

Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang.

Teil I.¹⁾ Die geotropische Empfindlichkeit der Pflanzen.

Von

Hans Fitting.

Mit 7 Textfiguren.

Einleitung.

Seit den grundlegenden Versuchen von Knight hat die Lehre vom Geotropismus niemals aufgehört, die Botaniker aufs lebhafteste zu beschäftigen. Zunächst waren es natürlich die geotropischen Reaktionsarten der verschiedenen Pflanzenorgane und ihre Mechanik, die die Aufmerksamkeit auf sich lenkten. Nachdem sich jedoch die Erkenntnis Bahn gebrochen hatte, daß diese Bewegungserscheinungen Reizvorgänge sind, wandte sich die Forschung in neuerer Zeit mehr der Zergliederung des geotropischen Reizvorganges in seine Teilprozesse zu, der Untersuchung dieser Teilprozesse und ihrer Beziehungen zueinander. Der Sitz des geotropischen Perzeptionsvermögens, die Abhängigkeit der Reizperzeption von der Intensität und von der Richtung der Reizkraft sowie von der Zeit ihrer Einwirkung, die Vorgänge bei der Reizperzeption, die Reizschwelle, die Beziehungen zwischen Erregung und Reizdauer, die Art und Weise der Gravitationswirkung auf das sensible Plasma, diese und noch manche andere wichtige Probleme sind, freilich ohne daß der Umfang der experimentellen Grundlagen und die kritische Durcharbeitung der Methoden immer ausreichend gewesen wären, im letzten Jahrzehnte in Angriff genommen worden. Gleichwohl bestehen in unseren Kenntnissen der geotropischen Reizerscheinungen noch eine Anzahl großer Lücken, über die man sich bisher mehr mit Mutmaßungen als durch exakte Beobachtungen

1) Der zweite Teil folgt im nächsten Hefte dieses Bandes.

hinwegzuhelfen suchte. Sie machten sich in jüngster Zeit besonders fühlbar, als man begann, Hypothesen über den geotropischen Perzeptionsvorgang vorzutragen. Es schien mir also der Zeitpunkt nicht schlecht gewählt, durch möglichst exakte und vorurteilsfreie Versuche unsere Kenntnisse zu vervollständigen.

Zwei Jahre lang haben mich die Untersuchungen, über deren Ergebnisse auf den folgenden Blättern berichtet werden soll, fast ohne jede Unterbrechung beschäftigt. Und doch mußte ich mir in der Auswahl der Probleme, die sich in immer größerer Zahl einstellten, große Beschränkung auferlegen. Denn ich war mir wohl bewußt, daß nur eine möglichst intensive Behandlung in experimenteller und theoretischer Hinsicht einen Fortschritt auf dem Gebiete des Geotropismus herbeiführen könnte. Deshalb wird man in meiner Arbeit manche Probleme nicht behandelt finden, über die man wohl Untersuchungen zu haben wünschte und die ich selbst gerne verfolgt hätte, ehe ich zur Veröffentlichung meiner Beobachtungen schritt. Die wachsende Zahl meiner Versuche und Ergebnisse zwang mich aber, vorläufig einmal einen Abschluß zu machen, um den so wie so schon großen Umfang meiner Arbeit nicht über Gebühr zu vergrößern. Auch bei den behandelten Problemen wurde dies nur dadurch möglich, daß ich mich darauf beschränkt habe, die allerwichtigsten und zu einer Beurteilung meiner Ergebnisse notwendigen Versuche mitzuteilen.

Ich wäre nicht in der Lage gewesen, diese Untersuchungen in der Weise, wie es geschehen ist, durchzuführen, wenn mir nicht der Direktor des botanischen Institutes in Tübingen in liberalster Weise die Geldmittel des Laboratoriums zur Verfügung gestellt hätte. Ich möchte auch an dieser Stelle Herrn Professor Dr. v. Vöchting für sein Entgegenkommen meinen aufrichtigsten Dank aussprechen.

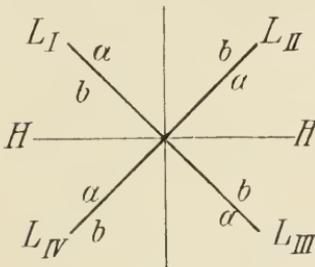
Den Ausgang für meine Untersuchungen bildeten folgende Überlegungen und Versuche.

Während früher, vor allem in Anschluß an die Arbeiten von Sachs, ganz allgemein angenommen wurde, daß für die positiv- und die negativ-geotropischen orthotropen Pflanzenteile die Horizontale die optimale Reizlage sei, hat bekanntlich Czapek (895, p. 283 ff.) den Nachweis zu erbringen gesucht, daß die optimale Reizlage nicht diejenige Lage sei, die einen Winkel von 90° , sondern diejenige, die einen solchen von 135° mit der Ruhelage bildet. Ist diese

Regel richtig — und sie ist, wie wir noch sehen werden, von verschiedenen Seiten durch z. T. ausgedehnte Versuchsreihen bestätigt worden —, so ergibt sich daraus eine interessante Folgerung, die bisher nicht gezogen worden ist. Es wäre dann nämlich möglich, ja wahrscheinlich, daß der Ausgleich der Reizkrümmungen, der an gekrümmten Organen bei der meist üblichen Rotation am Klinostaten: Längsachse des Kulturgefäßes parallel zu der horizontalen Klinostatenachse eintritt, nicht auf Rektipetalität oder Autotropismus beruht, wie man bisher annahm, sondern auf Geotropismus, falls bei den gebräuchlichen Umdrehungsgeschwindigkeiten der Achse überhaupt eine Geoperzeption erfolgt, was bisher nicht als exakt bewiesen erachtet wird. Befestigen wir z. B. einen Keimling, der sich zuvor infolge einer geotropischen oder heliotropischen usw. Reizung um 45° gekrümmt hatte, in der angegebenen Weise am Klinostaten, so werden die durch die Krümmung aus der ursprünglichen Wuchsrichtung des Keimlings abgelenkten Teile der Sproßachse den Mantel eines Kegels beschreiben, dessen Achse horizontale Richtung hat und dessen Seitenlinien Winkel von 45° mit der Achse bilden. Diese Rotation im Kegelmantel bringt es mit sich, daß sich die gekrümmten Sproßteile zweimal durch die Horizontale, einmal durch die Lage 45° oberhalb und einmal durch die Lage 45° unterhalb der Horizontalen bewegen. Sind nun die einander entgegen gerichteten Impulse in diesen beiden Lagen so wenig voneinander verschieden, daß sie sich aufheben oder in gleicher Weise entgegen arbeiten? Das muß man von dem Augenblick an bezweifeln, wo der Nachweis erbracht ist, daß die optimale Reizlage nicht die Horizontale ist, sondern, wie Czapek es will, eine Stellung, die mit der normalen Ruhelage einen Winkel von 135° bildet.

So wichtig eine experimentelle Prüfung dieses Zweifels auch sein würde, so wenig vermöchte er doch, falls er berechtigt wäre, in Frage zu stellen, daß der Autotropismus allein die Ausgleichung von Reizkrümmungen am Klinostaten bewirken kann. Die Rektipetalität würde, ungetrübt von allen geotropischen Einflüssen, doch immer noch, abgesehen von anderen, in jenen Versuchen ganz allein zu Tage treten, bei denen man die gekrümmten Objekte in einer zur horizontalen Klinostatenachse senkrechten Ebene so rotieren läßt, daß die Krümmungsebene mit der Rotationsebene zusammenfällt. Das läßt sich leicht einsehen. Erstens nämlich werden bei der Rotation im Kegelmantel alle Seiten des Organs gereizt, bei

der nunmehrigen Art der Rotation aber überhaupt nur zwei, und zwar einander genau gegenüber liegende, und zweitens kommen bei der Rotation im Kegelmantel alle geotropisch ungleichwertigen Stellungen nur zweimal vor, aber bei Rotation in der zur Klinostatenachse senkrechten Ebene viermal. Die Folgen davon lassen sich aus der nebenstehenden Figur, die das Organ innerhalb seiner senkrechten Rotationsebene wiedergeben soll, leicht ersehen. In der Lage L_{IV} wird der Sproß von der Seite b ebenso stark gereizt, wie in der Lage L_{III} von der Gegenseite a ; dasselbe gilt für die Lagen L_I und L_{II} . Da also immer auf je zwei Gegenseiten gleich starke



Figur 1.

Impulse erteilt werden, so kann es zu einer geotropischen Krümmung niemals kommen. Ganz gleichgültig ist es natürlich, ob der Sproß, wie in der Figur, gerade ist oder wie in unserem Klinostatenversuche gekrümmt. Nur darauf möchte ich noch hinweisen, daß auch bei dieser Art von Rotation sich eine Ungleichheit in der Schwerewirkung geltend machen kann, obgleich es wegen

der Gleichheit der gegenseitigen Impulse zu keiner geotropischen Krümmung kommt: wenn nämlich die Lage 45° unterhalb der Horizontalen die optimale ist, so sind die gegenseitig gleichen Impulse unterhalb der Horizontalen H stärker als oberhalb von ihr.

Kann also auch über die Beteiligung der Rektipetalität an dem Ausgleich der Reizkrümmungen am Klinostaten gar kein Zweifel bestehen, so bleibt doch die Frage unentschieden, ob es in unserem Ausgangsversuch, der ja meist zum Nachweis des Autotropismus verwendet wird, tatsächlich der Autotropismus allein ist, der den Ausgleich herbeiführt oder ob nicht auch geotropische Einflüsse dabei von Bedeutung sein können. Diese Frage läßt sich nun in sehr einfacher Weise entscheiden. Befestigen wir nämlich ungekrümmte Keimlinge so an der horizontalen, rotierenden Klinostatenachse, daß sie einen Winkel von 45° mit ihr bilden, so werden die Keimlinge Kegelmantel bei der Rotation beschreiben und es werden auf den Gegenseiten entgegengesetzt ungleiche Impulse erfolgen, falls eben Czapeks Angaben über die optimale Reizlage einwandfrei sind. Die Wirksamkeit des Autotropismus ist bei dieser Versuchsanordnung natürlich ganz ausgeschlossen. Solche Versuche habe ich nun in großer Zahl zunächst mit sehr verschiedenen

Keimlingen und mit einer Umdrehungsgeschwindigkeit der Achse von 26 Minuten ausgeführt. Ich werde auf sie später zurückkommen. In sämtlichen Versuchen blieben übereinstimmend alle Keimlinge völlig gerade, auch dann, wenn die Versuche tagelang fortgesetzt wurden.

Bei der Deutung dieses Ergebnisses sind nun folgende Möglichkeiten zu berücksichtigen:

entweder hat Czapek in irgend einer Weise Unrecht, wenn er aus seinen Versuchen folgert, daß nicht die Horizontale die optimale Reizlage sei, sondern eine Stellung, die einen Winkel von 135° mit der Ruhelage bildet,

oder haben Sachs und seine Anhänger, namentlich Noll, Unrecht mit der Annahme, daß am Klinostaten eine Geoperzeption stattfindet.

Eine exakte Entscheidung zwischen diesen Möglichkeiten schien mir nicht unwichtig. Es lag zunächst nahe, dazu die Methode der intermittierenden Reizung durch die Konstruktion eines möglichst vielseitigen Apparates nutzbar zu machen. Nachdem ich dies getan hatte, gelang es mir für meine weiteren Versuche eine neue Methode ausfindig zu machen, die eine exakte Entscheidung einer ganzen Anzahl noch durchaus strittiger Fragen auf dem Gebiete des Geotropismus in denkbar einfachster Weise ermöglicht.

Abschnitt I.

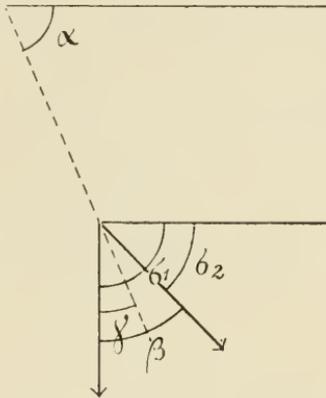
Untersuchungsmethoden.

A. Eine neue Methode der Klinostatendrehung.

Im Laufe meiner Untersuchungen entstand die Frage, ob es nicht möglich sein würde, am gleichmäßig rotierenden Klinostaten zwei Stellungen miteinander zu kombinieren, die nicht, wie die Lagen $+45^{\circ}$ und -45° , gleiche Winkel mit der Horizontalen bilden, sondern ungleiche; also etwa die Horizontale mit der Lage -45° . Diese Aufgabe ist so einfach, daß man sich fast wundern muß, daß meine Methode nicht längst zur Lösung strittiger geotropischer Probleme herangezogen worden ist.

Eine Kombination von zwei beliebigen Stellungen bei der Rotation am gewöhnlichen Klinostaten ist, bei der Natur der Rotation, ohne Anwendung von Hilfsapparaten nur dadurch möglich,

daß man die beiden gewünschten Stellungen in den Mantel eines Rotationskegels einfügt, wie ich es ja auch bei der Kombination der Lagen 45° oberhalb und unterhalb der Horizontalen getan hatte. Durch die Achse dieses Kegelmantels legen wir zwei Durchschnittsebenen, einmal die vertikale, sodann die auf ihr senkrecht stehende und bezeichnen die durch die Schnitte dieser Ebenen mit dem Kegelmantel gebildeten Seitenlinien des Kegels als die Hauptseitenlinien. Die unteren und oberen, in der vertikalen Durchschnittsebene gelegenen Hauptseitenlinien müssen natürlich, wie leicht einzusehen, in ihrer Richtung den Winkeln entsprechen, welche die gewünschten Stellungen mit der Horizontalen bilden. Die Achse des Kegels ist durch die Halbierungslinie des Winkels gegeben, welchen die obere und die untere Hauptseitenlinie mit-



Figur 2.

einander einschließen. Der Kegelmantel entsteht durch Rotation der beiden Hauptseitenlinien um diese Achse oder um ihre Verlängerung jenseits des Schnittpunktes dieser Linien (vgl. Fig. 2). Aus diesen Überlegungen geht aber hervor, daß man eine gegen die Horizontale geneigte Rotationsachse wählen und an dieser die Pflanze unter einem Winkel geneigt befestigen muß, wenn man bei der Rotation zwei Stellungen kombinieren will, die ungleiche Winkel mit der Horizontalen bilden. Auch läßt sich sofort angeben, um wieviel Grade

man die Achse heben oder senken muß. Bezeichnen wir mit α den gesuchten Neigungswinkel der Achse mit der Horizontalen, mit σ_1 den Winkel, den die am meisten gegen die Horizontale geneigte Hauptseitenlinie mit der Horizontalen bildet, mit σ_2 den entsprechenden Winkel der weniger geneigten Hauptseitenlinie mit der Horizontalen, mit γ den Winkel, den die Kegelachse mit den gewünschten Hauptseitenlinien bildet, und mit β den Winkel, den diese beiden Hauptseitenlinien miteinander einschließen, so gelten nach bekannten mathematischen Lehrsätzen folgende Gleichungen:

$$\alpha = \sigma_1 - \gamma,$$

$$\gamma = \frac{\beta}{2},$$

$$\beta = \sigma_1 - \sigma_2.$$

Aus ihnen folgt

$$\alpha = \frac{\sigma_1 + \sigma_2}{2}.$$

Diese Gleichung gilt für alle denkbaren Fälle, vorausgesetzt, daß man die Vorzeichen von σ_1 und σ_2 verschieden nimmt, wenn die eine der gewünschten Stellungen oberhalb der Horizontalen, die andere aber unterhalb von ihr liegen soll. Ich bezeichne also alle Winkel oberhalb der Horizontalen mit +, alle unterhalb von ihr mit —.

Für unser in Fig. 2 gewähltes Beispiel mit der Kombination der Stellungen: 45° nach abwärts, die Senkrechte nach abwärts, beträgt also der Winkel der Klinostatenachse mit dem Horizonte $-67,5^\circ$.

Nach den bisherigen Erörterungen ergibt sich für den Gebrauch folgende Anweisung:

Will man bei der Rotation am Klinostaten zwei ganz beliebige Stellungen miteinander kombinieren, so senke man oder hebe man die Klinostatenachse um einen Winkel gegen die Horizontale, der gleich ist der halben Summe derjenigen Winkel, welche die gewünschten Lagen mit der Horizontalen bilden. Winkel, die von der Horizontalen nach oben abweichen, sind mit +, die nach unten abweichenden mit — in Rechnung zu ziehen. Alsdann bringe man die Längsachsen der Versuchspflanzen in die Richtung der einen gewünschten Lage und befestige sie in dieser Richtung, also um einen bestimmten Winkel gegen die Klinostatenachse geneigt, an dieser Achse. Bei der Rotation werden alsdann die beiden gewünschten Stellungen kombiniert sein. —

Um eine möglichst gleichmäßige Rotation zu gewährleisten, ist es wünschenswert, daß bei diesen Versuchen wie auch sonst die Klinostatenachse mit dem Klinostatendeckel möglichst einen rechten Winkel bildet. Dies ist bei der Neigung über die Horizontale am Pfefferschen Klinostaten, der sich bei meinen sämtlichen Versuchen stets ausgezeichnet bewährte, leicht dadurch zu erreichen, daß man dem Deckel selbst eine geneigte Lage gibt, bei der Neigung nach abwärts beim bisherigen Modell aber nur dadurch, daß man den ganzen Klinostaten schräg aufstellt, da die Führungsschienen es nur gestatten, den Deckel um 90° aufzuklappen. Doch wird Herr Mechaniker Albrecht in Tübingen, der ja bekanntlich

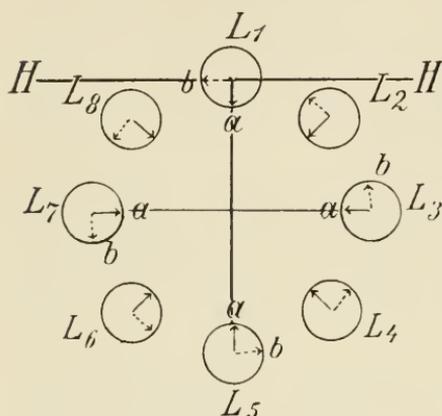
die Pfefferschen Klinostaten anfertigt, auf meine Anregung hin bei allen künftig bestellten Klinostaten die Führungsschienen des Deckels wenigstens so weit verlängern, daß man bei einer Senkung der Achse um $22-23^{\circ}$ unter die Horizontale den Deckel senkrecht zur Achse feststellen kann, ohne dabei den ganzen Apparat neigen zu müssen. Beim alten Modell, das in diesem Falle selbst schräg gestellt werden muß, ist es durchaus nötig, den Boden mit Gewichten entsprechend zu beschweren. Das Gestell mit den Friktionsrollen, auf denen die Rotationsachse ruht, habe ich bei allen meinen Versuchen mit starkem Draht auf dem Ringe eines Eisenstativs befestigt. Durch Verstellung des Ringes am Stative kann den Rollen die jedesmal gewünschte Höhe schnell gegeben werden. Die Neigung der Klinostatenachse läßt sich mit Senkblei und Transporteur mit sehr großer Genauigkeit bestimmen und durch Hebung oder Senkung der Friktionsrollen um sehr kleine Beträge verändern. Zur Befestigung der Töpfe verwendete ich gewöhnlich nicht den sonst meist vorgezogenen dreiarmligen Topfhalter, sondern den ringförmigen, in dem der Topf durch drei Schrauben auch in Schräglage verhältnismäßig am leichtesten festgeschraubt werden kann. Schwierigkeiten, die dabei gleichwohl gelegentlich vorkommen, wären leicht dadurch zu vermeiden, daß man am Halter unter dem Ring zwei Scharniergelenke anbrächte, die sich durch Schrauben feststellen ließen. Man brauchte dann nur den Topf senkrecht zur Ringebene festzuschrauben und dem Ring durch Drehung in den Scharniergelenken eine entsprechende Neigung zu geben. Doch habe ich von einem solchen Halter Abstand genommen. Genaueste Zentrierung ist bei diesen wie bei allen Klinostatenversuchen erstes Erfordernis. Um die Zentrierung vorzunehmen, wurde die Klinostatenachse, die zunächst, um das Kulturgefäß an ihr genau in der gewünschten Lage befestigen zu können, in die vorher berechnete Schräglage gebracht worden war, in horizontale Richtung eingestellt und gelockert; dann wurde in der sonst üblichen Weise verfahren. Eine einfache Überlegung lehrt, daß ein an der Horizontalachse zentrierter Topf auch an der geneigten Achse zentriert bleibt. Bei besonders lang dauernden Versuchen habe ich natürlich in Zwischenräumen von einigen Stunden die Zentrierung entsprechend nachgeprüft.

Da bei allen diesen und anderen Versuchen die Kulturgefäße in eine unter die Horizontale nach abwärts geneigte Lage kommen, so ist es dringend nötig, Vorkehrungen zu treffen, daß die Erde

mit den Versuchspflanzen nicht herausfällt. Ich fand es bei weitem am zweckmäßigsten, die Erde am oberen Topfrande in Form einer kreisförmigen Rinne herauszuheben und diese Rinne mit einem frisch bereiteten Gipsbrei auszufüllen. Ist der Gips erhärtet, so ist er so fest mit der Topfwand verbacken, daß die Erde nicht mehr herausfallen kann. Wurde mit abgeschnittenen Sprossen gearbeitet, so verwendete ich Töpfe, in denen eine Anzahl kleiner Reagensgläschen mit Gips in Sand eingegossen war. Die Gläschen wurden mit Wasser gefüllt und die Sprosse in ihnen mit einem Wattepfropf gut befestigt. Für Versuche mit Wurzeln ist es nicht empfehlenswert, den Glaszylinder zu benutzen, der dem Pfefferschen Klinostaten beigegeben wird, weil man die Objekte ja schräg an der Achse befestigen muß. Ich habe mit gutem Erfolg ein zylindrisches Präparatenglas von 10 cm Höhe und 6 cm Weite verwendet, das ich mit Gips in einem Blumentopf befestigt hatte. Das Gefäß wurde mit Fließpapier ausgekleidet und mit einem Korkstopfen verschlossen, der mit einem Luftloch versehen war; die Keimlinge schließlich wurden mit Nadeln an dem Korke befestigt. —

Es ist nun vor allen Dingen zu erwägen, in welche Bedingungen die Objekte in ihren verschiedenen Lagen der Schwerkraft gegenüber gebracht werden, wenn man sie am Klinostaten mit geneigter Achse und in einem Kegelmantel rotieren läßt. Wir legen wieder durch die Achse des Kegels, dessen Mantel von den Versuchsobjekten bei der Rotation beschrieben wird, die vertikale und die auf ihr senkrechte Durchschnittsebene. Die obere und die untere Hauptseitenlinie (vgl. p. 226) entsprechen in ihren Richtungen zum Horizonte den kombinierten Stellungen. Die Versuchsobjekte werden beim Durchgange durch diese beiden Linien von genau entgegengesetzten Seiten durch die Schwerkraft gereizt. Das gleiche gilt auch für den Durchgang durch die beiden seitlichen Hauptseitenlinien, nur mit dem Unterschiede, daß in letzterem Falle der Reiz in einer Richtung am Organ angreift, die am Organquerschnitt um 90° gegenüber der Reizrichtung in der unteren oder oberen Hauptseitenlinie verschoben ist. Man vergleiche dazu Fig. 3, in der die Grundfläche des Kegels in Flächenansicht dargestellt ist. H sei die Horizontale, durch den Pfeil a sei die Richtung, in der das Organ in der Lage L_1 gereizt wird, angegeben, durch den Pfeil b diejenige, in der die Reizung in der Lage L_7 — einer der seitlichen Hauptseitenlinien — erfolgt. Aus der Figur

ist zu ersehen, daß das Versuchsobjekt bei der Rotation von der Lage L_7 in die Lage L_1 nacheinander in sämtlichen Richtungen gereizt wird, die zwischen den Pfeilen b und a liegen, und daß es bei der Rotation im entgegengesetzten Quadranten von L_3 nach L_5 nacheinander in den dazu genau entgegengesetzten Richtungen gereizt wird. Ähnliches gilt für die beiden anderen Quadranten. Daraus geht aber hervor, daß bei der Bewegung von der einen seitlichen Hauptlinie über die obere nach der anderen seitlichen



Figur 3.

Hauptlinie sämtliche Punkte der einen Peripheriehälfte des Organs nacheinander durch die Reizrichtung hindurchgehen, bei der Bewegung von dieser zur ersten seitlichen Hauptlinie zurück die sämtlichen zugeordnet entgegengesetzten Punkte der anderen Peripheriehälfte.

Findet nun am Klinostaten eine Geoperzeption statt und können sich die geotropischen Impulse so summieren, daß schließlich eine geotropische Reaktion eintritt, so leuchtet ein, daß bei der Rotation an der schrägen Klinostatenachse mit geneigtem Objekt nur diejenigen entgegengerichteten Impulse sich ganz gleichmäßig entgegenarbeiten können, die das Versuchsobjekt an den beiden seitlichen Hauptlinien, L_3 und L_7 , treffen. Alle anderen entgegengerichteten Reizungen werden aber umso weniger gleich sein und sich deshalb umso weniger gleichmäßig entgegenarbeiten können, je mehr sich die Versuchspflanze aus diesen Lagen nach der oberen und unteren Hauptlinie hin entfernt und je verschiedener außerdem die Winkel sind, welche die obere und die untere Hauptlinie mit der optimalen geotropischen Reizlage bilden. Da nun die entgegengerichteten ungleichen Reizungen sich, wie ich gezeigt habe, je auf eine Peripheriehälfte des Objektes erstrecken, so wird unter den gemachten Voraussetzungen eine geotropische Krümmung möglich sein.

Es erscheint mir zweckmäßig, zunächst einmal rein theoretisch zu erörtern, welchen Gleichgewichtslagen sich das Objekt bei einer solchen Krümmung nähern würde. Es ist dabei Rücksicht zu

nehmen auf den Winkel, unter dem die Klinostatenachse gegen den Horizont geneigt wird, auf die geotropischen Eigenschaften der Versuchspflanzen und schließlich auf die optimale Reizlage. Es sollen hier nur positiv und negativ geotropische Organe betrachtet werden. Vor allem wird es wichtig sein, festzustellen, welchen Einfluß es auf die Gleichgewichtslage hätte, wenn die optimale Reizlage nicht die Horizontale wäre, sondern wenn sie einen Winkel mit dem Horizonte bilden würde. Ich will bei dieser theoretischen Betrachtung der Gleichgewichtslagen die Annahme machen, daß der geotropische Effekt am Klinostaten ganz allein zur Geltung kommt, also die autotropischen Gegenwirkungen hier nicht berücksichtigen, die bei der Beurteilung der Versuchsergebnisse aber selbstverständlich nicht außer acht gelassen werden dürfen.

Ist die Horizontale die optimale Reizlage, so lehrt eine einfache Überlegung, daß die Gleichgewichtslagen der parallelotropen Organe immer denselben Winkel mit der Horizontalen bilden müssen wie die in Schrägstellung rotierende Klinostatenachse. Denn nur dann, wenn die Versuchsobjekte der rotierenden Achse parallel gerichtet sind, erfolgen auf allen Seiten gleiche geotropische Reizungen. So lange die Versuchspflanzen aber mit der Achse noch einen Winkel bilden, sind die Reizungen bei derselben Voraussetzung immer mehr oder weniger ungleich. Dabei können die Gleichgewichtslagen entweder die gleiche oder auch die entgegengesetzte Richtung wie die Achse des Kegels haben. Das hängt nur davon ab, ob durch die geotropische Krümmung, die bei der Rotation etwa eintritt, der Winkel des Kegelmantels verkleinert oder vergrößert wird. Demnach hat die Gleichgewichtslage für ein negativ geotropisches Organ mit der Achse des Kegels gleiche Richtung, wenn die Achse über die Horizontale gehoben ist, entgegengesetzte Richtung aber dann, wenn sie schräg nach abwärts gesenkt ist. Umgekehrt sind die Gleichgewichtslagen für die positiv geotropischen Organe in den beiden Quadranten gerichtet.

Ist nicht die Horizontale die optimale Reizlage, sondern eine Stellung, die mit der normalen Ruhelage einen Winkel von 135° bildet, so ist für die negativ geotropischen Pflanzenorgane bei schräg nach aufwärts gestellter Achse die Gleichgewichtslage wiederum mit der Klinostatenachse gleich gerichtet. Dasselbe ist aber auch noch dann der Fall, wenn die Rotationsachse bis zu einem gewissen Winkel unter die Horizontale gesenkt wird, nämlich bis zu demjenigen Winkel, der die optimale

Reizlage bildet (nach Czapek also im Mittel -45°), wenigstens dann, wenn die untere Hauptseitenlinie des Kegelmantels oder, was dasselbe ist, die eine der Lagen, die bei der Rotation kombiniert sind, keine größere Neigung zum Horizonte hat als diese optimale Reizlage. Ist die untere Hauptseitenlinie des Kegels aber unter einem größeren Winkel gegen die Horizontale geneigt als unter 45° , so sind theoretisch drei Möglichkeiten gegeben: entweder ist die Gleichgewichtslage gleich gerichtet oder entgegengesetzt gerichtet wie die Achse, oder aber sie ist zwischen dem rotierenden Kegelmantel und der Achsenrichtung gelegen. Es ist hier nämlich in Betracht zu ziehen, daß notwendigerweise zu jedem Winkel unterhalb der optimalen Reizlage ein entsprechender Winkel oberhalb von ihr gehören muß, in dem der geotropische Impuls die gleiche Größe wie in jenem besitzt. Doch brauchen diese Fälle für meine Zwecke nicht weiter verfolgt zu werden. — Die Gleichgewichtslage ist der Achsenrichtung immer dann entgegengerichtet, wenn der Neigungswinkel der Achse größer ist als -45° .

Für die positiv geotropischen Pflanzenorgane gelten entsprechende Ausführungen, wenn man für die Achse statt „nach aufwärts geneigt“ nach abwärts geneigt (und umgekehrt) einsetzt.

Ist die optimale Reizlage unter einem anderen Winkel als 45° gegen die Horizontale geneigt, so kann man durch ähnliche Erwägungen die Gleichgewichtslagen theoretisch voraussagen.

Aus diesen Erörterungen ist zu ersehen, daß man aus den angestrebten Gleichgewichtslagen einen Rückschluß auf die optimalen Reizlagen wird ziehen können.

Es wird zunächst genügen, einmal die Lagen $+45^{\circ}$ und -45° , sodann die Stellungen $\pm 0^{\circ}$ und -45° miteinander zu kombinieren. Ist die optimale Reizlage die Horizontale, so muß bei den ersteren Versuchen die Pflanze gerade bleiben, bei den letzteren aber eine Gleichgewichtslage zu erreichen suchen, die entgegengesetzt wie die Achse gerichtet ist. Ist die optimale Reizlage dagegen die Stellung 45° unterhalb der Horizontalen, so wird die Gleichgewichtslage bei allen Versuchen mit der Achse gleiche Richtung besitzen. Ich werde über diese Versuche im nächsten Abschnitte berichten. —

Die Methode der Klinostatendrehung mit schräg gestellter Rotationsachse und mit zur Achse geneigten Versuchspflanzen hat, so weit ich sehe, bisher niemals zur Lösung geotropischer Probleme Verwendung gefunden. Doch möchte ich nicht verfehlen, darauf hinzuweisen, daß bereits Dutrochet (837, p. 43 ff.), wie ich erst

nach Beendigung meiner Versuche erkannt habe, in einigen Versuchen an der unbeabsichtigt schräg gestellten Achse seines Rotationsapparates geotropische Erfolge beobachtet hat. Auf diese Versuche, die bisher, so zunächst auch von mir, mißverstanden wurden, werde ich später näher eingehen.

B. Die Methode der intermittierenden Reizung mittels des intermittierenden Klinostaten.

Neben der eben besprochenen Methode war es vor allem die Methode der intermittierenden Reizung, von der ich in vielen mich interessierenden Fragen Aufschluß erwartete. Diese Methode, die in der pflanzenphysiologischen Forschung zuerst von Wiesner (882) planmäßig und zwar zum Studium der heliotropischen Empfindlichkeit benutzt worden ist, hat bisher bei den Untersuchungen über die geotropische Empfindlichkeit nur eine gelegentliche, eigentlich nur orientierende Anwendung gefunden. Die Angaben, die sich darüber in der Literatur finden, habe ich in anderen Abschnitten meiner Arbeit zusammengestellt. Daß diese Methode bisher nicht in systematischer Weise dazu nutzbar gemacht worden ist, um unsere Einsicht in manche geotropische Probleme zu vertiefen, hat wohl vor allem darin seinen Grund, daß bisher ein vielseitig verwendbarer Apparat fehlte, mit dem sich größere Versuchsreihen in den verschiedensten Abänderungen ausführen ließen. Ein „intermittierender Klinostat“ ist nur von F. Darwin und Miß Pertz (892 und 903) gebaut worden. Er ist sehr einfach und genügt nur für sehr geringe Ansprüche. Ich sah mich also zunächst vor die Notwendigkeit gestellt, selbst einen geeigneten Apparat zu bauen. Ich stellte mir folgende Bedingungen, die eine sehr vielseitige Gebrauchsfähigkeit zu gewährleisten schienen: Der Apparat sollte es ermöglichen, erstens zwei ganz beliebige Lagen miteinander zu kombinieren, zweitens die Reizung in einer jeden der beiden beliebigen Stellungen während ganz beliebiger, gleicher oder auch ungleicher, Zeiten dauern zu lassen, drittens ohne jede Unterbrechung der Versuche jederzeit die intermittierende Drehung in die gleichmäßige Klinostatenrotation umzuwandeln, viertens den Stoß beim Umschlagen von einer Stellung in die andere möglichst zu mildern, fünftens eine Benutzung mit horizontaler, wie auch mit vertikaler Achse (letzteres etwa für heliotropische Versuche) ermöglichen; schließlich sollte der Apparat möglichst billig sein. Diese letzte

Fig. 5

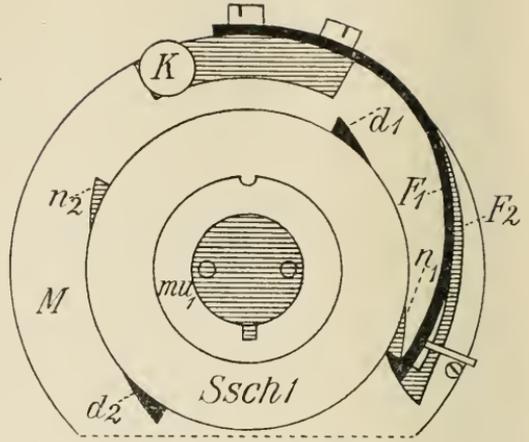
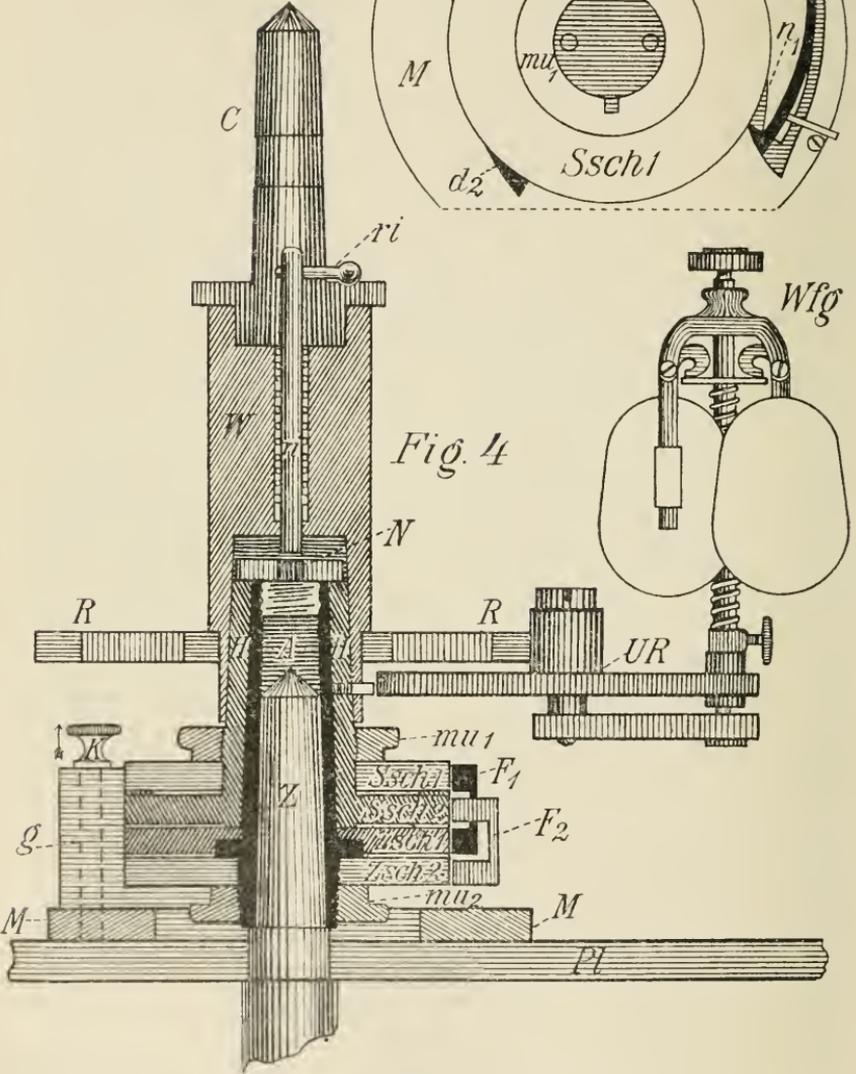
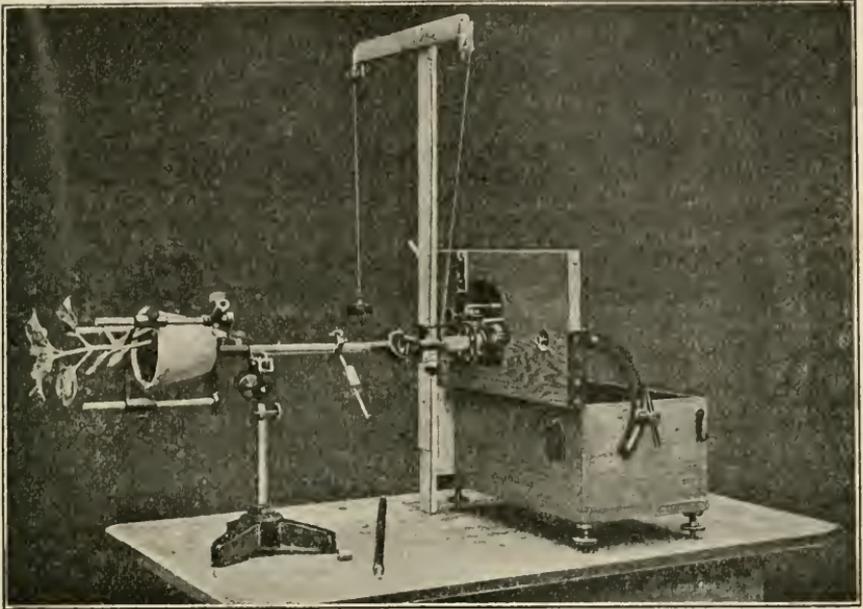


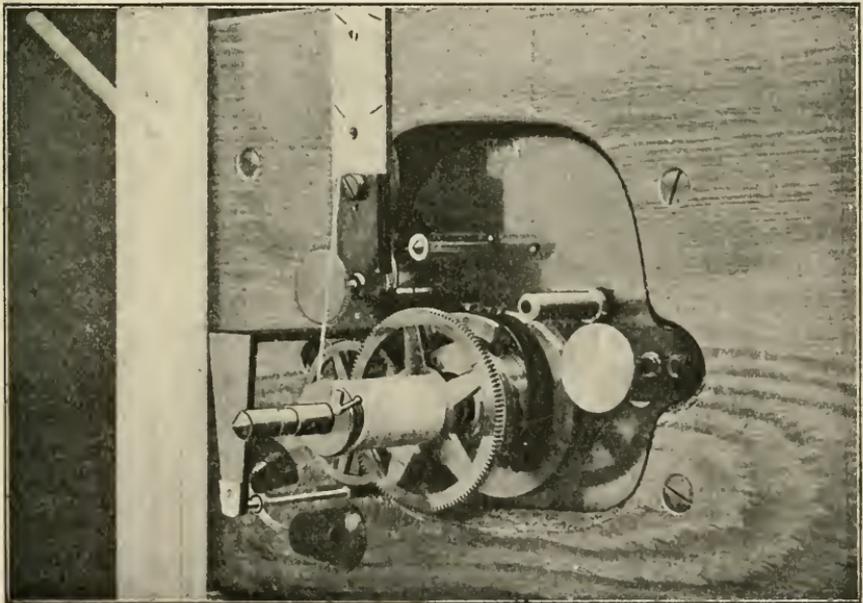
Fig. 4



•Figur 4 und 5.



