fixiert und belastet. Die Töpfe mit den zur Inversstellung bestimmten Pflanzen wurden an einem Holzgestell ( $s$ ) umgekehrt aufgehängt, und das Zuggewicht angehängen. Daneben standen die in normaler Lage wachsenden Vergleichspflanzen. Von ihren Zugschlingen aus liefen Schnüre über Präzisionsrollen ( $r$ ), die an dem Holzgestell zwischen je zwei Töpfen befestigt waren. An dem freien Ende dieser Schnüre wurden die gleichen Zuggewichte angehängen wie an die invers wachsenden Pflanzen. Zur Belastung wurden gegossene Bleigewichte verwendet, deren Gewicht 23 g betrug. Für die Versuche mit *Helianthus*-Keimlingen reichte ein Gewicht von 23 g gerade aus, um eine Umkrümmung der invers gestellten Hypokotyle zu verhindern; die kräftigeren Keime von *Cucurbita* und *Phaseolus* beanspruchten die doppelte bis vierfache Belastung. Die Zuwachsmessungen erfolgten in früher beschriebener Weise alle 24 Stunden<sup>3)</sup>.

1) Nach Copeland (Botanical Gazette 1901, Bd. 31, p. 410) ist das Hypokotyl sehr junger Keimpflanzen von *Helianthus*, *Cucurbita* usw. positiv geotropisch, müßte daher bei Inversstellung der Pflanze schneller wachsen als bei normaler Lage; hieraus hätten falsche Versuchsergebnisse resultieren können. Vgl. auch Pfeffer, Physiologie, 2. Aufl., II. Bd., p. 565.

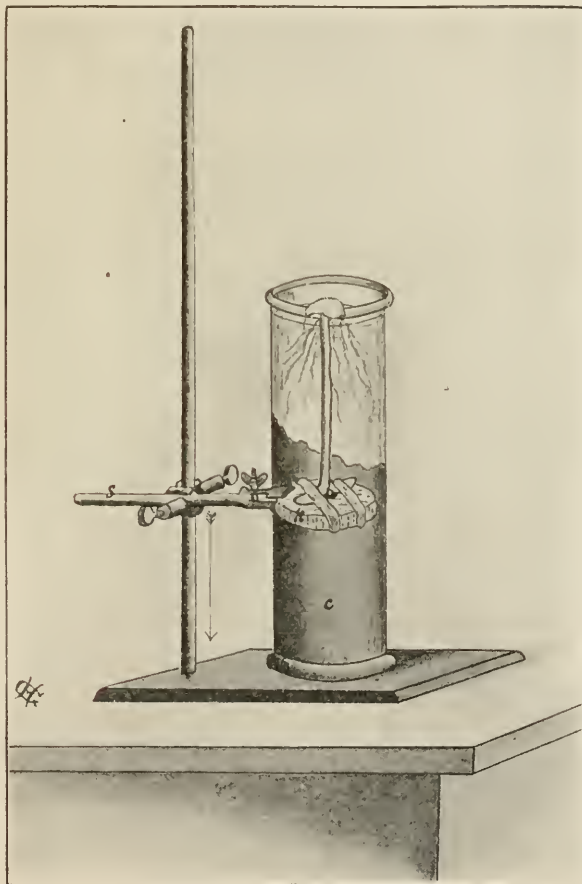
2) Ball, Über den Einfluß von Zug auf die Ausbildung der mech. Gew. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIX, Heft 3.

3) Die Töpfe wurden wieder in gleicher Weise mit Gaze überspannt, wie bei den vorher beschriebenen Versuchen, um das Herausfallen der Erde und das Herausreißen der Pflanzen durch das Zuggewicht zu verhindern.

Um eine gewisse Kontrolle dafür zu haben, daß die Versuchsmethode nicht irgend welche Einflüsse auf das Wachstum ausübte, die zu Beobachtungsfehlern geführt hätten, wurde noch ein anderes Verfahren angewendet, um durch mechanische Zugspannung des Hypokotyls die Pflanze in umgekehrter Lage zu erhalten.

2. Zugmethode (Fig. 4).

Bei diesem Verfahren zog ich Keimlinge von *Cucurbita* und *Helianthus* in Wasserkulturen. Die Überführung der Pflanzen aus



Figur 4. 2. Zugmethode.

Die inversgestellte Keimpflanze ist mit den Kotyledonen auf der Korkplatte *k* fixiert. Ihre Wurzel hängt in das mit schwarzem Papier umwickelte Kulturgefäß *c*. Die Papierumwicklung ist in der Figur zum Teil weggelassen, um die in die Nährlösung tauchende Wurzel sichtbar zu machen. Mit fortschreitendem Wachstum des Hypokotyls mußte der Stativarm *s* in der Richtung des Pfeiles verschoben werden.

feuchten Sägespänen in Wasser konnte erfolgen, ohne daß Wachstumsstörungen zu befürchten waren<sup>1)</sup>. Zur Aufnahme der Pflanzen dienten mit schwarzem Papier umwickelte Glaszylinder, die mit einer Nährsalzlösung gefüllt wurden. Die für die Normalstellung bestimmten Pflanzen setzte ich nach dem für Wasserkulturen gebräuchlichen Verfahren in den Korkdeckel der Kulturgefäße ein. Die invers zu stellenden Pflanzen wurden in umgekehrter Lage, die Wurzel oben, mit den flach ausgebreiteten Kotyledonen auf eine Korkscheibe (*k*) gelegt und in dieser Stellung fixiert durch einen Gazestreifen, der einigemal straff um Kork und Kotyledonen herumgeführt wurde. Da der Druckreiz, der auf die Kotyledonen ausgeübt wurde, möglicherweise das Wachstum der Keimlinge beeinflussen konnte<sup>2)</sup>, unwickelte ich die Kotyledonen der normal wachsenden Kontrollpflanzen in gleicher Weise mit Gazestreifen. Die Korkscheibe mit der zur Inversstellung bestimmten Keimpflanze wurde dann an einem in vertikaler Richtung verschiebbaren Stativarm (*s*) befestigt. Das Stativ wurde dicht neben einen Kulturzylinder (*c*) gestellt und der Stativarm in solcher Höhe festgeschraubt, daß die Grenze zwischen Wurzel und Hypokotyl der invers stehenden Pflanze sich wenig unter dem Rande des Kulturgefäßes befand. Die Wurzel wurde über den Rand in das Gefäß gehangen und, um das Austrocknen des obersten Stückes zu verhindern, noch mit einem dünnen Baumwollstreifen bedeckt, der immer genug Feuchtigkeit aus dem Kulturzylinder ansaugte. Da das wachsende Hypokotyl sich langsam bis zum Rande des Gefäßes emporschob, wurde zweimal täglich durch Tieferstellen der Korkscheibe die Pflanze wieder in die ursprüngliche Stellung gebracht. Es war natürlich darauf zu achten, daß das Hypokotyl immer genau vertikal stand.

### 3. Versuchsmethode bei Trauerbäumen.

Bei den Versuchen mit Trauerbäumen, die während der Sommermonate im botanischen Garten angestellt wurden, verglich ich das Wachstum von Ästen, die normal abwärts wuchsen, mit solchen, die an Stäbe gebunden aufwärts standen.

## II. Versuchsergebnisse.

### 1. Versuche mit Pilzen.

Die Wachstumsmessungen an Pilzen in normaler und inverser Stellung wurden mit einer Reihe von Versuchen begonnen, deren

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., I. Bd., p. 139.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., II. Bd., p. 152.



Durchführung durch die hydrotropischen Eigenschaften der Schimmelpilze ermöglicht wurde. Bekanntlich fliehen die Sporangiumträger vieler Schimmelpilze die Feuchtigkeit und wachsen infolge dieses negativen Hydrotropismus zunächst senkrecht aus ihrem feuchten Substrat zur Sporenaussaat heraus, gleichviel nach welcher Richtung<sup>1)</sup>. Dieses Verhalten ermöglichte es, festzustellen, ob sich unter dem Einfluß der Schwerkraft ein Unterschied in der Bildung und im Wachstum vertikal aufwärts und abwärts gerichteter junger Sporangiumträger ergeben würde. Ich impfte zu diesem Zwecke mit Nährlösung getränkte Gipswürfel gleichzeitig auf der Oberseite und Unterseite mit Pilzsporen und hing sie in verdunkelten Glasglocken frei auf.

Sechs mit Sporen von *Aspergillus niger* geimpfte Gipswürfel waren am dritten Tage nach dem Impfen auf der Oberseite von einem dichten Pilzrasen überzogen, der sehr reichlich Sporen gebildet hatte. Auf der Unterseite der Würfel beschränkte sich die Sporenbildung auf kleine, runde Kolonien, die kaum die Hälfte der Oberfläche bedeckten.

Bei einer kleinen Anzahl von Versuchen mit *Mucor stolonifer* zeigten sich am dritten Tage auf der Oberseite der Gipswürfel zahlreiche Sporangienträger, die Unterseite ließ erst die Mycelbildung erkennen. Am vierten Tage hatten sich auch auf ihr die ersten Sporangienträger gebildet, auf der Oberseite hatte die Sporangiumbildung inzwischen stark zugenommen. Da die Kulturen mittels Drahtklammern frei aufgehängt waren, konnten die zahlreich gebildeten Stolonen sich nicht an den Wänden der Glasglocken anheften, sie waren daher an den ersten Sporangienständen empor- und übereinandergeklettert und bildeten so ein wirres, über 2 cm hohes Pilzgeflecht, in und auf dem sich reife Sporangien in großer Menge zeigten. Es wurde also bei *Aspergillus* und *Mucor* die Entwicklung des Mycels bis zur Sporenbildung bei Kulturen in inverser Lage gegenüber normal aufwärts wachsenden durch die Wirkung der Schwerkraft etwas gehemmt.

Noch deutlicher wurde der durch die Schwerkraftswirkung bedingte Unterschied zwischen normal und invers wachsenden Fruchträgern bei gleichen Versuchen mit *Phycomyces nitens*. Bei

1) J. Wortmann, Ein Beitrag zur Biologie der Mucorineen. Botan. Ztg. 1881, Bd. 39, p. 368 ff. Dietz, Beitrag z. Kenntnis der Substratriichtung. Tübinger Unters. Bd. II (1888), p. 478. Steyer, Reizkrümmungen von *Phycomyces*. Dissertation Leipzig 1901.

gleichzeitiger Impfung der Oberseite und Unterseite von Kulturwürfeln ergab sich ein wesentlicher Unterschied in der Entwicklung von Sporangiumträgern. Nach drei Tagen war die Oberseite dicht mit Sporangiumträgern bedeckt, die sehr kräftig waren und lebhaftes Längenwachstum zeigten, auf der Unterseite fanden sich nur wenige, schlecht entwickelte Fruchträger. Über diese Verhältnisse bei *Phycomyces* gibt nachstehende Tabelle Aufschluß.

Tabelle I.  
Sporangiumträgerbildung nach drei Tagen:

Kultur	Sporangiumbildung	Ungef. Länge der Sporangiumträger in mm
I	Oberseite	zahlreich
	Unterseite	wenig
II	Oberseite	mittel
	Unterseite	keine
III	Oberseite	zahlreich
	Unterseite	wenig
IV	Oberseite	sehr zahlreich
	Unterseite	wenig
V	Oberseite	sehr zahlreich
	Unterseite	mittel
VI	Oberseite	zahlreich
	Unterseite	sehr wenig

Am dritten Tage schnitt ich die Sporangiumträger ab und drehte die Würfel um, so daß die bisherige Oberseite zur Unterseite wurde. Nach Verlauf eines weiteren Tages war wieder Sporangienbildung eingetreten und zwar wieder am stärksten auf der Oberseite, auf der sich am Tage vorher, als sie nach unten gekehrt war, nur wenige Fruchträger gezeigt hatten. Der Einfluß der Schwerkraft war also unverkennbar. Es ergab sich demnach aus diesen Versuchen folgendes. Wenn die negativ geotropischen Sporangiumträger von *Phycomyces nitens* gezwungen sind, vertikal abwärts gegen die Richtung der Schwerkraft zu wachsen, so werden sie im Längenwachstum stark gehemmt. Außerdem entwickeln sich aber aus demselben Pilzmycel weniger Sporangiumträger, wenn dieselben in inverser Richtung wachsen müssen. Das letztere gilt auch für *Aspergillus niger* und *Mucor stolonifer*.

Es folgen nunmehr die eingangs beschriebenen Versuche, bei denen im Anschluß an Elfving der Wachstumsverlauf von *Phyco-*

*myces*-Fruchträgern in abwechselnd normaler und inverser Stellung beobachtet wurde.

Zuvor muß ich jedoch auf den normalen Wachstumsverlauf der Sporangiumträger kurz eingehen. Über die Wachstumsverhältnisse dieser Mucorinee liegen sehr genaue Untersuchungen von Errera<sup>1)</sup> vor. Derselbe unterscheidet im Wachstumsverlauf des Fruchträgers von *Phycomyces*, den Sachs als „große Periode“ bezeichnet, vier Stadien, von denen die drei ersten die Bildung der Fruchthyphie und das Anschwellen ihrer Spitze zum Sporangium umfassen und zusammen etwa  $1\frac{1}{4}$  Tag dauern. Im vierten und letzten Stadium beginnt eine energische Wachstumstätigkeit des Fruchträgers, die nach kontinuierlicher Zunahme längere Zeit auf einer Maximalhöhe bleibt und dann bis Null sinkt. Ihre Dauer beträgt bei einer Temperatur von  $18-24^{\circ}\text{C}$ .  $1\frac{1}{2}$  bis  $3\frac{1}{2}$  Tage. Als Indizium für den Beginn des vierten Stadiums dient die Färbung des Sporangiums, die, anfangs hellgelb, mit zunehmender Sporenreife in hellbraun bis schwarz übergeht, während gleichzeitig die zuerst weiße, wasserhelle Trägermembran sich schiefergrau färbt. Der mittlere Zuwachs beträgt in dieser Zeit stündlich bis 3,6 mm bei  $19,4^{\circ}\text{C}$ . (nach Errera). Elfving<sup>2)</sup> verfolgte, ehe er das Wachstum der Fruchträger in umgekehrter Lage untersuchte, gleichfalls den normalen Wachstumsverlauf im vierten Stadium der großen Periode. Seine Angaben stimmen hinsichtlich des Verlaufs der Wachstumskurve und der Größe des stündlichen Zuwachses mit den Beobachtungen Erreras überein.

Nach diesen allgemeinen Angaben kann ich zu meinen eigenen Versuchen übergehen. Dieselben wurden im August ausgeführt. Da die Nachttemperatur zu dieser Zeit nicht tief sank, war die Temperatur in dem benutzten Raume annähernd konstant. Sie schwankte während der Versuchsdauer von früh 8 Uhr bis abends 8 Uhr im Durchschnitt um  $2^{\circ}\text{C}$ . Im Innern der Pilzküvette betragen die Temperaturschwankungen im Laufe des Tages nur einige Zehntelgrad.

Ich führte zuerst zur eigenen Instruktion einige Beobachtungen des normalen Wachstumsverlaufs von Sporangienträgern im vierten Stadium der großen Periode aus, unterlasse es aber, unter Hinweis auf die Beobachtungen Erreras und Elfving, Zahlenbeispiele anzuführen.

1) Errera, Die große Wachstumsperiode bei den Fruchträgern von *Phycomyces*. Botan. Ztg. 1884, p. 497.

2) Elfving, a. a. O., p. 10.

Es wurde sodann im Anschluß an Elfving<sup>1)</sup> untersucht, ob die Wachstumsgeschwindigkeit der Sporangiumträger in vertikal abwärts gerichteter Stellung eine andere ist, als in normaler. Vorher sei bemerkt, daß bei invers wachsenden Sporangiumträgern der Gang der großen Periode genau so deutlich hervortritt, wie bei vertikal aufwärts wachsenden. Elfving ließ, um die Wachstumsgeschwindigkeit in normaler und inverser Lage festzustellen, einen Fruchträger abwechselnd aufwärts und abwärts wachsen und verglich den Verlauf der Wachstumskurve mit normalen Kurven. Die Zeitdauer, während welcher sich die Sporangiumträger in inverser Stellung befanden, betrug eine Stunde; in den Verlauf einer Tagesbeobachtung schaltete er ein bis drei solcher Umkehrperioden ein und beobachtete in den meisten Fällen eine Reduktion der Wachstumsgeschwindigkeit in der Inversstellung. In einigen anderen Fällen trat während der Zeit der Inverslage keine merkliche Wachstumshemmung ein, es machte sich jedoch in der folgenden Stunde eine Verlangsamung des Wachstums als Nachwirkung geltend. Ich führe zwei charakteristische Beobachtungsreihen aus den Elfving'schen Untersuchungen an, die das eben Gesagte verdeutlichen sollen.

