

LIBRARY
OF THE
BOTANICAL
GARDEN
OF
YORK

Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungen der Laubblätter und die Frage der Epinastie.

Von

Hans Kniep.

Mit 6 Textfiguren.

I. Einleitung. Historisches.

Unsere Kenntnisse von den geotropischen Reizvorgängen haben in den letzten Jahren wichtige Fortschritte aufzuweisen. Nicht nur über den äußeren Verlauf der durch die Schwerkraft ausgelösten Krümmungsbewegungen sind wir jetzt genauer unterrichtet; wir beginnen auch, wenngleich langsam, einen Einblick in die äußerst verwickelten Vorgänge, welche der sichtbaren Reaktion vorausgehen, zu gewinnen.

Fast durchgehends hat man radiäre Organe zur Untersuchung gewählt, begreiflicherweise deshalb, weil sie die relativ einfachsten Verhältnisse zeigen. Über das Verhalten der dorsiventralen Organe der Schwerkraft gegenüber, vor allem der Laubblätter, liegen recht wenige eingehendere Untersuchungen vor. Vielleicht mag der Grund dafür zum Teil in der hohen Kompliziertheit der sich hier darbietenden Erscheinungen liegen. Andererseits läßt die Analyse gerade bei den Laubblättern viele interessante Ergebnisse erwarten, welche den Versuch, die zahlreichen Fragen, die sich dem Beobachter aufdrängen, der Lösung näher zu bringen, auch vom allgemein physiologischen Standpunkte aus als gerechtfertigt erscheinen lassen.

In mehr als einer Beziehung weichen die dorsiventralen Organe von den radiären in ihrer Beeinflussung durch die Schwerkraft ab. Das zeigt schon die oberflächliche Beobachtung. Dieser Umstand schließt zugleich die Warnung in sich, bei der Beurteilung der

Schwerkraftwirkung auf Laubblätter von Analogieschlüssen auszugehen auf Grund der Erfahrungen, die bei der Untersuchung radiärer Organe gewonnen worden sind. Wie verkehrt das wäre, das wird sich beispielsweise zeigen, wenn wir später das Verhalten der Laubblätter an der gleichmäßig rotierenden Achse des Klinostaten zu behandeln haben werden. Erst nach Klarstellung der besonderen Verhältnisse wird also daran gedacht werden können, festzustellen, was das Gemeinsame in den physiologischen Eigenschaften der radiären und dorsiventralen Organe ist.

Die ersten ausgedehnteren Versuche über Blattbewegungen, die durch äußere Einflüsse veranlaßt sind, hat m. W. Bonnet (1758) angestellt. Seine Abhandlung enthält verschiedene Angaben, die für eine Abhängigkeit der Blattbewegungen von der Schwerkraft sprechen. Wenn ihm selbst diese Deutung nicht nahe lag, so ist dies nicht zu verwundern angesichts der Tatsache, daß seine Schrift fast 50 Jahre vor den grundlegenden Untersuchungen Knights (1806) erschienen ist. Knight scheint zu seinen Versuchen nur radiäre Organe verwendet zu haben, wenigstens finden sich in seiner Arbeit keine Angaben über die Richtungsbewegungen von Blättern oder anderen dorsiventralen Organen. Der erste, der das geotropische Verhalten der Blätter studiert hat, ist Dutrochet (1837). Er stellte fest, daß man hier ebenso wie bei parallelotropen Organen die Schwerkraft durch die Zentrifugalkraft ersetzen kann, und fand, daß Blätter, auf einer schnell rotierenden Scheibe angebracht, sich senkrecht zur Krafrichtung, die Oberseite dem Rotationszentrum zugekehrt, einstellen.