Figur 6.



Figur 7.

Bedingung ließ sich durch Verwendung von Apparaten, die zu anderen Zwecken fast in jedem pflanzenphysiologischen Laboratorium zu finden sind, ohne Schwierigkeit erfüllen. Für die Auslösung der intermittierenden Drehung standen zwei Möglichkeiten offen: erstens die indirekte Auslösung auf elektromagnetischem Wege, sodann die direkte Auslösung mit einem Uhrwerk. Es lag nahe, die Auslösung durch den Pfefferschen Klinostaten besorgen zu lassen, weil er es besser als jedes andere Uhrwerk erlaubt, die Umdrehungszeiten innerhalb sehr weiter Grenzen zu verändern. Von einer indirekten elektromagnetischen Auslösung mittels dieses Uhrwerkes, etwa in ähnlicher Weise, wie Pfeffer (900, p. 738 ff.) sie für seine kinematographischen Aufnahmen verwendet hat, wurde Abstand genommen und der direkten Auslösung durch die rotierende Achse der Vorzug gegeben, einmal, weil es auf diese Weise sehr leicht war, die intermittierende Rotation in die gleichmäßige Rotation umzuwandeln, sodann auch, weil sich damit die Möglichkeit ergab, aus einem selbständigen intermittierenden Apparat ohne elektrische Batterien usw. ein verhältnismäßig kleines intermittierendes Ansatzstück zum Pfefferschen Klinostaten zu machen, das sich jederzeit leicht am Klinostaten anbringen und von ihm abnehmen läßt und das die geforderten Bedingungen sämtlich vereinigt. Ich will den Apparat auf den Wunsch des Herrn Universitätsmechanikers Albrecht in Tübingen, der wie immer mit viel Umsicht und mit regem Interesse seinen Bau nach den aus gemeinsamem Gedankenaustausch entstandenen Plänen geleitet hat, an der Hand einiger Abbildungen hier beschreiben.

Der intermittierende Apparat wird zwischen die Zapfen des Pfefferschen Klinostaten und die Klinostatenachse eingeschaltet, so, wie es Fig. 6 zeigt. Er besteht (vgl. Fig. 4) aus einer Achse A , die in einer Hülse H frei läuft. Die Achse A ist so ausgebohrt, daß sie fest auf den Zapfen Z des Klinostaten aufgesteckt werden kann. Eine seitliche Verschiebung auf dem Zapfen wird dadurch unmöglich gemacht, daß eine kleine, am Ende der hohlen Achse angebrachte Nute wie bei einem Bajonettverschluß in eine an dem Klinostatenzapfen befestigte Nase eingreift. Die Achse A des intermittierenden Apparates dreht sich also zusammen mit dem Klinostatenzapfen, aber unabhängig von der Hülse H . Die Hülse trägt eine Welle W und am Ende einen Zapfen C . Erstere dient dazu, eine Hanschnur aufzuwickeln. Die Hanschnur wird (vgl. Fig. 6 und 7) über zwei Rollen geleitet, die von einem, an der

Rückwand des Klinostaten angeschraubten Holzgalgen von ca. 1,50 m Länge gehalten werden, und trägt ein Gewicht, dessen Fall die Hülse in Umdrehung versetzt. An dem Zapfen *C* wird wie an dem Zapfen des Pfefferschen Klinostaten mittels des bekannten Universalgelenkes die Klinostatenachse und der Topfhalter angebracht.

Die Achse des intermittierenden Apparates trägt zwei runde Messingscheiben *Zsch 1* und *Zsch 2*: die „Zeitscheiben“; zwei ebensolche Scheiben befinden sich auf der Hülse: *Ssch 1* und *Ssch 2*, die „Stellungsscheiben“. Erstere lösen bei der Rotation der Achse *A* die Drehung der Hülse *H* aus, letztere dienen zur Arretierung dieser Drehung. Die Arretierung wird dadurch bewirkt, daß ein Zahn (vgl. auch die Flächenansicht der Scheiben in Fig. 5, sowie Fig. 7) n_1 , der an einer der Stellungsscheiben befestigt ist, gegen den Haken einer Feder F_1 schlägt. Solcher Zähne (n_1 und n_2) gibt es auf jeder Stellungsscheibe einen und dementsprechend gehört zu jeder dieser beiden Scheiben eine Feder (F_1 und F_2), deren Form aus Fig. 5 zu ersehen ist. Beide Federn sind an einer besonderen ringförmigen Messingscheibe *M* befestigt, die mit einer kleinen Schraube auf die Platine *Pl* des Klinostaten aufgeschraubt wird. Die Hülse dreht sich so lange, bis der Zahn der einen Scheibe (etwa n_1) auf den Haken der zugehörigen Feder (F_1) stößt. Die Drehung beginnt von neuem, wenn die Feder von der Scheibe entfernt wird. Dies geschieht mittels Zähnen, die auf den Zeitscheiben angebracht sind (d_1 und d_2), dadurch, daß sie sich bei der Rotation der Scheiben gegen entsprechende Fortsätze der Federn F_1 und F_2 anlegen (vgl. auch Fig. 4). Jede Zeitscheibe trägt einen Zahn und zu jedem Zahn gehört der eine Fortsatz an der einen der beiden Federn. Wird die Feder F_1 durch den Zahn d_1 gehoben, so dreht sich die Hülse, bis sie durch das Aufstoßen des an der Stellungsscheibe *Ssch 2* befestigten Zahnes n_2 auf den Haken der Feder F_2 arretiert wird (vgl. Fig. 5).

Die Zeitscheiben wie auch die Stellungsscheiben lassen sich gegeneinander beliebig verstellen und damit die an ihnen angebrachten Zähne. Das ermöglicht es, beliebige Zeiten und Stellungen miteinander zu kombinieren. Das Prinzip ist bei beiden Arten von Scheiben das gleiche: Die eine Scheibe ist auf der Achse bzw. Hülse des intermittierenden Apparates befestigt, die andere kann, nachdem man die Schraubenmutter mu_1 bzw. mu_2 gelockert hat, gegen die andere gedreht werden. Ist die gewünschte Verschiebung erreicht, so werden die Scheiben gegeneinander beim

Anziehen der Schraubenmutter durch eine an der einen Scheibe angebrachte Nase festgestellt, die in eine Zahnung der andern Scheibe eingreift. Diese Zahnung, der eine Teilung am Scheibenrande entspricht, ist so gearbeitet, daß die Verschiebung der Scheiben gegeneinander um $\frac{1}{120}$ Teile ihres Peripherieumfanges vorgenommen werden kann.

Die Welle W , um die der Faden aufgewickelt wird, trägt ein großes Zahnrad R (vgl. auch Fig. 7). Es steht durch Übersetzung in Verbindung mit einem regulierbaren Windfang Wfj , der die Umdrehung der Hülse verlangsamt und den Stoß der auf den Stellungsscheiben angebrachten Zähne gegen die Federn abschwächt. Der Windfang und das Übersetzungsrad UR sind an einem besonderen „Windfangstück“ angebracht. Letzteres besteht (vgl. außer der schematischen Fig. 4 auch Fig. 7) aus einem gabelförmigen Messingarm, der um eine Schraube drehbar an dem Klinostatendeckel angeschraubt ist. Dieses Gabelstück kann durch eine Klemmschraube so an dem Deckel befestigt werden, daß die Übersetzungszähne des Übersetzungsrades UR in die Zähne des großen Zahnrades R eingreifen.

Die Welle W ist mit der Hülse H nicht fest, sondern durch eine Nase mittels eines Bajonettverschlusses verbunden, kann also leicht von ihr entfernt werden. Dies ist dann notwendig, wenn man die Stellungsscheiben gegeneinander verschieben will. In die Welle eingelassen ist ein kleiner, durch eine Spiralfeder gespannter Riegel ri . Läßt man ihn in die Nute der Welle einschnappen, so schnappt er nach entsprechender Drehung der Welle W auch in die Nute N der Hülse H ein und verbindet dadurch die Hülse H mit der Achse A des intermittierenden Apparates, so, daß sie sich nicht mehr unabhängig von dieser Achse, sondern gemeinsam mit ihr und gemeinsam mit dem Zapfen des Klinostaten Z gleichmäßig dreht. Umgekehrt wird durch das Herausziehen und Umlegen des Riegels die gleichmäßige in die intermittierende Rotation verwandelt.

Die zur Arretierung der Hülse dienenden Federn F_1 und F_2 sind mit der Messingscheibe M , an der sie befestigt sind, um eine Achse drehbar. Sie werden in der für die Arretierung notwendigen Stellung durch einen Riegel g festgehalten, der in den geriefelten Schraubenkopf K übergeht. Zieht man ihn in Richtung des Pfeiles auf Fig. 4 heraus, so können die Federn von den Stellungsscheiben zurückgeklappt werden.

Man sieht, wie man mittels dieser Einrichtungen jederzeit den intermittierenden Apparat in einen gleichmäßig rotierenden verwandeln kann, ohne daß man genötigt ist, erst das intermittierende Ansatzstück und das Federstück zu entfernen. —

Der Apparat kann für Versuche mit intermittierender Rotation um horizontale oder geneigte, wie um vertikale Achse verwendet werden. Im letzten Falle setzt man auf den Zapfen des intermittierenden Apparates an Stelle der Klinostatenachse (samt Universalgelenk) direkt den Topfhalter oder den Zinkteller auf. Die Schnur wird durch Zwischenschaltung einer dritten, an dem Holzgalgen anzubringenden Rolle wieder über den Galgen geleitet.

Die Abbildungen 6 und 7 geben den intermittierenden Apparat wieder in Verbindung mit dem Pfefferschen Klinostaten, der außer mit den beiden bisher gebräuchlichen Achsen noch mit einer sehr langsam rotierenden „6 Stundenachse“ ausgestattet worden ist. Der intermittierende Apparat läßt sich an die „26 Minutenachse“ und an die „6 Stundenachse“ anbringen. In den Fig. 6 und 7 ist er an der ersteren Achse befestigt. Will man mit der „6 Stundenachse“ arbeiten, so muß man das Federstück an der entsprechenden Stelle auf der Platine des Klinostaten befestigen, ebenso das Windfangstück. Letzteres geschieht einfach dadurch, daß man die Schraube, um die sich dieses Stück dreht, und die Klemmschraube herausnimmt und nach Verschiebung des Windfangstückes in die auf Fig. 7 sichtbaren Schraubenmuttern einschraubt. Die Rotation der „26 Minutenachse“ läßt sich durch Ausschaltung der Windfangflügel usw. des Klinostaten bis auf etwa 10 Sekunden Umdrehungszeit beschleunigen. Alsdann rotiert auch die „6 Stundenachse“ schneller.

Der beschriebene Apparat wird von Herrn Albrecht in Tübingen als Zusatzteil zu dem Pfefferschen Klinostaten für 110 Mark geliefert, wenn er an einem alten Klinostaten angebracht werden soll; für 95 Mark, wenn er gleichzeitig mit einem neuen Klinostaten bestellt wird¹⁾.

Die Gebrauchsanweisung des Apparates ist sehr einfach. Man befestigt zunächst das Windfangstück und das Federstück am Klinostatendeckel, zieht den geriefelten Schraubenkopf an dem Federstück heraus und klappt die Federn zurück. Dann schiebt

1) Der Preisunterschied erklärt sich damit, daß an den alten Klinostaten zur Anbringung des intermittierenden Zusatzstückes einige Veränderungen vorgenommen werden müssen.

man das intermittierende Ansatzstück fest so auf den Zapfen des Klinostaten, daß die Nute an der Achse in die Nase des Klinostatenzapfen eingreift. Hierauf zieht man das Gewicht auf, indem man den intermittierenden Apparat oder vielmehr die nun allein noch frei bewegliche Hülse im entgegengesetzten Sinne wie beim Gange des Apparates so oftmals herumdreht, bis der Faden auf der Welle möglichst aufgewickelt ist. Nun bringt man die Federn in ihre richtige Lage, indem man darauf achtet, daß der geriefelte Schraubenkopf einschnappt, und klappt das Windfangstück in die Lage, in der die Zahnräder eingreifen und zieht die Klemmschraube an. Jetzt ist der Apparat gebrauchsfähig. Das Universalgelenk mit Achse und Topfhalter wird befestigt, und der Topf in der üblichen Weise genau zentriert. Alle Verbindungsschrauben sind fest anzuziehen. Das Gewicht, durch dessen Fall der Topf gedreht wird, ist je nach Größe des Versuchsgefäßes verschieden zu nehmen. Es empfiehlt sich, kein größeres Gewicht zu wählen, als nötig ist, um den Topf mit Sicherheit in Drehung zu versetzen. Ich arbeite meist mit 300—400 g (Töpfe 10 cm oberen Durchmesser). Bei hinreichend hohem Galgen und bei nicht zu schneller Rotation (12—26 Minuten) fällt das Gewicht 8—16 Stunden, ehe es den Boden berührt. Durch Anbringung eines einfachen Flaschenzuges und entsprechende Vergrößerung des Gewichtes kann man diese Zeit bedeutend verlängern. Will man das Gewicht von neuem aufziehen, so klappt man die Federn und das Windfangstück zurück und verfährt dann wie früher angegeben.

Will man die Auslösungszeiten und die Stellungen anders kombinieren, so zieht man das intermittierende Ansatzstück vom Klinostatenzapfen herunter, nachdem man die Federn und den Windfang zurückgeklappt hat, lockert die Schraubenmutter und verstellt die Scheiben. Besonders darauf zu achten ist, daß die Zeiten in der richtigen, gewünschten Weise mit den gewählten Stellungen zusammenstimmen. Durch besondere Messungen habe ich mich davon überzeugt, daß der Gang des Klinostaten während der Auslösung der intermittierenden Umdrehung nicht bemerkbar verlangsamt wird. Jedoch wird es sich bei jedem gelieferten intermittierenden Zusatzstück empfehlen, einige entsprechende Messungen auszuführen und eventuell Korrekturen vorzunehmen.

Soll die intermittierende Rotation in die gleichmäßige umgewandelt werden, so läßt man den an der Welle angebrachten Riegel in die Nute der Welle einschnappen, klappt die Federn

und das Windfangstück zurück und entfernt Faden und Gewicht. (Das letzte ist übrigens nicht nötig, weil bei der gleichmäßigen Rotation das Gewicht langsam abläuft.)

Ich will nicht unerwähnt lassen, daß sich der intermittierende Apparat bei jahrelangem Betriebe und bei den verschiedensten Fragestellungen stets ausgezeichnet bewährte. —

Es seien hier noch einige methodische Bemerkungen angefügt. Es empfiehlt sich, die Kulturgefäße klein zu wählen, damit der Apparat nicht zu sehr belastet wird. Sehr zu achten ist, wie beim gewöhnlichen Klinostaten, auf eine sehr sorgfältige Zentrierung der Töpfe. Es ist leicht einzusehen, daß man zwei beliebige Stellungen an dem intermittierenden Apparate in verschiedener Weise kombinieren kann: einmal dadurch, daß man die Objekte in einer zur horizontal gestellten Achse senkrechten Ebene rotieren läßt, indem man die Topfachse senkrecht zur Rotationsachse anbringt, sodann dadurch, daß man sie schräg zur horizontalen Achse befestigt, schließlich dadurch, daß man die Rotationsachse selbst schräg stellt und die Objekte an der Achse ebenfalls schräg anbringt. Welche Methode vorzuziehen ist, wird in jedem Einzelfalle von der zu lösenden Aufgabe abhängen.

Durch eine große Reihe von Vorversuchen habe ich mich davon überzeugt, daß es durchaus keinen Einfluß auf den Ablauf der geotropischen Reaktionen hat, ob die Versuchspflanzen schnell oder langsam von der einen Lage in die andere gelangen, und daß bei der Kombination zweier geotropisch gleichwertiger Stellungen und bei der Reizung auf genau entgegengesetzten Seiten keine namhafte Krümmung eintritt, wenn die Pflanze von der einen Lage in die andere schnell umschlägt. Doch wird es sich im allgemeinen empfehlen, das Umschlagen durch Einschaltung des Windfanges zu verlangsamen. Auch hier bleibt dem Ermessen des Experimentators ein weiter Spielraum.

Ehe ich mit meinem Apparate zu entscheidenden Versuchen überging, war noch die wichtige Frage zu untersuchen, ob nicht geotropische Reizungen, die nacheinander intermittierend von entgegengesetzten Seiten an einer Versuchspflanze erfolgen, sich zu hemmen vermögen und ob die Schwerkraft, wenn eine Pflanze einige Zeitlang von der einen Seite gereizt worden ist, bei einer alsdann bewirkten Reizung von der Gegenseite in der gleichen Zeit einen eben so großen Impuls zu erteilen vermag wie bei jener ersten Reizung.

Daß sich gegenseitige Reizungen nicht hemmen, hebt schon Czapek (895 *b*, p. 349) hervor, indem er sagt: „Daß . . . bei zwei aufeinander folgenden, im entgegengesetzten Sinne erteilten, gleichartigen heliotropischen oder geotropischen Inductionen niemals eine Hemmung der zweiten Reaction vorkommt, lehrt der Versuch“¹⁾. Dies ist auch aus den Versuchen von F. Darwin und Miß Pertz (892, p. 245 ff., 903, p. 93 ff.) zu ersehen, die sie mit ihrem intermittierenden Klinostaten ausgeführt haben. Die Versuchspflanzen blieben sowohl längere Zeit, als die Präsentationszeit beträgt (30 Min., 892), wie auch kürzere Zeit (15 Min., 903) der Wirkung der Schwerkraft in jeder Lage ausgesetzt. Es wurden die beiden Horizontalen miteinander kombiniert. Keine der beiden Lagen wurde aber bei der Krümmung, wenn eine solche eintrat, bevorzugt. Ganz ähnliche Versuche habe auch ich mit meinem intermittierenden Apparat ausgeführt, mit ähnlichem Ergebnis. Die Zeiten wurden etwas größer oder kleiner genommen als die Präsentationszeit (3, 6 und 10 Min.). Die Versuchsobjekte blieben auch bei sehr langer Drehung stets völlig gerade oder führten doch höchstens, wie bei der gleichmäßigen Rotation an der horizontalen Achse des Klinostaten, unregelmäßige Nutationen ohne Bevorzugung irgend einer Richtung aus. Es hätte hier keinen Zweck, diese Versuche genauer mitzuteilen. Man kann aus ihnen ersehen, daß eine Reizung eine zweite gleich lange dauernde und entgegengerichtete Reizung nicht so hemmt, daß ein kleinerer Impuls bei dieser zweiten Reizung als bei der ersteren zustande kommt. Es erfolgen also in gleichen Zeiten auf entgegengesetzten Seiten annähernd gleich große geotropische Induktionen, ohne daß sich eine Ermüdung bemerkbar macht. Ob dieser Satz auch für solche Reizungen gilt, die wesentlich längere Zeit als die Präsentationszeit dauern, ist damit nicht entschieden. Daß es tatsächlich der Fall ist, haben mir besondere Versuche gezeigt, in denen die Expositionszeiten 30 bis 60 Minuten betragen. Die Objekte wurden dabei an der Ausführung einer Krümmung durch Befestigung an Holzstäbchen gehindert. Die Nachwirkung wurde nach Entfernung der Stäbchen am Klinostaten beurteilt. Im übrigen verweise ich auf Abschnitt XIII.

1) Der Satz ist in dieser Fassung übrigens unrichtig, vgl. Abschnitt XIII.

Abschnitt II.

Die optimale geotropische Reizlage parallelotroper Organe.

Ich habe schon früher darauf hingewiesen (p. 224 ff.), daß ich an Keimlingen, die an der horizontalen Klinostatenachse unter 45° Neigung in einem Kegelmantel rotierten, eine geotropische Krümmung nicht beobachten konnte, und daraus den Schluß gezogen, daß entweder Czapeks Angaben über die optimale Reizlage nicht richtig sind oder die Sachs'sche Klinostatentheorie nicht zutreffend ist. Es erschien mir also zunächst zweckmäßig, dem Problem der optimalen Reizlage mit Hilfe der Methoden, die im vorigen Abschnitte mitgeteilt wurden, eine eingehende Untersuchung zu widmen.

A. Historisches.

Sachs scheint der erste gewesen zu sein, der Gedanken über das Verhältnis der Intensität der geotropischen Aktion und der Schwererichtung aussprach. Sie beruhen aber mehr auf Vermutungen als auf Versuchen. Gleichwohl sind seine Ausführungen für meine Untersuchungen von solcher Wichtigkeit, daß ich es für zweckmäßig halte, sie hier wörtlich wiederzugeben. Sachs sagt (879, p. 239 ff.): „Bezeichnen wir mit dem Worte „spezifischer Geotropismus“ nicht eine zufällig durch die Schwerkraft entstandene Aufwärtskrümmung eines geotropischen Sprosses, sondern die innere Eigenschaft des Letzteren, vermöge welcher er unter dem Einfluß der Schwerkraft bei horizontaler Lage in der Zeiteinheit eine bestimmte Krümmung erfährt; so wird diese Krümmung in der Zeiteinheit eine geringere sein, wenn der Sproß nicht mehr horizontal liegt, also seine Längsaxe nicht mehr einen rechten Winkel mit der Richtung der Schwerkraft, sondern einen schiefen Winkel γ bildet. Denn, da die Schwerkraft überhaupt nur so lange krümmend wirkt, als sie mit der Längsaxe des Sprosses einen Winkel bildet und, wie die Erfahrung lehrt, die Krümmung um so stärker ist, je mehr sich dieser Winkel einem rechten nähert, so darf man annehmen¹⁾, um zu einer klaren Vorstellung zu gelangen, daß es überhaupt nur die auf der Längsaxe des Sprosses rechtwinkelige Komponente der Schwere ist, welche hier als wirksam

1) Von mir gesperrt.

in Betracht kommt. Bei schiefer Stellung wird also nicht die dem oben definirten spezifischen Geotropismus entsprechende Krümmung in der Zeiteinheit hervorgerufen, sondern eine Krümmung, welche dem durch $G \sin \gamma$. . . ausgedrückten Theil der Schwerkraft entspricht. Wird $\sin \gamma = 0$, d. h. wird die Richtung des Sprosses vertical, so wird auch der Wert $\gamma = 0$ und die krümmende Wirkung hört, wie die Erfahrung zeigt, ebenfalls auf; wird $\sin \gamma$ sehr klein, so wird auch die geotropische Krümmung in der Zeiteinheit eine sehr kleine, zuletzt kaum merkliche sein. Diese Überlegung findet ihre Bestätigung in der Thatsache, daß Hauptwurzeln der Keimpflanzen von Bohnen, Eicheln und dergl., wenn man ihnen eine Neigung von $8-10^{\circ}$ gegen die Verticale gibt, nur äußerst langsam oder selbst niemals ihre Spitze senkrecht stellen, während sie, horizontal gelegt, ihre Spitze binnen wenigen Stunden um $80-90^{\circ}$ abwärts krümmen; dieselbe Folgerung habe ich schon früher aus der Form des gekrümmten Theils einer horizontal gelegten Wurzel gezogen (diese „Arbeiten“ Bd. I, p. 454), und zu ähnlichem Resultat führt auch das Studium der Krümmungen, welche negativ geotropische Stämme zeigen . . . ; damit ist jedoch nicht gesagt, daß die krümmende Wirkung an einem gegebenen geotropischen Organe einfach proportional sei dem Werte $G \sin \gamma$; vielmehr könnte die krümmende Wirkung rascher oder langsamer abnehmen als dieser Wert.“

Der erste Versuch, den Einfluß der Schwererichtung auf die Größe der geotropischen Krümmung exakt festzustellen, ist von F. Darwin und Miß Bateson (1888, p. 65 ff.) gemacht worden. Ihre Resultate sprechen für die Richtigkeit der Sachsschen Auffassung. Auf ihre Untersuchungsmethode werde ich an anderer Stelle eingehen. Es fehlte aber, auch damals schon, nicht an Stimmen, die sich gegen die Richtigkeit von Sachs' Annahmen aussprachen. So glaubte Elfving (1883, p. 52 ff.) aus Versuchen, die aber durchaus nicht eindeutig sind, entnehmen zu können, der geotropische Effekt der Schwerkraft sei für Wurzeln am größten, wenn sie um 180° aus ihrer Ruhelage abgelenkt werden. Weiterhin war es dann bekanntlich Czapek (1895, p. 283 ff.), der auf Grund von eingehenden Versuchsreihen ebenfalls zu abweichenden Ergebnissen gelangte. Er ging bei seinen Versuchen von der richtigen Erwägung aus, daß man, um die Intensität der geotropischen Krümmung in einem bestimmten Neigungswinkel zur Ruhelage zu beurteilen, nicht nur die Größe der erzielbaren Nachwirkung in Betracht ziehen müsse, wie es F. Darwin und Miß Bateson getan

hatten, sondern auch die Zeit, binnen welcher die in dem betreffenden Neigungswinkel induzierte Krümmung beginnt. „Die Resultate an Wurzeln und Keimstengeln kann man allgemein dahin ausdrücken, daß die Winkelgröße der Nachwirkung von der normalen Verticallage an stetig zunimmt, und ihr Maximum etwa 45° oberhalb, beziehungsweise unterhalb der Horizontalen erreicht. Von da ab sinken die Werthe, doch höchstens so weit, daß auch dann noch ein höherer Werth als der für die Horizontallage vorhanden ist“ (p. 288). Bei den Grashalmen von *Secale* fand die Zunahme der Nachwirkungsgröße, „wie zahlreiche Versuche ergaben, ebenfalls von der Normallage continuirlich durch alle Neigungswinkel hindurch, über die Horizontallage hinaus, bis zu einem Ablenkungswinkel von durchschnittlich $8-10^{\circ}$ (bei siebenstündiger Inductions-dauer) statt, worauf die Werthe fortgesetzt fallen, bis für die Inverslage des Knotens der Nullpunkt der Nachwirkung wieder erreicht ist“. Die beigegebene Kurve, Fig. 5 auf Taf. X, lehrt, daß die Nachwirkungsgröße auch bei den Grashalmen für die Neigungswinkel von 90° bis 135° gegen die normale Ruhelage bedeutender ist als für die Horizontale. — Aus der Geschwindigkeit des Eintrittes der geotropischen Krümmung in den verschiedenen Ablenkungswinkeln ließ sich ein Anhaltspunkt für die optimale Reizlage nicht gewinnen.

Es ist begreiflich, daß diese interessanten Angaben Czapeks über die optimale Reizlage der parallelotropen Organe bald von anderen Seiten nachgeprüft wurden. Zunächst hat Miß Pertz (899, p. 620) die Methode der intermittierenden Reizung mit dem von ihr und F. Darwin konstruirten, einfachen Apparate (vgl. 892, p. 246) für diese Fragen nutzbar gemacht. Einige solche Versuche hatte auch schon Czapek (895a, p. 1216 ff.) mit plagiotropen Nebenwurzeln ausgeführt, ohne diese Methode aber zur Ermittlung der optimalen Reizlage der orthotropen Organe zu verwenden. Miß Pertz ging von dem, in der Einleitung auch von mir schon ausgesprochenen Gedanken aus, daß, falls Czapek mit seinen Angaben Recht hat, ein Organ eine geotropische Krümmung ausführen müsse, welches man abwechselnd gleich lange Zeiten auf entgegengesetzten Seiten in den Stellungen: 45° schräg nach oben und 45° schräg nach unten geotropisch reizt, und zwar daß diese Krümmung, von der Lage 45° abwärts, nach der Horizontalen hin gerichtet sein müsse, da nach Czapek die Lage 45° nach abwärts günstiger sein soll als die Lage 45° nach aufwärts.

Sie erzielte in solchen Versuchen tatsächlich Krümmungen, wie sie nach Czapeks Angaben zu erwarten waren. Ausdrücklich hervorheben muß ich hier, daß der Gegenversuch, die Kombination von zwei Lagen, die mit der Horizontalen nicht gleiche, sondern ungleiche Winkel bilden, etwa der Horizontalen selbst und der Lage 45° nach abwärts, weder von Czapek noch von Miß Pertz ausgeführt worden ist.

Mit einer anderen Methode hat F. Darwin (899, p. 567 ff.) gearbeitet. Er suchte für die Keimlinge der Gräser den Nachweis zu erbringen, daß die geotropische Empfindlichkeit vorzugsweise in den Spitzen der Koleoptilen ihren Sitz habe: Als er die Koleoptilspitzen in einem Glasröhrchen dauernd horizontal fixierte, erhielt er bekanntlich korkzieherförmige Krümmungen in der Aktionszone. Wurden die Koleoptilspitzen unter verschiedenen Neigungswinkeln fixiert, so bekam er Krümmungen, die seiner Meinung nach der Ansicht günstig sind, daß ein Keimling, der in schräger Lage nach abwärts mit der Koleoptilspitze festgelegt wird, stärker als in der entgegengesetzten Richtung nach aufwärts gereizt werde. Dagegen schließt Massart (902, p. 27 ff.) aus Versuchen, die mit ähnlicher Methode ausgeführt, aber durchaus nicht beweiskräftig sind, daß die Horizontale die optimale Reizlage sei.

Es fehlt auch sonst nicht an Forschern, die nicht mit Czapek übereinstimmen. Doch sind diese abweichenden Ergebnisse nur in so kurzen, gelegentlichen Mitteilungen bekannt gegeben worden, daß es schwer ist, zu beurteilen, wie sie gewonnen worden sind. So teilt Stone (900, p. 136) mit, aus Versuchen, die er mit Grashalmen und mit Wurzeln von *Vicia Faba* angestellt habe, gehe hervor, daß die optimale Reizlage bei diesen Objekten die Horizontale sei. Er ist mit Sachs der Meinung, daß die Größe der geotropischen Krümmung proportional sei dem Sinus des Ablenkungswinkels aus der Ruhelage. Auch Jost (902, p. 167) muß „nach gelegentlichen Beobachtungen“ „die Richtigkeit der Czapekschen Ergebnisse bezweifeln“.

Ganz neuerdings schließlich ist die Frage nach der optimalen Reizlage des Geotropismus noch einmal, und zwar von Brzobohatý (902), zum Gegenstande einer sehr eingehenden Untersuchung gemacht worden. Auf seine in tschechischer Sprache geschriebene Arbeit wurde ich durch ein deutsches Referat Němecs (902, p. 617) aufmerksam. Ich war aber nicht allein auf dieses Referat angewiesen. Herr Němec hat nämlich, auf eine Anfrage meinerseits,

die große Liebenswürdigkeit gehabt, mir ein Exemplar der Arbeit, die in seinem Institute ausgeführt worden ist, zuzusenden und sie durch Anmerkungen und eine briefliche Beschreibung der angewendeten Methoden meinem Verständnis zugänglich zu machen. Für dieses Entgegenkommen möchte ich ihm auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen. Die Ergebnisse der Arbeit lassen sich etwa folgendermaßen mit einigen Worten Němecs zusammenfassen. „Verf. . . fand, daß junge orthotrope Organe (Wurzeln, Keimstengel, Plumula) dann am intensivsten geotropisch gereizt werden, wenn sie etwa einen Winkel von $157^{\circ} 30'$ mit der Ruhelage machen. Bei einer Abweichung von 135° von der Ruhelage war die Reaktion schwächer, als bei $157^{\circ} 30'$. Wurden jedoch bei *Vicia Faba* Hauptwurzeln zum Versuche genommen, deren Länge 8—12 cm betrug, so fand die größte Reizung in der Horizontallage statt. Dasselbe gilt für Keimstengel, die 10—15 cm lang waren. Die Versuche waren unzweideutig und Verf. meint, daß die sich zuweilen widersprechenden Resultate jener Forscher, welche diese Frage untersucht haben, sich vielleicht dadurch erklären lassen, daß zu einem Versuche nicht immer gleichartiges Material benutzt wurde.“ Brzobohatý verwendete zu seinen Versuchen die Wurzeln von *Vicia Faba* und *Pisum sativum*, die Koleoptile von *Panicum miliaceum* und *Avena sativa* und die Epikotyle von *Vicia Faba*. Eine Kritik seiner Untersuchungsmethoden will ich an anderer Stelle meiner Arbeit üben.

B. Eigene Versuche.

Es schien mir vor allen Dingen wichtig, die beiden kritischen Lagen: die Horizontale und 45° (bezw. $67^{\circ} 30'$) nach abwärts bei der geotropischen Reizung — am intermittierenden Klinostaten — so zu kombinieren, daß fortgesetzt abwechselnd und gleich lange Zeit in diesen beiden Stellungen gereizt wurde. Eine willkommene Ergänzung zu diesen Versuchen, und zwar mit gleichmäßiger Rotation, fand ich dann mittels meiner Methode der Klinostaten-drehung an der schräg gestellten Achse. Zum Vergleiche mit den Ergebnissen dieser Versuche mußten dann, gewissermaßen als Gegenprobe, Versuchsserien durchgeführt werden, in denen am intermittierenden Klinostaten zwei Ablenkungswinkel kombiniert wurden, die nach aufwärts und nach abwärts mit der Horizontalen gleiche Winkel einschließen, also Versuche der Art, wie sie auch von

Czapek, Miß Pertz und Brzobohatý schon ausgeführt worden sind, schließlich auch ähnliche Versuche mit dem gleichmäßig rotierenden Klinostaten. Solche sind bisher nicht angestellt worden. Eine weitere, für die Feststellung der optimalen Reizlage sehr wichtige Fragestellung, die sich aus den bisher angedeuteten ergibt, wird im nächsten Abschnitte behandelt werden.