Nr. 15.			Nr. 16.		
Zeit	Temp. ° C.	Zuwachs	Zeit	Temp. ° C.	Zuwachs
7,30 Vm.	20,3	—	7,30 Vm.	21,5	—
8,30 „	20,3	20	8,30 „	21,3	20
9,30 „	20,4	22	9,30 „	20,9	27
10,30 „	20,7	<b>21</b>	10,30 „	21,7	<b>28</b>
11,30 „	20,5	28	11,30 „	21,4	31
12,30 „	21,0	36	12,30 „	21,1	<b>38</b>
1,30 Nm.	21,2	<b>36</b>	1,30 Nm.	21,0	38
2,30 „	21,5	40	2,30 „	21,0	42
3,30 „	21,1	45	3,30 „	20,8	<b>48</b>
4,30 „	21,7	<b>40</b>	4,30 „	21,0	46
5,30 „	21,0	47	5,30 „	20,7	48
6,30 „	20,8	51	6,30 „	21,0	50

Der Zuwachs in der Inverslage ist fett gedruckt.

Die erste Kolonne gibt die Ablesungsstunde, die zweite die Temperatur und die dritte den Zuwachs in Zehntelmillimetern an. Die Elfving'sche Beobachtungsreihe Nr. 15 zeigt eine deutliche Hemmung des Wachstums in der Inversstellung, während bei

1) Elfving, a. a. O., p. 12.

Tabelle Nr. 16 der Zuwachs in der Inverslage normal bleibt, und sich erst in der folgenden Stunde eine Hemmung geltend macht.

Bei meinen Versuchen verfuhr ich, abgesehen von den früher beschriebenen Abweichungen in der experimentellen Anordnung, ebenso wie Elfving. In den Wachstumsverlauf eines Sporangiumträgers in normaler Stellung, der während eines halben Tages verfolgt wurde, schaltete ich Perioden der Inversstellung ein und beobachtete, ob in dieser Zeit eine Wachstumshemmung durch die Schwerkraft eintrat. Die Umkehrperioden wurden in größerem Abstände voneinander eingefügt, damit in der Zwischenzeit an den stündlichen Zuwachsen vor und nach der Inversstellung der normale Gang der großen Periode im vierten Stadium verfolgt werden konnte. Eine Abweichung von der Elfving'schen Beobachtungsweise bestand darin, daß ich in den Wachstumsverlauf eines Sporangiumträgers neben einer einstündigen Umkehrperiode auch eine längere Dauer der Inversstellung von zwei bis drei Stunden eintreten ließ. Hierbei konnte man beobachten, ob eine längere Inversstellung auch eine Steigerung der Hemmungserscheinung zur Folge hatte.

Die folgenden zwölf Beobachtungsreihen enthalten die stündlichen Zuwachswerte von Sporangiumträgern, in deren Wachstumsverlauf ein- bis dreistündige Perioden der Inversstellung eingeschaltet wurden.

In der ersten Kolumne jeder Beobachtungsreihe ist die Tageszeit, in der zweiten die Lage des Fruchträgers (n = normal, i = invers) und in der dritten der stündliche Zuwachs in Zehntelmillimetern angegeben. Daneben ist noch der Durchschnitt der Tagestemperatur verzeichnet.

Tabelle II.

1.	2.	3.
8 h Vm. n — 25,2° C.	8 h Vm. n — 25,0° C.	8 h Vm. n — 25,0° C.
9 h „ n 4	9 h „ n 1	9 h „ n 2
10 h „ n 10	10 h „ n 5	10 h „ n 11
11 h „ i 6	11 h „ i 13	11 h „ i 15
12 h „ n 35	12 h „ n 13	12 h „ n 26
1 h Nm. n 39	1 h Nm. n 22	1 h Nm. n 41
2 h „ n 46	2 h „ n 31	2 h „ n 52
3 h „ n 56	3 h „ n 46	3 h „ n 61
4 h „ n 62	4 h „ n 51	4 h „ n 63
5 h „ i 62	5 h „ i 51	5 h „ i 58
6 h „ i 57	6 h „ i 46	6 h „ i 55
7 h „ n 64	7 h „ n 46	7 h „ n 62
8 h „ n 61	8 h „ n 54	8 h „ n 59

4.

8 h Vm. n —	24,5° C.
9 h „ n	6
10 h „ n	15
11 h „ i	17
12 h „ n	31
1 h Nm. n	45
2 h „ i	47
3 h „ i	49
4 h „ i	51
5 h „ n	55
6 h „ n	49
7 h „ n	37
8 h „ n	30

5.

8 h Vm. n —	25,2° C.
9 h Vm. n	0
10 h „ n	2
11 h „ n	6
12 h „ i	6
1 h Nm. n	12
2 h „ n	16
3 h „ n	19
4 h „ i	8
5 h „ i	9
6 h „ i	10
7 h „ n	5
8 h „ n	8

6.

8 h Vm. n —	25,5° C.
9 h „ n	1
10 h „ n	2
11 h „ n	6
12 h „ i	5
1 h Nm. n	8
2 h „ n	14
3 h „ n	20
4 h „ i	21
5 h „ i	14
6 h „ i	9
7 h „ n	12
8 h „ n	10

7.

8 h Vm. n —	25,2° C.
9 h „ n	1
10 h „ n	1
11 h „ n	2
12 h „ i	5
1 h Nm. n	5
2 h „ n	6
3 h „ n	15
4 h „ i	16
5 h „ i	20
6 h „ i	26
7 h „ n	30
8 h „ n	28

8.

8 h Vm. n —	25,2° C.
9 h „ n	7
10 h „ n	7
11 h „ n	8
12 h „ i	8
1 h Nm. i	10
2 h „ i	12
3 h „ n	25
4 h „ n	25
5 h „ n	26
6 h „ n	29

9.

8 h Vm. n —	25,0° C.
9 h „ n	16
10 h „ i	25
11 h „ i	28
12 h „ i	34
1 h Nm. n	57
2 h „ n	38
3 h „ n	43
4 h „ n	53
5 h „ n	57

10.

8 h Vm. n —	24,5° C.
9 h „ n	10
10 h „ i	18
11 h „ i	16
12 h „ i	26
1 h Nm. n	34
2 h „ n	34
3 h „ n	49
4 h „ n	35
5 h „ n	30

11.

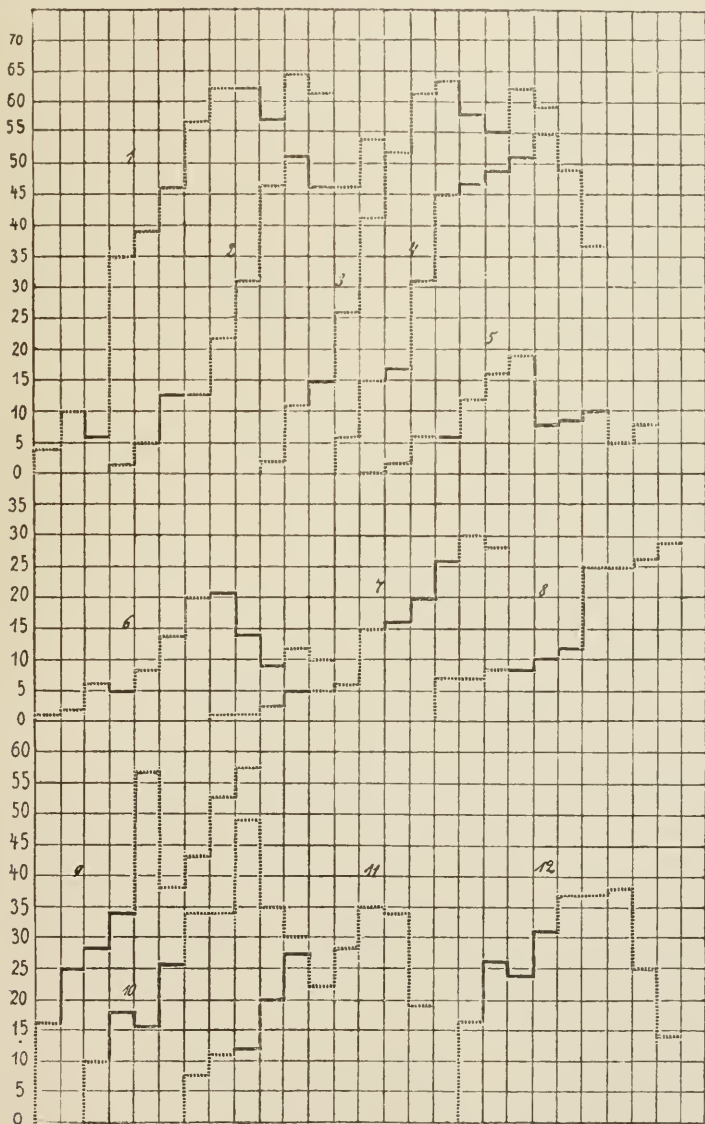
8 h Vm. n —	24,5° C.
9 h „ n	8
10 h „ n	11
11 h „ i	12
12 h „ i	20
1 h Nm. i	27
2 h „ n	22
3 h „ n	28
4 h „ n	35
5 h „ n	34
6 h „ n	19

12.

8 h Vm. n —	24,5° C.
9 h „ n	17
10 h „ i	26
11 h „ i	24
12 h „ i	31
1 h Nm. n	37
2 h „ n	37
3 h „ n	38
4 h „ n	25
5 h „ n	14

Ich habe die Wachstumskurven dieser Beobachtungsreihen graphisch dargestellt, weil sich aus ihnen der Verlauf des Wachstums und die Reaktion auf die Schwerkraftwirkung bei vertikal normaler und inverser Stellung des Sporangiumträgers deutlicher erkennen läßt, als aus den Zahlenangaben.

Die Teilungen der Abszissen entsprechen Stunden, der stündliche Zuwachs ist als Ordinate aufgetragen, die Wachstumsgeschwindigkeit während 1 Stunde als konstant angenommen. Die Zuwächse in der Inversstellung sind stark ausgezogen. Fünf Teilstrichen am Mikrometer entspricht eine Teilung in der graphischen Darstellung.



Figur 5.

Es sei noch vorausgeschickt, daß auch von mir, ebenso wie von Elfving, im Laufe der Untersuchungen der Wachstumsverlauf einiger Sporangiumträger beobachtet wurde, in dem die Überführung aus der Normalstellung in die Inversstellung keinerlei Reaktion hervorrief, diese Beobachtungsreihen habe ich aus diesem Grunde weggelassen. Elfving nimmt an, daß in solchen Fällen die Verminderung des Zuwachses allzu gering war, um den Gang der großen Periode zu verdecken. Da es sich in den wenigen Fällen, in denen ich die gleiche Beobachtung machte, immer um außerordentlich stark wachsende Sporangiumträger handelte, scheinen meine Beobachtungen dieser Annahme nicht zu widersprechen. In den allermeisten Fällen war ein hemmender Einfluß der Schwerkraft auf die invers wachsenden Organe unverkennbar.

Betrachten wir zunächst den Effekt, der durch einstündige Inversstellung im Verlaufe der Wachstumskurve bewirkt wird, so finden wir Beispiele für dieselben beiden Typen, wie sie von Elfving beobachtet wurden. Belege dafür sind die Kurven Nr. 1 bis Nr. 6.

Die Beobachtungsreihen 1, 3, 4, 5 und 6 lassen alle in der Zeit der Inversstellung eine Reduktion der Wachstumsgeschwindigkeit erkennen. Dieselbe war in einigen Fällen (1, 6) so stark, daß der Zuwachswert noch unter den der vorhergehenden Stunde sank. Bei der Übertragung auf Koordinaten ist diese Stockung in der aufsteigenden Wachstumskurve deutlich ersichtlich. Ein Vertreter des zweiten Typus (Hemmung als Nachwirkung) ist Kurve 2. Bei ihr macht sich die hemmende Wirkung der Schwerkraft auf den abwärts wachsenden Fruchträger erst in der folgenden Stunde in Form einer Nachwirkung geltend.

Über den Wachstumsverlauf derjenigen Sporangiumträger, die längere Zeit (2—3 Stunden) in umgekehrter Lage verblieben, ist zunächst ganz allgemein folgendes zu sagen. Die stündlichen Zuwachswerte lassen auch in der Inversstellung den Gang der großen Periode deutlich erkennen. Bewegt sich die Wachstumskurve noch in aufsteigender Linie, so zeigt auch der Zuwachs in der Inverslage stündlich eine allerdings meist geringe Zunahme (4, 5, 7, 8, 9 und 11). Bei fallender Kurve (6) bewegen sich die Zuwachswerte beschleunigt in absteigender Linie. Spezieller sind wieder die oben erwähnten zwei Typen hinsichtlich der Reaktion auf die Schwerkraftwirkung zu unterscheiden. Die Mehrzahl der Sporangiumträger reagiert sofort auf die Inversstellung durch Ver-



minderung der Wachstumsgeschwindigkeit (4, 5, 6, 8, 11). Andere Kurven lassen in der ersten Stunde keinen Einfluß der Schwerkraft erkennen; die Zunahme der Wachstumsschnelligkeit ist etwa dieselbe, wie man sie aus dem Kurvenverlauf in den vorhergehenden Stunden zu erwarten hatte. In der zweiten Stunde macht sich dann um so deutlicher eine Hemmung bemerkbar; der Zuwachs sinkt unter den in der vorhergehenden Stunde abgelesenen (1, 2, 10, 12). In der weiteren Stunde äußert sich dann wieder der Gang der großen Periode im Steigen der Wachstumskurve. Bei zwei sehr kräftigen und schnell wachsenden Fruchträgern trat nach der Rückführung aus der Inversstellung in die Normallage eine starke transitorische Beschleunigung des Wachstums ein (1, 9). Im Wachstum aller übrigen Sporangiumträger erfolgte nach der Rückführung in die Normalstellung meist keine lebhaftere Zunahme des stündlichen Zuwachses mehr. Diese Erscheinung ist deshalb auffällig, weil vor der Inversstellung fast bei allen Beobachtungen ein bedeutend schnelleres Ansteigen der Wachstumskurve zu konstatieren war (1, 2, 3, 4, 5, 6, 12). Die meisten Kurven bewegen sich sogar bald nach der Zurückführung in die Normalstellung in absteigender Richtung. Nach Errera dauert das vierte Stadium der großen Periode  $1\frac{1}{2}$  bis  $3\frac{1}{2}$  Tage, die vorhergehenden drei Stadien 1 bis  $1\frac{1}{2}$  Tag. Da zu den vorliegenden Versuchen immer Kulturen verwendet wurden, deren Fruchträger nur einen Tag alt waren, mußten diese zur Zeit ihrer Verwendung eben erst in das vierte Stadium — das der stärksten Streckung — eingetreten sein. Da dieses Stadium  $1\frac{1}{2}$  bis  $3\frac{1}{2}$  Tage anhält, die Versuchsdauer sich aber nur über einen halben Tag erstreckte, war anscheinend eine Verkürzung der Wachstumsdauer eingetreten. Es scheint demnach, daß die dreistündige Inversstellung genügt, um in dem relativ kurzlebigen Sporangiumträger von *Phycomyces* noch Nachwirkungen geltend zu machen, die eine raschere Beendigung des Wachstums herbeiführen.

So ergaben denn die Untersuchungen an den Sporangiumträgern von *Phycomyces* kurz folgende Hauptpunkte:

Als Effekt der einstündigen Inversstellung beobachtete ich in Übereinstimmung mit Elfving eine Abnahme, oder wenigstens keine Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeit. Der Einfluß der Schwerkraft machte sich sofort geltend, oder als Nachwirkung in der folgenden Stunde.

Bei mehrstündiger Inversstellung sind die Hemmungserscheinungen dieselben, außerdem führt dieselbe anscheinend zu einer Verkürzung der Wachstumsdauer, die sich in rascherem Fallen der Wachstumskurve geltend macht.

## 2. Versuche an Monokotylen und Dikotylen.

Von Versuchen mit Phanerogamen über das Wachstum in inverser Lage existieren nur die Untersuchungen Vöchtings an Trauerbäumen und die Untersuchungen Raciborskis an tropischen Schlingpflanzen. Beide beobachteten, wie eingangs erwähnt wurde, eine Hemmung in der Inverslage. Da es sich aber bei den Zweigen der Trauerbäume um normaliter invers wachsende Organe<sup>1)</sup> handelt, und die Beobachtungen Raciborskis mehr gelegentlicher Natur sind, erschien es angebracht, das Wachstum ausgesprochen negativ geotropischer Organe in der Inverslage zu untersuchen. Ich stellte daher mit negativ geotropischen Sprossen verschiedener Pflanzen Versuche unter dem genannten Gesichtspunkt an. Die Methoden, die ich anwandte, um stark heliotropische Pflanzen durch Beleuchtung, andere durch Zug zum Abwärtswachsen zu bringen, habe ich im methodischen Teil schon besprochen und gehe nun zu den Versuchsergebnissen über.

Von den vielen Versuchsreihen, die ich ansetzte, und von denen oft eine größere Anzahl nötig war, um die einer Methode aufhaftenden Mängel zu beseitigen, bringe ich tabellarisch nur eine Auswahl der charakteristischsten.