Die Grundlage unserer gegenwärtigen Kenntnisse über die Richtungsursachen plagiotroper Organe bilden ohne Zweifel die Untersuchungen von A. B. Frank (1870). Uns interessieren hier in erster Linie die Beobachtungen, die er an Blättern gemacht hat. Wie Frank gezeigt hat, können sich Laubblätter, ähnlich wie wir das von kriechenden Stengeln wissen, der Schwerkraft gegenüber verschieden verhalten. Viele sog. Erdblätter z. B., die eine ausgeprägte transversalheliotropische Reaktion zeigen, richten sich bei Verdunkelung senkrecht auf, sind also negativ geotropisch. Das wurde u. a. festgestellt für die Erdblätter von *Rumex conglomeratus*, *Capsella Bursa pastoris*, *Plantago media* und *lanecolata*, *Primula elatior*. Etwas abweichend verhalten sich die Erdblätter von *Allium ursinum*, die im Dunkeln zwar das Bestreben zeigen, in die normale Horizontallage einzurücken (morphologische Unterseite

zenithwärts gewandt), doch gelingt ihnen das meistens nur mangelhaft, da die Bewegungen im allgemeinen viel weniger ausgiebig sind als unter gleichsinniger Mitwirkung des Lichts. Andere Blätter, so diejenigen vieler Laub- und Nadelbäume, stellen sich im Dunkeln horizontal, sind also nach der von Frank geschaffenen Bezeichnung transversalheliotropisch. Bei künstlicher Entfernung aus ihrer normalen Lage können sie diese sowohl durch Krümmungen, als auch — wo Konvex- oder Konkavkrümmung allein nicht zum Ziele führt — durch Torsionen wiedergewinnen. Besonders gut ließ sich der Transversalgeotropismus der Blätter an verdunkelten Zweigen von *Tilia grandiflora* nachweisen. Die Blätter anderer Laubhölzer, z. B. von *Acer obtusatum* und *Spiraea hypericifolia* zeigen im Dunkeln nur unvollständige Reaktion, die sich auch nur auf die jüngeren Blätter erstreckt, während im Licht auch noch ältere der Bewegung fähig sind. Als allgemeines Ergebnis seiner Untersuchungen stellt Frank den Satz auf, daß die beschriebenen Orientierungsbewegungen das Vorhandensein von Wachstumsfähigkeit zur Voraussetzung haben; da sich seine Studien nicht auf die mit Gelenken versehenen Blätter beziehen, so ist diese Folgerung auch ganz gerechtfertigt. Eine andere Frage ist die, ob die geotropischen Reaktionen vieler Objekte im Dunkeln infolge einer Störung des Wachstums so unvollkommen sind, oder ob diese Pflanzen an sich eine schwache geotropische Empfindlichkeit besitzen. Hierüber geben uns die Befunde Franks ebensowenig Aufschluß wie über die Frage, inwieweit beide Erscheinungen — Wachstum der Blätter bzw. Blattstiele und geotropische Reizbarkeit — durch das Licht beeinflußt werden; ob vielleicht bei Belichtung unter Ausschluß heliotropischer Krümmungen¹⁾ die geotropischen Effekte andere sind als im Dunkeln. Das transversalheliotropische Verhalten von Blättern, die im Dunkeln sich als negativ geotropisch erweisen, faßt allerdings Frank so auf, daß das Licht die Schwerkraftwirkung überwindet. Wenn auch diese Annahme für Frank bei vorurteilsloser Betrachtung der vorliegenden Tatsachen vielleicht die nächstliegende war, so ist sie doch

1) Welche Versuchsanordnung nötig ist, um dorsiventrale Organe zu beleuchten, ohne daß heliotropische Krümmungen auftreten, kann hier noch nicht erörtert werden. Bemerkt sei nur, daß dies durch allseitige, diffuse Beleuchtung natürlich nicht erreichbar ist. Ob es überhaupt möglich ist, geotropische oder andere Reaktionen bei Beleuchtung und Ausschluß des Heliotropismus rein zum Ausdruck zu bringen, wird außerdem davon abhängen, ob das betr. Organ photonastisch reagiert oder nicht.

