

Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropistischen Bewegung.

Von

Graf H. Luxburg.

Mit 2 Textfiguren.

Unsere heutige Kenntnis von der Wachstumsverteilung in Pflanzenorganen bei der geotropischen Krümmung beruht größtenteils auf den bekannten Resultaten der Versuche von Julius Sachs¹⁾ mit Keimwurzeln und Sprossen. Trotz des recht provisorischen Charakters, speziell der Keimwurzelversuche, scheint nur bei Grasknoten eine Nachprüfung der Sachs'schen Ergebnisse vorgenommen worden zu sein. Sagt Sachs selbst zusammenfassend an anderer Stelle²⁾, daß die geotropischen Vorgänge bei der Abwärtskrümmung der Keimwurzeln „in allen Punkten wesentlich dieselben sind, wie bei der Aufwärtskrümmung der Sproßachsen“, indem „während der Krümmung eine Verlangsamung der Verlängerung der Wachstumsachse eintritt, während die konvex werdende Seite stärker, die konkav werdende schwächer wächst, als es bei ungestörtem Wachstum in vertikaler Richtung der Fall sein würde“, so zeigen doch seine eigenen Messungen an Gramineenknoten, daß der gleiche Effekt nicht immer auf dieselbe Weise erreicht wird. Die überaus umfangreiche Literatur der letzten Dezennien über den Geotropismus beschäftigt sich mit diesen Fragen nur wenig, da andere Probleme im Vordergrund des Interesses standen und stehen. Immerhin liegen einige wichtige Einzelbeobachtungen vor, so die

1) J. Sachs, „Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln“, 1873, Ges. Abhandl. II, p. 852. — „Längenwachstum der Ober- und Unterseite horizontal gelegter, sich aufwärts krümmender Sprosse“, 1871, Ges. Abhandl. II, p. 945.

2) J. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1887, p. 730.

F. Nolls¹⁾ an *Hippuris vulgaris*, dessen Luftsprosse sich nach den Messungen dieses Forschers unter sehr beträchtlicher Beschleunigung des Mittelwachstums geotropisch aufrichten. Dadurch wurde wiederum gezeigt, daß die Sachssche Regel nicht Allgemeingültigkeit beanspruchen kann. Eine Bestätigung und Erweiterung der Sachsschen Messungen an Grasknoten gab später Pfeffer²⁾, der auch die weitgehende Verschiebung der neutralen Zone nach der konkav werdenden Flanke des krümmenden Knotens konstatieren konnte. Weiter scheinen mehr beiläufige Messungen Barths³⁾ sowie Briquets⁴⁾ an verschiedenen Gelenkpflanzen darauf hinzuweisen, daß hier ähnliche Verhältnisse wie bei Grasknoten vorliegen möchten. Doch sind die diesbezüglichen Untersuchungen namentlich des letzteren Forschers wenig kritisch und auch methodisch unzulänglich. Später soll näher hierauf eingegangen werden.

Das Studium des Wachstums bei allseitig gleicher Schwerkraftreizung (auf dem Klinostaten) hatte durch Elfving⁵⁾ und Schwarzs⁶⁾ gleichzeitige und voneinander unabhängige Untersuchungen schon früh die Tatsache ergeben, daß Keimwurzeln (Elfving und Schwarz), die Fruchthräger von *Phycomyces nitens* (Elfving) und auch einige Keimsprosse (Schwarz) keine nachweisbare Änderung der Wachstumsschnelligkeit im Vergleich zur normalen Vertikalstellung zeigen. Elfving⁷⁾ fand dann noch, daß Grasknoten durch den diffusen Schwerkraftreiz veranlaßt werden können, das bereits erloschene Wachstum wieder aufzunehmen, ebenso wie es Sachs⁸⁾ schon für den einseitigen tropistischen Reiz konstatiert hatte. Eine Krümmung unterbleibt am Klinostaten

1) F. Noll, „Beitrag zur Kenntnis d. physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zugrunde liegen“. Arbeiten des Botan. Instituts in Würzburg, 1888, Bd. III, p. 507.

2) W. Pfeffer, „Druck und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen“, 1893, p. 393. Ebenso R. Barth, „Die geotrop. Wachstumskrümmungen d. Knoten“. Leipziger Dissert. 1894, p. 31 f.

3) Barth, a. a. O.

4) J. Briquet, „Monographie du genre Galeopsis“. Brüssel 1893, p. 73 ff.

5) F. Elfving, „Beitrag zur Kenntnis d. phys. Einwirkung d. Schwerkraft auf d. Pflanzen“, aus Acta Soc. scient. Fenn., T. XII, 1880.

6) F. Schwarz, „Der Einfluß d. Schwerkraft auf d. Längenwachstum d. Pflanzen“. Untersuch. aus d. botan. Inst. zu Tübingen, 1881, Bd. I, p. 53.

7) F. Elfving, „Über das Verhalten d. Grasknoten am Klinostaten“. Sep.-Abdr. aus Öfversigt af Finska Vetensk. Soc:s Förh. 1884.

8) Sachs, 1871, a. a. O.

selbstverständlich. Schwarzs und Elfving's Resultate können in den Grenzen der allerdings beträchtlichen Versuchsfehler als ganz gesichert gelten, und auch das Elfving'sche Klinostatenwachstum ist durch häufige Nachprüfung bestätigt worden¹⁾. In neuerer Zeit wurde manchmal versucht, in theoretischen Diskussionen diese Tatsachen zu verwerten (vgl. den allgemeinen Teil dieser Arbeit), neue experimentelle Resultate sind aber nicht bekannt geworden.

Noch eine dritte Seite des Problems sei wenigstens erwähnt: Die Reizwirkung der Inverslage auf die Wachstumsbewegung. Über diesen Gegenstand ist in jüngster Zeit eine ausführliche experimentelle Untersuchung Herings²⁾ erschienen, auf welche ich hier verweisen kann. Auch eine Zusammenstellung der bezüglichen Literatur ist dortselbst zu finden.

Auf diese kurzen Bemerkungen, mit welchen nur eine allgemeine Orientierung über den Stand unseres Wissens auf diesem Gebiet beabsichtigt war, glaube ich mich hier um so mehr beschränken zu dürfen, als in den einzelnen Kapiteln dieser Arbeit noch öfters Gelegenheit sein wird, detaillierter auf die Literatur einzugehen. Im folgenden werde ich außer einer Nachprüfung der erwähnten Messungen Sachs' und Nolls mit vollkommeneren Methoden eine Bearbeitung der einschlägigen Fragen bei einigen (monokotylen und dikotylen) Knotenpflanzen zu bringen versuchen. Auch die Wirkung intermittierender Reizung wurde bei Keimwurzeln mehr nebenbei untersucht. Daran wird sich eine Untersuchung der bisher noch gar nicht berücksichtigten Frage schließen, ob sich die plötzliche Vertauschung der normalen Vertikallage eines radiär-parallelotropen Organs mit der horizontalen Reizlage als transitorischer Reiz auf das Wachstum bemerklich macht, wie es genugsam für andere plötzliche Reizwirkungen bekannt ist. Bei einer mehr theoretischen Besprechung der Resultate sollen, wie gleich hier bemerkt sein mag, alle mit Geoperzeption, Klinostatentheorie usw. zusammenhängenden Fragen nur soweit gestreift werden, als es mir zum Verständnis meiner Resultate notwendig erscheint, oder diese direkte Schlußfolgerungen gestatten.

Bei allen Objekten wird stillschweigend vorausgesetzt, daß entsprechend geleitetes Wachstum die Krümmungen bewirkt. Kohls

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, 1904, p. 651.

2) G. Hering, „Untersuchungen über das Wachstum inversgestellter Pflanzenorgane“. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XL, Heft 4, 1904.

Krümmungstheorie¹⁾ hat sich, berechtigter Weise, nirgends Eingang zu schaffen vermocht, und scheint vom Autor selbst nicht festgehalten zu werden²⁾. Ein abermaliges Eingehen auf seine Theorie erscheint daher nicht mehr ganz zeitgemäß, auch könnte nach den ausführlichen Widerlegungen, welche dieselbe von verschiedenen Seiten³⁾ erfahren hat, nicht mehr viel Neues vorgebracht werden. Ferner soll in keinem Fall auf die Beteiligung der einzelnen Gewebe beim Krümmungsvorgang und überhaupt auf die innere Mechanik desselben eingegangen werden. Solche Studien, die zudem für jedes einzelne Objekt besondere Untersuchungen erfordern würden, liegen außerhalb der hier gestellten Aufgabe. Pfeffers⁴⁾ Studien an Grasknoten weisen für Fragestellung und Methodik künftigen derartigen Untersuchungen den Weg.

Die vorliegenden Untersuchungen sind von Januar 1903 bis Juli 1904 im botan. Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Es ist mir aufrichtigstes Bedürfnis, an dieser Stelle dem Geh. Hofrat Prof. Dr. W. Pfeffer herzlichsten Dank zu sagen für alles, was ich ihm im allgemeinen und für diese Arbeit im besonderen verdanke.

Experimenteller Teil.

Die Geschwindigkeit und Verteilung des Wachstums während der geotropischen Krümmung und auf dem Klinostaten im Vergleich zur Normallage.

Da es schon auf Grund der bisher bekannt gewordenen Tatsachen feststeht, daß die Wachstumsverteilung, durch welche die Pflanze die tropistische Krümmung eines Organs erreicht, mit einer Geschwindigkeitsänderung des Gesamtwachstums (gemessen an der Mittelzone) verknüpft sein kann, aber nicht verknüpft sein muß, so müssen empirische Untersuchungen für jeden einzelnen Fall das tat-

1) F. G. Kohl, „Die Mechanik der Reizkrümmungen“. Marburg 1894.

2) F. G. Kohl, „Die paratonischen Wachstumskrümmungen der Gelenkpflanzen“. Botan. Zeitung 1900, p. 1.

3) W. Rothert, Biol. Centralbl. 1895, Bd. XV, p. 593. — F. Noll, Flora 1895, Ergänzungsbd. p. 44. — Vgl. auch W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Band II, 1904, p. 664 f.

4) W. Pfeffer, „Druck und Arbeitsleistung usw.“, 1893, Kap. 11. Sep.-Abdr. aus Abhandl. d. Königl. Sächs. Ges. d. Wissensch., Bd. XX.

sächliche Verhalten feststellen. Allgemein scheint bei der tropistischen Krümmung, das Wachstum jeder einzelnen Längslamelle regulatorisch so gelenkt zu werden, daß ein stetiger Geschwindigkeitsabfall von der X- nach der V-Seite¹⁾ hergestellt wird²⁾, der in Fällen gesteigerter Geschwindigkeit der Mittelzone entsprechend steiler ausfällt. V- und X-Flanke erfahren also in allen bekannten Fällen eine ungleichsinnige Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit, und es erscheint entschieden ökonomisch, aber nicht zur Krümmung absolut notwendig, daß eine neutrale Zone (d. h. eine Zone, deren Wachstumsgeschwindigkeit keine Änderung erfährt), im Innern des Organs existiert, die bisher immer festgestellt werden konnte. Bei krümmenden Grasknoten ist sie näher an die V-Flanke, bei den meisten Sprossen etwas nach der X-Flanke hin verschoben. Häufig erfährt die V-Seite sogar eine passive Verkürzung (Kompression) besonders bei langsamem Gesamtwachstum und schnellem Krümmungsverlauf. Auch bei den haptotropistischen Rankenkrümmungen, die ja nach Fittings³⁾ Untersuchungen unter sehr starker Wachstumsbeschleunigung (auch der inneren Organhälfte) erfolgen, erfährt die V-Flanke oft eine geringe Verkürzung, jedenfalls keine Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit.

Bei genügend schneller Rotation um die horizontale Kliostatenachse kann im radiär-parallelotropen Organ — und dieses kommt hier allein in Betracht — keine Krümmung ausgeführt werden, denn bei allseitig gleichem Perzeptions- und Reaktionsvermögen kann der „Diffusreiz“ nicht die zur Krümmung notwendige asymmetrische Wachstumsverteilung zur Auslösung bringen. Anders steht es mit der Frage, ob anderweitige Erfolge der einseitig wirkenden Schwerkraft, von denen uns hier nur die Beeinflussung der mittleren Wachstumsgeschwindigkeit interessiert, ebenso kompensiert werden. Die Erfahrungen an Grasknoten einerseits, an Wurzeln und Pilzhyphen andererseits, lehren, daß mehrere Möglichkeiten bestehen, daher kann nur empirisch von Fall zu Fall entschieden werden. Später werde ich mehr von der theoretischen Seite auf diese und neue Tatsachen kurz zurückkommen.

1) So sollen im folgenden der Kürze wegen die spätere Konvex- und Konkarseite bezeichnet werden.

2) W. Pfeffer, Physiologie, 1904, p. 663.

3) H. Fitting, „Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken“. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1903, 3. Abschn., p. 565.

I. Versuche mit Keimwurzeln.

1. Nachprüfung der Sachs'schen Versuche.

Die Versuche, auf welche Sachs¹⁾ seine Lehre vom langsameren Mittelwachstum sich geotropisch krümmender Wurzeln stützt, bestehen in der Messung von vier Keimwurzeln der Saubohne (großsamige Varietät), deren Wachstum mit dem der gleichen Anzahl Kontrollwurzeln paarweise verglichen wird. Die Versuchsdauer betrug 14 Stunden. Zwei Versuchswurzeln standen horizontal, zwei fast vertikal aufrecht. Vorher waren die Wurzeln durch freihändig aufgetragene Tuschestriche auf zwei gegenüberliegenden Seiten in vier Zonen (im Abstand von 2 mm) vom Vegetationspunkt abgeteilt worden. Die Messung geschah immer durch Vergleichen mit angelegtem Maßstab, bei den gekrümmten Wurzeln durch Messung der Sehnen und Schätzung des Krümmungsradius für jede einzelne Zone mittels Anlegen eines auf Glimmer geritzten Kreissystems. Für seine Markierung gibt Sachs eine Genauigkeit von 0,1 mm an, die nach meinen Erfahrungen kaum erreicht sein dürfte.

Gegenüber dem absoluten Zuwachsen der Kontrollwurzeln (Mittelzonen) von 10,5, 8,5, 4,3 und 5,5 mm zeigt sich das Wachstum der gekrümmten Wurzeln verzögert um die entsprechenden Werte von 2,1, 1,5, 1,2 und 0,5 mm, alles auf die ganze Versuchsdauer von 14 Stunden gerechnet. Der Ausschlag des vierten Versuches fällt ohne weiteres in die Grenzen der Versuchsfehler und auch bei den anderen erscheint dies keineswegs ausgeschlossen. Da Sachs nur diese vier Versuche angestellt hat, konnte ihn immerhin die übereinstimmende Richtung des Ausschlags verleiten, das Resultat zu generalisieren; zahlreichere Messungen hätten ihn erkennen lassen, daß die Übereinstimmung eine zufällige war. Die vergleichenden Zellmessungen, durch die er das Resultat zu stützen sucht, sind zu wenig zahlreich, um sichere Durchschnittswerte liefern zu können. Außerdem kann diese Methode zwar eventuell eine willkommene Bestätigung eines auf andere Weise gewonnenen Resultats bringen, ist aber allein nicht beweisend, schon weil die Möglichkeit weiterer Zellteilungen im Verlauf des Krümmungsprozesses sich nicht sicher ausschließen läßt.

1) J. Sachs, 1873, a. a. O.

Meine eigenen Versuche, aus denen die Tabellen I und II eine Zusammenstellung bringen werden, sind fast ausschließlich an den Keimwurzeln von *Lupinus albus* ausgeführt worden, welche sich als das bei weitem geeignetste Versuchsobjekt für derartige Untersuchungen bewährten. Doch werden auch einige Versuche mit *Vicia Faba* mitgeteilt werden, wo ich mit der Kulturrasse Johnsons Wonderful noch die besten Resultate erhielt. Alle mitgeteilten Versuche sind mit Samenmaterial vom Sommer 1902 im darauffolgenden Winter angestellt worden. Als ich im Winter 1903 auf 1904 die Messungen an *Vicia Faba* noch weiter auszudehnen unternahm, zeigte sich, daß alle Bemühungen vergebens waren, überhaupt vergleichbare und wirklich gerade gewachsene Wurzeln zu erhalten. Nachdem das Material verschiedener angesehener Firmen gleichmäßig aller darauf verwendeten Mühe spottete¹⁾, bleibt mir nur die Annahme, daß die betreffende Jahresernte minderwertig ausgefallen ist. So mußten leider die Versuche abgebrochen werden. Die ausschließliche Verwendung von Lupinen bei den später mitzuteilenden Versuchen mit intermittierender Reizung erklärt sich aus derselben Ursache. Vielleicht würden die Keimwurzeln von *Aesculus Hippocastanum*, auf welche schon Sachs hinweist, ein noch geeigneteres Objekt abgeben, wenn Kulturen in größtem Maßstab angelegt würden. Wegen der sehr unregelmäßigen Keimung (die Keimfähigkeit scheint bald definitiv verloren zu gehen) konnte ich lediglich feststellen, daß diese Wurzeln alle andern von mir untersuchten an relativer Unempfindlichkeit, gleichmäßigem Wachstum und geringer Neigung zu störenden Nutationen übertreffen; doch gelang es mir nicht, vergleichbares Material zu erhalten, was für jede statistische Methode natürlich Vorbedingung ist. Auch hatte ich stark gegen Bakterien zu kämpfen, die zwischen Schale und Kotyledonen sitzend, auch Versuche steril zu arbeiten vereitelten.

Methodik.

Als ich mich bald von der geringen Genauigkeit der Sachs'schen Methodik überzeugt hatte, ging mein erstes Bestreben dahin, einen Weg zu finden, der gestattete, mit geringeren methodischen Fehlerquellen zu arbeiten. Wenn sich nun auch später herausstellte, daß eine Steigerung der Genauigkeit durchaus überflüssig

1) Dies wurde mir auch von anderer Seite bestätigt.

war, weil die individuellen Verschiedenheiten die Versuchsausschläge wohl stets übertreffen, so sei doch kurz das von mir angewendete Verfahren beschrieben. Besonders gut hat sich eine Markierungsvorrichtung bewährt, die für gleiche oder ähnliche Zwecke, eventuell mit geringen Modifikationen bei künftigen Arbeiten gute Dienste leisten können wird.

