

Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen.

Von

Hans Fitting.

Mit 26 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Von allen Reizleitungsvorgängen, die bei den Pflanzen vorkommen, sind zweifellos jene am merkwürdigsten, welche tropistische Krümmungen auslösen. Denn sie bedingen nicht nur die Quantität, sondern auch die Qualität der Reizreaktion, und zwar in einer Weise, wie es bei keinem anderen Reizleitungsvorgange der Fall ist. Bei den tropistischen Reizvorgängen wird ja bekanntlich nicht nur durch die Qualität der Transmission bestimmt, ob die Reaktion eine geotropische, phototropische, traumatotropische usw. ist, sondern in jedem einzelnen Falle außerdem noch die Richtung, in der die Krümmung erfolgen soll. Die Richtung der Krümmung nämlich hängt, abgesehen davon, ob sie positiv oder negativ ausfällt, irgendwie von derjenigen Stelle des Perzeptionsorganes ab, an der der Reizanlaß hauptsächlich angreift. Danach ist also die tropistische Reaktion eine Funktion der sensorischen und der duktorischen Prozesse des ganzen Reizvorganges.

Wenn man diese Tatsachen überblickt, so drängt sich einem unmittelbar die Frage auf: In welcher Weise ist bei den Tropismen das Perzeptionsorgan mit der Reaktionszone so verkettet, daß der äußere Reizanlaß indirekt die Richtung der Krümmung bestimmen kann? Die Lösung dieses Problems würde in verschiedener Hinsicht von großem Interesse sein. Es könnte dadurch eine gewisse Einsicht in den Transmissionsvorgang gewonnen werden und möglicherweise auch einiges Licht auf die Vorgänge fallen, die sich in der Perzeptionszone bei der Perzeption abspielen und die duktorischen Prozesse einleiten.

Es ist bisher sehr wenig geschehen, dieses für die Reizphysiologie wichtige Problem der Reizverkettung aufzuhellen und die Fragestellung soweit als möglich durch Versuche einzuengen. Einige mehr nebenher angestellte Versuche von Czapek (1898, S. 216 ff.), Němec (1901 a, b, c) und Pollock (1900, S. 14 ff.), durch welche eigentlich nur ermittelt werden sollte, ob die tropistische Reizleitung eine reine Längsleitung ist oder ob auch eine Querleitung vorkommt, haben den Kern des Problems nicht berührt. Czapek beobachtete an Wurzeln, die er horizontal gelegt hatte, geotropische Krümmungen, nachdem sie in 2 mm Entfernung von der Spitze quer bis zur Mitte halb durchschnitten worden waren. Diese und ähnliche Versuche Němecs, aus denen Němec (1901 a, S. 133 ff.) glaubte folgern zu können, daß der geotropische Reiz bei den Wurzeln von *Vicia Faba* in den „Fibrillenbündeln“ des Pleroms geleitet werde, sind schon deshalb nicht einwandfrei, weil wir ja nicht sicher wissen, ob nicht auch in der Wachstumszone der Wurzel eine geotropische Perzeption möglich ist. Auch die analogen Versuche Pollocks über die Leitung des traumatotropen Reizes in der Wurzel von *Vicia Faba*, aus denen er nur schließt, daß die Reizleitung in der Längsrichtung ebensogut möglich sei wie in der Querrichtung, gestatten noch keinen Einblick in die Reizverkettung; zudem sind sie ebenfalls nicht einwandfrei. Sie wären es nur, wenn ganz allein die Wurzelspitze, nicht aber die Streckungszone befähigt wäre, den traumatotropen Reiz zu perzipieren. Darüber fehlen aber sichere Aufschlüsse¹⁾. Ich fand bei einer Nachprüfung im Gegensatz zu Pollock, daß bei *Vicia Faba* und anderen Pflanzen die Durchtrennung der einen Rindenhälfte in 2 bis 3 mm Entfernung von der Spitze bei einer sehr großen Zahl von Keimlingswurzeln schon genügt, um eine traumatotrope Krümmung auszulösen. Ich werde über diese Versuche im Verlaufe meiner Arbeit eingehender berichten.

Gerade diejenigen Fragen, die für die Aufhellung des Problems der tropistischen Reizverkettung besonders wichtig sind, wurden also durch die bisherigen Versuche nicht präzisiert, noch wurde ihre Lösung angestrebt. Diese Erwägungen gaben mir in Anbetracht des großen Interesses, welches das Problem bietet, die Veranlassung, durch eigene Untersuchungen die Lücke nach Möglichkeit auszufüllen. Von vornherein ließ sich sagen, daß die Wurzeln keine günstigen Objekte sind. Glücklicherweise braucht man nicht erst

1) Vergl. die Zusammenfassung bei Fitting 1905, S. 721.

zu suchen, um geeignetes Material zu finden. Ch. Darwin (1881) und Rothert (1894) haben uns ein solches in den phototropisch empfindlichen Keimlingen der Gräser und anderer Pflanzen kennen gelehrt. Unter ihnen galt es diejenigen auszusuchen, mit denen sich leicht entsprechende phototropische Versuche anstellen lassen und die verhältnismäßig wenig durch Verwundungen beeinflusst werden. Schon eine Durchsicht der Arbeit Rotherts ließ erkennen, daß von seinen Versuchspflanzen wohl die Coleoptilen von *Avena sativa* in jeder Hinsicht am geeignetsten sein würden. Denn bei ihnen wird, wie schon Rothert (1894, S. 191 ff.) zeigte, weder die phototropische Krümmungsfähigkeit und Empfindlichkeit noch auch die phototropische Reizfortpflanzung (Rothert 1894, S. 64 ff.) durch Wundreiz wesentlich herabgesetzt. An diese Versuche konnte also eine eingehendere Untersuchung über das Wesen der Reizleitung mit Aussicht auf einigen Erfolg anknüpfen. Von Rothert ist in dieser Richtung nicht weitergearbeitet worden.

A. Experimenteller Teil.

Abschnitt I. Allgemeine Versuchsmethodik.

Als hauptsächliches Versuchsobjekt diente mir sonach zunächst *Avena sativa*, und zwar eine leicht keimende Hafersorte („weißer Riesenhafer von Ligowo“), die von Haage & Schmidt in Erfurt bezogen wurde. Die Anzucht geschah in gleicher Weise wie bei Rothert: Von den, der Spelzen befreiten und hierauf 24 Stunden lang in flacher Wasserschicht eingeweichten Körnern wurden nur diejenigen zur Aussaat ausgesucht, deren Würzelchen und Koleoptilen annähernd gleich weit ausgekeimt hatten. Diese Keimlinge wachsen im Dunkeln außerordentlich gleichmäßig bis zu der jeweils gewünschten Länge der Koleoptilen heran, wenn sie in fein gesiebte Gartenerde gepflanzt werden. Auch in den Belichtungsmethoden, die zum Nachweise der phototropischen Reizleitung dienten, konnte ich völlig Rothert folgen. Nur die allgemeine Versuchsanordnung mußte bald nach Beginn der Versuche in besonderer Weise gestaltet werden. Sogleich bei den ersten Versuchsreihen traten nämlich immer wieder Schwierigkeiten ein, welche die Fortsetzung der Untersuchung gänzlich in Frage zu stellen schienen. Sie ließen sich aber schließlich dadurch beheben, daß ich nur jüngere,

1 bis 2 cm lange Koleoptilen, die vor Versuchsbeginn dauernd in völlig gleichmäßigen, günstigen Außenbedingungen bei Zimmertemperatur gehalten wurden, für die Versuche verwendete. Solche Keimlinge zu ganz bestimmter Tagesstunde zu erhalten, bereitet übrigens, einige Konstanz der Außenbedingungen vorausgesetzt, gar keine Schwierigkeit, wenn man nur die Körner jedesmal zu bestimmter Stunde mit Wasser übergießt und zu bestimmter Zeit aussät. Außerdem erwies es sich als überaus zweckmäßig, die Versuche in möglichst optimaler Temperatur anzustellen. Ich verwendete deshalb stets als „phototropische Kammer“ einen größeren, innen geschwärzten Wärmekasten, in dessen Schiebetür zwei durch einen Zwischenraum von 2,3 cm getrennte, große Glasplatten eingelassen waren. Die Temperatur wurde auf 29° bis 31° gehalten. Den Auerbrenner stellte ich so auf, daß der Glühstrumpf, in gleichem Niveau wie die Koleoptilen, 20 bis 25 cm von der äußeren Glasplatte der Tür und ca. 40 bis 45 cm von den Keimlingen entfernt war. Die Tür wurde bis auf einen 2 bis 3 cm breiten, in entsprechender Höhe belassenen Spalt durch schwarzes Papier verdunkelt. Kontrollversuche zeigten, daß die Wärmestrahlen der Lichtquelle bei dieser Versuchsanordnung in keiner Weise störend wirken können.

Über die Vorsichtsmaßregeln, die während der Operation der Keimlinge, sowie überhaupt während der Vorbereitung der Koleoptilen für die Versuche angewendet werden mußten, um einwandfreie Ergebnisse zu erhalten, sei gleich an dieser Stelle noch folgendes bemerkt: Selbstverständlich ließ es sich nicht umgehen, die Keimlinge während dieser Zeit zu belichten. Ich sorgte nun durch Rotation der Kulturgefäße stets dafür, daß das Licht zunächst ca. 1 bis 2 Minuten lang allseitig gleichmäßig und hiernach während der weiteren Vorbereitungen ebenfalls allseitig oder von genau entgegengesetzter Seite wie in den nachfolgenden Versuchen einfiel. Um aber weiter dem Einwande von vornherein zu begegnen, es könnten meine Beobachtungen teilweise doch auf einer einseitigen Belichtung während der Vorbereitung der Pflanzen für die Versuche beruhen, habe ich noch einige Versuche folgender Art angestellt: Kulturgefäße wurden aus dem Dunkelschrank herausgenommen, 10 Min. lang, d. h. länger als die Vorbereitung meiner Keimlinge im allgemeinen dauerte, einseitig belichtet und hierauf 5 bis 6 Stunden lang in den dunklen Wärmekasten gestellt. Andere Kulturgefäße wurden vor der einseitigen Belichtung 1 bis 2 Minuten lang am Lichte rotiert. In

keinem Fall ließen die Keimlinge nach Beendigung der Versuche die geringsten phototropischen Krümmungen erkennen. Außerdem wurde, soweit es irgend zugänglich war, zu jeder Sorte von Versuchen eine genügende Anzahl von Kontrollversuchen angestellt, die an der Richtigkeit der Hauptergebnisse gar keinen Zweifel lassen.

In fast allen meinen Versuchen wurden die Keimlinge irgendwie, durch Quereinschnitte oder durch Spaltung der Spitze, verwundet. Dazu diente ein kleines, scharfes Messerchen oder eine Starnadel. Die Spitze läßt sich am leichtesten und gleichmäßigsten spalten, wenn man mit einer geschärften, dünnen Starnadel in der jeweils gewünschten Entfernung von der Spitze das Keimblatt durchsticht und aufschlitzt. Um die gespaltene Spitze vor Austrocknung zu schützen, habe ich sie stets mit einseits zugeschmolzenen, entsprechend weiten Glasröhrchen bedeckt, die unter der Luftpumpe mit Wasser gefüllt worden waren.

Die Umrißzeichnungen der Keimlinge, die in natürlicher Größe reproduziert sind, fertigte ich ebenso an wie Rothert (1894, S. 23 ff.). Doch habe ich mich darauf beschränkt, in den Figuren denjenigen Kontur wiederzugeben, der mit dem Bleistift direkt nach dem Original gezeichnet werden konnte. Der Lichteinfall ist stets von der rechten Seite her gedacht. Die Beleuchtungsgrenze ist durch zwei gerade Striche, die Wundstelle durch das Zeichen > angezeigt.

Abschnitt II. Einfluß der verschiedenartigen Verwundungen auf die Koleoptilen von *Avena*.

Ehe ich auf meine Reizleitungsversuche eingehe, wird es zunächst nötig sein, über Vorversuche zu berichten, die den Einfluß der verschiedenartigen, angewendeten Verwundungen auf die Koleoptilen bei den geschilderten Versuchsbedingungen beurteilen lassen. In Rotherts Abhandlung (1894) fand ich darüber für meine Zwecke nicht ausreichende Angaben.

A. Wie das Wachstum beeinflußt wird, lehren folgende Versuche.

Versuch 1. *Avena sativa*.

In einem Satze mit $\frac{1}{2}$ bis 1 cm langen, etiolierten Keimlingen wurden gleich lange Koleoptilen zu Paaren ausgesucht und markiert. In den einen Keimling jedes Paares wurde in der Mitte zwischen Basis und Spitze ein querer Einschnitt durch den halben Umfang gemacht. Nach 7stündigem Aufenthalt in dem verdunkelten Wärmekasten bei 31° betrug die Länge der Koleoptilen, von der Oberfläche der Erde des Kulturgefäßes an gemessen, in cm:

bei Paar	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV
unverwundet	2,2	2,15	2,1	2,05	2,05	2,05	1,9	1,9	1,9	1,85	1,8	1,8	1,65	1,6	1,45
verwundet	2,1	2,0	1,9	1,85	1,85	1,85	1,7	1,5	1,6	1,7	1,7	1,45	1,45	1,5	1,4
Unterschied	0,1	0,15	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,4	0,3	0,15	0,1	0,35	0,2	0,1	0,05

Unterschied im Mittel: — 0,19 cm.

Die weiteren Versuche, die in ganz gleicher Weise angestellt wurden, seien in einer Tabelle zusammengestellt.

Ver- suchs- zahl	Art der Verwundung	Ge- messene Paare	Mittlerer Unterschied in der Länge zugunsten der unverwundeten Koleoptilen, nach 7 Stunden
2	Ein querer Einschnitt durch den halben Umfang, 1 mm unterhalb der Spitze, 31°.	11	0,04 cm
3	Zwei quere Einschnitte von entgegengesetzten Seiten, je durch den halben Umfang in der Mitte zwischen Basis und Spitze, 1 mm voneinander entfernt, 31°.	14	0,53 cm } Bei Schluß der Versuche haben die Laubblätter bei der Mehrzahl der ver- wundeten Keim- linge die Koleop- tilen durchbrochen.
4	ebenso, 21°.	18	
5	Die Spitze in einer Länge von 1 mm durch einen Quereinschnitt abgetrennt, auf die Stümpfe mit Wasser gefüllte Glaskäpchen gesetzt, 29°.	13	0,31 cm unter Berücksichtigung des entfernten Spitzenstückes.
6	Spitzen der Koleoptilen in einer Länge von ca. 0,5—0,8 cm von der Schmalseite ¹⁾ halbiert, 29°.	25	0,36 cm
7	ebenso von der Breitseite ¹⁾ halbiert, 29°.	22	0,2 cm
8	Spitzen ebenso von der Schmalseite halbiert, die eine Hälfte abgeschnitten, 29°.	14	0,2 cm
9	Wie in 8, nach Halbierung von der Breitseite, 29°.	16	0,2 cm

1) Da die Koleoptilen der Gräser bekanntlich bilateral symmetrisch gebaut sind (vgl. Rothert 1894, S. 25 ff.), so muß man zur Beurteilung des Einflusses von Längseinschnitten auf Wachstum und phototropische Krümmungsfähigkeit die Orientierung der Einschnitte berücksichtigen. Spaltet man die Spitze der etwas abgeplatteten Koleoptile von der Breitseite, so erhält man zwei spiegelbildliche Lappen, deren jeder in der Mitte von einem Gefäßbündel durchzogen ist. Spaltet man dagegen von der Schmalseite, so werden beide opponierte Gefäßbündel selbst gespalten und bleibt kein unverletztes Bündel erhalten.

Das Wachstum erstreckt sich in diesen Versuchen auch noch auf die gespaltenen Spitzenteile. Wird die Spitze nicht ganz genau median gespalten, so daß der eine Lappen den größeren Teil, der andere nur ein kleines Stückchen der eigentlichen Spitze besitzt, so findet man, daß nach 7 bis 8 Stunden der größere Lappen in seinem Wachstum dem kleineren stets um ca. 2 mm vorangeeilt ist!

Wie man sieht, beeinflussen Einschnitte das Wachstum der Koleoptilen von *Avena* verhältnismäßig recht wenig. Ja selbst, wenn die ganze Spitze in einer Länge von 1 mm abgeschnitten wird, ist die Verlangsamung des Wachstums in den 7 Stunden nach der Operation nur unbedeutend.

Eine vorübergehende, völlige Wachstumshemmung habe ich wie Rothert (1894, S. 195) an den Koleoptilen nach der Verwundung ebenso wenig mit Sicherheit beobachten können, wie eine spätere deutliche Wachstumsbeschleunigung.

Im übrigen ließ die Temperatur, die während der Versuche herrschte (20° und 29° bis 31°), keinen Einfluß auf den Erfolg der Verwundungen erkennen.

B. Wenn auch das Wachstum der Koleoptilen durch einen queren Einschnitt kaum verlangsamt wird, so macht sich doch ein anderer Einfluß der Verwundung geltend, dessen Kenntnis für die Beurteilung der entsprechenden Reizleitungsversuche sehr wichtig ist. Macht man nämlich einen queren Einschnitt in der Mitte zwischen Basis und Spitze durch den halben Umfang der Koleoptilen, so findet man nach einigen Stunden sehr viele Keimlinge gekrümmt, und zwar in ganz gesetzmäßiger Beziehung zur Wundstelle, wie folgende Versuche zeigen:

Versuch 10. *Avena sativa*.

Etiolierte Keimlinge vor Versuchsbeginn 1 bis 1½ cm lang. Bei 48 Koleoptilen wurde in der Mitte zwischen Basis und Spitze ein queres Einschnitt durch den halben Umfang gemacht, und zwar so, daß sich die Einschnitte in den beiden Hälften der Kulturschale auf entgegengesetzten Seiten befanden. Temp. 32°.

2 Stunden nach Versuchsbeginn sind die unverwundeten Koleoptilen, abgesehen von den üblichen, unregelmäßigen Nutationen (vergl. Rothert 1894, S. 27 ff.) gerade; von den verwundeten sind 24 gerade, 24 ausgesprochen wenn auch nicht sehr intensiv von der Wundstelle weggekrümmt. Die Krümmung erstreckt sich hauptsächlich auf die von der Wunde basalwärts gelegenen Teile, doch ist sie bei einigen Keimlingen auch in dem Spitzenteile wahrnehmbar. Einige Beispiele siehe in Fig. 1a.

8 Stunden nach Versuchsbeginn sind die unverwundeten Keimlinge gerade; von den verwundeten sind 26 gerade, 22 nach der Wunde hin gekrümmt. Die Krümmung erstreckt sich nur auf den Basalteil und ist bei einigen Keimlingen ziemlich stark (Fig. 1 b).

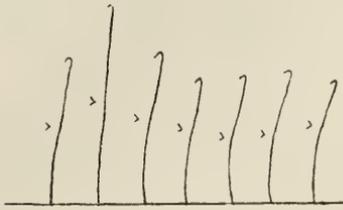


Fig. 1 a.

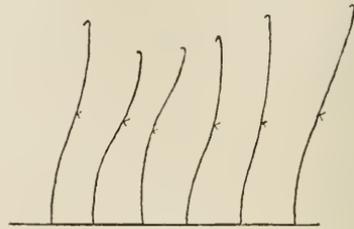


Fig. 1 b.

Versuch 11. *Avena sativa*.

Etiolierte Keimlinge 1 bis $1\frac{1}{2}$ cm lang. Alles wie im vorigen Versuche. Es wurden 27 Koleoptilen verwundet. Temp. 32° .

Nach 2 Stunden: Mehrzahl der verwundeten Keimlinge gerade, 6 bis 7 von der Wundstelle weggekrümmt.

Nach $3\frac{1}{2}$ Stunden: ebenso.

Nach 5 Stunden: Wie vorher sind noch einige Keimlinge von der Wundstelle weggekrümmt, einige (6 bis 8) sind nach der Wunde hingekrümmt.

Nach 8 Stunden sind von den 27 verwundeten Keimlingen 16 nach der Wunde hingekrümmt, 11 gerade. Die Krümmung ist ausgesprochen, wenn auch nicht sehr intensiv.

Versuch 12. *Avena sativa*.

Etiolierte Keimlinge 1 bis $1\frac{1}{2}$ cm lang. Es wurden 20 Keimlinge in der Mitte zwischen Basis und Spitze, 27 1 bis 2 mm unter der Spitze durch einen queren Einschnitt verwundet. Temp. 32° .

Nach 3 Stunden sind die an der Spitze verwundeten Keimlinge gerade; die Mehrzahl der in der Mitte verwundeten ist von der Wunde weggekrümmt.

Nach $7\frac{1}{2}$ Stunden sind von den an der Spitze verwundeten 17 gerade, 10 kaum merklich nach der Wunde hingekrümmt. Von den in der Mitte verwundeten sind 15 gerade, 5 ausgesprochen nach der Wunde hingekrümmt.

Es wurden noch weitere ähnliche Versuche ausgeführt, im ganzen mit 233 in der Mitte zwischen Basis und Spitze und mit 105 direkt unterhalb der Spitze verwundeten Keimlingen. Nach 2- bis 3stündiger Versuchsdauer war von den ersteren etwa die eine Hälfte ein wenig von der Wunde weggekrümmt, die andere Hälfte gerade; von den letzteren die Mehrzahl gerade. Nach 6- bis 7stündiger Versuchsdauer waren von den in der Mitte verwundeten 149 (64 %) nach der Wundstelle hingekrümmt, 84 (36 %) gerade; von den unterhalb der Spitze verwundeten 40 (38 %) entsprechend gekrümmt, 65 (62 %) gerade. Das Ergebnis war übrigens für Zimmertemperatur (21 bis 23°) und 32° annähernd gleich.

Ähnliche Versuche wurden auch in folgender Weise gemacht: Die Spitze der Koleoptilen wurde bis zu einer Länge von 0,7 cm gespalten (sowohl von der Schmalseite, als auch, in anderen Versuchen, von der Breitseite), die eine Hälfte entfernt und mit Wasser gefüllte Glasröhrchen auf die Koleoptilen gestülpt. Diese Keimlinge zeigten ganz das gleiche Verhalten wie die, in die nur ein Querschnitt gemacht worden war. Nach 8stündigem Aufenthalt im verdunkelten Wärmeschrank waren von 45 Versuchskeimlingen 30 (67 %) nach der Wundstelle hingekrümmt, 15 (33 %) gerade. Spaltet man die Spitze, ohne die eine Hälfte zu entfernen, so krümmen sich die Koleoptilen nicht.

Bei vielen Keimblättern von *Avena* tritt also nach der einseitigen Verwundung zwischen Basis und Spitze zunächst eine, wenn auch nur geringe Wegkrümmung von der Wundstelle ein, die sich hauptsächlich in den basalen Teilen der Koleoptilen, manchmal aber auch im Spitzenteil, geltend macht. Nach einigen weiteren Stunden erfolgt dagegen eine meist etwas ausgesprochenere Krümmung nach der Wunde hin und zwar im allgemeinen bei ähnlich vielen Keimlingen (60—70 %), wie sich zuvor entgegengesetzt gekrümmt hatten. Sie bleibt auf den basalen Teil beschränkt.

Es ist das Wachstum demnach auf der verwundeten Seite gegenüber der unverwundeten voraussichtlich zuerst ein wenig begünstigt, sodann benachteiligt. Der Gedanke liegt nahe, daß die erste Krümmung etwa der traumatotropischen Reaktion der Wurzeln zu vergleichen sein könnte. Es ist aber außerordentlich schwer, dies zu erweisen, und dies umso mehr, als das Wesen der traumatotropen Krümmungen bisher nicht klar genug erkannt ist. Jedenfalls zeigen meine Versuche, daß der Keimlingsspitze keine besondere Bedeutung zukommt: Wird sie einseitig durch Einschnitte (oder durch Ansenzen) verwundet, so tritt die Wegkrümmung von der Wundstelle nur höchst selten ein.

Ausschluß der einseitigen Schwerewirkung am Klinostaten beeinflusst die Krümmungen so gut wie gar nicht; eine Verstärkung macht sich nicht geltend. Auch wenn die Einschnitte mehr als $\frac{1}{2}$ des Umfangs umfassen, wird übrigens die Krümmung nicht stärker. Ich habe es deshalb aufgegeben, diese immerhin unbedeutenden Krümmungsvorgänge weiter zu verfolgen.

Verwundet man die Keimblätter nicht einseitig, sondern macht man in der Mitte zwischen Basis und Spitze doppelseitig je einen Einschnitt durch den halben Umfang, so krümmen sich die Koleoptilen nicht in gesetzmäßiger Weise. Geprüft wurden in dieser Weise 50 Keimlinge. Sind die beiden Einschnitte ungleich, etwa so, daß der obere $\frac{1}{4}$, der untere $\frac{3}{4}$ des Umfanges ausmacht oder umgekehrt, so beobachtet man nach 5 bis 6 Stunden bei einer Anzahl von Keimlingen eine geringe Krümmung nach der größeren Wunde hin.

C. Es mußte weiter darüber Klarheit gewonnen werden, wie sich die auf verschiedene Weise verwundeten Keimlinge im Verhältnisse zu den unverwundeten bei einseitiger Beleuchtung phototropisch krümmen. Es zeigte sich, wie nach Rotherts Beobachtungen (1894, S. 204 ff.) zu erwarten war, daß sowohl bei Zimmertemperatur wie auch bei optimaler Temperatur ein querer, einseitiger Einschnitt auf der Vorderseite, der Hinterseite oder einer der beiden Flanken (bezogen auf den Lichteinfall) so gut wie gar keinen, doppelseitige Einschnitte bis zur Mitte nur einen ganz unbedeutenden Einfluß auf den zeitlichen Beginn und auf die Intensität der Krümmung haben. An dekapitierten Keimlingen scheint die von Rothert erwiesene Regeneration der physiologischen Spitze (1894, S. 201) bei 30 bis 32° etwas eher zu erfolgen als bei Zimmertemperatur. Doch ließ sich ein ganz sicheres Urteil darüber nicht gewinnen.