nicht die einzig mögliche. Seitdem wir durch Stahl (1884) wissen, daß bei gewissen Rhizomen die geotropische Stimmung durch Licht verändert werden kann, ist auch diese Möglichkeit in Betracht zu ziehen. Für Blätter liegen hierüber bislang keine entscheidenden Untersuchungen vor. Wie bekannt, glaubte de Vries (1872) für die Richtung von Blättern und nicht vertikalen Sprossen in dem Zusammenwirken verschiedener Ursachen (negativer Geotropismus, Heliotropismus, Epinastie bzw. Hyponastie, Belastung) eine ausreichende Erklärung gefunden und die Interpretation, die Frank seinen Versuchen gegeben hatte, als hinfällig erwiesen zu haben. Die weitere Entwicklung der Wissenschaft hat Frank gegenüber de Vries im wesentlichen recht gegeben. Es kann daher hier auf eine Einzelbesprechung der de Vriesschen Ergebnisse verzichtet werden. Schon die Argumente, die Frank in seiner zweiten, die Sache betreffenden Publikation (1873) geltend gemacht hat zur Frage über den Transversalgeotropismus und -Heliotropismus, sind so überzeugend, daß an der Irrigkeit der Grundanschauung von de Vries, namentlich was die Bedeutung der Belastung betrifft, kaum gezweifelt werden kann¹⁾. Auch die Entgegnung von de Vries (1872) hat daran nichts ändern können. Nichtsdestoweniger möchte ich die Arbeit von de Vries (1872) nicht übergehen, ohne auf einige darin angegebene Versuche hingewiesen zu haben, die für die hier zu behandelnden Fragen von Wichtigkeit sind. Sie stehen in Zusammenhang mit der Erscheinung der Epinastie, einem Begriff, den de Vries von Schimper (1854) übernommen hat, aber in einem anderen Sinne als dieser gebraucht. De Vries versteht darunter die sich bei bilateral-symmetrischen Organen (z. B. Blattstielen und Blattrippen) findende Erscheinung, die darin besteht, daß die morphologische Oberseite eine stärkere Wachstumstendenz besitzt als die Unterseite und somit Konvexkrümmung die Folge ist. Wie aus verschiedenen Stellen seiner Arbeit hervorgeht, betrachtet de Vries diese Epinastie (ebenso die Hyponastie, welche sich bei anderen Pflanzen findet) offenbar als autogene Eigenschaft der betreffenden Organe. Wenn er uns hierfür, wie wir später sehen werden, den exakten Beweis auch schuldig geblieben ist, so ist es doch sein Verdienst, auf die Be-

1) Übrigens hat bereits Bonnet (1758, Deutsche Übers. 1803, S. 61) Versuche mit untergetauchten Blättern gemacht und berichtet, daß sich dieselben ebenso wie in der Luft verhalten.

deutung der Tatsache selbst hingewiesen zu haben. Von Interesse ist ein Versuch, in dem diese Epinastie besonders deutlich zum Ausdruck kommt. De Vries legte Blattstiele und -Rippen horizontal auf die Seite, so, daß die Medianebene des Blattes horizontal liegt. Es tritt dann Aufwärtskrümmung auf, die aber nicht in vertikaler, sondern in einer mehr oder weniger zur Vertikalen geneigten Ebene erfolgt. In dieser Neigung spricht sich die Wirkung der Epinastie aus, welche, wenn sie rein zum Ausdruck käme, eine Krümmung in der Horizontalebene hervorbringen würde, in dem Versuche sich aber mit der das Organ aufrichtenden Wirkung der Schwerkraft kombiniert. In dem Kapitel, welches vom Ausschluß der einseitigen Schwerkraftwirkung bei dorsiventralen Organen handelt, wird sich Gelegenheit bieten, auf diesen Versuch zurückzukommen. Im Anschluß an Czapek (1895, S. 1236) wollen wir ihn den de Vriesschen Flankenstellungsversuch nennen.