Für alle Versuche mit Monokotylen benutzte ich die Beleuchtungsmethode. Ein erster Versuch, der lediglich zur Orientierung über die Verwendbarkeit von Pflanzenorganen in verschiedenem Alter dienen sollte, wurde mit Sproßstücken von *Secale cereale* gemacht. Die Internodien der Gramineen zeigen bekanntlich lange Zeit intercalares Wachstum. Ich schnitt Stengelstücke, bestehend aus einem Knoten und einem darüberliegenden, 10 cm langen Internodialstück. Von mehreren Paaren verschiedenalter Internodialstücke wurde je ein Exemplar in inverser Lage, das andere in normaler in den Beleuchtungsapparat gebracht. Zu diesem

---

1) Die Zweige der meisten Trauerbäume reagieren nur in der Jugend deutlich negativ geotropisch.

Zweck wurden die Stengelstücke mit dem Stumpf des darunter gelegenen Internodiums bis an den Knoten in Töpfe mit feuchtem Sand gesteckt. Die Wachstumsmessungen ergaben folgendes Resultat:

Tabelle III.

		Länge in mm nach				Alter des Internodiums	Hemmung in Inverslage
		0 Tag	1 Tag	2 Tagen	3 Tagen		
1	n	100	103	103	103	1. Internod.	1,9 %
	i	100	101	101	101		
2	n	100	103	103	103	1. "	0 %
	i	100	102	103	103		
3	n	100	106	107	107	2. "	2,8 %
	i	100	103	104	104		
4	n	100	107	108	110	2. "	3,6 %
	i	100	106	106	106		
5	n	100	112	120	123	3. "	7,3 %
	i	100	105	109	114		
6	n	100	108	109	113	3. "	7,0 %
	i	100	105	105	105		
7	n	100	118	130	141	4. "	12,7 %
	i	100	115	120	123		

Die Tabelle zeigt, daß in den ältesten Internodien (1. und 2. Internodium von der Wurzel aus gerechnet) das Wachstum schon fast erloschen war, und daß sich in dem minimalen Zuwachs kein bemerkenswerter Unterschied zwischen normal und invers gestellten Sproßstücken geltend machte. Je jünger die Internodien sind, umso stärker ist der Zuwachs, und desto auffälliger macht sich ein Längenunterschied zwischen normal und invers gestellten Stengelstücken geltend. Bei dem jüngsten, 7. Internodienpaare beträgt er fast 13% der Gesamtlänge und kann also als deutliche Hemmung des invers wachsenden Sprosses durch die Schwerkraft angesprochen werden.

Der Versuch lehrte somit, daß jüngere, stark wachsende Pflanzen für den Zweck der Untersuchung am geeignetsten sind. Es kamen deshalb bei allen weiteren Versuchen nur noch Keimpflanzen in Verwendung. Ich lasse nunmehr eine Anzahl von Versuchsreihen folgen, die mit Gramineenkeimlingen angestellt wurden. Ich hatte bei allen nach der Beleuchtungsmethode ausgeführten Versuchen mit dem schon früher erwähnten Übelstande zu kämpfen, der in einer Temperaturdifferenz in den beiden Zylind-

dern für normal und invers wachsende Pflanzen bestand. Die Tagestemperaturen in beiden Zylindern finden sich am Ende jeder Tabelle verzeichnet.

Tabelle IV.  
Keimlinge von *Secale cereale*.

Länge in mm	I		II		III		IV		V		VI		VII		Temp. °C.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1. Tag	20	20	21	21	20	20	20	20	12	12	24	24	20	20	23,4	25,2
2. "	44	31	45	40	47	35	47	40	35	38	50	42	44	33	23,4	25,2
3. "	80	72	85	80	88	73	90	80	71	75	91	80	94	69	24,2	26,0
4. "	118	102	123	114	126	102	129	112	109	109	132	110	119	106	25,0	26,2
5. "	156	145	179	159	175	146	176	146	160	150	192	133	170	149	25,0	25,4
6. "	167	155	191	163	179	155	188	153	177	157	205	150	175	155	25,8	27,8
7. "	168	155	192	163	180	155	190	153	177	157	205	152	178	155	26,4	27,8
Hemmung	8 %		15 %		14 %		19 %		11 %		26 %		13 %			

Die vorstehende Tabelle zeigt eine starke Hemmung der Pflanzen in vertikal abwärts gerichteter Lage. Möglicherweise wäre der Längenunterschied noch größer geworden, wenn die Temperatur in den Beleuchtungszylindern vollständig übereingestimmt hätte. Tatsächlich waren die Wachstumsbedingungen für die invers wachsenden Pflanzen infolge der höheren Temperatur günstiger<sup>1)</sup>. Trotzdem war bei ihnen eine Hemmung des Längenwachstums durch die Schwerkraft deutlich erkennbar; sie betrug im Durchschnitt 13%. Fast durchgängig stellte bei den vertikal abwärts gerichteten Pflanzen das erste Blatt das Wachstum einen Tag früher ein, als bei den normalen, und das zweite Blatt erschien einen Tag eher. Die invers wachsenden Organe hatten also ihr Wachstum früher abgeschlossen, als die normal wachsenden, eine Tatsache, die schon bei *Phycomyces*-Sporangien bei längerer Inversstellung beobachtet wurde.

Tabelle V.  
Keimpflanzen von *Hordeum vulgare*.

Länge in mm	I		II		III		IV		V		Temp. °C.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1. Tag	30	30	31	31	27	27	20	20	26	26	25,2	26,4
2. "	73	73	70	65	79	64	55	56	74	62	25,2	26,5
3. "	143	125	129	120	145	126	121	109	149	122	25,0	26,2
4. "	186	171	181	166	191	173	183	150	210	177	25,4	26,5
Hemmung	8 %		8 %		9 %		18 %		15 %			

1) Dasselbe bezieht sich auch auf die folgenden Tabellen.

(Fortsetzung der Tabelle.)

Länge in mm	VI		VII		VIII		IX		Temp. ° C.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1. Tag	28	28	29	29	34	34	23	23	25,2	26,4
2. "	79	62	68	68	76	75	70	61	25,2	26,5
3. "	150	121	146	125	148	130	127	119	25,0	26,2
4. "	213	174	205	171	210	181	186	168	25,4	26,5
Hemmung	18 %		17 %		14 %		10 %			

Die Versuchsreihe mußte am vierten Tage abgebrochen werden, ich konnte daher das Wachstum des ersten Blattes nicht bis zu Ende verfolgen. Die Tabelle zeigt aber, wie die vorige, ein Zurückbleiben der invers wachsenden Pflanzen hinter denjenigen in aufrechter Stellung. Die durchschnittliche Hemmung beträgt 13 %.

Tabelle VI.

 Keimpflanzen von *Avena sativa*.

Länge in mm	I		II		III		IV		V		VI		VII		Temp. ° C.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1. Tag	42	42	30	29	18	18	25	25	30	30	32	32	30	30	23,6	25,6
2. "	61	60	55	55	32	34	45	45	57	45	55	57	55	57	21,2	25,4
3. "	95	100	95	95	62	65	80	85	98	78	90	97	95	90	21,6	25,8
4. "	131	140	136	135	102	97	115	120	138	113	130	137	131	123	23,0	25,2
5. "	166	175	175	179	139	123	147	159	176	150	164	160	170	150	22,0	25,6
6. "	199	186	200	194	160	140	169	159	203	165	187	168	191	168	23,6	25,6
7. "	211	186	207	194	164	140	170	159	208	167	194	168	192	180	24,2	27,0
8. "	211	186	207	194	166	140	174	159	210	167	195	168	195	180	24,0	26,0
Hemmung	12 %		6 %		16 %		9 %		20 %		14 %		8 %			

Die Versuchsreihe mit *Avena sativa* zeigt dieselben Erscheinungen wie die vorhergehenden. Die Pflanzen in der Inverslage, die zu Beginn des Versuchs sogar etwas schneller wuchsen (jedenfalls infolge der Temperaturunterschiede) als die in der Normalstellung, blieben vom vierten Tage an im Wachstum zurück und beendeten es durchgängig ein bis zwei Tage früher als die Vergleichspflanzen. Das zweite Blatt erschien auch bei ihnen, entsprechend dem früher beendeten Wachstum des ersten Blattes, ein bis zwei Tage eher. Die durchschnittliche Hemmung betrug 11 %. Bei zwei weiteren Versuchsreihen mit Haferkeimlingen, die sich überhaupt wegen ihres starken positiven Heliotropismus zu den Versuchen sehr geeignet erwiesen, ergab sich eine durchschnittliche

Hemmung von 8% und 10%. Ich beschränke mich aber auf diese Angaben, da die Versuche im übrigen dieselben Beobachtungsmomente ergaben. Die vorliegenden Resultate bei Versuchen mit monokotylen Keimpflanzen ergaben, kurz zusammengefaßt, folgende Hauptpunkte.

Es kommt eine Hemmung des Längenwachstums der inversgestellten Organe einmal dadurch zustande, daß durch die Wirkung der Schwerkraft eine Verringerung des täglichen Zuwachses bewirkt wird. Ferner wird unter dem hemmenden Einfluß der Schwerkraft das Wachstum eines inversgestellten Organs früher sistiert, als das in der Normallage der Fall zu sein pflegt.

Schließlich benutzte ich noch zu den Versuchen nach der Beleuchtungsmethode Keimpflanzen von *Lepidium sativum*, der einzigen dikotylen Keimpflanze, die im Beleuchtungsapparat die inverse Lage beibehielt. Sie machte aber mehr Schwierigkeiten als die Gramineen. Ich ließ die jungen Pflanzen immer erst einige Zeit im Tageslicht stehen, bis nach dem Abwerfen der Samenschale die Geradestreckung des Hypokotyls erfolgt war. Wurden die Pflanzen vorzeitig in die künstliche Beleuchtung gebracht, ehe die Krümmung des Hypokotyls ganz ausgeglichen war, so trat dies bei den inversgestellten Pflanzen oft überhaupt nicht ein<sup>1)</sup>. Wahrscheinlich war die Lichtintensität nicht groß genug. Solche Pflanzen mit gekrümmtem Hypokotyl, bei denen sich also die Plumula nicht in vertikal abwärts gerichteter Lage befand, zeigten immer ein abweichendes Verhalten von den Geradegestreckten. Diese Tatsache sei einstweilen hier registriert. Es wird auf diese Erscheinung später bei den Versuchen mit *Cucurbita*- und *Phaseolus*-Keimpflanzen genauer eingegangen. Auf der folgenden Seite bringe ich eine von drei Versuchsreihen mit *Lepidium sativum*.

Die durchschnittliche Hemmung der inversgewachsenen Pflanzen beträgt bei dieser Versuchsreihe 19%. Zwei weitere Versuchsreihen mit Keimpflanzen von *Lepidium* ergaben eine durchschnittliche Hemmung der inversgestellten Pflanzen von 18% und 26%. Das bei den Monokotylen beobachtete Verhalten unter dem Einfluß der Schwerkraft bei der Inversstellung gilt auch für diese Pflanze.

---

1) Trotz der ausgesprochenen heliotropischen Sensibilität von *Lepidium sativum* konnte ich dieses Verhalten wiederholt beobachten.

Tabelle VII.  
*Lepidium sativum* (vgl. Messung des Hypokotyls).

Länge in mm	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		Temperatur C.°	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1. Tag	26	26	20	20	19	19	15	15	12	12	15	15	22,2	24,6
2. "	31	30	32	24	25	20	25	23	21	21	28	16	24,6	26,0
3. "	33	32	34	27	27	22	27	25	24	23	30	19	25,0	26,4
4. "	36	32	40	27	30	24	29	25	27	25	35	26	24,2	25,8
5. "	36	33	41	27	31	24	29	28	28	27	36	26	24,0	24,8
6. "	36	33	42	27	31	24	30	28	30	27	37	26	24,8	26,2
7. "	36	33	42	27	32	24	32	28	30	27	37	26	25,2	26,2
Hemmung	11%		35%		25%		13%		10%		22%			

Die nun folgenden vergleichenden Beobachtungen erstreckten sich auf normal- und inverswachsende Hypokotyle oder Epikotyle der Keimpflanzen von *Cucurbita pepo*, *Helianthus annuus*, *Phaseolus multiflorus* und *Ricinus communis*. Für diese Pflanzen genügte das bisher ausreichende Hilfsmittel der Beleuchtung nicht, um sie in der inversen Lage an der negativ geotropischen Aufrichtung zu verhindern. Es kamen für sie daher die eingangs beschriebenen beiden Arten einer mechanischen Fixierung in vertikal-inverser Stellung zur Anwendung. Wie schon angedeutet wurde, kamen auch bei diesen Untersuchungen Keimpflanzen zur Verwendung.

Außer dem schon früher betonten Vorteil, der in dem raschen Wachsen von Keimlingen im Vergleich mit älteren, langsam wachsenden Organen (zB. den langsam wachsenden Zweigen von Holzgewächsen) liegt, kamen folgende maßgebende Gründe als bestimmend für die Benutzung von Keimpflanzen hinzu.

In dem Hypokotyl der Keimpflanze von *Cucurbita*, *Helianthus* und *Ricinus*<sup>1)</sup> bietet sich ein sehr geeignetes Objekt zu vergleichenden Wachstumsmessungen dar. Es ist leicht, sich Vergleichspaare von möglichst übereinstimmendem Habitus, gleicher Länge und Stärke, in genügender Anzahl zu ziehen. Man ist deshalb auch nicht in so weit gehendem Maße, wie etwa bei vergleichenden Messungen an Zweigen verschiedener Bäume, genötigt, mit individuellen Verschiedenheiten bei der Entwicklung der Pflanze rechnen zu müssen, wenn sich solche auch trotzdem noch einstellen. Die Benutzung schon weiter differenzierter Organe (in Hauptachse, Seitensprosse usw.) hat folgende Bedenken. In einem höher differenzierten Organismus bestehen weitgehende korrelative

1) Auch der epikotyle Sproß des *Phaseolus*-Keimlings ist in der Jugend wenig differenziert.

Wechselbeziehungen. Durch ihr kompensierendes Zusammenwirken kann die Reaktion auf einen Schwerkraftsreiz, die sich bei Keimpflanzen einfach in einer Wachstumshemmung der Hauptachse äußert, komplizierter und damit eventuell schwerer kontrollierbar werden<sup>1)</sup>.

Ein weiterer Vorzug bei der Verwendung von Keimpflanzen kommt für die Versuchsanstellung in Frage. Um die Sprosse der Versuchspflanzen in ihrer ganzen Länge in möglichst idealer inverser Vertikalstellung zu erhalten, muß bei der Belastungsmethode der Angriffspunkt des Zuggewichts in möglichster Nähe der Sproßspitze liegen. Ist dies bei Versuchen mit *Phaseolus multiflorus* beispielsweise nicht der Fall, so krümmt sich die Sproßspitze sofort negativ geotropisch auf. Dies ist für die Versuchsanstellung unzulässig. Außerdem bietet die Sproßspitze des *Phaseolus*-Keimlings der Zugschlinge sehr wenig Halt. Bei der Benutzung von *Helianthus*- und *Cucurbita*-Keimlingen dagegen kann man die Zugschlinge dicht unter den Kotyledonen befestigen und so das Abgleiten derselben verhindern. Bei hinreichender Belastung streckt sich dann das Hypokotyl vollkommen gerade. Die Plumula der Keimpflanzen, die man bei fortschreitendem Wachstum nicht am Aufkrümmen hindern kann<sup>2)</sup>, steckt im Jugendstadium noch zwischen den Kotyledonen. Sie beginnt erst sich lebhaft zu strecken, wenn sich das Wachstum des Hypokotyls seinem Ende zuneigt oder schon ganz abgeschlossen ist. Die Wichtigkeit dieses Umstandes für die Erzielung der genauen Vertikallage der Pflanze während der Versuchsdauer ist ersichtlich. Letzteres gilt auch für die zweite Methode einer mechanischen Erhaltung der Inversstellung.

Es folgen nunmehr eine Reihe von Tabellen, welche den durch die Schwerkraft bewirkten Effekt auf das Wachstum der zuletzt besprochenen Pflanzen illustrieren. Es wurden mit jeder Versuchspflanze mindestens eine Versuchsreihe nach den beiden verschiedenen Methoden mechanischer Inverserhaltung angestellt.

Zunächst bringe ich Versuchsreihen, die mit Keimpflanzen von *Helianthus annuus* ausgeführt wurden. Die Pflanze erwies sich

1) Zu solchen komplizierteren Reaktionen gehören die von Raciborski beobachteten Wachstumsverhältnisse hängender Langtriebe bei tropischen Schlingpflanzen. Bei ihnen wird durch die Schwerkraftwirkung in der Inverslage neben einer Wachstumsstärkung der Hauptachse die Bildung von Kurztrieben aus Achselknospen des Langtriebes bewirkt, ein Verhalten, das der Langtrieb normalerweise nicht zeigt.