Ebensowenig hat die Spaltung der Spitze¹⁾ bis zu 1 cm Länge von der Schmal- oder von der Breitseite einen wesentlich verzögernden Einfluß auf den Beginn und den Fortschritt der Krümmung. Ja selbst, wenn man die eine Hälfte entfernt¹⁾, wird zwar die Verzögerung ganz wenig größer, bleibt aber immer noch klein gegenüber solchen Keimlingen, denen man 1 cm der Spitze dekapitiert hat (vergl. den in Abschnitt V mitgeteilten Versuch 29).

Über die interessanten phototropischen Krümmungen der halbierten Spitzen soll später in einem besonderen Abschnitte berichtet werden.

Die Ergebnisse dieses Abschnittes lassen sich etwa folgendermaßen zusammenfassen:

1) Vorausgesetzt, daß man mit Wasser gefüllte Glaskäppchen über die verwundeten Teile stülpt.

A. Eine einseitige Verwundung der Koleoptilen durch einen queren Einschnitt, sowie Spaltung der Spitze der Keimblätter bis zu 1 cm Länge hemmt das Wachstum des Kotlede so gut wie gar nicht. Doppelseitige quere Einschnitte, je durch den halben Umfang der Koleoptilen, ebenso Dekapitation der Koleoptilen, bewirken eine, wenn auch geringe, so doch ausgesprochene Wachstumsverlangsamung.

B. Bei einseitiger Verwundung durch einen queren Einschnitt krümmen sich viele Koleoptilen zunächst in ganz geringem Maße von der Wundstelle weg, sodann nach einigen Stunden eine größere Zahl nach der Wundstelle hin. Doppelseitige, gleichstarke Verwundung hat keine Krümmung zur Folge.

C. Mit einem oder zwei Quereinschnitten versehene Keimlinge krümmen sich bei 20° und bei 30 bis 32° ebenso oder fast ebenso schnell und ebenso intensiv phototropisch wie die unverletzten Keimlinge. Gleiches gilt für solche Koleoptilen, bei denen die Spitze auf eine Strecke von 1 cm gespalten wurde. Selbst Entfernung der einen Hälfte zieht nur eine geringe Verzögerung des Krümmungsbegines nach sich.

Abschnitt III. Phototropische Reizleitung durch einseitig mit einem Querschnitte verwundete Keimblätter von *Avena*.

Schon Rothert hatte gezeigt (1894, S. 64 ff.), daß die phototropische Reizleitung durch eine Verwundung, bestehend in zwei queren Einschnitten, die zusammen „mindestens $\frac{1}{3}$ der Gesamtpерipherie des Cotyledo“ umfaßten, auf entgegengesetzten Seiten des Keimlings, nicht gehemmt wird. Nachdem es mir gelungen war, diese Angabe zu bestätigen, konnte ich an die experimentelle Prüfung meiner ersten Hauptfrage herantreten, ob die Reizleitung stets ungestört ist, mag nun die Verwundung — der Einschnitt — wie immer orientiert sein, und ob die Richtung der phototropischen Krümmung irgendwie auch von der Orientierung des Einschnittes oder lediglich von der Richtung des Lichteinfallendes abhängig ist. Da es sich herausgestellt hatte, daß sich ein großer Teil der Keimblätter einige Stunden nach einer einseitigen Verwundung ausgesprochen nach der Wunde hinkrümmt, so war es notwendig, für derartige Reizleitungsversuche zunächst solche Keimlinge zu verwenden, bei denen der Einschnitt auf der Hinterseite oder auf einer der beiden Flanken (bezogen auf die Lichtquelle) gemacht worden

war. Die partielle Verdunkelung der Keimblätter wurde durch Papierröhrchen mit Deckel nach Rothert (1894, S. 20 ff.) oder durch Stanniölröhrchen¹⁾ (Rothert 1894, S. 56 ff.) bewirkt.

A. Reizleitung von der beleuchteten Spitze in die verdunkelte Basis.

a) Reizleitung in Koleoptilen, in die auf der Hinterseite ein querer Einschnitt gemacht worden war.

Versuch 13. *Avena sativa*.

Etiolierte Keimlinge, 1 bis $1\frac{1}{2}$ cm lang. 10 Koleoptilen wurden in der Mitte zwischen Basis und Spitze auf der Hinterseite durch einen queren Einschnitt so verwundet, daß bei 6 Keimblättern $\frac{1}{2}$, bei 3 $\frac{2}{3}$, bei 1 $\frac{3}{4}$ des Umfanges durchschnitten war. Der untere Teil der Keimblätter wurde mit schwarzen Papierröhrchen und Deckeln bis auf eine 3 bis 4 mm lange Spitze so verdunkelt, daß die Wundstelle nicht beleuchtet war. Temp. 30°. Nach 8 Stunden sind

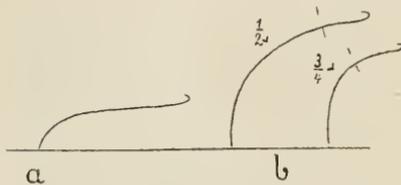


Fig. 2.

die unverdunkelten Vergleichskeimlinge außerordentlich stark (vgl. Fig. 2 a), die verwundeten Keimlinge sämtlich z. Z. sehr stark in den basalen Teilen unterhalb der Wundstelle lichtwärts gekrümmt (Fig. 2 b).

Versuch 14. *Avena sativa*.

Etiolierte Keimlinge, 1 bis $1\frac{1}{2}$ cm lang.

a) 18 Keimblätter wurden in der Mitte zwischen Basis und Spitze so verwundet, daß bei 4 Koleoptilen der Einschnitt $\frac{1}{2}$, bei 14 $\frac{2}{3}$ des Umfanges umfaßte. Der Unterteil wurde durch enganschließende Stanniölröhrchen bis auf einen 3 bis 5 mm langen Spitzenteil verdunkelt.

1) Bei der Verdunkelung mittelst Papierröhrchen und Deckel habe ich gegenüber Rothert eine kleine Verbesserung angebracht, die empfehlenswert ist. Rothert machte den übergreifenden Rand seiner Papierdeckel überall gleich breit (6 mm). Wenn sich nun die Keimlinge stark krümmen, kann es wohl vorkommen, daß die Deckelwände hinten soweit von den Papierröhrchen emporgehoben werden, daß Reflexlicht von der Hinterseite und den beiden Flanken einfallen kann. Dies wird vermieden, wenn man den Rand des Deckels von der Vorderseite nach der Hinterseite allmählich breiter werden läßt, so, daß er vorn 5 bis 6 mm, hinten 9 bis 10 mm breit ist.

Bei der Verdunkelung mit Stanniölröhrchen kommt es leicht vor, daß die Röhrchen durch das Wachstum der Keimblätter gehoben werden, so daß zwischen dem unteren Rand der Röhrchen und der Erde ein Teil der Koleoptilen direkt von Licht getroffen wird. Wenn nun auch Rothert schon gezeigt hat (1894, S. 62 ff.), daß dadurch eine Krümmung in den höher gelegenen Teilen nicht zustande kommt, so habe ich doch vorsichtshalber über die partiell verdunkelten Koleoptilen noch ein Papierröhrchen oder Stanniölröhrchen von größerem Durchmesser in die Erde gesteckt.

- b) 8 Keimblätter unverwundet, in gleicher Weise verdunkelt.
 c) 6 " " " unverdunkelt.
 Temperatur 31°.

Nach 7stündiger Beleuchtung wurden die Stanniolhüllen im Zwiellicht so entfernt, daß das Licht seitlich zu der ursprünglichen Beleuchtungsrichtung einfiel. Es begann sofort durch Schnellbewegung eine Krümmung der verdunkelten Basalteile im Sinne der ursprünglichen Lichtrichtung. Sie nahm während eines $\frac{1}{2}$ stündigen Aufenthaltes im Dunkelschranke noch zu.

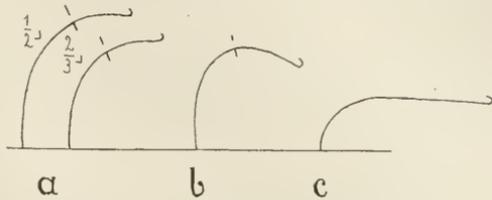


Fig. 3.

Nur waren die a, b, c wie in Fig. 3 a, b, c gekrümmt.

Versuch 15. *Avena sativa*.

Etiolierte Keimlinge, 1— $1\frac{1}{2}$ cm lang.

a) 9 Keimblätter so verwundet, daß bei $3\frac{1}{2}$, bei $4\frac{2}{3}$, bei $2\frac{3}{4}$ des Umfanges durchschnitten wurde. Verdunkelung durch Stanniolröhrchen wie in Versuch 14.

b) 5 Keimblätter nicht verwundet, aber wie a verdunkelt.

c) 5 Keimblätter verwundet wie a, aber nicht verdunkelt.

d) 5 Keimblätter weder verwundet noch verdunkelt.

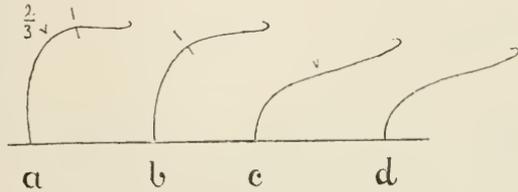


Fig. 4.

Temp. 31°.

Nach 8stündiger Beleuchtung wurden die Stanniolröhrchen wie in Versuch 14 entfernt und das Kulturgefäß eine Stunde lang im Dunkeln am Klinostaten um die horizontale Achse rotiert.

Nun waren die a bis d wie in Fig. 4 a bis d gekrümmt.

Im ganzen wurden in diesen und ähnlichen Versuchen geprüft: 72 verwundete und basal verdunkelte Koleoptilen; davon in 6 Versuchen 38, bei denen die Verdunkelung durch Papierröhrchen, und in 3 Versuchen 34, bei denen sie durch Stanniolröhrchen bewirkt wurde. Von diesen 72 Keimlingen krümmten sich lichtwärts 65, und zwar (a) 21, bei denen der halbe Umfang durchschnitten wurde; (b) 34, bei denen der Schnitt $\frac{2}{3}$ und (c) 9, bei denen er $\frac{3}{4}$ des Umfanges umfaßte. Von den 7 Keimlingen, die sich nicht lichtwärts krümmten, gehörten 2 zu Gruppe (a) und 5 zu Gruppe (c).

Aus diesen Versuchen geht also hervor, daß durch einen Einschnitt auf der Hinterseite der Koleoptilen die Reizleitung nicht wesentlich gehemmt wird: Wie bei den unverwundeten, so erfolgt auch bei den derartig ver-

wundeten Keimlingen in den verdunkelten Basalteilen unterhalb der Wundstelle eine ausgesprochene Krümmung nach der Lichtquelle hin, selbst dann, wenn man $\frac{2}{3}$ bis $\frac{3}{4}$ des Umfanges der Koleoptilen durchschneidet, obwohl durch die Verwundung eine gerade entgegengerichtete Krümmung angestrebt wird. Verdunkelt man mit Stanniolröhrchen, so tritt ein entsprechendes Krümmungsbestreben auf, das an Stärke nicht wesentlich hinter dem der unverwundeten Keimlinge zurücksteht.

b) Reizleitung in Koleoptilen, in die auf einer der beiden Flanken ein querer Einschnitt gemacht worden war.

Im ganzen wurden untersucht mit seitlichen Einschnitten 155 Keimlinge und zwar in 12 Versuchen 120, die mit Stanniolröhrchen

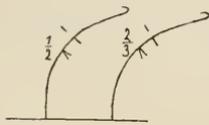


Fig. 5.

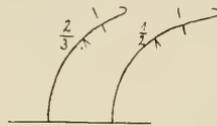


Fig. 6.

(vgl. Fig. 5), in 5 Versuchen 35, die mit Papierröhrchen verdunkelt worden waren (vgl. Fig. 6). Es

krümmten sich lichtwärts

153 Koleoptilen, davon

128, bei denen $\frac{1}{2}$, 23, bei

denen $\frac{2}{3}$, 4, bei denen $\frac{3}{4}$ des Umfanges durchschnitten worden war.

Nicht phototropisch krümmten sich nur 2, bei denen der Einschnitt $\frac{1}{2}$ des Umfanges umfaßte. Abgesehen von der phototropischen Krümmung machte sich bei einer ganzen Anzahl von Keimlingen auch die geringe seitliche Abweichung nach der Wundstelle hin geltend, die ich schon früher beschrieben habe. Niemals aber trat eine Krümmung nach der nicht verwundeten Seite ein.

Also auch durch einen Einschnitt auf einer der Flanken der Keimblätter durch $\frac{1}{2}$ bis $\frac{3}{4}$ ihres Umfanges wird die phototropische Reizleitung nicht gehemmt. Die Krümmung ist ganz unabhängig von der Schnittrichtung; sie wird allein durch den einseitigen Einfall des Lichtes auf die Spitze bedingt.

c) Reizleitung in Koleoptilen, in die auf der Vorderseite ein querer Einschnitt gemacht worden war.

Nach den bisher ermittelten Tatsachen über die Reizleitung in verwundeten Koleoptilen ist die Annahme von vornherein sehr begründet, daß der Reiz auch in solchen Koleoptilen geleitet wird, in die auf der Vorderseite ein Einschnitt gemacht ist. Ebenso mehr

Vorsicht ist aber bei der Beurteilung solcher Versuche geboten, da ich gezeigt habe, daß schon durch die Verwundung eine, wenn auch meist nur geringe Krümmung nach der Wunde hin einzutreten pflegt.

Versuch 16. *Avena sativa*.

Etiolierte Keimlinge, $1-1\frac{1}{2}$ cm lang.

a) 13 Keimlinge mit Einschnitten auf der Vorderseite: bei 3 durch $\frac{1}{23}$, bei 9 durch $\frac{2}{30}$, bei 1 durch $\frac{3}{4}$ des Umfanges. Bis auf einen 2 bis 3 mm langen Spitzenteil durch Stanniolröhrchen verdunkelt.

b) 12 Keimlinge, ebenso verwundet; Schnitt bei 3 durch $\frac{1}{25}$, bei 8 durch $\frac{2}{3}$ und bei 1 durch $\frac{3}{4}$ des Umfanges; ganz verdunkelt, in den Basalteilen durch Stanniolröhrchen wie bei a, in den Spitzenteilen durch oben geschlossene Stanniolröhrchen von etwas größerem Durchmesser, die das ganze Keimblatt glockenförmig überdeckten.

Nach 7stündiger einseitiger Beleuchtung bei 29° sind die a und b wie in Fig. 7 a und b, die ganz belichteten Kontrollkeimlinge wie in c gekrümmt.

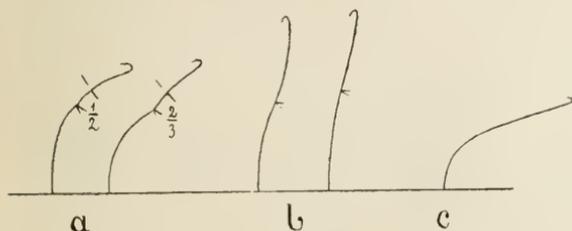


Fig. 7.



Fig. 8.

Versuch 17. *Avena sativa*.

Etiolierte Keimlinge, $1-1\frac{1}{2}$ cm lang.

a) 14 Keimlinge verwundet wie in Versuch 18. Die Einschnitte umfaßten $\frac{1}{2}$ bis $\frac{2}{3}$ des Umfanges. Verdunkelung bis auf ein 2 bis 3 mm langes Spitzchen durch Papierröhrchen mit Deckel.

b) 10 Keimlinge ebenso verwundet, aber ganz verdunkelt: die Spitze durch oben geschlossene Stanniolkäppchen, die Basis durch Papierröhrchen und Deckel, in die die Stanniolkäppchen hineinreichten.

Nach 6stündiger einseitiger Beleuchtung bei 30° sind die a gekrümmt wie in Fig. 8, die b wie in Fig. 7 b.

Im ganzen wurden in diesen und anderen Versuchen 78 Keimlinge geprüft, davon in 5 Versuchen 64, bei denen die partielle Verdunkelung durch Stanniolhülsen, in einem Versuche 14, bei denen sie mit Papierröhrchen bewirkt wurde. Von diesen 78 Keimlingen krümmten sich ca. 65 ausgesprochen stärker, ca. 13 ebenso stark wie die ganz verdunkelten unter dem Einflusse der Verwundung. Bei denen, die sich stärker krümmten, waren 37 durch den halben, 26 durch $\frac{2}{3}$, 2 durch $\frac{3}{4}$ des Umfanges geschnitten.

Die Versuche lehren also augenscheinlich, daß auch dann, wenn der vordere Teil des Keimblattes durchschnitten wird, eine Reizleitung in die Basalteile stattfindet und daß durch diese Transmission eine phototropische Krümmung, unabhängig von der Schnittrichtung, in gleicher Weise wie bei den unverwundeten Keimlingen ausgelöst wird.

Im übrigen werden die Versuche des nächsten Abschnittes in vieler Hinsicht eine willkommene Bestätigung dieser Versuche bilden.

B. Kontrollversuche zur Beurteilung der Brauchbarkeit der bisher angewendeten Verdunkelungsmethoden.

Man könnte bei den bisher besprochenen und den im weiteren Verlaufe meiner Arbeit noch mitzuteilenden Versuchen in Anbetracht der sehr großen Lichtempfindlichkeit der Keimlinge den Einwand machen, die Krümmung unterhalb der Wunde beruhe vielleicht auf einer geringen Belichtung dieser Teile durch Lichtstrahlen, die sich durch die Verdunkelungseinrichtungen oder auch innerhalb der Keimblätter von der Spitze her eingeschlichen hätten. Um dem zuvorzukommen, habe ich noch eine Reihe Kontrollversuche gemacht, wenn ich auch von vornherein meine Versuche für ebenso einwandfrei halte wie Rothert die seinigen.

a) Von diesen Versuchen seien zunächst einige mitgeteilt, die erkennen lassen, daß den Verdunkelungseinrichtungen nicht die Brauchbarkeit abgesprochen werden kann.

Versuch 18. *Avena sativa*.

Etiolierte Keimlinge, $1-1\frac{1}{2}$ cm lang. 8 Koleoptilen wurden in folgender Weise verdunkelt (vgl. Fig. 9a). Vom basalen Teil wurde das Licht durch ein Papierröhrchen

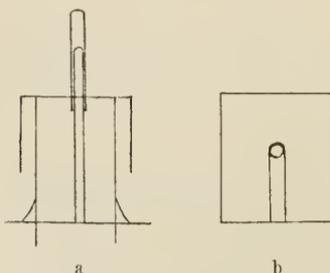


Fig. 9.

abgeblendet. Darauf wurde ein Deckel mit ca. 1 cm breitem, übergreifendem Rand gesetzt. In dem Deckel war ein Spalt von etwa 6 bis 10 mm Länge und 2 mm Breite gemacht (vgl. Fig. 9b), und in den hintersten Teil (bezogen auf die Lichtquelle) dieses Spaltes ein oben verschlossenes Stanniolröhrchen so eingeklemmt worden, daß sein unteres Ende 1 bis 2 mm weit in das Deckelinnere hineinragte. Dieses Stanniolkäppchen wurde beim Verschluß des Papierröhrchens mit dem Deckel über die Spitze des Keimblattes gestülpt. Die in dieser Weise armierten Keim-

blätter konnten also nicht direkt von den parallel zum Deckel einfallenden Lichtstrahlen der Lichtquelle getroffen werden. Nur durch den Spalt im Deckel vermochte etwas Licht und zwar nur auf diejenigen Teile der Keimblätter einzufallen, die in dem Papierröhrchen eingeschlossen waren.

Die Keimlinge wurden 7 Stunden im Wärmeschrank bei 31° einseitig beleuchtet. Sie blieben während dieser Zeit ganz gerade. Die nicht verdunkelten Keimlinge waren dagegen sehr stark gekrümmt.

Der Versuch wurde 4 mal mit gleichem Erfolge im ganzen an 31 Keimlingen ausgeführt. Davon blieben 28 gerade; nur 3 Stück, die aus den Deckeln herausgewachsen und von direkten Lichtstrahlen getroffen worden waren, waren gekrümmt.

Versuch 19. *Avena sativa*.

Etiolierte Keimlinge, 1—1½ cm lang. Von 14 Keimlingen wurden die Lichtstrahlen der Auerlampe durch schwarze Papierröhrchen ohne Deckel abgeblendet. Der Rand der Röhrchen überragte die Keimlingsspitzen um ½—1 cm. Temp. 29°.

Nach 4 Stunden sind die Keimlingsspitzen noch nicht über den Rand der Röhrchen hinausgewachsen und sämtlich gerade, die nicht verdunkelten aber sind stark gekrümmt.

Nach weiteren 3 Stunden sind die Koleoptilen, bis auf eine, etwas über den Rand der Papierröhrchen hinausgewachsen und infolgedessen lichtwärts gekrümmt. Ein Keimling, vom Rand des Röhrchens überragt, ist noch immer gerade.

Versuch 20. *Avena sativa*.

Etiolierte Keimlinge, 1—1½ cm lang. Wie im vorigen Versuche. Nur mit folgender Abänderung:

Nach 4½ Stunden sind die mit den Röhrchen verdunkelten Keimblätter noch gerade.

Die größeren werden mit neuen Röhrchen so umgeben, daß die Spitzen von ihrem Rande wieder um ca. 1 mm überragt sind.

Nach weiteren 2½ Stunden sind nur diejenigen Koleoptilen gekrümmt, deren Spitzen über den Rand der Röhrchen hinausgewachsen waren.

Alle diese Versuche zeigen, daß Licht, welches nicht direkt auf die Koleoptilen fällt, phototropisch bedeutungslos ist.

Zudem läßt sich leicht nachweisen, daß sich die verwundeten Koleoptilen auch dann phototropisch mit ihren basalen Teilen krümmen, wenn die Möglichkeit des Einschleichens von Licht durch die Verdunkelungsvorrichtungen ganz ausgeschlossen wird. Man braucht nur die basalen Teile der verwundeten Keimblätter mit sehr fein gesiebter, staubtrockener Erde zu verdunkeln, um dies zu erreichen. Bei Rothert hatte ein solcher Versuch keinen Erfolg gehabt (1894, S. 65), wie Rothert meint, vielleicht infolge der austrocknenden Wirkung der Erde. Solche Versuche, wiederum im Wärmeschrank bei 29°, habe ich im ganzen 8 angestellt. Bei dreien befand sich der Einschnitt auf der Vorderseite, bei dreien auf der Hinterseite und bei zweien auf einer der Flanken. Nach 6- bis 7stündiger, einseitiger Beleuchtung waren die Keimlinge bis auf ganz wenige Ausnahmen

(ca. 5 %) nach der Befreiung von der zur Verdunkelung benutzten Erde ziemlich stark lichtwärts gekrümmt. Nur ein Versuch, bei dem sich die Einschnitte hinten befanden, blieb ganz erfolglos. Da Rothert seinen Versuch bei Zimmertemperatur gemacht hat, so war die Frage nicht uninteressant, ob sein negativer Erfolg etwa der tieferen Temperatur zuzuschreiben ist. In einem ähnlichen Versuche mit seitlich orientierten Einschnitten an den Keimlingen erhielt ich aber auch bei diesen Bedingungen wenn auch schwächere, so doch ausgesprochene phototropische Krümmungen. Daß in diesen Versuchen tatsächlich die lufttrockene Erde die Lichtstrahlen abhielt, zeigten alle diejenigen Keimlinge, die, im Wachstum noch zurückgeblieben, während der Versuche die Erde nicht durchbrochen hatten: sie blieben ganz ungekrümmt. —

Auch indirekt läßt sich leicht beweisen, daß die Krümmungen der verdunkelten Basalteile nicht durch Lichtstrahlen ausgelöst werden können, die sich von außen in die Verdunkelungsvorrichtungen eingeschlichen haben: Man braucht dazu nur bei einem Teile der unterseits verdunkelten Koleoptilen die Spitzen durch Stanniolkäppchen bis nahe an den verdunkelten Basalteil zu verdunkeln und nach längerer, einseitiger Beleuchtung die Krümmung mit derjenigen der spitzwärts nicht verdunkelten Keimblätter zu vergleichen.

Versuch 21. *Avena sativa*.

Etiolierte Keimlinge, $1\frac{1}{2}$ —2 cm lang.

a) Bei 9 Keimlingen mit je einem Einschnitt auf der Hinterseite in der Mitte zwischen Basis und Spitze (3 durch $\frac{1}{2}$, 4 durch $\frac{2}{3}$, 2 durch $\frac{3}{4}$ des Umfanges) wurden die Basalteile außerdem 3 bis 4 mm der Spitze durch Stanniolhülsen verdunkelt, so daß bei Versuchsbeginn nur eine Strecke von etwa $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$ mm beleuchtet wurde. Diese Zone nahm mit dem Wachstum der Keimblätter während des Versuches bis zu 4 mm zu.

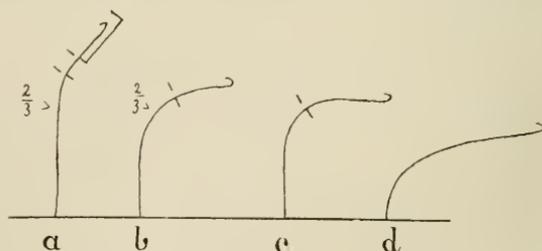


Fig. 10.