Ganz ähnliche Versuche teilt auch Sachs in seiner wichtigen Abhandlung über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile (1879) mit. Zwar beschäftigt sich diese Abhandlung nicht mit den Reaktionen der Laubblätter, doch ist sie für uns darum nicht weniger von Bedeutung, denn sie bringt, wenn wir von Franks Beobachtungen (1870) absehen, die ersten eingehenden Untersuchungen über die Orientierung der *Marchantia*-Sprosse, die sich in vieler Beziehung ähnlich wie die Blätter höherer Pflanzen verhalten. Auch die Beobachtungen am Epheu und an *Tropaeolum* ergaben vieles, was für die allgemeine Reizphysiologie der plagiotropen Organe von größtem Interesse ist. Was den oben erwähnten Epinastieversuch anlangt, so zeigte Sachs, daß die Oberseite plagiotroper Epheusprosse, die im Dunkeln in Flankenstellung gebracht werden, sich konvex krümmt. Besonders deutlich ließ sich der Versuch mit horizontal wachsenden Sprossen von *Atropa Belladonna* ausführen. Es handelt sich beim Epheu um eine durch das Licht induzierte, labile Dorsiventralität. Insofern ist die epinastische Krümmung, wie Sachs (1879, S. 264, Anm. 1) mit Recht bemerkt, eine Nachwirkung des Lichtes. Sehr wahrscheinlich, wenngleich nicht streng bewiesen ist es, daß Photonastie vorliegt (vgl. auch Czapek (1898, S. 259).

Bei Seitenzweigen, auf welche das Licht einen derartigen Einfluß nicht oder nicht in dem Maße hat, und wo möglicherweise irgendwelche von der Achse höherer Ordnung ausgehende Wirkungen die Reizstimmung der Oberseite beeinflussen, konnte be-

kanntlich Baranetzky (1901) zeigen, daß sie sich ebenfalls im Dunkeln, bei Rotation um die horizontale Achse des Klinostaten epinastisch krümmen. Wenn man diesen Versuch meist so gedeutet hat, daß hier Autotropismus vorliege, so möchte ich schon hier darauf hinweisen, daß uns die vorliegenden Tatsachen dazu nicht zwingen. Es könnte sich auch um Geotropismus (der infolge einer eventuell vorhandenen Dorsiventralität am Klinostaten zum Ausdruck kommen könnte) oder um Geonastie handeln¹⁾. Eine nähere Begründung hierfür wird erst später (Abschnitt VII) gegeben werden können.

Der Plagiotropismus des *Marchantia*-Thallus ist bekanntlich nach Sachs als die Resultierende dreier Faktoren aufzufassen: des negativen Geotropismus (der im Dunkeln die Senkrechtstellung der Thalluslappen bewirkt), des positiven Heliotropismus und der (Photo-)Epinastie. Den Frankschen Begriff des Transversalheliotropismus verwirft Sachs. Zu einer exakten Begründung seiner Auffassung reichen indessen, wie Sachs übrigens selbst andeutet, die von ihm angestellten Versuche nicht aus. Er hebt mit Recht hervor, daß hierzu genaue Kenntnis der Erregungsgrößen der einzelnen, zusammenwirkenden Reizvorgänge Voraussetzung wäre. Diese hängen nun von der Intensität des Reizes, der Reizlage und der jeweiligen Reizstimmung des betr. Organs in bestimmter Weise ab. Da Sachs mit dem in seiner Intensität sehr schwankenden Tageslicht arbeitete, so ließ sich für die Größe der Lichtwirkung natürlich kein näherer Anhaltspunkt gewinnen. Für den negativen Geotropismus vermutet Sachs, daß die Erregung ihr Maximum bei der Horizontallage des Organs erreicht und mit dem Sinus des Ablenkungswinkels von dieser optimalen Reizlage abnimmt. Wir wissen jetzt durch Fittings Untersuchungen (1905), daß dies für radiäre, parallelotrope Organe zutrifft. Ob es indessen auch allgemein für *Marchantia* gilt, mit anderen Worten, ob sich *Marchantia* unter allen Umständen der Schwerkraft gegenüber wie ein radiäres parallelotropes Organ verhält, muß dahingestellt bleiben.

Würden wir nun die Reizwirkung der Einzelfaktoren genau kennen, so wäre weiter zu untersuchen, wie sich die Pflanze bei bestimmter Kombination derselben verhält. Voraussagen läßt sich das aus dem einfachen Grunde nicht, weil wir nicht wissen können,

1) Vgl. dazu auch Fitting (1905, S. 223).