2) Sie ist infolge des Etiollements meist sehr zart und leicht verletzlich und läßt sich deshalb nicht gleichfalls belasten.



als sehr geeignet zu den Beobachtungen. Ihr Hypokotyl ist bei lebhaftem Streckungswachstum nicht sehr stark und wird schon durch eine geringe Belastung von 23 g vollkommen gestreckt invers gehalten. Die viel kräftigeren Keimlinge von *Cucurbita* und *Phaseolus* bedingten auch eine entsprechend stärkere Belastung zur Erhaltung der Inversstellung; meist waren dazu drei bis vier Zuggewichte nötig. Bei der Verwendung sehr junger Pflanzen erfährt aber die Steigerung der Belastung dadurch eine Beschränkung, daß das Wurzelsystem zu Anfang des Versuchs noch wenig verzweigt ist und demzufolge bei starkem Zug die Pflanze nicht im Boden halten kann. Auch bei *Helianthus* wurden trotz der geringen Belastung einige Keimpflanzen durch das Zuggewicht aus dem Boden herausgerissen.

Tabelle VIII.  
*Helianthus annuus*. 1. Zugmethode. Belastung 23 g.  
Temperatur-Durchschnitt 21° C.

Länge in mm	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1. Tag	29	29	31	28	21	22	31	28	27	30	39	39	29	30
2. "	63	48	64	38	40	37	52	48	59	58	71	70	52	56
3. "	116	85	101	84	70	70	100	92	93	93	100	95	105	98
4. "	166	119	128	130	105	104	140	145	121	115	112	114	148	137
5. "	190	135	168	137	133	120	168	162	131	125	118	117	176	152
6. "	211	144	194	144	150	134	183	175	140	132	122	118	199	162
7. "	225	147	205	145	159	140	185	189	148	138	126	123	215	167
8. "	235	150	210	148	—	—	207	193	155	140	130	125	223	172
9. "	238	150	210	150	—	—	214	196	165	140	133	125	227	175
10. "	240	150	210	150	—	—	215	196	165	140	133	125	230	175
Hemmung	38%		29%		12%		8%		15%		6%		24%	

Länge in mm	VIII.		IX.		X.		XI.		XII.		XIII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1. Tag	23	22	26	25	40	40	38	38	42	42	45	45
2. "	55	54	58	60	61	60	60	53	59	63	58	56
3. "	111	105	112	106	88	85	82	65	77	85	77	75
4. "	158	138	157	144	121	118	111	77	114	118	100	97
5. "	176	155	186	160	142	138	129	87	136	143	122	112
6. "	—	—	208	173	154	147	143	90	152	154	140	120
7. "	—	—	222	180	161	153	151	96	165	162	150	124
8. "	—	—	230	180	165	157	157	99	170	165	155	125
9. "	—	—	232	180	170	160	161	102	175	170	157	127
10. "	—	—	235	180	176	164	168	105	180	170	160	130
Hemmung	12%		23%		6%		36%		6%		19%	

Wie aus der vorstehenden Tabelle zu ersehen ist, blieben die inversgestellten Pflanzen bei gleicher Belastung und gleichen Außenbedingungen ausnahmslos hinter den normal aufwärts wachsenden Vergleichspflanzen im Längenwachstum zurück. Die Versuchspaare 4, 6, 10 und 12 erreichten nur einen Wachstumsunterschied von 6% bis 8%. Es waren in diesen Fällen trotz sorgfältiger Auswahl des Materials die inversgestellten Keimlinge doch etwas kräftiger als die Vergleichspflanzen; sie wuchsen anfangs sogar etwas schneller. Schließlich kam aber auch bei ihnen die wachstumshemmende Wirkung der Schwerkraft so stark zur Geltung, daß sie von den Pflanzen in normaler Stellung überholt wurden. Bei allen andern Versuchspaaren betrug die durchschnittliche Wachstumshemmung in der Inversstellung 23%. Bei dieser Versuchsreihe ist noch eine Beobachtung zu verzeichnen, die ich bei andern Keimpflanzen nicht wieder machen konnte. Es wuchs nämlich bei vier Versuchspaaren, nachdem das Wachstum des Hypokotyls abgeschlossen war, die Plumula der inversgestellten Pflanzen gestreckt abwärts, ohne sich negativ geotropisch aufzukrümmen. Die Plumula dieser Keimlinge hatte vielleicht die Wachstumsnutationen eingestellt und verblieb auf diese Weise in der vertikal inversen Ruhelage. Andere Gründe für dieses Verhalten ließen sich nicht finden, da die Pflanzen vollkommen intakt waren. Die abwärts wachsende Plumula erreichte in den beobachteten Fällen eine Länge von 45—70 mm und starb dann allmählich ab (in Fig. 3 die inverswachsenden Pflanzen No. 1, 8 und 9).

Für die folgende Versuchsreihe kam die zweite der früher beschriebenen Methoden einer mechanischen Invershaltung in Anwendung.

Tabelle IX.

*Helianthus annuus.* (2. Methode.) Temperatur-Durchschnitt 23° C.

Länge in mm	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.		VIII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1. Tag	40	40	45	45	71	69	34	34	45	45	45	45	55	55	53	53
2. "	52	47	51	60	106	87	58	42	68	59	61	66	76	79	79	74
3. "	86	70	71	80	126	105	82	53	91	78	105	114	108	106	113	95
4. "	108	96	98	80	147	122	111	63	144	99	136	145	136	132	147	114
5. "	154	123	126	80	170	140	155	69	134	124	162	160	170	162	186	138
6. "	200	162	—	—	180	148	189	78	158	143	187	177	192	182	210	146
7. "	225	179	—	—	187	154	—	—	170	157	—	—	210	200	228	165
8. "	245	179	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Hemmung	27%		36%		18%		57%		8%		5%		5%		28%	

Es ergab sich auch bei dieser Art der Versuchsanstellung, daß sämtliche in inverser Stellung befindlichen Pflanzen im Wachstum gehemmt wurden. Die durchschnittliche Hemmung betrug 30 %. Auch in dieser Versuchsreihe sind zwei Fälle zu verzeichnen, in denen die anfangs schneller wachsenden Pflanzen in der Inversstellung schließlich doch hinter den in Normalstellung befindlichen Kontrollpflanzen zurückblieben, nur erreichte bei ihnen die prozentuale Hemmung nicht die Höhe, wie bei den übrigen Exemplaren.

Die weiteren Untersuchungen erstreckten sich auf Kürbis-Keimlinge. Die Belastung, welche erforderlich war, um die Pflanzen in inverser Lage zu erhalten, betrug 92 g (= 4 Zuggewichten). Aus früher angeführten Gründen<sup>1)</sup> wurde nicht sofort eine starke Belastung angewandt, sondern zu Beginn des Versuchs der Zug soweit gesteigert, daß er eben ausreichte, um eine negativ geotropische Krümmung zu verhindern. Im übrigen ergaben sich dieselben Momente wie bei den *Helianthus*-Keimpflanzen. Folgende Tabellen mögen dies illustrieren.

Tabelle X.

*Cucurbita pepo*. 1. Zugmeth. Belast. 92 g. Temp.-Durchschn. 21° C.

Länge in mm	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1. Tag	55	55	55	55	65	65	50	50	85	85	75	75
2. "	90	80	82	90	112	83	75	75	103	95	101	95
3. "	138	106	130	131	137	113	96	93	124	100	122	113
4. "	180	137	179	171	192	149	110	105	136	101	131	121
5. "	205	150	205	195	220	160	121	109	140	102	134	123
6. "	216	155	222	201	237	176	123	110	142	103	134	123
7. "	218	160	223	201	240	180	127	110	143	103	n gerissen	
8. "	218	163	223	201	240	185	130	110	143	103	—	
Hemmung	24%		10%		23%		15%		28%		8%	

Tabelle XI.

*Cucurbita pepo*. 1. Zugmeth. Belast. 92 g. Temp.-Durchschn. 23° C.

Länge in mm	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1. Tag	47	47	40	40	45	45	20	20	20	20	47	47	15	15
2. "	55	52	44	50	56	56	25	40	38	31	129	93	39	19

1) Vgl. p. 531.

(Fortsetzung der Tabelle).

Länge in mm	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
3. Tag	75	68	64	75	80	73	47	58	57	53	150	120	65	40
4. "	155	100	155	130	142	115	78	81	78	69	160	137	80	45
5. "	171	103	160	134	148	120	149	91	110	73	160	137	97	51
6. "	184	105	172	142	154	121	156	97	111	80	163	137	110	60
7. "	185	105	172	142	156	124	163	100	111	83	163	137	—	—
Hemmung	44 %		17 %		21 %		38 %		26 %		14 %		45 %	

Die vorstehenden Tabellen bestätigen wiederum die Tatsache, die sich bei allen bisher angestellten Versuchen mit monokotylen und dikotylen Keimpflanzen ergeben hatten.

Die inverswachsenden Pflanzen erreichten in allen Fällen wiederum nicht die Länge der Vergleichspflanzen in normaler Stellung. Allerdings schwanken die prozentualen Werte der Hemmung in weiteren Grenzen als bei den vorhergehenden Versuchen. Es machten sich überhaupt bei den Keimpflanzen von *Cucurbita* individuelle Verschiedenheiten im Wachstum stärker geltend als bei den bisher verwendeten Pflanzen. Die durchschnittliche Hemmung der inversgestellten Keimlinge beträgt für die obigen zwei Tabellen 18 % und 29 %. Auch hier kam es vor, daß die Pflanzen in der Inversstellung anfangs schneller wuchsen, sie stellten aber doch alle das Wachstum früher ein als die Kontrollpflanzen.

Die folgenden Versuche, bei denen die Keimpflanzen von *Cucurbita* durch Fixierung der Kotyledonen in der Inversstellung erhalten werden sollten, nahmen dadurch einen andern als den beabsichtigten Verlauf, daß sich die Versuchsmethode als unzureichend herausstellte. Die Kotyledonen der meisten Versuchspflanzen führten nämlich — wahrscheinlich infolge eines aus der Befestigungsweise resultierenden Druckreizes — Krümmungen (Einrollung usw.) aus, durch welche der Kontakt mit der Korkplatte gewaltsam gelockert wurde. Infolge der erlangten Bewegungsfreiheit führte das Hypokotyl, und mit ihm die Plumula, dieser Pflanzen nun seinerseits in beschränktem Maße negativ geotropische Krümmungen aus, verließ also, kurz gesagt, die Vertikalinverslage. Die bogenförmigen Krümmungen des Hypokotyls waren so stark, daß die Sproßspitze bis zu 45° von der Lotrichtung abgelenkt wurde. Als weitere Folge dieser Lagenänderung der Sproßspitze begann die Plumula sich meist schon zu strecken, ehe das Wachs-

tum des Hypokotyls abgeschlossen war, und richtete sich in kurzer Zeit negativ geotropisch auf. Dies Moment bringt nun eine wesentliche Veränderung der sonst bei der Inversstellung maßgebenden Bedingungen mit sich, und infolgedessen auch eine solche des Wachstums. Dies mögen vorläufig die folgenden Tabellen erläutern.

In den nachstehenden Beobachtungsreihen gibt ein P hinter dem Tageszuwachs an, daß die Aufkrümmung der Plumula bei den inversgestellten Pflanzen eingetreten war.

Tabelle XII.

*Cucurbita pepo.* 2. Methode. Temperatur-Durchschn. 23° C.

Länge in mm	I.		II.		III.		IV.		V.		IV.		VII.		VIII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1. Tag	40	40	44	44	34	35	20	20	55	55	62	62	60	60	47	47
2. "	53	52	62	58	39	37	39	35	61	58	73	70	78	74	129	93
3. "	79	71	<b>83</b>	<b>80 P</b>	55	39	61	49	69	63	83	79	<b>98</b>	<b>91 P</b>	150	120
4. "	91	91	84	94	82	42	81	65	<b>91</b>	<b>82 P</b>	<b>92</b>	<b>89 P</b>	112	108	160	137
5. "	107	92	84	95	104	48	103	85	104	94	95	97	121	117	165	140
6. "	114	94	85	102	130	59	122	100	113	105	98	100	127	122	165	140
7. "	120	94	88	105	153	73	<b>131</b>	<b>120 P</b>	116	110	98	101	128	126	—	—
8. "	128	95	88	105	172	82	136	135	116	114	<b>98</b>	<b>102</b>	<b>129</b>	<b>126</b>	—	—
9. "	132	97	88	109	188	88	137	143	117	115	—	—	—	—	—	—
	134	98	<b>89</b>	<b>109</b>	196	91	<b>138</b>	<b>152</b>	117	115	—	—	—	—	—	—

Nur bei drei Versuchspaaren bewahrten die Pflanzen in der Inverslage die vollkommene Vertikalstellung und zeigten dementsprechend die bekannte Reduktion des Wachstums, bei allen übrigen wuchs die Plumula aus und krümmte sich auf, nachdem durch die vorerwähnten Krümmungen des Hypokotyls die Sproßspitze aus der inversen Gleichgewichtslage herausgebracht war. Bis zur Aufkrümmung der Plumula hatten die Hypokotyle der inversgestellten Pflanzen die bisher beobachtete Hemmung erkennen lassen<sup>1)</sup>, von jetzt ab zeigten sie plötzlich lebhafteres Wachstum und erreichten die Vergleichspflanzen in ihrer Länge annähernd oder überholten sie sogar.

Die Beobachtung dieser auffälligen Erscheinung führte notwendigerweise zu der Vermutung, daß dieser Ausgleich der Wachstumsreduktion bei den inversgestellten Keimpflanzen mit der

1) Die Hemmung ist natürlich noch nicht sehr groß, da die Aufkrümmung der Plumula meist schon am 3. oder 4. Tage nach Beginn des Versuchs erfolgte.

Lagenänderung der Sproßspitze in Zusammenhang stehen müsse. Es machte sich deshalb die experimentelle Erörterung der Frage nötig:

Beeinflußt die negativ geotropische Aufkrümmung der Sproßspitze korrelativ das Wachstum der inversgestellten Pflanzen?

Die Untersuchungen nach diesem Gesichtspunkte machten die Verwendung von Keimpflanzen nötig, bei denen man die negativ geotropische Aufkrümmung der Sproßspitze aus der Inverslage nach Belieben früher oder später eintreten lassen kann, ohne im übrigen die Vertikalstellung des ganzen Sproßstückes ändern zu müssen. Bei den Keimpflanzen von *Cucurbitu* und *Helianthus* beginnt nun aber die Plumula meist erst dann sich zu strecken, wenn das maximale Wachstum des Hypokotyls bereits überschritten ist. Es ließ sich daher vermuten, daß der durch Aufkrümmung der Vegetationsspitze bewirkte Effekt im Wachstum des inversgestellten Sprosses, sofern er sich überhaupt nachweisen ließ, dann noch größer ausfallen würde, wenn das hypokotyle oder epikotyle Sproßstück nach Aufkrümmung der Sproßspitze sein maximales Streckungswachstum noch nicht überschritten hat. Es ist dabei natürlich nicht nötig, Keimpflanzen zu benutzen, die in ein oberirdisches Hypokotyl und Plumula differenziert sind. Ebenso geeignet sind Pflanzen, deren epikotyle Sproß die Anbringung einer Zugschlinge in der Nähe der Sproßspitze so gestattet, daß sich die letztere unbehindert aufkrümmen kann, der größte, noch wachsende Teil des Epikotyls aber in vertikal abwärts gerichteter Stellung bleibt.

Dies läßt sich sehr leicht bei Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus* erreichen, die sich zu den früheren Versuchen weniger eignen, eben weil sehr leicht bei der Inversstellung ein Aufkrümmen der Sproßspitze eintritt. Den Eintritt der Aufkrümmung regulierte ich in folgender Weise. Sollte die Sproßspitze der inversgestellten Pflanze sich schon von Beginn des Versuchs an in aufwärts gerichteter Stellung befinden, so wurde die Zugschlinge sofort 1–1,5 cm von der Sproßspitze entfernt angelegt, die sich bei dieser Versuchsanstellung in der Inverslage sofort negativ geotropisch aufrichtete. Sollte die Sproßspitze dagegen eine beliebige Zeit in vertikal abwärts gerichteter Lage bleiben, so wurde die Zugschlinge

dicht unter der Sproßspitze angebracht. Nach beliebiger Zeit brauchte sie nur in größeren Abstand von der Sproßspitze gerückt, und dieser somit die negativ geotropische Aufkrümmung gestattet zu werden. Es wurden zu dem ersteren Versuche vorteilhaft ganz junge Keimlinge benutzt, da das Epikotyl der Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus* beim Durchbrechen der Samenschale eine vollständig abwärts gerichtete Lage der Sproßspitze zeigt. Bringt man die Pflanzen in diesem Jugendzustande in die Inversstellung, so findet nicht erst eine Geradestreckung des Epikotyls statt. Es handelt sich bei dieser Krümmung des Epikotyls nicht um eine positiv geotropische Stimmung, wie sie von Copeland<sup>1)</sup> für die Hypokotyle verschiedener Keimpflanzen angegeben wird.

Zur Aufklärung der Frage, ob und bis zu welchem Grade die Lage der Sproßspitze auf das Wachstum des Sprosses einen korrelativen Einfluß ausübt, stellte ich folgende Versuche an.