- b) Bei 9 ebenso verwundeten Keimlingen wurde nur der basale Teil verdunkelt.
 c) Ebenso bei 6 nicht verwundeten Keimlingen.
 d) 6 Vergleichskeimlinge, nicht verwundet und unverdunkelt.

Nach 7stündiger, einseitiger Beleuchtung bei 30° wurden die Stanniolröhrchen entfernt und die Keimlinge in den Dunkelschrank gestellt. Eine Stunde später sind die Gruppen a, b, c, d wie in Fig. 10 a bis d gekrümmt.

käppchen mit Reibung hineinpassen (vgl. Fig. 9 a). Nach $6\frac{1}{2}$ stündiger, einseitiger Beleuchtung bei 30° sind die 6 Keimblätter völlig gerade. Sie sind stark in die Länge gewachsen und haben die Glasröhrchen samt Deckel in die Höhe gehoben.

Der Versuch wurde noch einmal in gleicher Weise und mit gleichem Erfolge wiederholt.

Versuch 23. *Avena sativa*.

6 Koleoptilen, $1-1\frac{1}{2}$ cm lang. Alles wie im vorigen Versuche. Nur werden in die oberen Teile der Glasröhrchen 1 cm lange, abgeschnittene Keimblattspitzen so gesteckt, daß die Schnittwunden direkt auf die Spitzen der Versuchskoleptilen aufstoßen. Die Versuchskeimblätter sind wieder nur $\frac{1}{2}-1$ mm vom direkt einfallenden Licht entfernt. Nach 7 stündiger, einseitiger Beleuchtung bei 30° sind alle Koleptilen noch ganz gerade.

Der Versuch wurde dreimal in gleicher Weise wiederholt. Einmal blieben alle 6 Koleoptilen gerade, das zweite Mal von 6 5, das dritte Mal von 6 4. Die übrigen 3 (1+2), die mit ihren Spitzen ein ganz klein wenig in den Bereich der direkten, einseitigen Beleuchtung gekommen waren, waren schwach phototropisch gekrümmt.

Ähnliche Versuche, ebenfalls mit negativem Erfolge, wurden schließlich in der Weise gemacht, daß die Koleoptilen mit enganschließenden Stanniölröhrchen verdunkelt wurden, in deren oberes Ende abgeschnittene Keimblattspitzen gesteckt worden waren.

Daraus ist ersichtlich, daß auch durch eine ungleichmäßige Ausbreitung des Lichtes innerhalb der Koleoptilen von der beleuchteten Spitze zur verdunkelten Basis die phototropische Krümmung der Basis nicht erklärt werden kann. —

Aus allen Kontrollversuchen geht also hervor, daß die angewendeten Verdunkelungsmethoden völlig einwandfrei sind.

C. Reizleitung in verwundeten Koleoptilen von der einseits beleuchteten Spitze in die von entgegengesetzter Seite beleuchtete Basis.

Noch in anderer Weise läßt sich der Beweis erbringen, daß in den Keimblättern von *Avena* tatsächlich eine phototropische Reizleitung von der Spitze nach der Basis auch über eine verwundete Zone hinaus stattfinden kann, und zwar mit der Methode der doppelseitigen Beleuchtung, die schon Rothert (1894, S. 57 ff.) bei unverwundeten Keimlingen den zwingendsten Beweis für die Transmission des Reizes von der Spitze nach der Basis an die Hand gegeben hatte. Diese Versuche haben für uns sogar noch eine ganz besonders große Bedeutung.

Es mußte selbstverständlich auch bei diesen Versuchen wieder der Tatsache Rechnung getragen werden, daß die Reizleitung über die verwundete Stelle nach der Basis in optimaler Temperatur am besten zur Geltung kommt. Meine Versuchsanordnung war deshalb folgende: Im Dunkelzimmer wurde ein Thermostat von der Form aufgestellt, wie er bei Pfeffer (1904, S. 95) abgebildet ist, bestehend aus einem doppelwandigen Zinkgefäß, auf das eine Glasglocke gesetzt wird. Die Glocke kleidete ich innen mit mattem, schwarzem Papier aus, so daß das Licht auf einander entgegengesetzten Seiten nur durch zwei Spalte von genau gleicher Größe: 16 cm Länge und 3,5 cm Breite einfallen konnte, deren unterer Rand 2 cm von dem Rand der Glasglocke entfernt war. Die Temperatur wurde auf 28—30° gehalten. Der Thermostat befand sich in der Mitte zwischen zwei Auerlampen, deren Brenner, ca. 2 m voneinander entfernt, in gleiches Niveau mit den Lichtspalten in der Glocke gebracht wurden. Die Kulturschalen stellte ich so auf, daß die Oberfläche ihrer Erde annähernd mit dem untern Rand der Spalte in gleicher Höhe lag. Die Keimlinge wurden durch schwarze Papierröhrchen verdunkelt. In letztere waren auf entgegengesetzten Seiten Längsausschnitte von 6—7 mm Breite gemacht worden, auf der einen Seite am oberen, auf der anderen am unteren Ende, so daß die beiden Ränder der Ausschnitte sich auf gleichem Niveau befanden. Diese Papierröhrchen wurden so über die Keimlinge gestülpt, daß die Grenzen der entgegengesetzten Beleuchtungen wenige Millimeter unter die Spitzen der Koleoptilen zu liegen kamen und die Wundstelle von der gleichen Seite das Licht erhielt wie die übrige Basis. Ausserdem wurde die Beleuchtung so gewählt, daß die Spitzen etwas weniger intensiv einseitig beleuchtet waren als die basalen Teile von der entgegengesetzten Seite.

Versuch 24. *Avena sativa*.

Etiolierte Keimlinge, 1—1½ cm lang.

Bei 6 Koleoptilen wurde in der Mitte zwischen Basis und Spitze ein Einschnitt durch ½ bis ¾ des Umfangs gemacht. Die Keimlinge wurden so orientiert, daß die Wunden nach derjenigen Seite gerichtet waren, von der die Basis das Licht erhielt. Temperatur 29—30°.

Die Keimlinge krümmten sich zunächst mit der Spitze und mit der Basis nach den entsprechenden Lichtquellen, nach 4—5 Stunden aber begannen 2 Keimlinge sich im Basalteile auch unterhalb der Wundstelle im Sinne der beleuchteten Spitze umzukrümmen, nach 6 Stunden ebenso ein weiterer Keimling. Nach 8stündiger Versuchsdauer hatte sich nichts wesentliches geändert. Von den 3 Keimlingen, die nicht dem Einfluß der Spitze unterlegen waren, war bei 2 : ¾, bei 1 : ½ des Keimlingsumfangs durchschnitten:

bei den 3 Keimlingen, die sich mit der Basis im gleichen Sinne wie die Spitze gekrümmt hatten, umfaßte der Schnitt die Hälfte des Umfanges.

Versuch 25. *Avena sativa*.

Etiolierte Keimlinge, 1—1½ cm lang.

6 Keimlinge, wie im vorigen Versuche verwundet. Bei 3 davon wurden Stanniolkäppchen auf die Spitzen gesetzt, so daß der untere Rand der Röhren mit der unteren Grenze der Spitzenbeleuchtung annähernd zusammenfiel. Temperatur 28—30°.

Nach 6½stündiger Versuchsdauer waren die unverdunkelten 3 Keimlinge mit Spitze und Basis nach derjenigen Lichtquelle gekrümmt, welche die Spitze einseitig beleuchtete. Die 3 Keimlinge dagegen, deren Spitzen verdunkelt worden waren, hatten sich nach der anderen Lichtquelle gekrümmt.

Man sieht aus diesen Versuchen, daß der Einfluß der Spitze auf die von der entgegengesetzten Seite beleuchtete Basis so groß ist, daß ihn selbst ein Einschnitt durch die Hälfte des Umfanges der Koleoptile nicht aufzuheben vermag.

D. Indirekte Beweise für das Vorhandensein einer phototropischen Reizleitung in verwundeten Keimblättern.

Obwohl durch die bisherigen Versuche bereits das Fortbestehen der Reizleitung über verwundete Stellen in einwandfreier Weise bewiesen ist, schien es doch wegen der großen Lichtempfindlichkeit der Keimlinge zweckmäßig, auch durch indirekte Beweise, ähnlich wie es Rothert (1894) für unverwundete Keimlinge getan hatte, das Vorkommen der Reiztransmission in verwundeten Keimblättern weiter zu erhärten, und zwar durch eine Untersuchung des Einflusses der Spitze auf die Krümmung der basalen Teile. Diese Versuche gestatten auch eine gewisse Einsicht in die Frage, wie weit der phototropische Einfluß der Spitze auf die Basis durch einen Einschnitt durch $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ des Koleoptilumfanges geschwächt wird.

Rothert hat gezeigt (1894, S. 34 ff.), daß solche Koleoptilen, deren phototropisch besonders empfindliche Spitze verdunkelt wird, sich schwächer phototropisch krümmen als nicht verdunkelte, weil bei den ersteren die Reizleitung von der Spitze her fehlt. Es fragt sich also, ob nicht auch bei den verwundeten Keimblättern ein ähnlicher Einfluß der Spitze wahrgenommen werden kann.

Versuch 26. *Avena sativa*.

Etiolierte Keimlinge, 1—1½ cm lang.

a) 8 Keimlinge, nicht verwundet und nicht verdunkelt.

- b) 8 Keimlinge, bei denen in der Mitte zwischen Basis und Spitze ein verschieden orientierter Einschnitt durch $\frac{1}{2}$ bis $\frac{2}{3}$ des Umfanges gemacht war, nicht verdunkelt.
- c) 16 Keimlinge, unverwundet; aber die Spitzen auf 3—4 mm Länge mit Stanniolkäppchen verdunkelt.
- d) 13 Keimlinge mit Einschnitten wie bei b; Spitzenverdunkelung wie bei c.
- e) 13 Keimlinge, bei denen die Spitze in einer Länge von 3—4 mm dekapiert worden war.

Zimmertemperatur 23°.

Nach 3 Std. 30 Min. einseitiger Beleuchtung sind die a und b ziemlich stark, fast gleich, die c und d schwach, fast gleich, die e gar nicht gekrümmt.

Nach 5 Stunden sind bei a—d die Krümmungen verstärkt, die a ebenso stark gekrümmt wie die b, die c fast ebenso wie die d, e an der Spitze gekrümmt.

Nach 8 Stunden sind die a—e wie in Fig. 11 a—e gekrümmt. Von Gruppe c ist kein Keimling so intensiv gekrümmt wie bei a und

b, deren Krümmung gleich stark ist; von Gruppe d sind etwa 10 so intensiv gekrümmt wie die e, nur 3 annähernd so stark wie die b. Von ihnen waren 2 auf der Vorderseite (bezogen auf die Lichtquelle), 1 auf einer Flanke verwundet.

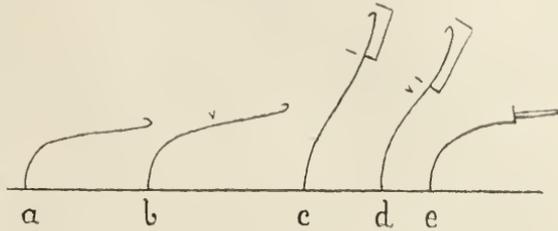


Fig. 11.

Im ganzen wurden auf solche Weise bei diesem und anderen 7 Versuchen, auch im Wärmeschrank bei 29—30°, 110 verwundete Keimlinge geprüft, bei denen die Spitzen verdunkelt waren.

Von 45 auf der Hinterseite eingeschnitt.	krümmten sich 41 schwächer,	4	stärker als die
" 41 " " Vorderseite	" " " 32	" 9	nicht verdunk.
" 24 " einer der Flanken	" " " 20	" 4	Vergleichspflz.
110	93	17	(15 %).

Außerdem krümmten sich von 66 nicht verwundenen Keimlingen, deren Spitzen verdunkelt worden waren, 60 schwächer, 6 (9%) ebenso stark wie die unverwundenen Vergleichspflanzen. In der Regel fiel die Krümmung der auf der Hinterseite verwundenen Keimlinge etwas schwächer als der auf der Vorderseite verwundenen aus. Dies steht jedenfalls mit der Tendenz der Koleoptilen, eine geringe Krümmung nach der Wundstelle hin zu machen, in engstem Zusammenhange. Dadurch wird es auch verständlich, daß bei den auf der Vorderseite verwundenen Keimlingen sich ein verhältnismäßig so großer Prozentsatz ebenso stark wie die unverdunkelten Vergleichskeimlinge gekrümmt hat. Der Einfluß der Verwundung allein erklärt freilich diese Ausnahmen nicht, wie schon die Tatsache

zeigt, daß auch von den auf der Hinterseite verwundeten, partiell verdunkelten Koleoptilen sowie von den überhaupt nicht verwundeten, aber partiell verdunkelten Versuchspflanzen stets einige sich ebenso oder annähernd ebenso stark wie die nicht verdunkelten Vergleichspflanzen krümmen. Abgesehen von dem Einflusse der autonomen Nutationen dürften diese Fälle ungezwungen in individuellen Verschiedenheiten der Empfindlichkeit ihre Erklärung finden (vgl. auch Rotherth 1894, S. 38).

Im übrigen fiel in allen diesen Versuchen die phototropische Krümmung bei den beiden nicht verdunkelten Gruppen der Keimlinge — den verwundeten und nicht verwundeten — und ebenso bei den entsprechenden Gruppen der Koleoptilen, deren Spitzen verdunkelt wurden, stets annähernd gleich intensiv aus.

Aus diesen Versuchen läßt sich demnach entnehmen, daß die Reizleitung von der Spitze nach der Basis durch einen queren Einschnitt, der die Hälfte oder zwei Drittel des Umfanges der Koleoptile umfaßt, so gut wie gar nicht geschwächt oder gehemmt wird. Zugleich bilden sie einen neuen, wenn auch indirekten Beweis für das Fortbestehen der Reiztransmission nach der Verwundung.

E. Geschwindigkeit der Reizleitung in den verwundeten Koleoptilen.

Weiter blieb noch zu untersuchen, wie sehr die Reizleitung im Verhältnis zu den unverwundeten Keimlingen in den verwundeten Koleoptilen verzögert wird. Darauf lassen sich Schlüsse ziehen aus der Beobachtung, um wie viel später die Krümmung in den basalen und verdunkelten Teilen der verwundeten Keimblätter gegenüber den unverwundeten eintritt. Denn die tropistische Reaktion als solche wird ja bei den Haferkeimblättern durch den Einschnitt gar nicht irgendwie verlangsamt oder beeinflußt, wie schon Rotherth zeigte und auch aus allen meinen, bisher mitgeteilten Versuchen klar hervorgeht.

Schon die eben erwähnten phototropischen Versuche mit verwundeten und nicht verdunkelten Keimlingen weisen darauf hin, daß auch die Reizleitungsvorgänge durch den Einschnitt kaum oder gar nicht beeinflußt werden können. Dieser Schluß ist eben daraus zu ziehen, daß die Krümmung der verwundeten Koleoptilen in fast gleicher Weise wie bei den nicht verwundeten abläuft. Diese Koinzidenz ist nur dadurch möglich, daß abgesehen von der direkten

dauernd eine indirekte Reizung der basalen Teile durch Zuleitung des Reizes von der Spitze über die Wundstelle hinaus erfolgt.

Immerhin mußte doch in besonderen Versuchen durch Ausschließung jeder direkten Reizung noch geprüft werden, inwieweit die Reizleitung durch die Wunde aufgehalten oder gehemmt wird. Und zwar war diese Frage natürlich getrennt für die verschiedene Orientierung der Schnittwunden zu lösen.

Da in den ersten Stunden nach der Operation bei den Keimblättern die Tendenz zu einer, wenn auch nur sehr schwachen Krümmung von der Wundstelle weg besteht, so waren die eindeutigsten Ergebnisse zu erwarten, wenn die Schnittwunde auf einer der beiden Flanken angebracht wurde. Zur Verdunkelung der basalen Teile dienten in allen Versuchen schwarze Papierröhrchen mit Deckel; die Einschnitte befanden sich stets im Dunkeln. Zum Vergleiche wurde in derselben Kulturschale jedesmal eine gleiche Zahl unverwundeter Keimlinge in gleicher Weise unterwärts verdunkelt. Es empfiehlt sich, die Zurichtung der Pflanzen für die Versuche in möglichst gedämpftem Licht vorzunehmen, da helles Licht die Reizstimmung in den Keimlingen so verändert, daß der Beginn der Reizkrümmung in den verdunkelten Basalteilen wesentlich verspätet wird. Durch Vorversuche hatte ich zunächst festgestellt, daß durchschnittlich $2\frac{1}{4}$ bis $2\frac{1}{2}$ Stunden nach Beginn der einseitigen Beleuchtung bei den unverwundeten Keimlingen mit Sicherheit Anfänge einer Krümmung in den unteren, verdunkelten Teilen nachweisbar sind.

Die eigentlichen Versuche, deren 7 mit verschiedener Reizdauer, zwischen $2\frac{1}{4}$ und 3 Stunden bei 28 bis 30° im ganzen an 42 verwundeten Versuchspflanzen gemacht wurden, zeigten nun, daß, durch einen Einschnitt auf einer Flanke, der Beginn der Krümmung unterhalb der Wunde kaum merklich verlangsamt wird: schon dann, wenn bei den ersten unverwundeten Keimlingen der Anfang einer Krümmung sichtbar wurde, ließ er sich auch bei einigen der verwundeten Koleoptilen nachweisen. Auch schreitet die Reaktion bei beiden annähernd gleich schnell voran. Am Erfolge änderte sich auch dann nichts, wenn der Schnitt durch $2\frac{2}{3}$ des Umfanges hindurchging.

Weiter wurden in 3 Versuchen 19 Keimpflanzen mit Einschnitten auf der Hinterseite und in 7 Versuchen 44 Koleoptilen mit Einschnitten auf der Vorderseite untersucht. Erstere Gruppe verhielt sich ganz so wie die Pflanzen mit Einschnitten auf einer

Flanke. Bei der letzteren Gruppe machte sich dagegen eine, wenn auch nur geringe Verzögerung des Reaktionsbeginnes und -fortschrittes geltend. Stets aber gab es auch hier einige verwundete Keimblätter, die sich gleichzeitig mit den nicht verwundeten krümmten. Danach wird man die minimale Verzögerung der nach entgegengesetzter Richtung angestrebten „Verwundungskrümmung“ zuschreiben müssen.

Aus allen diesen Versuchen muß man folgern, daß die Verwundung die Reizleitung überhaupt nicht verlangsamt, mag der Einschnitt orientiert sein wie er will und mag er sich auf die Hälfte oder auf zwei Drittel des Koleoptilumfanges erstrecken.

Wie die Reizleitung durch noch tiefere Einschnitte beeinflusst wird, habe ich aus naheliegenden Gründen nicht weiter verfolgt.

E. Hat der durchschnittene Teil des Keimblattes noch eine Bedeutung für die Reizleitung?

Ehe weitere Schlüsse aus den Tatsachen möglich waren, blieb noch festzustellen, ob für die Reizleitung nicht auch die durchschnittenen Teile der Keimblätter bedeutungsvoll sind. Man könnte ja meinen, daß an der Reizleitung vielleicht irgend welche Diffusionsvorgänge beteiligt seien, die auch über die Wunde hinweg möglich sein könnten, oder daß der Kontakt des lebenden Plasmas an den beiden Wundrändern nicht belanglos sei.

Schon bei den früheren Versuchen konnte ich mit Sicherheit beobachten, daß etwas derartiges nicht möglich ist. Zunächst sei darauf hingewiesen, daß die Keimblätter Hohlzylinder sind mit ziemlich kleinem Durchmesser der Zylinderwand, und daß das eingeschlossene Laubblatt sich nach den Beobachtungen Rotherts (1894, S. 25 ff.), die ich nur bestätigen kann, nicht an der aktiven Krümmung beteiligt. Durchschneidet man die Koleoptilen in querer Richtung halb, so klaffen die Wundränder in der Regel sofort und entfernen sich während der Versuche noch weiter voneinander, woraus also ersichtlich, daß das Plasma an den Wundrändern von Versuchsbeginu an sich nicht berührt. Aber auch Diffusionserscheinungen vom oberen zum unteren Wundrande sind nicht wohl möglich; denn vielfach quillt während des ganzen Versuches durch Wurzeldruck aus der Wunde Wasser heraus, das die Wunde vortrefflich ausspült. Gleichwohl bleibt die Krümmung nicht aus;

wie sie auch in trocken gehaltenen Kulturen dann erfolgt, wenn die Wunde bald nach der Operation austrocknet.

Trotz dieser Befunde schienen mir besondere Versuche wünschenswert.

Bei einer Anzahl Koleoptilen wurden Stannioblättchen tief in die Wunde hineingeschoben. Die Blättchen, die sich dabei auch in den Einschnitt des Laubblattes einklemmen, werden bald durch das etwas intensivere Wachstum dieses Blattes ein wenig in die Höhe gehoben: es tritt eine sehr zweckmäßige Verbiegung der Blättchen ein, wodurch sie von dem unteren Wundrand entfernt und gegen den oberen Rand der Wunde am Kotyledo gepreßt werden. Aus dem unteren Wundrande kann infolgedessen die Wasserausscheidung ungehindert vonstatten gehen. Auch bei diesen Keimlingen bleibt die Reizleitung von der Spitze völlig ungestört, wie auch der Einschnitt orientiert sein mag.

Auch auf andere Weise ließen sich die Wundränder voneinander entfernen, ohne die Reizleitung aufzuheben: Ich machte nämlich auf ein und derselben Seite des Keimblattes übereinander in 1 bis 1½ mm Entfernung zwei quere Einschnitte durch den halben Umfang des Kotyledo und löste das zwischen ihnen liegende Stück des Kotyledo durch zwei Längsschnitte heraus. Die Verdunkelung der basalen Teile geschah durch Papierröhren oder Stanniolhülsen oder fein gesiebte, staubtrockene Erde. Die Wunde wurde wieder in jeder nur denkbaren Weise orientiert. Das Ergebnis ist folgendes:

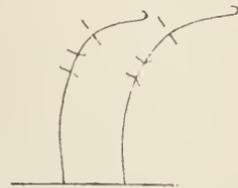


Fig. 12.

a) Verdunkelung mit Papierröhren.

Orientierung der Wunde	Zahl der Versuche	Zahl der Versuchskeimlinge	Davon phototropisch gekrümmt
seitlich	2	7 + 7	7 + 5
hinten	2	7 + 8	7 + 7
vorn	1	6	6

b) Verdunkelung mit Stanniolhülsen.

seitlich	2	16 + 9	15 + 9 (vgl. Fig. 12).
hinten	2	12 + 10	10 + 7
vorn	2	10 + 9	9 + 9

c) Verdunkelung mit fein gesiebter, trockener Erde.

seitlich	4	12 + 14 + 12 + 3	7 + 11 + 7 + 3
hinten	2	6 + 12	4 + 7

Die phototropischen Krümmungen bleiben bei dieser Art der Verwundung meist hinter den Keimlingen mit einem einfachen Einschnitt zurück. Dafür kann ebenso sehr die größere Ausdehnung der Wunde, wie die größere Austrocknung der Wundfläche ausschlaggebend sein. Eine Entscheidung, die sich durch einfache Versuche leicht treffen ließe, habe ich nicht versucht. Auch habe ich dem Reiz widerstanden, noch kompliziertere Arten der Verwundung zu prüfen.

Diese Versuche zeigen: 1. daß auch dann, wenn man ein ganzes Stück von der Länge und Breite des halben Umfangs der Koleoptile aus dem Keimblatt herauschneidet, die Reizleitung nach der Basis bei jeder beliebigen Orientierung der Wunde in normaler Weise erhalten bleibt, und

2. daß weder der Plasmakontakt an den Wundrändern noch auch irgend welche Diffusionsvorgänge über die Wunde hinweg als wesentlich für die Reizleitung in Betracht kommen können.

G. Verhalten verwundeter Keimlinge bei allseitiger Beleuchtung der Spitze und Verdunkelung der Basis.

Die phototropische Krümmung der verdunkelten Basalteile kann unter dem Einflusse der einseitig beleuchteten Spitze nicht schlechthin dadurch zustande kommen, daß (etwa nach einer reinen longitudinalen Fortleitung eines Erregungszustandes) in der basalen Reaktionszone der Unterschied zwischen der durch Zuleitung sekundär erregten und unerregt gebliebenen Hälfte empfunden und zum Ausgangspunkt eines neuen Reizvorganges, mit der phototropischen Krümmung als Schlußglied, gemacht wird. Das lassen schon meine bisherigen Versuche bei einigem Nachdenken zur Genüge klar erkennen. Somit konnte bei den nunmehrigen Versuchen keine unerwartete neue Tatsache, wohl aber eine sehr willkommene Bestätigung bisheriger Ergebnisse erhofft werden. Wäre nämlich jene Annahme wider Erwarten richtig, so müßte bei allseitiger, alleiniger Beleuchtung der Spitzen solcher Koleoptilen, die mit einem queren Einschnitt durch $\frac{1}{2}$ bis $\frac{2}{3}$ des Umfangs versehen sind, eine ausgesprochene „phototropische“ Krümmung in den verdunkelten Basalteilen eintreten und zwar in entgegengesetzter Richtung wie derjenigen, von der aus der Einschnitt gemacht worden war. Denn die Spitze wird durch die Beleuchtung in einen Erregungszustand

versetzt, der sich nach der Basis wegen der Schnittwunde nicht allseitig, sondern nur einseitig ausbreiten kann. Bleibt dagegen diese Krümmung aus, so ist die Annahme falsch. Denn ein negativer Erfolg behält in diesem Falle seine volle Gültigkeit, weil durch meine früheren Versuche erwiesen ist, daß die Wunde der Fortleitung der Erregung keinen Widerstand entgegengesetzt und andere Nebeneinflüsse nicht in Betracht kommen.