inwieweit und wo sich die verschiedenen Reizketten gegenseitig beeinflussen. Es muß ja keineswegs eine Summationswirkung in dem Sinne resultieren, daß die sich aus dem Zusammenwirken mehrerer Reize ergebende Bewegungsgröße die Summe bzw. Differenz der Einzelreaktionen ist, welche durch je eine Kraft bei Ausschluß der tropistischen bzw. nastischen Wirkungen anderer unter sonst gleichen Außenbedingungen hervorgerufen werden. Seitdem wir wissen, daß das Licht unter Umständen die geotropische Stimmung von Pflanzenorganen beeinflussen kann wäre es zunächst erforderlich, festzustellen, wie sich die einseitige Schwerkraftwirkung auf *Marchantia*-Sprosse bei Licht unter Ausschluß heliotropischer Effekte geltend macht und inwieweit da etwa photonastische Reaktionen mitspielen. Ferner müßte entschieden werden, wie sich die Thallome bei Licht verhalten, wenn die einseitige Schwerkraftwirkung eliminiert ist. Wenn Czapek (1898, S. 261) sich zu der Annahme berechtigt glaubt, daß der Plagiotropismus sich durch Zusammenwirken von Transversalheliotropismus, Photoepinastie und mit der Beleuchtung veränderlichem Geotropismus erkläre, so hat er hierfür entscheidende Gründe nicht beizubringen vermocht. Speziell die Behauptung Czapeks, daß im Lichte der *Marchantia*-Thallus transversalgeotropisch sei, kann durch den Versuch, den er mitteilt (1898, S. 263), nicht als bewiesen angesehen werden. Darauf hat auch Pfeffer (1904, S. 680) schon aufmerksam gemacht. Es wird sich diese Frage erst entscheiden lassen, wenn es gelungen ist, den Thallus unter Ausschluß jeglicher tropistischer Lichtwirkung zu beleuchten, und wenn das Ausmaß einer eventuell vorhandenen photonastischen Reaktion genau bekannt ist. Diese Vorbedingungen sind aber in keinem der bisher angestellten Versuche erfüllt. Auch aus den Angaben von Dachnowski (1907), der *Marchantien* im Dunkeln und bei Licht zentrifugiert hat (Rotationsachse horizontal), lassen sich in dieser Beziehung keine sicheren Schlüsse ziehen. Zwar scheint bei stärkerer Zentrifugalwirkung sich in der Tat Diageotropismus geltend zu machen, der durch allseitige Beleuchtung nicht merkbar beeinflußt wird; ob derselbe aber auch bei normaler Schwerkraftwirkung am Lichte, wenn auch in erheblich schwächerem Maße vorhanden ist, oder ob die die negativ-geotropische Reaktion bedingende Stimmung durch Licht überhaupt nicht verändert wird, das ist nicht sichergestellt. Wir wissen nur, daß bei einer gewissen Beleuchtungsintensität der Transversalphototropismus andere Reaktionsvorgänge nicht zum Ausdruck kommen

läßt. Es zeigen sich hier also im großen und ganzen dieselben Verhältnisse, wie sie uns auch bei diaheliotropischen Laubblättern begegnen.

In der zitierten Abhandlung (1898) vertritt Czapek den Standpunkt, daß bei gleichmäßiger Rotation um die horizontale Achse des Klinostaten die einseitige Schwerkraftwirkung bei *Marchantia* und überhaupt bei physiologisch dorsiventralen Organen aufgehoben sei und folglich keine geotropische Reaktion auftreten könne. Das ist eine Ansicht, die früher fast allgemein und auch heute noch in sehr vielen Arbeiten mehr oder weniger bestimmt ausgesprochen oder vorausgesetzt ist. Ich erinnere daran, daß beispielsweise Vöchting sich in seinen bekannten Untersuchungen über den Phototropismus der Laubblätter (1888) die Frage vorlegt, ob die heliotropischen Bewegungen durch die Schwerkraft beeinflusst werden und aus dem Ergebnis, daß sie sich am Klinostaten transversalheliotropisch einstellen, folgert, daß sie unabhängig von der Schwerkraftwirkung erfolgen können. Auch Krabbe (1889) und Vines (1889) stehen durchaus auf diesem Standpunkt, ebenso A. Fischer in seiner interessanten Abhandlung über den Einfluß der Schwerkraft auf die nyctinastischen Bewegungen von Gelenkblättern (1890). In neuerer Zeit finden wir dieselbe Anschauung z. B. in der vor kurzem erschienenen Arbeit von Bässler (1909) über die Aufrichtung der Blätter nach Dekapitation des Tragsprosses durchgeführt.