Zunächst war zu untersuchen, ob der inversgestellte Sproß erneut wachstumstätig wird, wenn sich die Sproßspitze aufkrümmt, nachdem in dem inversgehaltenen Sproßstück das Wachstum bereits beendet ist. Nach diesbezüglichen Beobachtungen, die ich gelegentlich schon bei den Versuchen mit *Helianthus*- und *Cucurbita*-Keimpflanzen machte, war ein negatives Resultat zu erwarten. Es hatte sich bei diesen Versuchen in vielen Fällen die Plumula inversgestellter Pflanzen mit ausgewachsenem Hypokotyl aufgekrümmt, als die vergleichenden Messungen an andern Versuchspaaren noch nicht beendet waren. Solange an diesen länger wachsenden Pflanzen die Beobachtungen noch fortgesetzt wurden, kontrollierte ich auch die ausgewachsenen Pflanzen bei den täglichen Messungen noch mit. Es konnte aber nie nach dem Auswachsen und der negativ geotropischen Aufrichtung der Plumula ein nachträglicher Ausgleich der Wachstumshemmung in dem ausgewachsenen Hypokotyl beobachtet werden. Dasselbe bestätigte eine Reihe von Versuchen, bei denen Kürbiskeimlinge bei gleichzeitiger Anwendung der Belastungsmethode in 24stündigen Perioden abwechselnd normal und inversgestellt wurden. Auch hier konnte keine Wiedererweckung der Wachstumstätigkeit in den ausgewachsenen Partien konstatiert werden, nachdem die Pflanze, deren Hypokotyl in den letzten 24 Stunden keinen Zuwachs mehr gezeigt hatte, wieder in die Normalstellung gebracht worden war.

1) Copeland, a. a. O.

Die letztgenannten Versuche ergaben, gleicherweise wie die Untersuchungen mit *Phycomyces*, Wachstumskurven, die in der Zeit der Inversstellung eine Reduktion der Wachstumsgeschwindigkeit erkennen ließen.

Der vorliegende Versuch mit *Phaseolus*-Keimpflanzen wurde jedoch noch unter einem andern Gesichtspunkte vorgenommen. Nach bisher gemachten Erfahrungen tritt bei der Rückführung eines inversgestellten Organs in die Normallage eine gewisse Beschleunigung des Wachstums ein<sup>1)</sup>. Ich verglich daher, nachdem das Wachstum des inversgestellten Sproßstückes beendet war, das Wachstum des aufgerichteten Gipfelteils der inversgestellten Pflanzen mit dem analogen Sproßstück der normal stehenden Vergleichspflanze. Die folgende Tabelle zeigt, daß auf die Hemmung des inversgestellten epikotylen Sproßstückes eine Beschleunigung des aufgerichteten Gipfelteiles folgt, sodaß die Gesamtlänge der normal wachsenden Kontrollpflanze bald erreicht und sogar überholt wurde.

Tabelle XIII.

*Phaseolus multiflorus*. Belastung 69 g. Temper.-Durchschn. 20° C.

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	
1.	38	38	44	42	48	48	38	40	42	40	
2.	55	52	63	54	74	63	51	51	59	49	
3.	89	72	102	72	115	100	74	71	87	72	
4.	107	75	125	78	127	123	88	82	107	81	
5.	108	80	136	80	149	133	95	86	120	83	
6.	118	80	136	80	149	133	95	86	120	83	
Zuwachs d. freien, aufgekümmten Gipfelteils d. Inversen u. d. Gipfelteils d. Norm.											
6.	42	70	57	120	80	97	55	105	75	118	
7.	88	115	100	175	138	153	90	150	125	175	
8.	168	175	138	240	185	225	130	217	167	240	

Tag	VI.		VII.		VIII.		IX.		X.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	58	56	83	81	40	40	59	59	77	77
2.	80	63	105	88	55	58	90	85	110	85
3.	98	82	134	103	74	71	127	108	120	102
4.	100	88	142	105	89	75	162	123	141	112
5.	101	90	144	107	94	75	185	123	145	112
6.	101	90	144	110	94	75	190	123	146	112

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., 2. Bd., p. 125. Vgl. auch die Wachstumskurven von *Phycomyces* nach einstündiger Inversstellung, p. 521.



(Fortsetzung der Tabelle.)

Zuwachs d. freien, aufgekrümmten Gipfelteils d. Inversen u. d. Gipfelteils d. Norm.

Tag	VI.		VII.		VIII.		IX.		X.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
6.	135	115	100	155	32	50	25	53	68	86
7.	160	170	170	218	75	100	52	113	125	160
8.	182	220	210	235	143	165	140	190	200	256

Bei den Pflanzen der vorstehenden Versuchsreihe betrug die Wachstumshemmung in der Inversstellung durchschnittlich 10%. Die maximale Streckungstätigkeit fiel in die Zeit vom 2. bis 3. Tage der Versuchsdauer; von da an nahmen die täglichen Zuwachswerte schnell an Größe ab. Am 5. Tage wurde dem Gipfelteile der inversgestellten Pflanzen die negativ geotropische Aufrichtung ermöglicht. Die Messungen des inversgestellten Sproßstückes wurden noch mehrere Tage fortgesetzt, es traten aber nach dem 6. Tage keine Veränderungen in der Länge der Epikotyle mehr ein. Dagegen zeigten die aufgerichteten Gipfelteile der inversgestellten Pflanzen eine Beschleunigung des Wachstums, sie hatten nach drei Tagen das analoge Sproßstück der normal wachsenden Pflanzen in der Länge um 30% überholt.

Es wurde nun weiter untersucht, ob das Wachstum eines inversgestellten Sprosses irgend eine Beeinflussung erfährt, wenn die Aufkrümmung der Sproßspitze zur Zeit des stärksten Wachstums des Sprosses erfolgt, oder wenigstens, solange er noch streckungsfähig ist.

Der Sproßspitze der hierzu benutzten *Phaseolus*-Keimlinge wurde schon am dritten Tage die negativ geotropische Aufrichtung ermöglicht. Da die Keimpflanzen sehr sensibel waren, erfolgte die Aufkrümmung sehr schnell und war am vierten Tage die Sproßspitze bei allen Pflanzen vollkommen negativ geotropisch aufgerichtet.

In der folgenden Tabelle ist die Aufkrümmung der Sproßspitze durch fetten Druck des Tageszuwachses angedeutet.

Tabelle XIV.

*Phaseolus multifl.* Belastung 69 g. Temp.-Durchschn. 20° C.

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.		VIII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	20	20	13	13	16	16	18	19	30	30	25	23	38	35	23	23
2.	43	38	37	37	43	40	37	40	57	46	48	27	70	60	40	38

(Fortsetzung der Tabelle.)

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.		VIII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
3.	69	<b>69</b>	77	<b>67</b>	88	<b>79</b>	69	<b>63</b>	130	<b>110</b>	85	<b>71</b>	125	<b>124</b>	100	<b>80</b>
4.	93	<b>102</b>	148	<b>177</b>	160	<b>150</b>	115	<b>150</b>	155	<b>140</b>	116	<b>91</b>	191	<b>180</b>	116	<b>130</b>
5.	101	118	148	200	160	170	132	180	172	210	120	125	202	242	130	170
6.	103	118	148	208	160	190	144	192	175	215	122	127	202	242	140	172
7.	103	118	148	208	160	192	144	195	175	218	122	130	202	242	140	172
Länge des freien (bei den inversen Pflanzen aufgekrümmten) Gipfelteils.																
7.	165	95	250	210	220	160	125	180	120	90	110	75	170	100	60	70

Die Pflanzen dieser Versuchsreihe zeigten im Verlauf der ersten drei Tage wieder das bisher beobachtete Verhalten. Die Keimlinge in der Inversstellung erschienen fast alle gegenüber den normal wachsenden Vergleichspflanzen deutlich gehemmt. Mit der Aufkrümmung der Sproßspitze, also vom dritten Tage an, begann aber bei allen ein beschleunigtes Wachstum des bisher gehemmtten Epikotyls.

Um diese eigenartige Erscheinung verständlich zu machen, muß ich kurz die Wachstumsverteilung im Sprosse besprechen. Sachs<sup>1)</sup> teilte die Sproßachse von *Phaseolus multiflorus*, von der Sproßspitze beginnend, in zwölf Querzonen von 3,5 mm Länge ein und beobachtete das Streckungswachstum des Sprosses während 40 Stunden. Es zeigte sich die Wachstumsverteilung in der Sproßart, daß die Zuwachsgröße der Zonen von der Spitze aus nach abwärts bis zur vierten Zone zunahm und in dieser ihr Maximum erreichte. Von der fünften Zone ab sanken die Zuwachswerte wieder bis zur zwölften, in welcher die Wachstumsfähigkeit des Sprosses nahezu erloschen ist.

Ich befestigte bei den soeben besprochenen Versuchen die Zugschlinge in einer Entfernung von 1—1,5 cm von der Sproßspitze, sodaß sie sich etwa in einer Länge von 1 cm aufkrümmen konnte. Es befanden sich also, nach der Einteilung von Sachs gerechnet, ungefähr die ersten drei Zonen in vertikal aufwärts gerichteter Stellung, die vierte bis zwölfte Zone aber in inverser Lage. Die vierte Zone war eventuell an der Bildung des Bogens beteiligt, der durch die Aufkrümmung der Sproßspitze entstand, blieb aber jedenfalls in einer nahezu inversen Lage. Der größte Teil des wachstumstätigen Sproßstückes befand sich also in inverser,

1) Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiol., II. Aufl., p. 555.

das erste Drittel der wachsenden Zonen aber in vertikal aufwärts gerichteter Stellung. Es war zu erwarten, daß das aufgerichtete Sproßstück des Keimlings die schon früher beobachtete Beschleunigung beim Übergang aus der Inversstellung in die Normalstellung zeigen würde. Es trat jedoch, wie die Tabelle zeigt, nicht nur eine Wachstumsbeschleunigung des aufgerichteten Spitzenteils, sondern auch eine Beschleunigung in dem noch streckungsfähigen Teile des abwärtsgerichteten Epikotyls ein. Die Wachstumsbeschleunigung dauerte etwa zwei Tage und war so lebhaft, daß die normalwachsenden Pflanzen in der Länge von den inversgestellten Keimlingen beträchtlich überholt wurden. Die Epikotyle der Pflanzen in der Normalstellung stellten ihr Wachstum durchgehend einen bis zwei Tage eher ein. Die Zone des stärksten Wachstums rückte bei ihnen infolgedessen eher über die Befestigungsstelle der Zugschlinge hinauf, sodaß der freie Gipfelteil ein bis zwei Tage eher in die Periode des Maximalwachstums eintrat. Die Periode des stärksten Streckungswachstums begann demnach im aufgerichteten Gipfelteil der inversgestellten Pflanzen einen bis zwei Tage später als bei den Pflanzen in der Normalstellung, die Beschleunigung im Wachstum dieses Stückes ist daher in der Tabelle nur da deutlich ersichtlich, wo sie groß genug war, um den zweitägigen Wachstumsvorsprung der Sproßspitze der normalwachsenden Pflanzen zu überholen.

Die hier geschilderten Wachstumserscheinungen im Epikotyl der inversgezogenen Keimlinge können wir uns vielleicht folgendermaßen erklären.

Die wachstumshemmende Wirkung der Schwerkraft, die sich bei der Umkehrung parallelotroper Organe zur Vertikalinversstellung geltend macht, kommt bei der Aufkrümmung der Sproßspitze zur Normalstellung für den Gipfelteil der Pflanze in Wegfall. Wenn man mit Sachs eine Teilung des wachstumstätigen Sproßstückes in Zonen vornimmt, so befinden sich nach der Aufkrümmung der Sproßspitze etwa die ersten drei Zonen in normaler Lage gegenüber der Schwerkraft, für die übrigen sechs Zonen dagegen kommt die durch die Inverslage bedingte hemmende Wirkung der Schwerkraft zur Geltung. Das Wachstumsverhältnis der zwölf Zonen entspricht aber einer ziemlich rasch ansteigenden und allmählich fallenden Kurve. Wenn die Hemmungswirkung für das inverse Stück des Sprosses exakt bestehen bliebe, in dem aufgerichteten Stück dagegen die Beschleunigung einträte, so müßte

die Kurve des Zonenwachstums etwa zwischen der dritten und vierten Zone plötzlich stark fallen. Eine so schroffe Veränderung der Wachstumsverteilung ist kaum zu erwarten; tatsächlich geht auch die Wachstumsbeschleunigung auf das wachsende Sproßstück in seiner ganzen Ausdehnung über, sodaß offenbar eine korrelatorische Beeinflussung der ganzen Wachstumsbewegung von der Sproßspitze aus erfolgt.

Es war nun wahrscheinlich, daß sich diese korrelative Wirkung noch stärker geltend machen würde, wenn man die Sproßspitze einer inversgestellten Pflanze von Anfang an der hemmenden Wirkung der Schwerkraft bei inverser Aufstellung entzog.

In der Tat wurde dies durch einen Versuch bestätigt, bei dem sich die Sproßspitze der inversgestellten Pflanzen während der ganzen Versuchsdauer in negativ geotropisch aufgerichteter Lage befand. Wie die folgende Tabelle lehrt, kam es bei dieser Versuchsanordnung überhaupt nicht zu einer Hemmung der inversgestellten Sprosse, diese zeigten vielmehr alle eine Wachstumsbeschleunigung im Vergleich mit den Kontrollpflanzen.

Tabelle XV.

T a g	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	32	32	72	72	66	66	65	65	85	85	86	86
2.	39	43	100	98	83	88	87	85	111	117	100	111
3.	42	64	128	134	104	115	118	122	141	147	112	131
4.	50	88	150	167	123	138	142	152	165	163	116	150
5.	—	—	160	185	125	165	162	182	178	190	120	150

Dasselbe Resultat ergaben Versuche mit *Ricinus*-Keimlingen, deren Hypokotyl in der Jugend meist starke, sich nur langsam ausgleichende Krümmungen aufweist; man kann bei dieser Pflanze leicht eine Aufkrümmung des Gipfelteils dicht unter den Kotyledonen erzielen. Übrigens konnte auch Wiedersheim<sup>1)</sup> bei dem gleichen Versuche mit *Ricinus*-Keimpflanzen keinen wesentlichen Unterschied in der Länge normal und invers wachsender Hypokotyle beobachten.

Es handelt sich bei den vorliegenden Resultaten um das Auftreten regulatorischer Wechselwirkungen, die immer da aufgelöst werden, wo die Kontinuität einer Wachstumsbewegung

1) Wiedersheim, Jahrb. f. wiss. Botan. 1902, Bd. XXXVIII, p. 27.

durch irgend welche Einflüsse (partielle Hemmung usw.) gestört wird. In unserm Falle findet eine Störung der normalen Wachstumsverteilung statt. Durch die Wachstumsbeschleunigung der Sproßspitze wird in den korrelativ abhängigen, zurückliegenden Partien des Sprosses eine regulatorische Wachstumsbeschleunigung ausgelöst, die auf einen Ausgleich der gestörten Wachstumsverteilung und damit auf die „Wiederherstellung der gestörten Harmonie“<sup>1)</sup> hinwirkt. Da bei den vorliegenden Versuchen die dem aufgerichteten Sproßteil erteilte Wachstumsbeschleunigung einen größeren Effekt zur Folge hat, als die Hemmung des inverswachsenden Stückes<sup>2)</sup>, so hindert uns nichts, in der dem Gipfelteil erteilten Beschleunigung den stärkeren, und infolgedessen dominierenden Reiz zu erblicken.

Umgekehrt kann man, nach Untersuchungen von Franz Hering<sup>3)</sup>, eine korrelatorische Hemmung eines freigebliebenen Sproßstückes dadurch erzielen, daß man einem Teile der wachstumstätigen Zone durch Eingipsen das Streckungswachstum unmöglich macht. Es ist also in dem einen, wie in dem andern Falle für den Ausfall des Reizerfolges das Dominieren des stärkeren Reizes ausschlaggebend. Vielleicht kommt im vorliegenden Falle außerdem ein direkter Einfluß der Sproßspitze in der korrelativen Verkettung des Organismus hinzu, eine Annahme, die bei der Wichtigkeit des Vegetationspunktes im Bau des pflanzlichen Organismus a priori nicht unwahrscheinlich ist. Für eine solche dominierende Stellung der Sproßspitze sprechen anscheinend auch die von Raciborski<sup>4)</sup> beobachteten Wachstumsverhältnisse tropischer Lianen. Bei diesen versucht die Vegetationsspitze hängender Langtriebe sich zunächst emporzurichten und, eventuell am eignen Stamme, emporzuwachsen. Gelingt dies nicht, so stellt die Vegetationsspitze ihre Aufkrümmungsversuche ein und stirbt ab; der seiner Vegetationsspitze beraubte Langtrieb stellt sein Wachstum ein und bildet beblätterte Kurztriebe. Bei andern Lianen tritt, sobald die Spitze der Langtriebe sich infolge der eignen Schwere nicht mehr emporrichten kann, eine direkte Metamorphose des Langtriebes in einen Kurztrieb ein. Solange sich also die Sproßspitze des im übrigen hängenden Langtriebes noch aufzurichten

1) Pfeffer, a. a. O., II. Bd., p. 198.