Abgesehen von dem auf p. 225 ff. über die Methodik bereits gesagten möchte ich hier über die Zubereitung des Versuchsmateriales und über die Versuchsanordnung noch folgendes bemerken. Wie Brzobohatý, so legte auch ich auf möglichste Gleichheit der Pflanzen besonderes Gewicht. Sollte mit Wurzeln gearbeitet werden, so brachte ich eine sehr große Zahl zuvor in Wasser aufgequellter Samen in ein Keimbett aus feuchten Sägespänen. Nur ein verhältnismäßig geringer Prozentsatz der Keimlinge war durch annähernd gleiche Länge und tadellose Beschaffenheit der Wurzeln für die Versuche geeignet. Zu einem Versuche wurden außerdem nur Wurzeln aus ein- und demselben Keimbette verwendet. Für die Versuche mit Hypokotylen oder Epikotylen wurden die Samen in größerer Anzahl (kleine bis zu 14, große bis zu 6 Stück) in kleine Blumentöpfe ausgesät, die mit guter Gartenerde gefüllt waren. Hatten die Samen gekeimt, so kamen die Töpfe, bis sie zum Versuche verwendet werden konnten, auf den um senkrechte Achse rotierenden Teller eines Klinostaten, der am Fenster des Laboratoriums aufgestellt wurde. Dadurch wurden heliotropische Krümmungen ausgeschlossen. Verletzungen der Keimlinge vor den Versuchen wurden natürlich vermieden. Alle Versuche fanden bei Lichtabschluß statt. Ein solcher wurde entweder durch einen lichtdichten, innen geschwärzten Kasten hergestellt, der über die Klinostatenachse gestürzt wurde, oder durch Benutzung eines Dunkelmimmers. Ausdrücklich bemerkt sei, daß die Laboratoriumsluft bei keiner meiner Versuchspflanzen die Wachstumsrichtung beeinflußt. Wie weit durch sie das Wachstum gehemmt (vgl. Richter 903, p. 180 ff.) oder die Empfindlichkeit herabgesetzt wird, habe ich noch nicht untersucht. Die Temperatur betrug im allgemeinen 20—30° C. Bei den meisten Versuchen wurde neben den am Klinostaten rotierenden Pflanzen in gleicher Höhe über dem Fußboden ein Kontrolltopf mit Keimlingen aus ein und derselben Anzucht horizontal aufgestellt, um den Beginn und das Fortschreiten der geotropischen Krümmung mit den Versuchspflanzen vergleichen zu können. Hervorheben möchte ich auch, daß sämtliche Keimlinge vor Beginn der Versuche mit Wasser gut begossen wurden.

Die Rotation am gleichmäßig oder intermittierend rotierenden Klinostaten erfolgte stets in der Weise, daß mit derjenigen Lage begonnen wurde, die nach Czapeks Angaben als optimal zu betrachten ist. Außerdem wurden die Versuchspflanzen stets so an der Achse befestigt, daß die geotropische Reizung in den kombinierten Lagen senkrecht zur Hauptnutationsebene gerichtet war. Natürlich war zu diesem Zwecke schon bei der Aussaat auf eine gleichmäßige Orientierung der Keimlinge zu achten. Die Versuche betrachtete ich meist dann als abgeschlossen, wenn sich die Keimlinge ausgesprochen geotropisch gekrümmt hatten. Oftmals wurden sie auch dann noch geraume Zeit fortgesetzt. Wurde keine Krümmung erwartet, so sah ich die Versuche erst dann als beendet an, wenn die Rotation mindestens 8—10 Stunden gedauert hatte. Ich gebe hier eine Auswahl aus meinen Versuchen.

I. Versuche mit dem gleichmäßig rotierenden Klinostaten.

a) Kombination der horizontalen Lage mit der nach Czapeks Meinung optimalen Reizlage — 45°.

Versuch 1. Epikotyle von *Phaseolus multiflorus*. $\pm 0^\circ$, -45° 1). 14 Min.

Temp.	Std.zeit	4 Epikotyle, 1—2 cm lang	4 Kontrollpflanzen, 1—2 cm lang
25°	3 ⁵⁶ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
"	4 ⁴⁰ "	—	Schwacher Anfang einer geotropischen Krümmung.
"	5 ⁰⁰ "	Bei sämtlichen Epikotylen Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen ²⁾ .	Krümmung wenig verstärkt.
"	5 ³⁵ "	Krümmung etwas verstärkt.	Krümmung verstärkt.
"	6 ⁰⁰ "	Krümmung weiter verstärkt.	desgl.

Versuch 2. Epikotyle von *Vicia Faba*. $\pm 0^\circ$, -45° . 14 Min.

Temp.	Std.zeit	4 Epikotyle, 1½—2½ cm lang	4 entsprechende Kontrollpflanzen
24°	9 ⁰⁶ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
"	10 ¹⁵ "	—	—
"	10 ⁴⁵ "	Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen bei allen Epikotylen.	Anfang der geotropischen Krümmung.
"	12 ⁰⁰ "	Krümmung verstärkt.	Krümmung verstärkt.
"	3 ⁰⁰ N.	Krümmung sehr bedeutend verstärkt.	desgl.

1) Diese Winkel geben die kombinierten Lagen an. Die Minutenzahl entspricht der Umdrehungszeit der Klinostatenachse.

2) „Im Sinne der Horizontalen“ heißt hier und weiterhin: so, als ob die Horizontale die optimale Reizlage wäre.

Versuch 3. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $\pm 0^\circ$, -45° . 14 Min.

Temp.	Std.zeit	14 Hypokotyle, $\frac{1}{2}$ —1 cm lang	14 Kontrollpflanzen, $\frac{1}{2}$ —1 cm lang
29°	3 ⁵⁵ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
25°	5 ⁰⁰ n	—	—
25°	5 ⁴⁵ n	Anfang einer Krümmung bei 8 Hypokotylen im Sinne der Horizontalen, 3 nicht gekrümmt, 3 etwas nach d. Seite gekrümmt.	Anfang der geotropischen Krümmung bei 10 Hypokotylen.
20°	7 ⁴⁵ n	11 Hypokotyle sehr stark im Sinne der Horizontalen gekrümmt, 3 rechtwinklig dazu gekrümmt.	12 Hypokotyle stark geotropisch gekrümmt, 2 schwach gekrümmt.
20°	8 ³⁰ V.	12 Hypokotyle sehr stark gekrümmt.	Krümmung bei allen Hypokotylen verstärkt.

Versuch 4. Hypokotyle von *Cucurbita pepo*. $\pm 0^\circ$, -45° . 14 Min.

Temp.	Std.zeit	3 Hypokotyle, 2 2 cm, 1 1 cm lang	3 Kontrollpflanzen, 1—2 cm lang
24°	9 ⁵⁵ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
25°	10 ⁴⁵ n	—	Anfang der geotropischen Krümmung.
27°	11 ¹⁵ n	Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Krümmung wenig verstärkt.
27°	12 ¹⁵ N.	Krümmung wenig verstärkt.	Krümmung verstärkt.
25°	3 ⁰⁰ n	Krümmung verstärkt.	desgl.
20°	7 ⁰⁰ n	desgl.	desgl.

Versuch 5. Koleoptile von *Avena sativa*. $\pm 0^\circ$, -45° . 14 Min.

Temp.	Std.zeit	14 Koleoptile, $\frac{1}{2}$ —1 cm lang	12 Kontrollpflanzen, $\frac{1}{2}$ —1 cm lang
22°	8 ⁴⁵ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
25°	10 ²⁰ n	Krümmung bei der Mehrzahl begonnen, im Sinne der Horizontalen.	Anfang der geotropischen Krümmung.
26°	11 ⁰⁰ n	Krümmung bei allen Koleoptilen.	Krümmung verstärkt.
26°	4 ⁰⁰ N.	Krümmung bedeutend verstärkt.	desgl.

Versuch 6. Koleoptile von *Panicum miliaceum*. $\pm 0^\circ$, -45° . 14 Min.

Temp.	Std.zeit	Größere Zahl von Koleoptilen, $\frac{1}{2}$ —1 $\frac{1}{2}$ cm lang	Entsprechende Kontrollpflanzen
27°	3 ⁵⁵ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	5 ⁰⁰ n	Beginn einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Beginn der geotropischen Krümmung.
26°	7 ⁰⁰ n	Krümmung bedeutend verstärkt.	Krümmung verstärkt.
26°	9 ⁰⁰ V.	desgl.	desgl.

Versuch 7. Wurzeln von <i>Vicia Faba.</i> $\pm 0^\circ, + 45^\circ$. 14 Min.		
Temp.	Std.zeit	5 Keimlingshauptwurzeln, $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$ cm lang
23°	3 ⁴⁵ N.	Rotationsbeginn.
21°	5 ³⁰ „	Anfang einer Krümmung bei 3 Wurzeln, im Sinne der Horizontalen.
20°	7 ⁰⁰ „	3 Wurzeln stark gekrümmt, 1 rechtwinklig zur Horizontalen, 1 ungekrümmt.
20°	8 ³⁰ V.	4 Wurzeln sehr stark im Sinne der Horizontalen gekrümmt, 1 sehr stark rechtwinklig dazu.
		5 Kontrollwurzeln, $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$ cm lang
		Horizontal gelegt.
		Geotropische Krümmung bei allen Wurzeln begonnen, etwas stärker als bei den rotierenden Wurzeln.
		Krümmung verstärkt, etwa so stark wie bei den rotierenden Wurzeln.
		desgl.
Versuch 8. Wurzeln von <i>Vicia Faba.</i> $\pm 0^\circ, + 45^\circ$. 14 Min.		
Temp.	Std.zeit	5 Keimlingshauptwurzeln, $\frac{1}{2}$ —1 cm lang
24°	3 ⁰⁰ N.	Rotationsbeginn.
24°	4 ¹⁵ „	—
24°	5 ¹⁵ „	4 Wurzeln stark im Sinne der Horizontalen gekrümmt, eine Wurzel nicht gekrümmt.
		5 Kontrollwurzeln, $\frac{1}{2}$ —1 cm lang
		Horizontal gelegt.
		Wurzeln schon ziemlich stark abwärts gekrümmt.
		Krümmung verstärkt.
Versuch 9. Wurzeln von <i>Phaseolus multiflorus.</i> $\pm 0^\circ, + 45^\circ$. 14 Min.		
Temp.	Std.zeit	6 Keimlingshauptwurzeln, 1— $1\frac{1}{2}$ cm lang
29°	3 ⁰⁰ N.	Rotationsbeginn.
29°	4 ¹⁵ „	—
28°	5 ¹⁵ „	5 Wurzeln im Sinne der Horizontalen gekrümmt, 1 rechtwinklig dazu.
27°	6 ¹⁵ „	Die Krümmung im gleichen Sinne sehr verstärkt.
		5 Kontrollwurzeln, 1— $1\frac{1}{2}$ cm lang
		Horizontal gelegt.
		Beginn der geotrop. Krümmung.
		Krümmung fortgeschritten; aber kaum stärker als bei den rotierenden Wurzeln.
		Krümmung verstärkt.
Versuch 10. Wurzeln von <i>Pisum sativum.</i> $\pm 0^\circ, + 45^\circ$. 14 Min.		
Temp.	Std.zeit	12 Keimlingshauptwurzeln, $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ cm lang
24°	3 ²⁵ N.	Rotationsbeginn.
30°	4 ³⁰ „	Bei 7 Wurzeln Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen, bei 3 Krümmg. schräg im entgegengesetzt. Sinne; 2 gerade.
29°	4 ⁵⁵ „	Bei 8 Wurzeln Krümmg. im Sinne d. Horizont. verstärkt, 3 schräg nach entgegengesetzt. Richtg.; 1 gerade.
25°	5 ³⁰ „	Krümmung bedeutend verstärkt.
25°	8 ³⁰ V.	Krümmung sehr verstärkt: 10 Wurzeln sehr stark im Sinne d. Horizontalen gekrümmt, 2 seitl. gekr.
		10 entsprechende Kontrollwurzeln
		Horizontal gelegt.
		Anfang der geotropischen Krümmung. Dieselbe schon etwas stärker als bei den rotierenden Pflanzen.
		Krümmung verstärkt.
		desgl.
		desgl.

Versuch 11. Wurzeln von *Pisum sativum*. $\pm 0^\circ$, $+ 45^\circ$. 14 Min.

Temp.	Std.zeit	9 Keimlingshauptwurzeln, 1—1 $\frac{1}{2}$ cm lang	8 Kontrollwurzeln, 1—2 cm lang
29°	3 ¹⁵ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
28°	4 ¹⁵ „	Bei 8 Wurzeln Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen, bei 1 rechtwinklig dazu.	Anfang der geotrop. Krümmung.
28°	5 ¹⁵ „	Krümmung bei allen Wurzeln im gleichen Sinne fortgeschritten.	Krümmung verstärkt.
27°	6 ¹⁵ „	Krümmung noch weiter verstärkt.	desgl.

Versuch 12. Grashalme von *Lolium perenne*. $\pm 0^\circ$, $- 45^\circ$. 14 Min.

Temp.	Std.zeit	6 kräftige, gerade Halme mit 3 Knoten, 4 dekap., 2 nicht dekap.	6 entsprechende Kontrollhalme
23°	8 ⁰⁰ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	6 ⁰⁰ N.	Krümmung bei 5 Halmen im Sinne der Horizontalen, 1 ungekrümmt.	Krümmung schon eingetreten.
22°	8 ⁰⁰ V.	Krümmung bei allen 5 Halmen verstärkt.	Krümmung verstärkt.

Es wurden weiter noch Versuche angestellt, stets mit gleichem Erfolge, mit: Epikotylen von *Phascolus multiflorus*, 3—5 cm lang; Epikotylen von *Vicia Faba*, 1 $\frac{1}{2}$ —3 cm lang; Hypokotylen von *Helianthus annuus*, 2—4 cm lang; Koleoptilen von *Avena sativa*, $\frac{1}{2}$ —1 cm lang; Wurzeln von *Vicia Faba*, 0,3—2 cm lang; Wurzeln von *Pisum sativum*, 1—2 cm lang; sowie mit Sprossen von *Hippuris* und mit Blüten sprossen von *Capsella bursa pastoris*.

Überblickt man nun alle diese Versuche, so sieht man, daß sich in kaum einem von ihnen einmal eine Pflanze im Sinne der nach Czapeks Ansicht optimalen Reizlage ($\pm 45^\circ$) geotropisch gekrümmt hat. Ich möchte hervorheben, daß diese und die noch weiterhin mitzuteilenden Versuche mit zwei Klinostaten ausgeführt wurden, bei denen durch Vorversuche eine absolut gleichmäßige Rotation sichergestellt worden war. Auf einer ungleichmäßigen Rotation kann also die Abweichung meiner Ergebnisse von denen Czapeks nicht beruhen. Krümmungen im Sinne der Lage $+ 45^\circ$ habe ich übrigens nur bei Wurzeln (vgl. Versuch 10) hier und da beobachten können. Sie sind offenbar auf die unregelmäßigen Nutationen zurückzuführen, die dem Experimentator an Wurzeln so oft entgegentreten. Daß sie nicht geotropischer Natur sind, kann man auch daraus ersehen, daß sie nach einiger Zeit (Vers. 10) in eine solche gerade entgegengesetzte Krümmung übergehen, wie sie bei der Mehrzahl der Wurzeln von vornherein eingetreten ist. Es liegt durchaus kein Grund vor, bei dieser Erscheinung etwa an eine geotropische Umstimmung zu denken. Die einzige Abweichung,

die von der geotropischen Krümmung im Sinne der Horizontalen öfter beobachtet wurde, war eine starke Krümmung rechtwinklig zu dieser Richtung. Wir werden solchen Krümmungen auch bei anderen Versuchen noch begegnen. Sie finden ebenfalls ihre Erklärung in den Nutationen, die die Pflanzen ausführen. Ich habe ja schon erwähnt, daß die Hauptnutations ebene immer rechtwinklig zu den erwarteten geotropischen Krümmungen gerichtet wurde. Die Nutation ist es aber nicht allein, die diese Krümmungen hervorruft; es kombinieren sich vielmehr mit ihr geotropische Impulse komplizierter Art, die nach Beginn der Nutationskrümmung durch die Rotation an der geneigten Achse hervorgerufen werden. Ich sehe keinen Grund, hier auf sie näher einzugehen.

Im übrigen aber verhalten sich unter den besonderen Versuchsbedingungen, bei der gleichmäßigen Rotation an der schräg gestellten Klinostatenachse, bei der Kombination der Horizontalen und der Lage 45° unterhalb, bzw. oberhalb der Horizontalen, als oberer und unterer Hauptseitenlinie des Kegelmantels und bei einer Rotationsgeschwindigkeit von 14 Minuten, alle Versuchsobjekte, die ich untersucht habe, nämlich junge und ältere Keimwurzeln, Epikotyle und Hypokotyle, sowie Sprosse und Grashalme, völlig übereinstimmend: Es scheint unter diesen Bedingungen die Horizontale gegenüber der Lage 45° unter- bzw. oberhalb der Horizontalen als Reizlage bevorzugt zu sein. Die Pflanzen suchen sich in die entsprechende, theoretisch vorausbestimmte, neue Gleichgewichtslage einzustellen. Läßt man die Versuche lange genug fortgehen, so kann man sehen, wie die Krümmungen tatsächlich mehr und mehr verstärkt werden, bis die Gleichgewichtslage entweder vollständig oder doch wenigstens mit geringerer oder größerer Annäherung erreicht wird. Diese Annäherung ist bei den untersuchten Pflanzenspezies verschieden. Sie wird offenbar durch die geotropische Empfindlichkeit, sowie durch das Verhältnis von Autotropismus und Geotropismus bedingt. Welchem dieser Faktoren dabei die Hauptbedeutung zuzusprechen ist, läßt sich ohne eingehendste Untersuchung nicht beurteilen. Manche Tatsachen, die ich später mitteilen werde, sprechen nicht dafür, daß diese Verschiedenheiten durch die verschiedene geotropische Empfindlichkeit bedingt werden. So ist es nicht als ausgeschlossen zu betrachten, daß sich meine Methode der Klinostatendrehung mit Hilfe richtiger Überlegungen zu einer Feststellung der relativen Größe der autotropischen Empfindlichkeit verschiedener Pflanzen als geeignet er-

wiese. Doch habe ich vorläufig in dieser Richtung nicht weiter experimentiert. —

Die mitgeteilten Versuche machen noch eine eingehendere Analyse notwendig. Sie lehren, daß die Effekte der kurz dauernden geotropischen Reizungen, welche an den Versuchspflanzen bei der Rotation von allen Seiten stattfinden, sich summieren und anhäufen. Diese Summation geschieht in der Art, daß schließlich eine geotropische Krümmung zustande kommt. Die geotropische Krümmung läßt erkennen, daß diejenigen Reizungen, die bei der Drehung in den Lagen zwischen den seitlichen Hauptseitenlinien (ihre Richtung beträgt $-22\frac{1}{2}^{\circ}$, bzw. $+22\frac{1}{2}^{\circ}$ für die Versuche mit Wurzeln) und der oberen Hauptseitenlinie, nämlich der Horizontalen, erfolgen, stärker sind als diejenigen Reizungen, die in den Lagen zwischen den seitlichen Hauptlinien und der unteren Hauptlinie, nämlich der Lage -45° , bzw. $+45^{\circ}$ für Wurzeln, erteilt werden. Die optimale Reizlage des Geotropismus muß bei meiner Versuchsanordnung also jedenfalls einen kleineren Winkel mit der Horizontalen bilden, als die seitlichen Hauptlinien unseres Kegelmantels. Er muß also kleiner sein als $-22\frac{1}{2}^{\circ}$, bei Wurzeln als $+22\frac{1}{2}^{\circ}$. Eine Entscheidung jedoch darüber, welcher der Winkel zwischen der Horizontalen und $-22\frac{1}{2}^{\circ}$ (bei Wurzeln $+22\frac{1}{2}^{\circ}$) nun der eigentlichen optimalen Reizlage entspricht, läßt sich aus den bisherigen Versuchen nicht herbeiführen. Denn wir würden offenbar die geotropische Krümmung, wenn die Horizontale die optimale Reizlage wäre, in demselben Sinne wie in unseren Versuchen erhalten, wie wenn sie in einem beliebigen anderen Winkel, in den angegebenen Grenzen, zu suchen wäre. Es ist nicht schwer, die optimale Reizlage des Geotropismus bei meinen Versuchsbedingungen noch genauer zu ermitteln, und zwar nach dem Prinzip der Einengung: Man nimmt zunächst die Rotation in einem Kegelmantel vor, in dem man die Horizontale mit dem Winkel $22\frac{1}{2}^{\circ}$ kombiniert. Sollte sich auch in diesen Versuchen die Horizontale als günstiger erweisen, so kombiniert man in weiteren Versuchen bei der Rotation die Lagen $\pm 0^{\circ}$ und -11° , dann die Lagen $\pm 0^{\circ}$ und $-5^{\circ}30'$ und so fort. Analoges gilt für die Wurzeln. Ich möchte hier einige solche Versuche anführen.

Versuch 13. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $\pm 0^\circ$, -22° . 14 und 28 Min.

Temp.	Std.zeit	8 Hypokotyle, 1—1,5 cm lang	Entsprechende Kontrollpflanzen
26°	10 ⁰⁰ V.	Rotationsbeginn; 14 Min.	Horizontal gelegt.
27°	12 ⁰⁰ „	Hypokotyle gerade.	Die geotropische Krümmung hat schon begonnen.
27°	12 ⁰⁰ N.	Anfang einer geotropischen Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Krümmung verstärkt.
27°	4 ⁰⁰ „	Krümmung ganz wenig verstärkt.	desgl.
25°	7 ⁰⁰ „	desgl. Von nun ab 28 Min.	Pflanzen mit der Sproßspitze senkrecht.
26°	9 ⁰⁰ V.	Krümmung kaum weiter verstärkt.	desgl.

Versuch 14. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $\pm 0^\circ$, -22° . 14 und 28 Min.

Temp.	Std.zeit	10 Hypokotyle, 1—2 cm lang	Entsprechende Kontrollpflanzen
28°	11 ⁰⁰ V.	Rotationsbeginn; 14 Min.	Horizontal gelegt.
28°	12 ³⁰ N.	Alle Keimlinge ungekrümmt.	Die geotropische Krümmung hat bereits begonnen.
27°	2 ⁰⁰ „	Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Krümmung verstärkt.
26°	6 ⁰⁰ „	Krümmung im gleichen Sinne etwas verstärkt.	desgl.
27°	9 ⁰⁰ V.	desgl. *)	

*) Die Krümmung ist am Schlusse des Versuches nicht sehr bedeutend, aber bei allen ausgesprochen im Sinne der Horizontalen.

Versuch 15. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $\pm 0^\circ$, -11° . 28 Min.

Temp.	Std.zeit	10 Hypokotyle, 2—4 cm lang	Entsprechende Kontrollpflanzen
27°	10 ³⁰ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
28°	2 ³⁰ N.	Bei einigen Hypokotylen (3—4) erster Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Alle Hypokotyle sehr stark geotropisch gekrümmt.
27°	6 ⁰⁰ „	Krümmung ganz wenig verstärkt, bei im ganzen 6 Hypokotylen. 2 Pflanzen sind gerade, 2 rechtwinklig zur geotropischen Krümmungsebene gekrümmt.	Krümmung sehr verstärkt.
26°	9 ⁰⁰ V.	desgl.	

Versuch 16. Epikotyle von *Vicia Faba*. $\pm 0^{\circ}$, -22° . 14 und 28 Min.

Temp.	Std.zeit	4 Hypokotyle, 1—3 cm lang	Entsprechende Kontrollpflanzen
26°	9 ²⁰ V.	Rotationsbeginn; 14 Min.	Horizontal gelegt.
27°	12 ⁰⁰ „	Alle 4 Epikotyle noch gerade.	Geotropische Krümmung schon begonnen.
28°	2 ⁰⁰ N.	Erster Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Krümmung verstärkt.
27°	6 ⁰⁰ „	Krümmung ganz wenig verstärkt. Von nun ab Umdrehungsgeschw. 28 Min.	desgl.
26°	10 ⁰⁰ V.	desgl. *)	

*) Die Krümmung ist am Schlusse des Versuches nicht sehr bedeutend, aber bei allen augenfällig im Sinne der Horizontalen.

Versuch 17. Epikotyle von *Vicia Faba*. $\pm 0^{\circ}$, -11° . 28 Min.

Temp.	Std.zeit	3 Epikotyle, 4 cm lang	Kontrollpflanzen gleicher Länge
27°	10 ⁴⁵ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
27°	12 ⁴⁵ N.	—	Die geotropische Krümmung hat schon begonnen.
27°	3 ⁰⁰ „	Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Krümmung verstärkt.
26°	6 ³⁰ „	Krümmung etwas, aber wenig verstärkt.	desgl.
27°	9 ⁰⁰ V.	Krümmung nicht verstärkt.	
27°	6 ⁰⁰ N.	desgl.	

Versuch 18. Epikotyle von *Phaseolus multiflorus*. $\pm 0^{\circ}$, -10° . 14 Min.

Temp.	Std.zeit	3 Epikotyle, 3 cm lang	Kontrollpflanzen gleicher Länge
25°	10 ⁵⁰ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	2 ⁰⁰ N.	Epikotyle gerade.	Epikotyle schon stark geotropisch gekrümmt.
27°	6 ⁰⁰ „	Epikotyle kaum merklich im Sinne der Horizontalen gekrümmt.	Krümmung bedeutend verstärkt.
26°	9 ⁴⁰ V.	desgl. Achse von 5° auf 7,5° gesenkt.	
27°	11 ³⁰ „	Die Krümmung im Sinne der Horizontalen verstärkt.	

Ich habe es nicht für nötig gehalten, für diese Versuche wieder alle die Versuchsobjekte heranzuziehen, die ich früher verwendet hatte. Sie dürften sich nicht anders verhalten. Die angestellten Versuche lehren, daß bei meinen Versuchsbedingungen von allen Lagen zwischen der Horizontalen und jenem Ablenkungswinkel, den Czapek für optimal

hält, tatsächlich die Horizontale oder doch ein um weniger als 5° von ihr abweichender Winkel die optimale Reizlage des Geotropismus ist. An diesem Ergebnisse wird durch eine Veränderung der Rotationsgeschwindigkeit nichts geändert: es bleibt dasselbe, ob ich die Klinostatenachse in 28, in 14 oder in 6 Minuten rotieren lasse. Daß bei einer geringeren Neigung (5° oder 11°) der Klinostatenachse die geotropische Krümmung der Versuchspflanzen geringer ausfällt und sehr viel später eintritt als bei stärkerer Neigung (zB. — $22\frac{1}{2}^{\circ}$), wie aus meinen Versuchen zu ersehen ist, kann nicht wundernehmen. Ich werde darauf im weiteren Berichte über meine Untersuchungen zurückkommen.

Weiter zeigen meine Versuche mit vollster Deutlichkeit, daß bei der gleichmäßigen Rotation am Klinostaten, wenigstens bei den bisher angewendeten Rotationsgeschwindigkeiten von 28, 14 und 6 Minuten, in jeder Lage geotropische Reizungen stattfinden, und daß sich die dadurch bewirkten kleinen Erregungen mit der Zeit so summieren können, daß schließlich eine geotropische Reaktion eintritt. Meine Versuche liefern also einen exakten Beweis für die Richtigkeit der Sachsschen Klinostatentheorie, die in neuerer Zeit namentlich Noll mit Nachdruck vertreten hat. Auch darauf werde ich später noch näher einzugehen haben.

b) Kombination von zwei Stellungen, von denen die eine oberhalb, die andere unterhalb der Horizontalen gelegen ist, namentlich solchen, die mit der Horizontalen nach oben und nach unten gleiche Winkel einschließen.

Bisher wurde nur die Horizontale mit den Winkeln unterhalb der Horizontalen kombiniert. Um einen klaren Einblick in das Verhältnis der geotropischen Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln von der Horizontalen zu erhalten, wird es nun weiterhin noch nötig sein, unter denselben Versuchsbedingungen, nämlich bei gleichmäßiger Rotation am Klinostaten, zwei Lagen miteinander zu kombinieren, von denen die eine schräg oberhalb, die andere aber schräg unterhalb der Horizontalen gelegen ist.

Es ergeben sich da zwei Möglichkeiten: entweder können die Winkel, welche die beiden ausgewählten Stellungen mit dem Horizonte bilden, ungleich sein, dann ist die Klinostatenachse wie bisher schräg zu stellen, oder aber sie können auch gleich sein,

dann ist die Achse in horizontale Lage zu bringen. Dies muß aus Gründen, die erst später erörtert werden können, mit Senkblei und Transporteur so genau wie nur irgend möglich geschehen. Beide Versuchsreihen werden gleich wichtig sein zur Beurteilung der optimalen Reizlage. Ich beginne mit Versuchen der letzteren Art.

Versuch 19 u. 20. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $+ 45^{\circ}$, $- 45^{\circ}$. 14 Min.
V. 19: 14 Hypokotyle, $\frac{1}{2}$ —1 cm lang, zeigten nach 24 Stunden Rotation keine ausgesprochene geotropische Krümmung; desgl. in Versuch 20 8 etiolierte Hypokotyle, 10 cm lang.

Versuch 21 u. 22. Epikotyle von *Phaseolus multiflorus*. $+ 45^{\circ}$, $- 45^{\circ}$.
2 Min. (V. 21), 14 Min. (V. 22).

V. 21: 4 Epikotyle, 1—2 cm lang, zeigten bei 2 Min. Rotationsgeschw. nach 24 Stunden keine ausgesprochene Krümmung, ebensowenig in Versuch 22 3 Epikotyle, 4—8 cm lang, bei 14 Min. Rotationsgeschw.

Versuch 23. Epikotyle von *Vicia Faba*. $+ 45^{\circ}$, $- 45^{\circ}$. 14 Min.

4 Epikotyle, 1— $1\frac{1}{2}$ cm lang, nach 24 Std. gerade. Versuch noch zweimal mit gleichem Erfolge wiederholt.

Versuch 24. Koleoptile von *Avena sativa*. $+ 45^{\circ}$, $- 45^{\circ}$. 14 Min.

8 Koleoptile, $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$ cm lang, nach 24 Stunden Rotation (abgesehen von Nutationen) gerade.

Versuch 25. Koleoptile von *Panicum miliaceum* f. *contractum*. $+ 45^{\circ}$, $- 45^{\circ}$.
26 Minuten.

10 Koleoptile, $\frac{1}{2}$ —1 cm lang, nach 16 Stunden noch gerade.

Versuch 26 u. 27. Wurzeln von *Vicia Faba*. $+ 45^{\circ}$, $- 45^{\circ}$. 14 Min. (V. 26)
und 2 Min. 20 Sek. (V. 27).

V. 26: 7 Keimlingswurzeln, $\frac{1}{2}$ —1 cm lang; V. 27: 5 Keimlingswurzeln, 1—2 cm lang, in 24 Stunden Rotation; abgesehen von unregelmäßigen Nutationen dauernd ohne ausgesprochene geotropische Krümmung.

Versuch 28 u. 29. Wurzeln von *Phaseolus multiflorus*. $+ 45^{\circ}$, $- 45^{\circ}$.
2 Min. 20 Sek. (V. 28) und 14 Min. (V. 29).

V. 28: 5 Keimlingswurzeln, 1—3 cm lang; V. 29: 7 Keimlingswurzeln, $\frac{1}{2}$ —1 cm lang, wie in Vers. 26 u. 27!

Versuch 30. Wurzeln von *Pisum sativum*. $+ 45^{\circ}$, $- 45^{\circ}$. 14 Min.

12 Keimlingswurzeln, $\frac{1}{2}$ —1 cm lang, wie in Vers. 26—29.

Versuch 31. Grashalme von *Lolium perenne*. $+ 45^{\circ}$, $- 45^{\circ}$. 14 Min.

6 Halme nach 36 Stunden noch völlig gerade. Versuch noch einmal mit gleichem Erfolge wiederholt.

Weitere Versuche mit Grashalmen von *Hordeum sativum* und *Secale cereale* fielen ganz ebenso aus.

In allen Versuchen sind sämtliche Versuchsobjekte: Wurzeln, Epi- und Hypokotyle, sowie die Halme von *Lolium perenne* und anderen Gräsern bei der Kombination der Stellungen 45° nach aufwärts und 45° nach abwärts vom Horizonte völlig gerade geblieben oder haben nur unregelmäßige Nutationen nach allen beliebigen Richtungen ohne Bevorzugung einer derselben ausgeführt. Daß bei einigen dieser Versuche nicht etwa die schnelle Rotation Schuld an diesem Ergebnisse ist, wird aus weiteren Abschnitten meiner Arbeit zu ersehen sein.

Aus den angeführten Versuchen wird man also folgern müssen, daß bei meinen besonderen Versuchsbedingungen die Winkel 45° ober- und unterhalb der Horizontalen sich hinsichtlich der Größe der geotropischen Erregungen nicht so wesentlich unterscheiden, daß eine geotropische Krümmung zustande kommen könnte. Verfrüht wäre es aber natürlich, aus diesen Erfolgen schließen zu wollen, daß die geotropischen Erregungen in beiden Lagen genau gleich groß seien. Wissen wir doch vorläufig garnichts darüber, wie groß der Unterschied antagonistischer Erregungen bei Kombination verschieden großer Ablenkungswinkel aus der Ruhelage sein muß, um eine geotropische Krümmung hervorzurufen! Daß man tatsächlich berechtigt ist, in meinen Versuchen aus dem Ausbleiben einer Krümmung auf eine annähernd gleiche Größe der antagonistischen Erregungen zu schließen, werde ich später zeigen. Hier genügt es zu wissen, daß der Unterschied der Reizungen in den Stellungen $+45^{\circ}$ und -45° weit geringer sein muß als der Unterschied in den Lagen $+0^{\circ}$ und -45° ; bei Kombination der letzteren trat ja schon nach kurzer Zeit eine sehr kräftige Krümmung ein, während sie im anderen Falle ausblieb. Diese Tatsachen sind aber mit der Annahme ganz unvereinbar, daß die Lage -45° (für Wurzeln $+45^{\circ}$) die optimale Reizlage ist.

Ich habe nun auch andere Stellungen, die mit der Horizontalen nach aufwärts und nach abwärts gleiche Winkel bilden, miteinander am gleichmäßig rotierenden Klinostaten kombiniert, stets mit dem gleichen Erfolge, daß die Versuchspflanzen entweder völlig gerade blieben oder unregelmäßige Nutationen ohne Bevorzugung einer besonderen Richtung ausführten. Es hätte hier keinen Zweck, diese Versuche mitzuteilen. —

Weiterhin habe ich dann auch solche Lagen miteinander kombiniert, die nach aufwärts und nach abwärts mit der Horizontalen ungleiche Winkel einschließen. Die Ergebnisse dieser Ver-

suche waren stets gleich: ich erhielt immer geotropische Krümmungen im Sinne derjenigen Stellung, die den kleinsten Winkel mit der Horizontalen bildete, die also dem Horizonte am nächsten war, vorausgesetzt nur, daß die Abweichungen der beiden Lagen vom Horizonte um einen nicht zu kleinen Betrag verschieden waren. Die minimale Größe dieses Betrages will ich in einem späteren Abschnitt zu bestimmen versuchen. Ich gebe hier einige Beispiele:

Versuch 32. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $+35^{\circ}$, -65° . Achse -15° .
6 Minuten.

Temp.	Std.zeit	12 Hypokotyle, 3—4 cm lang	Kontrollhypokotyle
26°	2 ⁴⁰ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	4 ¹⁰ „	Anfang einer Krümmung im Sinne der Lage $+35^{\circ}$.	Die geotropische Krümmung schon etwas stärker als bei den rotierenden Pflanzen.
26°	6 ⁰⁰ „	Krümmung sehr verstärkt.	Krümmung sehr verstärkt, stärker als bei den rotierend. Pflanzen.

Versuch 33. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $+35^{\circ}$, -55° . Achse -10° .
28 Minuten.

Temp.	Std.zeit	12 Hypokotyle, 3—4 cm lang	Entsprechende Kontrollpflanzen
27°	8 ⁵⁰ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	11 ³⁰ „	Anfang einer Krümmung im Sinne der Lage $+35^{\circ}$.	Die geotropische Krümmung ist schon vorangeschritten.
27°	12 ⁴⁵ N.	Krümmung etwas verstärkt.	Krümmung bedeutend verstärkt.
26°	4 ⁰⁰ „	Krümmung noch etwas verstärkt.	desgl.

Versuch 34. Epikotyle von *Vicia Faba*. $+55^{\circ}$, -35° . Achse $+10^{\circ}$. 14 Min.

Temp.	Std.zeit	4 Epikotyle, 1—2 cm lang	4 Kontrollpflanzen entsprechender Länge
25°	9 ⁰⁰ V.	Rotationsbeginn mit horizontaler Achse $+45^{\circ}$, -45° .	—
26°	6 ⁰⁰ N.	Alle Epikotyle gerade.	—
27°	9 ⁰⁰ V.	desgl. Achse 10° gehoben.	Horizontal gelegt.
27°	11 ⁰⁰ „	desgl.	Anfang einer geotropischen Krümmung.
28°	12 ⁰⁰ „	Anfang einer Krümmung im Sinne der Lage -35° .	Krümmung fortgeschritten.
25°	6 ⁰⁰ N.	Krümmung etwas, aber nicht sehr verstärkt.	desgl.
26°	10 ⁰⁰ V.	Krümmung nicht weiter verstärkt.	

Diese Versuche liefern mit vielen anderen, später noch mitzuteilenden nochmals einen schlagenden Beweis dafür, daß bei meinen Versuchsbedingungen die Horizontale selbst die optimale

Reizlage ist. Man kann ja mit dieser Abänderung meiner Methode, durch Wahl aller verschiedenen, nur denkbaren Winkel, den ganzen Raum zwischen der normalen parallelotropen Ruhelage und der Inverslage gewissermaßen absuchen. Man erhält dabei stets das gleiche Ergebnis.

II. Versuche mit dem intermittierend rotierenden Klinostaten.

Die Versuche mit dem gleichmäßig rotierenden Klinostaten haben den Nachteil, daß die Pflanzen auf allen Seiten geotropisch gereizt werden, und daß sie in denjenigen Ablenkungswinkeln, in denen die Größe der geotropischen Impulse geprüft werden soll, nur kurze Zeit verweilen. Es erschien also zweckmäßig, sie durch andere zu ergänzen, bei denen eine geotropische Reizung abwechselnd in den beiden kombinierten Lagen derart bewirkt wurde, daß die Versuchspflanzen immer einige Zeit in einer dieser Stellungen blieben, sodann aber durch Umdrehung schnell in die andere Stellung gelangten. Dies war mit Hilfe meines intermittierenden Klinostaten leicht zu erreichen.