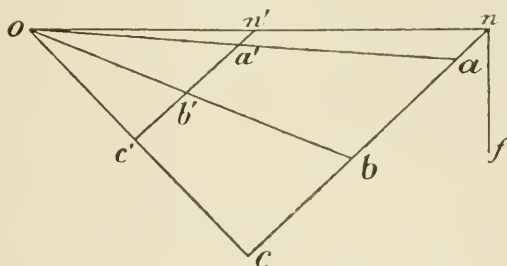
Im Prinzip besteht die Vorrichtung aus einem mit Tusche getränkten Haar, das in einen längeren Faden an geeigneter Stelle eingeschaltet ist, der an einem Ende festgeklemt wird und mit dem anderen frei in horizontaler Richtung auf einem Maßstab verschoben werden kann. Durch abwechselndes Heben und Senken des festgeklemtten und Verschieben des freien Endes auf dem Maßstab werden die Marken in beliebigem Abstand auf das Objekt aufgesetzt. Das Prinzip der Winkelvergrößerung gestattet, große Genauigkeit zu erzielen.

Der Apparat, aus einfachsten Hilfsmitteln zusammengestellt, bestand hauptsächlich aus einem alten, mit Zahn und Trieb beweglichen Mikroskopstativ, unter dessen Anzieh-tubus das eine Ende des Fadens fest eingeklemmt ist, während das andere Ende, entsprechend belastet, frei über einen horizontalen Holzmaßstab herabhängt, der etwa 30 cm lang und vorteilhaft an einer Kante mit Metall ausgelegt ist. Der Maßstab — mit $\frac{1}{2}$ mm Teilung versehen — wird am besten parallel über der rechten Kante des Arbeitstisches mit zwei Stativen ein für allemal unverrückbar befestigt, die Stative mit Schraubstöcken an die Tischplatte angeschraubt. Der Abstand von der Tischkante richtet sich nach den Dimensionen des Mikroskopstativs. In den Faden, der zugleich fein und widerstandsfähig zu wählen ist, ist im Abstand von ungefähr 5—15 cm vom Tubus ab gerechnet, ein feines, entfettetes Menschenhaar eingeschaltet, das, mit Tusche getränkt, die Marken aufträgt. Durch Drehen des Zahnrades läßt sich der Faden in vertikaler Ebene heben und senken, außerdem ist er horizontal auf dem Maßstab verschiebbar. Da sich die Handhabung an einem Beispiel am kürzesten beschreiben läßt, solle eine Keimwurzel vom Vegetationspunkt ab in Zonen von möglichst genau 1 mm geteilt werden. Zunächst sind einige Vorbereitungen zu treffen. Der Tubus wird in solcher Entfernung vom Maßstab aufgestellt, daß die Fadenlänge (von Tubus bis Maßstab) 1 m beträgt. Dies sei dann möglichst genau der Fall, wenn das freie Fadenende auf Teilstrich n (vgl. die Textzeichnung auf p. 407) der Skala fällt, der vorteilhaft nahe an das hintere Ende des Maßstabes zu liegen kommt. Man stellt auf Teilstrich n ein, und legt dann einen schmalen aus Millimeterpapier geschnittenen Streifen so auf das andere Fadenende, daß der Nullpunkt fest am Tubus ansteht. Das hundertste Millimeter des Streifens sei besonders bezeichnet. Auf diesen Teilstrich wird dann die krumme Spitze einer Präpariernadel möglichst genau eingestellt, welche von einem hinter dem Faden stehenden Stativ in entsprechender Höhe getragen wird. Durch leichtes Klopfen auf den Fuß des Nadelstativs läßt sich mühelos und schnell genau einstellen. Entfernt man hierauf den Streifen, so ist durch die Nadelspitze der Faden im Verhältnis 1 : 10 geteilt. Nun wird der Faden etwas gehoben und die Wurzel, die gut in feuchtes Filtrierpapier gepackt, mittels Klammer an den Kotyledonen auf einem weiteren Stativ befestigt ist, so dicht unter die Nadel geschoben, daß die Organachse parallel zum Maßstab und die

Nadel über die zu markierende Zone genau median zu stehen kommt. Einstellung nach Augenmaß gibt hinreichende Genauigkeit. Dann wird die Nadel entfernt und durch Verschiebung des Fadens das Haar über den Anfangspunkt der Teilung (Vegetationspunkt) gebracht. Liegt das freie Fadenende jetzt auf Teilstrich a des Maßstabes, so erfolgt nunmehr die Markierung durch sukzessives Heben und Senken des mit Tusche getränkten Haares und Verschieben des Fadens auf dem Maßstabe um je 10 mm. Am besten streicht man mit dem feuchten Tuschestückchen (Pinzel) rasch einmal nach jeder Hebung des Fadens über denselben hinweg. Die Feinheit der Marken läßt sich durch stärkeres oder geringeres Aufdrücken abstimmen. Auf diese Weise ist es mit Leichtigkeit möglich, Marken im Abstand von $\frac{1}{2}$ oder $\frac{1}{3}$ mm zu setzen, und bei einiger Übung läßt es sich erreichen, daß der Fehler 0,05 mm nicht übersteigt. Die Vorbereitungen erfordern, wenn das Mikroskopstativ seinen einmal ausgemessenen Stand beibehält, etwa eine bis zwei Minuten, die Markierung selbst geht nicht langsamer von statten, wie bei freihändigem Arbeiten. Aus der nebenstehenden schematischen Zeichnung ist sogleich ersichtlich, daß es nur darauf ankommt, daß das Verhältnis

$$\frac{a'b'}{ab} = \frac{b'c'}{bc} = \dots = \frac{on'}{on} = \frac{1}{10}$$

gewahrt bleibt, was ohne Rücksicht auf die Winkel, welche Fadenrichtung und Maßstab einschließen, stets dann erreicht ist, wenn $n'b' \parallel nb$ und $ab = bc$ gemacht wird.



Figur 1.

In der Figur ist der Deutlichkeit wegen das konstante Verhältnis gleich $\frac{1}{2}$ angenommen.

Für die Messung der geraden und gekrümmten Wurzeln ist der Zeißsche „Zeichenapparat für schwache Vergrößerungen“ bei weitem am geeignetsten. Da er mir erst nach Abschluß dieser Versuche zur Verfügung stand, behalf ich mich mit folgender Vorrichtung: Ein Mikroskop wurde mit dem Zeißschen Objektiv a^* und einem schwachen Okular, ferner mit dem großen Abbéschen Zeichenapparat ausgerüstet. Auf den Objektisch kam zuerst ein Bogen schwarzes Papier, darauf eine flache Glasschale mit Planboden. Auf derselben war ein Kork befestigt, in den die Keimlinge so festgesteckt wurden, daß die zu messende Wurzel flach dem Boden der Schale anlag, und ganz mit Wasser bedeckt werden konnte. Der Tubus wurde auf die Mittelebene der Wurzeln (d. h. auf scharfe Kontur) eingestellt und in dieser Stellung fixiert. Geringe individuelle Dicken-Unterschiede kommen bei der schwachen

Vergrößerung, die bei den meisten Versuchen 5,8 betrug, nicht in Betracht. Da auffallendes Licht benutzt werden mußte, wurde vorteilhaft mit Zeichenfeder und weißer Tinte auf schwarzes Papier gezeichnet, wobei dann das Bild der Zeichnung stark abgeblendet werden konnte. Durch zwei schnelle Striche fixierte ich zuerst die Lage der obersten und untersten Marke, dann die der übrigen und die Kontur der Wurzel. Bei der schwachen Vergrößerung ist gleichzeitig alles genügend scharf zu sehen. Durch besondere Versuche überzeugte ich mich natürlich, daß die Wurzel im Wasser während der kurzen Zeit, die das Abzeichnen erfordert, keinerlei Dimensionsänderungen erfährt; solche werden erst nach einigen weiteren Minuten bemerkbar, während vom Augenblick, wo die Wurzel ins Wasser kommt, bis zur Fertigstellung der Skizze kaum mehr als eine Minute verstreicht. Auf der Zeichnung wurden dann für jede Wurzel beliebig viele Punkte der Mittellinie konstruiert und mit Stecknadeln abgesteckt. Mittels eines Streifens Millimeterpapier wurde dann die ganze Länge der Mittellinie zwischen den beiden äußersten Marken gemessen, und auf Zehntelmillimeter abgeschätzt. Die Werte wurden dann entsprechend reduziert. Sie können, obwohl immer nur eine Flanke markiert wurde, mit umso mehr Berechtigung direkt auf die Mittelzone bezogen werden, als schon bei der Markierung eigentlich nur die Projektionen der markierten Oberflächenstrecken auf eine Horizontalebene (Mittlebene) genau die gewollte Länge einhalten, während die absoluten Längen der markierten Flanken zonen nach der Wurzelspitze zu wegen deren konischer Form etwas zunehmen. Gleiches gilt wieder von der Zeichnung, die auch die Projektion der wahren Längen auf die eingestellte Mittlebene liefert. — Im übrigen kann ich mich kurz fassen: alle von Sachs angegebenen Vorsichtsmaßregeln wurden natürlich beachtet. Die Wurzeln wurden in feuchten Sägespänen kultiviert und keimten im konstanten Wärmezimmer des Instituts bei ca. 22° C. Beiläufig sei erwähnt, daß selbst geringe Beimengungen von Kiefernspänen (von *Pinus sylvestris*) schädlich wirken wegen des Harzgehaltes und daß auch Späne stark gerbstoffhaltiger Hölzer unbrauchbar sind (zB. Eiche). Am besten sind Fichten- oder Pappelspäne, auch Buchenspäne sind brauchbar. Wichtig ist ferner die Qualität. Zu feine Späne backen leicht zusammen, zu grobe, besonders wenn sie aus feinen herausgerissenen Spreißeln bestehen, verwunden. Stets ist längeres Reiben der feuchten Späne zwischen den Händen zur Erzielung

eines ganz homogenen Keimbetts notwendig. Vernachlässigung solch scheinbar nebensächlicher Umstände schließt wirklich gerades Wachstum meist völlig aus. Mit Ausnahme von Versuch X, der ganz im Warmerzimmer ausgeführt wurde, wurden die Wurzeln in einem geheizten Laboratoriumsraum zum Versuch vorbereitet. Die paarweise Zusammenstellung der Versuchs- und Kontrollwurzeln wurde mit peinlichster Sorgfalt vorgenommen. Immer wurde die ganze wachsende Zone markiert, wozu meist zehn Punkte im Abstände von 1 mm vom Vegetationspunkt ab aufgetragen wurden. Kotyledonen und Wurzelbasis wurden in feuchtes Filtrierpapier gewickelt, und nach dem Markieren der Keimlinge mit nicht rostender Metallnadel auf dem paraffinierten Kork eines ca. 8 cm hohen Medizingläschens befestigt. Diese standen in zum Teil mit Wasser gefüllten Porzellanschalen unter einer ganz mit nassem Papier ausgeschlagenen Glasglocke in völlig dampfgesättigtem Raum. Durch einen unten in das Wasser tauchenden Saugstreifen war dafür gesorgt, daß die Papierhüllen der Wurzeln stets völlig durchtränkt blieben. Versuchs- und Kontrollwurzeln standen stets unter derselben Glocke. Jede so vorbereitete Wurzel wurde sogleich an den Ort gebracht, wo sie die Versuchszeit über zu stehen hatte. Zum Transport wurde eine ganz analog beschickte Schale mit Glocke benutzt.

Die beiden folgenden Tabellen geben einen Auszug meiner Versuche mit *Lupinus albus* und *Vicia Faba*. In jeder Reihe steht zunächst die Versuchsnummer. Jeder Versuch besteht aus der Messung einer Versuchswurzel und zugehöriger Kontrollwurzel. Nur Versuch VIII gibt den Durchschnitt aus drei, und Versuch X aus zwei Versuchspaaren. In diesen Fällen waren die sechs resp. vier Wurzeln bei Versuchsbeginn äußerlich völlig gleichwertig. Als Versuchsdauer wurde die Zeit von beendeter Markierung bis beendeter Messung gerechnet. In der Kolonne „Temperatur“ bedeutet W.-Z. die Temperatur des konstanten Warmerzimmers, die je nach der Höhe, in der die Glocken aufgestellt waren, zwischen 26° und 27° C. schwankte, aber während des betreffenden Versuchs konstant blieb. Die ursprüngliche Länge der Wurzel bei Versuchsbeginn schwankte, auch wo keine genauen Zahlen angegeben sind, zwischen 3 und 5 cm. Der Ablenkungswinkel der Versuchswurzeln ist natürlich von der geotropischen Ruhelage aus gerechnet. Die den Zuwachs verzeichnenden Kolonnen bedürfen keiner Erläuterung. Die Differenz a—b zeigt dann einen negativen

Wert, wenn die Kontrollwurzel schneller gewachsen ist. Um vergleichbare Zahlen zu erhalten, folgt schließlich noch eine Umrechnung dieser Werte in Prozente des Gesamtwachstums auf die Zeiteinheit von 10 Stunden bezogen. Dabei ist aber nicht zu vergessen, daß die einzelnen Versuche in ungleichen Stadien der Krümmung abgebrochen wurden. In einigen Fällen war die Ruhelage noch nicht, in einigen schon seit Stunden erreicht.

Tabelle 1. *Lupinus albus*.

Nr. des Versuchs	Versuchsdauer	Temperatur	Ursprüngliche Länge in cm	Kontrollwurzeln, Zuwachs (b) der Mittelzone in mm	Ablenkungswinkel der geotropisch gekrümmten Wurzeln	Versuchswurzeln		
						Zuwachs (a) der Mittelzone in mm	Differ. (a—b)	Differ. in % des Gesamtwachstums pro 10 h
I	24 h 20 m	W.-Z.	3,5	19,2	90°	20,6	+ 1,4	3,0
II	11 h 24 m	"	3,5	17,0	135°	15,6	— 1,4	7,2
III	16 h 26 m	"	—	21,2	135°	21,0	— 0,2	0,5
IV	16 h 27 m	"	> 5	19,0	135°	17,3	— 1,7	5,5
V	6 h 15 m	"	—	7,5	135°	6,7	— 0,8	18,9
VI	6 h 13 m	"	—	7,0	135°	6,8	— 0,2	4,7
VII	7 h 14 m	"	—	8,9	135°	8,1	— 0,8	11,3
VIII	5 h 50 m	"	—	5,8	135°	5,6	— 0,2	6,2
IX	24 h 42 m	8° C.	3	3,1	90°	3,3	+ 0,2	2,6
X	5 h 0 m	W.-Z.	3,5	5,1	135°	5,6	+ 0,5	19,4

Die Durchschnittsverzögerung der Wachstumsgeschwindigkeit der Versuchswurzel gegenüber den Kontrollwurzeln beträgt 1,8% für 10 Stunden. Bei dieser Berechnung wurden die entsprechenden Ausschläge der Versuche VIII und X natürlich mit der Anzahl der Versuchspaare multipliziert.

Tabelle 2. *Vicia Faba*.

Nr. des Versuchs	Versuchsdauer	Temperatur	Ursprüngliche Länge in cm	Kontrollwurzeln, Zuwachs (b) der Mittelzone in mm	Ablenkungswinkel der geotropisch gekrümmten Wurzeln	Versuchswurzeln		
						Zuwachs (a) der Mittelzone in mm	Differ. (a—b)	Differ. in % des Gesamtwachstums pro 10 h
XI	> 48 h	8-9° C.	3,5	8,7	90°	11,5	+ 2,8	6,7
XII	6 h 45 m	W.-Z.	4,5	6,4	135°	6,3	— 0,1	0,1

Es braucht wohl kaum besonders hervorgehoben zu werden, daß in die Tabellen bloß diejenigen meiner zahlreichen Versuche

aufgenommen wurden, bei denen nicht die geringste Unregelmäßigkeit unterlief. Eine nicht tadellos gerade gewachsene Kontrollwurzel, eine merkliche Ungleichheit des Dickenwachstums, ein an der Wurzelspitze hängender Wassertropfen usw. genügte, um das Versuchspaar sogleich ausscheiden zu lassen. Aus früher erwähnten Gründen kann ich leider nur zwei Versuche mit *Vicia Faba* mitteilen. Ein Blick auf die Tabellen lehrt, daß kleine eventuell vorhandene Ausschläge zwischen normal abwärts wachsenden und sich geotropisch krümmenden Wurzeln mit Sicherheit von den individuellen Verschiedenheiten überdeckt wurden. Nach beiden Richtungen kommen Ausschläge von fast 20% für zehn Stunden vor. Es ist besonders bemerkenswert, daß gerade der Versuch X, der mit den größten Kautelen ausgeführt wurde, die stärkste Beschleunigung des Mittelwachstums der Versuchswurzeln ergab. Dieser Versuch wurde vom Pflanzen der gequollenen Samen bis zur Messung ganz im Wärmezimmer bei nahezu optimaler Temperatur ausgeführt. Zur weiteren Illustration der individuellen Schwankungen sei noch angeführt, daß die drei vergleichbaren Versuchswurzeln des Versuchs VIII für die betreffende Versuchsdauer die Einzelzuwächse: 6,8, 5,0, 5,0, die Kontrollwurzeln entsprechende von 5,6, 6,5, 5,3 aufwiesen. Für Versuch X betrugen die Werte 5,9, 5,2 und 5,5, 4,7.

Außer den mitgeteilten Versuchen wurden noch zur Orientierung grobe Messungen an Wurzeln von *Pisum sativum* und *Zea Mays* ausgeführt. Sie ergaben, daß es hier mit den individuellen Verschiedenheiten nicht besser bestellt ist. Außerdem ist die geringe Dicke dieser Objekte unvorteilhaft.