Die Versuche fanden wiederum im Wärmeschrank auf einem kleinen Ankerklinostaten bei $29-30^{\circ}$ statt. Die Basalteile der durch quere Einschnitte (durch $\frac{1}{2}-\frac{2}{3}$ des Umfanges) verwundeten Koleoptilen wurden mit Papierröhrchen mit Deckel oder auch mit Stanniolhülsen verdunkelt. Bei verschiedenen Versuchen wurden auch Stanniolplättchen in die Wunden gesteckt. Die Spitzen der Koleoptilen empfingen 7 Stunden lang allseitig (durch Rotation auf dem Klinostatenteller) Licht von dem Auerbrenner.

In allen drei Versuchen mit im ganzen 31 Keimblättern wurde niemals auch nur die geringste Krümmung der Basalteile von der Wundstelle weg beobachtet, obwohl sich der basale, verdunkelte Teil noch um 3—5 mm verlängert hatte. Wohl aber zeigte sich vielfach (im ganzen bei 19 Keimlingen = 61%) eine geringe Krümmung nach der Wundstelle hin, an Intensität der etwa gleich, die bei ganz verdunkelten, einseits verletzten Keimlingen auftritt.

Danach also gibt allseitige Beleuchtung der Spitze keinen Anlaß zu „phototropischen“ Krümmungen der verdunkelten Basis, wenn man durch einen queren Einschnitt den allseitigen Zusammenhang der Spitze mit der Basis in einen einseitigen verwandelt. —

Die Ergebnisse dieses dritten Abschnittes lassen sich kurz etwa in folgender Weise zusammenfassen:

1. Die phototropische Reizleitung in den Koleoptilen von *Avena* wird durch einen beliebig orientierten, queren Einschnitt durch die Hälfte bis drei Viertel des Kotyledoumfanges nicht aufgehoben.

2. Ja sie wird sogar durch solche Wunden weder dauernd geschwächt, noch vorübergehend gehemmt; auch werden die Reizleitungsvorgänge so gut wie gar nicht nachweisbar verlangsamt.

3. Der Einfluß der einseitig beleuchteten Spitze auf die von entgegengesetzter Seite beleuchtete Basis bleibt trotz eines Einschnittes durch die Hälfte des Koleoptilumfanges so groß, daß sich die Basis in gleicher Richtung wie die Spitze krümmt.

4. Die Reizleitung erfolgt von der Spitze zur Basis auch dann noch, wenn man aus der Koleoptile ein Stück von der Länge und Breite ihres halben Umfanges herausschneidet.

5. Demnach können Diffusionsvorgänge über die Wunde oder der Plasmakontakt an den Wundrändern nicht für das Fortbestehen der Reizleitung in Betracht kommen.

6. Meine Versuche, aus denen sich diese Ergebnisse ableiten, sind, wie besondere Kontrollversuche lehren, eindeutig. Die Reizleitung läßt sich auch indirekt einwandfrei nachweisen.

7. Aus allen diesen Tatsachen muß man den Schluß ziehen, daß eine Gewebebrücke, die nur $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ des Koleoptilumfanges breit ist, mag sie orientiert sein wie sie will, allein zur erfolgreichen Leitung des phototropischen Reizes vollkommen ausreicht.

8. Da ferner allseitige Beleuchtung der Spitze keinen Anlaß zu „phototropischen“ Krümmungen der verdunkelten Basis gibt, wenn man durch einen queren Einschnitt einen einseitigen Zusammenhang zwischen Spitze und Basis herstellt, so muß man weiter folgern, daß die phototropische Krümmung der Basis nicht einfach durch den Gegensatz einer erregten und einer nicht erregten Hälfte der Reaktionszone ausgelöst werden kann.

Abschnitt IV. Phototropische Reizleitung durch doppelseitig mit Quereinschnitten verwundete Keimblätter von *Avena*.

Die ganz ungewöhnliche Unempfindlichkeit der Keimblätter gegen Verwundungen ließ die Hoffnung nicht unbegründet erscheinen, das Problem der Reizverkettung noch weiter einengen zu können. Die mitgeteilten Versuche legten die Vermutung nahe, eine Reizleitung möchte auch dann noch erfolgen, wenn in die Koleoptilen von entgegengesetzten Seiten zwei quere Einschnitte je durch die Hälfte oder mehr als die Hälfte ihres Umfanges gemacht worden waren. Darin habe ich mich auch nicht getäuscht.

A. Reizleitung von der beleuchteten Spitze in die verdunkelte Basis.

Ich begann diese Versuche mit seitlich orientierten doppelten Einschnitten.

Versuch 27. *Avena sativa*.

Etiolierte Keimlinge, $1\frac{1}{2}$ cm lang.

Bei 13 Koleoptilen wurde in der Mitte zwischen Basis und Spitze auf entgegengesetzten Seiten seitlich je ein Einschnitt durch den halben Umfang gemacht, in ca. 1 mm Entfernung voneinander. Die basalen Teile wurden bis auf eine 2—3 mm lange Spitze durch Stanniolröhren verdunkelt. 9 in gleicher Weise verwundete Vergleichspflanzen wurden mit Stanniolröhren völlig verdunkelt.

Nach 6stündiger, einseitiger Beleuchtung bei 29° wurden die Stanniolröhren entfernt und die Keimlinge eine Stunde lang in den Dunkelschrank gestellt. Nun waren die Koleoptilen wie in Fig. 13 ausgesprochen lichtwärts gekrümmt. Dagegen waren die verwundeten Vergleichskeimlinge nicht gekrümmt.

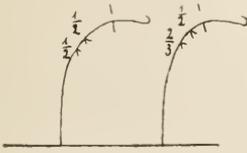


Fig. 13.

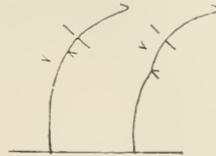


Fig. 14.

In gleicher Weise wurden im ganzen in 15 Versuchen 109 Keimlinge geprüft. Davon krümmten sich ausgesprochen phototropisch 97, während 12 gerade blieben oder nur spurenweise Krümmung nach dem Lichte hin zeigten. Bei einigen der gekrümmten Keimblätter (14—15) umfaßte der eine Einschnitt sogar $\frac{2}{3}$ oder $\frac{3}{4}$ des Koleoptilumfangs, der andere $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$. Die verdunkelten Vergleichskeimlinge blieben stets ganz gerade. Bei 7 weiteren Koleoptilen waren die Einschnitte nicht seitlich, sondern schräg nach vorn und hinten orientiert. Gleichwohl trat auch bei ihnen eine Krümmung nach der Lichtquelle hin ein. Nur in 2 Versuchen erhielt ich gar keine phototropischen Reaktionen bei verwundeten Keimlingen. Die Ursachen sind mir unbekannt.

Hieran schlossen sich Versuche mit Keimblättern, in die vorn und hinten Einschnitte gemacht worden waren. Solcher Versuche setzte ich 11 an mit 122 Versuchspflanzen. Von ihnen waren 68 Keimblätter so verwundet, daß sich der obere Einschnitt auf der Vorderseite befand, 54 so, daß er auf der Hinterseite gelegen war. Von der ersteren Gruppe krümmten sich lichtwärts 59, von der letzteren 36 (vgl. Fig. 14). 2 Versuche ergaben überhaupt kein ausgesprochenes Resultat. Im einen war der obere Einschnitt vorn, im anderen hinten gelegen.

Neben der Verdunkelung mit Stanniolröhren wurde in weiteren 9 Versuchen bei 76 doppelseitig verwundeten Keimlingen auch die Verdunkelungsmethode mit Papierröhren angewendet.

Die Gesamtheit der Versuche von Abschnitt IVa hat folgende Ergebnisse gezeitigt:

	Zahl der Ver- suchskeimlinge	Phototropische Krümmung	Keine Krümmung	oder %
I. Gesamtzahl der 35 Versuche (abgesehen von 4 mißglückten) . .	307	251	56	18,2
II. a) Davon verdunkelt mit Stanniolröhrchen	231	192	39	17
b) Verdunkelt mit Papierröhrchen	76	59	17	22
III. a) Seitliche Orientierung der Schnitte	132	113	19	14
b) Einschnitte auf Vorder- und Hinterseite	175	138	37	21,1
Davon α . oberer Einschnitt vorn . .	90	77	13	14
β . oberer Einschnitt hinten . . .	85	61	24	28

Außerdem wurden, allein bei seitlicher Orientierung der Einschnitte, mit feingesiebter, trockener Erde verdunkelt die Basalteile von 38 Keimlingen. Davon krümmten sich in 3 Versuchen 23 phototropisch; 15, die sämtlich die Koleoptile mit dem Laubblatt durchwachsen hatten, blieben gerade (40 %).

Man sieht, daß bei Verdunkelung mit trockener Erde, aber auch bei Verdunkelung mit Papierröhrchen ein größerer Prozentsatz der Keimlinge sich nicht phototropisch krümmt als bei Verdunkelung mit Stanniolhülsen. Das dürfte wohl damit zusammenhängen, daß die Wundstellen durch die enganliegenden Stanniolhülsen besser gegen Austrocknung geschützt sind als bei den anderen Methoden. Ist diese Annahme, wie ich glaube, richtig, so müßte es möglich sein, die Zahl der phototropisch reagierenden Koleptilen durch Umhüllung der Wunden mit feuchter Watte oder Filtrierpapier zu vergrößern, wenn man mit Papierröhrchen verdunkelt. Ich habe den Versuch nicht gemacht. Auch habe ich die Frage nicht weiter verfolgt, wie weit die entgegengerichteten Einschnitte genähert werden können, ohne daß die Reizleitung unterbleibt.

Das Ergebnis dieser Versuche läßt sich dahin zusammenfassen:

Doppelte Einschnitte von entgegengesetzter Seite durch die Hälfte oder mehr als die Hälfte des Umfanges der Koleoptilen machen eine Reizleitung über die operierte Stelle nicht unmöglich.

B. Indirekter Beweis für die Reizleitung über die operierte Stelle.

Er wurde wiederum durch Verdunkelung der Spitze geführt.

Versuch 28. *Avena sativa*.

Keimlinge $1\frac{1}{2}$ cm lang.

- a) 7 Keimlinge vorn und hinten durch je einen Einschnitt bis zur Mitte verwundet.
- b) 15 Keimlinge ebenso verwundet und die Spitzen auf 4—5 mm mit Stanniolkappen verdunkelt.
- c) 10 unverwundete Keimlinge entsprechend verdunkelt.
- d) 12 unverwundete Keimlinge, deren Spitzen in einer Länge von 4 mm abgeschnitten waren.
- e) Eine größere Zahl unverdunkelter und nicht verwundeter Vergleichskeimlinge.

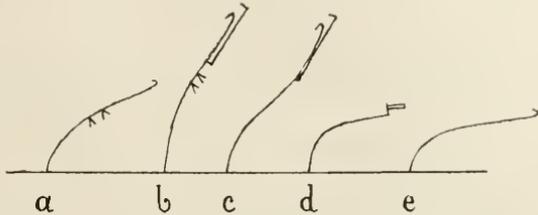


Fig. 15.

Nach 4 stündiger, einseitiger Beleuchtung bei Zimmertemperatur ($22-23^{\circ}$) sind die a und e annähernd gleich, die b und c schwächer, aber ebenfalls nahezu gleich gekrümmt, die d sind gerade.

Nach weiteren 4 Stunden einseitiger Beleuchtung sind die Krümmungen bei a—e wie in Fig. 15 a—e.

Derselbe Versuch wurde einmal in gleicher Weise und mit gleichem Erfolge ausgeführt (Gruppen a 8, b 11, c 13, d 12 Keimlinge, e wie im vorigen Versuche); außerdem noch dreimal bei 29° im Wärmeschrank mit ähnlichem, doch nicht so ausgesprochenem Erfolge. Bei 29° wird nämlich die Krümmung der an der Spitze verdunkelten und der nicht verdunkelten Keimlinge, namentlich nach längerer Versuchsdauer, recht ähnlich.

Aus allen diesen Versuchen ist zu ersehen, daß die verwundeten Keimlinge, deren Spitzen verdunkelt werden, sich weniger intensiv krümmen als die nicht verdunkelten, woran nur das Fehlen der Reiztransmission bei den ersteren Schuld sein kann.

Da der Unterschied in der Krümmung bei den nicht verwundeten und den verwundeten unverdunkelten Koleoptilen und ebenso bei den nicht verwundeten und den verwundeten verdunkelten Keimblättern verhältnismäßig gering ist, so wird man folgern müssen, daß die Reizleitung auch durch zwei entgegengerichtete

Einschnitte, die jede geradlinige Transmission unmöglich machen, relativ wenig geschwächt wird.

Schließlich zeigen die Versuche aber ganz augenscheinlich, daß die „physiologische Regeneration“ der besonders lichtempfindlichen Spitze, die Rotherth nach Dekapitation der Koleoptilen beobachtet hatte (1894, S. 200 ff.), noch nicht (oder doch nur höchst unvollkommen) erfolgt, wenn jede geradlinige Verbindung zwischen Basis und Spitze aufgehoben ist. Nur völlige Entfernung der Spitze gibt den Anlaß zu dieser Regeneration.

C. Geschwindigkeit der Reizleitung bei Verwundung mit zwei queren Einschnitten.

Die Versuchsanordnung war dieselbe wie in Abschnitt III, E. Das Ergebnis ist in folgender Tabelle zusammengestellt.

Zahl der Versuchspflanzen	Orientierung der Einschnitte	Belichtungsdauer der Spitze (Std.)	Basis phototropisch gekrümmt	Basis noch nicht gekrümmt
8	seitlich	4 ²⁰	8	—
8	„	4 ¹⁵	8	—
6	„	3 ¹⁵	5	1 (Spitze durchwachsen)
11	„	3 ¹⁰	6	5
8	„	3	5	3
7	„	3	2	5
10	vorn/hinten	3	4	6
9	seitlich	2 ⁵⁰	5	4
10	vorn/hinten	2 ⁴⁵	7	3

Die unverwundeten Keimlinge, deren Spitzen beleuchtet werden, krümmen sich etwa nach $2\frac{1}{4}$ — $2\frac{1}{2}$ Stunden phototropisch. Temperatur 29°.

Demnach wird die Reizleitung durch die Nötigung, in Ermangelung jeder geradlinigen Verbindung mehrfach in querer Richtung fortschreiten zu müssen, und durch die so schwere Verwundung geradezu auffallend wenig verlangsamt. Der Unterschied im Krümmungsbeginn bei verwundeten und nicht verwundeten Pflanzen beträgt 15 bis höchstens 30 Minuten.

D. Verhinderung der Reizübermittlung innerhalb der Wunde.

Bei einigen (3) Versuchen wurden wieder Stanniolplättchen in die Wunden gesteckt, um jede Übermittlung des Impulses über

die Wundflächen unmöglich zu machen. Gleichwohl erfolgte in der verdunkelten Basis eine phototropische Krümmung, die freilich meist sehr gering blieb. Ich glaube, die Ursache besteht darin, daß durch die Stanniolplättchen eine genügende Wasserversorgung der Spitze verhindert wurde, die sonst mit Hilfe des durch Wurzelndruck aus der Wunde ausgeschiedenen Wassers leicht möglich ist. Man könnte ja auch daran denken, daß das Stanniol irgendwie schädlich wirkt. Doch haben Glimmerplättchen, die man in die Wunde schiebt, ähnliche Wirkung.

Die Ergebnisse dieses Abschnittes sind, kurz zusammengefaßt, folgende:

1. Eine phototropische Reizleitung in die verdunkelte Basis wird auch dadurch nicht aufgehoben, daß man jede geradlinige Verbindung zwischen der Perzeptions- und der basalen Reaktionszone durch doppelseitige quere Einschnitte je bis über die Mitte des Keimlings unmöglich macht.

2. Durch solche Verwundungen wird weder die Intensität der Reiztransmission wesentlich geschwächt noch wird ihre Geschwindigkeit erheblich herabgesetzt.

Daraus muß man folgern:

3. Der phototropische Reiz breitet sich ebenso leicht in der Querrichtung wie in der Längsrichtung der Koleoptilen aus.

4. Welche Bahnen auch die Reizleitung einschlagen muß, die phototropische Krümmung ist immer ganz allein abhängig von der einseitigen Inanspruchnahme des Perzeptionsorganes durch den Außenreiz.

5. Die Besonderheiten der tropistischen Perzeption müssen also irgendwie durch den Reizleitungsvorgang auf die Reaktionszone übertragen werden und hier die bestimmt gerichtete Krümmung auslösen.

Abschnitt V. Phototropische Krümmung und phototropische Reizleitung in gespaltenen Koleoptilspitzen.

Obwohl die bisherigen Versuche das Problem der tropistischen Reizverkettung schon in ziemlich weitem Maße einzuengen gestatten, wie aus dem theoretischen Teile hervorgehen wird, so blieben der höchst interessantesten Rätsel noch gar viele, in denen ein Ansporn,

sie zu lösen, gegeben war. Die gelegentliche Beobachtung, daß eine Koleoptile, die aus unbekannter Ursache ihrer ganzen Länge nach einseitig aufgeschlitzt war, sich noch sehr lebhaft phototropisch krümmte, gab dazu in mancher Hinsicht eine willkommene Handhabe.

A. Phototropische Krümmungen gespaltener Koleoptilspitzen.

Zunächst regte jene Beobachtung direkt die Frage an, ob auch gespaltene Koleoptilspitzen sich noch phototropisch krümmen können. Die Methode der Spaltung ist schon in Abschnitt II besprochen. Um zu verhindern, daß die $\frac{1}{2}$ —1 cm langen Teilstücke austrocknen, ist es dringend notwendig, mit Wasser gefüllte Glaskäppchen über die gespaltenen Spitzen zu schieben. Sie haben zugleich die Annehmlichkeit, die aufgeschlitzten Lappen zusammenzuhalten, die nach der Operation in einem flachen Bogen spreizend



Fig. 16.

Spitze der Koleoptilen halbiert, vordere Hälfte entfernt. Phototropische Krümmung der hinteren Hälfte nach 5 Std.



Fig. 17.

Spitze der Koleoptilen halbiert, hintere Hälfte entfernt. Phototropische Krümmung der vorderen Hälfte nach 5 Std.



Fig. 18.

Spitze der Koleoptilen halbiert, eine Hälfte entfernt. Phototropische Krümmung der seitlich zum Lichteinfall orientierten Hälfte, nach 4 Std.

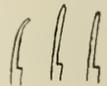


Fig. 19.

Spitze d. Koleoptilen halbiert, eine Hälfte entfernt, die andere verdunkelt.

sich nach außen krümmen. Freilich wird eine phototropische Krümmung so nicht wahrnehmbar werden, sondern nur ein entsprechendes Krümmungsbestreben, das sich erst nach Entfernung der Glaskäppchen in einer sichtbaren Krümmung äußern kann.

Das Ergebnis war gleich bei den ersten Versuchen so schlagend, daß die Richtigkeit seiner Deutung nicht zu bezweifeln ist, was bekanntlich von sonstigen Reizversuchen an verwundeten Objekten nicht immer behauptet werden kann: Auch die aufgeschlitzten Spitzen krümmen sich mit ihren Teilhälften ausgesprochen phototropisch. Gleichgültig ist es, wie die Spaltebene gelegen ist, ob rechtwinklig oder parallel oder schräg zur Richtung der Lichtstrahlen. Die Krümmung erfolgt stets in Richtung des Lichteinfalles. Die Versuche wurden in mannigfaltigster

Weise variiert, indem der Einschnitt bald von der Breitseite, bald von der Schmalseite der Keimlinge gemacht wurde, bald beide Hälften stehen gelassen, bald die eine, vordere oder hintere oder seitliche, samt Laubblatt entfernt wurde. Der Erfolg war stets schlagend, wie die beigegebenen Figuren (16—19) ohne weiteres erkennen lassen. Doch muß man spätestens nach 3—5 Stunden beobachten, da die Krümmung der Lappen mit der Zunahme der Reaktion in der nicht verwundeten Basis später langsam wieder zurückgeht. Auch in Zimmertemperatur (20—22°) läßt die Krümmung nichts zu wünschen übrig.

Von Interesse waren namentlich auch solche Koleoptilen, bei denen die Spitze nicht ganz median gespalten und in zwei ungleich große Lappen zerfallen war: auch ziemlich schmale Streifen krümmten sich fast stets schon in den ersten Stunden nach der Operation phototropisch, sofern an ihnen nur ein kleines Stückchen der Keimlingsspitze erhalten geblieben war. War dagegen der Schnitt an der eigentlichen Keimlingsspitze vorbeigegangen, so bleiben die spitzenlosen Lappen zunächst gerade. Diese Beobachtungen sind gewiß geeignet, die von Rothert zuerst nachgewiesene Bedeutung des äußersten Spitzenstückes der Keimblätter in einem sehr interessanten Lichte erscheinen zu lassen, und dürften wohl zum Ausgangspunkt eingehenderer Studien über das Wesen des Spitzeneinflusses nicht schlecht geeignet sein. Mir lag nur daran, durch besondere Versuche noch die Vermutung zu erhärten, die sich an sie anschloß, daß nämlich auch die Teile gevierteilter Koleoptilen sich noch phototropisch krümmen können. Dies gelang denn auch unschwer: Wiederum war es gleichgültig, wie die Lappen gegenüber dem Lichteinfalle orientiert wurden; fast stets krümmten sie sich phototropisch. Eine weitere Zerspaltung der Spitze scheidet an technischen Schwierigkeiten, zudem ist sie theoretisch bedeutungslos, da bei der Vierteilung so wie so meist einige Lappen schmaler als $\frac{1}{4}$ des Koleoptilumfangs ausfallen, ohne damit ihre phototropische Krümmungsfähigkeit gänzlich einzubüßen.

Abweichend von meiner bisherigen Disposition will ich gleich in diesem Zusammenhange erwähnen, daß ich auch bei anderen Graskeimlingen entsprechende, freilich nur ganz schwache Krümmungen nach Halbierung der Spitzen erzielt habe, so bei Weizen, Roggen und Gerste. Die Keimlinge dieser Pflanzen sind für weitere Versuche ungeeignet.

B. Phototropische Reizleitung von den gespaltenen Koleoptilspitzen in die nicht verwundeten Basalteile.

Die im vorigen mitgeteilten Beobachtungen drängten die für die Lösung der tropistischen Reizverkettung sehr wichtige Frage auf, ob von den gespaltenen Spitzen aus auch noch eine phototropische Reizleitung möglich ist.

a) Spaltung der Spitze bei Erhaltung beider Teilhälften.

Die Spitzen der Koleoptilen wurden, wie bisher, auf eine Länge von 1—1½ cm gespalten, bald von der Breitseite, bald von der Schmalseite; hierauf wurden mit Wasser gefüllte Glaskäppchen über sie geschoben. Die basalen Teile der Keimblätter verdunkelte ich bis auf eine 3—5 mm lange Spitzenzone zunächst mit Papierröhrchen und Deckel. Die Glasröhrchen wurden dabei teils in die Löcher der Deckel hineingesteckt, teils wurden sie so auf die Koleoptilspitzen gesetzt, daß ihr unterer Rand auf den Deckeln ruhte. Die einseitige Beleuchtung erfolgte entweder parallel oder rechtwinklig oder schräg zur Spaltrichtung der Spitze.

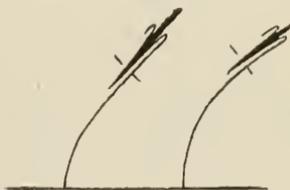


Fig. 20.

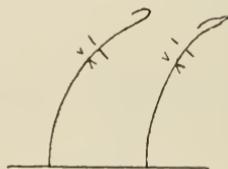


Fig. 21.

Der Erfolg war stets durchaus eindeutig: In 15 solchen Versuchen bei 29° im Wärmekasten mit 90 Koleoptilen krümmten sich nur 2 Keimlinge nicht phototropisch. Von diesen Koleoptilen war die Spitze bei 35 rechtwinklig (Fig. 20), bei 45 parallel (Fig. 21) und bei 10 schräg zur Richtung der Lichtstrahlen durchschnitten. In einem weiteren Versuche bei Zimmertemperatur (23°) mit 7 Koleoptilen, deren Spitzen rechtwinklig zum Lichteinfall aufgeschlitzt worden waren, krümmten sich nur 3 phototropisch.

In drei Versuchen, in denen die Verdunkelung mit fein gesiebter, trockener Erde erfolgte, krümmten sich von 50 Koleoptilen bei 29° 41 phototropisch, während 9 gerade blieben. Davon war die Spitze bei 16 parallel, bei 22 schräg und bei 12 senkrecht zum Lichteinfall gespalten worden. In zwei anderen Versuchen mit der gleichen Verdunkelungsmethode, bei denen die Spitzen der Koleoptilen

nur in ihrer äußersten Spitze beleuchtet waren, krümmten sich von 27 Koleoptilen immer noch 18, wenn auch schwach, phototropisch.

Auch hier wieder ist die Reizleitung einem indirekten Beweise zugänglich. Zunächst ein Versuch, ohne jede Verdunkelung.

Versuch 29. *Avena sativa*.

Keimlinge $1\frac{1}{2}$ —2 cm lang.

a) 8 Koleoptilen, Spitze bis zu 0,7 cm Länge gespalten, mit Glaskäppchen.

b) 7 Koleoptilen, Spitze bis zu 0,7 cm Länge gespalten, eine Hälfte abgeschnitten, Glaskäppchen.

c) 13 Koleoptilen, 0,7 cm unter der Spitze dekapitiert, Glaskäppchen.

d) 10 unverletzte Keimlinge.