Über die Versuchsanordnung muß ich hier noch folgendes bemerken. Man kann am intermittierenden Klinostaten zwei beliebige Lagen zunächst ebenso kombinieren wie am gleichmäßig rotierenden Apparat, d. h. durch Schiefstellung der Achse. Außerdem kann man aber die Achse auch horizontal stellen und die beiden gewünschten Stellungen in einer zur Achse senkrechten Ebene kombinieren. Leicht einzusehen ist, daß nur bei Anwendung der ersteren Methode die Versuchsobjekte bei der Umdrehung von einer Stellung in die andere beide Male gleiche Wege durchlaufen, bei der letzteren Methode aber ungleiche Wege: nämlich bei Kombination der Stellungen $\pm 0^\circ$ und -45° einmal von $\pm 0^\circ$ über die Inverslage nach -45° , das zweite Mal von -45° über $\pm 0^\circ$ und die normale Ruhelage nach $\pm 0^\circ$, oder umgekehrt. Da die Auslösungen der Drehung stets zu gleichen Zeiten erfolgen, so ist klar, daß die Versuchsobjekte sich ungleiche Zeiten in den kombinierten Lagen befinden müssen. Sie werden nämlich dann, wenn der Weg von $\pm 0^\circ$ nach -45° der kürzere ist, in der nach Czapeks Ansicht optimalen Reizlage -45° einen sehr kurzen Zeitraum länger verweilen als in der Horizontalen. Gerade dieser Umstand macht diese Methode besonders angenehm. Ich habe deshalb vor allem mit ihr gearbeitet. Wie früher, so wurden auch

jetzt wieder die Versuche mit der Reizung in der Lage -45° (für Wurzeln $+45^{\circ}$) begonnen.

Ehe ich mich mit der Konstruktion meines intermittierenden Apparates beschäftigte, habe ich übrigens auch einige Vorversuche mit einer ganz primitiven Vorrichtung ausgeführt. Sie war ganz ähnlich jener, mit der auch Czapek (895a, p. 1216 ff.) gearbeitet hat: Die Versuchspflanzen wurden in einem Topfhalter befestigt, der drehbar an einem Stativ angebracht war und in bestimmten Zeitintervallen mit der Hand von der einen Stellung in die andere bewegt. Ich möchte zwei solche Versuche hier mitteilen. Namentlich der zweite dürfte einiges Interesse bieten.

Versuch 35. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $\pm 0^{\circ}$, -45° .

Stundenzeit	12 halbetolierte Hypokotyle, 4—6 cm lang	10 entsprechende Kontrollpflanzen
	Die Pflanzen blieben in jeder der Lagen genau 15 Minuten.	
9 ³⁰ V.	Beginn des Versuches.	Horizontal gelegt.
11 ¹⁵ „	Krümmungsbeginn bei der Mehr- zahl der Hypokotyle, im Sinne der Horizontalen.	Die geotropische Krümmung hat schon begonnen.
1 ⁰⁰ N.	9 Keimlinge stark im Sinne der Horizontalen gekrümmt.	Krümmung verstärkt.

Versuch 36. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $\pm 0^{\circ}$, -45° .

Stundenzeit	8 halbetolierte Hypokotyle, 3—8 cm lang	10 entsprechende Kontrollpflanzen
	Die Pflanzen blieben in der Horizontallage nur je 10 Min., in der Lage -45° dagegen je 15 Min.	
8 ⁴⁵ V.	Beginn des Versuches.	Horizontal gelegt.
12 ⁵⁵ N.	5 Keimlinge ganz gerade, 2 spuren- weise im Sinne der Horizontalen gekrümmt, 1 spurenweise im entgegengesetzten Sinne.	Alle Keimlinge sehr stark geotropisch gekrümmt.

Aus diesem Versuche kann man sehen, daß die Krümmungen im Versuche 35 nicht etwa durch ungenaues Einhalten der Expositionszeiten in den beiden Lagen zustande gekommen sein können, sondern nur dadurch, daß eben die Horizontale die bessere Reizlage ist. Um wie viel günstiger sie ist, erfährt man ebenfalls mit Annäherung aus diesem Versuche: Wenn man die Expositionszeiten in den Stellungen $\pm 0^{\circ}$ und -45° so wählt, daß sie sich verhalten wie 2 : 3, so tritt noch keine Krümmung im

Sinne der Lage -45° ein; allerdings unterbleibt alsdann die Reaktion im Sinne der Lage $+0^{\circ}$. Ich werde darauf im nächsten Abschnitte zurückkommen. Hier sei zunächst über die Versuche mit dem intermittierenden Klinostaten berichtet, bei denen die Pflanzen in einer jeden der beiden Stellungen annähernd gleiche Zeiten verweilen.

a) Kombination der horizontalen Lage mit der nach Czapeks Ansicht optimalen Reizlage.

Solche Versuche wurden angestellt mit 1—5 cm langen Epikotylen von *Vicia Faba* und *Phaseolus multiflorus*; 0,5—2 cm langen Hypokotylen von *Helianthus annuus*; 0,5—2 cm langen Koleoptilen von *Avena sativa* und *Panicum miliaceum*; 0,4—1 cm langen Wurzeln von *Pisum sativum*; 0,5—2 cm langen Wurzeln von *Vicia Faba* und *Phaseolus*, und zwar sämtlich bei einer Rotationsgeschwindigkeit von 14 Minuten. Sie hatten bis in alle Einzelheiten genau denselben Verlauf wie die entsprechenden Versuche mit dem gleichmäßig rotierenden Apparate, sodaß es nicht nötig ist, die Protokolle mitzuteilen. Wir werden also zu dem Schlusse genötigt, daß auch bei diesen Versuchsbedingungen wiederum die Horizontale günstiger ist als die Lage -45° ($+45^{\circ}$). In ähnlicher Weise, wie es schon früher geschah, läßt sich auch für die intermittierende Reizung durch Einengung zeigen, daß die Horizontale überhaupt günstiger ist als jede andere, zum Horizonte geneigte Lage, daß sie also die optimale Reizlage ist. Bei allen diesen Versuchen wurde die Rotation der Versuchspflanzen, wie ich noch besonders hervorheben möchte, am intermittierenden Klinostaten stets so gewählt, daß die geotropische Krümmung im entgegengesetzten Sinne erfolgen mußte wie eine etwaige Krümmung infolge der Wirkung der Zentrifugalkraft.

b) Kombination zweier Stellungen, die mit der Horizontalen nach oben und nach unten gleiche Winkel einschließen.

Auch diese Versuche wurden mit all den Pflanzen ausgeführt, die ich unter a) erwähnt habe. Wie bei der gleichmäßigen Rotation, so erwiesen sich auch bei der intermittierenden die Reizungen in den Lagen $+45^{\circ}$ und -45° als nicht verschieden.

C. Die Differenzen zwischen meinen Versuchsergebnissen und denen der bisherigen Forscher.

Überblickt man alle bisher mitgeteilten Versuche, so entsteht nun vor allem die wichtige Frage: Wie lassen sich die Differenzen zwischen meinen Ergebnissen und denen Czapeks, Brzobohatýs und der Miß Pertz erklären? Ich will zunächst einmal voraussetzen, daß die Versuchsbedingungen dieser Forscher ebenso exakt waren wie die meinigen — ob sie es in Wirklichkeit sind, soll weiter noch untersucht werden. Dann müßte man also annehmen, daß die Verschiedenheiten unserer Ergebnisse durch Differenzen in der Versuchsanordnung hervorgerufen worden seien. In der Tat sind unsere Versuchsbedingungen recht verschieden, vor allen Dingen dadurch, daß diese Forscher ihre Versuchsobjekte meist — doch nicht immer! — weit über die geotropische Präsentationszeit hinaus in den betreffenden Ablenkungswinkeln ohne Intermitenz geotropisch reizten, ich dagegen mit Unterbrechung. Außerdem war bei den genannten Forschern die Reaktion meist die Folge einer einzigen Reizung von nur einer Seite, bei mir aber die Folge des ungleichen Gegeneinanderwirkens vieler Reizungen, die das Organ nacheinander von allen Seiten oder wenigstens von entgegengesetzten Seiten trafen.

Man könnte an die Möglichkeit denken, daß vielleicht die optimale Reizlage eine Funktion der ununterbrochenen Reizdauer sei, daß sie also bei intermittierenden Reizungen von kürzerer Einzeldauer als die Präsentationszeit anders sei als bei solchen, die weit länger als diese Zeit dauerten. Zweitens müßte man aber auch damit rechnen, daß die Reizstimmung vielleicht infolge der fort-dauernden Wiederholung antagonistischer Reizungen sich derartig gegenüber derjenigen bei nur einseitiger Reizung geändert haben könnte, daß die optimale Reizlage bei jener die Horizontale wäre, bei dieser dagegen die Lage — 45° (resp. $+45^{\circ}$). Rein theoretisch wäre es schließlich auch denkbar, daß vielleicht, trotzdem die optimale Reizlage auch bei antagonistischen Reizungen nicht die Horizontale, sondern diejenige wäre, die Czapek angibt, bei einem Antagonismus der Induktionen diejenigen schwächeren Reizungen, die das Versuchsobjekt senkrecht treffen (d. h. also in der Horizontal-lage), die anderen stärkeren Reizungen, die es schräg treffen (d. h. also in der optimalen Reizlage) aus inhärenten, im Pflanzen-

organismus liegenden Ursachen, die uns noch unbekannt wären, so zu überwinden vermöchten, daß eine Krümmung im Sinne der weniger begünstigten Stellung zustande käme. Dieser Gedanke ist aber durch alle Versuche, die ich bisher ausgeführt habe, völlig von der Hand zu weisen. Er würde sich namentlich auf jene Versuche, in denen nicht die Horizontale, sondern ein beliebiger Winkel mit der nach Czapeks Meinung optimalen Reizlage kombiniert wurde, garnicht anwenden lassen; denn es ist für das Versuchsergebnis völlig gleichgültig, welche Organseite bei der Reizung in eine der beiden Stellungen nach abwärts sieht. Zudem wissen wir, daß antagonistische geotropische Reizungen, die die orthotropen Versuchsobjekte senkrecht von zwei entgegengesetzten Seiten treffen, sich nicht zugunsten der einen Reizung hemmen.

Auch für die Möglichkeit, daß die optimale Reizlage eine Funktion der ununterbrochenen Reizdauer sei, sprechen meine Versuche nicht. Kombiniert man gleiche Winkel unterhalb und oberhalb der Horizontalen, so bleibt jede geotropische Krümmung in gleicher Weise aus, ob ich nun die Achse des Klinostaten mit 3 Minuten oder mit 28 Minuten Geschwindigkeit rotieren lasse. Im übrigen erwies sich die Horizontale auch dann als optimale Reizlage, als ich 3 cm lange Epikotyle von *Vicia Faba* intermittierend durch Umlegen mit der Hand in den Lagen $\pm 0^\circ$ (= Horizontalrichtung) und -45° fortgesetzt je eine Stunde reizte. Es trat zwar zunächst, wenn die Reizung in der Richtung -45° begonnen wurde, eine Krümmung im Sinne dieser Stellung ein, sie wurde aber im weiteren Verlaufe des Versuches stets wieder völlig rückgängig gemacht und schlug in eine solche im Sinne der Horizontalen um.

Es bleibt also nur noch durch besondere Versuche zu entscheiden, ob der Gedanke, daß meine Ergebnisse durch eine Stimmungsänderung infolge der intermittierenden Reizung mehrerer Organseiten bedingt sein könnten, genügt, um die Differenzen zwischen meinen Beobachtungen und denen der früheren Forscher zu erklären.

Vorher scheint es mir aber doch zweckmäßig zu sein, die Untersuchungsmethoden meiner Vorgänger einer Kritik zu unterziehen. Auf Sachs, der die Frage nach der optimalen Reizlage rein theoretisch, ohne entscheidende Versuche, zu lösen gesucht hatte, brauche ich hier nicht einzugehen, ebensowenig auf Elfving.

Die Methode der intermittierenden Reizung ist im wesentlichen nur von Miß Pertz und Brzobohatý angewendet worden. Miß Pertz kombinierte an der horizontalen Achse des von ihr und F. Darwin konstruierten intermittierenden Klinostaten gleiche Winkel unterhalb und oberhalb der Horizontalen (zwischen 35° und 55°). Sie arbeitete mit Grashalmen, besonders von *Lolium perenne*. Leider ist nicht angegeben, wie lange Zeit die Reizungen währten. Ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich 15 Min. oder 30 Min. vermute. Von 34 Versuchen krümmten sich in 27 die Halme im Sinne der Lage -45° . In denjenigen Versuchen, die ich selbst mit Grashalmen von *Lolium perenne*, *Secale cereale* und *Hordeum sativum* am intermittierenden Klinostaten in entsprechender Weise und mit einer Umdrehungsgeschwindigkeit bis zu 28 Min. (also mit einer Expositionszeit von 13–14 Min. in jeder Lage) angestellt habe, blieb die Krümmung stets aus; in einem Falle trat sogar eine entgegengesetzt gerichtete Krümmung ein. Wie das abweichende Ergebnis in den Versuchen von Miß Pertz zu erklären ist, weiß ich nicht. Doch vermute ich, daß sie nicht mit genau horizontaler Achse gearbeitet hat. Daß schon eine ganz geringe Neigung der Achse genügt, um Krümmungen der Art, wie sie Miß Pertz beobachtet hat, zu erhalten, wird aus einem späteren Abschnitte meiner Arbeit zu ersehen sein. Ungenaue Zentrierung oder ein ungleichmäßiger Gang des Uhrwerkes würde kaum in so vielen Versuchen eine bestimmt gerichtete Reaktion haben bewirken können. Ich glaube übrigens, daß meine Versuche schon deshalb mehr Beweiskraft besitzen, weil ich auch die Gegenversuche: die Kombination der Stellungen $\pm 0^{\circ}$ und -45° ausgeführt habe. Das hat Miß Pertz unterlassen. Das Ergebnis dieser Versuche stimmt mit demjenigen, das ich bei Kombination der Lagen $+45^{\circ}$ und -45° erhielt, völlig überein.

Brzobohatý arbeitete nach der brieflichen Mitteilung des Herrn Němec ebenfalls mit intermittierender Reizung und zwar an Wurzeln (von *Vicia Faba* und *Pisum sativum*?). Die Wurzeln wurden in geneigter Lage zum Horizonte in einem feuchten Raume auf einer Glasplatte befestigt. Nach je 10 Minuten wurde die Platte um 180° gedreht. An jungen Wurzeln traten Krümmungen ein im Sinne der Czapekschen optimalen Reizlage. Auch Brzobohatý kombinierte nur gleiche Winkel ober- und unterhalb der Horizontalen. Ich vermag nicht einmal Vermutungen darüber zu äußern, wie die Differenzen zwischen unseren Ergebnissen

zu erklären sind. Man könnte ja daran denken, daß die optimale Reizlage sich vielleicht mit der Temperatur ändert. Dafür sprechen indes meine Versuche nicht, die sowohl bei 15–20° C., wie auch bei 30° C. angestellt wurden und jedenfalls nicht bei anderen, als bei denen Miß Pertz und Brzobohatý gearbeitet haben dürften.

Abgesehen von der Methode der intermittierenden Reizung ist hauptsächlich diejenige der kontinuierlichen Reizung nur einer Seite zur Ermittlung der optimalen Reizlage herangezogen worden, indem man die Versuchsobjekte weit über die Präsentationszeit, nämlich eine Stunde oder noch länger, der einseitigen Schwerkraftwirkung in bestimmten Ablenkungswinkeln überließ. Diese Methode kam mit mancherlei Variationen zur Anwendung. Am wenigsten beweiskräftig ist jene, deren sich Brzobohatý in seiner Arbeit bedient hat. Er befestigte nämlich seine Versuchspflanzen wieder unter verschiedenen Winkeln auf einer Glasplatte, die in einem feuchten Raume senkrecht aufgestellt wurde. Ob die Versuchsorgane von den Keimlingen abgeschnitten oder ob die ganzen Keimlinge an der Platte angebracht wurden, vermag ich aus der Arbeit nicht mit Sicherheit zu ersehen. Nach 2–3 Stunden, ehe irgend welche Exemplare die Vertikale erreichten, wurden die eingetretenen Krümmungen gezeichnet und nach ihrer Größe die Intensitäten der geotropischen Reizungen in den verschiedenen Lagen beurteilt. Dabei ist aber garnicht berücksichtigt, daß die unter einem Winkel nach abwärts (bei Wurzeln nach aufwärts) an der Platte befestigten Pflanzen bei der geotropischen Krümmung durch Ablenkungswinkel hindurch bewegt werden, in denen die geotropischen Reizungen stärker erfolgen als in denjenigen Lagen, die bei der Krümmung von den horizontal angebrachten Pflanzen durchlaufen werden. Auf die Intensitäten der Reizungen kann man also aus solchen Versuchen nicht schließen. Deshalb habe ich auch nach dieser Methode Versuche nicht angestellt. Daß sie keine beweiskräftigen Ergebnisse liefern kann, darauf hatten übrigens schon F. Darwin und Miß Bateson (1888, p. 65 ff.) hingewiesen. Sie haben sich deshalb veranlaßt gesehen, ihre Versuchsobjekte (Blütenschäfte von *Plantago* und *Brassica*) an der Ausführung einer Krümmung zu hindern und die Reizintensitäten nach der Größe der Nachwirkungskrümmungen zu beurteilen, welche die unter verschiedenen Winkeln zwei Stunden lang fixierten Pflanzen in der Seitenlage ausführten, nachdem sie aus der Zwangslage befreit waren. Dieser Methode hat sich auch Czapek bedient,

nur mit der kleinen Abweichung, daß er seine Versuchsobjekte (Keimwurzeln von *Lupinus*, *Faba*, *Phaseolus*, *Pisum*, *Zea*, das Hypokotyl von *Helianthus*, sowie die ausgewachsenen Halmknoten von *Secale*) 3—6 Stunden der Wirkung der Schwerkraft aussetzte und die Nachwirkung am Klinostaten beobachtete. Die ersteren Forscher erkannten als optimale Reizlage die Horizontale, Czapek dagegen die Lage -45° (bezw. $+45^{\circ}$).

Ich habe die Versuche Czapeks in ähnlicher Weise wiederholt. Hauptfordernis für eine exakte Entscheidung war auch bei diesen Versuchen möglichste Gleichheit der Versuchspflanzen. Wegen des bekannten, überaus ungleichmäßigen Verhaltens der Wurzeln wählte ich zunächst die Epikotyle von *Vicia Faba* und *Phaseolus*, sowie namentlich auch die Hypokotyle von *Helianthus*, die ja auch Czapek benutzt hat, zur Untersuchung aus. Verglichen wurden immer Pflanzen zweier Kulturgefäße; von *Helianthus* deren 6—8, von *Faba* und *Phaseolus* 3—4. Ich verfuhr in folgender Weise: Zwei Klinostaten wurden im Dunkelzimmer dicht nebeneinander aufgestellt, die Kulturgefäße, nachdem die Versuchspflanzen an Holzstäben mit Wollefäden gut fixiert waren, an den horizontalen Rotationsachsen in den ringförmigen Topfhaltern befestigt und gleichzeitig in die zu vergleichenden Stellungen gebracht: das eine in die Lage -45° , das andere in die Horizontallage oder in die Lage $+45^{\circ}$. Nachdem die Pflanzen 2—6 Stunden lang in diesen Stellungen der Schwerkraftwirkung ausgesetzt worden waren, wurden sie aus ihrer Zwangslage befreit und nach genauer Zentrierung der Töpfe an den Klinostaten mit gleichen Umdrehungsgeschwindigkeiten in vertikaler Ebene rotiert. Der geotropische Effekt wurde nach der eintretenden Nachwirkung beurteilt. Das stärkste Ausmaß der Krümmung war 1—2 Stunden nach Beginn der Rotation zu beobachten¹⁾. Jedoch wurde die Rotation meist sehr viel länger fortgesetzt, vielfach bis zum Ausgleich der geotropischen Reaktion.

1) Czapek sagt (895, p. 287): „Bei den Wurzeln und Hypocotylen wurde die Messung der nach 24stündiger Rotation am Klinostaten erzielten Winkel sowohl an genauen Zeichnungen der gekrümmten Objecte, als auch an den Pflanzen selbst vorgenommen.“ Bei meinen entsprechenden Versuchen war nach 24stündiger Rotation die Krümmung an Wurzeln und an Hypokotylen (von *Helianthus*) durch Autotropismus wieder völlig ausgeglichen. Wenn es auch möglich wäre, daß diese Differenz durch die Verschiedenheit der Temperaturen, bei denen die Versuche ausgeführt wurden, zu erklären ist (Czapek arbeitete bei $17-19^{\circ}$ C., ich meist bei $24-26^{\circ}$ C.), so kann ich es nach allen meinen Erfahrungen doch nicht für zweckmäßig halten, die Krümmungen erst nach so langer Rotation zu vergleichen. Übrigens sagt Czapek an einer anderen Stelle seiner

Die Hoffnung freilich ist nicht in Erfüllung gegangen, daß sich vielleicht aus der verschiedenen Schnelligkeit dieses Ausgleiches ein sicherer Schluß auf die optimale Reizlage würde ziehen lassen. Ebenso wenig kann ich die Angabe von Czapek (898, p. 194) bestätigen, daß sich eine Nachwirkung am längsten nach Reizung in derjenigen Stellung erzielen lasse, die einen Winkel von 135° mit der Ruhelage bildet. In welcher der beiden zu vergleichenden Stellungen die stärkere Nachwirkung eintrat, ließ ich fast stets von Dritten beurteilen, die über die Versuchsanordnung im einzelnen nicht unterrichtet waren¹⁾. Wurden Verschiedenheiten in den Intensitäten der Krümmungen bei den unter verschiedenen Winkeln der Schwerkraft exponierten Kulturgefäßen beobachtet, so durfte nicht ohne weiteres daraus ein Schluß auf die Größe der geotropischen Reizungen gezogen werden, da nach meinen anderweitigen Erfahrungen die Pflanzen der verschiedenen Kulturen aus unbekanntem Ursachen sich durch den Grad ihrer Empfindlichkeit (oder Reaktionsfähigkeit) oft nicht unwesentlich unterscheiden. Wurden also größere Verschiedenheiten in der Intensität der Nachwirkung festgestellt, so wurde nach dem Ausgleich der Krümmungen der Versuch in der Weise wiederholt, daß die zuvor in der Lage -45° der Schwerkraft exponierten Pflanzen in die Stellung $\pm 0^{\circ}$ resp. $+45^{\circ}$, die in einer dieser Lagen exponierten dagegen nun in die Stellung -45° gebracht wurden. Außerdem wurden sehr viele Kulturen miteinander verglichen. Die Temperatur betrug bei allen Versuchen $20-26^{\circ}$.

Zunächst habe ich die nach Czapeks Ansicht optimale Reizlage und die Horizontale auf die Nachwirkungsgrößen hin geprüft. Die Ergebnisse sind folgende:

Tabelle 1.

I. Epikotyle von *Vicia Faba*.

Versuch	Länge der Epikotyle	Expositionszeit	Stellung der Pflanzen	Krümmung
37	1—2 cm	2 h	$-50^{\circ} \pm 0^{\circ 2)$	gleich!
38	2—4 "	2 h 30	$-45^{\circ} \pm 0^{\circ}$	$\pm 0^{\circ}$ ein wenig stärker.
39	1—2 "	3 h	$-45^{\circ} \pm 0^{\circ}$	gleich!

Arbeit (p. 324) ebenfalls, daß er an Keimstengeln von *Helianthus* selbst bei 12stündiger Exposition die Krümmung schon nach 12stündiger Rotation am Klinostaten verschwinden sah!

1) Ich möchte auch an dieser Stelle Herrn Birlinger für seine freundliche Unterstützung in dieser Hinsicht meinen besten Dank aussprechen.

2) Wegen der Bezeichnung der Stellungen vgl. p. 227.

(Fortsetzung der Tabelle.)

Versuch	Länge der Epikotyle	Expositionszeit	Stellung der Pflanzen	Krümmung
40	1—4 cm	3 h 15	$-45^{\circ} \pm 0^{\circ}$	$\pm 0^{\circ}$ eine Spur stärker.
41	2—4 "	5 h	$-45^{\circ} \pm 0^{\circ}$	gleich!
42	2—5 "	6 h	$-55^{\circ} \pm 0^{\circ}$	gleich!
43	2—3 "	12 h	$-45^{\circ} \pm 0^{\circ}$	gleich!
44	2—3 "	13 h	$-45^{\circ} \pm 0^{\circ}$	gleich!
45	4—5 "	3 h	$\begin{cases} -55^{\circ} \pm 0^{\circ} \\ \pm 0^{\circ} - 55^{\circ} \end{cases}$	$\begin{cases} -55^{\circ} \text{ stärker.} \\ \pm 0^{\circ} \text{ stärker.} \end{cases}$

II. Hypokotyle von *Helianthus annuus*.

Versuch	Länge d. Hypokotyle	Expositionszeit	Stellung der Pflanzen	Krümmung
46	2 cm	2 h 15	$-45^{\circ} \pm 0^{\circ}$	gleich!
47	2—4 cm	2 h 45	$-50^{\circ} \pm 0^{\circ}$	gleich!
48	3—5 "	3 h 15	$-45^{\circ} \pm 0^{\circ}$	$\pm 0^{\circ}$ stärker.
49	3—5 "	3 h 15	$\begin{cases} -45^{\circ} \pm 0^{\circ} \\ \pm 0^{\circ} - 45^{\circ} \end{cases}$	$\begin{cases} -45^{\circ} \text{ stärker.} \\ \text{gleich!} \end{cases}$
50	2—3 "	4 h	$-45^{\circ} \pm 0^{\circ}$	$\pm 0^{\circ}$ etwas stärker.
51	2—4 "	6 h	$-50^{\circ} \pm 0^{\circ}$	gleich!
52	1—2 "	15 h	$-45^{\circ} \pm 0^{\circ}$	gleich!

III. Epikotyle von *Phaseolus multiflorus*.

Versuch	Länge der Epikotyle	Expositionszeit	Stellung der Pflanzen	Krümmung
53	1—5 cm	2 h	$-45^{\circ} \pm 0^{\circ}$	gleich!
54	1—2 "	2 h 10	$-50^{\circ} \pm 0^{\circ}$	gleich!
55	5—8 "	3 h	$\begin{cases} -45^{\circ} \pm 0^{\circ} \\ \pm 0^{\circ} - 45^{\circ} \end{cases}$	$\begin{cases} \pm 0^{\circ} \text{ stärker.} \\ \pm 0^{\circ} \text{ stärker.} \end{cases}$
56	2—3 "	4 h	$-45^{\circ} \pm 0^{\circ}$	gleich!

Es macht sich also ein wesentlicher Unterschied zwischen den Lagen $\pm 0^{\circ}$ und -45° (-45° bis -55°) nicht geltend. Wäre die Stellung -45° die optimale Reizlage, so müßte jedenfalls der Unterschied in der Größe der Reizungen und der Krümmungen zwischen den Stellungen -45° und $+45^{\circ}$ größer sein als der zwischen den Lagen -45° und $\pm 0^{\circ}$. Um zu prüfen, ob dies zutrifft, habe ich auch diese Stellungen noch miteinander verglichen.

Tabelle 2.

I. Epikotyle von *Vicia Faba*.

Versuch	Länge der Epikotyle	Expositionszeit	Stellung der Pflanzen	Krümmung
57	2—4 cm	2 h 10	$\begin{cases} +45^{\circ} - 45^{\circ} \\ -45^{\circ} + 45^{\circ} \end{cases}$	$\begin{cases} -45^{\circ} \text{ stärker.} \\ \text{gleich!} \end{cases}$
58	1—3 "	3 h	$+45^{\circ} - 45^{\circ}$	gleich!
59	1—3 "	5 h	$+45^{\circ} - 45^{\circ}$	gleich!

II. Hypokotyle von *Helianthus annuus*.

Versuch	Länge d. Hypokotyle	Expositionszeit	Stellung der Pflanzen	Krümmung
60	2—3 cm	2 h	+ 45° — 45°	gleich!
61	2—3 "	4 h	+ 45° — 45°	gleich!
62	3—5 "	5 h	{ + 45° — 45° — 45° + 45°	+ 45° wenig stärker. gleich!

III. Epikotyle von *Phaseolus multiflorus*.

Versuch	Länge der Epikotyle	Expositionszeit	Stellung der Pflanzen	Krümmung
63	1—2 cm	3 h	+ 45° — 45°	gleich!
64	2—5 "	5 h	+ 45° — 45°	gleich!
65	1—2 "	14 h	+ 45° — 45°	gleich!

Also auch zwischen den Stellungen + 45° und — 45° macht sich kein bemerkbarer Unterschied geltend hinsichtlich der geotropischen Nachwirkungskrümmungen, die am Klinostaten auftreten.

Außerdem habe ich auch entsprechende Versuche mit den Keimlingswurzeln von *Vicia Faba* angestellt. Die Samen wurden nach eintägiger Quellung in Wasser in Sägespänen zum Keimen gebracht. Hatten die Wurzeln die gewünschte Länge erreicht, so wurden sie in den schon früher benutzten Gefäßen (vgl. p. 229) mit Nadeln befestigt. Die Krümmung wurde wie bei Czapek durch Überschieben von entsprechend weiten Glasröhren verhindert. Es erwies sich als zweckmäßig, die Röhrchen mit Wasser zu füllen. Sonst schließt sich die Versuchsanordnung ganz an die bisherige an.

Tabelle 3.

Keimlingswurzeln von *Vicia Faba*.

Versuch	Länge der Wurzeln	Expositionszeit	Stellung der Wurzeln	Krümmung
66	1—2 cm	3 h	+ 45° ± 0°	gleich!
67	1—2 "	4 h	+ 45° ± 0°	+ 45° etwas stärker.
68	1—2 "	4 h	+ 45° ± 0°	gleich!
69	2—3 "	5 h	+ 45° ± 0°	± 0° stärker.
70	2—3 "	5 h	+ 45° ± 0°	gleich!
71	1 "	2 h 15	+ 45° — 45°	+ 45° stärker.
72	4—5 "	2 h	+ 45° — 45°	— 45° stärker.
73	3—5 "	1 h 15	+ 45° — 45°	gleich!
74	2—3 "	3 h	+ 45° — 45°	gleich!
75	1 "	3 h	+ 45° — 45°	gleich!

Die Versuche hatten, wie man sieht, im wesentlichen das gleiche Ergebnis wie diejenigen mit den Epikotylen und Hypokotylen. Dieses Ergebnis hat mich übrigens nach meinen früheren Erfahrungen, die ich bei der Rotation an der schräg gestellten Klinostatenachse

gewonnen hatte, nicht sonderlich überrascht. Habe ich doch bei der Kombination der Stellungen $\pm 0^\circ$ und -45° (bei Wurzeln $+45^\circ$) in der Mehrzahl meiner Versuche beobachtet, daß an den meisten untersuchten Objekten (vgl. p. 249) die geotropische Krümmung fast ebenso zeitig eintritt und annähernd in demselben Maße fortschreitet wie bei den horizontal gelegten Kontrollpflanzen! Daraus ist aber zu ersehen, daß auch noch die Differenz der in den Stellungen $\pm 0^\circ$ und -45° ($+45^\circ$) zustande kommenden Erregungen genügt, um in gleicher Zeit eine annähernd ebenso intensive Reaktion herbeizuführen, wie der Impuls, der in der Horizontallage erfolgt. Wie das kommt, kann vorläufig, ohne Erledigung anderer Fragen, nicht entschieden werden. —

Schließlich wäre noch auf eine weitere Art der Anwendung kontinuierlicher Reizung einer Organseite einzugehen, deren sich Brzobohatý bedient hat, um nachzuweisen, daß nicht die Horizontale die optimale Reizlage ist. Er exponierte Versuchspflanzen, die auf einer Glasplatte unter verschiedenen Neigungswinkeln befestigt waren, ohne daß sie an der Ausführung einer geotropischen Krümmung gehindert worden wären, eine Stunde lang der Schwerkraftwirkung und ließ sie dann am Klinostaten rotieren. Während dieser einen Stunde tritt erfahrungsgemäß meist noch keine bemerkenswerte geotropische Krümmung ein, da die Latenzzeit, wenigstens für seine Versuchsobjekte (Wurzeln und Epikotyle von *Vicia Faba*, Koleoptile von *Avena sativa*), meist annähernd eine Stunde (oder länger) währt. Die eintretenden Nachwirkungen sollen nicht dafür sprechen, daß die Horizontale die optimale Reizlage sei. Ich hielt es nicht für überflüssig, selbst solche Versuche auszuführen. Jedoch bediente ich mich dabei derselben Versuchsanordnung wie vorher. In einigen der Versuche mit Wurzeln wurden mit Wasser gefüllte Glasröhrchen bis zum Beginn der Rotation über die Spitzenteile der Wurzeln geschoben. Die Temperatur betrug $20-25^\circ \text{C}$.

Tabelle 4.

	Versuch	Länge der Objekte	Expositions- zeit	Stellung der Pflanzen	Krümmung
Epikotyle von <i>Vicia Faba</i>	76	1—3 cm	1 h	$-45^\circ \pm 0^\circ$	gleich!
	77	3—4 "	1 h	$-45^\circ \pm 0^\circ$	gleich!
	78	1—2 "	1 h	$-55^\circ \pm 0^\circ$	gleich!
	79	1—3 "	1 h	$-45^\circ + 45^\circ$	gleich!

(Fortsetzung der Tabelle.)

	Versuch	Länge der Objekte	Expositions- zeit	Stellung der Pflanzen	Krümmung
Epikotyle von <i>Phaseolus</i>	80	1—5 cm	55'	$-45^{\circ} \pm 0^{\circ}$	$\pm 0^{\circ}$ stärker.
	81	4—7 "	45'	$-45^{\circ} \pm 0^{\circ}$	$\pm 0^{\circ}$ stärker.
	82	4—5 "	55'	$-45^{\circ} + 45^{\circ}$	-45° stärker.
	83	1—3 "	55'	$-45^{\circ} + 45^{\circ}$	gleich!
Hypokotyle von <i>Helianthus</i>	84	1 "	1 h	$-45^{\circ} \pm 0^{\circ}$	$\pm 0^{\circ}$ stärker.
	85	2 "	55'	$-45^{\circ} \pm 0^{\circ}$	gleich!
	86	1—3 "	55'	$-45^{\circ} + 45^{\circ}$	$+45^{\circ}$ viel stärk.
	87	1—2 "	1 h	$-45^{\circ} + 45^{\circ}$	$+45^{\circ}$ etw. stärk.
	88	2—3 "	50'	$+45^{\circ} - 45^{\circ}$	gleich!
Wurzeln von <i>Vicia Faba</i>	89	1—2 "	1 h	$+45^{\circ} \pm 0^{\circ}$	$\pm 0^{\circ}$ eine Spur stärker.
	90	3—5 "	1 h 15'	$+45^{\circ} - 45^{\circ}$	gleich!
	91	2—3 "	1 h	$+45^{\circ} - 45^{\circ}$	gleich!

Auch aus diesen Versuchen läßt sich, wie man sieht, gar nichts über die optimale Reizlage entnehmen, da die Reaktionen in den Stellungen -45° , $+45^{\circ}$, $\pm 0^{\circ}$ fast völlig gleich sind.

Aus allen mitgeteilten Versuchen ist ersichtlich, daß die Methoden, deren sich Czapek und Brzobohatý bedient haben, nicht geeignet sind, um uns eine Einsicht in die optimale Reizlage des Geotropismus zu verschaffen. Sonach liegt vor der Hand keinerlei Grund vor, anzunehmen, daß die optimale Reizlage etwa eine Funktion der ununterbrochenen Reizdauer sei oder daß infolge der intermittierenden Reizung, die ich zum Nachweis der optimalen Reizlage verwendet habe, ein Stimmungswechsel in den gereizten Organen eingetreten sei. Im Gegenteil spricht die Tatsache, daß an den fixierten Keimlingen, die lange Zeit der Schwerkraft exponiert waren, auch noch die Nachwirkungen in den durch einen Winkel von 90° getrennten Stellungen $+45^{\circ}$ und -45° gleich sind, weit eher dafür, daß auch bei langer Exposition die Horizontale die optimale Reizlage ist, wie ich es ja für kürzere Expositionen erwiesen habe.

Abschnitt III.

Über das Verhältnis der geotropischen Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln aus der Ruhelage.

Im vorigen Abschnitte glaube ich in exakter Weise gezeigt zu haben, daß die Horizontale die optimale geotropische Reizlage ist und daß gleiche Winkel unterhalb und oberhalb des Horizontes

sich hinsichtlich der geotropischen Impulse, die in gleichen Zeiten erfolgen, nicht wesentlich unterscheiden. Dagegen machte sich ein Unterschied in der Größe der Reizungen geltend zwischen der Horizontalen und allen Neigungswinkeln zum Horizonte, sowie auch zwischen allen denjenigen Lagen, die mit der Horizontalen nach aufwärts und nach abwärts ungleiche Winkel, eine gewisse Größe der Winkeldifferenz vorausgesetzt, einschließen. Dieser Unterschied bestand darin, daß durch Summation von gleich lange Zeiten andauernden, in den beiden Lagen entgegengesetzt gerichteten Reizungen schließlich eine geotropische Krümmung im Sinne derjenigen Stellung zustande kam, die am wenigsten von der optimalen Reizlage abwich. Ebenso wie die summierten Reizungen, so müssen natürlich auch die Einzelreizungen verschieden sein.