2) Vgl. Tabelle XIII.

3) Fr. Hering, Jahrb. f. wiss. Botan., 1896, Bd. 29, p. 142.

4) Raciborski, Flora 1900, p. 35.

versucht und sich dabei jedenfalls der Vertikalstellung nähert, wächst der Sproß als Langtrieb, sinkt aber der Sproß in die Inversstellung herunter, so stellt der Langtrieb infolge der Schwerkraftwirkung sein Wachstum ein.

Auf das Vorhandensein eines direktiven Einflusses der Sproßspitze bei der Ausführung geotropischer Bewegungen geht die Forderung zurück, die Němec<sup>1)</sup> für die Lage des perzeptorischen Organs in der Sproßspitze macht; er irrt sich aber in der Annahme einer nur lokalen Perzeption und übersieht die Möglichkeit eines vorherrschenden regulatorischen Einflusses der Sproßspitze. Miede<sup>2)</sup> hält einen direktiven Einfluß des Spitzenvegetationspunktes auf Grund seiner Eigenschaft „als wichtigste, am meisten korrelativ verknüpfte Stelle eines Pflanzensprosses“ für plausibel.

Für einen regulativen Einfluß der Sproßspitze im korrelativ verketteten Organismus sprechen auch eine Reihe anderer Erscheinungen, welche eintreten, wenn man durch Verletzen oder Dekapitieren der Sproßspitze eine Störung oder Aufhebung der korrelativen Beziehungen bewirkt. Durch Eingriffe dieser Art kann man bei einer Reihe tropistischer Krümmungsbewegungen, abgesehen von der transitorischen Aufhebung der Reizbarkeit infolge des traumatischen Reizes, eine Verminderung oder vollständiges Schwinden der Reaktionsfähigkeit erreichen<sup>3)</sup>. Solche Erfolge sind auch im Gebiete der geotropischen Bewegungen erzielt worden, die ja mit der Wachstumshemmung parallelotroper Organe in der inversen Gleichgewichtslage die Schwerkraft als gemeinsame Ursache haben. So wurde von Sachs<sup>4)</sup>, allerdings nicht unter dem hier maßgebenden Gesichtspunkte, beobachtet, daß sich dekapitierte Sprosse verschiedener Pflanzen bei der negativ geotropischen Aufrichtung über die Vertikalstellung hinaus krümmten, ohne in die Ruhelage zurückzukehren; zB. betrug die Überkrümmung bei *Cimicifuga* 10° und bei *Ailanthus* 30°. In ähnlicher Weise beobachtete Miede<sup>5)</sup> bei der Aufkrümmung horizontal gelegter, dekapitierter Keimlinge von *Ricinus communis* eine Überkrümmung des Hypokotyls über die Vertikale um 25°. Diese Erscheinungen

1) B. Němec, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, 1901, p. 173, 174.

2) Miede, Jahrb. f. wiss. Botan., 1902, Bd. XXXVII, p. 589.

3) Pfeffer, a. a. O., II. Bd., p. 612 und die daselbst zit. Lit.

4) J. Sachs, Arbeiten d. Botan. Inst. in Würzburg, Bd. I, 1894, p. 193.

5) H. Miede, a. a. O., p. 587.

sprechen ebenso für einen direktiven Einfluß der Sproßspitze auf die korrelativen Wechselwirkungen in der Pflanze, wie ein ähnlicher Versuch, den ich anstellte. Derselbe zeigte, daß dekapitierte Keimlinge parallelotroper Pflanzen in der Inversstellung keinerlei Einfluß der Schwerkraft auf das Wachstum mehr erkennen lassen, der sich bei intakten Pflanzen in Gestalt einer Wachstumshemmung als Reaktion auf die Reizstimmung in der inversen Gleichgewichtslage geltend macht.

Sämtliche Pflanzen dieser Reihe (normal- wie inversgestellte) wurden am dritten Tage dekapitiert.

Tabelle XVI.

*Cucurbita pepo.*

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	22	22	25	22	30	25	38	38	40	40	32	32
2.	33	23	38	35	40	26	48	39	50	46	41	34
3.	58	47	60	52	65	50	83	80	79	72	75	60
Zuwachs nach dem Dekapitieren.												
4.	100	96	87	90	94	95	118	127	118	107	90	125
5.	141	178	118	147	137	149	173	191	166	156	132	187
6.	221	265	173	228	206	267	221	306	232	275	215	326
7.	223	338	177	229	213	268	221	311	236	282	215	333

Wie die Tabelle zeigt, unterblieb nach dem Dekapitieren bei den Pflanzen in der Inversstellung, die während der drei ersten Tage wieder die übliche Hemmung erkennen ließen, jede Reaktion des Wachstums auf die anormale Stellung, sie wuchsen sogar bedeutend schneller als die Kontrollpflanzen.

### 3. Untersuchungen an Trauerbäumen.

Ein weitgehender Einfluß der Schwerkraft, der zu Wachstumshemmungen, wie auch zur Auslösung korrelatorischer Regulationen führt, macht sich bei den Trauerbäumen geltend. Vöchting hat die Wachstumsverhältnisse der Trauerbäume in seiner Organbildung einer eingehenden Erörterung gewürdigt. Im Anschluß an diese Untersuchungen wurde eine Reihe von Beobachtungen ausgeführt, die zur Vervollständigung der vorliegenden Studien über das Wachstum inversgestellter Organe dienen sollten.

Nach Vöchting<sup>1)</sup> übt in erster Linie die Schwerkraft als äußerer Faktor einen bestimmenden Einfluß auf den Habitus der Trauerbäume aus. Unter ihrem Einwirken wird an den in einem Bogen abwärts hängenden Zweigen die Entwicklung der Knospenanlagen an dem am höchsten liegenden, gekrümmten Teile des Zweiges gefördert, die der Apikalknospen gehemmt. Durch weitere komplizierte Reizwirkungen<sup>2)</sup> wird noch spezieller eine Förderung der Knospen an der Konvexseite des gekrümmten Stückes bedingt. Die jungen Triebe sind bei vielen Trauerbäumen anfangs negativ geotropisch und krümmen sich auf, bei andern zeigen sie keinerlei geotropische Reaktion und wachsen in der durch ihre Stellung am Mutterzweig bedingten Richtung aus. In beiden Fällen nähern sich die jungen Triebe auf der Oberseite der im Bogen abwärts hängenden Zweige am meisten der Vertikalstellung, die Apikaltriebe der Inverslage. Letztere unterliegen also von Anfang an der hemmenden Wirkung der Schwerkraft, während die Triebe auf der Oberseite der Krümmung zunächst ungehemmt aufwärts wachsen. Schließlich sinken auch sie infolge der Blätterlast bis zur Inverslage herunter. Von da an macht sich auch bei ihnen eine hemmende Wirkung der Schwerkraft auf das Längenwachstum geltend. Immerhin bleiben sie länger wachstumstätig als die Apikaltriebe, bei denen die hemmende Wirkung der Schwerkraft sogar ein Absterben der Vegetationsspitze zur Folge haben kann. Wir haben es also bei diesen Wachstumsverhältnissen mit korrelativen Reaktionen zu tun, die in erster Linie durch den Einfluß der Schwerkraft ausgelöst werden. Der Ursprungsort der stärksten Langtriebe, der bei normal aufrecht wachsenden Zweigen immer in der Nähe der Spitze zu suchen ist, wird bei den gekrümmt abwärts wachsenden Zweigen der Trauerbäume auf die Konvexseite des Basalstückes verlegt. Die wachstumshemmende Wirkung der Schwerkraft macht sich an den Apikaltrieben am deutlichsten bemerkbar. Ich nahm daher an aufwärts und abwärts wachsenden Apikaltrieben einiger Trauerbäume vergleichende Messungen vor, um die durch die Schwerkraft bewirkte Hemmung im Längenwachstum festzustellen.

Es zeigen nun aber durchaus nicht alle Trauerbäume eine gleiche Empfänglichkeit für den Schwerkraftreiz, oder es überwiegen

1) Vöchting, Botan. Zeitung 1880, p. 599. Organbildung, 1884, II, p. 79.

2) Vöchting, Organbildung, 1878, I, p. 194; 1884, II, p. 45. Pfeffer, a. a. O., II. Bd., p. 154. Diese Reaktionen lassen sich nicht lediglich aus der größeren Zugspannung der Konvexseite erklären, vgl. Pfeffer, a. a. O.



innere Bedingungen beim Zustandekommen der Wachstumsregulationen; die verschiedenen Varietäten zeigen dementsprechend auch verschiedenes Verhalten. Vöchting hat die Trauerbäume unter diesem Gesichtspunkte in Gruppen eingeteilt, und ich muß die diesbezüglichen Angaben Vöchtings vorausschicken, um die Ergebnisse meiner Beobachtungen erklärlich zu machen.

Vöchting<sup>1)</sup> unterscheidet vier Typen von Trauerbäumen, deren Charakteristika folgende sind:

Der erste Typus bildet die ausgesprochenste Form von Hängebäumen, diejenige, welche, von den frühesten Jugendzuständen abgesehen, niemals aufrechte Zweige erzeugt. Die jungen Triebe sind zuerst negativ geotropisch, nehmen daher anfangs eine horizontale bis aufrechte Stellung ein. Sie senken sich mit fortschreitender Entfaltung der Blätter, bis die Apikalteile senkrecht abwärts gerichtet sind. Die abwärts gerichteten Zweige sterben gewöhnlich vom zweiten Jahre an von der Spitze aus ab. Vertreter dieses Typus sind *Sophora japonica* var. *pendula* und *Caragana arborescens* var. *pendula*.

Zweiter Typus. Es findet eine allmähliche Erhebung des Baumes durch vereinzelt auftretende, aufrechte Zweige statt, die große Mehrzahl wächst jedoch nach abwärts. Vertreter dieses Typus ist *Fraxinus excelsior* var. *pendula*.

Dritter Typus. Die jungen Triebe hängen schlaff abwärts und wachsen in dieser Richtung, sie zeigen keine Spur von negativem Geotropismus. Die älteren Teile der stärkeren Äste richten sich jedoch allmählich negativ geotropisch empor und vermitteln die Erhebung des Baumes. Vertreter: *Fagus sylvatica* var. *pendula*.

Vierter Typus. Vertreter: *Salix babylonica*. Dieser Typus vereinigt die Eigenschaften der beiden vorigen. Es treten aufstrebende und daneben hängende Äste auf, welche sich in ihren älteren Teilen aufrichten. Von den an einem hängenden Zweige entstehenden Tochttersprossen sind gewöhnlich die apikalen die längsten.

Die Entwicklung und Ausbildung der Triebe am Zweige wird nach Vöchting in erster Linie von zwei Bedingungen beherrscht, von den inneren Ursachen und der Schwerkraft. Die verschiedenen Typen sind Kombinationen der beiden Ursachen. Bei dem ersten Typus, *Caragana* und *Sophora*, bedingt hauptsächlich die Schwer-

1) Vöchting, Organbildung 1884, II. Teil, p. 79 ff.

kraft den Ort der stärksten Langtriebe, sie hemmt das Wachstum an den Spitzen der Zweige. Ähnlich sind die Verhältnisse bei der Hängeesche, jedoch erweist sich hier die Apikalwirkung<sup>1)</sup> von ungleich größerer Bedeutung. Trotz des hemmenden Einflusses der Schwerkraft entwickeln sich viele Generationen hindurch an den Spitzen der Zweige Triebe, die freilich allmählich kürzer werden; an den Produkten der Krümmungen und den Oberseiten abwärts geneigter Zweige offenbart sich dagegen die Wirkung des äußeren Agens, der Schwerkraft, überall.

Bei Typus 3 und 4 endlich scheint die Knospenentwicklung und das Wachstum der jungen Triebe ausschließlich durch die inneren Ursachen bedingt zu werden; von einem Einfluß der Schwerkraft auf die schlaff herabhängenden Zweige ist durchaus nichts zu bemerken. Hier wirkt das äußere Agens nur insofern, als die Zweige unter ihrer eigenen Last in die verkehrte Lage gelangen, aus welcher sie sich erst später geotropisch erheben.

Vöchting kommt zu dem Schluß<sup>2)</sup>, daß unter dem Einfluß der beiden Faktoren, innere Ursache und Schwerkraft, die Existenzbedingungen für die Trauerbäume umso ungünstiger sind, je entscheidender der Charakter des Hängebaumes ausgesprochen ist, umso günstiger, je mehr sich die Trauerbäume in ihrem Wachstum den aufrechten Varietäten nähern.

Wie schon angedeutet, stellte ich auf der Basis dieser von Vöchting mitgeteilten Wachstumsverhältnisse Versuche an einigen Exemplaren von Trauerbäumen an. Es wurden im Frühjahr an den Bäumen Paare möglichst gleicher Apikaltriebe ausgesucht, und von jedem Paare ein Zweig in früher beschriebener Weise in die aufrechte Vertikalstellung gebracht. Durch die mechanische Biegung der Zweige entstand die Gefahr einer mangelhaften Entwicklung der zu messenden Apikaltriebe, wie sie bei künstlich gekrümmten Zweigen eintritt<sup>3)</sup>. Die hängenden Vergleichszweige in ähnlicher Weise zu biegen, ließ sich aber nicht durchführen, da diese möglichst ihre vertikal abwärts gerichtete Lage beibehalten sollten.

Meine Beobachtungen erstreckten sich auf drei Exemplare von Trauerbäumen, die drei verschiedene Typen der Vöchtingschen Einteilung vertraten, und zwar Typus 1, 2 und 4. Entsprechend

---

1) Vöchting, Botan. Zeitung 1880, p. 598, 605; Organbildung II, p. 95, 188. Über inhärente Polarität vgl. ferner Pfeffer, a. a. O., II. Bd., p. 187 ff.

2) Vöchting, a. a. O., p. 93.

3) Vöchting, a. a. O., p. 45.

ihrer Zugehörigkeit zu den verschiedenen Typen fiel auch das Verhalten der Bäume bei der Versuchsanstellung verschieden aus. Ich lasse die Ergebnisse folgen.

Als Vertreter des ersten Typus stand mir ein Exemplar von *Caragana arborescens* var. *pendula* zur Verfügung.

Es wurden acht Paar junger Langtriebe für den Versuch benutzt, die ein Stück über der absterbenden Spitze des Mutterzweiges entsprangen. Sie entwickeln sich im Laufe der Versuchsdauer sehr kräftig. Leider gingen zwei Paare infolge Abbrechens für die Beobachtung verloren. Nachstehend folgen die Zuwachsmessungen während der Zeit von 75 Tagen. Sie begannen am 7. Mai und wurden am 22. Juli eingestellt.

Tabelle XVII.

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.	
	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.
1.	54	50	65	65	55	60	85	83	75	68	80	80
5.	83	70	95	95	85	80	115	100	110	82	110	110
10.	115	110	130	130	120	115	155	145	165	115	155	150
15.	130	123	158	155	145	140	180	165	180	135	174	170
20.	170	178	200	200	195	190	235	215	225	175	223	225
35.	425	315	400	420	350	430	450	450	430	395	480	450
45.	525	415	540	470	510	565	580	465	570	440	630	590
75.	590	530	595	470	695	585	630	495	590	440	680	590
Hemmung	10 %		21 %		17 %		21 %		25 %		13 %	

Die jungen Triebe entsprangen alle in der Nähe der Sproßspitze des Mutterzweiges, waren also durch ihre Lage gezwungen, von Anfang an schräg abwärts zu wachsen. Sie äußerten aber ihren negativen Geotropismus in einer Aufkrümmung der Sproßspitze. Anfang Juni (also nach 30 Tagen) begannen die jungen Triebe sich infolge der Blätterlast in die Vertikallage herunter zu senken, aber auch jetzt noch zeigten die Spitzen der jungen Triebe eine negativ geotropische Aufkrümmung. Bisher hatten die hängenden und die aufgebogenen Zweige keine bemerkenswerte Differenz im Längenwachstum gezeigt. Im Verlauf von weiteren 14 Tagen war dann die Abwärtskrümmung der jungen Zweige durchgängig vollendet, und die negativ geotropische Aufkrümmung der Sproßspitze glich sich ebenfalls allmählich aus, so daß nach etwa 45 Tagen alle hängenden Zweige sich in vollständig vertikal inverser Lage befanden. Von jetzt ab machte sich auch eine

Hemmung im Längenwachstum der hängenden Zweige bemerkbar. Dieselbe betrug bis zum 22. Juli (innerhalb 30 Tagen) durchschnittlich 18% der Gesamtlänge der jungen Triebe. Einige hängenden Zweige des Baumes hatten in dieser Zeit den Boden erreicht und wuchsen noch lange auf ihm hin. Die meisten Zweige aber, die ihre Vertikallage nicht mehr durch Aufstoßen auf den Boden verließen, darunter die von mir gemessenen, zeigten keinen nennenswerten Zuwachs mehr, sondern hatten ihr Wachstum zur Zeit der letzten Messung nahezu abgeschlossen. Die hier beobachteten Verhältnisse bestätigen das Eintreten von Wachstumskorrelationen, wenn durch aktive oder passive Krümmungen der Sproßspitze ein negativ geotropischer Sproß die inverse Gleichgewichtslage verläßt (vergl. den vorhergehenden Abschnitt). Die hier beobachtete Wachstumshemmung ist bei der Länge der Versuchsdauer nicht sehr hoch; ob nicht außerdem die mechanische Biegung der aufwärts wachsenden Zweige das Wachstum derselben zuungunsten der Beobachtung benachteiligte, läßt sich schwer entscheiden, ist aber wahrscheinlich. Durch die kontinuierliche Einwirkung der Schwerkraft auf die hängenden Zweige der Trauerbäume summieren sich aber die durch dieselben bedingten Unterschiede in der Ernährung und Beschaffenheit der Zweige, so daß die aufeinander folgenden Sproßgenerationen sehr rasch an Länge abnehmen. Übrigens beobachtete auch Vöchting bei *Caragana* nicht so weitgehende, durch die Schwerkraft bedingte Störungen im Wachstum, wie bei *Sophora*, wo die Spitzenhemmung, ähnlich wie bei den von Raciborski beschriebenen Lianen, das Absterben der Sproßspitze des jungen Triebes zur Folge hat.