Als Resultat meiner Untersuchung ergibt sich also, daß eine exakte Entscheidung über das Verhalten der Mittelzone bei sich geotropisch krümmenden Wurzeln solange praktisch unmöglich sein wird, als es nicht gelingen sollte, andere Arten, Kulturrassen oder Kulturbedingungen zu finden, wo die einzelnen Individuen konstanteres Wachstum aufweisen. Denn ich sehe keine Möglichkeit, die statistische Methode, die ja stets im Nachteil ist, hier zu verlassen und etwa vergleichend am selben Objekt zu messen. Dafür läuft für jede einzelne Querzone die große Periode zu schnell ab, und die Inkonstanz derselben gestattet wieder nicht, die Störung durch Rechnung zu eliminieren. Die Kongruenz der Sachsschen Versuche beruht also auf ihrer zu geringen Zahl, doch scheint mir immerhin eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür zu sprechen, daß

die Mittelzone bei der Krümmung wenigstens keine nennenswertere Beschleunigung erfährt. Dafür spricht einmal der Umstand, daß sich fast in doppelt so viel Fällen Verzögerung des Mittelwachstums ergab (bei Tab. 1 in 9 von 13 Fällen), und dann die Erfahrung, daß die großen Schwankungen meist durch das abweichende Verhalten relativ weniger Individuen bedingt waren, die sich sonst allerdings durchaus normal verhielten.

2. Keimwurzelversuche mit intermittierender Reizung.

Das Resultat dieser Versuche, auf welche viel Mühe und Zeit verwendet wurde, war recht unbefriedigend. Ich werde mich daher ganz kurz fassen. Es handelte sich nur darum, die Wirkung gleich langer abwechselnder Reizung zweier antagonistischer Flanken auf das Mittelwachstum zu studieren. Die Expositionszeit wurde so gewählt, daß die Wurzeln gerade blieben, während eine geringe Verlängerung der Reizungsdauer wellenförmige Krümmungen zur Folge gehabt hätte. Sie betrug meist zwischen 10 und 20 Minuten. Da *Vicia Faba*, wie erwähnt, vollkommen versagte, arbeitete ich nur mit den Wurzeln der gelben Lupine. Doch blieb auch hier die Güte des Materials bedeutend hinter dem Vorjahr zurück. Über $\frac{9}{10}$ aller Versuche mußten wegen unregelmäßigen Dickenwachstums oder starker Nutationen ausgeschaltet werden. Die intermittierende Reizung wurde automatisch durch das von Fitting¹⁾ konstruierte Zusatzstück zum Pfefferschen Klinostaten bewirkt. Die Reizungsdauer wird durch entsprechende Regulierung des Klinostatengangs abgestuft. Das genügend vermehrte Gewicht wirkte an einem Flaschenzug, wodurch es ermöglicht wurde, trotz alle zehn Minuten erfolgreicher Unterbrechung den Apparat die Nacht über in Gang zu erhalten, ohne die Schnur aufwickeln zu müssen. Die Versuche wurden im Wärmezimmer (bei 25,2° C.) ausgeführt, und liefen meist von Nachmittag bis zum folgenden Morgen. Die Wurzeln wurden paarweise zusammengestellt und mittels des Markierungsapparates außerhalb der Wachstumszone mit einer fixen Marke versehen, meist in 11 mm Abstand vom Vegetationspunkt. Auf die Klinostatenachse waren mehrere Korke gesteckt, worauf das Ganze paraffiniert und mit nassem Papier überzogen wurde.

1) Vgl. H. Fitting, „Geotrop. Untersuchungen“ (Vorl. Mitteil.). Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXII, p. 362, 1904.

Auf die Korke wurden die Wurzeln parallel zur Achse befestigt und gesondert in Filtrierpapier gepackt. Die Kontrollwurzeln standen in feuchtem und dunklem Raum neben und in gleicher Höhe (Temperatur) mit dem Klinostaten. Im Versuchswurzelzylinder wurde während des ganzen Versuchs ein entsprechendes Wasserniveau erhalten¹⁾, außerdem war noch der ganze Zylinder innen mit Papier ausgelegt und durch schwarze Tücher verdunkelt. Die Messung geschah durch Vergleichung mit einem Maßstab. Die wenigen verwendbaren Resultate ergaben ein ähnliches Bild wie Tabelle 1 für einseitige Reizung, nur waren nach beiden Seiten hin die Ausschläge noch größer, während der Durchschnitt keine nennenswerte Verschiedenheit der Wachstumsgeschwindigkeit zwischen Versuchs- und Kontrollwurzeln zeigte. Hieraus folgt natürlich nur, daß eine solche, falls vorhanden, durch die individuellen Verschiedenheiten überdeckt wurde. Bei diesem Ausfall glaube ich auf Mitteilung von Zahlen und Einzelheiten, sowie auch auf eine Diskussion der Frage verzichten zu dürfen, ob oder inwieweit positive Resultate einen Rückschluß auf die Verhältnisse bei einseitiger Reizung gestattet hätten.

II. Versuche mit Sprossen.

Sachs' Messungen an Sprossen mit kontinuierlicher apikaler Wachstumszone erstrecken sich auf zahlreiche Spezies, wobei immer dasselbe Resultat: Beschleunigung des Wachstums der X-Seite, Verkürzung der V-Seite und stärkere oder geringere Depression des Mittelwachstums erhalten wurde. Dasselbe erscheint also im Gegensatz zu den Wurzelversuchen gut fundiert und ich habe es im wesentlichen durch eigene, allerdings nicht sehr zahlreiche Messungen an *Silphium Hornemannii* bestätigen können, wobei die Sachs'sche Methode verwandt wurde. Gegenüber Rotherts²⁾ abweichender Ansicht möchte ich gleich hier betonen, daß mir keine einzige Tatsache dafür zu sprechen scheint, daß die Verkürzung der V-Seite auf aktive Tätigkeit der dortigen Zellen zurückzuführen wäre. Es genügt meist durch geringe Verkleinerung

1) Vgl. W. Pfeffer, Physiologie, Bd. II, 1904, p. 570.

2) W. Rothert, Referat über Kohls „Mechanik d. Reizkrümmungen“. Biolog. Centralbl. 1895, p. 598.

des Ablenkungswinkels den Krümmungsradius etwas zu vergrößern, um eine absolute Verlängerung auf der V-Seite zu erzielen. Legt man anderseits zB. einen aus zwei Internodien bestehenden *Silphium*-Sproß horizontal, so findet man nach einiger Zeit das erste stark wachsende Internodium bei normaler Kontraktion der Oberseite scharf aufgerichtet, während das zweite infolge Abklingens der großen Periode und zunehmender innerer Widerstände nur wenig gekrümmt erscheint. Die Messung zeigte dann stets trotz der dauernden tropistischen Reizlage die V-Seite schwächer und die X-Seite stärker verlängert. Bestünde die tropistische Reaktion der V-Seite in einer aktiven Verkürzung, so wäre in diesem Fall wenigstens Sistierung des Wachstums zu erwarten. Klinostatenversuche habe ich mit Sprossen dieser Kategorie nur bei *Hippuris* unternommen, worüber später zu berichten sein wird. Analoge Gründe, wie sie früher für die Keimwurzelversuche erwähnt wurden, lassen nur die statistische Methode anwendbar erscheinen. Durch sehr zahlreiche Versuchsreihen müßten also wiederum sichere Durchschnittswerte erhalten werden, die wohl meistens die Schwarzschen Ergebnisse bestätigen dürften.

Genauere Nachprüfung erforderten die Beobachtungen Nolls an *Hippuris*. Er verglich das normale Wachstum einiger Luftsprosse durch sukzessive Messungen an demselben Objekt mit dem Wachstum während der geotropischen Aufrichtung aus der horizontalen Reizlage, indem er die Abstände der Blattquirle auf zwei gegenüberliegenden Seiten in den Zirkel nahm und mit einem Maßstab verglich. Dabei ergaben sich sehr beträchtliche Beschleunigungswerte für die Mittelzone. Noll faßt sich bei der Beschreibung seiner Versuche sehr kurz. Mir bleiben schwere, seine Methodik betreffende Bedenken. So weiß ich nicht, wie er den Gipfelteil der Sprosse, wo die dicht angedrückten Blätter die Internodien vollkommen einhüllen, mit dem Zirkel gemessen haben kann. Nun liegt aber bei vielen Sprossen das Maximum der ersten Krümmung in der Gegend des ersten entwickelten Internodiums, wenn darunter das oberste Internodium verstanden wird, wo die Achse infolge der Entfaltung der Blätter sichtbar wird, manchmal sogar noch höher. Die Vernachlässigung des Unterschiedes zwischen Sehne und Bogen dürfte dagegen nicht ins Gewicht fallen, zumal dieser Fehler die wirklichen Zuwachswerte für die Mittelzone während der Krümmung nur verkleinern könnte. Viel bedenklicher scheint mir, daß Noll die Sprosse zur geotropischen Krümmung

in eine Schale mit Wasser legte. Ich habe öfters die Erfahrung gemacht, daß die Sprosse, wohl infolge geringen Transpirationsschutzes sich schnell zu verkürzen begannen, wenn sie zur Messung aus dem ganz dampfgesättigten Raum in die relativ trockene Zimmerluft versetzt werden mußten. Um diesen Fehler, den ich größtenteils für die Abweichung zwischen meinen und Nolls Resultaten verantwortlich machen möchte, zu vermeiden, mußte die Messung stets besonders rasch vorgenommen werden.

Interessantere Resultate ließen sich von den Gelenksprossen erwarten, deren Wachstumsmodus allgemein dadurch charakterisiert ist, daß sich die Sproßachsen abwechselnd aus ausgewachsenen und eingeschalteten, längere oder kürzere Zeit wachstumsfähigen Abschnitten aufbauen. Dabei ist es unwesentlich, ob die interkalaren Wachstumszonen durch Anschwellung als Knoten hervortreten, welcher Prozeß erfahrungsgemäß oft erst in einem Alter einzutreten pflegt, wo bereits jede Fähigkeit zu Streckungswachstum erloschen ist (zB. *Galium*), ebenso ob die tropistische Bewegung durch den Stengelteil selbst oder durch aktiv tätige Blattscheiden ausgeführt wird. Verschiedene derartige Modalitäten hat Barth in seiner zitierten Arbeit beschrieben, auf welche hier verwiesen sei. Auch über das Wachstum auf Ober- und Unterseite sich krümmender Gelenke hat Barth¹⁾ an einer Anzahl Knotenpflanzen mikrometrische Messungen angestellt, die zu Schlüssen führten, die meinen eigenen Resultaten in wesentlichen Punkten widersprechen. Er maß mit Tusche markierte Zonen vor und nach der Krümmung und konstatierte dabei eine starke Verlängerung der X-Seite; auch die V-Seite zeigte in seinen Tabellen einen oft großen absoluten Zuwachs. Bei allen von mir studierten Objekten liegen die Verhältnisse sicher anders, doch kann ich, da eine genauere Beschreibung der Barthschen Versuchsanstellung fehlt, nicht mit Sicherheit angeben, worauf die Abweichungen zurückzuführen sind. Häufig mag sich der abgelesene Gesamtzuwachs aus dem Zuwachs während der Krümmung und ferner aus der weiteren Verlängerung zusammensetzen, welche die Pflanzen nach wieder erreichter Ruhelage oder während der nach Überschreitung derselben einsetzenden Rückkrümmung erzielten. Nähere Zeitangaben, woraus vielleicht Schlüsse zu ziehen wären, fehlen ganz.

1) R. Barth, 1894, a. a. O.

Schon vor dem Erscheinen der Barthschen Arbeit hat Briquet¹⁾ ein Kapitel seiner „Monographie du genre Galeopsis“ den Gelenkkrümmungen von *G. Tetrahit* gewidmet. Seine theoretischen Betrachtungen, die für die damalige Zeit wenig neues brachten, behandeln fast nur die innere Krümmungsmechanik, kommen also für diese Arbeit nicht in Betracht; doch berichten auch einige Tabellen über die Wachstumsverteilung im Gelenk während der tropistischen Krümmung. Im Tableau II sind sechs Versuche zusammengestellt, deren Resultat so zusammengefaßt wird²⁾: „L'accroissement s'opère presque exclusivement sur le côté qui devient convexe; le côté concave reste ordinairement passif, il s'allonge parfois un peu, mais ne se raccourcit jamais.“ Auch im Tableau V³⁾ finden sich zahlreiche Messungen, die immer dasselbe Resultat ergeben. Briquets ganz primitive Methodik ist aber zu einer sicheren Entscheidung dieser Frage völlig unzureichend. In den Versuchen des Tableau II wurden auf Ober- und Unterseite des Gelenks Tuschestriche im Abstand 5 (Millimeter?) aus freier Hand gezogen. Nach der Krümmung war die Länge der Zonen auf der V-Seite unverändert, in einem Falle wird 5,5 angegeben. Notizen über die Versuchsbedingungen fehlen meist ganz, ebenso genauere Zeitangaben. Da *Galeopsis Tetrahit* in der Umgebung Leipzigs zahlreich zu finden ist, war ich in der Lage, an einigen Versuchen Briquets Ergebnisse zu prüfen.

Hauptsächlich habe ich mit verschiedenen Spezies der Gattung *Tradescantia* gearbeitet. Außer dem bereits erwähnten *Galeopsis Tetrahit* verwandte ich noch *Galium rubioides* und eine als *Dianthus bannaticus* im botanischen Garten kultivierte Nelke, deren Identität mit dem Barthschen *D. bannaticus* allerdings zweifelhaft ist⁴⁾.

Methodik.

Aus der bekannten und später nochmals kurz zu beschreibenden normalen Wachstumsverteilung bei den Gelenkspossen ergibt sich, daß die statistische Methode hier verlassen und am gleichen Objekt das normale Wachstum mit dem bei geotropischer Reizung ver-

1) J. Briquet, 1893, a. a. O., p. 73.

2) a. a. O., p. 75.

3) a. a. O., p. 91.

4) Der betr. Stock starb damals aus und die Spezies wurde neu beschafft (vgl. Barth, a. a. O., p. 29).

glichen werden konnte; natürlich mit gewissen Beschränkungen. Das Prinzip aller folgenden Messungen bestand also darin, daß das Wachstum markierter Zonen zunächst in der Normalstellung gemessen, darauf*der Sproß in die horizontale Reizlage resp. auf den Klinostaten gebracht und nach entsprechender Zeit wiederum der Zuwachs gemessen wurde. Kennt man den Verlauf der großen Wachstumsperiode bei der betreffenden Spezies genau genug, um in einem konkreten Fall mit Sicherheit zu wissen, daß die markierte Zone den Hauptgipfel bereits überschritten hat, so genügt, wenn hinreichende Zeit zur Akkommodation an die veränderten Bedingungen (Temperatur usw.) verstrichen ist, eine einmalige Messung des Zuwachses in der Normallage. In zweifelhaften Fällen ist es aber nötig, sich stets zunächst darüber klar zu werden, ob nicht die normale Wachstumsgeschwindigkeit noch im Zunehmen begriffen ist, worauf dann mit dem Umlegen in die horizontale Reizlage so lange zu warten wäre, bis die Geschwindigkeit des Wachstums eben abzunehmen beginnt. Da die geotropische Gelenkkrümmung, wie gleich ausführlich gezeigt werden wird, fast durchweg unter starker Beschleunigung des Mittelwachstums erfolgt, kommt es nicht darauf an, daß bei der sukzessiven Messung am gleichen Objekt natürlich etwas verschiedene Altersstadien miteinander verglichen werden, und dementsprechend die Maßzahlen für die Wachstumsgeschwindigkeit in der Ruhelage im Vergleich zur geotropischen Krümmung etwas zu hoch ausfallen dürften, welcher Umstand, falls Verzögerung des Mittelwachstums mit der Krümmung verbunden wäre, die Deutung der Resultate sehr komplizieren würde. Tatsächlich nimmt bei den meisten untersuchten Arten das Wachstum langsam genug ab, daß der Prozentwert der Beschleunigung nicht wesentlich zu niedrig angesetzt erscheinen kann. Aus analogen Gründen empfiehlt es sich, die zu markierenden Zonen nicht zu groß zu wählen. Würde sonst im Verlauf des Versuches, besonders bei sehr schmaler interkalärer Wachstumszone, im oberen Teil der markierten Strecke das Wachstum erlöschen, so könnten wieder die Zahlen für die Beschleunigung der Mittelzone in der Reizlage um ein geringes zu niedrig ausfallen. Auch läßt sich so, ohne merklichen Fehler, die Sehne mit dem Bogen verwechseln, auch wenn infolge des schnellen Wachstums auf der X-Seite die Marken dort stärker auseinander rücken, da der kleine Fehler die wirklichen Beschleunigungswerte nur etwas herabdrücken kann. Keinesfalls können also die wirklichen Ausschläge kleiner ausgefallen sein, als

die mit dieser Methode gewonnenen Resultate ergaben, die Tabellen enthalten also stets minimale Durchschnittswerte der Wachstumsbeschleunigung. Des näheren wurde so verfahren, daß frisch geschnittene Sprosse sogleich, wenn nötig, operiert (zB. Entfernung der Blattscheiden von *Tradescantia* und *Dianthus*) und markiert wurden. Letzteres geschah auf die bekannte Weise durch Auftragen feiner Tuschepunkte mit einem zugespitzten Holzstäbchen. Es ist von Wichtigkeit, auf beiden Flanken in möglichst gleicher Höhe zu markieren, was sich unter Verwendung verschiedener Hilfsmittel genau genug erreichen läßt. Waren Blattscheiden weg zu präparieren, so mußte sorgfältig jede Verletzung der Wachstumszone vermieden werden. Bei *Tradescantia fluminensis* gelingt es meist nach Ausführung eines Längsschnitts die Scheide ohne weitere Verletzung des Blattes nach unten umzuschlagen (so in allen Versuchen mit dieser Pflanze, wo in den Tabellen nichts anderes speziell angegeben ist). Ist die meristematische Zone ohne stützende Scheide nicht imstande, das statische Moment des darüber stehenden Sproßgipfels zu tragen, so muß dieser abgeschnitten werden. Dabei wurde zur Vermeidung korrelativer Hemmungen der erste darüberstehende Knoten stets erhalten, und der Sproß in der Mitte des folgenden Internodiums abgeschnitten. Einzelheiten sind bei den betreffenden Tabellen erwähnt. Die Sprosse wurden in feuchtem Sand in Glasfläschchen oder (besser) in poröse Tonzellen gesteckt und kamen dann auf mit Wasser bedeckte Porzellanteller unter sehr geräumige Glocken zu stehen, die ganz wie die nur in den Dimensionen verschiedenen Keimwurzelglocken ausgestattet waren, und durch darüber gestülpte Zylinder aus Karton verdunkelt wurden. Alle Versuche wurden im Warmezimmer bei der konstanten Temperatur von 26,2° C. ausgeführt. Nur für die Dauer der Messung wurden die Sprosse einzeln auf einen zitterfrei (im Warmezimmer) aufgestellten Meßtisch gebracht und mit dem Horizontalmikroskop gemessen. Zur Beleuchtung genügte meist das diffuse Tageslicht und ein aufgespannter Bogen weißen Kartons als Hintergrund. Mußte ich ausnahmsweise abends messen, so verwendete ich eine in einem Meter Entfernung von dem zu messenden Objekt aufgehängte elektrische Glühlampe, die mittels des am Meßtisch befestigten Schalthebels nur für den Augenblick der Ablesung eingeschaltet wurde. Von der Überbringung ins Warmezimmer bis zur ersten Messung blieb der Sproß einige Stunden bis einen Tag zur Akkommodation unberührt stehen. Pathologische Erscheinungen