In welchem Verhältnisse stehen nun die geotropischen Erregungen, welche verschiedenen ungleichwertigen Ablenkungswinkeln aus der Ruhelage entsprechen, zueinander? Diese Frage ist einer experimentellen Behandlung zugänglich. Wir wissen, daß die Intensitäten der geotropischen Reaktion bei ein und demselben parallelotropen Organe, gleiche Außenbedingungen vorausgesetzt, abgesehen von der spezifischen Befähigung abhängig sind erstens von der Intensität der Massenbeschleunigung, zweitens von der Zeitdauer der Reizung und drittens von dem Neigungswinkel gegen die Ruhelage. Bei den eigentlichen geotropischen Bewegungen im engeren Sinne des Wortes kommt die Intensität der Massenbeschleunigung als Variable nicht in Betracht. Findet also infolge von einander genau entgegengerichteten Reizungen in beliebigen Ablenkungswinkeln aus der Normalstellung eine geotropische Krümmung statt, so kann sie bei gleicher Zeitdauer der entgegengerichteten Reizungen nur durch eine verschiedene Größe der Ablenkungswinkel, oder bei gleichen Ablenkungswinkeln nur durch die verschiedene Zeitdauer der Reizungen bedingt sein. Tritt dagegen infolge einander entgegengerichteter Reizungen eine geotropische Krümmung nicht ein, so müssen bei gleicher Zeitdauer der Reizungen die Ablenkungswinkel gleich, bei ungleicher Reizdauer aber ungleich sein; und zwar werden die Winkel um so größer sein müssen, je kleiner die Zeitdauer der Reizungen bemessen werden und umgekehrt. Die Reaktion wird natürlich nur dann völlig unterbleiben, wenn die Größen der Ablenkungswinkel und die Expositionszeiten in einem ganz bestimmten Verhältnisse zueinander stehen, d. h. umgekehrt proportional sind. Das Ver-

hältnis der Expositionszeiten, das sich für verschiedene Winkel experimentell ermitteln läßt, gibt ein Maß für das relative Verhältnis der geotropischen Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln. Experimentell entscheiden läßt sich ferner, ob dieses Verhältnis der Expositionszeiten für zwei bestimmte Ablenkungswinkel mit der Variation einer der Expositionszeiten konstant bleibt. Wäre das so, dann hätten wir in dem einmal experimentell ermittelten Verhältnisse der Expositionszeiten ein allgemeines Maß für das relative Verhältnis der geotropischen Erregungen.

Ich wende mich nun zu meinen Versuchen. Sie wurden mit meinem intermittierenden Klinostaten ausgeführt. An ihm läßt sich das Verhältnis der Expositionszeiten sehr leicht durch Verstellung der „Zeitscheiben“ in weiten Grenzen beliebig verändern. Die gewünschten Stellungen wurden, wie bisher, an der horizontalen Achse des Klinostaten in der zu ihr senkrechten Ebene kombiniert. Diese Versuchsanordnung hatte wieder zur Folge, daß die Pflanzen in der einen der beiden Stellungen eine äußerst kurze Zeit weniger lange verweilten, als es durch das Verhältnis der Expositionszeiten angegeben wird. Welche Stellung in diesem Sinne zur bevorzugten gemacht wird, steht ganz im Belieben des Experimentators. Ich habe bald die eine, bald die andere begünstigt, ohne untereinander verschiedene Erfolge erzielen zu können. Im übrigen kann man mit der Horizontalen sowohl diejenigen Ablenkungswinkel aus der Ruhelage vergleichen, die kleiner sind als 90° , wie auch die, die größer sind. Erstere Versuchsanordnung ist vorzuziehen. Bei den Versuchen der letzteren Art wirken nämlich die Nutationen störend, die manche Versuchsobjekte auszuführen pflegen, und zwar ebenso sehr, wenn die Nutationskrümmungen in der Richtung der Reizungen erfolgen, wie wenn sie mehr oder weniger senkrecht dazu eintreten. Im ersteren Falle kommen ja an den betreffenden nutierenden Pflanzen nicht mehr die gewünschten Ablenkungswinkel zur Vergleichung, sondern neue, in denen die Erregungen voraussichtlich in ganz anderem Verhältnisse stehen. Treten die Nutationen rechtwinklig zur Reizrichtung ein, so wird durch die Nutation Gelegenheit zu geotropischen Krümmungen gegeben, durch welche einzelne Versuchspflanzen oft in sehr bedeutendem Maße rechtwinklig zur Reizrichtung gekrümmt werden. Diese Schwierigkeiten würden übrigens auch dann in gleicher Weise eintreten, wenn die Stellungen nicht an der horizontalen, sondern an der schräg ge-

stellten Klinostatenachse kombiniert würden. Mit der Reizung wurde meist in derjenigen Stellung begonnen, die sich durch meine früheren Versuche als weniger günstig erwiesen hatte. Ein Anhaltspunkt für meine Klinostatenversuche war durch einen Vorversuch gegeben, in dem beim Umlegen mit der Hand (vgl. Versuch 36, p. 262) an den Hypokotylen von *Helianthus annuus* bei der Kombination der Stellungen $\pm 0^\circ$ und -45° die Krümmung annähernd dann unterblieben war, wenn sich die Expositionszeiten verhielten wie 2 : 3 (für die Dauer der Einzelreizungen von 10 Minuten in der Lage $\pm 0^\circ$).

Ich will meine Versuche der Übersichtlichkeit halber in Tabellenform mitteilen. Am Kopfe derselben ist das Verhältnis der Expositionszeiten angegeben, links an der Seite vermerkt ist die jeweilige Umdrehungsgeschwindigkeit der Zeitscheiben. In den einzelnen Kolumnen ist angegeben, ob eine Krümmung (k) bei der Mehrzahl der Versuchspflanzen eingetreten ist und in welchem Sinne (entweder $\pm 0^\circ$ oder -45°), in Klammern dahinter die Zeit, die zwischen Versuchsbeginn und Anfang der Krümmung verstrich. Die Größe der Versuchspflanzen, sowie andere Hinweise sind in Anmerkungen beigefügt. Die Temperatur betrug bei allen Versuchen 23—28°. Die Hauptnutationsebene der Keimlinge wurde stets senkrecht zu der Rotationsebene orientiert.

Tabelle 5.

Je vier Epikotyle von *Vicia Faba*. [Versuche 92—112]
Kombination der Winkel $\pm 0^\circ$, -45° .

	12 : 12 (1 : 1)	11 : 13 (0,846 : 1)	10 : 14 (0,714 : 1)	9 : 15 (0,6 : 1)	8 : 16 (0,5 : 1)
26'	k $\pm 0^\circ$ (2 h) [92]	k $\pm 0^\circ$ (6 h) [93]	gerade (14 h) [94] gerade (17 h) [95]	k -45° (4 h) [96]	k -45° (2 h 30') [97]
13'	k $\pm 0^\circ$ (2 h 30') [98] k $\pm 0^\circ$ (2 h 20') [99]	k $\pm 0^\circ$ (2 h 30') [100] k $\pm 0^\circ$ (3 h) [101] k $\pm 0^\circ$ (2 h 10') [102]	gerade (16 h) [103] gerade (12 h) [104]	k -45° (8 h 30) [105] k -45° (4 h) [106]	k -45° (3 h 45') [107]
2' 10''	k $\pm 0^\circ$ (2 h 30') [108]	k $\pm 0^\circ$ (3 h) [109]	gerade (8 h) [110]	k -45° (2 h 30') [111]	k -45° (2 h 30') [112]

92) Epikotyle 1 cm lang. 93) 3—4 cm. 94) 1—3 cm. 95) 5—6 cm. Bei Abschluß des Versuches waren 2 Keimlinge spurenweise im Sinne der Horizontalen gekrümmt, 2 ganz gerade. 96) 3—4 cm. 97) 4 cm. 98) 3—5 cm. 99) 2 cm. 100) 2—4 cm. 101) 2—3 cm. 102) 2—5 cm. 103) 3—4 cm. 104) 2—4 cm. 105) 3—5 cm. Am Schlusse des Versuches war ein Epikotyl im Sinne der Lage $\pm 0^\circ$ gekrümmt, dagegen 3, wenn auch schwach, im Sinne der Lage -45° . 106) 2—5 cm. 107) 3—4 cm. 108) 2—4 cm. 109) 3—5 cm. 110) 2—4 cm. 111) 2—5 cm. 112) 8—10 cm.

Tabelle 6.

Hypokotyle von *Helianthus annuus*. [Versuche 113—135]

Kombination der Winkel $\pm 0^\circ$, -45° .

	12 : 12 (1 : 1)	11 : 13 (0,846 : 1)	10 : 14 (0,714 : 1)	9 : 15 (0,6 : 1)	8 : 16 (0,5 : 1)
26'	k $\pm 0^\circ$ (1 h 30') [113]	k $\pm 0^\circ$ (2 h) [114]	gerade (9 h) [115]	gerade (8 h) [116]	k -45° [117]
13'	k $\pm 0^\circ$ (1 h 20') [118]	k $\pm 0^\circ$ (1 h 45') [120]	gerade (5 h) [124]	k -45° (2 h 15') [126]	k -45° (1 h 50') [129]
	k $\pm 0^\circ$ (1 h 30') [119]	gerade (3 h) [121]	gerade (20 h) [125]	gerade (18 h) [127]	
		k $\pm 0^\circ$ (2 h) [122]		gerade (5 h) [128]	
		k $\pm 0^\circ$ (2 h) [123]			
2' 10''	k $\pm 0^\circ$ (1 h 30') [130]	k $\pm 0^\circ$ (3 h) [131]	gerade (4 h 50') [133]	k -45° (1 h 15') [134]	k -45° (1 h 45') [135]
		gerade (5 h) [132]			

113) Keimlinge 4—6 cm lang. 114) 2—5 cm. 115) 1—3 cm. 116) 1—3 cm. Am Schlusse des Versuches waren 6 Keimlinge gerade, 1 im Sinne $\pm 0^\circ$, 1 im Sinne -45° , 1 rechtwinklig dazu gekrümmt. 117) 2—4 cm; da der Versuch die Nacht hindurch dauerte, so konnte ich den Beginn der Krümmung nicht ermitteln. 118) 0,5—1,5 cm. 119) 1—3 cm. 120) 1—3 cm. 121) 2—4 cm. 122) 2—3 cm. 4 1/2 Stunden nach Versuchsbeginn waren von 20 Keimlingen 18 im Sinne der Lage $\pm 0^\circ$ gekrümmt. 123) 1—2,5 cm. 124) 2—4 cm. Am Ende des Versuches waren alle Keimlinge, allerdings nur wenig, im Sinne der Lage -45° gekrümmt. 125) 2—5 cm. 126) 1—3 cm. 127) 2—4 cm. Am Schlusse des Versuches waren 4 Keimlinge im Sinne der Lage $\pm 0^\circ$, 5 im Sinne der Lage -45° , 3 rechtwinklig dazu gekrümmt, 1 gerade. 128) 3—5 cm. 129) 3—4 cm. 130) 1—2 cm. 131) 1—3 cm. 132) 3—6 cm. 133) 2—3 cm. 134) 2—4 cm. 135) 1—2 cm.

Tabelle 7.

Je 4 Epikotyle von *Phaseolus multiflorus*. [Versuche 136—149]
Kombination der Winkel $\pm 0^\circ$, -45° .

	12 : 12 (1 : 1)	11 : 13 (0,846 : 1)	10 : 14 (0,714 : 1)	9 : 15 (0,6 : 1)	8 : 16 (0,5 : 1)
26'	k $\pm 0^\circ$ (1 h 45') [136]	3 Epikotyle k $\pm 0^\circ$ 1 Epikotyl gerade [137] gerade (16 h) [138] k $\pm 0^\circ$ (2 h) (139)	gerade (6 h) [140]	gerade (18 h) [141]	k -45° (3 h) [142]
13'	k $\pm 0^\circ$ (1 h 20') [143] k $\pm 0^\circ$ (1 h 15') [144]	k $\pm 0^\circ$ (1 h 15') [145]	gerade (6 h) [146] fast gerade, spurenweise k $\pm 0^\circ$ (5 h) [147]	gerade (5 h) [148]	k -45° (1 h 15') [149]

136) Epikotyle 4—10 cm. 137) 3—6 cm. 138) 6—8 cm. 139) 3—5 cm.
140) 5 cm. 141) 2—4 cm. 142) 3—5 cm. 143) 2—3 cm. 144) 1—3 cm.
145) 7—8 cm. 146) 5—6 cm. 147) 4—6 cm. 5 Stunden nach Beginn des Ver-
suches waren die Epikotyle sämtlich, aber nur andeutungsweise im Sinne der Lage $\pm 0^\circ$
gekrümmt. 148) 8—9 cm. 149) 5—7 cm.

Wenn man diese Tabellen überblickt, so sieht man, daß bei der Kombination der Stellungen $\pm 0^\circ$ und -45° an den Hypokotylen von *Helianthus annuus*, sowie an den Epikotylen von *Vicia Faba* und *Phaseolus* die geotropische Krümmung dann ausbleibt, wenn sich die Expositionszeiten verhalten wie 10 : 14. Ganz gleichgültig ist es dabei, welche absolute Größe die Expositionszeiten besitzen, wenigstens unterhalb der oberen Grenze, die durch die Konstruktion meines Apparates gegeben war, d. h. 26 Minuten. Verhalten sich die Expositionszeiten wie 10 : 14, so bleiben die geotropischen Krümmungen fast stets völlig aus, auch bei tagelanger Dauer der Versuche. Aber auch für größere Expositionszeiten, als ich mit meinem intermittierenden Klinostaten anwenden konnte, gilt dasselbe: so blieb z. B. in mehreren Versuchen mit *Vicia Faba*-Epikotylen (Temp. 25°) eine Krümmung aus, als die Expositionszeiten in der Horizontalen 42 Minuten oder 60 Minuten, in der Stellung -45° 60 Minuten oder 84 Minuten betragen. Die Exposition wurde in diesen Versuchen begonnen

in der Lage -45° . Es trat entsprechend der erstmaligen Exposition zunächst eine Krümmung im Sinne dieser Stellung ein, die nach einiger Zeit völlig zurückging. Die Epikotyle blieben alsdann dauernd gerade. Das Umlegen geschah mit der Hand.

Verhalten sich die Expositionszeiten wie 11 : 13 oder 9 : 15, so bleiben die Versuchspflanzen der verschiedenen Kulturen entweder auch noch gerade oder (vgl. Tab. 6 *Helianthus* und Tab. 7 *Phaseolus*) krümmen sich; im ersteren Falle im Sinne der Lage $\pm 0^{\circ}$, im letzteren im Sinne der Lage -45° . Da, wo die Krümmungen ausbleiben, hat das weniger seinen Grund darin, daß für die betreffenden Kulturen das Verhältnis der Expositionszeiten, bei dem der geotropische Effekt unterbleibt, nach 11 : 13, bzw. 9 : 15 verschoben ist, als vielmehr darin, daß die betreffenden Kulturen weniger empfindlich sind als andere. Wenigstens habe ich verschiedentlich beobachtet, daß die Reaktion an Pflanzen ein- und derselben Kultur nicht nur dann unterbleibt, wenn sich die Expositionszeiten verhalten wie 11 : 13, sondern auch beim Verhältnis 10 : 14 und 9 : 15. Auch andere, später mitzuteilende Tatsachen weisen mit Sicherheit darauf hin, daß die Empfindlichkeit der Keimlinge von *Helianthus* und *Phaseolus* in den verschiedenen Kulturen größeren Schwankungen unterworfen ist. Die Ursachen dafür habe ich freilich bisher nicht zu ermitteln vermocht. Im allgemeinen pflegen ganz jugendliche Keimlinge weniger ausgesprochen zu reagieren als etwas ältere. Doch lehrt ein Blick auf meine Tabellen, daß in diesen Altersunterschieden allein nicht die Ursache gelegen sein kann. Solchen Verschiedenheiten weit weniger unterworfen sind die Epikotyle von *Vicia Faba*. Dementsprechend habe ich keine Kultur gefunden, deren Pflanzen bei dem Verhältnisse der Expositionszeiten 11 : 13 und 9 : 15 keine Krümmungen ausgeführt hätten. Demnach ist auch bei *Helianthus* und *Phaseolus* das Verhältnis 10 : 14 derjenige Mittelwert, bei dem die Krümmungen der Keimlinge ausbleiben.

Das Verhältnis der Expositionszeiten 10 : 14 ($= 0,71 : 1$) entspricht nun mit großer Genauigkeit umgekehrt, das Verhältnis der Erregungen aber direkt demjenigen Verhältnisse, in dem die Sinus der entsprechenden Ablenkungswinkel aus der Ruhelage (45° , 90°) zueinander stehen: $\sin 45^{\circ}$ verhält sich zu $\sin 90^{\circ}$ wie 0,707 : 1. Sonach hat wenigstens für die Stellungen $\pm 0^{\circ}$ ($= 90^{\circ}$ Ablenkung aus der Ruhelage) und -45° die auf nicht zwingenden theoretischen Betrachtungen beruhende Vermutung von Sachs eine experimentelle

Bestätigung gefunden. Und damit ist zugleich erwiesen, um wieviel günstiger die Horizontale bezüglich der geotropischen Erregungen ist als die Lage -45° . Da sich, wie aus früher mitgeteilten Versuchen ersichtlich ist, die Erregungen in den Stellungen -45° und $+45^{\circ}$ nicht wesentlich unterscheiden, so ist man ohne besondere Versuche berechtigt, zu sagen, daß sich auch die geotropischen Erregungen in den Winkeln $\pm 0^{\circ}$ und $+45^{\circ}$ wie die Sinus dieser Winkel verhalten. Gleichwohl wurde die Gleichwertigkeit der Lagen $+45^{\circ}$ und -45° durch einige Versuche mit Kombination der Winkel $\pm 0^{\circ}$ und $+45^{\circ}$ nochmals erwiesen.

Es ist anzunehmen, daß diese Gesetzmäßigkeit wenigstens für alle diejenigen parallelotropen Organe Gültigkeit besitzt, bei denen ich früher durch eingehende Versuche die Horizontale als die optimale Reizlage erwiesen hatte. Besondere Versuche habe ich darüber aber, auch mit Wurzeln, nicht angestellt.

Ist nun aber diese experimentell erwiesene Tatsache ganz allgemein gültig für alle Ablenkungswinkel aus der Ruhelage? Diese Frage bedurfte natürlich noch einer besonderen experimentellen Untersuchung. Es ist ja durchaus nicht einzusehen, warum es notwendig sein sollte, daß die Erregungen eines geotropischen Organes für alle Stellungen einfach proportional seien den Sinus der Ablenkungswinkel: sie könnten vielmehr schneller oder langsamer abnehmen als diese Werte. Darauf hatte ja auch Sachs schon hingewiesen. Um diese Frage zu entscheiden, habe ich die Epikotyle von *Vicia Faba* ausgewählt, da sie die geringsten Schwankungen in der geotropischen Empfindlichkeit zeigten und weil bei ihnen die Nutationen nicht störend wirkten. In Anwendung kam bei allen Versuchen eine Rotationsgeschwindigkeit von 12 Minuten. Ich habe mich darauf beschränkt, das Verhältnis der Erregungen noch für 2 Winkel zu bestimmen, von denen der eine kleiner, der andere größer ist als 45° , einmal nämlich für den Winkel -75° (d. h. 15° Ablenkung von der inversen Ruhelage) und dann für den Winkel -30° (d. h. 60° Ablenkung aus der inversen Ruhelage). Ich teile auch diese Versuche wieder in Tabellenform mit¹⁾.

1) Natürlich wäre es zweckmäßiger gewesen, statt der Winkel -75° und -30° die Winkel $+75^{\circ}$ und $+30^{\circ}$ zu wählen, vgl. p. 275.

Tabelle 8.

Je 4 Epikotyle von *Vicia Faba*. [Versuche 150—160]
Kombination der Winkel $\pm 0^\circ$, -30° .

	48 : 52 (0,923 : 1)	47 : 53 (0,887 : 1)	46 : 54 (0,852 : 1)	11 : 13 (0,846 : 1)	10 : 14 (0,714 : 1)
12'	$\pm 0^\circ$ (3 h) [150]	gerade (8 h 30') [153]	-30° (6 h) [156]	-30° (5 h) [158]	-30° (3 h) [160]
	$\pm 0^\circ$ (2 h 30') [151]	$\pm 0^\circ$ bei 2 Epikotyl., gerade bei 2 Epikotyl. [154]	-30° (5 h) [157]	-30° (3 h 30') [159]	
	$\pm 0^\circ$ (3 h) [152]	$\pm 0^\circ$ bei 2 Epikotyl., gerade bei 2 Epikotyl. [155]			

150) Epikotyle 2—5 cm lang. 151) 2—4 cm. 152) 2—3 cm. 153) 2—3 cm.
154) 3—5 cm. 155) 1,5—3 cm. 156) 1,5—2 cm. 157) 2—3 cm. 158) 3—4 cm.
159) 3—4 cm. 160) 3—4 cm.

Tabelle 9.

Je 4 Epikotyle von *Vicia Faba*. [Versuche 161—166]
Kombination der Winkel $\pm 0^\circ$, -75° .

	6 : 18 (0,33 : 1)	5 : 19 (0,269 : 1)	4 : 20 (0,2 : 1)	3 : 21 (0,143 : 1)
12'	$\pm 0^\circ$ (2 h) [161]	$\pm 0^\circ$ (2 h) [162]	gerade (7 h) [164]	-75° (2 h) [166]
		$\pm 0^\circ$ (3 h) [163]	gerade (6 h) [165]	

161) Epikotyle 2—5 cm. 162) 2—3 cm. 163) 2 cm. 164) 2—3 cm. 165) 3—6 cm.
166) 2—3 cm.

Die Tabelle 8 lehrt, daß die geotropische Krümmung bei der Kombination der Stellungen $\pm 0^\circ$ und -30° noch dann im Sinne der Lage -30° eintritt, wenn sich die Expositionszeiten verhalten wie 46 : 54 und daß ein Teil der Epikotyle (wohl die empfindlichsten) sich noch im Sinne der Lage $\pm 0^\circ$ krümmt, wenn sich die Expositionszeiten verhalten wie 47 : 53. Die Krümmung würde also ganz unterbleiben, wenn man einen Wert, der zwischen diesen Verhältniszahlen gelegen ist, auswählen könnte. Leider war mir dies mit dem — älteren — Modelle meines intermittierenden Apparates, mit dem ich alle meine Versuche angestellt hatte, nicht möglich. Vorläufig scheint es mir berechtigt, den Mittelwert

zwischen diesen Zahlen, d. h. 0,869 : 1, als denjenigen anzusehen, bei dem die geotropische Krümmung ausbleibt. Bei der Kombination der Stellungen $\pm 0^\circ$ und -75° unterbleibt die geotropische Reaktion, wie Tabelle 9 zeigt, wenn sich die Expositionszeiten verhalten wie 4 : 20.

Der Übersichtlichkeit halber wird es sich nun empfehlen, die Ergebnisse meiner Beobachtungen an *Vicia Faba*, die durch weitere, eingehendere Versuche wohl kaum eine wesentliche Änderung erfahren dürften, mit den Sinusverhältnissen der Ablenkungswinkel zusammenzustellen.

Tabelle 10.

Kombinierte Ablenkungswinkel aus der Ruhelage	90°, 90°	60°, 90°	45°, 90°	30°, 90° ¹⁾	15°, 90°	0°, 90°
Sinusverhältnisse der Ablenkungswinkel . . .	1 : 1	0,866 : 1	0,707 : 1	0,5 : 1	0,259 : 1	0 : 1
Verhältnisse der Erregungen abgeleitet aus den empirisch ermittelten Verhältnissen d. Expositionszeiten	1 : 1	0,869 : 1	0,714 : 1	0,5 : 1	0,2 : 1	
Differenz	0	+0,003	+0,007	+0	-0,059	

Man sieht aus dieser Zusammenstellung, mit welcher überraschenden Genauigkeit die empirisch ermittelten Expositionszeiten umgekehrt, und damit die geotropischen Erregungen für die Stellungen 60°, 90° und 45°, 90° direkt dem Sinusverhältnisse der Ablenkungswinkel proportional sind.

Ich möchte nicht verfehlen, hier ausdrücklich darauf aufmerksam zu machen, daß meine Methode zur Ermittlung des Verhältnisses der geotropischen Erregungen mit einem Fehler behaftet ist, der bisher nicht beachtet wurde. Es wurde nämlich bisher keine Rücksicht darauf genommen, daß die Erregungen in den Ruhepausen zwischen den Einzelreizungen möglicherweise zum Teil wieder abklingen. Der daraus entstehende Fehler würde natürlich bei solchen Versuchen besonders groß sein, bei denen zwei sehr ungleiche Stellungen miteinander verglichen werden, weil alsdann die eine Expositionszeit sehr viel kleiner gewählt werden muß als die andere, damit die Krümmung ausbleibt; und zwar wird er sich geltend machen zuungunsten desjenigen Winkels, der am wenigsten

1) Nach einigen nachträglich ausgeführten Versuchen, die allerdings nur orientierenden Wert haben.

von der Horizontalen abweicht. Man wird also in einer solchen Stellung etwas länger exponieren müssen, als es nötig sein würde, wenn die Erregungen in den Ruhepausen nicht abklängen. Wäre dieser Fehler von Bedeutung, so würden die empirisch ermittelten Verhältniszahlen der Expositionszeiten nicht ganz genau denjenigen für die Erregungen entsprechen. Das Verhältnis der Erregungen würde sonach voraussichtlich für die Winkel 60° , 90° und 45° , 90° noch genauer mit dem Verhältnisse der Sinus übereinstimmen, als es meine Tabelle angibt, von 45° ab aber im Vergleiche mit den Sinuswerten der Winkel noch schneller als in meiner Tabelle abnehmen.

Es fragt sich nun, ob dieser Fehler wirklich so groß ist, daß er berücksichtigt werden muß. Zunächst habe ich durch anderweitige Erfahrungen, die später mitgeteilt werden sollen, Grund zu der Annahme, daß dies nicht der Fall ist, wenigstens nicht für Winkel zwischen 45° und der Horizontalen. Sodann gibt es aber auch, wie ich erst beim Abschlusse meiner Arbeit erkannt habe, eine Methode, die eine ziemlich genaue Einsicht in seine Größe gestatten wird. Bei allen Versuchen, über die bisher berichtet wurde, habe ich das Verhältnis der Expositionszeiten bestimmt durch die Kombination verschiedener Ablenkungswinkel mit der optimalen Reizlage. Selbstverständlich ist es aber ebenso möglich, das Verhältnis der Expositionszeiten durch die Kombination der verschiedenen Ablenkungswinkel untereinander ohne Berücksichtigung der Horizontalen zu ermitteln. Ein Vergleich der Zahlen wird eine Beurteilung des Fehlers, der durch ein teilweises Abklingen der Erregungen in den Ruhepausen bedingt wird, mit hinreichender Genauigkeit erlauben. So fand ich z. B. durch Kombination des Ablenkungswinkels 30° mit dem Winkel 90° als Verhältnis der Expositionszeiten, bei dem die Krümmung ausbleibt, $1:0,5$, durch Kombination von 15° und 90° $1:0,2$. Käme nun das Abklingen der Erregungen nicht in Betracht, so müßte bei Kombination von 15° und 30° das Verhältnis für die Expositionszeiten, bei dem keine Krümmung eintritt, $5:2$ sein. Bei einigen solchen Versuchen erfolgte nun eine geringe Krümmung im Sinne der Stellung 15° , wenn sich die Expositionszeiten verhielten wie $17:7$, eine geringe Krümmung im Sinne der Stellung 30° , wenn sie sich verhielten wie $16:8$. Man wird also annehmen können, daß bei dem Verhältnisse $16,5:7,5$ die Reaktion ausbleiben würde. $16,5:7,5$ verhält sich aber wie $5:2,3$; wie man

sieht, ist der Unterschied nicht allzu groß gegenüber dem Werte 5 : 2. Wollte man sich aber in die genaue Größe des Fehlers eine Einsicht verschaffen, so müßte man sehr viele verschiedene Winkel miteinander kombinieren und die empirisch ermittelten Verhältniszahlen miteinander vergleichen. Dazu war aber die Teilung der Zeitscheiben an dem ursprünglichen Modelle meines intermittierenden Klinostaten nicht weitgehend genug, weshalb ich die weitere Verfolgung dieser Fragestellung, die eine sehr große Zahl mit vieler Umsicht ausgeführter Versuche erfordern würde, habe vorläufig aufgeben müssen.

Sieht man also von diesem Fehler ab, so kann man sagen, daß sich nach meinen Untersuchungen bei *Vicia Faba* die Erregungen ganz allgemein annähernd, wenn auch nicht ganz genau, wie die Sinus der Ablenkungswinkel aus der Ruhelage verhalten. Aller Voraussicht nach dürfte sich dieser Satz auch für die Hypokotyle von *Helianthus* und die Epikotyle von *Phaseolus* als richtig erweisen lassen, wie überhaupt für alle die anderen parallelotropen Organe, die im vorigen Abschnitte zu meinen Versuchen gedient haben¹⁾. Damit ist wohl nochmals die Ansicht exakt widerlegt, daß die Horizontale nicht die optimale Reizlage der orthotropen Organe sei.

Es ist wahrscheinlich, daß das Verhältnis der Erregungen für zwei Winkel konstant bleibt bei der Variation der allgemeinen Außenbedingungen. Doch läßt sich dies ohne besondere Versuche nicht mit Bestimmtheit behaupten.

Der Satz, daß sich die geotropischen Erregungen wie die Sinus der Ablenkungswinkel verhalten, erlaubt uns nun, mit hinreichender Genauigkeit die relative Größe der geotropischen Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln anzugeben: Setzen wir die geotropische Erregung, die bei Horizontallage eines parallelotropen Organes in der Zeiteinheit erfolgt, gleich E , so ist sie für einen beliebigen Winkel x in der Zeiteinheit annähernd $E \sin x$. Nimmt die Intensität der geotropischen Erregung in der Horizontalen während des Ablaufes der zweiten, dritten usw. Zeiteinheit

1) Freilich glaube ich nicht, daß viele Objekte zu einer sehr genauen Ermittlung des Verhältnisses der Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln so geeignet sein werden wie die Epikotyle von *Vicia Faba*. Bei anderen Objekten — Epikotylen, Hypokotylen und Wurzeln — dürften die Schwankungen in der geotropischen Empfindlichkeit sowie die Nutationen, bei den Grashalmen wohl auch der späte Eintritt der Reaktion störend wirken.

ab oder zu um die Werte a , b usw., was wir nicht wissen, so nimmt die Intensität der Erregung für den Winkel x ab oder zu um $a \cdot \sin x$, $b \cdot \sin x$ usw. Das ist aus der Tatsache zu entnehmen, daß sich unser Satz für alle Umdrehungsgeschwindigkeiten der Achse des intermittierenden Apparates als gültig erwiesen hat. Damit wird natürlich, wie ausdrücklich hervorgehoben sein mag, nichts über die absolute Größe der geotropischen Erregung ausgesagt.

Abschnitt IV.

Die Geoperzeption am Klinostaten.

Wenn man in der Literatur über eine wissenschaftliche Frage Meinungsverschiedenheiten oder Unklarheiten findet, so ist dies stets der beste Beweis dafür, daß man noch nicht über die Tatsachen verfügt, die zu einer endgültigen Lösung des Problems notwendig sind. So steht es auch mit der Frage nach der minimalen Zeitdauer, die vom Beginne der Einwirkung des Schwerereizes bis zum Beginne der Perzeption, d. h. dazu erforderlich ist, damit eine Pflanze eine Ablenkung aus der normalen Ruhelage empfindet. Diese minimale Zeitdauer will ich als die Perzeptionszeit bezeichnen. Wie wenig man über diese Zeit weiß, kann man daraus ersehen, daß noch vor garnicht allzu langer Zeit ein Forscher, der sich sehr eingehend gerade von reizphysiologischen Gesichtspunkten aus mit geotropischen Problemen beschäftigt hat, die Perzeptionszeit gleich gesetzt hat der Präsentationszeit, d. h. der minimalen Zeitdauer, die ein Reizanlaß auf eine Pflanze einwirken muß, um gerade noch eine sichtbare Reaktion auszulösen (vgl. Czapek 898, p. 181 u. ff.). Einen noch schlagenderen Beweis dafür liefert vielleicht die Behandlung, welche die Klinostatenfrage bis jetzt gefunden hat. Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, eine Geschichte der Klinostaten„theorien“ zu schreiben. Ich möchte nur das Allerwesentlichste hervorheben, um zu beleuchten, auf wie unsicherem Boden man sich bisher bei der Behandlung dieses Problems vielfach bewegt hat.

Gelegentliche Äußerungen über die Vorgänge bei der Klinostatendrehung findet man, aber ohne nähere Begründung, in zahlreichen Arbeiten. Oft heißt es: die geotropischen Krümmungen werden am Klinostaten ausgeschlossen; vielfach findet man aber

auch die Angabe, daß bei der gleichmäßigen Drehung am Klinostaten die „Wirkung der Schwerkraft“ aufgehoben sei. Doch läßt man es dann meist unklar, ob man die Aufhebung der Schwerewirkung auf die geotropische Reaktion oder auf die Perzeption des Schwerereizes bezogen wissen will. Deutlich hat Czapek in seiner vorhin schon erwähnten Arbeit seinen Standpunkt ausgesprochen. Er sagt (p. 188): „Aus der Thatsache, daß zur Wahrnehmung eines Reizes eine Einwirkungsdauer von bestimmter Länge [eben die Präsentationszeit, vgl. ebda. p. 183] nothwendig ist, folgt unmittelbar, daß behufs Eliminirung jeder Reizkrümmung durch Anwendung des Klinostaten die Rotation so rasch vor sich geht, daß keine Stellung der Pflanze so lange innegehalten wird, als die Präsentationszeit währt.“ „Jeder Rotationsquadrant muß in einer kleineren Zeit, als die Präsentationszeit beträgt, durchlaufen werden, falls eine Reizkrümmung sicher vermieden werden soll.“ „Die Pflanze hat dabei nicht die Zeit, jede Lage getrennt wahrzunehmen und es unterbleibt jede geotropische Reaction.“ Dieser Standpunkt Czapeks ist wohl derjenige der meisten Autoren.

Das Verdienst, seit Jahren wiederholt und mit Nachdruck eine andere Anschauung vertreten zu haben, gebührt Noll. Es war dies diejenige von Sachs, wonach am Klinostaten wohl die geotropischen und heliotropischen Krümmungen der parallelotropen Organe ausgeschlossen würden, nicht dagegen die Wirkung der Schwere und des Lichtes als solcher. Sachs hatte diese Auffassung, der sich übrigens auch Pfeffer angeschlossen hat (vgl. zB. 904, p. 566 ff.), wohl durch einige Versuche Dutrochets gewonnen, die weiterhin noch mitgeteilt werden sollen. Inzwischen waren von Wiesner (882, p. 23 ff.) und von Ch. Darwin (881, p. 390) die Effekte einer intermittierenden Lichtreizung aufgeheilt worden. Mit einem Hinweis auf diese Beobachtungen äußert sich Noll in seiner „Heterogenen Induktion“ folgendermaßen (892, p. 35): „Unterbrochene und regelmäßig wiederholte Reize, wie sie am Klinostat eintreten, gehen also wohl nicht spurlos verloren, sondern können mit Hilfe der Nachwirkungen sehr ansehnliche Wirkungen hervorrufen. Ist das Organ radiär gebaut, seine Reaktionsfähigkeit nach allen Seiten gleich, dann muß natürlich bei langsamer Drehung jede einseitige Reaktion ausbleiben. Wohl aber kann unter diesen Umständen eine allseitige Reaktion sich geltend machen.“ Ist ein Organ dagegen dorsiventral, also sein Reaktionsvermögen nicht nach allen Seiten gleich, so schienen

ihm im Anschlusse an Sachs die Bedingungen für eine geotropische Krümmung zweifellos gegeben. — Einen exakten Beweis für die Richtigkeit dieser Ansicht erbrachte Noll damals aber nicht. Es ist doch eben eine große Frage, ob die Erfahrungen, die für das Licht durch Intermittenz seiner Einwirkung gewonnen worden sind, ohne weiteres auf die Schwerkraft, einen Reizanlaß, der sicherlich in ganz anderer Weise wie das Licht perzipiert wird, übertragen werden dürfen! Und Versuche mit dorsiventralen Organen (vgl. zB. auch Noll 893, p. 357 ff.) sind auch dann sehr wenig beweiskräftig, wenn aus ihnen hervorgeht, daß eine am Klinostaten sich einstellende Krümmung von der Schwerkraft abhängig ist; wenigstens so lange als nicht bewiesen ist, daß eine solche Krümmung nicht eine geonastische ist, dadurch hervorgerufen, daß die normale Gleichgewichtslage am Klinostaten aufgehoben ist. Eingehender hat Noll dann später nochmals, und zwar im Anschlusse an eine inzwischen erschienene Abhandlung von Czapek (898), seinen Standpunkt in der Klinostatenfrage verteidigt (900, p. 459 ff.). Nun vermochte er sich auch auf intermittierende geotropische Reizversuche zu stützen, die er selbst angestellt hatte. Eine geotropische Krümmung trat nach etwa drei Stunden an Senfkeimlingen ein, die fortgesetzt je 5 Minuten in die Horizontallage, je 25 Min. in die normale Ruhelage gebracht wurden. Freilich waren, wie Noll selbst betont, in diesen Versuchen nicht genau dieselben Verhältnisse wie am Klinostaten gegeben. Abgesehen von diesen Versuchen weist Noll auch auf die bekannten Beobachtungen Elfvings hin, wonach Grasknoten bei der Rotation am Klinostaten ihr Wachstum wieder aufnehmen. Aus dieser Tatsache soll ersichtlich sein, „daß geotropische Impulse unter den gegebenen Umständen thatsächlich und zwar allseitig zur Wirkung kommen“ (p. 460). Die Wiederaufnahme des Wachstums könnte aber sehr wohl auch eine Folge davon sein, daß die einseitige Schwerewirkung in der Ruhelage, der „parallelotrope Einfluß der Schwerkraft“ (vgl. Pfeffer 904, p. 631), durch die Rotation aufgehoben wurde. So faßt zB. Pfeffer neuerdings (904, p. 126 ff.) den Vorgang auf¹⁾. Ähnliches ließe sich über die ringförmige Ausbildung des „Stemmgorgans“ bei den Cucurbitaceenkeimlingen am Klinostaten sagen, die Noll ebenfalls als Beweis für die allseitige Schwerewirkung bei der Rotation anführt (vgl. dazu auch Jost, Botan. Zeitung, Bd. 59, 1901, p. 382 ff.)¹⁾.