Nach 2²⁵ Stunden einseitiger Beleuchtung bei 22° sind nur die d, an der Spitze, gekrümmt.

Nach einer weiteren Stunde sind die a und b schwach in den unverwundeten Basalteilen gekrümmt; bei d ist die Krümmung auch auf die Basalteile fortgeschritten; die e sind gerade.

Nach zwei weiteren Stunden ist die Krümmung bei a, b, d verstärkt, a und d sind fast gleich stark gekrümmt, b etwas schwächer; bei c hat die Krümmung kaum begonnen.

Nach noch 2 Stunden ist die Krümmung bei a, b, d noch mehr verstärkt; a, d sind gleich stark, b nur wenig schwächer gekrümmt.

Der Versuch wurde fünfmal (dreimal bei 22°, zweimal bei 29°) mit gleichem Erfolge wiederholt.

Im Vergleich dazu folgt ein Versuch, in dem ein Teil der verwundeten Koleoptilspitzen verdunkelt wurde.

Versuch 30. *Avena sativa*.

Keimlinge $1\frac{1}{2}$ —2 cm lang.

a) 10 Koleoptilen nicht verwundet.

b) 13 Koleoptilen, Spitze bis zu 0,7 cm Länge gespalten, Glaskäppchen.

c) 9 Koleoptilen, ebenso, die Spitze außerdem mit Stanniolröhrchen verdunkelt.

d) 10 Koleoptilen nicht verwundet, aber wie c verdunkelt.

e) 6 Koleoptilen, Spitze 0,5 cm lang dekapitiert, Glaskäppchen.

Nach 2⁴⁵ Stunden einseitiger Beleuchtung bei 23° sind die a und b in den basalen Teilen ganz schwach gekrümmt, a ein wenig stärker als die Mehrzahl der b. c, d, e sind gerade.

Nach 8 Stunden sind die a stark gekrümmt, ebenso stark durchschnittlich die b; von den c sind bedeutend schwächer als a und b 7, etwa so stark wie die b 2 gekrümmt. Die d sind etwa so stark wie die c, die e dagegen stärker als die c und d gekrümmt.

Der Versuch wurde noch zweimal mit 10 verwundeten und an der Spitze verdunkelten Koleoptilen wiederholt. Von ihnen krümmten sich 8 schwächer, 2 so stark wie die nicht verdunkelten Vergleichspflanzen.

Aus diesen Versuchen sieht man: Keimlinge, deren Spitzen man bis zu 1 cm Länge gespalten hat, krümmen sich ebenso schnell und intensiv wie unverwundete Vergleichskeimlinge, dagegen (ebenso wie die letzteren) schwächer, wenn man die gespaltenen Spitzenteile verdunkelt. Daraus aber muß man schließen:

1. Spaltung der Spitze hat weder auf die phototropische Perzeption in der Spitze, noch auf den sich daran anschließenden Reizleitungsvorgang irgend einen hemmenden oder auch nur schwächenden Einfluß.

2. Auch von der gespaltenen Spitze aus ist ein phototropischer Reizleitungsvorgang nach der Basis möglich, wie auch immer die Spitzenhälften orientiert sind.

b) Spaltung der Spitze mit Entfernung der einen Teilhälfte.

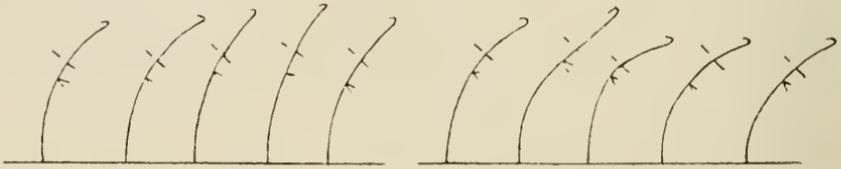


Fig. 22.

Fig. 23.

Da ich im Abschnitt II gezeigt habe, daß einige Stunden nach der Entfernung der einen Teilhälfte schon im Dunkeln eine Krümmung nach der entfernten Teilhälfte hin einzutreten pflegt, so mußten diese Versuche mit seitlich orientierter Teilhälfte begonnen werden. In 8 solchen Versuchen mit 110 Keimlingen, deren basale Teile mit feingesiebter, trockener Erde verdunkelt wurden, krümmten sich phototropisch, z. T. stark (vgl. Fig. 22), 89 Koleoptilen; bei 21 fehlte entweder jede Krümmung oder sie war ausschließlich nach der Seite hin gerichtet, wo die eine Spitzenhälfte entfernt worden war.

In 7 entsprechenden Versuchen mit 86 Koleoptilen, deren erhaltene Spitzenhälften nach vorn gerichtet wurden, krümmten sich immer noch 29 (34%) phototropisch (Fig. 23); ebenso viele ließen keine und 28 (33%) eine der phototropischen gerade entgegengerichtete Krümmung erkennen.

In 4 weiteren Versuchen wurden die Spitzenhälften nach hinten gerichtet. Die 41 Versuchskoleoptilen krümmten sich sämtlich sehr ausgesprochen nach dem Lichte. Diese Krümmung kann jedoch

aus den vorhin genannten Gründen nicht schlechthin als phototropisch angesehen werden.

c) Spaltung der Spitze, ohne Entfernung, aber mit Verdunkelung der einen Teilhälfte.

Da ein Teil der eben mitgeteilten Versuche keine ganz eindeutigen Ergebnisse geliefert hatte, woran eben hauptsächlich die Wundkrümmung Schuld war, wurde der Versuch gemacht, die eine Spitzenhälfte nicht durch Amputation, sondern durch Verdunkelung auszuschalten. Zu dem Zwecke wurde die Spitze in der bisherigen Weise halbiert und über jede Teilhälfte ein mit Wasser gefülltes, entsprechend langes Glasröhrchen geschoben, deren eines mit schwarzem Papier beklebt oder mit Stanniol umhüllt worden war. Schiebt man die Röhrchen, die aus ganz dünnem Glas zu wählen sind, bis zum unteren Ende des Spaltes, wie es wünschenswert ist, um Vertrocknung der Lappen zu vermeiden, so pflegen die Spitzenhälften unter einem ziemlich großen Winkel zu spreizen. Dies läßt sich dadurch vermeiden, daß man die in gleicher Weise spreizenden Röhrchen zusammenbindet. Ferner ist bei dem Aufsetzen der Röhrchen darauf zu achten, daß die beiden Hälften des Laubblattes zusammen mit dem einen Lappen der Koleoptile in das eine Glasröhrchen kommen. Tut man dies nicht, so werden die Glasröhrchen während des Versuches durch das wachsende Laubblatt von der Koleoptilspitze fortgeschoben. Außerdem empfiehlt es sich, das Laubblatt in dasjenige Glaskäppchen einzuschließen, das beleuchtet werden soll. Das Resultat dieser Versuche, in denen die Verdunkelung wiederum durch feingesiebte Erde erfolgte, ist kurz folgendes:

1. Spitzenhälften seitlich orientiert.

Zahl der Versuche 8. Von 84 Koleoptilen krümmten sich phototropisch 65, blieben gerade 16, trat eine seitliche Krümmung nach der beleuchteten Spitzenhälfte ein bei 3.

2. Beleuchtete Spitzenhälfte nach vorn gerichtet.

Versuchszahl 5. Von 42 Koleoptilen krümmten sich phototropisch 27; gerade blieben 12, entgegengesetzt gerichtet krümmten sich 3.

3. Beleuchtete Spitzenhälfte schräg nach hinten gerichtet¹⁾.

¹⁾ Aus naheliegenden Gründen wurden hier die spreizenden Spitzenteile nicht zusammengebunden.

Versuchszahl 3. Von 26 Koleoptilen krümmten sich 23 phototropisch; 1 krümmte sich seitlich, 2 blieben gerade. —

Schließlich habe ich auch hier einen indirekten Beweis für die Reizleitung von der Spitze nach der Basis dadurch zu erbringen gesucht, daß ich die Basis beleuchtete, die Spitze aber, nach Entfernung der einen Hälfte, verdunkelte. Die Unterschiede in der Krümmung gegenüber den nicht verdunkelten Vergleichskeimlingen sind aber nicht groß genug, um als beweiskräftig angesehen werden zu können. Außerdem liegt es auf der Hand, daß ein solcher Beweis nur für seitlich orientierte Spitzenhälften möglich wäre.

Aber auch ohne einen indirekten Beweis sind die Versuche mit Beleuchtung nur einer Spitzenhälfte eindeutig genug, um sagen zu können:

1. Auch dann findet eine phototropische Reizleitung von der Spitze nach der Basis statt, wenn man nur die eine Spitzenhälfte beleuchtet.

2. Wie auch diese Spitzenhälfte zum Lichteinfall orientiert sein mag, die phototropische Krümmung der verdunkelten Basis ist stets nach der Lichtquelle hin gerichtet.

3. Eine Krümmung in Richtung der beleuchteten Spitzenhälfte findet in der Basis nicht statt.

4. Trotz der Schwere der Verwundung sind die positiven Ergebnisse auffallend eindeutig.

d) Spaltung der Spitze, ohne Entfernung, aber mit Verdunkelung der einen Teilhälfte und doppelseitiger Beleuchtung der anderen.

Um den dritten der eben ausgesprochenen Sätze noch auf andere Weise sicherzustellen, wurden in 4 Versuchen Koleoptilspitzenhälften nicht einseitig, sondern von entgegengesetzten Seiten gleich intensiv beleuchtet. Es diente zu diesen Versuchen der in Abschnitt III C beschriebene Apparat. Von 33 Koleoptilen, deren Spitzenhälften seitlich zum Lichteinfall orientiert waren, blieben gerade 23; 7 krümmten sich nach der belichteten, 3 nach der verdunkelten Koleoptilhälfte.

Daraus geht hervor, daß allseitige Beleuchtung einer Spitzenhälfte nicht genügt, um eine „phototropische“ Krümmung in der verdunkelten Basis auszulösen, ein Resultat, das mit dem in Abschnitt III C gut übereinstimmt. —

Die Ergebnisse dieses V. Abschnittes lauten in kurzer Zusammenfassung:

1. Auch die einzelnen Teile halbiertes oder gevierteilter Koleoptilspitzen von *Avena* krümmen sich noch ausgesprochen phototropisch, wie auch diese Teile zum Lichteinfall orientiert sein mögen; vorausgesetzt, daß sie ein kleines Stückchen der Spitze besitzen.

2. Gleiches gilt für die halbierten Spitzen der Keimlinge des Weizens, des Roggens und der Gerste.

3. Eine phototropische Reizleitung findet fast ebenso leicht von der gespaltenen wie von der unverwundeten Koleoptilspitze aus in die verdunkelte Basis statt.

4. Diese Reiztransmission wird durch die Wunde ebenso wenig wie die Reizperzeption in der Spitze beeinflusst.

5. Eine phototropische Reizleitung erfolgt ferner dann noch nach der verdunkelten Basis, wenn man nur die eine Spitzenhälfte, gleichgültig, wie sie orientiert ist, beleuchtet.

6. Die phototropische Krümmung der Basis ist auch in diesem Falle nach der Lichtquelle hin gerichtet.

7. Dagegen macht sich keine Krümmung nach der belichteten Spitzenhälfte hin geltend; auch dann nicht, wenn man die Spitzenhälften nicht einseitig, sondern allseitig beleuchtet.

Abschnitt VI. Einfluß einiger Außenbedingungen auf die phototropische Reizleitung bei *Avena*.

Schon alle bisherigen Ergebnisse meiner Untersuchungen machen den Schluß unabweislich, daß die phototropische Reizleitung nur innerhalb der lebenden Substanz erfolgen kann. Dies wird namentlich der theoretische Teil meiner Abhandlung deutlich machen. Gleichwohl war es dringend erwünscht, auch durch andere Tatsachen noch die Notwendigkeit der lebenden Substanz für die Reizübermittlung außer alle Frage zu stellen. Dies gelang mit Beeinflussung einer Zone der Reizleitungsbahn durch äußere Umstände.

Bei Ausarbeitung einer brauchbaren Methode war von vornherein darauf Rücksicht zu nehmen, daß der Teil der Reizleitungsbahn, der zu diesem Zwecke verwendet werden konnte, zwischen Spitze und Basis gelegen, sehr lebhaft wächst. Dieser Umstand

veranlaßte folgende Versuchsanordnung, die sich in der Folge ganz ausgezeichnet bewährte.

Da die Versuche wieder im Wärmeschrank vorgenommen werden sollten, so durchbohrte ich jeden der beiden Korke, welche die zwei kreisrunden Öffnungen *a* und *b* (vgl. Fig. 24) im Deckel meines Wärmekastens verschlossen, und befestigte in ihm eine kurze Glasröhre. Mit jeder Glasröhre wurde ein Gummischlauch (*a'*, *b'*)

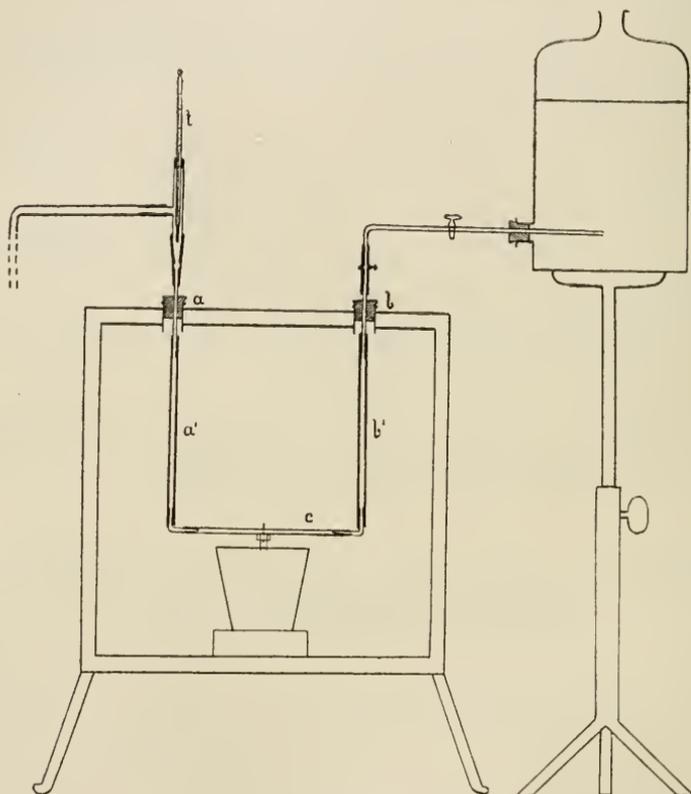


Fig. 24.

entsprechender Länge verbunden, die in das Innere des Wärmekastens hineinzingen. An den unteren Enden von ihnen waren zwei kurze, rechtwinklig gebogene Glasröhrchen befestigt. Ihr freier Schenkel war in eine Spitze ausgezogen. Dadurch, daß über sie ein etwa 12 cm langer Gummischlauch *c* geschoben wurde, war innerhalb des Kastens ein geschlossener Leitungskanal hergestellt,

dessen beide Enden mit der äußeren Umgebung in Verbindung standen. Der Gummischlauch nun, der die quere Verbindung der beiden senkrechten Schläuche herstellen sollte, von 12 cm Länge und 0,4 cm lichter Weite, wurde in seiner Mitte mit einer Nadel quer durchstoßen. Hierauf wurden beide Löcher mit der glühend gemachten Nadel sehr vorsichtig so lange zu einer elliptischen Öffnung erweitert, bis ihre Hauptdurchmesser annähernd, doch nicht ganz den Hauptdurchmessern des Koleoptilquerschnittes entsprachen. Diese Löcher sollten zur Aufnahme des Keimblattes dienen. Es war nicht schwer, den Schlauch bis zu einem jeweils gewünschten Punkte über die Koleoptile zu schieben: Ich steckte einfach eine entsprechend weite Glasröhre durch die Schlauchlöcher, schob sie über die Koleoptile und zog sie hierauf vorsichtig aus dem in seiner Lage festgehaltenen Gummischlauch heraus. Durch Vorversuche stellte ich fest, daß durch den Druck des Gummischlauches weder die phototropische Reaktionsfähigkeit noch die Reizleitung in die verdunkelte Basis irgendwie störend beeinflußt wird (vgl. Fig. 25). Die Zurichtung der Versuchspflanze vollzog sich in folgender, einfacher Weise: Zunächst wurde der untere Teil durch ein Papierröhrchen und Deckel bis zu der zu beeinflussenden Zone der Reizleitungsbahn verdunkelt. Alsdann schob ich den Gummischlauch bis zum Deckel über die Koleoptile. Nun wurde das Kulturgefäß in den Wärmeschrank gestellt und durch vorsichtiges Hineinschieben der beiden zugespitzten Glasrohrenden in den Gummischlauch die dichte Verbindung aller Röhrenteile hergestellt (vgl. Fig. 24). Es empfiehlt sich, den Gummischlauch, der stets von schwarzer Farbe gewählt wurde, vor diesen Manipulationen durch Wasser zu ziehen, da man sich dadurch die Herstellung einer dichten Verbindung wesentlich erleichtert.

Natürlicherweise muß für einen jeden verwendeten Gummischlauch durch Vorversuche eingehend geprüft werden, ob die eingebrennten Löcher die entsprechende Weite haben, ob sie die Koleoptile nicht quetschen und ob sie andererseits auch nicht zu weit sind. Auf jeden Fall ist es während und nach dem Überschieben des Schlauches über die Koleoptilen zu vermeiden, daß

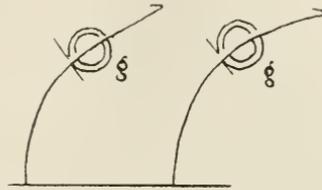


Fig. 25.

g Lage des Gummischlauches.
Krümmung basalwärts verdunkelter Keimlinge nach 7 stündiger einseitiger Beleuchtung der Spitzen.

der Schlauch von oben her platt gedrückt wird, da sich dabei die Löcher verengen und die Koleoptile gequetscht werden kann.

Selbstverständlich muß es verhindert werden, daß zwischen Gummischlauch und Verdunkelungsdeckel Licht auf die Koleoptile fallen kann. Dies erreichte ich dadurch, daß auf der Vorderseite und auf der Hinterseite des Deckels ein schräg sich erhebender Papierkragen befestigt wurde. Außerdem wurden gegen die Vorderseite und gegen die Hinterseite der Röhre kleine schwarze Kartonsstückchen von der Breite des Deckels angelehnt.

Sollte der basale Teil der Koleoptile unterhalb der Gummiröhre beleuchtet werden, so verwendete ich ebenfalls Papierröhrchen und Deckel, um der durch den Schlauch beschwerten Koleoptile eine Stütze zu geben. In die Papierröhrchen wurde ein entsprechend großer, klaffender Spalt geschnitten.

Nach Beendigung der Versuche zog ich die rechtwinklig gebogenen Glasröhrchen wieder aus dem Gummischlauch heraus, entfernte das Kulturgefäß aus dem Wärmeschrank, schnitt die Koleoptile innerhalb der Erde unterhalb der Papierröhre ab und streifte die Gummiröhre vorsichtig von ihr herunter.

Mit dieser Versuchsanordnung erreicht man es auf einfachste Weise, daß das Koleoptilstück, das sich innerhalb des Schlauches befindet, während des 8—9 Stunden währenden Versuches weiter wachsen kann, ohne daß der Leitungskanal irgendwie undicht wird. Freilich gestaltet sie exakte Versuche recht zeitraubend, weil sie es nicht wohl erlaubt, mehrere Koleoptilen in einem Versuche zu prüfen. Übrigens glaube ich nicht, daß sich andere Methoden ersinnen lassen, mit denen dies leicht möglich wäre. Eben wegen dieser Langwierigkeit der Versuche habe ich mich auf die Untersuchung weniger Außeneinflüsse beschränkt, die die eingangs dieses Abschnittes gestellte Frage zu lösen erlaubten. Ich muß es anderen überlassen, die Untersuchungen weiter auszudehnen. Zudem ist die Deutung der Ergebnisse nicht immer ganz einfach. —

In dieser Hinsicht schien es nach reiflichen Erwägungen am wahrscheinlichsten, daß eine Untersuchung des Einflusses verschiedener Temperaturen oberhalb des Optimums auf die Reiztransmission an das gewünschte Ziel würde führen können. Bekanntlich werden die Reizvorgänge in Temperaturen unterhalb des Supramaximums durch die eintretende Wärmestarre gehemmt, ehe der Tod eintritt. Dies konnte auch für die Reizleitung gelten, vorausgesetzt, daß sie durch die lebende Substanz vermittelt wird.

Zur entsprechenden Erwärmung der in den Gummischlauch eingeschlossenen Koleoptilzone diente Wasser. Die Versuche wurden in der Weise angestellt, daß das eine Ende des Leitungskanals (außerhalb des Wärmekastens) mittels einer Gummischlauchverbindung, die durch einen Schraubenquetschhahn beliebig verengt werden konnte, und einer mit Zweiweghahn verschließbaren Glasröhre an eine tubulierte, mit erwärmtem Wasser gefüllte 5-Liter Glasflasche angeschlossen wurde. Die Flasche ruhte auf einem Wasserbade. Auf dem anderen Ende des Leitungskanals wurde ein T-Glasrohr befestigt, in dessen eines Ende ein Thermometer (t) eingepaßt und an dessen anderem Ende ein langer, ableitender Gummischlauch angebracht war (vgl. Fig. 24). Durch entsprechende Erwärmung des Wassers, geeignete Stellung des Glashahnes und Quetschhahnes ließ sich der Wasserstrom so regulieren, daß er 7—9 Stunden an dem Thermometer mit gleicher Temperatur vorbeifloß. Die Schwankungen dürfen im allgemeinen höchstens 2° betragen. Freilich muß man mindestens jede Stunde kontrollieren und eventuell mit der Schraube des Quetschhahnes den Zufluß entsprechend korrigieren. Besondere Versuche zeigten, daß die Temperatur an der Stelle der Gummiröhre, wo sich die Koleoptile befindet, durchschnittlich 1—1½°, je nach Strömungsgeschwindigkeit des Wassers, höher ist als das Thermometer anzeigt. Die im folgenden mitgeteilten Zahlen sind danach entsprechend korrigiert worden.

Die Ergebnisse dieser Versuche sind in der umstehenden Tabelle zusammengestellt.

In 5 Vergleichsversuchen, in denen die Basis der Koleoptilen einseitig beleuchtet wurde, krümmten sich bei einer Wassertemperatur von 39—42° alle 5 Keimlinge mit der Basis phototropisch.

Schließlich muß darauf hingewiesen werden, daß in allen Versuchen die beleuchtete Spitze sich sehr ausgesprochen nach dem Lichte hin krümmte und daß bei sämtlichen Versuchen ein und derselbe Gummischlauch verwendet wurde.

Die Versuche lehren, daß die phototropische Reizleitung durchschnittlich völlig gehemmt wird bei einer Temperatur von etwa 39—41°, daß sie aber schon geschwächt wird von etwa 37° an, während die Tötungstemperatur für die Koleoptile (bei den obigen Versuchsbedingungen in Wasser) etwa von 43° an, die für das eingeschlossene Laub-

blatt durchschnittlich von 41° an gegeben sein dürfte. Individuelle Abweichungen, die natürlich auch hier vorkommen, ändern an dem Ergebnis nichts. Das phototropische Krümmungsvermögen der Basis wird bei $39-42^{\circ}$ nicht aufgehoben.

Temperatur des Wassers ¹⁾	Zahl d. Versuche und der Versuchspflanzen	Verdunkelte Basis	Bemerkungen
$28^{\circ}-30^{\circ}$	1	stark gekrümmt	—
$33^{\circ}-36^{\circ}$	1	stark gekrümmt	—
$36^{\circ}-38^{\circ}$	1	etwas weniger stark gekrümmt	—
$37^{\circ}-40^{\circ}$	3	ziemlich stark gekrümmt 1 spurenweise gekrümmt 2	—
$38^{\circ}-41^{\circ}$	8	ziemlich stark gekrümmt 2 spurenweise gekrümmt 2 gerade 4	Am Ende der Versuche ist das Laubblatt innerhalb der Koleoptile abgestorben bei 2, Koleopt. —.
$39^{\circ}-42^{\circ}$	9	ziemlich stark gekrümmt 1 spurenweise gekrümmt 2 gerade 6	desgl. 4, Koleopt. —.
$40^{\circ}-43^{\circ}$	5	gerade 5	desgl. 5, die Koleoptile bei 1.

Der Erfolg dieser Wärmeversuche harmoniert nicht mit der Annahme, daß die Reizleitung von der lebenden Substanz unabhängig sei: Diffusionsvorgänge u. dgl. müßten mit Zunahme der Temperatur im Gegenteil beschleunigt werden; er findet, wie mir scheint, nur eine Erklärung unter der Voraussetzung, daß an der Reiztransmission die lebende Substanz aktiv beteiligt ist. Eben deshalb unterliegt der Reizleitungsvorgang der Wärmestarre.