traten, wenn die Glocken täglich gut gelüftet wurden, erst nach einer Reihe von Tagen, oft erst nach ein bis zwei Wochen auf. Für die Klinostatenversuche wurden die Fläschchen (Tonzellen) mit den Sprossen direkt auf der Achse befestigt und der ganz mit Papier ausgeschlagene, mit Wasser beschickte und verdunkelte Zylinder darüber geschoben. Um größere Objekte (*Hippuris*-Sprosse) bequem rotieren zu lassen und beobachten zu können, wurde aus Glas und Eisen ein Haus in folgenden Dimensionen gebaut: Grundriß: 63 zu 48 cm, Höhe der Längswände: 46 cm, Höhe des Dachfirsts in der Mitte der Seitenwände: 52 cm. Das Dach fällt also beiderseits nach den Längswänden hin ab. Vorn ist eine geräumige und gut schließende Tür angebracht, die rechte Schmalwand ist durch einen vertikalen Zinkblechstreifen in zwei symmetrische Hälften geteilt. Auf halber Höhe des Streifens führt ein aufgelöteter Blechtubulus ins Innere (Durchmesser 4 cm). Durch denselben wird die Achse nach innen geleitet und ruht dicht vor der Rückwand auf einer entsprechenden Widerlage. Die Öffnung des Tubulus wird während des Versuchs mittels durchbohrten Korks verkleinert. Das Haus hat keinen Boden, sondern steht in einem mit Blech ausgeschlagenen Holzkasten, der so hoch mit Wasser gefüllt wird, daß das Papier, womit alle Innenwände überzogen werden, ringsum eintaucht. Zentriert wird außerhalb des Kastens. Soll im Dunklen gearbeitet werden, so kann ein Kartonkasten entsprechender Dimensionen über Haus und Holzkasten gestülpt werden, dessen eine Schmalseite mit einem Schlitz versehen ist, um die Achse durchzulassen. Schiebt man auf dieselbe zwei größere Korkplatten, die mit einander entsprechenden Löchern oder Ausbuchtungen versehen sind, so kann man eine Anzahl größerer Objekte in Reagenzröhren (mit Watteverschluß) oder Tonzellen einschieben und rotieren lassen. Die Dampfsättigung läßt sich in diesem Wasserhaus so vollkommen gestalten, daß die Pflanzen nicht merklich transpirieren.

Versuche mit *Hippuris vulgaris*.

Die Sprosse dieser Pflanze sind bekanntlich in ihrer Jugend diageotropisch und setzen so mit ihren ältesten Teilen das sympodiale Rhizom zusammen. Mit oder kurz nach der Anlage der betreffenden Seitenknospe, welche zunächst das Rhizom weiter fortzusetzen bestimmt ist, erfährt der Hauptsproß eine autonome Umstimmung und zeigt nunmehr parellotropes und allseits gleiches

Reaktionsvermögen. Der Heliotropismus tritt in Konkurrenz mit dem Geotropismus stark zurück, sodaß selbst bei längerer einseitiger Beleuchtung im heliotropischen Kasten nur schwache Krümmungen zur Seite erfolgen, die sogar manchmal trotz unveränderter Beleuchtung in der hauptsächlich wachstumsfähigen Zone wieder geotropisch ausgeglichen werden. Aus verschiedenen Gründen ist diese Pflanze zu genaueren Wachstumsmessungen wenig geeignet und ich habe sie nur der vorliegenden Versuche Nolls wegen mit zu meinen Untersuchungen herangezogen. Einmal lassen die abnorm großen individuellen Verschiedenheiten der Wachstumsgeschwindigkeit eine statistische Methode ziemlich ausgeschlossen erscheinen. Dann ist auch die Wachstumsverteilung auf die einzelnen Internodien eine sehr unregelmäßige. Häufig erlischt das Wachstum auf der ganzen Länge eines Internodiums gleichzeitig, manchmal in der mittleren Partie zuerst. Bei einigen besonders daraufhin untersuchten Objekten fand ich das Wachstum im 7. bis 9. entwickelten Internodium¹⁾ im Erlöschen begriffen. Dies ist aber wohl sicher keine allgemeine Regel. Später wird auf Fälle hinzuweisen sein, die für die Möglichkeit der Wiederaktivierung ausgewachsener Partien sprechen. Häufig beschleunigte das erste entwickelte Internodium während des Versuchs sein Wachstum nicht mehr, doch war dies Verhalten nicht ausnahmslos. Selten waren auch geringe sekundäre Maxima zu konstatieren. Ob diese Verhältnisse auch bei der intakten Pflanze im Freien dieselben sind, vermag ich nicht zu sagen; manches scheint darauf hinzuweisen, daß die *Hippuris*-Sprosse schlechter als andere meine Versuchsbedingungen ertrugen. Entsprechend dem früher Gesagten mußten hier stets markierte Zonen so lange in der Normalstellung gemessen werden, bis die Wachstumsschnelligkeit abzunehmen begann. Nach meinen Erfahrungen halte ich es hier nicht für möglich, sichere Ergebnisse durch vergleichende Messungen des Gesamtwachstums zu erhalten. Bei meinen Versuchen ist natürlich jeder nachgewiesene Fall von Beschleunigung der Mittelzone prinzipiell entscheidend, während aus negativen Resultaten wieder wenig zu entnehmen ist. Ein vollständiges Bild der Wachstumsverteilung während der Krümmung können und sollen meine Versuche nicht geben; es war mir nur darum zu tun, die prinzipielle Frage nach dem Verhalten der Mittelzone zu entscheiden. Schon früher wurde angedeutet, daß

1) Vgl. p. 414.

gerade die Region stärksten Wachstums und damit stärkster Krümmung der Untersuchung wegen der versteckten Lage und des nicht zu eliminierenden Einflusses der großen Periode schwer zugänglich ist. Sonst war die Versuchsanstellung ganz dieselbe wie die, welche bereits für die Gelenksproßversuche beschrieben wurde. Aus diesem Grund ist es geboten, das Kapitel über *Hippuris* hier einzuschalten. Nachzutragen ist noch, daß um die Tuschemarken besser anbringen zu können, gewöhnlich ein bis zwei Blätter des Quirls am betreffenden Internodium auf jeder markierten Flanke (eventuell samt der Blüte) entfernt wurden.

a) Wachstum bei einseitiger Reizung.

Die folgenden Tabellen (dieses Hauptabschnittes) bedürfen nur weniger erklärender Bemerkungen. Für die Mittelzone steht stets unter dem absoluten, in Teilstriichen der Okularskala (ein Teilstrich = $0,017 = \frac{1}{60}$ mm) angegebenen Zuwachs eine Umrechnung desselben in Prozente der jeweiligen Länge zu Beginn des betreffenden Zeitabschnittes auf zehn Stunden als Einheit bezogen. Direkt abgelesen wurden nur die Zuwachswerte für X- und V-Seite, auch wo diese in den Tabellen nicht verzeichnet sind. Die Länge der Mittelzone berechnet sich als das arithmetische Mittel aus den Ablesungen auf der X- und V-Seite. Der einer Zeitangabe beigefügte Stern bedeutet, daß am Schluß des betreffenden Abschnitts das Objekt durch Umlegen dem einseitigen geotropischen Reiz ausgesetzt wurde. Wo nichts spezielles angegeben ist, erfolgte die Krümmung stets normal und nach der gewöhnlichen individuell nicht sehr abweichenden Reaktionszeit.

Tabelle 3. *Hippuris vulgaris*.

3 Zonen, das ganze 1. entwickelte Internodium eines jungen Sprosses deckend. 4 Blätter des Quirls entfernt. Akkommodiert während 1 Nacht.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs					
		9 h 16 m	17 h 27 m	6 h 28 m	17 h 5 m *	6 h 7 m	44 h 25 m
Mittelzone (Teilstriche)	129,75	2,0	16,75	4,0	3,5	2,0	3,0
Mittelzone (% für 10 h)	—	1,7	7,3	4,2	1,3	1,9	0,4
V-Seite (Teilstriche)	134,5	2	15,5	5,5	2	1,5	—2
X-Seite (Teilstriche)	125	2	18	2,5	5	2,5	8

Tabelle 4. *Hippuris vulgaris*.

2 anschließende Zonen, über $\frac{2}{3}$ des 1. entwickelten Internodiums deckend. 4 Blätter des Quirls entfernt. Akkommodiert während 1 Nacht.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs					
		9 h 21 m	17 h 33 m	6 h 33 m	16 h 53 m	6 h 52 m *	44 h 25 m
Mittelzone (Teilstriche)	95,5	1,25	13,75	5,5	18,0	3,0	8
Mittelzone (‰ für 10 h)	—	1,4	8,1	7,6	9,2	3,2	1,3

Tabelle 5. *Hippuris vulgaris*.

1 Zone am Grunde des 1. entwickelten Internodiums. 4 Quirlblätter fehlen. Akkommodiert während 1 Nacht.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		9 h 18 m	23 h 50 m *	17 h 32 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	57,0	1,75	2,0	(—0,25)
Mittelzone (‰ für 10 h) .	—	3,3	1,4	(—0,2)

Tabelle 6. *Hippuris vulgaris*.

2 anschließende Zonen, am Grunde des 1. entwickelten Internodiums. Einige Quirlblätter fehlen.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		15 h 15 m *	27 h 15 m
Mittelzone (Teilstriche)	76,0	10,5	5,75
Mittelzone (‰ für 10 h)	—	8,9	2,4
V-Seite (Teilstriche)	79	11,5	—3
X-Seite (Teilstriche)	73	9,5	14,5

Tabelle 7. *Hippuris vulgaris*.

2 anschließende Zonen, am Grunde des 2. entwickelten Internodiums. Einige Quirlblätter fehlen.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs				
		5 h 2 m	2 h 31 m	22 h 10 m *	3 h 0 m	16 h 53 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	88,25	2,0	1,75	2,0	1,75	3,75
Mittelzone (‰ für 10 h) .	—	4,5	7,7	1,0	4,5	2,3

Tabelle 8. *Hippuris vulgaris*.

1 Zone am Grunde des 5. entwickelten Internodiums.

	Ur- sprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs			
		2 h 36 m	16 h 45 m	8 h 1 m *	16 h 14 m
Mittelzone (Teilstrieche) . . .	43,75	1,25	4,0	1,0	1,75
Mittelzone (‰ für 10 h) . . .		11,0	5,3	2,5	2,3

 Tabelle 9. *Hippuris vulgaris*.

1 Zone am Grunde des 7. entwickelten Internodiums. Akkommodiert während 1 Tags.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		7 h 20 m	16 h 15 m *	24 h 28 m
Mittelzone (Teilstrieche) . .	53,5	1,25	2,75	(0,25)
Mittelzone (‰ für 10 h) .		3,2	3,1	(0,2)

In Tabelle 3 und 7 sind die beiden einzigen Versuche verzeichnet, wo es mir gelang, eine Wachstumsbeschleunigung der Mittelzone im Verlauf der Krümmung zu konstatieren; im ersteren Fall war sie nur sehr gering. In Tabelle 5 war das erste entwickelte Internodium schon gar nicht mehr an der Krümmung beteiligt; das Wachstum desselben erlosch während des Versuchs, ein allerdings ungewöhnlicher Fall, da ein junger Sproß vorlag. In Tabelle 6 ist das gleichaltrige Internodium stark an der Krümmung beteiligt, trotzdem fällt die Wachstumsgeschwindigkeit der Mittelzone beträchtlich ab. Tabelle 4 gibt ein ziemlich vollständiges Bild des mittleren Abschnitts der großen Periode des betreffenden Internodiums, die im 4. Zeitabschnitt den Gipfel erreicht, um dann schnell abzufallen. Beim Umlegen war das markierte (ursprünglich erste) Internodium das dritte entwickelte. Endlich ergibt sich aus Tabelle 8 und 9, wie in älteren Internodien, die trotz der eine Zeitlang andauernden Wachstumsfähigkeit sich nicht an der Aufkrümmung beteiligen, die Kurve ohne merkbliche Störung durch den einseitig wirkenden Reiz weiter verläuft.

b) Klinostatenversuche.

Schon im Sommer 1903 war mir bei einigen orientierenden Versuchen, die bei konstanter Temperatur (im Wärmezimmer) ausgeführt wurden, aufgefallen, daß die Sprosse von *Hippuris* bei

langsamer Rotation parallel zur horizontalen Klinostatenachse niemals gerade blieben. Im Sommer 1904 entschloß ich mich dann, die Erscheinung näher zu verfolgen. Die Versuche wurden in dem beschriebenen dampfgesättigten Glaskasten ausgeführt, der in einem Laboratoriumsraum stand, dessen Temperatur zwischen den Extremen 17° und 22° C. schwankte. Zu allen Versuchen wurden vegetative und fertile Luftsprosse verschiedensten Alters verwandt, darunter stets ganz junge, die noch nicht die Wasseroberfläche des Bassins erreicht hatten, in dem sie wuchsen. Es ergab sich das überraschende Resultat, daß die Sprosse auf dem Klinostaten nach etwa sechs Stunden, manchmal schon früher, ausnahmslos scharfe Krümmungen auszuführen begannen, die sich bei fortgesetzter Rotation immer mehr verstärkten. Die Krümmungsebenen erscheinen ganz regellos und ohne Beziehung zu der Klinostatenachse. Sehr junge Sprosse beschränken sich gewöhnlich auf eine scharfe einseitige Krümmung um 180° und darüber, ältere rollen sich oft zu Spiralen von einer bis zwei Windungen ein oder vollführen in verschiedenen Abschnitten des Sprosses verschieden gerichtete Krümmungen. Dieselben haben also keineswegs alle in der Region stärksten Wachstums ihren Ausgangspunkt. Die fortwachsende Spitze zeigt sich vollkommen desorientiert. Man sieht sie z.B. in beliebiger Richtung ein Stück gerade fortwachsen, um dann wieder mit anders gerichteten Krümmungen einzusetzen. Die einzelnen Krümmungsebenen werden dabei keineswegs konstant festgehalten. Markiert man sich etwa nach 12 Stunden die V-Seite der entstandenen Krümmungen, so findet man nach Ablauf einiger Zeit die Krümmungsebenen oft um beliebige Winkel gedreht. Manchmal macht die Bewegung den Eindruck einer regelrechten Zirkumnutation, bis wieder eine ganz regellose Krümmung die scheinbare Regelmäßigkeit stört. Torsionen konnte ich nur ganz ausnahmsweise beobachten. Hat man schon bei der bloßen Betrachtung dieser sonderbaren Erscheinung durchaus den Eindruck, es mit autonomen Bewegungen zu tun zu haben, so folgt dies mit ziemlicher Evidenz aus folgenden Versuchen, deren Resultate die wenigen absehbaren Möglichkeiten aitiogenen Ursprungs ausschließen. Zuvor sei noch bemerkt, daß die Erscheinung im Dunkeln ebenso sicher eintritt, wie im Diffuslicht, vielleicht sogar etwas schneller, entsprechend der gesteigerten Wachstumsgeschwindigkeit.

Versuch 1 sollte über die Möglichkeit einer durch morphologische Beziehungen dem Sproß inhärent induzierten Dorsiventralität

entscheiden. Eine bestimmte Flanke des orthotropen Sprosses ist ja die Fortsetzung der morphologischen Oberseite des Rhizoms, das sehr wohl dorsiventral induziert sein könnte. Ich hob zur Prüfung ganze Rhizome aus und markierte die der Oberseite entsprechende Flanke von sieben Luftsprossen verschiedensten Alters mit Tusche, dann wurden die Sprosse abgeschnitten, in mit Wasser gefüllten Reagenzröhrchen mit Watte befestigt und auf dem Klinostaten montiert.

Versuch 2. Ferner bestand die Möglichkeit, daß eine nach der Richtung der zufälligen Beleuchtung vor Versuchsbeginn labil induzierte Dorsiventralität vorliege. Um dies zu untersuchen, wurden drei Versuche angestellt. Zunächst wurden sechs Sprosse $53\frac{1}{2}$ Stunden lang in Vertikalstellung auf einem Klinostaten gedreht. Sie standen im ganz dampfgesättigten Raum in Standgläsern unter feuchter Glocke in diffusem Licht, dann kamen sie möglichst schnell auf den verdunkelten Klinostaten in das Wasserhaus.

Versuch 3. Zwei junge und ebensoviel Sprosse mittleren Alters wurden $18\frac{1}{2}$ Stunden lang aufrecht unter dampfgesättigter Glocke in einem heliotropischen Kasten einseitiger Beleuchtung ausgesetzt. Diese lieferte eine Glühlampe, die in 1 m Entfernung von den Sprossen und in gleicher Höhe mit denselben aufgehängt war. Das diffuse Tageslicht wirkte noch verstärkend. Nach Ablauf der Frist wurden die beleuchteten Flanken mit Tusche markiert und die Sprossen auf den Klinostaten ins Dunkle gebracht.