1) Die Gegenbemerkungen von Noll (902, p. 413) sind nicht überzeugend.

Die Einwände von Noll haben dann Czapek veranlaßt, seine Ansichten in der Klinostatenfrage etwas abzuändern (901, p. 128 ff.). Er äußerte sich nun folgendermaßen: „Ich habe dargelegt (Weitere Beiträge, p. 188), daß bei hinreichend kurzer Umdrehungsdauer des Apparates das rotierende Organ so rasch seine Flankenorientierung wechselt, daß keine Reizperception zu Stande kommen kann. Noll hat aber mit Recht betont, daß bei längerer Dauer des Versuches auch die Wirkung kurzer, intermittirender Schwerkraftreize sich äußern müsse. Ich möchte hierzu nur bemerken, daß sich diese Wirkungen intermittirender Reizung erst nach längerer Zeit äußern können, wie ja auch in den Versuchen Nolls selbst der Reizerfolg erst nach 2—3 Stunden erzielbar war. Jedenfalls ist nicht nur während der ersten Umdrehung der Klinostatenachse eine Wirkung intermittirender Reize ausgeschlossen, sondern eine solche tritt erst spät und allmählich ein Doch halte ich die Thatsache, daß Wurzeln und Sprosse auf dem Klinostaten keine meßbare Alteration ihres Längenwachsthums auf dem Klinostaten zeigen, für ein gewichtiges Argument gegen die Annahme einer einseitigen Geltung der Auffassung von Noll über das Verhalten geotropisch gereizter Organe auf dem Klinostaten.“ Eine Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit am Klinostaten würde aber ebensowenig für die Nollsche Auffassung der Klinostatenwirkung sprechen können. Dies wird aus meinen Bemerkungen, die ich bei Besprechung der Grasknoten gemacht habe, wohl ersichtlich sein.

Später hat dann Czapek (902, p. 468) die bei der Rotation am Klinostaten erfolgende Vermehrung des Gehaltes der Wurzelspitze an Homogentisinsäure als Beweis für die Sachs-Nollsche Ansicht in der Klinostatenfrage angeführt. Ich meine, auch diese überaus interessante Tatsache läßt nach dem, was wir darüber bisher von Czapek erfahren haben, recht verschiedene Deutungen zu. Zudem ist die Vermehrung des Homogentisinsäuregehaltes, wie Czapek gezeigt hat, nicht eine spezifische Folge gerade der Schwerkraft. Sie tritt zB. bei einseitiger, aber nicht bei allseitiger Beleuchtung ein (903, p. 246).

Man sieht aus allen diesen Erörterungen, daß man die Klinostatenfrage mit allen den Beobachtungen nicht exakt lösen kann, die nicht mit Sicherheit auf eine richtende Wirkung der Schwerkraft am Klinostaten schließen lassen (vgl. zB. auch die gegenwärtige Ansicht von Jost 904, p. 542).

Wie wenig sich die Sachs-Noll'sche Auffassung bisher allgemein hat durchsetzen können, das kann man am besten aus der Behandlung ersehen, welche die Klinostatenfrage jüngst in einem physiologischen Lehrbuche von einem überaus kritischen Autor erfahren hat (Jost 904, p. 541): „Ob . . . [auf dem Klinostaten] die Pflanzen überhaupt nicht geotropisch gereizt werden, oder ob nur die einzelnen Reize sich gegenseitig aufheben, das wissen wir noch nicht.“

Und doch waren schon, freilich vor langer Zeit, Rotationsversuche ausgeführt worden, die überhaupt gar keine andere Deutung zulassen, als daß bei der Rotation der Schwerereiz dauernd perzipiert wird! Sie stammen von Dutrochet (837, p. 45 ff.) her. Obwohl sich Sachs (879b, p. 211) ausdrücklich auf sie bezogen hat, so finde ich diese sehr wichtigen Versuche in der ganzen neueren Diskussion über die Klinostatenfrage mit keinem Worte erwähnt. Dutrochet beobachtete geotropische Effekte an Keimlingen bei einer Umdrehungsgeschwindigkeit seiner rotierenden Achse von zwei Minuten und zwar bei ungleichmäßiger Rotation der Achse: die eine halbe Umdrehung dauerte 66, die andere 54 Sek., sodaß sich die zur halben Umdrehung nötigen Zeiten verhielten wie 11:9. Natürlich traten auch bei noch größerer Ungleichheit der halben Umdrehungen geotropische Krümmungen ein. Doch blieben sie aus, als die Rotationsgeschwindigkeit so beschleunigt wurde, daß es unmöglich war, die Dauer der halben Umdrehungen zu bestimmen. Weiter berichtet Dutrochet (837, p. 43 ff.) über einen allerdings nicht ganz einwandfreien Versuch. Er erhielt nämlich auch dann geotropische (?) Krümmungen²⁾, als er Keimlinge von *Vicia sativa* an der um $1\frac{1}{2}^{\circ}$ geneigten Rotationsachse bei 40 Umdrehungen in der Minute rotierte. Die Umdrehung war freilich nicht gleichmäßig. Aus allen seinen Versuchen zieht Dutrochet (p. 51) den Schluß: „Lorsque le mouvement de rotation est lent, et que par conséquent la force centrifuge est insuffisante pour opérer la direction des caudex séminaux, ceux-ci subissent l'influence de la pesanteur¹⁾, tantôt en se dirigeant parallèlement à l'axe, lorsque cet axe est incliné à l'horizon, tantôt en prenant la direction particulière qui résulte de l'inégalité de la rotation.“ —

Will man die Klinostatenfrage exakt, d. h. am Klinostaten

1) Von mir gesperrt.

2) Es waren wohl Zentrifugalkraftkrümmungen!

selbst, lösen, so gibt es in der Tat nur zwei Möglichkeiten der Methodik, deren sich z. T. auch Dutrochet bedient hat. Entweder nämlich man läßt die Versuchsobjekte mit ihren Längsachsen parallel zu der horizontalen Klinostatenachse rotieren, aber mit ungleichmäßiger Umdrehung, oder aber man rotiert die Versuchsobjekte an der schräg gestellten Klinostatenachse bei Kombination von Stellungen, in denen die geotropischen Erregungen eine verschiedene Größe haben, mit gleichmäßiger Umdrehung. Die letztere Methode verdient vor der ersteren den Vorzug.

Ich habe die Versuche Dutrochets mit ungleichmäßiger Umdrehung nicht nachgeprüft. Doch geht aus allen meinen Beobachtungen mit Sicherheit hervor, daß seine Ergebnisse einwandfrei sind. Ich habe oft genug gesehen, daß geotropische Erfolge schon dann am Klinostaten eintreten können, wenn die Zentrierung der Achse nicht genau vorgenommen worden war, sowohl bei schneller wie auch bei langsamer Rotation (vgl. auch Abschnitt VI). Übrigens hat auch Wachtel (899) Versuche mit ungleichmäßiger Rotationsgeschwindigkeit (ein Umlauf in $4\frac{1}{2}$ Minuten, Differenz der Umlaufhälften ca. 1 Min.) und mit entsprechenden Ergebnissen ausgeführt.

Dagegen habe ich in den früheren Abschnitten meiner Arbeit eine große Zahl von Versuchen mitgeteilt, in denen bei gleichmäßiger Rotation an der schräg gestellten Klinostatenachse geotropische Erfolge eintraten. Diese Versuche liefern somit eine durchaus exakte Lösung der Klinostatenfrage, falls es einer solchen überhaupt noch bedürfen sollte. Sie zeigen nicht nur, daß am Klinostaten auch bei gleichmäßiger Rotation und an parallelotropen Objekten ein geotropischer Effekt möglich ist, sondern auch, daß, wenigstens bei Umdrehungsgeschwindigkeiten, die größer sind als 15 Minuten (14 Min. — 2 Min.) und bei Kombination der Lagen $\pm 0^\circ$ und -45° (für Wurzeln $+45^\circ$) die geotropische Krümmung annähernd ebenso schnell beginnt und fortschreitet wie an den Kontrollpflanzen, die beim Rotationsbeginn horizontal gelegt wurden. Daraus ist aber zu ersehen, daß Czapek Unrecht hat, wenn er meint, die Wirkung der intermittierenden Reizungen, die bei der Rotation am Klinostaten erfolgen, könne „erst spät und allmählich“ eintreten. Ich komme darauf später nochmals eingehender zurück. Auch die weitere Annahme Czapeks, daß die Sachs-Nollische Auffassung in der Klinostatenfrage nur beschränkte Gültigkeit besitze, hat durch meine Versuche keine Stütze gefunden. Vielmehr ist aus der Tatsache, daß an allen geprüften, morphologisch

ganz verschiedenwertigen Organen mit meiner Methode der Klinostatendrehung geotropische Krümmungen zu erzielen sind, zu entnehmen, daß diese Auffassung höchstwahrscheinlich ganz allgemein, auch zB. für plagiotrope Organe, gültig ist.

Abschnitt V.

Die Perzeptionszeit des Schwerereizes.

Ich habe schon im vorigen Abschnitte darauf hingewiesen, daß man über die Zeit, die zur Perzeption des Schwerereizes nötig ist, bis jetzt sehr wenig weiß. Diese Zeit wird sich immer — oder doch wenigstens vorläufig — nur indirekt bestimmen lassen, da man ja den Vorgang der Perzeption nicht direkt wahrnehmen kann, sondern darauf angewiesen ist, auf die erfolgte Perzeption aus dem Eintritt irgend welcher Reaktionen zu schließen. Deshalb wird auch eine exakte Ermittlung der Zeitdauer, die zur Perzeption von Reizen nötig ist, vorläufig auf unüberwindliche Schwierigkeiten stoßen. Doch ist schon sehr viel erreicht, wenn es gelingt, durch Annäherung eine gewisse Vorstellung von der Perzeptionszeit zu gewinnen. Zu dieser Annäherung kann nun, so weit ich sehe, vorläufig nur eine einzige Methode dienen, die denn zu diesem Zwecke auch in der Tierphysiologie und in der physiologischen Psychologie schon seit langem mit großem Erfolge angewendet worden ist: nämlich die Auflösung der kontinuierlichen Reizung in eine größere Zahl von kurz andauernden Reizungen. Diese intermittierende Reizung ist in der Pflanzenphysiologie zum ersten Male von Wiesner (1882, p. 23 ff.) in dem Bewußtsein ihrer Bedeutung für die Aufhellung der Perzeptionszeit angewendet worden, und zwar für den Lichtreiz. Eine ähnliche Behandlung hat in der Pflanzenphysiologie kein anderer Reiz erfahren. Die Versuche, die bisher mit dieser Methode zur Aufhellung der Perzeptionszeit des Schwerereizes angestellt worden sind, haben eigentlich nur eine orientierende Bedeutung. Sie lehren nur, daß eben auch durch intermittierende Reizungen, die kürzer dauern als die Präsentationszeit, allmählich ein geotropischer Effekt erzielt werden kann. Sie lehren aber nichts darüber, bis zu welcher Grenze solche intermittierende Einzelreizungen verkürzt werden müssen, um keine geotropische Krümmung mehr auszulösen. Zu solchen Untersuchungen fehlte eben bisher eine geeignete Methode. Versuche,

in denen die Objekte mit der Hand umgelegt werden, sind recht unvollkommen, auch schon deshalb, weil mit dem Umlegen fast stets — wenn auch nur geringe — Erschütterungen verbunden sind, die das Ergebnis nicht unwesentlich beeinflussen könnten. So nimmt ja zB. Haberlandt (903, p. 499 ff.) in der Tat an, daß die geotropischen Erfolge bei intermittierender Reizung durch „die bei der Art der Versuchsanstellung unvermeidlichen Stoßwirkungen als Reizursachen“ mitbedingt werden. Analogieschlüsse nach den Erfolgen mit intermittierenden Lichtreizungen sind immer recht mißlich, da die Perzeptionsvorgänge bei der Licht- und bei der Schwerereizung sicherlich ganz verschieden sind.

Geotropische Versuche mit intermittierender Reizung haben Czapek¹⁾ (895 a, p. 1216 ff.) und, wie schon erwähnt, Noll (900, p. 459 ff.) ausgeführt. Die kürzesten Reizungen dauerten bei Czapek 10 Sekunden²⁾, bei Noll 5 Minuten. Annähernd gleichzeitig wurde über solche Versuche auch von Wachtel (890) berichtet (vgl. das Referat Rotherts in der botan. Zeitung, Bd. 57, 1899, p. 227 ff.). Auch bei ihm dauerten die kürzesten Reizungen 5 Minuten. Schließlich hat auch Jost (902, p. 175) intermittierend gereizt. Bei ihm währten die kürzesten Reizungen 50 Sekunden. Er erhielt durch deren Wiederholung bei Linsenwurzeln geotropische Krümmungen. Erstaunen kann ein solcher Erfolg nach den Mitteilungen von Dutrochet nicht, der ja sogar bei einer Umdrehungsgeschwindigkeit von 2 Minuten und bei ungleichmäßiger Rotation mit seinem Uhrwerke geotropische Effekte beobachtete. —

Es bedarf wohl keines besonderen Hinweises darauf, daß diejenigen Versuche, die mit Hilfe der Rotation am Klinostaten ausgeführt werden, eindeutiger sind als die eben erwähnten, bei denen die intermittierende Reizung durch Umlegen mit der Hand besorgt wird, vor allem schon deshalb, weil dabei Stöße ganz ausgeschlossen werden können.

1) Es sei noch erwähnt, daß Czapeks Präsentationszeit (898, p. 183) nichts mit der Perzeptionszeit zu tun hat.

2) Um Mißverständnisse zu vermeiden, möchte ich hier ausdrücklich darauf hinweisen, daß die Angabe Czapeks über die Wirkung der intermittierenden Reizung (898, p. 206): „Die gesammelten Erfahrungen zeigten, daß auch relativ zeitlich weit auseinander liegende (bis $\frac{1}{2}$ Stunde und mehr), nur sekundenlang andauernde Reizimpulse nach entsprechend langer Zeit einen Reactionserfolg auslösen“, sich nicht, wie es aus dem Zusammenhange wohl scheinen könnte, auf geotropische, sondern nur auf heliotropische Versuche bezieht.

Meine Methode der Klinostatendrehung mit schräg gestellter Achse gibt uns nun ein ausgezeichnetes Mittel, bei völlig gleichmäßiger Rotation durch beliebige Vergrößerung der Umdrehungsgeschwindigkeit der Perzeptionszeit des Schwerereizes näher zu kommen. Man kann mit dieser Methode Stellungen miteinander kombinieren, die ganz beliebige Winkel mit der normalen Ruhelage bilden, so z.B. die Ruhelage selbst und die Horizontale. Die Wahl dieser beiden Stellungen wäre für diese Versuche wohl am zweckmäßigsten, da die Differenz der entsprechenden Erregungen am bedeutendsten ist. Ich habe es jedoch vorgezogen, wie früher so auch jetzt wieder die Lagen $\pm 0^\circ$ und -45° (für Wurzeln $+45^\circ$) miteinander zu kombinieren. Da Dutrochet mit einer Umdrehungsgeschwindigkeit von 2 Minuten und mit ungleichmäßiger Umdrehung noch ausgesprochene geotropische Erfolge erzielt hat, so empfahl es sich, auch im Hinblick auf die Versuche von Czapek, meine Versuche sogleich mit sehr viel größeren Umdrehungsgeschwindigkeiten zu beginnen. Ich wählte zunächst eine Umlaufszeit von 12 Sekunden, dann eine solche von 4—6 Sekunden. Solche Umläufe lassen sich mit dem Pfefferschen Klinostaten durch Entfernung der Windfangflügel und durch völliges Spannen der Windfangfeder leicht erreichen.

Versuch 167. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $\pm 0^\circ$, -45° . 12 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	10 Hypokotyle, 3—5 cm lang	Kontrollkeimlinge
25°	9 ¹⁵ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	10 ¹⁵ „	Bei einigen Hypokotylen Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Beginn der geotropischen Krümmung.
26°	11 ⁰⁰ „	Bei allen Hypokotylen Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Krümmung verstärkt.
27°	12 ⁰⁰ „	Krümmung verstärkt, etwa so stark wie bei den Kontrollpflanzen.	desgl.

Versuch 168. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $\pm 0^\circ$, -45° . 5 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	12 Hypokotyle, 3—4 cm lang	Kontrollkeimlinge
23°	11 ⁴⁵ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
24°	12 ³⁰ N.	Keimlinge gerade.	Gerade.
24°	1 ⁰⁰ „	Die Krümmung im Sinne der Horizontalen hat begonnen, ist aber schwächer als bei den Kontrollpflanzen.	Die geotropische Krümmung hat begonnen.
23°	2 ⁰⁰ „	Krümmung verstärkt, schwächer als bei den Kontrollpflanzen.	Krümmung verstärkt.

Versuch 169. Epikotyle von *Vicia Faba*. $\pm 0^\circ$, $- 45^\circ$. 12 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	4 Epikotyle, 2—3 cm lang	Kontrollpflanzen
25°	3 ³⁰ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
25°	4 ³⁰ „	Erste Andeutung einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Erster Beginn der geotropischen Krümmung.
26°	5 ³⁰ „	Alle Epikotyle ausgesprochen gekrümmt.	Krümmung verstärkt.
26°	6 ³⁰ „	Krümmung sehr verstärkt, fast ebenso stark wie bei den Kontrollepipotylen.	desgl.

Versuch 170. Epikotyle von *Vicia Faba*. $\pm 0^\circ$, $- 45^\circ$. 6 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	4 Epikotyle, 4—5 cm lang	Kontrollpflanzen
25°	9 ³⁵ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	11 ⁰⁰ „	Epikotyle noch gerade.	Erster Anfang einer geotropischen Krümmung.
26°	12 ⁰⁰ „	Beginn einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Krümmung schon ziemlich vorgeschritten.
27°	2 ³⁵ N.	Krümmung bedeutend verstärkt, aber weit schwächer als bei den Kontrollpflanzen.	Krümmung sehr verstärkt.

Versuch 171. Koleoptile von *Avena sativa*. $\pm 0^\circ$, $- 45^\circ$. 12 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	Größere Zahl Koleoptile; ca. 1 cm lang	Kontrollkeimlinge
25°	9 ⁴⁰ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	10 ⁴⁰ „	Erste Spur einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Die geotropische Krümmung ist schon ein wenig weiter vorgeschritten.
26°	11 ⁴⁰ „	Alle Koleoptile stark im Sinne der Horizontalen gekrümmt.	Krümmung verstärkt, etwas weiter als bei den rotierenden Pflanzen.
27°	1 ⁰⁰ N.	Krümmung weiter verstärkt.	desgl.

Versuch 172. Koleoptile von *Avena sativa*. $\pm 0^\circ$, $- 45^\circ$. 6 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	Größere Zahl Koleoptile; 1,5—2 cm lang	Kontrollkeimlinge
26°	3 ¹⁵ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
27°	4 ¹⁵ „	Erster Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	Erster Anfang der geotropischen Krümmung.
27°	5 ¹⁵ „	Krümmung bedeutend verstärkt, aber schwächer als bei den Kontrollpflanzen.	Krümmung bedeutend verstärkt.
27°	6 ¹⁵ „	desgl.	desgl.

Versuch 173. Blütenprosse von *Capsella Bursa pastoris*. $\pm 0^\circ$, -45° . 6 Sek.

Temp.	Std.zeit	6 Blütenprosse	6 Kontrollpflanzen
27°	3 ⁴⁵ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
28°	4 ⁴⁵ „	Bei 4 Sprossen erster Krümmungsbeginn im Sinne der Horizontalen.	Erster Beginn der geotropischen Krümmung.
28°	5 ⁴⁵ „	Krümmung bei allen Sprossen bedeutend fortgeschritten.	Krümmung verstärkt, etwa so stark wie bei den rotierenden Sprossen.
25°	6 ⁴⁵ „	Krümmung verstärkt.	desgl.

Versuch 174. Sprosse von *Hippuris*. $\pm 0^\circ$, -45° . 4 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	6 Sprosse	Kontrollpflanzen
26°	9 ⁰⁰ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	11 ⁰⁰ „	Krümmung begonnen im Sinne der Horizontalen.	Geotropische Krümmung begonnen.
27°	12 ⁰⁰ „	Krümmung fortgeschritten, etwa so stark wie bei den Kontrollpflanzen.	Krümmung verstärkt.

Versuch 175. Halme von Roggen und Gerste. $\pm 0^\circ$, -45° . 1 Min. 25 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	3 Roggen-, 2 Gerstenhalme	Kontrollpflanzen
26°	9 ⁰⁰ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	1 ⁰⁰ N.	Die beiden Gerstenhalme schon ausgesprochen im Sinne der Horizontalen gekrümmt, die Roggenhalme gerade.	Die Gerstenhalme schon geotropisch gekrümmt, die Roggenhalme gerade.
27°	6 ⁰⁰ „	Die Krümmung der Gerstenhalme verstärkt, die Roggenhalme gerade.	Die Krümmung der Gerstenhalme verstärkt, die Roggenhalme gerade.
27°	9 ⁰⁰ V.	Die Krümmung der Gerstenhalme bedeutend verstärkt, die Roggenhalme nun ebenfalls, wenn auch schwach im Sinne der Horizontalen gekrümmt.	Die Gerstenhalme stark, die Roggenhalme schwach geotropisch gekrümmt.

Versuch 176. Halme der Gerste. $\pm 0^\circ$, -45° . 6 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	6 Gerstenhalme	6 Kontrollhalme
26°	9 ⁰⁰ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
27°	1 ⁰⁰ N.	2 Halme schon etwas im Sinne der Horizontalen gekrümmt.	Bei 5 Halmen Anfang der geotropischen Krümmung.
28°	3 ⁰⁰ „	Alle Halme gekrümmt.	Krümmung verstärkt.
27°	6 ⁰⁰ „	Krümmung weiter fortgeschritten, aber etwas schwächer als bei den Kontrollpflanzen.	desgl.

Versuch 177. Wurzeln von *Phaseolus multiflorus*. $\pm 0^\circ$, $+ 45^\circ$. 6 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	5 Keimlingshauptwurzeln; 3 cm lang	5 Kontrollwurzeln
26°	2 ¹⁵ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	3 ¹⁵ „	Beginn einer Krümmung im Sinne der Horizontalen bei 2 Wurzeln, eine Wurzel rechtwinklig dazu gekrümmt.	Beginn einer geotropischen Krümmung bei 3 Wurzeln.
	5 ¹⁵ „	4 Wurzeln stark im Sinne der Horizontalen gekrümmt.	Geotropische Krümmung bei allen Wurzeln verstärkt.

Versuch 178. Wurzeln von *Vicia Faba*. $\pm 0^\circ$, $+ 45^\circ$. 4—5 Sekunden.

Temp.	Std.zeit	5 Keimlingshauptwurzeln; 3—4 cm lang	5 Kontrollwurzeln
25°	9 ²⁰ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
25°	11 ²⁰ „	Wurzeln gerade.	Beginn der geotropischen Krümmung.
26°	12 ²⁰ N.	desgl.	Krümmung verstärkt.
„	1 ⁰⁰ „	Erster Beginn einer Krümmung im Sinne der Horizontalen.	desgl.
„	2 ⁰⁰ „	Krümmung sehr verstärkt.	desgl.
„	3 ⁰⁰ „	desgl.	desgl.

Aus allen diesen und anderen Versuchen geht hervor, daß bei einer Rotationsgeschwindigkeit der Klinostatenachse von 4 bis 6 Sekunden und bei der Kombination der Lagen $\pm 0^\circ$ und $- 45^\circ$ ($+ 45^\circ$ für Wurzeln) der geotropische Effekt annähernd ebenso schnell eintritt und fortschreitet, wie wenn man mit einer Umlaufzeit von 12 Minuten arbeitet. Auch lehrt ein Vergleich dieser Versuche mit anderen, die ich mit Umlaufzeiten zwischen 12 Minuten und 6 Sekunden angestellt habe, daß die geotropische Krümmung stets annähernd zur gleichen Zeit beginnt und in gleichem Maße fortschreitet, wie bei den zu Rotationsbeginn horizontal gelegten Kontrollpflanzen. Eine hemmende Gegenwirkung durch die Zentrifugalkraft macht sich höchstens bei den Versuchen mit 6 Sekunden Rotation, und auch da nur in ganz geringem Grade, bemerkbar.

Aus den Erfolgen meiner Versuche ist weiter ersichtlich, daß mit einer Umdrehungsgeschwindigkeit von 4 Sekunden für die Lagen $\pm 0^\circ$ und $- 45^\circ$ noch längst nicht diejenige Zeitgrenze erreicht ist, bei der keine geotropische Perzeption mehr erfolgen kann. Offenbar wird man noch sehr viel größere Rotationsgeschwindigkeiten wählen müssen, um diese Grenze zu finden. Mit Hilfe des Pfefferschen Klinostaten konnte ich die Umlaufzeiten der Achse ohne Schwierigkeiten noch über 4 Sekunden hinaus

verkürzen. Nimmt man die Windfangachse ganz heraus, so dreht sich die am schnellsten rotierende Achse annähernd in $\frac{3}{4}$ —1 Sekunde um sich selbst. Doch ist mit dieser Verkürzung der Umlaufszeit der Übelstand verbunden, daß man die Klinostatenfeder alle 3—5 Minuten neu aufziehen muß. Aus diesem Grunde habe ich nur wenige solche Versuche ausgeführt, die aber zu einer prinzipiellen Entscheidung der Frage völlig genügen.

Versuch 179. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $\pm 0^\circ$, -45° . 1 Sekunde.

Temp.	Std.zeit	12 Hypokotyle; 2—4 cm lang	Kontrollpflanzen
28°	3 ³⁰ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
28°	4 ³⁰ „	—	Anfang der geotropischen Krümmung.
27°	5 ⁰⁰ „	Beginn einer Krümmung im Sinne der Horizontalen, aber nur bei denjenigen Hypokotylen, die der Achse des Rotationskegels nahe gelegen sind.	Krümmung etwas verstärkt.
27°	6 ⁰⁰ „	Krümmung verstärkt. Auch die der Peripherie des Rotationskegels nahe gelegenen Hypokotyle beginnen sich, wenn auch wenig, im Sinne der Horizontalen zu krümmen.	desgl.
27°	6 ⁴⁰ „	Krümmung bei allen Hypokotylen verstärkt, bei den peripherisch gelegenen sehr wenig.	desgl.

Versuch 180. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $\pm 0^\circ$, -45° . 1 Sekunde.

Temp.	Std.zeit	10 Hypokotyle; 2—3 cm lang	Kontrollpflanzen
27°	2 ²⁵ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
	3 ⁵¹ „	Anfang einer Krümmung im Sinne der Horizontalen, aber wiederum nur bei denjenigen Hypokotylen, die der Achse des Rotationskegels nahe gelegen sind.	Beginn der geotropischen Krümmung.
27°	5 ⁰⁰ „	Krümmung verstärkt, auch die peripherisch gelegenen Hypokotyle fangen an sich im Sinne der Horizontalen zu krümmen.	Krümmung verstärkt.
26°	6 ⁰⁰ „	Krümmung weiter, bei den peripherisch gelegenen wenig verstärkt.	desgl.

Versuch 181. Hypokotyle von *Helianthus annuus*. $\pm 0^\circ$, -45° . $\frac{2}{3}$ Sekunde.

Temp.	Std.zeit	14 Hypokotyle; 3—5 cm lang	Kontrollpflanzen
26°	2 ³⁰ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
25°	3 ³⁰ n	—	Anfang der geotropischen Krümmung.
25°	4 ⁰⁰ n	—	Krümmung verstärkt.
25°	4 ³⁰ n	Die der Achse am nächsten gelegenen Hypokotyle beginnen sich etwas im Sinne der Horizontalen zu krümmen.	desgl.
25°	5 ³⁰ n	Krümmung bei den der Achse am nächsten gelegenen Hypokotylen etwas verstärkt. Alle anderen Hypokotyle gerade (abgesehen von unregelmäßigen Nutationen).	desgl.
25°	6 ⁰⁰ n	Wie zuvor, Krümmung der der Achse nächst gelegenen Hypokotyle weiter verstärkt.	desgl.

Versuch 182. Epikotyle von *Phaseolus multiflorus*. $\pm 0^\circ$, -45° . 1 Sekunde.

Temp.	Std.zeit	4 Epikotyle; 3 cm lang	4 Kontrollpflanzen
24°	9 ²⁵ V.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
24°	10 ³⁰ n	Die zwei Epikotyle, die der Achse des Rotationskegels am nächsten liegen, beginnen sich im Sinne der Horizontalen zu krümmen.	Anfang der geotropischen Krümmung.
24°	11 ³⁰ n	Auch die beiden von der Rotationsachse weiter entfernten Epikotyle beginnen sich im Sinne der Horizontalen zu krümmen.	Krümmung verstärkt.
25°	12 ³⁰ N.	Krümmung verstärkt; bei den peripherisch gelegenen wenig verstärkt.	desgl.

Der Versuch wurde noch einmal mit 4, 3—4 cm langen, Epikotylen und mit ganz ähnlichem Erfolge wiederholt.

Versuch 183. Epikotyle von *Vicia Faba*. $\pm 0^\circ$, -45° . 1 Sekunde.

Temp.	Std.zeit	4 Epikotyle; 4—6 cm lang	4 entsprechende Kontrollpflanzen
26°	3 ⁰⁰ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
26°	5 ⁰⁰ n	Die zwei Epikotyle, die der Achse ganz nahe sind, beginnen sich im Sinne der Horizontalen zu krümmen.	Krümmung begonnen.

(Fortsetzung des Versuchs.)

Temp.	Std.zeit	4 Epikotyle; 4—6 cm lang	4 entsprechende Kontrollpflanzen
25°	6 ⁰⁰ N.	Krümmung verstärkt. Das dritte Epikotyl, das von der Achse etwa 3 cm entfernt ist, ist gerade; das vierte, etwa 6 cm von der Achse entfernt, beginnt sich im Sinne der Zentrifugalkraftrichtung, nach der Achse hin, zu krümmen.	Krümmung verstärkt.
25°	7 ⁰⁰ „	Epikotyl 3 noch immer gerade. Sonst die Krümmungen in gleichem Sinne verstärkt.	desgl.

Versuch 184. Epikotyle von *Vicia Faba*. $\pm 0^\circ$, -45° . 1 Sekunde.

Temp.	Std.zeit	4 Epikotyle; 3—7 cm lang	4 Kontrollpflanzen
26°	3 ⁰⁰ N.	Rotationsbeginn.	Horizontal gelegt.
	5 ⁰⁰ „	Die beiden Epikotyle, die ganz nahe an der Rotationsachse rotieren, beginnen sich im Sinne der Horizontalen zu krümmen.	Die geotropische Krümmung hat begonnen.
26°	6 ⁰⁰ „	Krümmung verstärkt. Das dritte Epikotyl, etwa 3 cm von der Achse entfernt rotierend, ist noch immer gerade; das vierte, etwa 7 cm von der Achse entfernt, beginnt sich im Sinne der Zentrifugalkraftrichtung, nach der Achse hin, zu krümmen.	Krümmung verstärkt.
26°	7 ¹⁵ „	Epikotyl 3 noch immer gerade. Sonst die Krümmungen sämtlich in gleichem Sinne verstärkt.	desgl.

Aus allen diesen Versuchen kann man sehen, daß auch dann, wenn die Umdrehungsgeschwindigkeit der Rotationsachse eine Sekunde beträgt, noch längst nicht die Perzeptionszeit des Schwereizes erreicht ist. Denn diejenigen Versuchspflanzen, die der Rotationsachse sehr nahe liegen, beginnen sich bei dieser Umlaufzeit noch immer annähernd ebenso schnell zu krümmen wie die horizontal gelegten Kontrollpflanzen. Nach den Versuchen von Czapek über die Empfindlichkeit von Keimwurzeln gegen Zentrifugalkräfte (895, p. 305 ff.) kann es aber nicht wundernehmen,

daß bei denjenigen Keimlingen, die am weitesten entfernt von der Achse rotieren, nun auch die Zentrifugalkraft zur Geltung kommt. Diese Kraft sucht bei meiner Versuchsanordnung die negativ geotropischen Organe nach der Rotationsachse hin zu krümmen. Sie wirkt demnach der geotropischen Krümmung direkt entgegen und bedingt bei den Hypokotylen von *Helianthus* und bei den Epikotylen von *Phaseolus*, daß die am weitesten von der Rotationsachse (4—7 cm) entfernten Pflanzen sich später und weniger intensiv im Sinne der Horizontalen geotropisch krümmen als die der Achse nahe gelegenen, bei den entsprechenden Epikotylen von *Vicia Faba* dagegen, daß es überhaupt nicht mehr zu einer geotropischen, sondern zu einer entgegengerichteten (Zentrifugalkraft-) Krümmung kommt, während sich bei den zwischen der Achse (ca. 3 cm von ihr entfernten) und der Peripherie des Kegels rotierenden Pflanzen die Wirkungen dieser beiden einander entgegenwirkenden Kräfte aufheben und eine Krümmung unterbleibt. Aus der Entfernung der Pflanzen von der Rotationsachse und der Rotationsgeschwindigkeit läßt sich nach der bekannten Formel

$$C = \frac{4,024 \cdot R}{t^2}$$
 ein annäherndes Bild von der Größe der wirksamen Zentrifugalkraft gewinnen. Bei einer Sekunde Umlaufszeit beträgt C in 7 cm Entfernung von der Achse 0,28 g, in 3 cm Entfernung 0,12 g. Es ist jedoch zu beachten, daß diese Reizkraftgrößen an den Keimlingen nicht rechtwinklig, sondern nur spitzwinklig (unter einem Winkel von ca. 67°) angreifen.

Mit einer weiteren Verkürzung der Umlaufszeit (über eine Sekunde hinaus) würde sich natürlich der Einfluß der Zentrifugalkraft immer mehr und mehr geltend machen. Dies lehrt auch der Versuch 181 mit den Hypokotylen von *Helianthus annuus* und mit einer Umlaufszeit von $\frac{2}{3}$ Sekunden, in dem sich nur noch die der Rotationsachse ganz nahe gelegenen Pflanzen ein wenig geotropisch gekrümmt haben. Es ist aber bei diesem, wie bei allen mitgeteilten Versuchen zu beachten, daß bei ihnen nicht die zur Hervorrufung einer geotropischen Aktion günstigsten Stellungen, nämlich nicht die normale Ruhelage und die Lage $\pm 0^\circ$, sondern nur die Stellungen $\pm 0^\circ$ und -45° miteinander an der schräg gestellten Klinostatenachse kombiniert wurden. Aber selbst bei der Kombination der für eine geotropische Aktion günstigsten Stellungen würden aller Voraussicht nach nur wenig kleinere Umlaufzeiten als $\frac{2}{3}$ Sekunden genügen, damit auch bei den der Achse am nächsten

rotierenden Pflanzen — abgesehen vielleicht von den wenigen, die annähernd in Verlängerung der Achse gelegen sind — die geotropische Krümmung ausbliebe. Gleichwohl zweifle ich nach den Ergebnissen meiner Versuche keinen Augenblick daran, daß man die schräg gestellte Rotationsachse noch sehr viel schneller rotieren lassen könnte, ohne daß man bei Kombination geotropisch sehr ungleichwertiger Lagen den hemmenden Einfluß des Geotropismus auf den Eintritt und den Ablauf der durch die Zentrifugalkraft ausgelösten Krümmung völlig würde verschwinden sehen. Zweifellos wäre es interessant, solche Versuche auszuführen. Ich habe aber von der immerhin zeitraubenden Instandsetzung eines geeigneten Rotationsapparates Abstand genommen. Ich durfte dies um so mehr tun, als schon durch meine Versuche das Problem, das ich mir gestellt hatte, in vorläufig genügender Weise aufgeheilt war. Eine Vergrößerung der Zentrifugalkräfte wäre übrigens auch dadurch möglich gewesen, daß ich bei den Umdrehungsgeschwindigkeiten, die mir zu Gebote standen, die Entfernung der Objekte von der Rotationsachse noch größer genommen hätte. Da es mir aber im wesentlichen auf eine möglichste Verkürzung der Umlaufzeiten ankam, so habe ich solche Versuche nicht ausgeführt.