Noch überzeugender sind in dieser Hinsicht die folgenden Versuche, in denen eine entsprechende Zone der Reizleitungsbahnen in anderer Weise durch Außenumstände beeinflußt wurde. Sie sind viel schlagender ausgefallen, als ich im voraus glaubte annehmen zu dürfen. Meine Methode hat sich dabei dauernd aufs beste be-

1) Die angegebenen Zahlen sind die Grenzen, innerhalb deren die Temperatur an den Stellen der Leitungsröhre schwankte, wo sich die Koleoptile befand. Maßgebend ist also der mittlere Wert.

währt. Diesen Versuchen lag der Gedanke zugrunde, ob es nicht auch möglich sein möchte, die Reizleitung durch bestimmte chemische Körper zu verhindern, ohne jedoch die lebende Substanz zu töten. Solchen Versuchen wird freilich durch die geringe Durchlässigkeit der Kutikula für sehr viele Stoffe ein Hindernis bereitet. Deshalb mußten solche Körper gewählt werden, die verhältnismäßig schnell und leicht die Kutikula durchdringen. Dies ist nach J. K. Goebels Studien (1903) in erster Linie der Fall für Gase und Chloroform und von Salzen für Kalisalpete^r und Kochsalz. Auch der Äthylalkohol diffundiert verhältnismäßig leicht. Mit diesen Körpern war es möglich, erstens zu prüfen, wie nicht oder wenig giftige Stoffe, etwa durch osmotische Wirkungen, und wie sehr giftige Stoffe die phototropische Reizleitung beeinflussen.

Die Versuche, deren Ergebnisse in der folgenden Tabelle zusammengestellt sind, verliefen ganz ebenso wie die Wärmeversuche: zunächst ließ ich $2\frac{1}{2}$ —3 Stunden lang ohne Belichtung der Keimlinge die Lösung oder das Gas auf eine kleine Zone in der oberen Hälfte des Keimblattes einwirken, sodann noch 6—7 Stunden bei einseitiger Beleuchtung der Keimblattspitze. Um zu sehen, ob und wie die Stoffe die phototropische Krümmungsfähigkeit der Basis hemmen, habe ich in einigen Versuchen stets auch die basalen Teile des Keimblattes, unterhalb der beeinflussten Zone, einseitig belichtet. Nach Abschluß der Versuche wurden die Keimlinge gezeichnet. In allen Fällen war die einseitig belichtete Spitze ausgesprochen phototropisch gekrümmt. Durch mikroskopische Betrachtung (Plasmaströmung!), oft auch durch Plasmolyse von Schnitten mit Kalisalpete^r stellte ich fest, ob die Zellen der beeinflussten Zone abgestorben waren. Dies war niemals der Fall. Zwischen diesen Versuchen wurden hier und da stets wieder Kontrollversuche der Art gemacht, daß bei den Keimlingen, die ohne sonstige Beeinflussung mit der Gummiröhre armiert worden waren, die Spitzen einseitig belichtet wurden. Ich erhielt dabei stets, ohne Ausnahme, sehr starke phototropische Krümmungen in den verdunkelten Basalteilen; der beste Beweis dafür, daß die Haferkeimlinge, die in solcher Weise behandelt werden, noch immer überaus gleichmäßig reagieren. Gleichwohl hätte ich gern etwas größere Versuchszahlen gewonnen. Man bedenke aber, daß die in Tabelle 2 und 3 mitgeteilten Versuche, abgesehen von den zwischendurch angestellten Kontroll-Versuchen schon 120 Versuchstagen entsprechen.

	Nur die Keimlingsspitze einseitig belichtet				Spitze und Basis der Keimblätter einseitig beleuchtet					
	Zahl d. Versuche u. Keimlinge	Phototropische Krümmung d. Basis				Zahl d. Versuche u. Keimlinge	Phototropische Krümmung d. Basis			
		stark	mittel	spurenweise	nicht		stark	mittel	spurenweise	nicht
1. Kalisalpeter:										
a) 2,5 %	5	2	3							
b) 3 %	8	1	1	2	4					
		(4)								
c) 3,5 %	13			1	12	3	3			
d) 3,5 %	3	3								
nach 2 1/2 Std., bei Beginn der Belichtung, durch H ₂ O ersetzt										
2. Kochsalz:										
1,5 % isom. = 2,5 % KNO ₃	5				5					
2,03 „ „ = 3,5 „ KNO ₃	5				5	2	2			
3. Rohrzucker:										
18 % isom. = 3,5 % KNO ₃	4	3		1						
4. Äthylalkohol:										
a) 2,4 % (Gew.-%), isom. = 3,5 % KNO ₃ . . .	7	2		3	2					
		(5)								
b) 4 % (Gew.-%), isom. = 5,8 % KNO ₃ . . .	8	1		1	6	4	1	3		
		(2)								
5. Chloroformwasser:										
Konzentr. H ₂ O-Lösg. ¹⁾ , 1 vol : 4 vol H ₂ O	6			1 ²⁾	5	3		3		
desgl., aber wie bei 1 d. . .	3		3							
6. Kohlensäure-Gas:										
Konzentr.	13	2	2	6	3	3	2		1	
		(10)								

1) Nach Kunkel (1899, S. 435) löst sich von Chloroform in Wasser bei 0° 0,987 %, bei 41,6° 0,712 %.

2) Das in diesem Versuche verwendete Chloroformwasser hatte schon zu zwei Versuchen gedient, daher es möglich ist, daß der Prozentgehalt an Chloroform wesentlich zurückgegangen war. Bei den weiteren Versuchen wurde die Lösung jedesmal neu zubereitet.

Wie man sieht, vermag Kohlensäuregas, das auf eine 3—4 mm lange Zone der Leitungsbahn einwirkt, die phototropische Transmission wohl etwas, aber doch nur wenig zu hemmen¹⁾. Um so auffälliger ist die Hemmung durch Chloroformwasser.

Zur Beurteilung des Einflusses, der durch Kalisalpeter-, Kochsalz- und Äthylalkohollösung ausgeübt wird, ist es notwendig, mit den osmotischen Verhältnissen der Keimblätter vertraut zu sein. Darüber geben folgende Beobachtungen Aufschluß. Bei Schnitten, die aus der oberen Hälfte der Koleoptilen genommen werden, beginnt die Plasmolyse in 2,5—3 % Kalisalpeterlösung (2,7 %: Mittelwert aus vielen Messungen). Man muß jedoch bald nach der Übertragung der Schnitte in die Lösung beobachten,

	Nr. der Keimblätter	bei Versuchsbeginn						In heißem Wasser (70 °) abgetötet (zur Zeit der letzten Messung)
		9 h	10 h	11 h	2 h	5 h	7 ³⁰ h	
Teilstriche	1	72	74	77				70
	2	106	108	111				101
	3	91	94	97				88
	4	110	112	114				104
	5	114	120	123				114
	6	101	102	105				97
	7	89	90	92	95	98	100	95
	8	79	80	81	84	87	90	82
	9	73	74	75	79	91	99	90
	10	105	106,5	107	110	113	114,5	105
	11	108						96
	12	106						98
	13	88						78
	14	117						106
	15	105						94

da ich gefunden habe, daß die Durchlässigkeit des Plasmas der *Avena*-Keimblätter (oft oder immer?) ganz auffallend groß ist, noch größer als es nach Janse (1888) für einige Algen (zB. *Chaetomorpha*) der Fall ist. In 3,5 % Kalisalpeterlösungen sind die Plasmakörper nach 22—24 Stunden nicht abgestorben. Diese Messungen geben natürlich noch keinen Aufschluß über den zeitlichen Beginn der Plasmolyse in unverletzten Keimlingen. Um nun zu sehen, wie sich solche in 3,5 % Kalisalpeterlösung verhalten,

1) Damit erfährt meine frühere Angabe (Fitting, 1907, S. 144) eine Einschränkung.

trug ich mit Spirituslack zwei Marken an entsprechenden Stellen auf, maß den Abstand in der üblichen Weise mit dem Meßmikroskop und setzte hierauf den Blumentopf in verkehrter Lage so auf ein Becherglas, daß die Keimblätter zu $\frac{3}{4}$ ihrer Länge senkrecht nach abwärts in eine 3,5 % Kalisalpeterlösung tauchten. Die Messungen wurden in Intervallen wiederholt und bei drei Kulturen ausgeführt. Die erhaltenen Zahlen sind in der vorstehenden Tabelle (S. 227) gegeben.

Die Messung wurde verschiedentlich noch kürzere Zeit nach dem Versuchsbeginn wiederholt, ohne anderen Erfolg. Man muß aus den ermittelten Zahlen also schließen, daß 3,5 % Kalisalpeterlösung unverletzte Keimblätter¹⁾ von *Avena*-Keimlingen, die in der Erde wurzeln, nicht zu plasmolysieren vermag, ja daß solche Lösung nicht einmal das Wachstum stark hemmt. Ähnlich scheint es sich mit isosmotischen Kochsalzlösungen zu verhalten. Um so interessanter ist es unter diesen Umständen, daß durch 3,5 % Kalisalpeterlösung und ebenso durch eine mit dieser Lösung isosmotische Kochsalzlösung die phototropische Reizleitung völlig aufgehoben wird. Die Durchgangsgeschwindigkeiten von KNO_3 und NaCl durch die Kutikula sind nach J. K. Goebel (1903, S. 28) nicht sehr verschieden. Ob es sich bei der Hemmung der duktorischen Vorgänge aber allein um eine osmotische Wirkung handelt, ist nicht sicher, da 2,5 % Kalisalpeterlösung weit weniger als die isosmotische Kochsalzlösung die Reiz-

1) Für die richtige Beurteilung dieser Verhältnisse sind wichtig auch noch weitere Messungen an Keimblättern, die samt den Körnern von den Wurzeln getrennt und mit ihrer oberen Hälfte verkehrt in 3,5% KNO_3 gehängt worden waren.

	Nr. der Keimblätter	bei Versuchsbeginn 9 h	10 h	11 h	2 h	7 h	In heißem Wasser (70°) abgetötet
Teilstriche	1	98	96	96	99	101	92
	2	103	98	96	100,5	109	98
	3	99	95	96	97,5	98	90
	4	94	90	90	92,5	94	88
	5	102	100,5	101	102	106	99
	6	83,5	86	86	89,5	93	81

Bei solchen Keimlingen tritt also zunächst eine Verkürzung ein, worauf aber bald das Wachstum wieder aufgenommen wird.

leitung hemmt. Das bedarf weiterer Untersuchungen. Daß eine mit der 3,5% KNO_3 -Lösung isosmotische Rohrzuckerlösung die Reizleitung nicht beeinflußt, wird mit der Tatsache verständlich, daß Rohrzucker die Kutikula sehr schwer passiert (J. K. Goebel, 1903, S. 28). Wodurch Äthylalkohol wirkt, läßt sich vorläufig nicht deutlich übersehen.

Die Ergebnisse aller der Versuche, die ich in diesem Abschnitte mitgeteilt habe, werden nur mit der Annahme verständlich, daß die phototropische Reizleitung mit aktiver Beteiligung der lebenden Substanz vermittelt wird. Gerade solche Einflüsse, die auch sonst die Reizbarkeit der lebenden Substanz durch Wärmestarre, Trockenstarre oder Anaesthetie ungünstig beeinflussen, hemmen auch den Ablauf dieser Reiztransmission¹⁾. Bei dieser Sachlage ist es überaus merkwürdig, daß die Reizleitung durch noch so starke Verwundungen der Transmissionszone so gut wie gar nicht beeinflußt wird!

Abschnitt VII. Versuche über phototropische Reizleitung an anderen Objekten.

Selbstverständlich wäre es wünschenswert gewesen, die Ergebnisse meiner Versuche an den Haferkeimlingen bei anderen Objekten noch weiter zu kontrollieren, wenn sie auch so eindeutig und überzeugend ausgefallen sind, daß an ihrer Richtigkeit ein Zweifel wohl nicht möglich ist. Es könnte ja aber sein, daß die phototropische Reizleitung bei anderen Pflanzen in ganz anderer Weise und unter anderen Bedingungen erfolgt!

Es lag nahe, zunächst an andere Graskeimlinge zu denken, so etwa an die Keimlinge des Roggens, des Weizens und der Gerste, die ähnlich unempfindlich gegen Verwundungen zu sein scheinen wie *Avena* und die nicht weniger dünne Koleoptilen besitzen. Die Keimlinge der Gerste erwiesen sich aber wegen ihrer sehr geringen

1) Ich glaube, daß es mit einer Abänderung der Versuchsmethode, die ich in diesem Abschnitte beschrieben habe, keine Schwierigkeiten machen wird, auch die wichtige Frage zu lösen, ob die Perzeptionsvorgänge in der gleichen oder in anderer Weise durch die Außenumstände beeinflußt werden wie die Reizleitungsprozesse. Ferner dürfte sich nach gelegentlichen Beobachtungen mittels meiner Methode auch entscheiden lassen, durch welche Beeinflussungen einer lokalen Zone die durch die Belichtung der Keimlingsspitze ausgelöste Wachstumshemmung der basalen, nicht belichteten Keimblattteile aufgehoben werden kann.

phototropischen Krümmungsfähigkeit als ungeeignet. Bei denen des Roggens und des Weizens, die sich intensiver krümmen und bei denen durch Verdunkelung der Koleoptilspitze mit Stanniolkäppchen oder durch Verdunkelung des Basalteiles mit Papierröhrchen in optimaler Temperatur der Nachweis leicht ist, daß eine Reizzuleitung von der Spitze her besteht, scheint die Empfindlichkeit bedeutend geringer zu sein als bei *Avena*. Infolgedessen bleibt die Krümmung des verdunkelten Basalteiles meist recht gering. Gleichwohl habe ich bei beiden Objekten einige Reizleitungsversuche mit solchen Koleoptilen gemacht, die durch einen Quereinschnitt bis zur Mitte in verschiedener Orientierung verwundet worden waren. Das Ergebnis war positiv. Doch waren die Krümmungen nicht so ausgesprochen, daß eine weitere Variierung der Versuche aussichtsreich erschien. Koleoptilen mit doppelten Quereinschnitten krümmten sich nicht namhaft phototropisch.

In Betracht gezogen, aber wegen allzu geringer Dicke ihrer Koleoptilen verworfen wurden die Keimlinge von *Phalaris canariensis*, *Elymus arenarius*, *E. giganteus*, *Penicillaria spicata*, *Ceratochloa australis*, *Panicum sanguinale*, *Sorghum aegyptiacum*, *S. saccharatum* und *S. nigrum*. Auch die Hoffnungen, die ich auf *Sorghum vulgare* gesetzt hatte, erfüllten sich nicht. Rothert bespricht und bildet die Keimlinge einer Panicee ab (1894, S. 75 ff), „die im Amurgebiet unter dem Namen Gao-lan kultiviert wird und deren botanischer Name angeblich *Sorghum vulgare* ist“ und die wegen der Größe, Dicke und wegen der phototropischen Eigenschaften ihrer Keimlinge brauchbar erscheint. Ich erhielt aber aus Kazan, woher Rothert seine Pflanzen bezog, und aus einer Reihe deutscher Gärten, so auch von Haage & Schmidt, unter dem Namen *Sorghum vulgare* immer eine offenbar ganz andere Pflanze, deren Keimlinge nicht dicker als diejenigen von *Panicum* und für meine Zwecke ganz ungeeignet waren, wenn auch die Krümmungsfähigkeit des Hypokotyls und die Empfindlichkeit der Koleoptile durch eine Verwundung der letzteren nicht namhaft herabgesetzt zu werden scheint. Schließlich glaubte ich noch in den sehr dicken Keimlingen von *Zea Mays*, die nach dem Paniceentypus gebaut sind, ein recht brauchbares Objekt gefunden zu haben. Abgesehen von sehr großen individuellen Differenzen und sehr störenden starken Nutationen wird aber bei ihnen durch einen queren Einschnitt in die Koleoptile das phototropische Krümmungsvermögen des ganzen Keimlings scheinbar ganz herabgesetzt.

Unter den Keimlingen der Dikotylen fand ich keinen einzigen, den ich für meine Versuche hätte brauchen können. Da sie im allgemeinen sehr empfindlich gegen Verwundungen zu sein pflegen, so könnte man vielleicht versuchen, sie lokal zu tordieren. Es wäre nicht undenkbar, daß sich durch solche Versuche vielleicht einige Anhaltspunkte zur Beurteilung der Reiztransmission würden gewinnen lassen. Stengel erwachsener Pflanzen wurden bisher nicht von mir untersucht.

Abschnitt VIII. Über die Leitung des traumatotropen Reizes in der Wurzelspitze.

Ich war bemüht meine Versuche auch auf andere Tropismen auszudehnen. Leider gibt es verhältnismäßig recht wenige Pflanzen, bei denen man einen Erfolg erwarten kann. Günstige Objekte dürften in mancher Hinsicht, wegen der Trennung der Perzeptions- und Reaktionszone, die Tentakeln von *Drosera* sein. Doch habe ich aus verschiedenen Gründen mit dieser Pflanze nicht gearbeitet. Daneben kam eigentlich nur noch die Wurzelspitze in Betracht und zwar für die hydrotropische oder traumatotropische Reizleitung. Letztere bietet der Untersuchung die geringsten technischen Schwierigkeiten dar und erlaubt zunächst leicht ein Urteil, ob die Wurzeln überhaupt für solche Versuche geeignet sind. Einige Versuche liegen nur von Pollock (1900, S. 14 ff.) vor. Aus ihnen läßt sich aber nicht viel entnehmen. Von Bedeutung sind für mich nur diejenigen Versuche mit *Vicia Faba* — seiner einzigen Versuchspflanze —, in denen sich die Wurzeln auch dann normal traumatotrop krümmten, als eine traumatotrope Reizleitung infolge eines queren Einschnittes nur in der Wurzelhälfte möglich war, die der gereizten Stelle opponiert war, also bei der Krümmung konkav wurde. Aber diese Versuche sind deshalb nicht einwandfrei, weil wir nicht sicher wissen, ob nicht auch die Streckungszone traumatotropisch empfindlich ist. Darüber fehlen sichere Aufschlüsse (vgl. die Zusammenfassung bei Fitting 1905, S. 721); zB. beobachtete Detlefsen (1882, S. 643 ff.) bei *Faba*-Wurzeln noch traumatotrope Krümmungen, wenn er 5 mm von der Spitze entfernt feine Quereinschnitte in die Wurzel machte! Es waren also bei allen verwendeten Pflanzen entsprechende Vorversuche nötig. Die Wurzeln wurden in der üblichen Weise in Sägespänen gezogen. Die Versuche selbst fanden in Wasser statt, teils bei Zimmertemperatur im Dunkelschrank, teils im Wärmekasten. Sie sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

	<i>Vicia Faba</i> Keimwurzeln				<i>Phaseolus multifl.</i> Keimwurzeln				<i>Lupinus albus</i> Keimwurzeln			
	Zahl der Versuche	Zahl der Wurzeln	davon traumato- trop gekrümmt ¹⁾	in %	Zahl der Versuche	Zahl der Wurzeln	davon traumato- trop gekrümmt ¹⁾	in %	Zahl der Versuche	Zahl der Wurzeln	davon traumato- trop gekrümmt ¹⁾	in %
a) Ein Einschnitt hinter der Spitze: bei <i>Vicia</i> 2-3 mm } von der <i>Phaseolus</i> 1-2 " } Spitze <i>Lupinus</i> 1-2 " } entfernt	26	680	275	40	23	517	173	33	14	421	172	41
b) Ein Einschnitt hinter der Spitze (wie bei a): Nach 4—6 Std. Spitze auf der gleichen Seite mit einer Nadel angesengt	11	262	nach 4-5 Std. ²⁾ 107 nach weiteren 4-5 Std. ³⁾ 159	41 61	9	145	nach 5 Std. ²⁾ 54 nach weiteren 4-5 Std. ³⁾ 120	37 83	7	174	nach 4 Std. ²⁾ 66 nach weiteren 4 Std. ³⁾ 131	38 75
c) Ein Einschnitt hinter der Spitze (wie bei a): Nach 4—6 Stdn. Spitze auf entgegengesetzter Seite angesengt	7	187	61 [5 ⁴⁾	33	8	160	3 [42 ⁴⁾]	1,8 [26]	6	155	nach 4 Std. ²⁾ 59 nach weit. 4 Std. ²⁾ 11 [12 ⁴⁾]	3,8 7
d) Zwei Einschnitte hinter der Spitze von entgegengesetzter Seite: bei <i>Vicia</i> 1-2 u. 3-4 mm } hinter <i>Phaseolus</i> 1 u. 2 " } der <i>Lupinus</i> 1 " 2 " } Spitze Nach 4—5 Stdn. Spitze auf der Seite des untersten Einschnittes angesengt	7	190	16 [17 ⁵⁾]	8	5	70	0	0	3	60	0	0
e) Kontrollversuche. Ein Einschnitt hinter der Spitze wie bei a: Spitze nicht einseits verwundet	5	171	nach 4 Std. 56 nach weiteren 4 Std. 31	33 18	5	126	nach 4 Std. 45 nach weiteren 4 Std. 67	36 53	2	85	nach 4 Std. 34 nach weiteren 4 Std. 12	40 14

1) Oberhalb der Schnittwunden.

2) Nach Anbringung des Einschnittes.

3) Nach der Ansengung der Spitze.

4) Im Sinne der Schnittwunde, also entgegengesetzt gekrümmt.

5) Unterhalb des obersten Einschnittes traumatiotrop gekrümmt.

Mit *Vicia Faba*-Wurzeln machte ich noch folgende Versuche:

- e) In 4 Versuchen krümmten sich von 80 Wurzeln, die in 2—3 mm Entfernung von der Spitze einseitig angesengt wurden, nach 3—4 Stunden traumatotropisch 39=49%.
- f) In 1 Versuch mit 15 Wurzeln, die in 3½—4 mm Entfernung von der Spitze verwundet worden waren, fand ich nach 3 Stunden keine traumatotropisch gekrümmte Wurzel.
- g) In 1 Versuch mit 22 Wurzeln, die in ½—1 mm Entfernung von der Spitze durch einen Einschnitt verwundet worden waren, krümmten sich in 3—4 Stunden 15=68% traumatotropisch. Als hierauf die Spitze auf der gleichen Seite angesengt wurde, zählte ich nach weiteren 3—4 Stunden 20=90% gekrümmte Wurzeln.

Die Ergebnisse meiner Versuche sind also folgende:

1. Bei 30—50% der Wurzeln von *Vicia Faba*, *Phaseolus multiflorus* und *Lupinus albus* ist nicht allein der Vegetationspunkt, sondern auch die Streckungszone traumatotropisch empfindlich.

2. Bei *Vicia Faba*-Wurzeln ist der traumatotropisch empfindliche Spitzenteil mindestens 2—3 mm¹⁾, bei *Lupinus* und bei *Phaseolus* mindestens 1—2 mm lang. Die Empfindlichkeit scheint aber nach dem Vegetationspunkt hin zuzunehmen (vgl. a, e, f und g).

3. Wenn man an den Wurzeln, die durch einen queren Einschnitt halb durchschnitten worden waren, nach einigen Stunden die Spitzen auf der Seite des Schnittes ansengt, so läßt sich bei allen Versuchspflanzen, besonders aber bei *Phaseolus* und *Lupinus*, eine sehr bedeutende Vermehrung in der Zahl der traumatotropisch gekrümmten Wurzeln beobachten. Es ist möglich, daß diese Zunahme die Folge der traumatotropischen Reaktion ist, die durch die Verwundung der Spitze ausgelöst wurde. Somit hat die Angabe Pollocks für *Vicia Faba*, bei deren Wurzeln ich (vgl. b) ein viel weniger überzeugendes Ergebnis erzielte, wenigstens an einigen anderen Wurzeln sich völlig bestätigen lassen.

4. Daß die Vermehrung der gekrümmten Wurzeln jedenfalls nicht allein auf die Wirkung des Einschnittes bezogen werden kann, zeigen die Kontrollversuche e ganz deutlich.

5. Wie vorsichtig man aber mit der Deutung der unter 3 erwähnten Versuche sein muß, lehrt der Umstand, daß solche traumatotropischen Krümmungen bei *Phaseolus* und *Lupinus* in recht geringer Zahl erfolgen, wenn man die Spitze auf entgegengesetzter Seite vom Einschnitt verwundet. Die wenigen positiven Zahlen stellen es überhaupt in Frage, ob die Krümmungen traumatotropisch sind

1) Diese Beobachtung steht in Widerspruch mit den Angaben von Spalding (1894, S. 424) und Pollock (1900, S. 1 ff.), nach denen nur eine 1,5 mm lange Spitzenzone empfindlich ist.

und nicht vielmehr auf sonstigen unkontrollierbaren Nutationen beruhen, wie sie bekanntlich bei Wurzeln so leicht vorkommen.

6. Dagegen machen die viel größeren Zahlen, die ich bei *Vicia Faba*-Wurzeln erhielt, die Annahme sehr wahrscheinlich, daß auch bei solchen Versuchsbedingungen eine traumatotropische Reizleitung von der Spitze über eine verletzte Zone hinweg möglich ist.

7. Überhaupt keine (*Phaseolus*, *Lupinus*) oder fast keine (*Vicia Faba*) Krümmungen beobachtet man oberhalb der Schnittwunden, wenn man die Wurzeln an der Spitze ansengt, nachdem man von entgegengesetzten Seiten zwei Einschnitte gemacht hat.

Daraus wird man aber folgern müssen:

1. Die untersuchten Wurzeln sind gegen Verwundungen so empfindlich, daß sie zu solchen Versuchen über das Wesen der Reizleitung, wie ich sie bei *Avena*-Keimlingen anstellte, nicht wohl verwendet werden können, da die Ergebnisse wegen der geringen Zahl der Krümmungen oder wegen ihrer Mehrdeutigkeit unbefriedigend sind.

2. Gleichwohl spricht die eine Gruppe (b) der Versuche, bei der eine traumatotrope Reizkrümmung auch dann erfolgte, als eine Reizleitung infolge eines queren Einschnittes nur in derjenigen Wurzelhälfte möglich war, die der gereizten Stelle opponiert ist, sehr dafür, daß bei der traumatotropen Reizleitung ganz ähnliche Verhältnisse wie bei der phototropischen obwalten.