Versuch 4. Derselbe Versuch wurde mit fünf Sprossen (sterilen und fertilen) mit der Variation wiederholt, daß die Glühlampe auf $\frac{1}{2}$ m von den Sprossen aufgehängt wurde (wobei die Glocke sich fühlbar einseitig erwärmte); die einseitige Belichtung wurde $5\frac{1}{2}$ Stunden fortgesetzt.

In allen vier Versuchen traten bei sämtlichen Sprossen ungefähr nach gleicher Zeit die Bewegungen in normaler Weise ein und verliefen der früheren Beschreibung entsprechend. Eine Beziehung zwischen der Ebene der ersten Einkrümmung und der markierten Flanke war in keinem Fall zu konstatieren.

Es kann nach dem Ausfall dieser Versuche kaum mehr ein Zweifel bestehen, daß autonome Bewegungen vorliegen. Dies ist nur unter der Voraussetzung möglich, daß die autotropischen Gegenreaktionen, durch welche zufällige oder sonstwie bedingte Asymmetrien der Zuwachsbewegung sonst sogleich kompensiert zu

werden pflegen, hier nicht mit der zur Erzielung autoorthotropen Wachstums nötigen Energie zur Auslösung kommen. Mit diesem Rückschluß ist natürlich eine kausale Einsicht nicht gewonnen.

Bei den Klinostatenkrümmungen scheinen auch Internodien, deren Wachstum bereits erloschen war, eine Neuaktivierung desselben zu erfahren. Ich konnte öfters beobachten, daß zuerst die ganze normale Wachstumszone sich nach bestimmter Richtung krümmte, worauf nach längerer Zeit sechs bis acht Internodien tiefer eine neue Einkrümmung nach anderer Richtung entstand. Ganz analog verhielt sich ein Sproß, den ich mit der Basis in eine Glasröhre steckte und invers vertikal unter den Hahn der Wasserleitung brachte, sodaß das oben immer wieder zufließende Wasser die durch ungenügenden Schluß der Glasröhre entstehenden Verluste ersetzte. In scharfer Krümmung um 180° richtete sich zuerst in der wachsenden Zone der Sproßgipfel auf. Nach vollendeter Reaktion und Ablauf einiger weiterer Stunden begann zirka sechs Internodien weiter basalwärts eine neue Krümmung, diesmal in einer um 90° gegen die erste gedrehten Ebene. Sie erreichte nicht ganz 90° , veranlaßte aber natürlich die normal wachsende Region zu einer abermaligen Reaktion, sodaß schließlich eine komplizierte Sproßform resultierte. Genaue Messungen habe ich nicht angestellt; doch würde eine exakte Entscheidung auf keine Schwierigkeiten stoßen. Verhinderung der Krümmung in der normalen Wachstumszone, etwa durch Einführung derselben in ein horizontales Glasrohr, würde vielleicht nach Analogie der Noll'schen Versuche mit Blütenständen von Umbelliferen den Eintritt solcher sekundärer Krümmungen begünstigen.

III. Versuche mit Gelenksprossen.

Zur Untersuchung gelangten von den Commelinaceen: *Tradescantia fluminensis*, *T. zebrina* und *T. virginica*, von dikotylen Gelenksprossen *Galium rubioides*, *Galeopsis Tetrahit* und *Dianthus barbatus*. Sie sind alle geotropisch allseits gleich reaktionsfähig. Ob, wie Mische¹⁾ meint, den *Tradescantia*-Sprossen aber jede

1) H. Mische, „Über korrelative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen“. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVII, 1902, p. 7 d. Sep.-Abdr.

physiologische Dorsiventralität abgeht, möchte ich noch dahin gestellt sein lassen. Eine später mitzuteilende Beobachtung läßt mich daran zweifeln. Die Sprosse von *T. virginica* sind bekanntlich aufrecht und orthotrop, während die wachsenden Internodien der hängenden Arten meist schief aufgerichtet erscheinen; trotzdem habe ich nur ganz ausnahmsweise bei vertikaler Aufstellung im Dunkeln eine Rückkrümmung in die geneigte Lage beobachten können. Ich arbeitete zumeist mit kräftigen jungen Stecklingen, die noch gerade aufgerichtet waren und sich streng parallelotrop verhielten. Meist zeigt sich in jedem einzelnen der jüngsten Internodien von *T. fluminensis* eine Krümmung, mit der Konvexität nach der Dorsal-seite. Ihre Provenienz ist unbekannt, hängt aber wahrscheinlich mit Lichteinflüssen zusammen. Stellt man derartige Sproßgipfel vertikal verdunkelt auf, so gleicht sich häufig in jedem Internodium die Krümmung durch anfänglich stärkeres Wachstum der Bauch-seite aus. Als erstes entwickeltes soll wiederum das oberste Internodium bezeichnet werden, wo ein Teil des Stengels über der Blattscheide sichtbar wird. Bei allen untersuchten Pflanzen — das teilweise abweichende Verhalten von *Dianthus* soll später berücksichtigt werden — scheint für jedes Internodium der Hauptgipfel der großen Periode sehr schnell erreicht zu werden (konstante Außenbedingungen vorausgesetzt). Zwar ist besonders bei *T. fluminensis* das ganze erste entwickelte Internodium wachstumstätig, doch war nur sehr selten eine weitere Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit während des Versuchs zu konstatieren. Auch wo es nicht besonders angegeben wird, war, wenn nur einmal in der Normallage gemessen wurde, anzunehmen, daß keine Beschleunigung mehr eingetreten wäre. Mit zunehmendem Alter beschränkt sich dann das Wachstum auf eine immer schmaler werdende Zone an der Internodialbasis, bis es endlich auch hier abklingt. Die Versuche Miehes¹⁾ zeigen, daß bei *T. fluminensis* das normal erloschene Wachstum durch den einseitigen Schwerkraftreiz wieder erweckt werden kann. Ich habe keine diesbezüglichen Beobachtungen gemacht, da ich nur an jüngeren Knoten Messungen angestellt habe. Die merkwürdigen Verkürzungen, die Miehé sah, sind mir niemals vorgekommen. Die Zahl der in ihrer ganzen Länge wachstumstätigen Internodien ist individuell verschieden. So zeigen Tabelle 14 und 15 für *Galium rubioides*

1) H. Miehé, a. a. O., p. 6.

ausgesprochen lokalisierte Krümmungen, während nach Barth¹⁾ die Krümmungen im dritten Internodium noch in dessen ganzer Ausdehnung ausgeführt werden müßten. Bei *Galeopsis Tetrahit* erfolgen, wie Kohl²⁾ richtig angibt, die Krümmungen am oberen Halse der von den Nodien durch eine Einschnürung getrennten flaschenförmigen Anschwellungen der Internodien, was aus Briquets Beschreibung nicht genügend klar hervorgeht. Wie das Wachstum auf den unteren Teilen der Anschwellungen, sowie auf dem übrigen Internodium verteilt ist, habe ich nicht untersucht, mich vielmehr darauf beschränkt, die hauptsächlich krümmungsfähige Region zu messen.

a) Einseitige Schwerkraftreizung durch Horizontallegen.

A) Commelinaceen.

Tabelle 10. *Tradescantia fluminensis*.

1 Zone am Grunde des 1. entwickelten Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		2 h 11 m	6 h 3 m *	16 h 5 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	47,25	0,5	1,0	9,25
Mittelzone (‰ für 10 h) .	—	4,9	3,5	11,5
V-Seite (Teilstriche) . . .	45	1	1	4
X-Seite (Teilstriche) . . .	49,5	0	1	14,5

Tabelle 11. *Tradescantia fluminensis*.

1 Zone am Grunde des 1. entwickelten (sehr jungen) Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		22 h 18 m *	1 h 38 m	5 h 19 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	46,25	16,5	1,5	6,75
Mittelzone (‰ für 10 h) .	—	16,0	14,7	19,7

1) R. Barth, a. a. O., p. 10.

2) F. G. Kohl, 1900, a. a. O., p. 28.

Tabelle 12. *Tradescantia fluminensis*.

1 Zone am Grunde des 2. entwickelten Internodiums. Blatt und Scheide fehlen ganz. Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf eine zweite nach oben anschließende markierte Zone.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		6 h 0 m *	15 h 55 m
Mittelzone (Teilstriche) . . .	41,5 (48,5)	1,75 (0,5)	8,5 (0)
Mittelzone (‰ für 10 h) . . .	—	7,0 (1,7)	12,3 (0)
V-Seite (Teilstriche)	41 (47)	2 (0)	—1 (—0,5)
X-Seite (Teilstriche)	42 (50)	1,5 (1)	18 (0,5)

 Tabelle 13. *Tradescantia zebrina*.

1 Zone am Grunde des 1. entwickelten Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		16 h 38 m *	8 h 1 m	15 h 48 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	58,0	2,5	8,5	8,0
Mittelzone (‰ für 10 h) .	—	2,6	17,2	8,3

 Tabelle 14. *Tradescantia zebrina*.

4 Zonen, fast das ganze 2. entwickelte Internodium deckend. Gesamtzuwachse der beiden unteren Zonen. Beide oberen Zonen wuchsen in der Horizontallage auf der X-Seite mit unveränderter Geschwindigkeit fort, während die V-Seite keinen Zuwachs zeigte.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		6 h 54 m *	15 h 57 m	7 h 30 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	131,5	2,25	3,75	3,75
Mittelzone (‰ für 10 h) .	—	2,5	1,8	5,5
V-Seite (Teilstriche) . . .	126,5	3	0,5	1
X-Seite (Teilstriche) . . .	136,5	1,5	7	6,5

Tabelle 15. *Tradescantia virginica*.

1 Zone am Grund des 2. entwickelten Internodiums. Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf eine zweite, nach oben anschließende Zone.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		6 h 57 m *	16 h 6 m	23 h 54 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	41,5 (51,0)	1,75 (0,5)	13,5 (0,25)	7,25 (0,25)
Mittelzone (% für 10 h) .	—	6,1	19,4	5,4
V-Seite (Teilstriche) . . .	41	3	— 3	— 2
X-Seite (Teilstriche) . . .	42	0,5	30	16,5

Tabelle 16. *Tradescantia virginica*.

2 anschließende Zonen am Grunde des 2. entwickelten Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs			
		20 h 5 m	6 h 56 m	19 h 49 m *	24 h
Mittelzone (Teilstriche)	92,5	18,75	0,5	0,75	12,5
Mittelzone (% für 10 h)	—	10,1	0,7	0,3	4,6
V-Seite (Teilstriche) .	93	18,5	0,5	0,5	— 4
X-Seite (Teilstriche) .	92	19	0,5	1	29

Tabelle 17. *Tradescantia virginica*.

1 Zone am Grunde des 2. entwickelten Internodiums. Darüberstehender Sproß erhalten.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		6 h 4 m *	1 h 32 m	15 h 42 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	32,25	1,75	0,75	13,25
Mittelzone (% für 10 h) .	—	8,9	14,4	24,3
V-Seite (Teilstriche) . . .	35	1	— 0,5	5
X-Seite (Teilstriche) . . .	29,5	2,5	2	21,5

Tabelle 18. *Tradescantia virginica*.

1 Zone am Grund des 2. entwickelten Internodiums. Sproß in der Mitte des 1. Internodiums abgeschnitten.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		6 h 20 m *	1 h 30 m	15 h 35 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	38,25	1,75	1,25	8,75
Mittelzone (% für 10 h) .	—	7,2	20,8	13,6

Übereinstimmend geht aus den Tabellen hervor, daß sowohl die aufrechte, wie die beiden hängenden Arten der Gattung *Tradescantia* die geotropische Krümmung unter starker Beschleunigung der Wachstumsgeschwindigkeit der Mittelzone ausführen. Diese ist für die verschiedenen alten Knoten und für die einzelnen Spezies nicht allzu verschieden. Im konkreten Fall der Tabelle 16 wurde bei *T. virginica* das Mittelwachstum mindestens 8fach beschleunigt. Vom zweiten entwickelten Nodium ab wird regelmäßig die V-Seite komprimiert. Überhaupt scheint in älteren Knoten ein steilerer Geschwindigkeitsabfall von der X- nach der V-Seite erreicht zu werden. Die Beschleunigung der V-Seite in Tabelle 10 ist aber sicher darauf zurückzuführen, daß in den 16 Stunden der Knoten nicht nur Zeit hatte, sich ganz aufzurichten, sondern auch in der Normallage eine Zeitlang fortzuwachsen, eventuell sogar eine Rückkrümmung zu beginnen, falls die Vertikallinie überschritten war. Die eingeklammerten Zahlen der Tabellen 12 und 15 zeigen deutlich, daß die obersten Partien der interkalaren Wachstumszone durch die Reizung nicht merklich alteriert werden. In Tabelle 12 wurde die ganze Beschleunigung der X-Seite in einer ursprünglich kaum über $\frac{2}{3}$ mm langen Zone ausgeführt, während gleichzeitig in den nach oben anschließenden $\frac{2}{3}$ mm die Periode normal ablief.

B) Dikotyle Gelenkpflanzen.

Tabelle 19. *Galium rubioides*.

1 Zone an der Basis des drittjüngsten Internodiums. Alle Quirlblätter entfernt.
Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf eine 2. Zone, etwa in der Mitte des Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		5 h 52 m *	16 h 54 m
Mittelzone (Teilstriche)	37,25	0,5	6,75
Mittelzone (‰ für 10 h) . . .	—	2,3	10,6
V-Seite (Teilstriche)	36,5 (44)	0,5 (0)	— 1 (0)
X-Seite (Teilstriche)	38 (46)	0,5 (0)	14,5 (0)

Tabelle 20. *Galium rubioides*.

1 Zone am Grund des drittjüngsten Internodiums. 2 Quirlblätter entfernt.
Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf eine 2. Zone etwa in der Mitte des
3. Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		4 h 52 m	17 h 5 m *	7 h 30 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	45,75	0,75	0,5	2,5
Mittelzone (‰ für 10 h) .	—	3,4	0,6	7,1
V-Seite (Teilstriche) . . .	44,5 (51)	0,5 (0,5)	0,5 (0)	—1 (0)
X-Seite (Teilstriche) . . .	47 (53)	1 (1)	0,5 (0)	6 (0)

Tabelle 21. *Galium rubioides*.

1 Zone am Grunde des viertjüngsten Internodiums eines jungen Sprosses. 2 Quirlblätter
entfernt. Sproß in der Mitte des 3. Internodiums abgeschnitten. Die eingeklammerten
Zahlen beziehen sich auf eine nach oben anschließende Zone.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		6 h 11 m *	16 h 50 m
Mittelzone (Teilstriche)	38,25	0,25	12,0
Mittelzone (‰ für 10 h) . . .	—	1,1	18,5
V-Seite (Teilstriche)	38 (36,5)	0,5 (0)	—2,5 (0)
X-Seite (Teilstriche)	38,5 (40)	0 (0)	26,5 (0)

Tabelle 22. *Galeopsis Tetrahit*.

2 anschließende Zonen auf dem obersten Teil eines mittleren Bewegungsgelenks.
Sproß über dem nächst höheren Internodium abgeschnitten. Alle Blätter und Seiten-
sprosse entfernt.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs			
		4 h 75 m	18 h 77 m *	5 h 10 m	14 h 41 m
Mittelzone (Teilstriche)	166,25	1,75	3,25	6,75	1,5
Mittelzone (‰ für 10 h)	—	2,2	1,0	7,6	0,6
V-Seite (Teilstriche) .	165	2,5	3	—2	0
X-Seite (Teilstriche) .	167,5	1	3,5	15,5	3

Tabelle 23. *Galcopsis Tetrahit*.

2 anschließende Zonen auf dem obersten Teil des Bewegungsgelenks eines älteren Internodiums, sonst wie Tabelle 22.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs			
		4 h 47 m	18 h 56 m *	5 h 11 m	14 h 40 m
Mittelzone (Teilstriche)	117,75	1,5	5,5	1,5	1,75
Mittelzone (‰ für 10 h)	—	2,7	2,4	2,3	0,9
V-Seite (Teilstriche)	119	0,5	6,5	—0,5	—0,5
X-Seite (Teilstriche)	116,5	2,5	4,5	3,5	4

 Tabelle 24. *Dianthus bannaticus*.

1 Zone am Grunde des jüngsten Internodiums eines Blütschaftes. Die Blüten sind ausgeschnitten.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		22 h 11 m *	24 h	48 h
Mittelzone (Teilstriche) . .	36,25	7,5	8,5	9,5
Mittelzone (‰ für 10 h) .	—	9,3	8,1	3,8
V-Seite (Teilstriche) . . .	35,5	7,5	—1,5	—2,5
X-Seite (Teilstriche) . . .	37	7,5	18,5	21,5

 Tabelle 25. *Dianthus bannaticus*.

2 anschließende Zonen am Grunde des drittjüngsten Internodiums. Sproß am Gipfel des 2. Internodiums abgeschnitten.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		17 h 19 m	27 h 57 m *	25 h 28 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	96,75	16,5	3,25	13,75
Mittelzone (‰ für 10 h) .	—	9,9	1,0	4,6
V-Seite (Teilstriche) . . .	79,5	11,5	3	4
X-Seite (Teilstriche) . . .	114	21,5	3,5	23,5

Tabelle 26. *Dianthus bannaticus*.

1 Zone am Grunde des dritjtüngsten Internodiums eines Blütenschaftes. Sproß in der Mitte des 2. Internodiums abgeschnitten. Eine 2. nach oben anschließende markierte Zone zeigte während des ganzen Versuchs keinen Zuwachs.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		22 h 43 m *	24 h 32 m
Mittelzone (Teilstriche)	35,0	5,25	11,75
Mittelzone (% für 10 h)	—	6,7	12,0
V-Seite (Teilstriche)	33,5	4	—1
X-Seite (Teilstriche)	36,5	6,5	24,5

Tabelle 27. *Dianthus bannaticus*.

1 Zone am Grunde des zweitjüngsten Internodiums eines Blütensprosses mittleren Alters. Sproß unter der Knospe abgeschnitten. Im Verlauf des 2. und 3. Zeitabschnittes: geringe Krümmung seitwärts, die zum Ende des 4. ziemlich ausgeglichen ist. Am Ende des 5. Abschnittes ist die geotropische Aufrichtung noch gering, bei Abbruch des Versuchs beträchtlich.