Selbstverständlich lassen alle meine Versuche die Frage durchaus unentschieden, ob bei denjenigen Keimlingen, die bei kleiner Umlaufzeit der Rotationsachse keine oder eine der geotropischen entgegengerichtete (Zentrifugalkraft-) Krümmung ausführen, dieser Erfolg darauf zurückzuführen ist, daß dem durchaus konstanten, nur von den kombinierten Stellungen abhängigen geotropischen Impulse der bei Zunahme der Zentrifugalkraftgröße stärker werdende Zentrifugalimpuls im sensorischen, duktorischen oder motorischen Teile des ganzen geotropischen Reizvorganges entgegenarbeitet, oder aber darauf, daß bei meinen Versuchsbedingungen von einer gewissen Intensität der Zentrifugalkraft an das Perzeptionsvermögen für den Schwerereiz geringer wird, um bei einer gewissen Zentrifugalkraftgröße schließlich ganz zu erlöschen. Gegen die letztere Annahme sprechen die schon von Knight ausgeführten Zentrifugalversuche auf der horizontalen Rotationsscheibe, bei denen die Versuchspflanzen stets, auch bei großer Intensität der Zentrifugalkraft, eine aus Schwerkraft- und Zentrifugalkraftwirkung resultierende Lage einnahmen. Diese Versuche sind aber für meine Frage nicht völlig beweisend, weil in ihnen die Schwerkraft konstant von einer Seite an den Versuchs-

objekten angreift, in meinen Versuchen dagegen mit schnellem Wechsel von allen Seiten. Ich habe deshalb einen Rotationsversuch mit 4—6 cm langen Epikotylen von *Vicia Faba* und mit einer Umlaufszeit von 1 Sekunde an der horizontalen Rotationsachse angestellt, so daß also die Keimlinge, denen dieselben Entfernungen von der Achse gegeben und die ebenso gegen die Achse geneigt wurden wie früher in den Versuchen 183 und 184, allseits in gleicher Weise der Schwerkraft ausgesetzt waren. Bei den Epikotylen, die in 6 cm Entfernung von der Achse rotierten, trat die Zentrifugalkraftkrümmung etwas früher ein und schritt ein wenig schneller fort als in den Versuchen mit der schräg gestellten Rotationsachse; auch blieb das Epikotyl, das von der Achse 3 cm entfernt war, nicht völlig gerade, sondern krümmte sich, wenn auch nur wenig, ebenfalls im Sinne der Zentrifugalkraft. Der Ausfall dieses Versuches spricht also auch nicht sehr für die Annahme, daß bei den in Betracht kommenden Intensitäten der Zentrifugalkraft in meinen Rotationsversuchen das Perzeptionsvermögen für den Schwerkraftreiz aufgehoben sei; er macht es vielmehr wahrscheinlich, daß auch bei den im Sinne der Zentrifugalkraft gekrümmten Keimlingen die Stellung eine aus Schwere- und Zentrifugalkraftwirkung resultierende ist. Doch würden sehr zahlreiche, mit aller Umsicht auszuführende Versuche dazu nötig sein, um diese Ansicht exakt als richtig zu erweisen, da erfahrungsgemäß die Empfindlichkeit der Keimlinge in den verschiedenen Kulturen kleineren oder größeren Schwankungen unterworfen ist. —

Aus meinen Versuchen geht jedenfalls so viel hervor, daß auch dann, wenn die Zentrifugalkräfte schon eine namhafte Größe erlangt haben, die vollauf genügt, um einen Krümmungseffekt auszulösen (vgl. Czapek 895, p. 305ff.), nicht nur der Schwerkraftreiz noch ungehindert perzipiert wird, sondern auch der Unterschied noch wahrgenommen wird, der zwischen den Impulsen in den geotropisch ungleichwertigen Winkeln $\pm 0^\circ$ und -45° besteht. Das wesentlichste Ergebnis ist aber, daß die Perzeptionszeit des Schwerkraftreizes außerordentlich klein ist und daß sie auch bei meinen Rotationsversuchen noch längst nicht erreicht wurde. Selbstverständlich muß die Pflanze in jeder Stellung, die sie bei der schnellen Rotation in dem Kegelmantel durchheilt, die Schwerkraftwirkung perzipieren. Denn die Krümmung ist, wie ich in Abschnitt XIII noch zeigen werde, die Resultante der Perzeptionen in allen diesen Stellungen. Da aber die Pflanze bei meiner Ver-

suchs-anordnung in jeder dieser Stellungen, so auch in der oberen und unteren Hauptseitenlinie, nur minimale Bruchteile einer Sekunde verweilen kann, so müssen diese kleinen Zeiten zur Perzeption genügen. Es scheint also fast, als ob es überhaupt keine bestimmbarere untere Grenze der Perzeption, keine bestimmte Perzeptionszeit, gäbe.

Auch ein weiteres Ergebnis meiner Versuche scheint mir nicht ohne Interesse, nämlich daß durchaus keine Proportionalität besteht zwischen der Reaktionszeit und der Perzeptionszeit. Ob ein Organ schnell reagiert oder sehr langsam, das hängt, wie aus meinen Versuchen mit Grashalmen hervorgeht (Versuch 175, 176), im wesentlichen nicht ab von einer verschiedenen Größe der Perzeptionszeit. Die schnellste Umlaufzeit betrug bei den Halmen allerdings nur 6 Sekunden. Ich zweifle aber nach dem Ausfall dieser Versuche keinen Augenblick daran, daß die geotropische Reaktion auch bei einer Rotationsgeschwindigkeit von 1 Sekunde eingetreten sein würde¹⁾. Daraus wäre aber noch deutlicher als aus meinen angeführten Versuchen zu ersehen, daß die Geschwindigkeit des Beginnes und des Ablaufes der geotropischen Reaktion nichts zu tun hat mit der Größe der Perzeptionszeit. Unentschieden bleibt damit, ob diese Geschwindigkeit allein von der Verschiedenheit des Reaktionsvermögens abhängt oder auch von der Verschiedenheit des Perzeptionsvermögens für gleiche Zeiten.

Abschnitt VI.

Die Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit für verschiedene Stellungen.

Um einen Einblick in die geotropische Empfindlichkeit der Pflanzen zu gewinnen, genügt es nicht, daß man das Verhältnis der geotropischen Erregungen für die verschiedenen Ablenkungswinkel ermittelt und die Größe der Perzeptionszeit bestimmt. Man muß vielmehr auch die Frage prüfen: Wie groß müssen die Unterschiede zwischen genau entgegengerichteten Reizungen sein, damit noch eine geotropische Krümmung in dem einen oder in dem anderen Sinne erfolgt? Diese Frage ist experimentell sehr schwer

1) Ein nachträglich angestellter Versuch mit Gerstenhalmen, in der die Rotationsgeschwindigkeit 1 Sekunde betrug, hat diese Vermutung durchaus bestätigt.

zu lösen für solche Reizungen, die sich durch die Kraftgröße des geotropischen Reizanlasses unterscheiden; sie läßt sich dagegen mit meiner Methode der Klinostatendrehung und mit Hilfe des intermittierenden Klinostaten wenigstens annäherungsweise lösen für diejenigen Reizungen, die bei gleicher Reizdauer verschieden sind durch die Größe des Ablenkungswinkels, sowie auch für diejenigen, die bei gleichem Ablenkungswinkel aus der Ruhelage sich durch die Reizdauer unterscheiden.

Bei den Rotationsversuchen an der schräg gestellten Klinostatennachse haben wir es ja in der Tat mit einem Antagonismus entgegengerichteter Reizungen zu tun. Man kann dem ersteren Probleme auch folgende Fassung geben: Wie groß ist bei der Rotation an der schrägen Klinostatennachse die geotropische Unterschiedsempfindlichkeit der Pflanzenorgane für verschiedene Stellungen?

Schon diejenigen Versuche, die ich bisher mitgeteilt habe, liefern einiges Material zur Lösung dieser Frage. So geht zunächst aus den Versuchen mit der Kombination der Lagen 45° und $\pm 0^\circ$ am gleichmäßig rotierenden und am intermittierenden Klinostaten hervor, daß die Differenz der Erregungen, die in diesen beiden Stellungen erfolgen, meist genügt, um die geotropische Krümmung annähernd ebenso frühzeitig einzuleiten und mit annähernd derselben Geschwindigkeit fortschreiten zu lassen wie bei den zu Beginn der Versuche horizontal gelegten Kontrollpflanzen. Auch ist aus meinen entsprechenden Versuchen zu ersehen, daß die Größe dieser Differenz durch beliebige Beschleunigung der Umdrehung nicht wesentlich verändert wird, und aus anderen Versuchen, daß man auch dann noch geotropische Reaktionen erhält, wenn man Stellungen miteinander kombiniert, die um wesentlich weniger als um 45° , so z. B. um 22° , ja sogar nur um 10° , voneinander abweichen. Freilich tritt mit der Verkleinerung des Winkels eine Verzögerung des Beginnes der Reaktion ein; auch nimmt die Intensität der Krümmung, die schließlich erzielt wird, kontinuierlich ab. Unterscheiden sich die kombinierten Stellungen um 30° , so ist der Unterschied in der Reaktion gegenüber derjenigen bei den horizontal gelegten Kontrollpflanzen noch sehr unbedeutend. Sind die Stellungen dagegen nur um 10° von einander verschieden, so bleibt die Reaktion äußerst gering (vgl. die Versuche 13—18), wenigstens dann, wenn die gewählten Stellungen nur wenig von der Horizontalen abweichen.

Ist nun mit der Differenz von 10° annähernd die untere Grenze der Unterschiedsempfindlichkeit gegeben? Verschiebt sich

mit der Änderung der Rotationsgeschwindigkeit auch die untere Grenze diese Unterschiedsempfindlichkeit und ändert sie sich mit der Größe der Winkel, die man kombiniert? Es ist nach meinen im Abschnitte III mitgeteilten Versuchen von vornherein wahrscheinlich, daß die Unterschiedsempfindlichkeit geringer ist für solche Winkel, die der Horizontalen nahe liegen, als für solche Winkel, die von der normalen Ruhelage nur wenig abweichen. Ich habe meine Versuche auf wenige Objekte beschränkt. Namentlich die Epikotyle von *Vicia Faba* erwiesen sich als besonders geeignet, da, wie ich schon früher erwähnt habe, die geotropische Empfindlichkeit bei ihnen nur verhältnismäßig geringen Schwankungen unterworfen ist.

Zunächst habe ich feststellen können, daß die Rotationsgeschwindigkeit keinen Einfluß hat auf die Stärke der eintretenden geotropischen Krümmung und auch die untere Grenze der Unterschiedsempfindlichkeit nicht in nachweisbarer Weise verschiebt. Dagegen fällt die auf dem Unterscheidungsvermögen beruhende Krümmung geringer aus bei Kombination solcher Stellungen, die nur wenig von der Horizontalen abweichen, als für solche, die weiter von ihr entfernt sind. Dafür möchte ich einige Beispiele anführen.

Versuch 185. 4 Epikotyle von *Vicia Faba*, 4—5 cm lang. Achse 3° gesenkt.

Temp. Std.zeit

26°	10 ²⁵ V.	Rotationsbeginn. Umlaufszeit 2 Min. + 3°, — 9°.
26°	6 ⁰⁰ N.	3 Keimlinge gerade, 1 sehr wenig geotropisch gekrümmt.
25°	9 ⁰⁰ V.	Ebenso. Nun die Keimlinge weniger geneigt: + 55°, — 61°.
26°	12 ⁰⁰ „	Alle Keimlinge etwas geotropisch gekrümmt.
26°	6 ⁰⁰ N.	Krümmung etwas verstärkt.
24°	9 ⁰⁰ V.	Wie zuvor.

Versuch 186. 4 Epikotyle von *Vicia Faba*, 2—4 cm lang. Achse 2° gesenkt.

Temp. Std.zeit

25°	9 ²⁵ V.	Rotationsbeginn. Umlaufszeit 35 Sek. + 13°, — 17°.
26°	6 ⁰⁰ N.	Epikotyle gerade. Rotation verlangsamt auf 2 Min.
24°	9 ⁰⁰ V.	Epikotyle gerade. Nun werden die Keimlinge weniger gegen den Horizont geneigt: + 51°, — 55°. Rotation auf 35 Sek. beschleunigt.
27°	2 ⁰⁰ N.	Epikotyle etwas geotropisch gekrümmt.
26°	6 ⁰⁰ „	Krümmung verstärkt, Rotation auf 2 Min. verlangsamt.
25°	9 ⁰⁰ V.	Krümmung nicht weiter verstärkt. Sie beträgt etwa 20—30°.

Noch beweiskräftiger sind Versuche, bei denen ich die Versuchspflanzen zunächst wenig, dann im weiteren Verlaufe des Versuches stärker aus der Ruhelage ablenkte.

Versuch 187. 4 Epikotyle von *Vicia Faba*, 2—4 cm lang. Achse 3° gesenkt.

Temp.	Std.zeit	
26°	10 ⁰⁰ V.	Rotationsbeginn. Umlaufzeit 2 Min. + 80°, — 86°.
27°	1 ⁰⁰ N.	Die beiden größeren Epikotyle schon ausgesprochen geotropisch gekrümmt.
26°	4 ⁰⁰ „	Alle Epikotyle gekrümmt.
26°	7 ⁰⁰ „	Krümmung verstärkt.
27°	11 ⁰⁰ V.	Krümmung nicht weiter verstärkt. Sie beträgt etwa 30°. Nun werden die Keimlinge weniger gegen die Horizontale geneigt: + 4°, — 10°.
26°	2 ⁴⁵ N.	Krümmung etwas zurückgegangen.
25°	7 ⁰⁰ „	Krümmung bedeutend zurückgegangen, sie beträgt etwa noch 10°.
25°	9 ⁰⁰ V.	Krümmung unverändert.

Dieses Ergebnis kann nach der Ermittlung des Verhältnisses der Erregungen für die verschiedenen Ablenkungswinkel nicht wundernehmen.

Durch weitere Versuche war nun vor allem festzustellen, wie groß die Differenz der Impulse sein muß, damit überhaupt noch eine Krümmung eintritt. Diese Differenz war natürlich für die verschiedensten Winkel zu ermitteln. Auch bei diesen Versuchen wurde die Hauptnutationsebene senkrecht zu der Ebene der geotropischen Krümmung gerichtet. Ich teile die Versuche in Tabellenform mit. Angaben über Einzelheiten sind wenigstens für einige dieser Versuche am Fuße der Tabellen vermerkt. Die in den Tabellen angegebenen Winkelgrößen wurden mit Senkblei und Transporteur ermittelt.

Tabelle 11. Epikotyle von *Vicia Faba*¹⁾.

Kombinierte Stellungen und geotropischer Erfolg. Temp. 23—27°.

Neigung der Klinostatenachse gegen den Horizont					
5°	3°	2°	1°	1/2°	1/4° (geschätzt)
Versuch 188 ± 0°, — 10° Krümmung 4 h	Versuch 189 ± 0°, — 6° gerade! 24 h Versuch 190 + 3°, — 9° gerade! 18 h Versuch 191 + 8°, — 14° gerade! 24 h	Versuch 200 ± 0°, — 4° 3 Epik. gerade, 1 Epik. spuren- weise ge- krümmt? 18 h Versuch 201 + 1°, — 3° gerade! 24 h			

1) Die Stundenzahlen geben an, nach welcher Zeit etwa eine Krümmung beobachtet wurde, in denjenigen Versuchen, in denen keine Krümmung beobachtet werden konnte, die Versuchsdauer. Die Keimpflanzen hatten beim Beginn der Versuche eine Länge von 2—5 cm.

(Fortsetzung der Tabelle.)

Neigung der Klinostatenachse gegen den Horizont

5°	3°	2°	1°	1/2°	1/4° (geschätzt)
	Versuch 192 + 8°, - 14° Spurenweise Krümmung 6 h	Versuch 202 + 13°, - 17° gerade! 18 h			
	Versuch 193 + 10°, - 16° 3 Epik. spuren- weise gekrümmt, 1 Ep. gerade 8 h	Versuch 203 + 14°, - 18° Krümmung 6 h	Versuch 206 + 19°, - 21° gerade! 16 h		
	Versuch 194 + 19°, - 25° sehr schwache Krümmung 5 h		Versuch 207 + 36°, - 38° 2 Epik. gerade, 2 Ep. spurenw. gekrümmt 12 h		
	Versuch 195 + 38°, - 44° geringe Krüm- mung 4 h	Versuch 204 + 42°, - 46° Krümmung 2 h 30'	Versuch 208 + 36°, - 38° gerade! 24 h		
	Versuch 196 + 45°, - 51° Krümmung 3 h		Versuch 209 + 42°, - 44° spurenweise Krümmung 3 h	Versuch 213 + 42°, - 43° gerade! 9 h	
	Versuch 197 + 46°, - 52° Krümmung 2 h	Versuch 205 + 51°, - 55° Krümmung 4 h	Versuch 210 + 49°, - 51° schwache Krümmung 2 h	Versuch 214 + 51°, - 52° gerade! 10 h	
			Versuch 211 + 53°, - 55° schwache Krümmung 3 h 30'	Versuch 215 + 53°, - 54° Ganz geringe Spuren einer Krümmung 9 h	
			Versuch 212 + 55°, - 57° -Krümmung 2 h 30'		
				Versuch 216 + 58,5°, - 59,5° sehr geringe Krümmung 20 h	

(Fortsetzung der Tabelle.)

Neigung der Klinostatenachse gegen den Horizont					
5°	3°	2°	1°	1/2°	1/4° (geschätzt)
	Versuch 198 + 80°, - 86° Krümmung 2 h 30'				
	Versuch 199 + 83°, - 89° Krümmung 2 h			Versuch 217 + 85°, - 86° Krümmung	
				Versuch 218 + 86°, - 87° schwache Krümmung 5 h	Versuch 219 + 87,5°, - 88,0° spurenweise Krümmung 6 h

Bemerkungen zu den Versuchen¹⁾. Vers. 195: Krümmung ca. 25° sowohl bei 12 Min. wie bei 26 Min. Rotation. Vers. 196: Krümmung ca. 45° bei 12 Min. und bei 2 Min. Rotation. Vers. 197: Krümmung ca. 45°. Nach Horizontalstellung der Achse geht die Krümmung ganz zurück. Die Achse wird dann um 2° geneigt. Nach 6 Stunden beträgt die Krümmung wieder 45°. Vers. 199: Krümmung ca. 20°. Vers. 204: Krümmung ca. 45°, sowohl bei 35 Sek. wie bei 2 Min. Rotation. Vers. 206: Bei Kombination der Stellungen + 19°, - 21° keine Krümmung. Dann die Epikotyle so geneigt, daß kombiniert sind die Stellungen + 49°, - 51°: schon nach 2 Stunden Anfang einer Krümmung, die den Betrag von 12—13° erreicht. Vers. 211: Die beiden größten Epikotyle erreichten eine Krümmung von 37°, die beiden kleinsten von 5—10°. Nach Horizontalstellung der Achse geht die Krümmung zurück. Vers. 212: Krümmung ca. 35°. Vers. 213: Bei Kombination der Stellungen + 42°, - 43° keine Krümmung. Dann kombiniert + 85°, - 86°, nun tritt Krümmung (ca. 10°) ein.

Tabelle 12. Hypokotyle von *Helianthus annuus*.

Kombinierte Stellungen und geotropischer Erfolg. Temp. 23—27°.

Neigung der Klinostatenachse gegen den Horizont					
5°	4°	3°	1,5°	1°	1/2°
Versuch 220 ± 0°, - 10° sehr schwache Krümmung 4 h		Versuch 225 + 4°, - 10° schwache Krümmung 18 h			
	Versuch 224 + 17°, - 28° Krümmung 1 h 30'	Versuch 226 + 12°, - 18° schwache Krümmung 7 h			

1) Die Krümmungen sind in Graden angegeben und zwar nicht bezogen auf die Horizontale, sondern auf die obere Hauptseitenlinie des Kegelmantels.

(Fortsetzung der Tabelle.)

Neigung der Klinostatenachse gegen den Horizont					
5°	4°	3°	1,5°	1°	1/2°
Versuch 221 + 25°, — 35° schwache Krümmung 4 h		Versuch 227 + 19°, — 25° gerade! 10 h			
Versuch 222 + 25°, — 35° sehr schwache Krümmung 4 h		Versuch 228 + 20°, — 26° schwache Krümmung 4 h			
		Versuch 229 + 27°, — 33° schwache Krümmung 3 h	Versuch 231 + 28°, — 31° ziemlich starke Krümmung 1 h 20'		Versuch 234 + 45°, — 46° gerade!
Versuch 223 + 45°, — 55° starke Krüm- mung 1 h 30'			Versuch 232 + 28°, — 31° gerade! 8 h		
		Versuch 230 + 55°, — 61° schwache Krümmung			Versuch 235 + 80°, — 81° gerade! 25 h
				Versuch 233 + 85°, — 87° Krümmung 2 h	
					Versuch 236 + 89°, — 90° Krümmung 3 h

Bemerkungen zu den Versuchen. Vers. 221: Krümmung ca. 20°. Vers. 226: Krümmung ca. 30°. Vers. 228: Krümmung ca. 10—20°. Vers. 230: Krümmung ca. 20°. Vers. 231: Krümmung ca. 20°, 2 Hypok. 60°. Nach Horizontalstellung der Achse geht die Krümmung zurück. Vers. 233: Bei Kombination der Stellungen + 85°, — 87° beträgt die Krümmung 20°; als dann + 14°, — 16° kombiniert wurden, ging die Krümmung zurück bis auf 10°.

Tabelle 13. Epikotyle von *Phaseolus multiflorus*.

Kombinierte Stellungen und geotropischer Erfolg. Temp. 23—28°.

Neigung der Klinostatenachse gegen den Horizont		
5°	1°	1/2°
Versuch 237 ± 0°, — 10° kaum merkl. Krümmung 7 h		

(Fortsetzung der Tabelle.)

Neigung der Klinostatenachse gegen den Horizont		
5°	1°	1/2°
	Versuch 238 + 16°, - 18° gerade! 17 h	
	Versuch 239 + 25°, - 27° gerade! 21 h	
	Versuch 240 + 41°, - 43° geringe Krümmung 6 h	
	Versuch 241 + 75°, - 77° ganz geringe Krümmung 6 h	
	Versuch 242 + 79°, - 81° Krümmung 4 h	
	Versuch 243 + 86°, - 88° Krümmung 1 h 25'	Versuch 244 + 87°, - 88° schwache Krümmung 2 h
		Versuch 245 + 88°, - 89° schwache Krümmung 3 h 30'

Bemerkungen zu den Versuchen: Vers. 238: Bei Kombination von + 16°, - 18° gerade, bei Kombination von + 86°, - 88° beträgt die Krümmung dann ca. 20°. Vers. 239: Bei Kombination der Stellungen + 25°, - 27° gerade, bei Kombination von + 75°, - 77° dann spurenweise Krümmung. Vers. 240: Krümmung ca. 20°. Vers. 242: Krümmung ca. 10°.

Man sieht aus den Tabellen, wie außerordentlich groß die geotropische Unterschiedsempfindlichkeit der Keimlinge für verschiedene Stellungen sein kann. Noch ein Grad Differenz wird unter Umständen so empfunden, daß eine geotropische Krümmung im Sinne der bevorzugten Stellung eintritt. Ja, ich erhielt sogar noch eine, wenn auch nur sehr geringe, Reaktion, als ich die Rotationsachse um etwas weniger als 1/2°, schätzungsweise um 1/4°, gegen die Horizontale neigte, sodaß sich also die kombinierten Stellungen nur um etwa einen halben Grad von einander unterschieden! Ich muß es dahingestellt sein lassen, ob für Winkel, die nur wenig von der Ruhelage abweichen, ein halber Grad Differenz annähernd die untere Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit ist. Es fehlten mir geeignete Apparate, die es erlaubt hätten, der Rotationsachse noch geringere Neigungen gegen den Horizont zu geben und sie genau zu messen.

Die Tabellen lassen weiter erkennen, nicht nur, daß die geotropische Krümmung geringer ausfällt, wenn man Stellungen kombiniert, die sich von der Horizontalen wenig unterscheiden, als wenn man solche Stellungen wählt, die mit der Ruhelage einen kleinen Winkel einschließen, sondern auch, daß die Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit mit der Verkleinerung der Achsenneigung gegen den Horizont um so eher erreicht wird, je weniger die kombinierten Stellungen sich von der Horizontalen unterscheiden. So tritt an den Epikotylen von *Vicia Faba* die geotropische Krümmung, wenn die Achse um 2° geneigt wird, mitunter noch bei Kombination der Stellungen $+14^{\circ}$ und -18° ein; wird die Achse nur um 1° gesenkt, so erfolgt sie erst in den Lagen $+36^{\circ}$ und -38° , bei $\frac{1}{2}^{\circ}$ Neigung in den Stellungen $+54^{\circ}$ und -55° . Ich glaube nicht, daß sehr viel zahlreichere Rotationsversuche, als ich durchgeführt habe, etwas wesentliches an diesen Zahlen ändern würden. Demnach beträgt in abgerundeten Werten bei *Vicia Faba*

die Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit 10° , 6° , 4° , 2° , 1° , $\frac{1}{2}^{\circ}$, wenn diejenige der beiden Stellungen, die den kleineren Winkel mit dem Horizonte bildet, von der Horizontalen abweicht um etwa . 0° , 8° , 15° , 35° , 50° , 85° .

Diese Zahlen lehren, daß die Unterschiedsempfindlichkeit mit der Vergrößerung der Ablenkungswinkel aus der Ruhelage immer geringer wird. Ob die Abnahme der Unterschiedsempfindlichkeit aber in der Weise stattfindet, wie es nach dem Weber-Fechnerschen Gesetze zu fordern wäre, läßt sich vorläufig nicht mit Sicherheit sagen. —

Eine Vergleichung der drei Tabellen 11, 12 und 13 ergibt, daß die Unterschiedsempfindlichkeit bei allen drei Versuchspflanzen annähernd gleich groß ist. Das schließt natürlich nicht aus, daß sich vielleicht andere Objekte ganz anders verhalten. Ich habe mit den Hypokotylen von *Helianthus* und mit den Epikotylen von *Phaseolus* absichtlich nicht so viele Versuche ausgeführt, wie mit den Epikotylen von *Vicia Faba*, weil bei ihnen die Unterschiedsempfindlichkeit ziemlich verschieden bei den verschiedenen Kulturen ist. Bei *Vicia Faba* dagegen sind die Schwankungen in der Unterschiedsempfindlichkeit recht gering. Die Ursachen für diese Unterschiede

habe ich nicht ermitteln können. Nur soviel ist nach meinen Beobachtungen sicher, daß die Unterschiedsempfindlichkeit erst mit einem gewissen Alter der Keimlinge ihren Maximalwert erreicht: 1—3 cm lange Epikotyle von *Vicia Faba* sind noch nicht so unterschiedsempfindlich wie 4—8 cm lange Keimlinge. Doch nimmt die Unterschiedsempfindlichkeit mit dem weiteren Wachstum nicht mehr zu. Die geringere Unterschiedsempfindlichkeit kleinerer Keimlinge ist auch der Grund, warum bei denjenigen Versuchen, die mit solchen Epikotylen begonnen werden, eine geotropische Krümmung oft erst nach vielen Stunden eintritt, nämlich erst dann, wenn die Pflanzen weiter herangewachsen sind. Deshalb darf auch auf die in den Tabellen 11—13 vermerkten Stundenzahlen, die den Eintritt der Krümmung angeben, bei der Beurteilung der Unterschiedsempfindlichkeit nicht allzu viel Wert gelegt werden.

Aus der Tatsache, daß bei Kombination solcher Stellungen, die von der normalen Ruhelage nur wenig abweichen, schon eine außerordentlich kleine Neigung der Rotationsachse genügt, um eine Krümmung auszulösen, ist für die Praxis die Folgerung zu ziehen, daß man, wenn bei der Klinostatenrotation an der horizontalen Achse und in senkrechter Ebene jede geotropische Krümmung ausgeschlossen werden soll, die Achse so genau wie nur irgend möglich horizontal stellen und die Pflanzen möglichst genau senkrecht an der Achse befestigen muß. Meine Erfahrungen machen auch die schon früher ausgesprochene (p. 266) Vermutung wahrscheinlich, daß Miß Pertz die Klinostatenachse nicht genau horizontal gestellt hatte, als sie bei der Rotation der um 45° gegen die Achse geneigten Grashalme geotropische Krümmungen erhielt. Verständlich wird es nun auch, daß Dutrochet (837, p. 43 ff.) in einem Versuche, in dem er die Achse um $1\frac{1}{2}^{\circ}$ senkte, noch geotropische Krümmungen beobachtete. Dieser Versuch ist freilich wegen des unregelmäßigen Ganges des Uhrwerkes nicht ganz einwandfrei. Einige Versuche von Hofmeister (863, p. 113 ff.) mit 300 Umdrehungen in der Minute haben zu wenig Bedeutung, als daß ich sie hier zu besprechen brauchte.

Da die Grenze der Unterschiedsempfindlichkeit nur für solche Winkel ermittelt wurde, die auf entgegengesetzten Seiten der Horizontalen liegen, so wird man nun die Frage aufwerfen müssen, ob diese Grenze auch gilt für solche Winkel, die auf derselben Seite von der Horizontalen liegen und um einen geringen Betrag von einander abweichen; ob es also zB. von einer orthotropen

Pflanze ebenso geotropisch empfunden wird, wenn sie aus der normalen Ruhelage um einen halben oder um einen Grad abgelenkt wird, wie sie es nach meinen Versuchen geotropisch empfindet, wenn die normale Ruhelage mit einer Stellung verglichen wird, die von der inversen Ruhelage um einen halben oder um einen Grad abweicht. Von vornherein ist es wahrscheinlich, daß das so ist, da ja nach meinen Erfahrungen gleiche Winkel unterhalb und oberhalb der Horizontalen sich hinsichtlich der geotropischen Erregungen nicht unterscheiden. Dafür spricht auch eine Angabe Czapeks (895, p. 295): „Sehr interessant ist die große Empfindlichkeit der Grasknoten gegen geringe Ablenkung aus ihren beiden senkrechten Gleichgewichtslagen, die es mit sich bringt, daß bereits eine Ablenkung von 1° , wenn auch erst sehr spät, eine geotropische Reaction inducirt.“ Nach meinen Beobachtungen über die Unterschiedsempfindlichkeiten dürften sich auch andere Objekte so verhalten.

Abschnitt VII.

Die Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedene Zeitdauer der Reizungen.

Die geotropische Unterschiedsempfindlichkeit läßt sich nicht nur für die verschiedenen Stellungen, sondern auch für die verschiedene Zeitdauer der Reizungen, die an einem parallelotropen Organe auf entgegengesetzten Seiten in ein- und demselben Ablenkungswinkel aus der Ruhelage vorgenommen werden, ohne Schwierigkeiten durch Versuche ermitteln. Ich verwendete zu diesen Versuchen wiederum den intermittierenden Klinostaten, indem ich die „Zeitscheiben“ so gegeneinander verstellte, daß die Auslösung der Drehungen nicht nach gleichen Zeiten erfolgte, sondern daß die Exposition in der einen Stellung etwas länger dauerte als die in der anderen.

Daß auch die geotropische Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedene Zeitdauer der Reizungen ziemlich groß sein werde, war schon nach den Versuchen, die ich im Abschnitte III mitgeteilt habe, zu erwarten. Ergab doch bei der Ermittlung des Verhältnisses der geotropischen Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln eine Verschiebung der Zeitscheiben um $\frac{1}{50}$ ihres

Umfanges gegeneinander noch einen bemerkbaren Unterschied in der Größe der Reaktion!

Um einen Einblick in diese Unterschiedsempfindlichkeit zu gewinnen, habe ich bei meinen Versuchen die Objekte zunächst in die optimale Reizlage ($\pm 0^\circ$) gebracht und auf Grund der eben mitgeteilten Erfahrungen die beiden entgegengerichteten Expositionen in dem Maße verschieden gewählt, daß die eine um $\frac{1}{50}$ des Umfanges der Zeitscheiben länger dauerte als die andere und zwar bald so, daß eine geotropische Krümmung im Sinne der Klinostatenrotation, bald so, daß sie im entgegengesetzten Sinne erfolgen mußte. Das Ergebnis war, nebenbei bemerkt, stets durchaus gleich. Experimentiert wurde wieder mit Epikotylen von *Vicia Faba* und *Phaseolus multiflorus*, sowie mit Hypokotylen von *Helianthus annuus*. Die Keimlinge wurden so gerichtet, daß die Hauptnutations Ebene senkrecht zu der Ebene der geotropischen Krümmung gerichtet war. Außerdem ließ ich die Pflanzen an der horizontalen Klinostatenachse in einer senkrechten Ebene, und nicht, wie es auch möglich gewesen wäre, um ihre Längsachse rotieren.

Die Ergebnisse meiner Versuche lassen sich etwa folgendermaßen zusammenfassen. Wählt man die optimale Reizlage und läßt man die Umdrehung der Klinostatenachse um sich selbst etwa 12 Minuten dauern, so treten, wenn sich die Expositionszeiten um $\frac{1}{50}$ des Umfanges der Zeitscheiben unterscheiden, in den meisten, doch nicht in allen Kulturen, nach 3—4 Stunden an den Hypokotylen von *Helianthus*, nach 4—6 Stunden an den Epikotylen von *Vicia Faba* geotropische Krümmungen ein, die langsam ein wenig an Intensität zunehmen, aber meist sehr gering bleiben. Bei *Helianthus* betragen sie schließlich etwa $5-20^\circ$, bei *Vicia Faba* selten mehr als 10° , meist ca. 5° . Schon daraus, daß die Krümmungen so gering bleiben, sowie auch daraus, daß sie, namentlich bei *Vicia Faba*, in manchen Kulturen mit größeren (4—8 cm langen) Epikotylen und in allen Kulturen mit ganz kleinen (1—3 cm langen) Epikotylen nicht eintreten, ist zu ersehen, daß mit einer Differenz der Expositionszeiten um $\frac{1}{50}$ des Umfanges der Zeitscheiben, wenigstens bei *Vicia Faba*, annähernd die Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit erreicht ist. Für *Helianthus* dürfte die Grenze ein wenig niedriger zu suchen sein. Leider gestattete es mein intermittierender Apparat nicht, die Zeitscheiben noch um weniger als um $\frac{1}{50}$ ihres Umfanges gegeneinander zu verschieben. An den Epikotylen von *Phaseolus*

traten bei denselben Versuchsbedingungen dagegen in einer größeren Anzahl von Versuchen niemals geotropische Krümmungen ein. An ihnen wurde eine, übrigens stets sehr unbedeutend bleibende, Reaktion erst dann beobachtet, wenn sich die Expositionszeiten um $\frac{2}{50}$ des Umfanges der Zeitscheiben unterschieden.

Man sieht also, daß bei den drei Versuchspflanzen die Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedene Zeitdauer der Reizungen verschieden ist, während bei ihnen die entsprechende Grenze für verschiedene Stellungen annähernd gleich war. Daraus wird man schließen können, daß beide Grenzen nicht in fester Beziehung zu einander stehen. Nicht unmöglich ist es nach diesen Erfolgen, daß bei anderen Pflanzen die Verschiedenheiten zwischen den Grenzen dieser Unterschiedsempfindlichkeiten noch weit größer sind.

Je größer man den Unterschied der Expositionszeiten bei den sonst gleichen Versuchsbedingungen macht ($\frac{2}{50}$, $\frac{3}{50}$, $\frac{4}{50}$ usw. des Umfanges der Zeitscheiben), um so eher tritt bei allen drei Versuchspflanzen die geotropische Krümmung ein, und um so größer wird ihr Betrag.

Wählt man bei den Versuchen nicht die optimale Reizlage, sondern andere Stellungen, die von der normalen Ruhelage um weniger als um 90° abweichen, so bleibt die Intensität der Krümmungen auf jeden Fall geringer als bei Wahl der optimalen Reizlage und treten die Reaktionen oftmals auch später ein. Dementsprechend gehen die Krümmungen um einen gewissen Betrag zurück, wenn man in Versuchen, in denen die Pflanzen zunächst in der optimalen Reizlage gereizt worden waren, den Ablenkungswinkel aus der Ruhelage verkleinert. Solche Versuche habe ich in großer Zahl angestellt und dabei gesehen, daß die Verringerung der Krümmungen äußerst unbedeutend, vielfach unmerklich ist, wenn man die Versuchspflanzen aus der Stellung $\pm 0^\circ$ bis in die Stellungen $+45^\circ$ oder -45° überführt, daß die Verkleinerung der Krümmung aber umso deutlicher wird, je mehr man sich aus den Stellungen $+45^\circ$, -45° der normalen Ruhelage nähert. Diese Erscheinung findet ihre einfache Erklärung in der Tatsache, daß die geotropischen Erregungen annähernd wie die Sinus der Winkel abnehmen.