War diese Ansicht früher, als man sich über die Wirkung der gleichmäßigen Rotation auf die Pflanzen noch keine sicher begründete Vorstellung machen konnte, begreiflich, so dürfte es heute nicht mehr als gerechtfertigt erscheinen, sie als selbstverständliche Voraussetzung zu behandeln, nachdem Fitting (1905) für radiäre Organe einwandfrei entschieden hat, daß am Klinostaten eine Geoperzeption erfolgt und Krümmungen nur dann unterbleiben, wenn die Reizlagen so kombiniert werden, daß die induzierten Reaktionen sich gegenseitig aufheben.

Es war mit der Konstatierung dieser Tatsache von neuem das Interesse gelenkt auf Betrachtungen und Versuche, die schon früher von Sachs und vor allem von Noll angestellt worden waren. Sachs hat sich bekanntlich in verschiedenen seiner Arbeiten darüber ausgesprochen, wie sich das Verhalten der Pflanzen bei gleichmäßiger, langsamer Rotation um eine horizontale Achse erklären läßt, besonders ist der Abhandlung über Ausschließung der geo-

tropischen und heliotropischen Krümmungen während des Wachsens (1879, S. 209), wo er die Ansicht äußert, daß Krümmungen nur dann ausbleiben werden, wenn der am Klinostaten rotierende Pflanzenteil allseitig gleiche Reaktionsfähigkeit besitzt¹⁾. Versuche, die die Frage entscheiden können, hat Sachs nicht angestellt. Erst Noll, der sich von allen Forschern wohl am eingehendsten dem Studium der dorsiventralen Organe gewidmet hat, hat das Problem klar herausgearbeitet und experimentell zu lösen versucht. Er geht davon aus, daß am Klinostaten Geoperzeption stattfinden müsse. Auf diese Hypothese — denn als solche mußte sie damals gelten, da die Versuche von Dutrochet (1837, S. 53), welche, wie Fitting (1905, S. 289) neuerdings hervorhob, die Annahme tatsächlich beweisen, kaum beachtet worden waren — gründen sich die weiteren Erörterungen und Versuche Nolls. Da sie für das folgende von Bedeutung sind, seien sie hier etwas ausführlicher besprochen.

In seinen älteren Arbeiten (1885 und 1887) ist Noll, wie aus verschiedenen Stellen derselben deutlich hervorgeht, zu der erwähnten Erkenntnis noch nicht vorgedrungen. Erst in seiner „heterogenen Induktion“ (1892) finden wir eine klare Behandlung der Frage. Die allbekannte Erscheinung, daß dorsiventrale Organe am Klinostaten bei gleichmäßiger Rotation um die horizontale Achse unter Ausschluß des Lichts dorsalkonvexe Krümmungen ausführen — welche nach Ansicht vieler Forscher autonomer Natur sind — kann nach Noll verschiedene Ursachen haben. Sie können erstens tatsächlich autonom sein; dann ist zu erwarten, daß das Organ sich der Schwerkraft gegenüber auf Unter- und Oberseite gleich verhält und parallelogeotropisch²⁾ ist. Drücken

1) Es wirkt jedoch befremdend, wenn wir in der gleichen Arbeit einige Seiten später (S. 215), die Sätze lesen (die aus einer älteren Publikation von Sachs [1872] zitiert sind): „Ist nun ein Organ allseitig gleichwachsend, wie die Hauptwurzel und der Hauptstengel, so muß es in jeder Richtung geradeaus fortwachsen, die es zufällig oder absichtlich bei der Befestigung der Keimpflanze im Rezipienten einnahm Aber auch bilaterale Organe, wie die Nebenwurzeln, Blätter, können bei langsamer Rotation um die horizontale Achse keine von der Schwerkraft (oder dem Licht) bewirkte Krümmung erfahren; zeigen sie dennoch bestimmte Richtungsverhältnisse zu anderen Teilen oder gar Krümmungen, so müssen diese durch innere Ursachen des Wachstums (unabhängig von Schwerkraft und Licht) bewirkt sein“. Hier liegt ein offener Widerspruch zu der oben wiedergegebenen Anschauung vor.