	Ursprüng- liche Länge	Sukzessiver Zuwachs					
		17 h 15 m	28 h	25 h 42 m	22 h 18 m *	24 h 54 m	18 h 46 m
Mittelzone (Teilstriche)	52,0	4,75	7,25	8,5	6,75	5,5	2,0
Mittelzone (% für 10 h)	—	5,4	4,6	5,2	4,2	2,8	1,3
V-Seite (Teilstriche) .	53	4,5	9	8,5	6,5	2,5	—2
X-Seite (Teilstriche) .	51	5	5,5	8,5	7	8,5	6

Die untersuchten Pflanzen verhalten sich also den Commelinaceen durchaus ähnlich. Die größte Beschleunigung zeigt *Galium rubioides*; die Wachstumsgeschwindigkeit erreicht in Tabelle 21 einen fast 17 mal so großen Wert als in der Normalstellung. Auch *Galeopsis* reagiert nach demselben Schema. Briquets Ansicht, daß sich die V-Seite niemals verkürze, manchmal sogar etwas verlängere, ist also irrig. Der Knoten von Tabelle 23 war allerdings nur mehr wenig reaktionstüchtig, und der Sproß trotz 19stündiger Exposition nur sehr wenig aufgerichtet. In derselben Zeit vollführte der jüngere Knoten von Tabelle 22 eine Krümmung von ca. 40°. Natürlich ist es sehr wohl möglich, daß bei jungen Knoten ganz wie bei *Tradescantia fluminensis* keine Verkürzung der V-Seite auftritt. Eine Hemmung des Wachstums wird sich wohl stets beobachten lassen, wenn man den richtigen Augenblick zur Messung nicht verpaßt. Auch die Knoten, von *Dianthus bannaticus*, welche

von Anfang an reaktionsfähig waren, verhielten sich ganz analog, wie aus den Tabellen 25 und 26 hervorgeht. Die Kompression der V-Flanke, welche Barth¹⁾ nicht gefunden haben will, ist sogar recht beträchtlich. Ob in Tabelle 24 das Mittelwachstum wirklich nicht beschleunigt, oder die Akzeleration nur durch die große Periode verdeckt wurde, vermag ich nicht zu entscheiden, obwohl ich letzteres für wahrscheinlicher halte. Die andere Möglichkeit ist aber, wie sich gleich zeigen wird, auch sehr wohl denkbar. In den drei Versuchstabellen für *Galium* widerlegen die eingeklammerten Zahlen entscheidend die Ansicht Kohls²⁾, daß hier das Wachstum im ganzen Internodium gleichzeitig abklinge, und zeigen, daß auch hier, freilich nur kurze Zeit, die Aktionsfähigkeit auch in der Normallage auf eine schmale Zone lokalisiert ist. Von *Dianthus bannaticus* behauptet Barth³⁾, daß die Knoten erst nach dem normalen Erlöschen des Wachstums geotropisch reagieren, von da ist diese Angabe auch in Pfeffers Physiologie⁴⁾ übergegangen. Eine Wiederholung der Barthschen Versuche im Zinkkasten ergab zunächst insofern ein ähnliches Resultat, als die jüngsten Knoten zu einer Zeit, wo ältere schon starke Krümmungen ausgeführt hatten, noch ganz gerade waren. Nach mehreren Tagen richtete sich dann ein Teil von ihnen etwas auf, viele waren noch nach zwei Wochen gerade und zwar gleichmäßig solche mit erhaltener und abpräparierter Blattscheide, denen allen die schweren Blütenknospen ausgeschnitten worden waren. Um die Frage der Wiederaktivierung ausgewachsener Knoten zu entscheiden, verwendete ich sowohl alte, sicher ausgewachsene, als auch Internodien mittleren Alters, die dann bis zum vollständigen Wachstumsstillstand in der Vertikallage verblieben. In keinem einzigen Fall richteten sich diese Knoten nach dem Umlegen auf, wohl aber zeigte sich, besonders bei den jüngeren unter ihnen, die Erscheinung, daß durch den Gravitations-Reiz nunmehr das Dickenwachstum, das erst spät stärker einzusetzen pflegt, so beeinflußt wird, daß auf der Unterseite eine nasenförmige Anschwellung entsteht. Durch dieses Dickenwachstum kann man zuerst verleitet werden, die mikrometrischen Zuwachse auf Rechnung eines neu erwachten Streckungswachstums zu setzen. Es ist wahrscheinlich, daß entgegen den sonstigen Erfahrungen bei *Dianthus bannaticus* das Reaktions-

1) R. Barth, a. a. O., p. 29.

2) F. G. Kohl, 1900, a. a. O., p. 2.

3) R. Barth, a. a. O., p. 28.

4) W. Pfeffer, 1904, a. a. O., p. 651.

vermögen nicht gleichzeitig mit dem abklingenden Streckungswachstum erlischt, sondern daß eine Zeitlang der tropistische Reiz imstande ist, das folgende Dickenwachstum asymmetrisch zu beeinflussen. Von einem gewissen Alter ab tritt nämlich trotz des weiter tätigen Dickenwachstums die geohypotrophische Verteilung nicht mehr ein. Bei anderen Gelenkpflanzen habe ich ähnliche Vorkommnisse nie beobachtet. Um das Verhalten der jungen Knoten zu studieren, die trotz ziemlich lebhaften Wachstums öfters überhaupt keine Krümmung ausführen, habe ich eine Anzahl Versuche mit sehr jungen obersten Internodien von Blütensprossen gemacht, von denen drei mitgeteilt werden sollen. Hier macht sich der Umstand sehr störend bemerkbar, daß, um markieren zu können, die Blattscheide entfernt werden muß. Die Basis des obersten Internodiums ist in der Jugend so zart, daß sie die Last des darüberstehenden Sproßgipfels allein kaum zu tragen vermag, selbst wenn alle Blütenknospen ausgeschnitten werden. Vor allem suchte ich festzustellen, ob in der Horizontallage eine Beschleunigung der Mittelzone auch dann eintritt, wenn keine Krümmung erfolgt, und ob bei ihrem schließlichen Auftreten eine nochmalige Beschleunigung ausgelöst wird oder nicht.

Tabelle 28. *Dianthus bannaticus*.

1 Zone am Grunde des obersten Internodiums eines Blütensprosses. Knospen ausgeschnitten.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs					
		2 h 28 m	15 h 55 m	6 h 17 m *	19 h 48 m	20 h 50 m	9 h 21 m
Mittelzone (Teilstriche)	42,75	0,75	5,5	1,0	3,75	3,5	1,25
Mittelzone (‰ für 10 h)	—	7,1	7,9	3,2	3,8	3,1	2,3
V-Seite (Teilstriche)	40,5	1,5	5	1	4	1	1
X-Seite (Teilstriche)	45	—	6	1	3,5	6	1,5

Tabelle 29. *Dianthus bannaticus*.

2 anschließende Zonen am Grunde des obersten Internodiums eines (sehr jungen) Blütensprosses. Blütenknospen ausgeschnitten.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs					
		17 h 7 m	27 h 47 m	25 h 54 m *	22 h 6 m	25 h 7 m	18 h 45 m
Mittelzone (Teilstriche)	90,75	5,5	5,0	2,5	1,0	2,0	1,25
Mittelzone (‰ für 10 h)	—	3,5	1,9	1,0	0,4	0,8	0,6
V-Seite (Teilstriche)	96,5	6	4,5	2	2,5	2	1,5
X-Seite (Teilstriche)	85	5	5,5	3	—0,5	2	1

Tabelle 30. *Dianthus bannaticus*.

2 anschließende Zonen am Grunde des 2. Internodiums eines jungen Blüten sprosses.

Knospen ausgeschnitten. Akkommodiert während 1 Nacht.

	Ursprüng- liche Länge	Sukzessiver Zuwachs							
		9 h 10 m	15 h 22 m *	8 h 47 m	16 h 15 m	7 h 23 m	20 h 17 m	23 h 55 m	25 h
Mittelzone (Teilstriche) . .	106,25	3,5	1,75	2,75	2,0	2,0	1,5	1,5	2
Mittelzone (% für 10 h) .	—	3,6	1,0	2,8	2,2	4,7	0,6	0,5	1,3
V-Seite (Teilstriche) . . .	103	3,5	1	3	1	2	1	1,5	2
X-Seite (Teilstriche) . . .	109,5	3,5	2,5	2,5	3	2	2	1,5	2

Aus den ersten beiden Tabellen folgt zunächst, daß schon vor dem Umlegen die Wachstumsgeschwindigkeit wenig konstant ist, und oft unregelmäßig steigt und fällt. Ohne Unterstützung sinkt das Internodium im Gelenk mehr oder weniger herab; so erklärt sich die starke Zunahme der Oberseite in Tabelle 29 im Gegensatz zur geringen Kompression der Unterseite. Nach dem Umlegen zeigt sich zwar öfters (Tabelle 28 bis 30) eine geringe Beschleunigung des geradlinigen Zuwachses, dieselbe ist aber wegen des geringen Ausschlages und der sonstigen Unregelmäßigkeiten nicht sicher zu deuten. In Tabelle 27 fällt dagegen die Wachstumsgeschwindigkeit der Mittelzone trotz der Horizontallage konstant ab und wird auch bei der später einsetzenden Krümmung nicht vermehrt. Im allgemeinen habe ich den Eindruck, daß im obersten Knoten des Blüten schaftes der Geotropismus überhaupt schwach und unregelmäßig ausgebildet ist, besonders in der Jugend. Inwieweit die Versuchsbedingungen hemmend einwirkten, konnte ich nicht entscheiden, auch habe ich nicht untersucht, ob mittlere oder untere Knoten des Blüten schaftes sich in ihrer Jugend ähnlich oder anders verhalten wie die obersten.

b) Diffuse Schwerkraftreizung auf dem Klinostaten.

Die Wirkung der langsamen Rotation parallel zur Horizontalachse des Klinostaten untersuchte ich nur bei *Tradescantia fluminensis*, *T. virginica* und *Galium rubioides*. Bei beiden letzt-erwähnten Arten wurde eine willkürliche, bei *Tradescantia fluminensis* die morphologische Ober- und Unterseite markiert. Die Tabellen sind ganz wie die früheren eingerichtet. Ein Kreuz bedeutet den Zeitpunkt der Verbringung auf den Klinostaten.

Tabelle 31. *Tradescantia fluminensis*.

2 anschließende Zonen am Grunde des 2. entwickelten Internodiums. Bei Abbruch des Versuchs sehr geringe Krümmung. (Oberseite = V-Seite.)

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		9 h 51 m †	23 h 39 m
Mittelzone (Teilstriche)	61,0	2,75	27,0
Mittelzone (‰ für 10 h) . . .	—	2,1	17,9
V-Seite (Teilstriche)	60,5	2,5	30,5
X-Seite (Teilstriche)	61,5	3	23,5

Tabelle 32. *Tradescantia fluminensis*.

2 anschließende Zonen, die untere Hälfte des 1. entwickelten Internodiums deckend.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		23 h 12 m †	7 h 38 m
Mittelzone (Teilstriche)	98,25	15,0	25,5
Mittelzone (‰ für 10 h) . . .	—	6,6	30,5

Tabelle 33. *Tradescantia fluminensis*.

1 Zone am Grunde des 2. entwickelten Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		5 h 4 m †	16 h 54 m
Mittelzone (Teilstriche)	42,5	1,75	10,5
Mittelzone (‰ für 10 h) . . .	—	8,1	14,0

Tabelle 34. *Tradescantia fluminensis*.

2 anschließende Zonen am Grunde des 3. entwickelten Internodiums. Blatt und Scheide fehlen. Sproß in der Mitte des 2. Internodiums abgeschnitten. Bei Abbruch des Versuchs schwache Krümmung. (Unterseite = X-Seite.)

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		21 h 29 m †	24 h 1 m
Mittelzone (Teilstriche)	100,5	1,5	13,5
Mittelzone (‰ für 10 h) . . .	—	0,7	5,5
V-Seite (Teilstriche)	100	1,5	12,5
X-Seite (Teilstriche)	101	1,5	14

Tabelle 35. *Tradescantia virginica*.

1 Zone am Grunde des 2. entwickelten Internodiums. Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf eine zweite, in einem Abstand darüber befindliche Zone.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		22 h 0 m †	23 h 50 m
Mittelzone (Teilstriche)	41,0	5,75	4,75
Mittelzone (‰ für 10 h)	—	6,4	4,3
V-Seite (Teilstriche)	39 (45,5)	7 (1)	3 (0,5)
X-Seite (Teilstriche)	43 (54)	4,5 (1)	6,5 (0)

 Tabelle 36. *Tradescantia virginica*.

1 Zone am Grunde des 2. entwickelten Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		22 h 8 m †	23 h 34 m
Mittelzone (Teilstriche)	52,0	27,5	30,75
Mittelzone (‰ für 10 h)	—	23,9	16,4

 Tabelle 37. *Tradescantia virginica*.

1 Zone am Grunde des 3. entwickelten Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		22 h †	23 h 49 m
Mittelzone (Teilstriche)	46,25	12,25	16,5
Mittelzone (‰ für 10 h)	—	12,0	11,9

 Tabelle 38. *Galium rubioides*.

1 Zone am Grunde eines älteren Internodiums. Sproß in der Mitte des nächstjüngeren abgeschnitten. Nach Ablauf des mit * bezeichneten Zeitabschnitts kam der Sproß vom Klinostaten wieder unter die Glasglocke in horizontale Lage.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs		
		22 h 50 m †	23 h 49 m *	23 h 10 m
Mittelzone (Teilstriche) . .	33,5	0,25	0,75	3,75
Mittelzone (‰ für 10 h) .	—	0,3	0,9	4,7

Tabelle 39. *Galium rubioides*.

1 Zone am Grunde eines älteren Internodiums.

	Ursprüngliche Länge	Sukzessiver Zuwachs	
		23 h 16 m †	25 h 48 m
Mittelzone (Teilstriche) . . .	55,5	0,5	0,25
Mittelzone (% für 10 h) . . .	—	0,4	(0,2)

Auffallend ist die sehr starke Beschleunigung des Mittelwachstums von *Tradescantia fluminensis*, die meist beträchtlicher ausfiel, als bei einseitiger Reizung in der ruhigen Horizontallage. In Tabelle 34 wuchs die markierte Zone durchschnittlich 9 mal schneller als in der Normalstellung, während früher (Tabelle 11) eine $4\frac{1}{2}$ -fache Beschleunigung bei einseitigem geotropischem Reiz als Maximum beobachtet wurde. Dagegen ergab sich bei *Tradescantia virginica* nirgends eine absolute Beschleunigung der Mittelzone, wenn auch vielleicht die Wachstumsgeschwindigkeit etwas langsamer abzunehmen scheint, als in der Vertikalstellung. *Galium* wies nur in der Tabelle 38 eine die Fehlergrenzen wenig überschreitende Beschleunigung auf. Der Kontrast mit dem auffällig schnelleren Mittelwachstum, sobald nach 24stündiger Rotation die Pflanze in der ruhigen Horizontallage belassen wurde und sich sogleich aufzurichten begann, ist in die Augen fallend. Trotz zahlreicherer Versuche, die nicht alle aufgenommen werden konnten, habe ich keinen weiteren Fall von Wachstumsbeschleunigung nachzuweisen vermocht. Häufig erhielt ich das Resultat von Tabelle 39, daß Gelenke, die in der Normalstellung noch mehr oder weniger wachstumstätig waren, auf dem Klinostaten das Wachstum einstellten, das dann auch nicht mehr durch den konstanten einseitigen Schwerkraftreiz aktiviert werden konnte. Theoretisch soll später noch kurz auf diese Resultate eingegangen werden. Hier sei noch erwähnt, daß besonders *Tradescantia fluminensis* manchmal verschieden starke Krümmungen auf dem Klinostaten ausführte, die immer in der Symmetrieebene des Sprosses erfolgten, was mir eben dafür zu sprechen scheint, daß diese Pflanzen sich nicht immer in jeder Beziehung physiologisch radiär verhalten (vgl. p. 427).

Ist mit der plötzlichen Vertauschung der normalen Ruhelage eines radiär-parallelotropen Organs mit der horizontalen Reizlage eine transitorische Wachstumsstörung verknüpft?

Unter den Reizreaktionen, mit welchen der lebendige Organismus auf eine Veränderung der Außenbedingungen antwortet, lassen sich zwei Haupttypen mit den entsprechenden Übergangsgliedern unterscheiden: Die Gleichgewichtsreaktionen und die Störungs- oder transitorischen Reaktionen, je nachdem sie zu einer neuen, der veränderten Konstellation entsprechenden Gleichgewichtslage führen, oder autonom zurückreguliert werden, wobei dann die Ausgangslage wieder erreicht werden kann¹⁾. Häufig kommen derartige Kombinationen vor, daß eine transitorische Reaktion der Erreichung der neuen Gleichgewichtslage vorausgeht, wofür als Beispiel die transitorische Wachstums hemmung erwähnt sei, die sich bei Zugreizung vor der definitiven Wachstumsbeschleunigung einzustellen pflegt. Weitere bekannte Beispiele sind die verschiedenartigen, durch rasche Temperatur- resp. Lichtschwankungen bedingten transitorischen Wachstumsstörungen der thermo- und photonastischen Pflanzen. Die geotropischen Reizkrümmungen, durch welche ein Organ eine neue Ruhelage zu gewinnen sucht, charakterisieren sich als echte Gleichgewichtsreaktionen. Auch die normale transitorische Geschwindigkeitsänderung des Mittelwachstums, welche mit der Abkrümmung aus der tropistischen Reizlage verknüpft zu sein pflegt, darf hier nicht als Wirkung einer Übergangsreizung aufgefaßt werden, auch nicht, wenn sich etwa ergeben sollte, daß bei mechanischer Verhinderung der Krümmung sich nur transitorische Geschwindigkeitsänderungen des geradlinigen Wachstums konstatieren ließen. Ebenso ist die Verlangsamung des Mittelwachstums im invers gestellten und an der Krümmung gehinderten Organ natürlich eine (in diesem Fall selbständige) stationäre Reaktion, der transitorische Störungen vorausgehen können. Ob sich solche stationäre oder transitorische Änderungen der Wachstumsgeschwindigkeit auch in der Horizontalstellung bei nicht krümmungsfähigen Organen im Vergleich zur vertikalen Ruhelage ergeben, ist eine noch offene Frage. Hier soll nur untersucht werden, ob sich im geotropischen Organ vor Eintritt der Krümmung, also während der Pfeffer-Czapekschen „Reaktionszeit“,

1) Vgl. W. Pfeffer, Physiologie Bd. 1, 1897, p. 15.