3. Von den Wurzeln der untersuchten Pflanzen kann man nicht sagen, daß das traumatotropische Perzeptionsvermögen ausschließlich auf die Spitze der Wurzel lokalisiert sei¹⁾.

B. Theoretischer Teil.

Ich kann mich nun der zweiten Hauptaufgabe meiner Abhandlung zuwenden, die in dem Versuche bestehen muß, den Vorgang der tropistischen Reizübermittlung mit Hilfe der im Vorstehenden mitgeteilten Tatsachen einer möglichst eingehenden Analyse zu unterziehen. Es wird notwendig sein, dabei von den einfachsten

¹⁾ Trotz aller vorliegenden Arbeiten über den Traumatotropismus der Wurzeln bleibt noch viel zu tun, bis die Bedingungen klar erkannt sind, unter denen eine solche Reaktion ausgelöst wird (vgl. auch Fitting, 1905, S. 721).

Vorstellungen auszugehen, die man sich, die Kenntnis der Krümmungsmechanik vorausgesetzt, über das Zustandekommen der tropistischen Reizleitung von vornherein machen könnte oder wohl auch gemacht hat, um von ihnen aus das Problem soweit als möglich einzuengen.

Wenn man die verschiedenen Vorstellungen überblickt, die man sich über das Wesen der Transmission bilden könnte, so sieht man bald, daß sie sich nach auffälligen, gemeinsamen Merkmalen und wichtigen Unterschieden in zwei Gruppen sondern lassen und daß leicht ein Urteil darüber zu gewinnen ist, welche dieser Gruppen nach meinen Beobachtungen zur Erklärung der Reizverkettung nicht genügen kann, wenigstens soweit es sich um den Phototropismus der Graskeimlinge, im besondern von *Avena*, handelt, der hier zunächst ganz allein berücksichtigt werden soll. Der wesentliche Unterschied zwischen beiden Gruppen besteht darin, daß die zur ersteren gerechneten Hypothesen samt und sonders die Fernwirkung in letzter Linie auf eine ungleiche (verschieden denkbare) Reizung der verschiedenen Seiten der Reaktionszone zurückführen, während die der zweiten Gruppe sie irgendwie durch die ungleiche Beanspruchung der Perzeptionszone durch den Außenreiz zu erklären suchen.

A. Zur ersteren Gruppe gehören die einfacheren Annahmen, die aber sämtlich den großen Vorzug haben, daß sie die Reizleitung mit verhältnismäßig sehr einfachen Mitteln verständlich zu machen suchen, die uns in der Physiologie und physikalischen Chemie geläufig sind. Ihnen allen, wie sie sich im einzelnen auch unterscheiden mögen, ist folgende Grundvorstellung gemeinsam: Infolge ungleicher oder einseitiger Beanspruchung des Perzeptionsorganes durch den Außenreiz, die ja Voraussetzung jeder tropistischen Reizreaktion ist, wird irgend eine ungleiche Veränderung auf den verschiedenen Seiten des Perzeptionsorganes hervorgerufen, die am schnellsten und intensivsten auf der allein oder vorzugsweise gereizten Stelle erfolgt. Durch diesen asymmetrischen Ausgangspunkt der Veränderung ist auch die Möglichkeit zu irgend einer asymmetrischen Ausbreitung dieser Veränderung über die Perzeptionszone und schließlich über die Reaktionszone gegeben. Diese Ausbreitung entscheidet alsdann ihrerseits durch die ungleiche Beeinflussung, d. h. Reizung, der verschiedenen Seiten des Reaktionsorganes, entsprechend ihrem asymmetrischen Ausgangspunkt, über die Richtung der Krümmung.

Im einzelnen ist eine solche asymmetrisch fortschreitende Veränderung natürlich in recht verschiedener Weise denkbar; am einfachsten vielleicht „physikalisch-chemisch“ mit der Annahme von Diffusionsvorgängen, die sich von der direkt gereizten Stelle des Perzeptionsorganes in verschiedenen Richtungen ungleich schnell ausbreiten. Diese Erklärung hat verschiedentlich Czapek (1898, S. 218; 1902, S. 467), namentlich im Anschluß an seine Studien über die Beziehungen der Homogentisinsäurebildung zum tropistischen Reizprozesse, als möglich hingestellt. Zweitens könnte man sich denken, daß eine durch den Außenreiz am Reizorte ausgelöste Veränderung des Plasmas, mit anderen Worten, ein Erregungszustand, sich allmählich mittels der Plasmodesmen ungleich schnell in verschiedenen Richtungen über das Plasma der nicht direkt gereizten Teile ausbreitet. Weiter läßt sich vorstellen, daß dieser Erregungszustand überhaupt nur longitudinal, einseitig, in die Reaktionszone innerhalb des Plasmas geleitet wird, oder auch, daß die Unterschiede in der Intensität der Reaktion auf den verschiedenen Seiten der Perzeptionszone sich einfach geradlinig in die Reaktionszone fortsetzen. Auch wäre hier schließlich Wiesners Hypothese des Zugwachstums (zB. 1881, S. 68) zu gedenken, die freilich schon durch Rothert (1894, S. 141 ff.) in überzeugender Weise widerlegt wurde.

Alle diese und andere auf ähnliche Voraussetzungen aufgebaute Annahmen versagen nun für den Reizleitungsvorgang bei *Avena* und einigen anderen Gräsern vollständig, wie aus allen meinen Beobachtungen in ganz verschiedenartigen Versuchen direkt hervorgeht. Einmal nämlich ist eine normale phototropische Reizleitung noch unter Bedingungen möglich, welche die normale Ausbildung aller solcher Gegensätze in der Reaktionszone ausschließen, und zweitens bleibt eine „phototropische“ Krümmung aus, wenn man künstlich solche Gegensätze anomal herstellt. Beides ist durch eine quere Durchschneidung der vorderen (bezogen auf die Lichtquelle) Koleoptilhälfte oder einer seitlichen Hälfte, in exquisitestem Maße aber durch doppelte, auf entgegengesetzten Seiten gemachte Einschnitte bis über die Mitte erreichbar, von denen der obere vorn, der untere hinten oder beide seitlich orientiert sind. Käme für die Reizleitung eine der besprochenen Hypothesen in Betracht, so müßte man unbedingt fordern, daß die phototropische Reizkrümmung in ihrer Richtung von der Orien-

tierung der Einschnitte beeinflußt würde. Dies ist aber ganz und gar nicht der Fall. Auch müßte alsdann eine „phototropische“ Krümmung in solchen Keimlingen erwartet werden, bei denen man die Spitze allseitig beleuchtet, eine allseitig gleichmäßige Reizleitung nach der Basis aber durch einen queren Einschnitt in die Koleoptile unmöglich macht; und zwar müßte die Krümmung nach jener Richtung erfolgen, wo die Brücke zwischen Spitze und Basis besteht. Schließlich wäre in den Versuchen, bei denen eine Reizleitung von beliebig orientierten Spitzenhälften in die unverwundete Basis statthat, zu fordern, daß die phototropische Krümmung von der Orientierung der Spitzenhälfte abhängig sei, nicht aber, daß sie, wie es doch tatsächlich der Fall ist, allein von der einseitigen Beanspruchung der Perzeptionszone durch den Außenreiz bestimmt wird. Daß diese Versuche zugleich alle diejenigen der erwähnten und zugleich einige der zur zweiten Hauptgruppe zu rechnenden Hypothesen ausschließen, die überhaupt nur mit einer geradlinigen Reizleitung operieren, braucht wohl eigentlich nicht besonders hervorgehoben zu werden. Tatsächlich lehren meine sämtlichen Versuche (nachdem bereits Rothert (1894, S. 64 ff.) gezeigt hatte, daß die Transmission unabhängig von den Gefäßbündeln im Grundgewebe erfolgen muß) nicht nur, daß eine Querleitung möglich ist, sondern auch, daß die Reiztransmission keineswegs verlangsamt wird, wenn man eine longitudinale Reizübermittlung verhindert, woraus man schließen muß, daß der Reiz sich ebenso gut in der Quer- wie in der Längsrichtung ausbreitet.

B. Durch den Nachweis, daß nach allen meinen Beobachtungen diejenige Grundvorstellung nicht richtig sein kann, die das Wesen der Reizübermittlung einfach in einer ungleichen Beanspruchung der verschiedenen Seiten der Reaktionszone sucht und die allen Hypothesen der ersten Hauptgruppe eigentümlich ist, erscheint das ganze Problem der Reizverkettung wesentlich komplizierter. Es bleibt nämlich nun die Annahme unabweisbar, daß die Reizleitung viel direkter schon irgendwie auf die ungleiche Beanspruchung der Perzeptionszone durch den Außenreiz zurückgeführt werden muß. Und damit tritt die Frage nach der Perzeption des phototropischen Reizes, die ja leider noch immer nicht gelöst ist, in den Kreis unseres Problems ein. So sehr dieser Umstand auch geeignet ist, eine Einsicht in die Reizverkettung zu erschweren, so könnte es doch sein, daß meine Beobachtungen es gestatten, auch die Frage nach der Perzeption irgendwie einzuengen.

Ausgangspunkt für alle die Hypothesen, die mit der eben präzisierten, zweiten Grundvorstellung die tropistische Reizleitung uns verständlich machen wollen, muß die Tatsache sein, daß die Reaktionszone unabhängig von der Richtung und von den Bahnen der Reiztransmission Kunde davon erhält, in welcher Richtung sie sich krümmen soll. Wenn nun die Bestimmung über die Richtung der Krümmung des Reaktionsorganes ein für alle Mal schon in der Perzeptionszone festgelegt ist, unabhängig von irgend welchen Bahnen der Reizleitung, so müssen ganz besondere Beziehungen zwischen dem Reizleitungsvorgange und der Perzeptionszone oder dem Perzeptionsvorgang — im weitesten Sinne des Wortes — angenommen werden, die nun aufzusuchen und auf ihre Richtigkeit an der Hand meiner Beobachtungen zu prüfen sind.

Faßt man das Wesen eines jeden tropistischen Reizvorganges ins Auge: die so überaus seltsame Bestimmung der Krümmungsrichtung eines parallelotropen Organes durch den Außenreiz, so ergeben sich zwei Untergruppen von Möglichkeiten, die zur Diskussion stehen. Ihr charakteristischer Unterschied beruht darauf, daß man bei der ersteren, um es kurz auszudrücken, eine polare Struktur in das perzipierende Organ hineinlegt, bei der anderen einen solchen Gegensatz durch den Außenreiz erst induziert werden läßt, und zwar entweder auf den verschiedenen Seiten des Organes oder in seinen Einzelzellen.

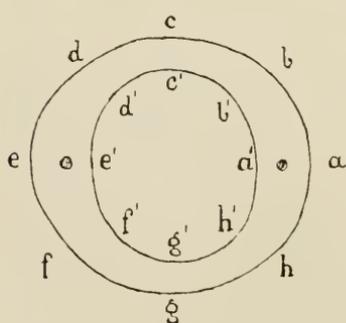


Fig. 26.

a) Ich wende mich der ersteren Untergruppe von Vorstellungen zu. Es genügen, wie früher, einige Beispiele, um die Richtigkeit der ganzen Gruppe zu beurteilen. Die einfachste Hypothese wäre wohl die folgende: In der Perzeptionszone sind die Zellen des Umfanges a, b, c, d usw. (vgl. Fig. 26), jede in anderer Weise, auf das Licht „abgestimmt.“ Fällt das Licht allein oder vorzugsweise auf die Zelle a, so wird der Reizzustand der ganzen Perzeptions-

zone und der Reaktionszone durch Ausbreitung des Erregungszustandes α von der Zelle a ein anderer, wie wenn das Licht auf die Zelle b oder c fällt. Die Reaktionszone ihrerseits ist so abgestimmt, daß sie, bei positiv tropistischer Befähigung, sich nach a krümmt,

wenn sie, durch Ausbreitung der Erregungen, in den Reizzustand α , nach β , wenn sie in den Reizzustand β versetzt wird usw. Diese Annahme, die, als richtig erwiesen, mit einem Schlage den Streit um die Bedeutung der Strahlenrichtung und der Intensitätsunterschiede des Lichtes für die Perzeption als nichtig aus der Welt schaffen würde, findet nun aber in meinen Beobachtungen keinerlei Stütze. Ich zeigte ja, daß nach Halbierung der Spitze sich die hintere Hälfte noch immer nach dem Lichte hin krümmt und daß von ihr aus durch Reizleitung auch noch eine phototropische Krümmung der unverletzten Basis nach dem Lichte hin ausgelöst werden kann. Dieser Hälfte fehlen aber die Zellen a , b , h usw. vollständig. Käme es also nur auf die verschiedene „Stimmung“ der peripheren Zellen an, so müßte sich die hintere Hälfte vom Lichte wegkrümmen und auch eine negativ phototropische Krümmung in der Basis durch Reizleitung auslösen. Man könnte nun versucht sein, sich aus dieser Schwierigkeit durch die weitere Annahme herauszuhelfen, die den Zellen der äußeren Oberfläche a , b , c usw. der hohlzylindrischen Koleoptile zugeordneten Zellen der inneren Oberfläche a' , b' , c' usw. seien für Belichtung genau entgegengesetzt abgestimmt, so, daß bei Belichtung die Zellen a und e' in den gleichen Reizzustand α und die Zellen a' und e ebenfalls in den gleichen, aber zu α entgegengesetzten, Reizzustand ε versetzt würden. Entscheidend für die Richtung der Krümmung müßte dann der Umstand sein, daß in Abhängigkeit von der Beleuchtungsrichtung der eine Reizzustand (α oder ε) intensiver sein wird als der andere. Aber selbst mit dieser, übrigens recht unwahrscheinlichen und gekünstelten Hilfshypothese, die zudem auf andere, nicht hohle Organe gar nicht übertragen werden könnte, würden die Tatsachen ganz unverständlich bleiben, daß gevierteilte Spitzen, wie die Teilstücke auch gegenüber dem Lichte orientiert sein mögen, sich normal nach dem Lichte hin krümmen, daß nach Spaltung der Spitze parallel zur Richtung der Lichtstrahlen doppelseitige Beleuchtung der einen Hälfte keine phototropische Krümmung, wohl aber einseitige Beleuchtung eine phototropische Reaktion von ganz normaler Richtung in der verdunkelten Basis auslöst und daß diese Hälfte selbst sich normal phototropisch krümmt.

Diese Erwägungen zwingen zu dem Schlusse: Die Annahme polarer, im Bau der Organe begründeter Verschiedenheiten der verschiedenen Seiten des Perzeptionsorganes kann die Beziehungen zwischen der Angriffsrichtung des

Reizes und der Richtung der Reizreaktion nicht verständlich machen, wie diese Annahme im einzelnen auch formuliert werden mag.

Ebenso wenig aber, wie durch Annahme solcher fester, polarer Gegensätze der verschiedenen Seiten des Organes die phototropischen Vorgänge verstanden werden können, ebenso wenig ist dies der Fall, wenn man innerhalb einer jeden Zelle der Peripherie ein polar gebautes Perzeptionsorgan, etwa ähnlich den von Haberlandt (1905) für Laubblätter postulierten „Linsen“-apparaten, annehmen wollte. Genau dieselben Tatsachen, die zur Ablehnung der vorigen Hypothese zwangen, sind es, die einer solchen Annahme unüberwindliche Schwierigkeiten in den Weg stellen.

b) So nötigen einen also alle meine Beobachtungen zu der Vorstellung, daß durch den phototropischen Reiz-anlaß irgendwie ein „polarer Gegensatz“ in querer Richtung im Perzeptionsorgan erst geschaffen wird, der nur abhängig ist von der Angriffsrichtung des Lichtes, nicht aber vom Bau des Perzeptionsorgans, eine Vorstellung, auf die ich schon früher als eine Möglichkeit hingewiesen habe (1903, S. 620). Wie ein solcher Gegensatz bei oder nach der Perzeption zustande kommen könnte, soll zunächst unerörtert bleiben, da uns ja jede Einsicht in den Vorgang der Lichtperzeption völlig fehlt. Vielmehr will ich mich zuerst einmal der Frage zuwenden, zwischen welchen Teilen des Perzeptionsorganes diese „Polarität“ hergestellt werden muß. Sie kann jedenfalls nicht schlechthin zwischen belichteter und nicht belichteter Hälfte der Perzeptionszone ausgebildet werden und zwar deshalb, weil erstens jede Hälfte für sich phototropisch perzeptions- und krümmungsfähig ist und bei einseitiger Beleuchtung Anlaß zu einer normalen Reizleitung in die Basis geben kann und weil zweitens allseitig gleiche Beleuchtung der einen, Verdunkelung der anderen Spitzenhälfte keine Krümmung in der unverletzten, aber verdunkelten Basis nach der Seite der beleuchteten Spitzenhälfte hin auslöst. Zudem würde mit dieser Annahme eine Vorstellung der Reizverkettung überhaupt nur dann möglich, wenn der Reiz auf geradlinigen Bahnen von der Perzeptionszone den verschiedenen Teilen der Reaktionszone zugeführt würde, was aber eben nicht der Fall ist. Diese Tatsache, daß der phototropische Reiz auch um die Ecke geleitet werden kann, lehrt zusammen mit den bisherigen Überlegungen gleichzeitig, daß ein Reizfelder-„Hyposchema“ des phototropischen Perzeptionsapparates, das den Reizfeldern für die

geotropische Reizaufnahme von Noll nachgebildet ist, weder die phototropische Perzeption noch die Reiztransmission verständlich machen kann (vgl. dazu auch Fitting 1903, S. 617 ff.; S. 620 Anm. 1). Damit verliert dieses Schema auch für den Phototropismus seine Bedeutung.

Der polare Gegensatz muß vielmehr in einem jeden Längsstreifen der Spitze, der überhaupt noch phototropisch reagiert — und dies ist, wie ich gezeigt habe, noch bei solchen Streifen der Fall, die weniger breit als der vierte Teil des Umfanges der Spitze sind! —, ausgebildet werden und zwar in gleicher Weise, mag nun der Streifen die normale Außenseite oder die Innenseite gegen das Licht hin wenden oder seitlich zum Lichte orientiert sein. Da außerdem ein Teil der Spitze — eine Hälfte oder etwas weniger als die Hälfte — genügt, um nach einseitiger Beleuchtung noch eine ausgesprochene Krümmung in der verdunkelten Basis durch Reiztransmission auszulösen, so hat die Frage, die ich früher bei einer Kritik des erwähnten Reizfeldhyposchemas (1903, S. 619) als berechtigt hinstellte, ihre Bestätigung gefunden, die Frage nämlich, ob nicht ebenso wie für den haptotropischen, so auch für den phototropischen Reiz „durch Reizung einer einzigen oder weniger Zellen, soweit sie in der Perzeptionszone liegen, und durch Reizfortpflanzung von ihnen in einem vielzelligen Organ schon die Bedingungen geschaffen werden können, um einen gewissen Krümmungsvorgang auszulösen.“ Freilich war bei Stellung dieser Frage damals nur an unverwundete Objekte gedacht worden.

Es empfiehlt sich nun, zunächst einmal zusammenzufassen, um die weiteren Fragestellungen zu klären. Versucht man auf Grund aller meiner Beobachtungen und im Anschlusse an meine bisherigen theoretischen Überlegungen sowie an die geläufigen, allgemeinen Anschauungen der Reizphysiologie den Ablauf des phototropischen Reizprozesses in der spitzenwärts einseitig beleuchteten Koleoptile von *Avena* so zu erklären, daß die zur Beschreibung gewählten Bilder unter keinen Umständen in Widerspruch mit irgend welchen Tatsachen geraten, so läßt sich dies nur so tun, daß man sagt: Durch die einseitige Beleuchtung wird in allen Teilen, wahrscheinlich in allen Zellen, des Perzeptionsorganes während oder infolge des Perzeptionsvorganges ein „polarer Gegensatz“ geschaffen. Je nach der, allein vom Lichte abhängigen, Lage der Pole wird die „Reizstimmung“ der Perzeptionszone und durch

eine geradlinige oder quere Fortleitung, die ganz unabhängig ist von der Lage der Bahnen, auch die Stimmung der Reaktionszone verschieden. Die Stimmung entscheidet über die Richtung der Krümmung.

Man sieht sofort, wie unvollkommen diese Erklärung noch ist, da sie uns nur vor neue Probleme stellt. Macht sie uns doch weder die Induktion des polaren Gegensatzes noch diesen Gegensatz selbst noch schließlich die Reizverkettung mit Hilfe von anschaulichen Bildern irgendwie vorstellbar. Und doch muß sie den Ausgangspunkt jeder weiteren experimentellen Analyse bilden, vorausgesetzt, daß meine Beobachtungen als einwandfrei betrachtet werden können, woran zu zweifeln in Anbetracht der zahlreichen Kontrollversuche und der sehr ausgesprochenen Krümmungen der Versuchsobjekte wohl keinerlei Grund vorliegt. Es fragt sich also, ob nicht mit den ermittelten Tatsachen ein tieferes Eindringen, wenigstens in eines dieser Probleme, möglich ist. Ich wende mich zunächst wieder dem der Reizverkettung zwischen Perzeptions- und Reaktionszone zu. Will man dieses Problem noch weiter analysieren, so muß man unbedingt von folgenden Tatsachen ausgehen: 1. Die von der Angriffsrichtung des Außenreizes abhängige Verschiedenheit des polaren Gegensatzes in den einzelnen Teilen der Perzeptionszone schreibt der Reaktionszone die Richtung der Krümmung vor. 2. Dieser Befehl kann ebenso gut geradlinig wie „um die Ecke“ herum (wenn jede geradlinige Verbindung fehlt), ebenso gut im ganzen Umfange des Organes wie einem kleinen Teil desselben übermittelt werden, ohne daß dadurch die Krümmung der Reaktionszone ihre gesetzmäßige Beziehung zur Angriffsrichtung des äußeren Reizanlasses verliert. 3. Ist der Reiz gezwungen, quere Bahnen zu benutzen, so ist es gleichgültig, ob er sich streckenweise von vorn nach hinten oder von hinten nach vorn ausbreitet. 4. Auch in der Reaktionszone kann der Lichtreiz perzipiert und dadurch der polare Gegensatz in allen Teilen ausgebildet werden. 5. Die Beobachtungen, die ich im Abschnitt VI mitgeteilt habe, sprechen durchaus dafür, daß die Transmission des Impulses nur mit aktiver Beteiligung der lebenden Substanz möglich ist. Darauf weist auch die schon von Rotherth (1894 S. 62 ff.) ermittelte und von mir bestätigte Tatsache hin, daß sich der phototropische Reiz nur basipetal, aber nicht basifugal ausbreitet. 6. Diffusionsvorgänge können unter keinen Umständen das Wesentliche der Reizleitung sein¹⁾.

1) Schon deshalb bleibt auch die Bedeutung der „Homogentisinsäure“bildung für die Reizleitung ganz unklar.

Unter Berücksichtigung aller dieser Tatsachen lassen sich nun, soweit ich sehe, überhaupt nur ganz wenige Vorstellungen über die Reizverkettung bilden, die weiterhin auf ihre Richtigkeit und Zweckmäßigkeit zu prüfen sind. Einmal nämlich könnte man folgende Hypothese aufstellen: Je nach der Richtung der Pole des in den verschiedenen Zellen zur Ausbildung gelangenden, polaren Gegensatzes kommt jeweils im Perzeptionsorgan ein qualitativ verschiedener, aber einheitlicher apolarer Erregungszustand (zB. α , wenn das Licht aus Richtung a; β , wenn es aus Richtung b auf das Perzeptionsorgan einfällt, usw.) zur Ausbildung. Dieser apolare Erregungszustand breitet sich mittels der Plasmaverbindungen auf lebenden Bahnen auch über das Plasma der Reaktionszone aus. Die Reaktionszone ist in ihren physiologischen Eigenschaften, etwa durch Anpassung, polar so abgestimmt, daß sie sich durch Wachstum nach Richtung a krümmt, wenn sie in den Erregungszustand α , aber nach b krümmt, wenn sie in den Zustand β versetzt worden ist. Durch Tatsachen widerlegen läßt sich eine solche Annahme, glaube ich, zurzeit nicht. Und doch wird sie schwerlich als zweckmäßig erscheinen. Wenn man auch zugeben muß, daß das Perzeptionsorgan möglicherweise nach Ausbildung des polaren Gegensatzes auch noch unter dem Einfluß dieses Gegensatzes in einen einheitlichen apolaren Erregungszustand versetzt werden kann, so ist doch nicht recht einzusehen, warum nicht der supponierte Gegensatz sich schon als solcher in die Reaktionszone auf lebenden Bahnen sollte ausbreiten können, und dies um so weniger, als man bei einer Analyse der Ausbildung dieses Gegensatzes über alle Teile des Perzeptionsorganes wohl ebenfalls kaum ohne eine solche Annahme einer Ausbreitung wird auskommen können. Weiter haben wir gar keinen Anhaltspunkt oder Grund für die Annahme, die Reaktionszone, die man bisher allgemein in ihren physiologischen Eigenschaften als radiär symmetrisch ansah, sei derartig polar gebaut, daß sie die zahlreichen, nach der Angriffsrichtung des äußeren Reizanlasses verschiedenen apolaren Erregungszustände sollte unterscheiden und auf jeden von ihnen mit einer anders gerichteten und noch dazu in ihrer Richtung von dem Außenreiz streng abhängigen Krümmung antworten können. Zudem kennen wir kein einziges Beispiel dafür, daß ein Pflanzenorgan, in verschiedene apolare Erregungszustände versetzt, Krümmungen ausführte, die so mannigfach gerichtet wären, daß man sie den tropistischen Reaktionen vergleichen könnte. Man sieht, die ganze Hypothese ist zu kompliziert und

bedarf zu vieler, wenig wahrscheinlicher Hilfsannahmen, um sie als wahrscheinlich oder als zweckmäßig erscheinen zu lassen.