Weitere Beobachtungen erstreckten sich auf ein Exemplar von *Fraxinus excelsior* var. *pendula* (Typus 2).

Hier war von vornherein das Zustandekommen einer deutlichen Wachstumshemmung hängender Zweige im Vergleich mit aufgerichteten während der Dauer einer einjährigen Wachstumsperiode zweifelhaft auf Grund der Angaben von Hofmeister, Frank und Vöchting.

Schon Hofmeister<sup>1)</sup> gibt an, daß die Stengelglieder von *Fraxinus excelsior* var. *pendula* viel länger und etwas schlanker sind, als die der Stammform mit aufrechten Ästen.

1) Hofmeister, Über die durch die Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzenteilen. Berichte d. math.-phys. Klasse d. kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1860, p. 205. Desgl. Lehre v. d. Pflanzenzelle, Leipzig 1867, p. 286.

Frank<sup>1)</sup> bestätigt diese Angaben mit dem Zusatz, daß die Sprosse der Hängesche ihre Anlagerichtung beibehalten, also weder ein Einfluß der Schwerkraft, noch des Lichtes auf das Wachstum in Frage komme.

Auch Vöchting<sup>2)</sup> bestätigt, daß die hängenden Zweige der Esche auffallend länger und schlanker sind, als die entsprechenden Glieder der aufrechten Form; dies gilt jedoch nur für die ersten Generationen von Zweigen bei den einzelnen Individuen. Später werden die Apikaltriebe der hängenden Zweige immer kürzer. Wie schon früher gesagt wurde, überwiegt bei *Fraxinus* die Wirkung der inneren Ursachen über die der Schwerkraft, sodaß das Spitzengewachstum jahrelang anhalten kann. Trotzdem aber besitzen die Zweige der Hängesche, wie Vöchting Frank gegenüber betont, und ebenso die der meisten andern Trauerbäume, negativen Geotropismus. Die Ursache des Hängens der Zweige sieht Vöchting mit Hofmeister in der Last der Blätter, welche die jungen, nicht sehr starken Triebe passiv abwärts krümmt. Ob die Blätterlast die einzige Ursache des Hängens ist, läßt Vöchting unentschieden, da er unter seinen Versuchsobjekten ein Exemplar beobachtete, dessen Zweige allem Anscheine nach positiv geotropisch reagierten.

Nach den Beobachtungen dieser Forscher war die Aussicht auf einen deutlichen Längenunterschied im Jahreszuwachs hängender und aufgerichteter Zweige ziemlich gering. Dazu kam, daß die Zweige, die sich wegen ihrer Länge und Schlankheit am besten zum Aufbiegen eigneten, meist nur noch sehr kurze Apikaltriebe bildeten, die sehr früh ihr Wachstum einstellten und oft nicht über 20 cm lang wurden. Es ergab sich bei acht Vergleichspaaren eine Hemmung der hängenden Zweige von kaum 10%. Ich begann die Messungen sehr zeitig, als eben erst die Knospen auszutreiben begannen, hatte daher unter den Versuchspaaren eine Anzahl Zweige, die nur sehr kurze Apikaltriebe bildeten. Es wurde daher auf diese Beobachtungen auch kein Wert gelegt. Günstiger für derartige Untersuchungen ist es, die Entwicklung der jungen Triebe im Frühjahr erst einige Zeit zu verfolgen, und sich dann die kräftigsten Sprosse mit lebhaftem Längenwachstum zur Beobachtung auszusuchen.

An demselben Baume stellte ich, jedoch in anderer Weise, einige Versuche an, welche den hemmenden Einfluß der Schwerkraft auf invers wachsende Zweige außerordentlich deutlich zeigten.

1) A. B. Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Leipzig 1868, p. 64.

2) Vöchting, a. a. O., p. 91.

An den langen, hängenden Zweigen der Traueresche findet man neben Knospenanlagen auf der Oberseite und Unterseite der Zweige auch Knospenpaare, die an den beiden Flanken des Zweiges, also je zwei Knospen einander gegenüber, stehen. Während nun aber die Knospe auf der Oberseite eines Zweiges eine Förderung, die auf der Unterseite eine Hemmung durch die Schwerkraft erfährt<sup>1)</sup>, sind die seitlich stehenden Knospen ganz gleich zur Schwerkraftsrichtung orientiert und unterstehen demgemäß einer ganz gleichen Beeinflussung. Sie entwickeln sich nach dem Austreiben zu Seitenzweigen, die in Stärke und Länge keinen wesentlichen Unterschied erkennen lassen. Mit fortschreitendem Wachstum senken sie sich ebenfalls und kommen, wie der Mutterzweig, in abwärts gerichtete Lage.

Lange Zweige, an denen solche Knospenpaare angelegt waren, bog ich in der Weise nach einer Seite ab, daß der Zweig, abgesehen von der Biegungsstelle, in horizontale Lage kam, und dabei die bisherigen Flanken des Zweiges zur Ober- und Unterseite wurden. Dadurch kamen also auch die Seitenknospen auf die Oberseite, resp. Unterseite des Zweiges zu liegen. Sie waren infolgedessen genötigt, nach entgegengesetzter Richtung auszuwachsen, und zwar mußte die auf der Oberseite liegende Knospe vertikal aufwärts, die andere vertikal abwärts auswachsen. Daß die jungen Triebe, als sie länger wurden, in der entsprechenden Stellung fixiert wurden, ist selbstverständlich.

Nachstehende Tabelle veranschaulicht das Wachstum von acht Zweigpaaren, die ursprünglich an den Seiten hängender Zweige inseriert waren und durch Horizontallegen des Mutterzweiges gezwungen wurden, vertikal aufwärts und invers zu wachsen.

Tabelle XVIII.

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.		VIII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	30	30	20	20	28	30	18	18	25	25	50	50	26	25	20	20
5.	75	72	58	43	70	65	55	45	68	50	115	120	58	50	35	35
10.	120	110	115	65	90	90	80	50	95	75	170	170	85	80	70	38
15.	155	140	155	85	160	125	125	70	128	100	200	170	100	100	48	38
20.	245	235	243	140	295	195	223	107	220	170	330	220	135	130	63	50
35.	585	440	585	185	—	—	520	175	490	430	330	220	210	180	95	70
45.	810	440	620	190	—	—	520	190	565	500	—	—	470	380	105	80
75.	825	440	620	190	—	—	—	—	565	500	—	—	—	—	—	—

1) Vöchting, Organbildung, 1878, I, p. 164; 1884, II, p. 40, 95.

Als Ergebnis zeigte sich beim Abschluß der Messungen, daß alle abwärts wachsenden Triebe bedeutend kürzer geblieben waren. Die durchschnittliche Hemmung der invers wachsenden Zweige betrug 37%. Da sich die jungen Seitentriebe bis zum Beginn der Versuchsanstellung vollständig gleichmäßig entwickelt hatten, auch nicht, wie bei den andern Versuchen an Trauerbäumen eventuelle Reizwirkungen durch mechanisches Biegen in Frage kamen, kann die Hemmung der abwärts wachsenden Zweige im Vergleich mit den aufwärts wachsenden nur durch die Schwerkraft bewirkt worden sein.

Endlich stellte ich noch Versuche in derselben Weise, wie bei *Caragana*, an einem dritten Baume an, einem Exemplar von

*Pirus amygdaliformis* var. *pendula*.

Diese Form gehört dem vierten Typus der Vöchtingschen Einteilung an. Die jungen Zweige wachsen in der Richtung, wie sie durch ihre Stellung am Mutterzweige bedingt wird. Es finden sich daher auf den Krümmungen der älteren Zweige, namentlich an den höchsten Ästen des Baumes, zahlreiche junge Sprosse, die mehr oder weniger senkrecht emporwachsen, bis sie schließlich durch die eigene Last abwärts gezogen werden. Die Apikaltriebe und die auf sie folgenden Triebe am abwärts hängenden Teile der Mutterzweige hängen dagegen meist schlaff nach unten oder entfernen sich nur wenig von der inversen Vertikallage. Sie lassen keinen bemerkenswerten Längenunterschied gegenüber den aufwärts wachsenden Trieben erkennen.

Von dreißig hängenden Zweigen wurden fünfzehn in vertikal aufwärts gerichteter Stellung befestigt, und die jungen Apikaltriebe mit einer gleichen Anzahl abwärts gerichteter, gleichlanger Apikaltriebe vergleichend gemessen.

Tabelle XIX.

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.	
	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.
1.	80	80	100	100	70	70	65	70	50	50	80	80	65	70
5.	115	97	138	130	77	75	95	95	73	70	110	105	95	100
10.	150	125	170	155	120	120	110	110	100	95	150	125	135	130
15.	155	130	185	180	130	130	120	120	115	100	155	145	135	137
20.	190	170	220	220	155	175	153	145	134	130	193	176	155	190
35.	290	285	335	385	240	290	230	160	225	228	300	320	260	300
45.	335	345	385	455	265	320	—	—	265	275	335	390	278	320
75.	415	450	—	—	275	385	—	—	310	275	345	470	285	320

(Fortsetzung der Tabelle.)

Tag	VIII.		IX.		X.		XI.		XII.		XIII.		XIV.		XV.	
	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.
1.	35	40	75	70	75	70	105	105	60	60	75	75	60	60	85	85
5.	55	63	103	85	105	100	135	125	90	85	108	100	90	70	118	115
10.	105	90	135	100	145	135	180	155	130	100	160	130	115	100	155	142
15.	110	90	155	110	160	155	185	165	135	115	155	140	122	115	160	175
20.	120	125	180	140	190	180	225	210	165	145	195	175	155	150	210	210
35.	210	250	260	250	255	295	365	312	245	230	330	293	265	265	320	355
45.	—	—	275	305	255	235	400	325	250	255	375	355	310	330	375	420
75.	—	—	280	350	260	350	—	—	265	350	—	—	320	380	425	500

Aus der Tabelle sehen wir, daß die Apikaltriebe der abwärts hängenden Zweige keine Hemmung im Vergleich mit den aufwärts wachsenden erkennen ließen, sondern sogar bei elf Vergleichspaaren länger wurden als diese. Die Indifferenz, welche die jungen Triebe gegenüber der Schwerkraft zeigen, lassen es erklärlich erscheinen, daß hängende und aufrechte Triebe keinen wesentlichen Unterschied im Längenwachstum zeigen. Wenn die hängenden Zweige sogar länger wurden, so ist, wie schon früher erwähnt wurde, zu berücksichtigen, daß durch das mechanische Aufbiegen der Zweige in die aufrechte Vertikallage eine Benachteiligung der Apikaltriebe eintritt. Bei typischen Trauerformen, wie *Caragana* war die hieraus resultierende Beeinflussung ihres Wachstums nur nicht groß genug, um den Längenunterschied zwischen aufrechten und abwärts wachsenden Zweigen auszugleichen.

Übrigens ist es nicht ausgeschlossen, daß es sich hier um einen ähnlichen Fall handelte, wie er auch von Vöchting beobachtet wurde. Wie Vöchting mitteilt, befand sich unter seinen Trauerbäumen ein Exemplar, dessen Zweige allem Anscheine nach positiv geotropisch waren. Folgende Beobachtung an dem letztgenannten Trauerbaume berechtigen vielleicht zu der gleichen Annahme. Bei einigen, zur Vertikalstellung aufgebogenen Zweigen hatte sich das oberste Befestigungsband des Apikaltriebes gelöst, so daß der Spitzenteil in einer Länge von etwa 10 cm frei war. Da dies nicht sofort bemerkt wurde, hatten sich diese freien Spitzenteile etwa bis zur Horizontallage gesenkt. Ob bei der Kürze dieser Sproßstücke die Blätterlast allein dieses Herabsinken verursachte, konnte ich nicht sicher entscheiden, bei der Kräftigkeit der jungen Triebe erschien dies jedoch nicht sehr wahrscheinlich. Wenn es sich hier



tatsächlich um eine Äußerung von positivem Geotropismus handelte, so hätten sich die aufgebogenen Zweige in der Inversstellung befunden, und ihr Kürzerbleiben wäre dann selbstverständlich.

#### 4. Versuche mit positiv geotropischen Organen.

Es mögen zum Schluß noch die Ergebnisse einiger Untersuchungen mitgeteilt werden, die ich an Wurzeln junger Keimpflanzen von *Zea Mays*, *Lupinus albus* und *Vicia faba* anstellte.

Die Wachstumsverhältnisse positiv geotropischer Organe in der inversen Gleichgewichtslage zu untersuchen, ist ungleich schwieriger, als bei negativ geotropischen Organen, da man bisher keine völlig einwandfreie Methode kennt, um die Wurzeln in der inversen Stellung zu fixieren.

Elfving<sup>1)</sup> stellte Versuche mit Keimwurzeln von *Sinapis alba* an, bei denen er von dem schwachen negativen Heliotropismus der Wurzel<sup>2)</sup> ausging. Er suchte durch geeignete Beleuchtung die Wurzel in vertikal inverser Stellung zu erhalten, kam aber zu keinem brauchbaren Resultat.

In neuester Zeit hat H. Ricôme<sup>3)</sup> Untersuchungen an Wurzeln von *Vicia faba* veröffentlicht, die ebenfalls die Frage des Wachstums in der inversen Lage zum Gegenstande haben. Seine Versuchsmethode, die ganz kurz beschrieben werden soll, deckt sich mit dem Prinzip des Klinostaten. Ricôme brachte Wurzeln von *Vicia*-Keimen in normaler und inverser Stellung in Kulturgefäße mit verschiedenen Medien (Erde, Sand, Gelatine). Das Kulturgefäß mit den zu untersuchenden Wurzeln wurde an ein an der Zimmerdecke befestigtes Pendel angehängt und letzteres in kreisende Schwingungen versetzt. Durch die Schwingungen des Pendels und die Torsion des Pendelfadens kam das Gefäß mit den Wurzeln derart in Rotation, daß die Wurzeln sich zwar in geneigter Lage zur Lotrichtung befanden, aber dauernd um ihre Längsachse rotierten, so daß in derselben Weise, wie beim Klinostaten, eine einseitige Reizung und eine dementsprechende geotropische Krümmung verhindert sein mußte. Bei dieser Versuchsanstellung

1) Elfving, Beitrag z. Kenntnis d. physiol. Einw. d. Schw. usw., p. 17.

2) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 79. F. G. Kohl, Mechanik d. Reizkrümmungen, 1894, p. 26. Vgl. ferner Pfeffer, a. a. O., II, p. 575.

3) H. Ricôme, Sur des racines dressées de bas en haut obtenues expérimentalement. Comptes Rendus 1903, Bd. 137, p. 204.

behielten etwa drei Viertel der invers gestellten Wurzeln ihre Lage bei, die übrigen krümmten sich um und wuchsen abwärts, wie Ricôme angibt, infolge nicht allseitig gleich starker Streckung der wachsenden Partie. Die gestreckt gebliebenen Wurzeln in der Inversstellung zeigten beim Vergleich mit den normal abwärts wachsenden Wurzeln keinen Unterschied im Längenwachstum. Es schien demnach, als ob die Schwerkraft auf das Wachstum positiv geotropischer Organe in der Inversstellung keinen Einfluß ausübte. Dies widerspricht mithin dem Verhalten negativ geotropischer Organe in der Inversstellung. Der Ausfall der Ricômeschen Untersuchungen ist aber auf folgende Weise zu erklären.