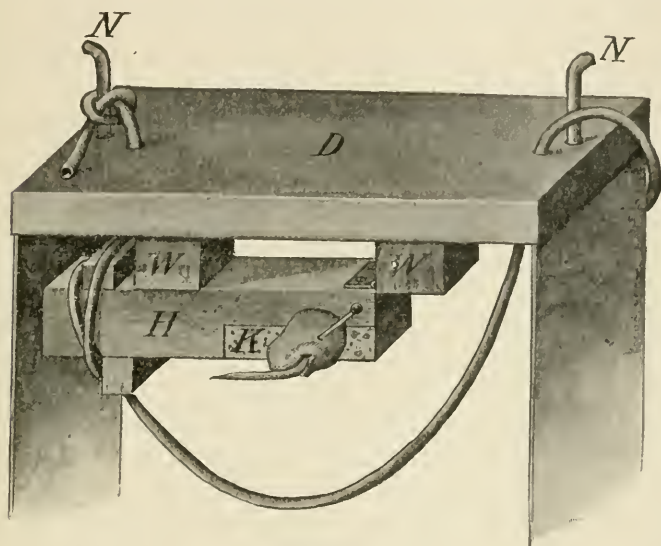
transitorische Wachstumsstörungen als Folge der zunächst als Chok empfundenen Lagenänderung nachweisen lassen. Die überaus empfindlichen Fruchträger von *Phycomyces nitens* schienen für solche Untersuchungen besonders geeignet. Doch habe ich auch an Lupinen-Wurzeln und Keimscheiden von Hafer und Weizen mehr oder weniger zahlreiche Versuche angestellt.

Methodik.

Die Versuchsanstellung mußte für die verschiedenen Beobachtungsobjekte beträchtlich variiert werden, beruhte aber im Prinzip immer darauf, daß das Vorrücken der Spitze des wachsenden Organs auf der Okularskala eines feststehenden Horizontalmikroskops in kurzen sukzessiven Intervallen beobachtet wurde. Die jedesmal dann nötige Neueinstellung, wenn die Organspitze aus dem Gesichtsfeld verschwindet, läßt sich in wenigen Minuten bewerkstelligen (vergleiche die Tabellen). Abgesehen von den Messungen an Keimwurzeln wurde stets ein Mikroskop verwendet, dessen Tubus auch für feine seitliche Verschiebung eingerichtet war. Die Fußschrauben müssen auf nicht nachgebender Unterlage ruhen (Objektträger). Alle Versuche wurden im Wärmezimmer bei 26,2° C. ausgeführt und die Messungen auf zitterfrei aufgestelltem Meßtisch vorgenommen.

Die Keimwurzeln wurden ganz der früheren Beschreibung entsprechend kultiviert und meist sehr jung zum Versuch verwendet. In einer großen Kuvette, deren schmale Seitenwände nebst Boden aus Zink bestehen, wurden die inneren Metallflächen paraffiniert und alle Innenwände darauf mit nassem Papier ausgeschlagen. Auf der Vorderwand waren zur Beobachtung entsprechende Streifen ausgespart. In die Kuvette wurde so viel Wasser gegossen, daß die Papierstücke während des Versuchs vollständig durchtränkt blieben. An der Innenseite des Zinkdeckels (*D*) dieser Kuvette (vergleiche die nebenstehende Textzeichnung) wurde aus paraffiniertem Holz ein etwa 10 cm langer, mittels Scharnier beweglicher Hebel (*H*) so angebracht, daß es mit Hilfe starker Gummischnüre, die durch Löcher im Deckel nach außen geführt und an aufgelötete Nasen (*N*) festgebunden werden konnten, möglich war, ihn in vertikaler oder horizontaler Lage fest auf entsprechende Holzwiderlagen (*W*) anzupressen. Die gut in nasses Papier eingeschlagene Wurzel wurde mit den Kotyledonen auf einen in den Hebel eingelassenen Korkstreifen (*K*) mittels Stecknadel festgesteckt.

Dann wurde der mit mehreren Papierschichten ausgelegte Deckel fest auf die Küvette gebunden und, um möglichst vollständigen Abschluß zu erreichen, beschwert. Durch Umlegen des Hebels konnte von außen nun beliebig die normale Ruhelage der Wurzel mit der horizontalen Reizlage vertauscht werden. Als Lichtquelle war hinter der Küvette in einigem Abstand eine Glühlampe aufgehängt, die nur für die Augenblicke der Ablesung eingeschaltet wurde. Die Lichtstrahlen mußten zunächst ein Wärmefilter, als welches eine zweite, der Versuchsküvette gleiche, mit Wasser ge-



Figur 2.

füllte Küvette Verwendung fand, sodann ein Lichtfilter in Gestalt einer Rotscheibe passieren, die bei Keimwurzeln nur den Zweck erfüllte, einen gefärbten Hintergrund zu schaffen, von dem sich die weiße Wurzelspitze scharf abheben konnte.

Zu den Versuchen mit Gramineen-Koleoptilen ließ ich ein etwa 25 cm hohes laternenförmiges Gefäß herstellen. Boden, Decke, Seitenwände, sowie Vorder- und Rückwand bis zu einer Höhe von 8 cm bestanden aus Blech. Darüber konnten Rotscheiben in Blechfalten aus- und eingeschoben werden. Die inneren Blechwände wurden mit nassem Papier ausgeschlagen und der untere geschlossene Teil des Gefäßes mit Erde gefüllt. Die Getreidekörner wurden im Abstand von 1 cm hinter der vorderen Glaswand in einer

Reihe gepflanzt, keimten also direkt in der Laterne (zunächst ohne Glasscheiben) im Versuchstreibhaus des Instituts auf dem Klinostaten, um ganz gerades Wachstum zu garantieren. Früher oder später wurden die Rotscheiben eingeschoben und die Laterne ins Wärmezimmer gebracht, worauf nach entsprechender Akkommodation mit der Messung begonnen werden konnte. Die Keimscheiden waren meist halb etioliert. Bei dieser Versuchsanstellung gelang es mir, heliotropische Krümmungen trotz der eminenten Lichtempfindlichkeit dieser Objekte ganz zu vermeiden, während Versuche, mit den Wurzel-Küvetten zu arbeiten, immer wieder an diesem Umstand scheiterten. Die besondere Rotscheibe war hier natürlich entbehrlich. Vorteilhaft wurde (wie auch bei den Pilzversuchen) eine Außenwand der als Wärmefilter dienenden Küvette mit einem Bogen nassen Filtrierpapiers bespannt, wodurch eine bei der Messung sehr angenehme Zerstreuung des Lichts bewirkt wird. Zur tropistischen Reizung wurde die ganze Laterne umgelegt.

Für die Versuche mit *Phycomyces*-Sporangienträgern lieferten Reinkulturen im Reagenzrohr auf Zuckerrübe das zur Impfung benutzte Sporenmaterial. Für die Versuche wurden mittels Korkbohrers aus Rübenscheiben Zylinder von solcher Weite ausgebohrt, daß sie gerade fest in 1 cm hohe Glasringe geschoben werden konnten, die mit Wasserglas auf viereckige, leichte Glastafeln gekittet waren. Auf den Rübenzylindern wurden Reinkulturen des Pilzes erzogen. Die ersten zu Messungen nicht geeigneten Sporangien wurden abgeschnitten, sodann die Zylinder in die Glasringe gesteckt, mit durchlöcherten Glimmer- oder Kartonscheibchen bedeckt und eine prismatische Küvette aus Spiegelglas darüber gestellt. Die Dichtung geschah mittels Vaseline. Die Küvetten kamen jetzt auf den Klinostaten, um einseitige Lichtwirkung auszuschließen. Waren brauchbare Fruchträger zu geeigneter Höhe herangewachsen, so wurden die Küvetten auf Holzwürfel auf den Meßtisch gebracht, hinter das bereits beschriebene Wärmefilter und die rote Glasscheibe. Da Ungleichmäßigkeiten der diffusen Beleuchtung und damit verbundene leichte phototropische Krümmungen sich nicht ausschließen ließen, verfertigte ich aus weißem Karton einen oben geschlossenen prismatischen Schirm in solchen Dimensionen, daß er über die Küvette gestülpt, durch einen Faden gehoben und gesenkt werden konnte. Um dies zu ermöglichen, lief der Faden zunächst durch ein Stück Glasrohr, das durch eine entsprechende Vorrichtung senkrecht über der Küvette befestigt

war, und dann wieder herab zur Tischplatte, wo er mit einer Schlinge eingehängt werden konnte. War dies geschehen, so schwebte der Schirm, die Küvette verdeckend, möglichst dicht über der Glasplatte, ohne sie jedoch zu berühren, wodurch störende Erschütterungen entstanden wären. Bei der Ablesung wurde dann einfach mit einer Hand durch Ziehen am Faden der Schirm soweit gehoben, daß nach Einschaltung der Lampe mit der anderen Hand das Sporangium-Köpfchen im Gesichtsfeld des Mikroskops erschien. Nach der Ablesung wurde zunächst wieder der Schirm herabgelassen und dann das Licht abgedreht. Bei diesem Verfahren gelang es, alle heliotropischen Störungen zu vermeiden. Zur einseitigen Reizung wurde die Pilzküvette umgelegt und ein anderer, einseitig offener Kartonschirm, ohne dieselbe zu berühren, darüber gestellt.

Da bei keinem Objekt ein Versuch viel länger als zwei Stunden dauerte, so kam die Hauptkurve der großen Wachstumsperiode nicht störend in Betracht. Viel mehr fallen die kleineren autonomen Störungen und Stöße der Wachstumsbewegung ins Gewicht. Daher mußten ziemlich zahlreiche Versuche angestellt werden. Der Zeitfehler bei der Ablesung erhebt sich, wo von fünf zu fünf Minuten gemessen wurde, nicht über fünf Sekunden. Ein Teilstrich der Okularskala war wieder gleich $\frac{1}{60} = 0,017$ mm.

In den folgenden Tabellen stehen für jeden einzelnen Versuch in der oberen Querreihe die sukzessiven Zeitintervalle zwischen den Ablesungen (Z.). In der folgenden Reihe steht unter jedem Zeitintervall der zugehörige Wert der Wachstumsgeschwindigkeit, ausgedrückt in der Anzahl von Teilstrichen des Zuwachses für gleiche Zeiten (G.), und zwar für die Keimwurzeln (mit Ausnahme von Versuch V) auf 10 Minuten, für alle anderen Versuche auf 5 Minuten als Einheit bezogen. Da tunlichst auch nach gleichen Zeitintervallen gemessen wurde, mußte der abgelesene Zuwachs nur dann umgerechnet werden, wenn die Zeit nicht genau eingehalten worden war. Während der eingeklammerten Intervalle wurde neu eingestellt. Für die horizontale Reizlage sind die bezüglichen Zahlen durch stärkeren Druck hervorgehoben. Bei Versuch X der Tabelle 42 beziehen sich die fett gedruckten Zahlen auf die inverse Vertikallage. In den wenigen Versuchen, wo zweimal die Normal-lage mit der horizontalen Reizlage vertauscht wurde, kam das zweite Mal die antagonistische Flanke des Sporangiumträgers nach unten zu liegen (Ausnahme: Versuch III).

Tabelle 40. *Lupinus albus*.

I	Z.	10	10	10	10	10	(3)	13	10	10	(2)	7	10				
	G.	12,5	11	9	8	7,5	—	7,5	8,5	8	—	3,5	5				
II	Z.	10	10	10	10	(3)	10	10	(3)	10	10	10					
	G.	6	4,5	2,5	2	—	4,5	5	—	0,5	3	3,5					
III	Z.	10	10	10	10	(3)	10	10									
	G.	8	5,5	6	6	—	6	6									
IV	Z.	10	10	10	10	10	(3,5)	10	10	(3)	10						
	G.	6	7,5	8	10,5	10	—	8,5	10	—	7,5						
V	Z.	5	5	10	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	(3,5)	5	10
	G.	3	3	3,5	4	4,5	5	5,5	6	5,5	7	5	5,5	5	—	7	6,5
VI	Z.	10	10	10	10	10	10	10	(4)	10	10	10	10	(2)	10		
	G.	7,5	6	6	4	4	5,5	7,5	—	12,5	8	8,5	7,5	6,5	5		
VII	Z.	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10				
	G.	11	12	13,5	10	8	7	7,5	10	10,5	10	9,5	10,5				

Übereinstimmend läßt sich aus den angeführten Versuchen entnehmen, daß beträchtlichere transitorische Störungen bei keiner untersuchten Depression vorliegen dürften. Scheint auch bei der Lupinenwurzel mit dem Horizontallegen öfters eine geringe Beschleunigung, und mit dem umgekehrten Prozeß eine manchmal stärkere Hemmung der Wachstumsgeschwindigkeit verbunden zu sein, so sind doch die Ausschläge nicht übereinstimmend und groß genug, um sich scharf von den normalen Wachstumsschwankungen abzuheben. Bei den untersuchten Koleoptilen ist sicher keine merkliche Störung mit dem Lagenwechsel verbunden. Daß die kleinen Ausschläge bei Keimwurzeln nicht etwa durch die Erschütterungen des Hebelmechanismus bedingt sind, wurde durch besondere Versuche festgestellt. Die einzige mir bekannte Angabe in der Literatur, welche auf eine transitorische Störung vor Krümmungseintritt schließen läßt, findet sich bei Giesenhausen¹⁾, der bei horizontal gestellten *Chara*-Rhizoiden nach einiger Zeit eine Wachstumshemmung beobachtete. Es würde sich vielleicht verlohnen, die Tatsache weiter zu verfolgen.

Allgemeiner Teil.

Diskussion.

Unter den Reizreaktionen auf die Schwerkraft sind die tropistischen Krümmungsbewegungen bei weitem die auffallendsten. Es ist daher wohl verständlich, daß lange Zeit diese, eine bestimmte Orientierung der Organrichtung zur Richtung des Schwerereizes anstrebenden Bewegungen auch für die einzigen Auslösungen der Gravitation gehalten wurden. Nach unserer heutigen Auffassung vom reizbaren Protoplasma ist es dagegen fast selbstverständlich, daß jede auf den Organismus wirkende Außenbedingung und vollends die allgemeine Massenbeschleunigung, der sich in keiner Lage irgend ein lebender oder toter Bestandteil der Zelle zu entziehen vermag, den inneren Reizzustand (das physiologische Gleichgewicht) mehr oder weniger beeinflussen muß²⁾. Schon deswegen ist es kaum angängig, irgend eine Stellung eines Organs als reizlose Lage

1) K. Giesenhausen, „Innere Vorgänge bei Krümmungen der Wurzeln von *Chara*“. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXIV, 1901, p. 280 f.

2) Vgl. W. Pfeffer, Physiologie, Bd. I, p. 16, Bd. II, p. 364 u. 631. Auch H. Fitting, a. a. O., p. 623.

in bezug auf die Schwerkraft zu bezeichnen, selbst wenn spezifische tropistische Sensibilitäten überhaupt nicht ausgebildet sein sollten. Natürlich braucht die Reaktion nicht immer äußerlich auffallend zu sein. Eine auf Überschätzung gerade des Auffälligen beruhende, besondere Wertung der Krümmungsreaktion bei der geotropischen Pflanze scheint mir auch vorzuliegen, wenn Noll¹⁾ bis in die jüngste Zeit an der Anschauung festhält, daß in der vertikalen Normallage eines noch nicht gekrümmten parallelotropen Organs eine geotropisch reizlose Stellung vorliege. Die Einwände Pfeffers²⁾ haben ihn zwar veranlaßt, die früher allgemeiner aufgestellte Behauptung auf die Fälle zu beschränken, wo zur Einhaltung der vertikalen Lage nicht noch der entgegenwirkende Autotropismus überwunden werden muß, während es für den normalen Fall des noch nicht abgelenkten Organs nicht verständlich sein soll, „welcherlei Art die Leistung sein sollte, die der Richtungsreiz während der Ruhelage zur Auslösung bringen könnte“³⁾.

Daß freilich in der Normalstellung, die praktisch infolge der autonomen Nutationen nie streng eingehalten wird, keine Krümmungsreaktion eingeleitet wird, zeigt der Augenschein. Doch sind beim „Fixieren“ dieser Gleichgewichtslage durch den Geotropismus (dem sich der Autotropismus gleichsinnig zugesellt) prinzipiell keine anderen Verhältnisse anzunehmen als wie beim physischen Pendel⁴⁾, den die Pendelmasse in der Lotrichtung auch nur dadurch festhält, daß bei der geringsten Ablenkung die immer wirkende Schwerkraft nunmehr eine seitliche Kraftkomponente abgibt. Aus der Tatsache allein, daß in den tropistischen Ruhelagen erfahrungsgemäß keine Krümmungsreaktion, d. h. asymmetrische Wachstumsverteilung erfolgt oder angestrebt wird, folgt keineswegs, daß, wie Noll möchte, der Schwerereiz nicht perzipiert wird. Das Gegenteil scheint mir für die inverse Ruhelage mit aller Sicherheit, und für die normale Ruhelage mit größter Wahrscheinlichkeit aus den Tat-

1) Zuletzt in „Zur Controverse über den Geotropismus“. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1902, p. 415 ff.

2) W. Pfeffer, „Die Reizbarkeit der Pflanzen“. Verhandl. d. Gesellsch. Deutsch. Naturf. u. Ärzte, 1893, I. Teil, p. 68.