Neben ihr scheint mir bei unserem heutigen Wissen nur noch eine Vorstellung über die Reizverkettung unter Berücksichtigung aller Tatsachen möglich, die wegen ihrer relativen Einfachheit in Zukunft besondere Beachtung verdient. Sie nimmt an, daß der polare Gegensatz, der in allen Teilen (Zellen) des Perzeptionsorganes durch den Außenreiz induziert wird, sich auf lebenden Bahnen in die physiologisch radiärsymmetrische, in seitlicher Richtung apolar gebaute Reaktionszone so ausbreitet, daß auch in ihr ebenso wie in den Zellen der Reizleitungsbahnen alle Teile in gleicher Weise „polarisiert“ werden. Dadurch wird die Reaktionszone zu einer Krümmung veranlaßt, die abgesehen vom Vorzeichen (positiv oder negativ) durch die indirekt vom Außenreiz abhängige Richtung dieses polaren Gegensatzes streng bestimmt und so lange verstärkt wird, bis diese „Polarität“ nach Möglichkeit wieder beseitigt ist. Auch diese Hypothese ist leider zur Zeit nicht durch Tatsachen verifizierbar. Außerdem sehe ich keinen Weg, wie man sie auf ihre Richtigkeit prüfen könnte. So plausibel sie auch, eben wegen ihrer Einfachheit, ist und so sehr sie auch geeignet erscheint, den Vorgang der phototropischen Reizverkettung nach sämtlichen beobachteten Tatsachen so zu erklären, daß die Erklärung mit keiner dieser Tatsachen in Widerspruch steht, so sehr bin ich mir doch bewußt, daß auch sie mit manchen Schwierigkeiten zu kämpfen hat. Namentlich entstehen solche, wenn man sich die Ausbreitung des Reizes verständlich zu machen sucht. Da der polare Gegensatz in allen Teilen der Perzeptionszone, wie ich oben zeigte, ausgebildet werden muß und da der Reiz sich nach meinen Beobachtungen gleich gut nach allen Richtungen, von vorn nach hinten, von hinten nach vorn und seitlich, fortpflanzt, so würde man nicht umhin können, anzunehmen, die Polarität werde in jeder Zelle induziert und breite sich von Zelle zu Zelle so aus, daß jede gereizte Zelle die benachbarte ungereizte zwingt, sich ebenso zu polarisieren, mag sie nun seitlich neben, vor oder hinter der anderen liegen. Wie dies möglich wäre, entzieht sich vorläufig jeder Vorstellung, namentlich deshalb, weil die Zellen weder im Querschnitt noch im Längsschnitt des Gewebes, selbst nicht in der Epidermis, wie die Felder eines Schachbrettes aneinander grenzen. Außerdem ist bisher weder in der Physik noch in der physikalischen Chemie

irgend ein Vorgang bekannt geworden, der auch nur im entferntesten mit der Ausbreitung einer solchen Polarität unter Erhaltung der Richtung der Pole verglichen werden könnte. Man könnte am ehesten versucht sein, die magnetischen Erscheinungen zum Vergleiche herbeizuziehen. Doch liegen die Verhältnisse hier völlig anders. Auch läßt sich zurzeit keine Versuchsanordnung ersinnen, mittels deren sich ähnliches würde nachweisen lassen. Selbstverständlich aber schließt dies die Möglichkeit nicht aus, daß etwas derartiges in dem komplizierten plasmatischen Systeme vorkommt. Nur wird es vorläufig zwecklos sein, im einzelnen weiter darüber nachzudenken, in welcher Weise eine solche Ausbreitung eines polaren Gegensatzes denkbar wäre und ob man, um sie mit Rücksicht auf die Anordnung der Zellen im Gewebe verständlich zu machen, den Gegensatz schlechthin in der Zelle oder, was wahrscheinlicher, für diskrete Plasmateilchen innerhalb des Zellplasmas annehmen müßte.

Aus denselben Gründen läßt sich auch über die Induktion dieses supponierten polaren Gegensatzes in der Perzeptionszone keinerlei anschauliches Bild gewinnen. Wir können nicht sagen, ob sie schon während des eigentlichen Perzeptionsvorganges erfolgt oder ob sie erst in späteren Gliedern des ganzen Reizprozesses, vielleicht bei der Vorbereitung der bekanntlich auch schon in der Perzeptionszone ablaufenden Krümmungsreaktion zur Ausbildung gelangt. Man könnte ja daran denken, daß vielleicht das Plasma einer jeden Zelle sich unter dem Einflusse des Außenreizes irgendwie verschiebt und daß diese Verschiebung das Plasma der benachbarten, nicht direkt vom Lichte gereizten Zellen zu der gleichen Verschiebung veranlaßt. Sorgfältige zytologische Untersuchung phototropisch gereizter und nicht gereizter Koleoptilen läßt aber nach ganz verschiedenartiger Fixierung nicht die allergeringste Differenz in den Zellen erkennen. Auch habe ich, selbst bei Anwendung der Fixierungs- und Färbungsmethoden von Němec (1901 a), niemals fibrilläre Strukturen in den Zellen gefunden.

Schließlich wird bei Annahme jener Hypothese keineswegs eine Anschauung darüber gewonnen, in welcher Weise eine durch die Reizleitung bedingte Polarisierung der Reaktionszone die Krümmungsbewegung nach sich zieht. Das ist übrigens kein Nachteil, der dieser Vorstellung eigentümlich ist. Er haftet, wie man leicht sieht, auch jeder anderen Hypothese an.

Jedenfalls aber weist meine Analyse des Reizleitungs-vorganges mit Bestimmtheit darauf hin, daß wir es bei den tropistischen Reiztransmissionen mit einer ganz besonderen Gruppe duktorischer Vorgänge zu tun haben, die weder mit den bisher eingehender untersuchten Reizleitungsprozessen der Tiere noch mit irgend welchen anderen Transmissionen der Pflanzen verglichen werden kann. —

Nachdem nun durch meine Untersuchung das ganze Problem des phototropischen Reizvorganges in gewisser Richtung eine Weiterbildung erfahren hat, tritt von neuem die Frage nach dem Zustandekommen der „phototropischen Lichtperzeption“ in den Vordergrund. Leider erlauben meine Beobachtungen nicht, diese Frage wesentlich zu fördern. Beachtenswert ist in dieser Hinsicht wohl nur die Tatsache, daß der von einer allseitig beleuchteten Koleoptilspitze oder -spitzenhälfte einseitig zur Basis geleitete Erregungszustand mit der nicht erregten Hälfte der Basis nicht so verglichen werden kann, daß sich die verdunkelte Basis in bestimmtem Sinne, nämlich nach der erregten Seite hin, krümmt, obwohl doch die Basis zur Lichtperzeption wohl befähigt ist. Diese Tatsache läßt nämlich fast vermuten, daß auch innerhalb der Koleoptilspitze eine solche Vergleichung nicht möglich ist¹⁾. Wäre dem so, dann müßte also eine unverwundete Spitze, deren eine (seitlich zum Lichteinfall orientierte) Hälfte verdunkelt, deren andere Hälfte einseitig beleuchtet wird, sich genau nach der Lichtquelle hin und nicht, wie man wohl annehmen könnte, seitlich zur Strahlenrichtung krümmen. Ich habe oftmals versucht, solche Versuchsbedingungen herzustellen. Es gelang aber niemals, die Methodik einwandfrei zu gestalten²⁾ und exakte Ergebnisse zu erzielen. Ehe dies erreicht ist, hat es keinen Zweck, weitere Folgerungen zu ziehen.

Auch drängt sich nun, nachdem ich wahrscheinlich gemacht habe, daß die Besonderheit der Schaffung eines polaren Gegensatzes charakteristisch sein muß für den phototropischen Reizvorgang, die Frage auf, ob „phototropische Lichtperzeption“ und Lichtperzeption schlechthin stets verknüpft sind oder ob nicht eine Licht-

1) Vielleicht muß aber die Vergleichung schon in früheren Gliedern des Reizprozesses erfolgen.

2) Das ist auch der Grund, weshalb die Ergebnisse solcher Versuche, die Ch. Darwin (1881, S. 398ff.; S. 407ff.) mit Keimlingen von *Phalaris canariensis* erhielt, nicht als eindeutig angesehen werden können.

perzeption, zB. verbunden mit Hemmung des Wachstums, auch noch in denjenigen Zellen möglich ist, die nicht zur phototropischen Lichtperzeption befähigt sind; und zwar drängt sich diese Frage hier von ganz anderen Gesichtspunkten auf, als denen, die mich an anderer Stelle (Fitting 1905, S. 759ff.) auf sie gebracht hatten. Möglicherweise, ja wahrscheinlicherwise, beruht ja die Lokalisation der phototropischen Empfindlichkeit in der Keimlingsspitze der Gräser nur darauf, daß allein oder vorzugsweise in ihr, anschließend an die elementare Lichtperzeption, der zur Auslösung der phototropischen Reizreaktion nötige „polare Gegensatz“¹⁾ geschaffen werden kann. Über Versuche in dieser Richtung, die zum Abschlusse gelangt sind, werde ich später berichten. —

Es wäre wünschenswert gewesen, meine phototropischen Versuche mit *Avena* in ganzem Umfange auch an anderen Objekten und für andere Tropismen zu wiederholen, um ein sicheres Urteil darüber zu gewinnen, ob die von mir versuchte Analyse des Reizvorganges und der Reiztransmission nur für wenige Objekte oder für alle tropistischen Reizvorgänge zutrifft. Aber auch ohne dies sprechen meine wenigen Versuche mit anderen phototropisch empfindlichen Graskeimlingen (Roggen, Weizen) und mit traumotropischen Wurzelspitzen, bei denen der tropistische Reiz wie bei *Avena* „um die Ecke“ geleitet werden kann, dafür, daß meine Analyse zum mindesten für den Phototropismus und den Traumotropismus parallelotroper Organe gültig ist. Da aus meinen Untersuchungen deutlich hervorgeht, daß die schädigende Wirkung, die der Wundreiz fast stets auf den Ablauf der Reizvorgänge ausübt, nicht für alles Plasma charakteristisch ist und daß es Pflanzenteile gibt, bei denen sie sich überhaupt kaum bemerkbar macht, so ist die Hoffnung nicht unberechtigt, daß gelegentlich noch andere, für solche Untersuchungen gut geeignete Objekte gefunden werden. Ob die Analyse der phototropischen Reizleitung, die manchmal von der plagiotropen Laubblattspreite zum Blattstiele hin besteht, zu ähnlichen Resultaten führen wird, läßt sich ebenfalls vorläufig nicht entscheiden. Gleichwohl halte ich es für sehr wahrscheinlich.

Schließt man sich der Auffassung an, die sich mir für den tropistischen Reizvorgang bei kritischer Berücksichtigung aller Tatsachen, ich möchte fast sagen, aufgedrängt hat, so werden einem

1) Vielleicht ist schon dieser „polare Gegensatz“ für alle Tropismen gleich!

auch die interessanten Analogien nicht entgehen, die sich alsdann, fast von selbst, zwischen den tropistischen Reizprozessen und anderen Vorgängen, wie zB. der Induktion einer Polarität oder einer vorübergehenden oder bleibenden Dorsiventralität durch die einseitige Wirkung von Außenbedingungen, Schwerkraft oder Licht, sowie zwischen der tropistischen Reizübermittlung und der Induktion der Dorsiventralität im Scheitelmertem unter dem Einflusse des älteren, dorsiventral induzierten Zellgewebes ergeben. Ob es sich dabei, wie ich vermute, um mehr als eine Analogie, um eine tiefere Ähnlichkeit im Ablaufe einiger Glieder aller dieser Reizprozesse handelt, diese Frage will ich hier nicht diskutieren.

Wenn man bestrebt ist, die Lebensvorgänge in ihre physikalisch-chemischen Komponenten zu zerlegen, so folgt man nur einem berechtigten Prinzip. Nur gibt man sich heutzutage in weiten biologischen Kreisen wieder mehr denn seit langer Zeit der Ansicht hin, dies sei oft verhältnismäßig leicht und für viele Lebensvorgänge schon mit unseren jetzigen physikalisch-chemischen Kenntnissen erreichbar, indem man die vitalen Vorgänge für so einfach hält, wie sie vielfach zu sein scheinen, oder indem man sie sich einfacher vorzustellen sucht, als sie es wirklich sind. So läßt sich nicht ohne Berechtigung einem Neovitalismus ein Neomechanismus zur Seite stellen. Mein Versuch einer Analyse des phototropischen Reizvorganges erscheint mir auch deshalb lehrreich, weil er uns wieder einmal bei einem Vorgange, dessen Erklärung zunächst bei unbefangener Beurteilung so leicht möglich erscheinen könnte, auf die ungeheure Kompliziertheit der „vitalen“ Prozesse aufmerksam macht, die vorläufig jeder tieferen Einsicht spottet, weil wir das plasmatische System mit seinen physikalisch-chemischen Bedingungen überhaupt noch nicht kennen. Dies bedeutet wohl eine genügende Mahnung zur Vorsicht bei allen Versuchen, die gemacht werden, um „vitale“ Vorgänge schon jetzt unter Heranziehung analoger physikalisch-chemischer Prozesse erklären zu wollen.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Eine einseitige Verwundung der Koleoptilen von *Avena* durch einen queren Einschnitt hat bei vielen Keimlingen zunächst eine geringe, von der Wundstelle weg gerichtete Krümmung zur Folge,

die nach einigen Stunden in eine schwache, entgegengerichtete Krümmung umschlägt.

Dagegen wird bei den Koleoptilen des Hafers, des Weizens, des Roggens und der Gerste weder das Wachstum noch auch die phototropische Empfindlichkeit und Reaktionsfähigkeit, wie schon Rothert fand, wesentlich beeinflusst, wenn man die Koleoptilen durch einen oder zwei einander opponierte Quereinschnitte verwundet oder die Spitzen der Koleptilen bis zu 1 cm Länge spaltet.

Ebenso wenig wird die phototropische Reizleitung von der Spitze zur Basis aufgehoben, wenn man einen ganz beliebig orientierten queren Einschnitt durch die Hälfte bis drei Viertel des Koleoptilumfangs macht oder wenn man überhaupt jede geradlinige Verbindung zwischen der Perzeptions- und der basalen Reaktionszone durch doppelseitige quere Einschnitte je bis über die Mitte des Kotyledo unterbricht.

Auch wird durch solche Verwundungen vorübergehend oder dauernd weder die Intensität der phototropischen Reiztransmission wesentlich geschwächt noch ihre Geschwindigkeit herabgesetzt. Der Einfluß der einseitig beleuchteten Spitze auf die Basis bleibt trotz des Einschnittes durch die Hälfte des Koleoptilumfangs so groß, daß sich die Basis auch dann in gleicher Richtung wie die Spitze krümmt, wenn sie von entgegengesetzter Seite einseitig beleuchtet wird.

Ja selbst in solchen Koleoptilen wird der Reiz noch nach der Basis geleitet, aus denen man in der Mitte zwischen der Basis und der Spitze ein Stück von der Länge und der Breite ihres halben Umfangs herausgeschnitten hat.

Alle diese Ergebnisse meiner Versuche sind, wie besondere Kontrollversuche lehren, eindeutig. Die Reizleitung läßt sich auch indirekt auf verschiedene Weise einwandfrei nachweisen.

Aus diesen und anderen, in meiner Arbeit mitgeteilten Tatsachen muß man folgern:

Die schädigende Wirkung, die der Wundreiz auf den Ablauf der Reizvorgänge ausübt, ist nicht für alles Plasma charakteristisch. Es gibt Pflanzenteile, bei denen sie sich überhaupt kaum bemerkbar macht.

Diffusionsvorgänge, die über die Wunde erfolgen, oder der Plasmakontakt an den Wundrändern können für das Fortbestehen der Reizleitung nach der Verwundung nicht in Betracht kommen.

Der phototropische Reiz breitet sich demnach ebenso leicht in der Querrichtung wie in der Längsrichtung der Koleoptilen aus.

Welche Bahnen einzuschlagen man auch die Reizleitung zwingt, die phototropische Krümmung ist stets ganz allein abhängig von der einseitigen Inanspruchnahme des Perzeptionsorganes durch den Außenreiz.

Da ferner allseitige Beleuchtung der Spitze keinen Anlaß zu „phototropischen“ Krümmungen der verdunkelten Basis gibt, wenn man durch einen queren Einschnitt den allseitigen Zusammenhang der Spitze mit der Basis aufhebt, so kann die phototropische Krümmung der Basis nicht einfach durch den Gegensatz einer erregten und einer nicht erregten Hälfte der Reaktionszone ausgelöst werden. —

Auch die einzelnen Teile halbiertes oder gevierteilter Koleoptilspitzen des Hafers, des Weizens, des Roggens und der Gerste krümmen sich noch ausgesprochen phototropisch, wie auch diese Teile zum Lichteinfall orientiert sein mögen; vorausgesetzt, daß sie ein kleines Stückchen der Spitze besitzen.

Die phototropische Reizleitung findet fast ebenso leicht von der gespaltenen wie von der unverwundeten Koleoptilspitze aus in die verdunkelte Basis statt.

Sie erfolgt auch dann noch, wenn man nur die eine Spitzenhälfte beleuchtet, gleichgültig wie sie zum Lichteinfall orientiert ist. Die phototropische Krümmung der Basis ist auch in diesem Falle nach der Lichtquelle hin gerichtet.

Dagegen macht sich keine Krümmung nach der belichteten Spitzenhälfte hin geltend; auch nicht, wenn man die Spitzenhälfte nicht einseitig, sondern allseitig beleuchtet.

Machen schon die bisherigen Ergebnisse meiner Untersuchungen es sehr wahrscheinlich, daß die phototropische Reizleitung nur durch die lebende Substanz vermittelt werden kann, so wird dieser Schluß noch unabweislicher, wenn man den Einfluß von Außenbedingungen auf die phototropische Transmission studiert. Dies war nach Ausarbeitung einer brauchbaren Methode möglich. Die phototropische Reizleitung wird durchschnittlich völlig gehemmt, wenn man eine Strecke der Reizleitungsbahn auf etwa 39° bis 41° erwärmt, schon geschwächt in Temperaturen von 37° an, während die Tötungstemperatur der Koleoptile etwa 43° beträgt. Die Reizleitungsvorgänge unterliegen also der Wärmestarre! In gleicher Weise werden sie durch Kochsalz-, Kalisalpetrolösungen, Äthylalkohol und Chloroform gehemmt.

Die Reizleitung des traumatotropen Reizes in der Wurzelspitze scheint ganz ähnlichen Bedingungen unterworfen zu sein wie die des phototropischen Reizes in den Graskoleoptilen. Dafür spricht eine Gruppe von Versuchen, bei der eine traumatotrope Reizkrümmung auch dann erfolgte, als eine Reizleitung infolge eines queren Einschnittes nur in derjenigen Wurzelhälfte möglich war, die der gereizten Stelle opponiert ist. Leider erwiesen sich die untersuchten Wurzeln (von *Faba*, *Phaseolus*, *Lupinus*) gegen Verwundungen so empfindlich, daß sie zu anderen Versuchen sich nicht verwenden ließen. Zudem ist bei diesen Wurzeln das traumatropische Perzeptionsvermögen nicht auf die Spitze beschränkt: auch die Streckungszone ist empfindlich.

Meine Untersuchungen erlauben es, das Problem der tropistischen Reizverkettung ziemlich weit einzuengen.

Die Beeinflussung der Reaktionszone durch „Fernwirkung des Außenreizes“ kann nicht auf eine ungleiche Reizung der verschiedenen Seiten der Reaktionszone zurückgeführt werden. Einmal nämlich ist eine normale phototropische Reizleitung noch unter Bedingungen möglich, welche die normale Ausbildung aller solcher Gegensätze in der Reaktionszone ausschließen, und zweitens bleibt eine „phototropische“ Krümmung aus, wenn man künstlich solche Gegensätze anomal herstellt.

Vielmehr muß schon die ungleiche Beanspruchung der Perzeptionszone durch den Außenreiz für die Reizleitung entscheidend sein.

Die Besonderheiten der phototropischen Reizleitung, wie sie sich aus meinen Untersuchungen ergeben, werden nicht verständlich, wenn man in dem perzipierenden Organ eine feste polare Struktur voraussetzt: Weder die Annahme polarer, im Bau der Organe begründeter Verschiedenheiten der verschiedenen Seiten der Perzeptionszone, noch die Annahme eines polar gebauten Perzeptionsorgans innerhalb einer jeden Zelle der Peripherie der Perzeptionszone erklärt die Beziehungen zwischen der Angriffsrichtung des Reizes und der Richtung der Reizreaktion in einwandfreier Weise.

Alle meine Beobachtungen zwingen einem die Hypothese auf, daß durch den phototropischen Reizanlaß irgend ein polarer Gegensatz in der Perzeptionszone erst geschaffen wird. Gleichzeitig lehren sie, daß dieser Gegensatz nicht schlechthin zwischen der

belichteten und der nicht belichteten Hälfte dieser Zone ausgebildet werden kann, daß er vielmehr in allen Zellen entstehen muß.

Will man nach den bisherigen Überlegungen den phototropischen Reizvorgang widerspruchlos beschreiben, so muß man etwa sagen: Durch die einseitige Beleuchtung wird in allen Teilen, wahrscheinlich in allen Zellen der Perzeptionszone während oder infolge des Perzeptionsvorganges ein „polarer Gegensatz“ geschaffen. Je nach der, allein vom Lichte abhängigen Lage der Pole wird die „Reizstimmung“ der Perzeptionszone und durch eine geradlinige oder quere Fortleitung, die ganz unabhängig ist von der Lage der Bahnen, auch die Stimmung der Reaktionszone verschieden. Die Stimmung entscheidet über die Richtung der Krümmung.

Versucht man nun das Problem der Reizverkettung noch weiter einzuengen, so gibt es nur wenige Vorstellungen, die zur Zeit in Betracht kommen können. Von ihnen scheint mir in Zukunft wegen ihrer relativen Einfachheit nur die folgende besondere Beachtung zu verdienen. Sie nimmt an, daß der polare Gegensatz, der in allen Teilen (Zellen) der Perzeptionszone durch den Außenreiz induziert wird, sich auf lebenden Bahnen in die physiologisch radiär symmetrische, in seitlicher Richtung apolar gebaute Reaktionszone so ausbreitet, daß auch in ihr, ebenso wie in allen Zellen der Reizleitungsbahnen alle Teile in gleicher Weise „polarisiert“ werden. Dadurch wird die Reaktionszone zu einer Krümmung veranlaßt, die abgesehen vom Vorzeichen (positiv oder negativ) durch die, indirekt vom Außenreiz abhängige, Richtung dieses polaren Gegensatzes streng bestimmt wird.

So weist meine Analyse des Reizleitungsvorganges mit Bestimmtheit darauf hin, daß wir es bei den tropistischen Reiztransmissionen mit einer ganz besonderen Gruppe duktorischer Vorgänge zu tun haben, die weder mit den bisher eingehender untersuchten Reizleitungsprozessen der Tiere, noch mit denen anderer Transmissionen bei den Pflanzen verglichen werden kann.

Tübingen. Botanisches Institut, 11. Oktober 1906.

Literatur-Verzeichnis.

- Czapek, F., 1898, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. *Jahrb. f. wissensch. Bot.*, 32, S. 175 ff.
- 1902, Stoffwechselprozesse in der geotropisch gereizten Wurzelspitze und in phototropisch sensiblen Organen. *Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.*, 20, S. 464 ff.
- Darwin, Ch., 1881, *Das Bewegungsvermögen der Pflanzen*. Deutsch von V. Carus, Stuttgart.
- Detlefsen, E., 1882, Über die von Ch. Darwin behauptete Gehirnfunktion der Wurzelspitzen. *Arb. des bot. Institut. Würzburg*, II, S. 627 ff.
- Fitting, H., 1903, Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. *Jahrb. f. wissensch. Bot.*, 38, S. 545 ff.
- 1905, Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Teil I. Asher-Spiros Ergebnisse der Physiologie. IV, S. 684 ff.
- 1907, Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Wiesbaden.
- Goebel, J. K., 1903, Über die Durchlässigkeit der Kutikula. Inaug.-Diss. Leipzig.
- Haberlandt, G., 1905, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig.
- Janse, J. M., 1888, Die Permeabilität des Protoplasma. *Verslagen en mededeelingen d. Kon. Akad. v. Wetensch., Afd. Natuurl. 3. Reik.*, Bd. IV, S. 332 ff.
- Kunkel, A. J., 1899, *Handbuch der Toxikologie*. Jena.
- Mac Dougal, D. T., 1897, The curvature of roots. *Botan. Gazette* 23, S. 307 ff.
- Němec, B., 1901 a, Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen b. d. Pflanzen. Jena.
- 1901 b, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. *Jahrb. f. wissensch. Bot.*, 36, S. 80 ff.
- 1901 c, Der Wundreiz und die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln. *Fünfstücks Beiträge zur wissensch. Bot.*, 4, 1901, S. 186 ff.
- Noll, F., 1892, *Heterogene Induktion*. Leipzig.
- Pfeffer, W., 1904, *Pflanzenphysiologie*. 2 Aufl., Bd. II.
- Pollock, J., 1900, The mechanism of root curvature. *Botan. Gazette*, 29, S. 1 ff.
- Rothert, W., 1894, Über Heliotropismus. *Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, 7, S. 1 ff.
- Spalding, V. M., 1894, The traumotropic curvature of roots. *Annals of botany*, 8, S. 423 ff.
- Wiesner, J., 1881, *Das Bewegungsvermögen der Pflanzen*. Wien.