Mit der Verkleinerung des Ablenkungswinkels aus der normalen Ruhelage verringert sich aber nicht nur die Intensität der ein-

tretenden geotropischen Krümmungen, sondern es verschiebt sich damit auch die Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedene Zeitdauer der geotropischen Reizungen. Während bei einer Differenz der Expositionszeiten um $\frac{1}{50}$ des Umfanges der Zeitscheiben an den Epikotylen von *Vicia Faba* eine sehr geringe geotropische Krümmung meist noch eintritt, wenn sie um 45° aus der Ruhelage abgelenkt werden, erfolgt eine solche nach meinen Beobachtungen nicht mehr bei einer Ablenkung um $20-24^\circ$. In diesen Stellungen unterbleibt sie aber auch dann noch, wenn die Expositionszeiten um $\frac{3}{50}$ des Zeitscheibenumfanges verschieden sind. Bei genauerer Untersuchung würde sich wohl sicher herausstellen, daß auch bei dem Verhältnis zwischen Unterschiedsempfindlichkeitsgrenze und Ablenkungswinkel der Sinuswert des Winkels von ausschlaggebender Bedeutung ist. Diese Frage schien mir nicht wichtig genug, um sie eingehender zu verfolgen. Zudem würden zu einer exakten Entscheidung außerordentlich viele Versuche notwendig gewesen sein, da die Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedene Zeitdauer der Reizungen weit größeren Schwankungen unterworfen zu sein scheint als diejenige für verschiedene Stellungen. —

Die Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit ist in der optimalen Reizlage und bei einer Rotationsgeschwindigkeit von 12 Minuten bei den Epikotylen von *Vicia Faba* und bei den Hypokotylen von *Helianthus annuus*, wie wir gesehen haben, nahezu erreicht, wenn sich die Expositionszeiten um $\frac{1}{50}$ des Umfanges der Zeitscheiben unterscheiden. Daraus ergibt sich, daß die Differenz der Expositionszeiten, die notwendig ist, um gerade noch eine geotropische Krümmung einzuleiten, nahezu betragen muß $\frac{12 \times 60}{50}$

= 14,4 Sekunden. Die Exposition in der einen Lage dauerte $6 \times 60 - 7,2 = 352,8$ Sekunden, die in der anderen, bevorzugten, Lage $6 \times 60 + 7,2 = 367,2$ Sek. Demnach ist bei 12 Minuten Umlaufzeit der Klinostatenachse die Grenze der geotropischen Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedene Zeitdauer der Reizungen in der Horizontallage nahezu dann erreicht, wenn die Expositionszeiten um 4 Sekunden auf 100 Sekunden differieren. Bei den Epikotylen von *Phaseolus* wird dagegen bei einer solchen Differenz eine geotropische Reaktion nicht mehr ausgelöst.

Es ist nun aber die wichtige Frage aufzuwerfen, ob diese Grenze der Unterschiedsempfindlichkeit sich nicht vielleicht mit

einer Variation der Rotationsgeschwindigkeit des Klinostaten, d. h. also mit der Variation der Einzeldauer der Expositionen verändert. Diese Frage ist nach den Ergebnissen einer größeren Versuchsreihe, die ich durchgeführt habe, durchaus zu verneinen. Auf die Intensität der geotropischen Krümmungen sowohl wie auch auf die Grenze der Unterschiedsempfindlichkeit hat es keinerlei Einfluß, ob die Rotationsgeschwindigkeit des Klinostaten 26, 12, 6 Minuten oder nur 50 Sekunden beträgt. Um diese Tatsache so einwandfrei wie möglich sicherzustellen, habe ich die Versuchsobjekte an der horizontalen Klinostatenachse nicht nur in der vertikalen Ebene (und zwar so, daß die zu erwartende geotropische Krümmung sowohl in der Richtung der Drehung als auch in entgegengesetzter Richtung eintreten mußte), sondern auch um ihre eigene Längsachse rotieren lassen. Die Versuchspflanzen wurden zunächst längere Zeit bei einer mittleren Rotationsgeschwindigkeit des Klinostaten intermittierend auf entgegengesetzten Seiten der Schwerewirkung ausgesetzt, hierauf wurde die Umlaufzeit entsprechend verkleinert oder vergrößert. Zuvor eingetretene geotropische Krümmungen wurden durch Stäbchen markiert, die in die Erde der Versuchstöpfe festgesteckt wurden. Eine weitere Vergrößerung der Umlaufzeit über 26 Minuten hinaus war mir mit meinem Klinostaten nicht möglich.

Aus meinen Versuchen geht also hervor, daß nicht nur für 360 Sekunden Expositionszeit die Grenze der Unterschiedsempfindlichkeit 4 Sekunden auf 100 Sekunden beträgt, sondern auch z. B. für 25 Sekunden Einzelexpositionszeit. Während die Expositionszeiten bei 360 Sekunden Einzelexposition differieren müssen um 14,4 Sekunden, brauchen sie also bei 25 Sekunden Einzelexposition nur um 1 Sekunde verschieden zu sein, damit gerade noch eine geotropische Krümmung eintritt; allgemein gesagt: Das Verhältnis der Unterschiedsempfindlichkeitsgrenze zu der Expositionszeit ist durchaus konstant, nämlich etwa 4:100, wenigstens für Expositionszeiten, die weniger als 780 Sek. betragen¹⁾. Damit scheint aber für die Unterschiedsempfindlich-

1) Mit allem Vorbehalt läßt sich dieser Satz etwa folgendermaßen formulieren: Wenn Jz die geotropische Erregung ist, die in der Expositionszeit z erfolgt und $J'z$ die (Jz gleiche) unter demselben Neigungswinkel erfolgende, aber von entgegengesetzter Seite induzierte Erregung in der gleichen Zeit z , so ist:

$$(Jz - J'z - z \cdot \frac{1}{100}) : z = K \text{ (Konstante).}$$

keitsgrenze oder die „zeitliche Unterschiedsschwelle“ das Weber-Fechnersche Gesetz als gültig erwiesen zu sein.

Man sieht aus meinen Beobachtungen, wie außerordentlich fein die geotropischen Erregungen bei ein- und demselben Ablenkungswinkel abgestimmt sind selbst auf sehr kleine Differenzen der Expositionszeiten: so hat ja zB. die Erregung, die bei einer Einzelexposition von 26 Sekunden eintritt, schon einen ganz anderen Wert als die bei einer solchen von 25 Sekunden. Da aber zweifellos auch noch Differenzen der entgegengerichteten Erregungen, die unterhalb der Unterschiedsempfindlichkeitsgrenze liegen, als verschieden empfunden werden, wenn auch die Verschiedenheiten nicht mehr groß genug sind, um eine geotropische Reaktion einzuleiten, so dürften wohl in unserem Falle noch Bruchteile einer Sekunde genügen, um den Erregungen einen verschiedenen Wert zu geben. Ob dies aber auch für wesentlich längere Expositionszeiten zutrifft, läßt sich aus meinen Versuchen nicht entnehmen. Jedenfalls müssen mit der Vergrößerung der Expositionszeiten die Differenzen dieser Zeiten entsprechend dem Werte der Konstanten immer größer werden, wenn die Grenze der Unterschiedsempfindlichkeit erreicht werden soll. Leider stand mir kein Apparat zur Verfügung, um zu prüfen, ob die Konstante auch für sehr große Expositionszeiten, etwa von 20—60 Minuten Dauer, noch gültig ist. Solche Versuche würden sich mit dem neuen, dreiachsigen Klinostaten von Pfeffer in Verbindung mit meinem intermittierenden Ansatzstücke ohne Schwierigkeit durchführen lassen. Weiterhin bleibt die interessante Frage unentschieden, ob bei äußerst kleinen Expositionszeiten von 1—2 Sekunden Dauer das Verhältnis ebenfalls noch dieselbe Konstanz besitzt oder ob alsdann die Differenzen der Erregungen zu klein sind, um noch von der Pflanze wahrgenommen zu werden, mit anderen Worten, ob es eine untere Grenze für die Differenzwahrnehmung gibt. Diese Frage wird wegen störender Einflüsse mancher Faktoren bei der Versuchsanordnung nur schwierig zu entscheiden sein.

Abschnitt VIII.

Reaktionsintensität und Erregungsintensität.

Einige Beobachtungen, die ich zum Teil schon in früheren Abschnitten meiner Arbeit mitgeteilt habe, nötigen mich, hier auf die Beziehungen zwischen Reaktionsintensität und Erregungsintensität

näher einzugehen, da sie einerseits einen gewissen Einblick in manche Teile des geotropischen Reizprozesses gestatten, andererseits aber zu großer Vorsicht mahnen, wenn man den Versuch macht, die geotropischen Vorgänge eingehender zu analysieren.

Im zweiten Abschnitte habe ich gezeigt, daß kein Unterschied in der Intensität der geotropischen Nachwirkungen wahrzunehmen ist, wenn man von zwei Kulturen, die bei gleicher Ablenkung aus der Ruhelage gleich reaktionsfähig sind, unter Verhinderung der Krümmung die eine etwa eine Stunde in der Stellung $+45^{\circ}$ oder -45° , die andere ebenso lange Zeit in der horizontalen Lage der Schwerewirkung aussetzt. Wie ist diese Tatsache zu erklären? Man könnte zunächst daran denken, daß bei einer solchen, weit länger als die Präsentationszeit dauernden Exposition sowohl in den Stellungen $+45^{\circ}$ und -45° , als auch in der Horizontallage die überhaupt denkbar größte Erregung eingetreten ist und daß diese Erregungen sich nicht mehr von einander unterscheiden. Einer solchen Annahme würde die Tatsache günstig sein, daß erfahrungsgemäß Erregungen nur bis zu einem Maximalwert gesteigert werden können. Wäre diese Annahme richtig, so würde also die Gleichheit der Reaktionen zurückzuführen sein auf die Gleichheit der Erregungen. Es wäre aber auch möglich, daß trotz Ungleichheit der Erregungen die geotropischen Reaktionen gleich wären. Denn es ist denkbar, daß bei einer bestimmten Größe der Erregung der Maximaleffekt der Reaktion eintritt und daß durch weitere Steigerung der Erregung die Reaktionsintensität nicht mehr verstärkt werden kann. Nun muß ja zwar von vornherein darauf hingewiesen werden, daß, selbst abgesehen von den Ungleichheiten in der Reaktionsintensität der bei einem Versuche verwendeten Einzelpflanzen, die Messung und die Vergleichung der Reaktionsgrößen nur in ziemlich roher Weise geschehen kann und daß also sogar dann, wenn Versuchs- und Kontrollpflanzen genau gleicher Größe verglichen werden, ganz geringe Unterschiede in der Krümmungsintensität dem Auge entgehen könnten. Diese Tatsache ändert aber an der Fragestellung nichts. Sie kann nämlich allgemeiner in folgende Form gebracht werden: Sind immer Gleichheit oder kleine Unterschiede in der Reaktionsintensität ein Ausdruck für die Gleichheit oder für kleine Unterschiede in den Erregungen?

Diese Frage muß entschieden verneint werden. Ich greife auf die schon erwähnte Tatsache zurück, daß bei einer

Expositionszeit von 1—2 Stunden sich dann keine Unterschiede in der Reaktionsintensität wahrnehmen lassen, wenn die Pflanzen in den Lagen $+45^\circ$, -45° oder $\pm 0^\circ$ der Schwerewirkung ausgesetzt waren. Wäre hier die Gleichheit der Reaktionen tatsächlich der Ausdruck für die Gleichheit der Erregungen, so müßte eine Krümmung ausbleiben, wenn man entsprechende Versuchspflanzen intermittierend von entgegengesetzten Seiten fortgesetzt gleich lange Zeiten (etwa eine Stunde) abwechselnd in den Stellungen $\pm 0^\circ$ und -45° (bezw. $+45^\circ$) geotropisch reizt. Dies ist nun aber, wie ich schon im II. Abschnitte mitgeteilt habe, durchaus nicht der Fall. Es tritt vielmehr in solchen Versuchen, selbst bei einständiger Dauer der Einzelexpositionen, stets noch eine ausgesprochene Krümmung im Sinne der Horizontalen ein. Bei den Epikotylen von *Vicia Faba*, bei denen die Reaktionszeit etwas länger als eine Stunde dauert, war es nicht nötig, die Krümmung während der Exposition zu verhindern, wohl aber bei den anderen Pflanzen (Hypokotyle von *Helianthus* und Epikotyle von *Phaseolus*). Der Erfolg wurde aus der Nachwirkung am Klinostaten erschlossen. Aus diesen Versuchen geht also hervor, daß die Erregung, die bei einständiger Exposition in der Horizontallage eintritt, noch immer größer ist als diejenige in der Stellung $\pm 45^\circ$.

Hat nun aber, wenn auch die Erregungen noch nicht gleich geworden sind, vielleicht eine Annäherung in der Größe der Erregungen gegenüber einer kürzeren Dauer der Einzelexpositionen stattgefunden? Zur Entscheidung dieser Frage habe ich durch einige Versuche ermittelt, in welchem Verhältnisse bei einständiger Dauer der Einzelexpositionen die Erregungen in den verschiedenen Stellungen zu einander stehen müssen, damit keine geotropische Krümmung im Sinne einer der beiden Lagen eintritt. Ich habe dabei gefunden, daß das Verhältnis genau das gleiche ist wie bei beliebig kürzerer Exposition, nämlich daß es noch immer dem Sinusverhältnisse der Ablenkungswinkel entspricht. Daraus geht aber hervor, daß die Erregungen verschieden sind, obwohl sie annähernd die gleiche Reaktion auslösen.

Ebenso beweisen andere Versuche von mir, daß tatsächlich sehr verschiedene Erregungen Krümmungen zur Folge haben können, die sich nicht oder nur wenig von einander unterscheiden. Im II. Abschnitte habe ich nämlich gezeigt, daß es bei den meisten Versuchspflanzen für die Intensität der Krümmungen nur wenig ausmacht, ob man die Pflanzen horizontal legt, oder ob man sie

an der gesenkten Achse des Klinostaten so rotieren läßt, daß die Stellungen $\pm 0^\circ$ und -45° kombiniert sind. Obwohl also in den letzteren Versuchen eine sehr starke Erregung in der Lage -45° der Erregung in der Horizontalen entgegengewirkt hat, ist gleichwohl die Reaktion mit nur wenig verminderter Intensität eingetreten! Aus allen diesen Tatsachen muß man schließen: Gleiche oder annähernd gleiche Reaktionen sind möglich bei sehr verschiedener Größe der Erregungen. Gleiche oder annähernd gleiche Reaktionen lassen also keinen Schluß zu auf Gleichheit oder geringe Verschiedenheit der Erregungen.

Natürlich ist es möglich, daß bei einer anderen Intensität der Massenbeschleunigung, etwa einer geringeren, die Unterschiede der Erregungen in den Stellungen $\pm 0^\circ$ und $\pm 45^\circ$ sich selbst bei den von mir geprüften Pflanzen in einem Unterschiede der Reaktionen geltend machen. Daß die Reaktionen unter dem Einflusse der Schwerkraft in den Stellungen $\pm 0^\circ$ und $\pm 45^\circ$ nicht nur bei verhältnismäßig großen, sondern auch schon bei kleinen Erregungen gleich werden, habe ich aus einer Reihe von Versuchen gesehen, in denen die Pflanzen nicht eine Stunde lang, sondern nur wenig über die Präsentationszeit, 10—25 Minuten lang, der Schwerkraft in den verschiedenen Stellungen ausgesetzt wurden. Solche Versuche habe ich mit *Vicia Faba*, *Phaseolus* und *Helianthus* ausgeführt. Selbstverständlich wird man damit zu rechnen haben, daß es auch Versuchsobjekte gibt, die auf verhältnismäßig kleine Erregungen in den entsprechenden Ablenkungswinkeln aus der Ruhelage mit verschieden intensiven Krümmungen antworten.

Man muß sich nun weiter fragen, ob man nicht auf die Größe der Erregung einen Schluß ziehen kann aus der Schnelligkeit, mit der die Krümmungen durch Autotropismus wieder ausgeglichen werden. Man könnte ja daran denken, daß von zwei gleich intensiven Reaktionen, von denen der einen aber eine größere Erregung entspricht als der anderen, die erste langsamer ausklingt als die zweite, weil ihr eben eine größere Erregung vorausgegangen ist. Aber auch dafür habe ich in meinen Versuchen durchaus keinen Anhaltspunkt finden können. Vielmehr habe ich beobachtet, daß bei allen Versuchen, in denen Pflanzen 1—2 Stunden in der Lage $\pm 0^\circ$ oder in der Lage -45° der Schwerkraft exponiert wurden, der Ausgleich der Krümmungen annähernd gleichzeitig stattfand. Czapeks Angabe, daß die Nachwirkung am längsten bei einer

Ablenkung um 135° aus der Ruhelage anhält (898, p. 194), kann ich nicht bestätigen. Demnach ist auch aus dem autotropischen Ausgleiche der Nachwirkungen ein Schluß auf die Größe der Erregungen nicht immer möglich.

Aus den bisherigen Erörterungen dieses Abschnittes geht also hervor, daß weder die Winkelgröße, noch der Ausgleich der Nachwirkung, noch die Schnelligkeit des Reaktionsbeginnes, auch bei sonst gleichen Außenbedingungen, uns ein Maß geben für die Intensität der Erregungen. Wenn auch verschiedene Winkelgrößen der Nachwirkungen sowie eine verschiedene Schnelligkeit im Beginne der Reizreaktionen uns erlauben, auf eine Verschiedenheit der Erregungen zu schließen, so ist doch aus der Gleichheit aller dieser Vorgänge ein Schluß auf die Gleichheit der Erregungen unberechtigt. Aus diesem Grunde ist auch aus der Kurve, welche nach Czapek (898, p. 186 ff.) an dem Maße der Reaktionszeit und an dem Maße der maximalen Winkelgrößen der Krümmungen die Abhängigkeit der Erregungsintensität von der Reizdauer angeben soll, über die Größe der Erregungsintensitäten vor allem in dem linken, aufsteigenden Schenkel nichts bestimmtes zu entnehmen. Die Kurve gibt vielmehr nur an, in welcher Weise die Reaktionszeiten und die maximalen Winkelgrößen der Krümmungen von der Reizdauer abhängig sind.

Man ist sonach genötigt, streng zu scheiden zwischen Erregungsvorgängen und Reaktionsvorgängen. Der Erregungsvorgang bedingt zwar die Reaktion, die Intensität der Reaktion ist aber kein unbedingter Ausdruck für die Größe der Erregung. So, wie man diejenige Intensität des Reizanlasses, die den maximalen Betrag der Reizung — eine nicht weiter zu steigernde Empfindung — auslöst, als Reizhöhe bezeichnet, so könnte man den maximalen Betrag der Erregung, über den hinaus eine Steigerung nicht mehr möglich ist, Erregungshöhe und den maximalen Betrag der Reaktion Reaktionshöhe nennen. Die Reaktionshöhe tritt, wie aus meinen Versuchen hervorgeht, schon bei einer Erregung ein, die noch längst nicht der Erregungshöhe entspricht. Infolgedessen sind das Anwachsen der Reaktionsintensitäten und das Anwachsen der Erregungsintensitäten durchaus nicht proportional. Sie sind es ebensowenig, wie Abklingen der Erregung und Abklingen der Reaktion sich irgendwie zu entsprechen brauchen. Man muß nun fragen: Worin besteht die Erregung und worin bestehen die Reaktionsvorgänge? Mit dieser Frage begeben wir uns

auf ein noch äußerst dunkles Gebiet. Man wird sich vorläufig damit begnügen müssen, zu sagen: Die Erregung ist die durch den Reizanlaß ausgelöste Änderung des Gleichgewichtszustandes im Plasma; die Reaktionsvorgänge umfassen alle diejenigen, durch die Erregung veranlaßten Veränderungen im Plasmakörper, die direkt auf die Hervorrufung der sichtbaren Reaktion hinarbeiten. Wie beide Gruppen von Vorgängen im Plasma verteilt sind, ob sie sich durchdringen oder ob sie nebeneinander herlaufen, das entzieht sich zunächst jeder Beurteilung. Jedenfalls läßt sich auf Grund von Beobachtungen, die ich später mitteilen werde, so viel sagen, daß die auf die Reaktion hinarbeitenden Vorgänge schon nach der Auslösung einer kleinen Erregung beginnen, ehe der Reizanlaß solange, wie die Präsentationszeit der Reaktion währt, auf die Pflanze eingewirkt hat.

Welche Anhaltspunkte bleiben nun, um einen Einblick in die relative Größe der Erregungen zu gewinnen? Zunächst wird man stets dann auf eine Ungleichheit der Erregungen schließen können, wenn die Reaktionen ungleich sind in bezug auf Beginn, Intensität oder Ausklingen. Sind dagegen die Reaktionen annähernd gleich, so kann man dann mit großer Sicherheit auf eine verhältnismäßig große Gleichheit der Erregungen schließen, wenn die betreffenden Reizungen, auf entgegengesetzten Seiten der Pflanze erteilt, keine Krümmung einleiten; auf eine verhältnismäßig geringe Verschiedenheit, wenn die Reizungen sich auf entgegengesetzten Seiten der Pflanze so entgegenwirken, daß nur eine sehr geringe Krümmung erfolgt. Denn ich habe gezeigt, daß schon sehr geringe Differenzen in der Größe der Erregungen eine Krümmung zur Folge haben. Freilich wird man bei allen den Versuchen, in denen man zur Beurteilung der Intensität der Erregungen ein Pflanzenorgan auf entgegengesetzten Seiten reizt, zu beachten haben, ob die Reizungen gleichzeitig oder nacheinander erfolgten, da dies für den Erfolg nicht gleichgültig zu sein braucht. Auch ist in Betracht zu ziehen, daß zwei Impulse, die gleichzeitig oder nacheinander auf entgegengesetzten Seiten erteilt werden, in vielen Fällen ganz neue Reaktionen, zB. eine Änderung des Gleichgewichtszustandes, einleiten können, die das Ziel der Untersuchung möglicherweise mehr oder weniger verschleiern.

Alle diese Erörterungen gelten natürlicherweise zunächst nur für solche Erregungen, die quantitativ, aber nicht qualitativ verschieden sind. Dies wird oft nicht leicht zu entscheiden sein,

auch dann nicht, wenn als Folgen der beiden zu vergleichenden Erregungen nicht zwei verschiedenartige Reaktionen, etwa eine geotropische und eine heliotropische Krümmung, sondern beide Male gleichartige Reaktionen, zB. geotropische Krümmungen, eintreten. Dies gilt zB. für geotropische Erregungen, die in verschiedenen Ablenkungswinkeln aus der Ruhelage erfolgen. Von ihnen ist es nicht leicht mit Sicherheit zu sagen, ob sie nur quantitativ oder, wie ich glaube annehmen zu dürfen, auch qualitativ verschieden sind. Sind aber zwei Erregungen nicht nur nach ihrer Quantität, sondern auch nach ihrer Qualität verschieden, so hängt eben der Reaktionserfolg nicht nur von der Quantität, sondern auch von der Qualität der Erregung ab. So ist es denkbar, daß zB. durch eine verhältnismäßig geringe heliotropische Erregung ein größerer Effekt erzielt wird als durch eine sehr große geotropische Erregung, und zwar schon deshalb, weil von der verschiedenen Größe des Reizanlasses nicht nur die Empfindlichkeit, sondern auch die Reaktionsfähigkeit in weiten Grenzen abhängig ist. Doch wird es auch dann, wenn zunächst eine Entscheidung darüber unmöglich ist, ob Erregungen qualitativ verschieden sind, in vielen Fällen vorläufig erlaubt sein, diese Erregungen miteinander zu vergleichen, dadurch, daß man die Pflanze auf entgegengesetzten Seiten reizt und zusieht, ob die angestrebten Krümmungen sich aufheben oder ob eine Krümmung im Sinne der einen Reizung eintritt. Man wird dann diejenigen Erregungen gleich nennen können, die sich in ihrer krümmenden Wirkung aufheben, ungleich diejenigen, bei denen die eine die andere an krümmender Wirkung übertrifft. Selbstverständlich wäre es auch sehr interessant, in gleicher Weise solche tropistische Erregungen auf ihre krümmende Wirkung zu vergleichen, die mit Sicherheit qualitativ verschieden sind. Doch brauche ich darauf und die dabei anzuwendenden Vorsichtsmaßregeln nicht einzugehen.

Die Erörterungen der letzten Seiten werden bei der Analyse aller Reizvorgänge zu beachten sein, wenn es darauf ankommt, von der relativen Intensität der Erregungen eine Anschauung zu gewinnen. —

Ich bin in diesem Abschnitte von der Tatsache ausgegangen, daß bei einstündiger Ablenkung aus der Ruhelage um 45° oder um 90° Krümmungen von annähernd gleicher Intensität eintreten. Gleichwohl sind, wie ich gezeigt habe, die Erregungen verschieden. Es ist nun die Frage aufzuwerfen, ob die Maximalerregung, die in

der Stellung $\pm 45^\circ$ möglich ist, nicht doch den gleichen Wert erreichen kann wie die Maximalerregung in der optimalen Reizlage, wenn man die Reizursache nur genügend lange wirken läßt, oder ob auch bei maximaler Reizung, ein- und dieselbe Intensität der Massenbeschleunigung vorausgesetzt, die Erregungen einen Unterschied bei entsprechender Vergleichung erkennen lassen. Ich glaube, darauf geben schon meine mitgeteilten Versuche eine Antwort. Ich habe beobachtet, daß bei der intermittierenden Reizung die Dauer der Einzelexpositionen durchaus keinen Einfluß hat auf das Verhältnis der Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln. Dieses Verhältnis bleibt, zB. für die Stellungen $\pm 0^\circ$ und $\pm 45^\circ$, ein und dasselbe, ob nun die Einzelexpositionen 3 Minuten dauern oder 12 Minuten oder gar eine Stunde. Nun ist es freilich bei der intermittierenden Reizung möglich, daß für den Effekt bei dem Gegeneinanderwirken der Impulse nicht die Einzelimpulse in Betracht kommen, sondern die Summe aller Einzelimpulse. Deshalb habe ich einige Versuche so angestellt, daß intermittierend abwechselnd in den Stellungen $\pm 0^\circ$ und -45° 24–36 Stunden lang gereizt wurde, andere dagegen so, daß die intermittierende Reizung nur eine halbe oder eine Stunde dauerte und dann die intermittierende Rotation in die gleichmäßige verwandelt wurde. In beiden Versuchsreihen war der Erfolg gleich: die Krümmungen blieben, abgesehen von Nutationen, aus, während schon nach verhältnismäßig kurzer Zeit Krümmungen eintraten, wenn nun statt des Verhältnisses der Expositionszeiten 0,7 : 1 die Expositionszeiten gleich gemacht oder sonst verändert wurden. Mag also der Erfolg meiner Versuche mit intermittierender Reizung aufgefaßt werden wie er wolle — so, daß die Einzelreizungen in Betracht kommen oder die summierten Impulse —, so ist aus dem Erfolge stets derselbe Schluß zu ziehen: Für kurze und lange Expositionszeiten bleibt das Verhältnis der Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln stets gleich. Die längste Dauer meiner Einzelexpositionen betrug eine, manchmal auch anderthalb Stunden. Eine weitere Verlängerung schien mir wegen der Störungen, die durch die eintretende und an ihrer Ausführung zu hemmende Krümmung erfolgen können, nicht tunlich. Ist somit also auch nicht exakt erwiesen, daß selbst für sehr große Expositionszeiten das Verhältnis der Erregungen gleich bleibt, so ist es doch im höchsten Maße wahrscheinlich, weil es innerhalb der experimentell geprüften Grenzen bis zu anderthalb Stunden Einzelexposition nicht die

geringste nachweisbare Verschiebung erfährt. Es scheint mir also berechtigt, den Schluß zu ziehen, daß die Erregungen in den Stellungen $\pm 0^\circ$ und $\pm 45^\circ$ stets verschieden bleiben und niemals, selbst bei noch so langer Dauer der Einzelexpositionen, gleich werden. Somit wäre die Erregungsgröße stets eine Funktion der Größe des Ablenkungswinkels. Ein solcher Schluß läßt sich auch für beliebige andere Ablenkungswinkel aus der Ruhelage als $\pm 45^\circ$ ziehen.

Abschnitt IX.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

I.

Eine neue Methode der Klinostatendrehung erlaubt es, bei der Rotation ganz beliebige Stellungen miteinander zu kombinieren: Man hebt oder senkt die Klinostatenachse um einen Winkel gegen die Horizontale, der gleich ist der halben Summe derjenigen beiden Winkel, welche die gewünschten Stellungen mit der Horizontalen bilden sollen; alsdann bringt man das Kulturgefäß so an der Achse um einen bestimmten Winkel gegen sie geneigt an, daß die Pflanzen sich in der einen der gewünschten Stellungen befinden. — Weiter habe ich ein intermittierendes Ansatzstück zum Pfefferschen Klinostaten beschrieben, an dem sich in sehr mannigfachen Abänderungen Versuche mit intermittierender geotropischer oder heliotropischer usw. Reizung ausführen lassen.

II.

Mit beiden Methoden war es leicht, in exakter Weise zu zeigen, daß die optimale Reizlage nicht, wie neuerdings von verschiedenen Seiten behauptet wurde, durch einen Ablenkungswinkel von 135° aus der normalen Ruhelage gegeben ist, sondern daß die Horizontale die optimale Reizlage ist. Eine Ausnahme fand ich nicht. Auch gibt es keinen Anhaltspunkt dafür, daß sich die optimale Reizlage etwa mit den Versuchsbedingungen verändern könnte. Die Untersuchungsmethoden der früheren Forscher erwiesen sich zumeist als unzulänglich.

III.

Daß die Horizontale die optimale Reizlage der parallelotropen Pflanzenteile ist, konnte ich auch dadurch zeigen, daß ich das Ver-

hältnis der Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln aus der Ruhelage ermittelte. Dasselbe stimmt mit großer Annäherung mit dem Verhältnisse der Sinus dieser Winkel überein. Doch nehmen etwa vom Ablenkungswinkel 30° an mit der Verkleinerung dieses Winkels die Intensitäten der Erregung etwas schneller als die Sinuswerte ab.

IV.

Meine Versuche an der schräg gestellten Klinostatenachse lassen keinen Zweifel darüber, daß die Pflanzen selbst bei sehr schneller und gleichmäßiger Rotation auf dem Klinostaten geotropisch gereizt werden. Damit hat die Sachssche Auffassung der Klinostatenwirkung eine exakte Bestätigung gefunden. Übrigens sind auch einige Versuche von Dutrochet, die in neuerer Zeit gänzlich unbeachtet geblieben sind, in dieser Hinsicht beweiskräftig.

V.

Meine Versuche zeigen ferner, daß die Perzeptionszeit für den Schwerereiz außerordentlich klein ist. Eine geotropische Krümmung tritt auch noch an Pflanzen ein, die mit $\frac{2}{3}$ —1 Sekunde Umlaufszeit an der schräg gestellten Klinostatenachse rotiert werden. Daraus geht hervor, daß noch minimale Bruchteile einer Sekunde zur Perzeption genügen. Ferner ließ sich zeigen, daß durchaus keine Proportionalität besteht zwischen Perzeptionszeit und Reaktionszeit. Auch bei Grashalmen genügen sehr kurze Zeiträume zur erfolgreichen Wahrnehmung.

VI.

Die geotropische Unterschiedsschwelle für verschiedene Stellungen ist unabhängig von der Zeitdauer der Einzelreizungen, dagegen verschieden für verschiedene Ablenkungswinkel. Sie ist um so kleiner, je weniger die Pflanzen aus der normalen Ruhelage abgelenkt werden. Während bei ganz geringer Ablenkung aus der Ruhelage (um 2 — 5°) schon eine Differenz der Stellungen um $\frac{1}{2}^{\circ}$ genügt, um eine geotropische Krümmung zu erzielen, wenn man intermittierend auf genau entgegengesetzten Seiten reizt, müssen bei einer Ablenkung aus der Ruhelage um 85 — 90° die Stellungen mindestens um 10° von einander verschieden sein, wenn ein geotropischer Erfolg wahrnehmbar werden soll. Daraus ergibt sich für die Praxis die Folgerung, daß man bei der Rotation in senk-

rechter Ebene um die horizontale Achse nur dann jede geotropische Krümmung am Klinostaten ausschließen kann, wenn man die Achse so genau wie irgend möglich horizontal stellt.

VII.

Das Verhältnis der zeitlichen Unterschiedsschwelle zur Expositionszeit ist für ein- und denselben Ablenkungswinkel konstant. Es beträgt bei den Hypokotylen von *Vicia Faba* in der optimalen Reizlage etwa 4:100, wenigstens für Expositionszeiten, die kürzer dauern als 780 Sekunden. Daraus ist zu ersehen, daß das Weber-Fechnersche Gesetz für die zeitlichen Unterschiedsschwellen Gültigkeit besitzt. Die Größe der Konstanten, die, wie gesagt, unabhängig ist von der Größe der Expositionszeit, verändert sich mit der Variation des Ablenkungswinkels, und zwar scheinen für den Betrag der Veränderung der Konstanten die Sinuswerte der Winkel maßgebend zu sein.

VIII.

Gleiche oder annähernd gleiche Reaktionen sind möglich bei sehr verschiedener Größe der Erregungen. Gleiche oder annähernd gleiche Reaktionen lassen also keinen Schluß zu auf die Gleichheit oder geringe Verschiedenheit der Erregungen. Weder die Größe der erreichbaren Nachwirkung, noch die Schnelligkeit des Reaktionsbeginnes, noch der Ablauf der Nachwirkung geben uns ein sicheres Maß für die Intensität der Erregung. Man muß sonach streng scheiden zwischen Erregungsvorgängen und zwischen Reaktionsvorgängen. Die geotropische „Reaktionshöhe“ tritt schon bei einer Erregung ein, die noch längst nicht ihrem Höhenwerte entspricht.

Es scheint mir ferner berechtigt, aus einer Reihe von Versuchen den Schluß zu ziehen, daß die geotropischen Erregungen in den Stellungen $\pm 0^\circ$ und $\pm 45^\circ$ bei jeder beliebigen Dauer der Expositionen, Gleichheit derselben für beide Stellungen vorausgesetzt, stets verschieden bleiben und niemals, selbst bei noch so langer Expositionsdauer, gleich werden. Somit wäre die Intensität der Erregung stets eine Funktion des Ablenkungswinkels. Das spricht dafür, daß die Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ verschieden sind.

Tübingen, Botanisches Institut, 20. September 1904.

Literatur-Verzeichnis

zu Teil I.

902. Brzobohatý, K. O vlivu polohy orgánů rostlinných na velikost geotropického podráždění (Abhandlgn. der böhmischen Akademie, Jahrg. XI, II. Kl., 1902).
895. Czapek, F. Untersuchungen über Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, 1895, p. 243 ff.).
- 895a. —. Über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger anderer plagiotroper Pflanzenteile (Sitzber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Bd. 104, Abt. I, 1895, p. 1197 ff.).
- 895b. —. Über Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus (ebda. p. 337 ff.).
898. —. Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, p. 175 ff.).
901. —. Über den Vorgang der geotropischen Reizperzeption in der Wurzelspitze (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 19, 1901, Generalversammlungsheft, p. 116 ff.).
902. —. Stoffwechselprozesse in der geotropisch gereizten Wurzelspitze und in phototropisch gereizten Organen (ebda. Bd. 20, 1902, p. 464 ff.).
903. —. Stoffwechselprozesse bei hydrotropischer und phototropischer Reizung (ebda. Bd. 21, 1903, p. 243 ff.).
881. Darwin, Ch. Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsch von V. Carus. Stuttgart 1881.
888. Darwin, F., und Bateson, A. On a method of studying geotropism. (Annals of Botany, Bd. II, 1888/89, p. 65 ff.).
892. Darwin, F., und Pertz, D. F. M. On the artificial production of rhythm in plants (ebda. Bd. VI, 1892, p. 245 ff.).
899. Darwin, F. On geotropism and the localization of the sensitive region (ebda. Bd. XIII, 1899, p. 567 ff.).
903. Darwin, F., und Pertz, D. F. M. On the artificial production of rhythm in plants (ebda. Bd. XVII, 1903, p. 93 ff.).
837. Dutrochet, M. H. Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, Bd. II, Paris 1837.
883. Elfving, Fr. Beitrag zur Kenntnis der physiologischen Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen (Acta societ. scientiar. Fennicae, Bd. 12, 1883, p. 25 ff.).
903. Haberlandt, G. Zur Statolithentheorie des Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1903, p. 447 ff.).
863. Hofmeister, W. Über die durch die Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzenteilen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. III, 1863, p. 77 ff.).
902. Jost, L. Die Perzeption des Schwerereizes in der Pflanze (Biolog. Centralblatt, Bd. XXII, 1902, p. 161 ff.).
904. —. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Jena 1904.
902. Massart, J. Sur l'irritabilité des plantes supérieures (Mém. couronnés et autres Mémoires publ. par l'Acad. roy. de Belgique, Bd. 62, 1902, Sep.-Abdr.).
902. Němec, B. Referat über Brzobohatý, Über den Einfluß der Richtung der Pflanzenorgane auf die Größe der geotropischen Reizung (Botan. Zentralblatt, Bd. 90, 1902, p. 617).
892. Noll, F. Über heterogene Induktion. Leipzig 1892.

893. Noll, F. Eine neue Methode der Untersuchung auf Epinastie (Flora, Bd. 77, 1893, p. 357 ff.).
900. —. Über Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, p. 457 ff.).
902. —. Zur Kontroverse über den Geotropismus (Ber. d. Deutsch. botan. Ges., Bd. 20, 1902, p. 403 ff.).
899. Pertz, D. F. M. On the gravitation stimulus in relation to position (Annals of botany, Bd. 13, 1899, p. 620).
900. Pfeffer, W. Die Anwendung des Projektionsapparates zur Demonstration von Lebensvorgängen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXV, 1900, p. 711 ff.).
904. —. Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1904, Bd. II.
903. Richter, O. Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 21, 1903, p. 180 ff.).
899. Rothert, W. Referat über Wachtel, M. Zur Frage über den Geotropismus der Wurzeln (Botan. Ztg., Bd. 57, 1899, p. 227 ff.).
879. Sachs, J. Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile (Arbeiten des botan. Institutes in Würzburg, Bd. II, p. 226 ff.).
- 879 b. —. Über Ausschließung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen während des Wachsens (ebda. Bd. II, 1882, p. 209 ff.).
900. Stone, G. E. Geotropic experiments (Botanical Gazette, Bd. 29, 1900, p. 136).
899. Wachtel, M. Zur Frage über den Geotropismus der Wurzeln (russisch, vergl. Rothert, 899).
882. Wiesner, J. Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche, Teil II (Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Bd. 43, 1882, p. 1 ff.).
-