2) Ein radiäres, klinotropisches Organ wird, an der rotierenden Horizontalachse des Klinostaten angebracht, nur bei bestimmter Orientierung an der Achse nicht geotropisch reagieren können. Vgl. hierüber auch Czapek (1895, S. 1244) und diese Arbeit S. 16.

wir das durch das Nollsche Reizfelderschema aus, so wäre in diesem Falle zu fordern, daß das Reizfeld für die geotropische Krümmung der Oberseite ebenso groß wie das der Unterseite ist. Die zweite Möglichkeit wäre die, daß das Zurückschlagen am Klinostaten rein geotropischer Natur ist. Drittens wäre zu erwägen, ob eine Kombination von Epinastie und geotropischer Wirkung besteht.

Um nun zwischen diesen drei Möglichkeiten eine Entscheidung zu treffen, ist es, wie Noll richtig hervorhebt, nötig, die Epinastie irgendwie zum Ausdruck zu bringen, also eine Versuchsanordnung zu treffen, die uns darüber unterrichtet, ob Epinastie vorhanden ist und, wenn das der Fall, wie groß sie ist. Um über ersteres ins klare zu kommen, hat Noll drei Wege angegeben. Über die beiden ersten berichtet er in seiner „heterogenen Induktion“ (1892 S. 36 u. 39). Die eine dieser Methoden beruht auf der Verwendung des Zentrifugalapparats, auf dem die zu untersuchenden Objekte einer im Vergleich zur Schwerkraft verstärkten Massenbeschleunigung ausgesetzt waren. Orientiert man die Pflanze so, daß „die Hauptachse radial in der Trommel des Zentrifugalapparates mit der Spitze gegen dessen horizontale Achse gerichtet ist, dann muß der Winkel zwischen Hauptachse und dorsiventraler Achse derselbe bleiben“, sofern keine autonome Epinastie bei dem Zustandekommen der normalen Gleichgewichtslage des dorsiventralen Organs im Spiele ist. „Ist die natürliche Ruhelage jedoch eine Gleichgewichtslage zwischen dem eine Hebung des Organs anstrebenden Geotropismus und einer auf Senkung desselben abzielenden autonomen Epinastie, dann müßte sich unter dem Einfluß der verstärkten Beschleunigung der akroskope Winkel, den das dorsiventrale Organ mit seiner Tragachse bildet, verkleinern“ (a. a. O. 39).

Hieraus geht zunächst hervor, daß es mit Hilfe dieser Versuchsanordnung nicht möglich ist, eine eventuell vorhandene Epinastie rein zum Ausdruck zu bringen. Wie steht es nun mit der anderen Frage: werden wir aus dem Ausbleiben einer Reaktion bei der zentrifugierten Pflanze unbedingt auf das Nichtvorhandensein von Autoepinastie schließen können? Ich glaube nicht. Setzen wir einmal den Fall, das dorsiventrale Organ stelle sich unter normalen Bedingungen, also bei einfacher Schwerewirkung (unter Ausschluß von Lichteinflüssen), horizontal. Es sei ihm, so wollen wir ferner annehmen, ein autoepinastisches Krümmungsbestreben eigen. Daraus wäre meines Erachtens noch durchaus nicht zu folgern, daß