Tatsächlich befanden sich die Wurzeln bei dieser Art der Versuchsanstellung überhaupt nicht in der durch genaue Inversstellung bedingten labilen Gleichgewichtslage<sup>1)</sup>, da das kreisförmig schwingende Pendel mit der Lotrichtung einen Winkel bilden mußte. Dieser Winkel näherte sich überdies jedenfalls sehr derjenigen Angriffsrichtung der Schwerkraft, unter welcher die maximale tropistische Erregung eintritt (160°). Es wurde nur in derselben Weise, wie am Klinostaten, durch die gleichmäßige Drehung der Wurzeln um ihre Längsachse jede Flanke gleich lang und gleich stark der auslösenden Wirkung der Schwerkraft ausgesetzt<sup>2)</sup> und damit unterblieb eine geotropische Krümmung, „da die tropistische Reizung von der einseitigen Wirkung des Agens abhängt“<sup>3)</sup>. „Da aber voraussichtlich auch die kürzeste einseitige Schwerkraftswirkung als Reiz empfunden wird, so wird auch bei schnellerer Klinostatedrehung die geotropische Reizung nicht wirklich aufgehoben“<sup>4)</sup>. Es lagen also gänzlich andere Bedingungen vor, als bei Wurzeln, die sich in genauer vertikaler Inversstellung befinden. Bei diesen wirkt die Schwerkraft einseitig, und zwar in umgekehrter, aber paralleler Richtung zur Längsachse des parallelotropen Organs, so daß überhaupt kein tropistischer Wachstumsreiz ausgelöst wird. Es können deshalb die Beobachtungen Ricômes nicht als beweisend angesprochen werden.

Am brauchbarsten zu Untersuchungen mit positiv geotropischen Organen erwies sich noch eine Methode, bei der die Wurzeln

1) Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan., 1895, Bd. XXVII, p. 291.

2) Es lagen also dieselben Bedingungen wie bei einem diffus angreifenden Agens vor.

3) Pfeffer, a. a. O., II. Bd., p. 566.

4) Pfeffer, a. a. O., II. Bd., p. 569, Anm. 3.

mechanisch in der Inverslage fixiert wurden. Nach einem von Simon<sup>1)</sup> beschriebenen Verfahren wurden die Wurzeln von unten in dünne Glasröhren gesteckt. Um gleiche Bedingungen herzustellen, mußten die Vergleichswurzeln in normaler Stellung in gleicher Weise in Glasröhren eingeführt werden. Die Glasröhren waren an einem Gestell befestigt, das in einem feucht gehaltenen Zylinder im Dunkeln aufgestellt wurde (bei 20° C.). Die Glasröhren waren so eng zu wählen, daß sich die Wurzeln nicht umkrümmen konnten, andererseits aber auch keiner starken Reibung ausgesetzt waren. Die Wurzeln wuchsen unter diesen Bedingungen sehr rasch und blieben im allgemeinen vier Tage vollkommen intakt. Nach dieser Zeit, die für die Versuchsanstellung vollkommen ausreichte, starben sie allmählich ab. Der tägliche Zuwachs wurde an der Außenseite der Glasröhren mit Marken notiert.

Die Versuchsmethode ist insofern nicht ganz einwandfrei, als man mit einer Wachstumshemmung infolge der Reibung der wachsenden Zone an der Wand der Glasröhre rechnen muß. Diese Reibung kommt namentlich für die invers gestellten Wurzeln in Betracht, falls diese gelegentlich aus der labilen Gleichgewichtslage herauskommen und Krümmungsversuche machen. Die Wurzeln in normaler Vertikalstellung wachsen fast ohne Reibung abwärts. Um für sie die gleichen Bedingungen zu schaffen, wurde den zu ihrer Aufnahme bestimmten Glasröhren eine schwache Neigung erteilt, so daß die Wurzeln bei dem Bestreben, sich genau senkrecht zu stellen, beim Wachstum fortgesetzt eine schwache Reibung erfuhren. Tatsächlich konnte dieser durch die Methode bedingte Fehler nur minimal sein, denn die Wurzeln in normaler Stellung glitten an der glatten, mit Wasserdampf beschlagenen Röhrenwand leicht weiter, so daß ich nie eine Anpressung der Wurzel an die Glaswand beobachten konnte; die Wurzeln in der Inversstellung wuchsen meist gerade gestreckt aufwärts, so daß die Wurzelspitze die Röhrenwand nicht berührte. Außerdem wurde die genaue Vertikallage mehrere Male am Tage kontrolliert. Bei Beachtung dieser Kautelen und im Hinblick auf die Versuchsergebnisse bei negativ geotropischen Organen kann man die Resultate dieser Untersuchungen wohl als brauchbar gelten lassen. Ich gehe nunmehr zu den Versuchen selbst über.

Wegen ihrer gleichmäßigen Dicke in allen Zonen erwiesen sich die Wurzeln von *Zea Mays* zu den Versuchen am geeignetsten.

1) S. Simon, Jahrb. f. wiss. Botan., 1904, Bd. XL, p. 126.

Man kann die Glasröhren sehr eng wählen, ohne daß der basale Teil der Wurzel sich an die Röhrenwand anpreßt. Auch die Wurzeln von *Lupinus albus* waren zu den Versuchen brauchbar. Am wenigsten geeignet waren *Vicia faba*-Wurzeln. Da sie sich von der Basis nach der Spitze stark verjüngen, mußte ich ziemlich weite Glasröhren verwenden. Der Erfolg war, daß sich die Wurzelspitze, die viel Spielraum hatte und infolgedessen nutieren konnte, aus der Vertikallage abkrümmte. Wo dies der Fall war (auch bei Maiswurzeln kamen einige solche Fälle vor), kam es nie zu einer Wachstumshemmung, die ich bei den gestreckt gebliebenen Wurzeln durchgängig beobachten konnte. Verläßt die Wurzelspitze ihre Lage parallel zur Lotrichtung, so wird sie sofort einseitig gereizt. Die daraus resultierende tropistische Wachstumsbewegung kann aber zu keiner vollständigen Umkrümmung führen, da die Wurzel zwangsweise in der Röhre gerade weiterwachsen muß. Es kommt infolgedessen ein beschleunigtes Längenwachstum zustande, so daß die Vergleichswurzeln in der Länge erreicht oder überholt werden.

Da bei den Wurzeln ausschließlich die Wurzelspitze das reizperzipierende Organ ist, so unterbleibt bei einer Lagenänderung derselben sofort die in der labilen Gleichgewichtslage eintretende Hemmung des Längenwachstums. Dieses Verhalten ist um so verständlicher, als bei einem Sproß schon die Umkrümmung eines Teils der reizperzipierenden Zone genügt, um eine Wachstumsbeschleunigung in der ganzen wachsenden Zone einzuleiten.

Für die Ergebnisse der angestellten Versuchsreihen mit Maiswurzeln mag folgende Tabelle als Beleg dienen.

Tabelle XX. *Zea Mays*.

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.		VIII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	24	25	38	40	38	38	35	35	50	50	30	30	28	30	55	55
2.	42	40	73	61	60	54	65	55	76	57	47	37	48	38	82	71
3.	57	48	89	71	80	57	79	70	102	80	65	43	72	43	115	91
4.	78	50	102	79	87	57	98	78	121	80	78	44	72	43	117	91

Tag	IX.		X.		XI.		XII.		XIII.		XIV.		XV.		XVI.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1	30	30	20	20	33	31	22	22	16	18	12	13	20	20	18	18
2.	51	37	41	36	72	61	64	57	58	43	43	36	49	39	49	41
3.	69	47	64	53	82	67	75	79	74	50	60	39	61	40	78	55
4.	69	47	77	53	102	72	109	105	99	50	71	42	67	40	91	64

Bei den hier angeführten Versuchspaaren hatten sich die Wurzeln in der Inversstellung vollkommen gerade erhalten. Sie erschienen durchgängig gehemmt im Vergleich mit den normal wachsenden Wurzeln. Der durchschnittliche Hemmungswert betrug 29%. Im Laufe dieser Untersuchungen konnte ich verschiedene Wurzeln beobachten, deren Spitze sich meist während der Nacht, wenn in der Kontrolle eine größere Pause eintrat, um 15—20° von der Lotrichtung entfernte, ohne daß sich die Wurzelspitze in der engen Röhre ganz umkrümmen konnte; bei diesen trat dann immer die vorerwähnte Wachstumsbeschleunigung ein.

Eine weitere Tabelle soll die Versuchsergebnisse mit Lupinenwurzeln illustrieren.

Tabelle XXI. *Lupinus albus*.

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.		VIII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	20	20	20	20	21	22	19	20	28	28	25	25	25	22	26	25
2.	35	35	42	34	42	32	46	39	52	40	45	34	47	37	45	41
3.	55	50	45	39	45	32	51	41	60	41	51	36	59	39	55	43
4.	63	50	45	44	49	32	54	42	64	—	51	36	61	39	56	44
5.	69	50	—	—	51	—	54	—	64	—	—	—	—	—	57	45

Tag	IX.		X.		XI.		XII.		XIII.		XIV.		XV.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	24	23	20	20	21	23	27	27	26	25	27	27	20	20
2.	48	35	42	33	39	39	45	39	50	39	49	43	40	33
3.	59	39	49	43	50	48	53	42	59	45	61	48	48	43
4.	60	42	49	45	52	49	54	42	59	45	63	50	50	43
5.	60	42	—	—	52	49	54	—	—	—	63	50	—	—

Die Außenbedingungen waren bei dieser Versuchsreihe dieselben, wie bei den Maiswurzeln. Die Wachstumstätigkeit der Wurzeln war aber weniger lebhaft. Auch die Hemmung in der Inversstellung erreichte keinen so hohen Wert, war aber immerhin recht beträchtlich; sie betrug 20%.

Zum Schlusse mag noch eine Versuchsreihe mit Wurzeln von *Vicia faba* folgen:

Tabelle XXII. *Vicia faba*.

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	13	13	13	13	34	35	38	37	38	38	16	16	25	25
2.	33	36	28	21	56	47	50	55	49	56	25	30	44	38
3.	52	58	45	21	79	61	63	76	60	80	37	46	67	52
4.	—	63	—	—	82	61	63	82	60	85	37	46	68	52

Die Tabelle bestätigt, was schon früher über die Unbrauchbarkeit der *Faba*-Wurzeln für unsere Zwecke gesagt wurde. Die Wurzeln nehmen von der Spitze nach der Basis sehr rasch an Stärke zu und bedingen infolgedessen die Verwendung weiter Glasröhren. In diesen konnte aber der dünne Spitzenteil Nutationsbewegungen ausführen, erfuhr dabei eine tropistische Reizung und krümmte sich daher um. Bei vier von sieben inversgestellten Wurzeln (I, IV, V, VI) trat dies ein, und die Folge davon war, wie die Tabelle lehrt, eine Wachstumsbeschleunigung. Die drei übrigen Wurzeln, die ihre vertikale Inversstellung beibehielten, zeigen wieder im Vergleich mit den Kontrollpflanzen eine deutliche Wachstumshemmung; sie betrug 32 %. Die Wurzeln dagegen, deren Spitze sich umgekrümmt hatte, überholten die Vergleichsexemplare um 23 %. Die vorliegenden Wachstumstabellen zeigen, daß bei positiv geotropischen Organen bei Überführung in die vertikale Inverslage ebenso eine Hemmung des Längenwachstums eintritt, wie bei negativ geotropischen Organen. Daß bei einer Wegkrümmung der Wurzelspitze, das heißt des alleinigen Sitzes der Reizperzeption, von der Lotrichtung die Hemmung im Längenwachstum unterbleibt, ist ganz natürlich.

Schließlich ist noch anzuführen, daß Versuche mit Seitenwurzeln zweiter Ordnung von Weidenstecklingen ergebnislos verliefen. Das Wachstum solcher Seitenwurzeln zweiter Ordnung, denen im allgemeinen auch keine merkliche geotropische Sensibilität zukommt<sup>1)</sup>, wurde bei Wasserkulturen und bei Erdekulturen hinter einer Glaswand beobachtet. Sie entspringen nahezu senkrecht auf der Mutterwurzel und wachsen nach allen Seiten, ohne daß bei ihrer verschiedenen Lage zur Lotrichtung eine Beeinflussung des Längenwachstums durch die Schwerkraft zu bemerken wäre. Ihr Wachstum wird vielmehr durch innere Ursachen bestimmt, die in erster Linie auch die Entstehung der Seitenwurzeln auf der Konvexseite gekrümmter Seitenwurzeln erster Ordnung bedingen<sup>2)</sup>. Ebenso indifferent verhielten sich Wurzeln zweiter Ordnung von *Pistia* und *Pontederia*.

---

Das Ergebnis der vorliegenden Untersuchungen ist, nochmals kurz zusammengefaßt, folgendes:

1) Sachs, Arbeiten d. Botan. Instituts in Würzburg, 1874, Bd. 1, p. 631. Pfeffer, a. a. O., II. Bd., p. 563.

2) Noll, Landwirtschaftl. Jahrbücher 1900, Bd. 29, p. 422.

Es bestätigt sich ganz allgemein die von den früheren Autoren ausgesprochene Behauptung, daß die Überführung geotropischer Organe in die inverse Vertikallage eine Hemmung des Längenwachstums zur Folge hat. In der Horizontallage am Klinostaten tritt dagegen nach Fr. Schwarz und Elfving, sowie nach eigenen Beobachtungen an Gramineenkeimpflanzen, keine Änderung der Wachstumsschnelligkeit gegenüber normalstehenden Organen ein.

Im einzelnen bestätigen die Tatsache einer Wachstumshemmung in der Inversstellung die Untersuchungen mit Schimmelpilzen, spezieller mit *Phycomyces nitens*, die eine Wiederholung der Elfving'schen Versuche sind.

Bei diesen konnte auch eine schon von Elfving beobachtete Nachwirkung der Schwerkraft festgestellt werden, die sich in zweierlei Weise äußert:

Einmal macht sich bei einstündiger Umkehrperiode die aus der Reizstimmung in der Inverslage resultierende Wachstumshemmung erst in der folgenden oder den folgenden Stunden geltend, also nach Rückführung in die Normalstellung.

Außerdem führt nach mehrstündiger Inversstellung eine Nachwirkung anscheinend zu einer beschleunigten Wachstumsbeendigung des Sporangiumträgers.

Neu hinzugekommen sind als Bestätigung der oben ausgesprochenen Tatsache die Ergebnisse mit negativ geotropischen Sprossen monokotyle und dikotyle Keimpflanzen.

Bei diesen war außerdem das Auftreten von Wachstumskorrelationen zu verzeichnen, sofern der Gipfelteil des Sprosses die inverse Gleichgewichtslage verließ und sich infolge negativ geotropischer Aufkrümmung der Normallage näherte. Die hierdurch ausgelöste korrelative Wachstumsbeschleunigung führte zu einem Ausgleich der vorausgehenden Wachstumshemmung. Diese Korrelationen zeigen große Ähnlichkeit mit den von Raciborski beobachteten Wachstumsverhältnissen bei hängenden Langtrieben tropischer Lianen.

In weitem Umfang konnten Wachstumskorrelationen auch bei Untersuchungen an Trauerbäumen beobachtet werden, die im Anschluß an Vöchting ausgeführt wurden. Bei den hängenden Zweigen dieser Bäume bewirkt die Schwerkraft nicht nur eine Hemmung des Längenwachstums, sondern bestimmt auch die Ursprungsstelle neuer Langtriebe am Mutterzweige. Die ver-

schieden stark ausgeprägte Polarität in Kombination mit der Schwerkraft führt zur Entstehung aller möglichen Übergangsformen zwischen typischer Trauerform und dem normalen Habitus aufrecht wachsender Bäume.

Versuche mit Hauptwurzeln verschiedener Keimpflanzen ergaben eine Hemmung des Längenwachstums bei inverser Aufstellung, so daß also das Eintreten dieser Hemmung nicht nur für negativ geotropische Organe gilt, sondern ganz allgemein für parallelotrope Organe ausgesprochen werden kann.

Die einzige, bisher beobachtete Ausnahme von diesem Verhalten parallelotroper Organe bei inverser Aufstellung macht der Grasknoten, dessen Längenwachstum in normaler Vertikalstellung nach einer bestimmten Zeit erlischt, beim Horizontallegen aber wieder einseitig, am Klinostaten (sowohl bei paralleler, wie senkrechter Stellung zur horizontalen Klinostatenachse) allseitig gleichmäßig angeregt wird und lange Zeit anhalten kann. Während dieser erneuten Wachstumstätigkeit ist der Grasknoten am Klinostaten bei senkrechter Stellung zur horizontalen Achse und bei einseitiger Beleuchtung imstande, heliotropische Krümmungen auszuführen<sup>1)</sup>.

---

Die diesen Ausführungen zugrunde liegenden Versuche wurden vom Sommer 1902 bis Sommer 1903 im Botanischen Institut und Garten der Universität Leipzig ausgeführt. Ich kann nicht unterlassen, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Pfeffer, für die stete Anregung und wohlwollende Unterstützung, der ich mich während meiner Arbeiten erfreuen durfte, meinen aufrichtigsten, tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Leipzig, Juni 1904.

---

1) Pfeffer, a. a. O., Bd. II, p. 651.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Hering Georg

Artikel/Article: [Untersuchungen über das Wachstum inversgestellter Pflanzenorgane. 499-562](#)