3) F. Noll, „Über Geotropismus“. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, 1900, p. 491.

4) Bei selbstverständlicher Berücksichtigung des fundamentalen Unterschieds zwischen direkter mechanischer Wirkung auf der einen, und dem Reizprozeß auf der andern Seite.

sachen hervorzugehen. In seiner jüngsten diesbezüglichen Publikation gibt aber Noll in beliebigem Umfang anderweitige Reizwirkungen der Inversstellung und damit natürlich auch der Normallage zu. Er schreibt¹⁾: „Alle diese Veränderungen im invers gestellten Organ können direkt, vornehmlich aber auslösend derartig in das Lebensgetriebe eingreifen, daß die normale und die inverse geotropische Ruhelage in den mannigfaltigsten sonstigen Beziehungen als verschieden perzipiert und dementsprechend mit verschiedenen Reaktionen beantwortet werden. . . . Demgegenüber ist aber daran festzuhalten, daß beide Lagen trotz ihres diametral polaren Gegensatzes gleichmäßig geotropische Ruhelagen sind“. Damit ist aber zugegeben, daß der einzige Unterschied zwischen den tropistischen Ruhelagen und allen anderen denkbaren Stellungen eben nur im Ausbleiben der Krümmungsreaktion besteht, wie es der Augenschein und die Czapekschen²⁾ Eingipsungsversuche dartun. Die Krümmung wäre demnach das einzige Kriterium für die Perzeption des Schwerkraftreizes auf den „Reizfeldern“. Die Forderung eines anderen Perzeptionsapparates für die tropistische (Verteilungs-) Reaktion und alle „sonstigen“ Auslösungen im geotropischen Organ, wozu ausdrücklich auch die Beeinflussung der geradlinigen Wachstumsgeschwindigkeit gerechnet wird, ist eine durch keine Tatsache stützbar, wohl aber mit manchen Tatsachen in Widerspruch stehende Spekulation. Dies gilt in gleicher Weise für die Bekenner der Statolithentheorie, welcher die hier vertretene Auffassung keinerlei Schwierigkeiten entgegenstellt. Auch führt Haberlandt³⁾ nur die „Ökonomie des wissenschaftlichen Denkens“ dagegen ins Feld, die aber wohl nicht zu unkritischer Vereinfachung der überaus komplizierten Konstellationen im lebenden Organismus führen darf.

Einerlei ob selbst jede einzelne Zelle des geotropischen Organs nach entsprechender Reizung zu krümmen bestrebt ist, oder ob die Krümmung nur mechanische Folge des ungleichen geraden Längenwachstums antagonistischer Gewebe ist, ist doch jede Einkrümmung nur unter tief eingreifender regulatorischer Verschiebung der Wachstumstätigkeit überhaupt denkbar. Denn im Gewebeverband kann beliebiges Krümmungsbestreben selbst jeder einzelnen Zelle zu

1) F. Noll, 1902, a. a. O., p. 417.

2) F. Czapek, „Untersuchungen über Geotropismus“. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, 1895, p. 290 ff.

3) G. Haberlandt, „Zur Statolithentheorie des Geotropismus“. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1903, p. 461.

keinem Erfolg führen, wenn nicht zugleich von der X- nach der V-Seite ein Geschwindigkeitsgefälle des Mittelwachstums der einzelnen Zellagen zustande kommt. So könnte zB. eine Anzahl einzeln krümmungsfähiger Stengel mit gleicher Wachstumsgeschwindigkeit, die, um ein Gleiten zu verhindern, unter Zuhilfenahme eines Bindemittels zu einem Bündel vereinigt würden, in die tropistische Reizlage versetzt, höchstens mit einer Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit, niemals mit Krümmung reagieren, wenn das Bündel so dick gemacht wird, daß die Krümmungsenergie einer einzigen Stengellage, welche allein frei auf das System wirkt, zur mechanischen Beugung nicht ausreicht. Ferner ist schon lange bekannt, daß bei den Grasknoten mit der Krümmung noch eine beträchtliche Beschleunigung des Mittelwachstums des ganzen Organs verknüpft ist, und in dieser Arbeit habe ich zahlreiche Fälle konstatieren können, wo die Akzeleration der Mittelzone, absolut genommen, die Verschiebung der Gesamtwachstumsschnelligkeit noch bedeutend übertrifft, die Hering¹⁾ kürzlich als normale Hemmungsreaktion auf die Inversstellung feststellte. Es ist also klar, daß sich bei der geotropischen Krümmung zwei verschiedene, aber deshalb noch nicht trennbare Prozesse zu kombinieren pflegen, einmal eine Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit, dann eine zur Achse asymmetrische Wachstumsverteilung. Das ist für die Fälle sofort einleuchtend, wo durch den tropistischen Reiz erst die Wachstumsfähigkeit reaktiviert werden muß, die für jede Krümmungsbewegung Vorbedingung ist²⁾. Die tropistischen Ruhelagen sind also prinzipiell nur durch die wegfallende Verteilungsreaktion unterschieden.

Im einzelnen sind unsere Kenntnisse von der Beeinflussung der Wachstumsgeschwindigkeit der Mittelzone durch den tropistischen Schwerkraftreiz in dieser Arbeit teils verschoben, teils erweitert worden: die Sachsschen Ergebnisse bei Keimwurzeln sind ganz in Frage gestellt. Bei den Sprossen mit apikaler Wachstumszone (außer bei *Hippuris*) ist mit größter Wahrscheinlichkeit eine geringe Verlangsamung des Mittelwachstums mit der Krümmung verbunden; ganz exakt ist die Depression freilich auf Grund der vorliegenden Versuche aus methodischen Gründen nicht erwiesen.

1) G. Hering, „Untersuchungen über das Wachstum inversgestellter Pflanzenorgane“. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XL, Heft 4.

2) Vgl. W. Pfeffer, Physiologie, Bd. II, 1904, p. 651. — Die tropistischen Variationsbewegungen kommen hier nicht in Betracht.

Anderseits habe ich mit aller Sicherheit nachgewiesen, daß bei gewissen Gelenkpflanzen das krümmende Organ unter Umständen mindestens 19mal schneller wächst als in der Normalstellung. Es wäre interessant, wenn sich nunmehr exakt ein Fall starker Verzögerung des Mittelwachstums konstatieren ließe. Auch scheint es mir nicht ausgeschlossen, daß sich an geeigneten Objekten beide Prozesse, deren Kombination gewöhnlich das Wesen der Krümmungsreaktion ausmacht, getrennt beobachten ließen. Es wäre wohl denkbar, daß Sprosse von *Viscum* oder die Rhizome gewisser Gramineen, auf welche die Schwere nicht orientierend zu wirken scheint, stationäre oder transitorische Geschwindigkeitsänderungen des geradlinigen Zuwachses bei geneigter Richtung zur Lotlinie aufwiesen. Eine solche Erscheinung wäre nicht erstaunlicher, wie die Beschleunigung (Verlangsamung) der Zuwachsbewegung nicht thermotropisch (phototropisch) empfindlicher Organe bei einseitiger entsprechender Reizung (wobei also keine Krümmung erfolgt). Mit *Dianthus bannaticus* habe ich leider keine eindeutigen Resultate zu erzielen vermocht. Aus der Tatsache, daß eine deutliche Beschleunigung der Mittelzone nur im Verein mit der Krümmungsreaktion beobachtet wurde, lassen sich keine sicheren Schlüsse ziehen¹⁾.

Wenn ich mich jetzt zu einer kurzen Besprechung meiner Klinostatatenversuche wende, sei zunächst wiederholt, daß ich mich auf eine eingehendere Diskussion der bei langsamer Rotation eintretenden allseits gleichen und daher praktisch diffusen Reizung, die ohnehin auf ein paar Seiten nicht durchführbar erscheint, hier nicht einlassen kann. Ich muß mich also auf die folgenden kurzen Andeutungen beschränken. Mit Recht hält Noll gegenüber Czapeks früherer Auffassung an dem Standpunkt fest, daß ein um die Horizontallage rotierendes Organ dem Schwerkraftreiz nicht entzogen ist²⁾. Er stellt sich vielmehr den Vorgang als intermittierende

1) Fittings (1903, a. a. O., u. a. p. 621) Kritik des Nollschen „Hyposchemas“ kann ich mich, wie hier nebenbei bemerkt sein mag, vollkommen anschließen. Aber selbst als anschauliche Diagramme der tropistischen Reaktion scheinen mir Nolls Konstruktionen viel zu eng, da nur die ungleiche Wachstumsverteilung auf Ober- und Unterseite berücksichtigt wird. Von der stets unumgänglich notwendigen regulatorischen Lenkung geben sie überhaupt keine Rechenschaft.

2) Übrigens hatte schon Pfeffer in der ersten Auflage seiner Physiologie von „allseitiger Affektion“ im Gegensatz zu „einseitiger Reizung“ gesprochen. — Eine exakte Fassung des Problems erst: Physiologie, II. Bd., 1904, p. 569, Anm. 3.

Reizung vor. Das komplizierte Problem näher zu zergliedern hat er kaum versucht. Ich meine, daß eine „Klinostaten-Theorie“ in genügend präziser Fassung, um einer Prüfung durch das Experiment zugänglich zu sein, bisher überhaupt nicht vorliegt, wenn man in der allgemeinsten Frage auf Nolls Seite steht und nicht glaubt, daß auf dem Klinostaten die Schwerkraft plötzlich aufhöre, auf den Organismus einzuwirken. Diese fast selbstverständliche Auffassung wird überdies durch das Verhalten dorsiventraler Organe (nicht aber durch das beschleunigte Mittelwachstum der Grasknoten usw.) einwandsfrei bewiesen. Ich kann nicht mit Jost¹⁾ übereinstimmen, der die Entscheidung von ausgedehnten Messungen erwartet, da sich „eine Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit überall da nachweisen lassen“ müßte, „wo ein horizontales Organ langsamer oder schneller wächst, als das vertikal stehende“, falls die Nollsche Klinostatentheorie zuträfe. Dies ist, wie ich gezeigt habe, wenigstens innerhalb der Dauer meiner Versuche durchaus nicht der Fall; doch beweisen negative Resultate schon deshalb gar nichts, weil die aus der Interferenz mehrerer Reizungen entstehende Resultante niemals eine Reaktion auszulösen braucht, die in absehbarem quantitativem Verhältnis zu den Komponenten stände. So haben in der Tat meine Versuche gezeigt, daß Knoten von *Tradescantia fluminensis* auf dem Klinostaten das Mittelwachstum noch stärker beschleunigen, als bei einseitiger tropistischer Reizung, während *T. virginica* (und wohl auch meist *Galium rubioides*) am Klinostaten keine nachweisbare Geschwindigkeitsänderung des Wachstums aufweisen, welche aber in der ruhigen Horizontallage stets vorhanden war und oft sehr beträchtlich ausfiel. Ich glaube auch nicht, daß sich dieses Ergebnis bei länger fortgesetzter Rotation wesentlich verschieben würde, wenigstens nicht bei *Galium*, wo ich häufig beobachtete, daß das Wachstum definitiv auf dem Klinostaten erlosch. Jedenfalls kann man von diffuser (homogener) Schwerkraftreizung bei der Rotation um die Horizontalachse mit demselben Rechte sprechen, wie bei einseitiger Beleuchtung eines um die Vertikalachse rotierenden heliotropischen Organs, weil eben die kontinuierlich die Richtung wechselnde, aber allseits gleiche tropistische Induktion im radiären Organ keine asymmetrische Wachstumsverteilung bewirken kann, wenn die Rotation mit hinreichender Geschwindigkeit erfolgt, um eine einseitige Auslösung

1) L. Jost, „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“. Jena 1904, p. 542.

zu verhindern. Eine wirklich vollkommene diffuse Schwerkraftreizung herzustellen ist natürlich ausgeschlossen und auch gleichzeitige Rotation um verschiedene Achsen würde höchstens eine etwas größere Annäherung erzielen lassen. Im inneren Verlauf der Reizketten können und werden aber sehr wohl Verschiedenheiten bestehen zwischen der Drehung im einseitigen Licht und der diffusen Beleuchtung, analog auch zwischen langsamerer und schnellerer Rotation um die Horizontalachse¹⁾. Aus der Tatsache der ausbleibenden Krümmung läßt sich nur so viel mit Sicherheit entnehmen, daß die motorischen Prozesse gar nicht oder doch wenigstens nicht asymmetrisch ausgelöst wurden. Doch steht es ganz außer Frage, daß wohl in jeder Lage der tropistische Reiz perzipiert und die einzelnen Reizketten, die ungestört zur Krümmungsreaktion führen würden, wenigstens in den ersten Gliedern durchlaufen werden. Durch tonische Veränderungen kann der Prozeß freilich immer unabsehbar kompliziert werden. Doch braucht ein Stimmungswechsel zur Erklärung des verschiedenen Verhaltens der von mir untersuchten Pflanzen nicht notwendig herbeigezogen zu werden, da schon die Annahme, daß sich die entgegengesetzt gleichen Impulse bereits im sensorischen Teil der Reizketten kompensieren, es verständlich erscheinen lassen würde, daß manchmal keinerlei Reaktion ausgelöst zu werden scheint. Daß durch allseitig äquale tropistische Reizung die geradlinige Wachstumsgeschwindigkeit modifiziert werden kann, ist nichts außergewöhnliches. So ist es auch nicht unmöglich, daß zB. die thermotropischen Wurzelkrümmungen, wenn der Temperaturabfall nicht zu steil gewählt wird, unter Verzögerung des Mittelwachstums ausgeführt würden. Derartige lehrreiche Beziehungen würden auch vorliegen, wenn, wie es wahrscheinlich erscheint, auch die heliotropischen Gelenkkrümmungen von ähnlicher Beschleunigung des Mittelwachstums begleitet wären, wie die geotropische Krümmungsreaktion. Da allgemein das Wachstum beim Übergang von Dunkelheit zu Diffuslicht zwar deutlich, aber nicht sehr beträchtlich gehemmt zu werden pflegt, müßte es möglich sein, durch zunehmrige einseitige Verdunklung eine so starke Beschleunigung auszulösen, daß die Geschwindigkeit des Mittelwachstums dann höhere Werte erreichte, als vorher in vollkommener Dunkelheit.

Hier ist auch der Ort, kurz auf eine interessante Bemerkung

1) Des Eingreifens der Zentrifugalkräfte ist absichtlich nicht gedacht worden.

Josts¹⁾ einzugehen, der bei einer allgemeinen Besprechung des Geotropismus schreibt: „Wenn die Nollische Klinostaten-Theorie zutrifft, dann würden die Seitenwurzeln auf dem Klinostaten dem Schwereeinfluß nicht entzogen sein; legt man die Hauptwurzel in die Rotationsachse des Klinostaten, so müßte bei Geoperzeption eine Verkleinerung des Grenzwinkels eintreten, stellt man sie senkrecht dazu, so müßte sich der Grenzwinkel vergrößern“. Ohne mich hier auf eine detailliertere Begründung einlassen zu können, will mir scheinen, daß eine Krümmung eines radiären Organs, welches mit der horizontalen Rotationsachse einen beliebigen Winkel einschließt, bei langsamer Drehung nur dann eintreten kann, wenn die Ruhelage nicht zur Klinostatenachse senkrecht steht, das Organ also nicht parallelotrop ist. Aber auch nur für das orthotrope Organ ist die Orientierung der Organachse zur horizontalen Klinostatenachse gleichgültig. Bei einem wirklich nur klinogeotropen Organ (bei Nebenwurzeln dürften doch wohl kompliziertere Verhältnisse vorliegen) wird voraussichtlich nur dann eine Krümmung ausbleiben können, wenn die Organachse parallel oder senkrecht zur Horizontalachse des Klinostaten orientiert ist. Es kommt eben bei der Beurteilung dieser Verhältnisse immer nur darauf an, ob im Verlauf einer Umdrehung jeder auf einer beliebigen Flanke perzipierte Krümmungsreiz durch einen entgegengesetzt gleichen, der nicht immer von der antagonistischen Seite auszugehen braucht, aufgehoben wird. Nur dann wird die Krümmung unterbleiben. Mit diesen Andeutungen muß ich mich leider hier begnügen. Josts Bemerkung ist also nur teilweise richtig. Vielleicht ließen sich von hier aus gewisse neue Fragestellungen für das weitere Studium der Ursachen gewinnen, welche die Richtung der Seitenwurzeln und ähnlicher Organe bedingen.

Zum Schluß noch eine kurze biologische Bemerkung: Ohne weitere Begründung ist es einleuchtend, daß es für die Pflanzen vorteilhaft sein muß, die tropistischen Bewegungen, die ja im allgemeinen dazu bestimmt sind, die betreffenden Organe in der zur Ausnützung gewisser Außenbedingungen günstigsten Lage zu erhalten, resp. sie in dieselbe zurückzuführen, auch mit hinreichender Schnelligkeit ausführen zu können. Die Geschwindigkeit, mit welcher z.B. die Spitze eines sich aufrichtenden Sprosses die Ruhelage erreicht, ist zunächst von der Steilheit des Geschwindigkeits-

1) L. Jost, 1904, a. a. O., p. 554, Anm. 2.

abfalls des Wachstums von der X- nach der V-Seite abhängig, die bei gegebener Wachstumsgeschwindigkeit gewisse Grenzen nicht überschreiten kann. Bei gleicher Wachstumsverteilung ist weiterhin die Länge der krümmungstätigen Region für die Schnelligkeit, mit welcher die Aufrichtung erfolgt, entscheidend. In jedem Fall aber wird eine Beschleunigung der Gesamtwachstumstätigkeit auch schnellere Orientierungskrümmungen ermöglichen. Es muß also als eine sehr zweckmäßige Einrichtung bezeichnet werden, daß gerade, wo kurze, teilweise langsam wachsende interkalare Zonen die Aufrichtung des niederliegenden Sprosses übernehmen, der geotropische Reiz eine sehr beträchtliche Beschleunigung des Mittelwachstums auszulösen vermag, ohne welche die vorteilhafte Orientierung nur mit großem Zeitverlust hergestellt werden könnte.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Luxburg H.

Artikel/Article: [Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropistischen Bewegung. 399-457](#)