die gedachte geotropische Gleichgewichtslage von der Horizontalen nach oben abweichen müßte. Es könnte ja der Effekt der Schwerkraft die Epinastie derart überwiegen, daß sie in der resultierenden Lage nicht merkbar zum Ausdruck käme, ganz ähnlich wie das Licht innerhalb weiter Intensitätsgrenzen bei vielen Pflanzen eine vollständige oder nahezu vollständige Einstellung in die phototropische Gleichgewichtslage herbeiführt, auch wenn sie dabei eine Lage einnehmen müssen, die der optimalen geotropischen Reizlage entspricht. Wir wissen ja durch Guttenbergs Untersuchungen (1907), daß bei vielen Objekten offenbar schon eine recht schwache Beleuchtung genügt, um die Schwerewirkung zu überwinden und eine parallelotrope Reaktion gegen das Licht hervorzurufen. Es handelt sich hier, soweit sich nach dem vorliegenden Material beurteilen läßt, nicht etwa um Umstimmung des Geotropismus durch Licht, die der in den bekannten Stahlschen Versuchen (1884) festgestellten ähnlich wäre. Somit wäre es sehr wohl möglich, daß in unserem Falle die einfache Wirkung der Gravitation schon so groß ist, daß die Epinastie bei der resultierenden Bewegung gar nicht als erkennbare Komponente mitwirkt, woraus folgen würde, daß bei Steigerung der Massenbeschleunigung auf der Zentrifuge das Organ keine Lageveränderung erleidet. Allerdings ist hier vorausgesetzt, daß die geotropische Stimmung des Organs sich bei stärkerer Reizung nicht ändert, eine Annahme, die zweifellos auch Noll stillschweigend macht. Ob das nun zutrifft oder ob etwa bei stärkerer Reizung eine andere Gleichgewichtslage angestrebt wird oder andere, kompliziertere Verhältnisse mitspielen, das ist eine Frage, über die wir bei dorsiventralen Organen gar nichts wissen. Durch die Untersuchungen von Fröschel (1907. 1909), Blaauw (1909) und Pringsheim (1908. 1909) für den Phototropismus, von Pekelharing (1909) für den Geotropismus radiärer, parallelotroper Organe sind neuerdings Tatsachen bekannt geworden, die auf viele Erscheinungen ein ganz neues Licht geworfen haben und noch manche interessante Ergebnisse erwarten lassen. Wir haben jedoch zunächst keine Veranlassung, diese Resultate hier näher zu berücksichtigen, da es sich unserer Beurteilung gänzlich entzieht, inwieweit sie auf dorsiventrale Organe übertragbar sind.

Was nun den zweiten, von Noll gesetzten Fall betrifft, daß nämlich bei verstärkter Reizung der akroskope Winkel, den das Organ mit seiner Mutterachse bildet, sich verkleinert — woraus nach Noll auf das Vorhandensein von Autoepinastie zu schließen

wäre — so ist hier gleichfalls an die eben berührte Stimmungsfrage zu denken. Würde die Stimmung, soweit sie die Gleichgewichtslage bedingt, unter den veränderten Versuchsbedingungen die gleiche bleiben und vielleicht nur eine quantitative Steigerung der Erregung stattfinden, so könnte man allerdings annehmen, daß Epinastie vorhanden ist. Um das aber zu entscheiden, müßte erst einmal die epinastische und geotropische Krümmung getrennt untersucht werden, und wenn das geschehen ist, dann ist auch die Frage entschieden, die Noll durch seine Versuchsanordnung klarstellen wollte.

Die zweite Methode Nolls, das Vorhandensein von Autoepinastie nachzuweisen, geht von der sog. labilen Ruhelage aus. Das Kriterium dieser labilen Ruhelage ist das, daß das Organ bei geringster Ablenkung aus derselben sich von ihr weg bewegt, nach der stabilen Ruhelage zu, in der die Krümmung dann (eventuell nach einigen Oszillationen) stehen bleibt (vgl. Noll 1892 S. 22). Die Argumentation von Noll ist nun folgende: Wenn das dorsiventrale Organ in die labile Ruhelage gebracht wird oder besser eine Spur darüber hinaus, so, daß die Ventralseite schwach von der Schwere affiziert wird, dann muß eine eventuell vorhandene Autoepinastie zur Geltung kommen. „In diesem Falle müßte die autonome, ständig wirkende Epinastie das Organ bereits ventralwärts bewegt haben, bevor der in dieser Lage sehr schwach wirkende Geotropismus noch die Zuwachsbewegung in der Ventralseite induziert hätte“ (S. 36). Die Versuche mit *Aconitum*-Blüten, die Noll angestellt hat, ergaben, daß in der angegebenen Weise eingestellte Blüten durch Verlängerung der Ventralseite des Stiels in die stabile Gleichgewichtslage einrückten. In einem Falle gelang es, eine Blüte fünf Tage lang in der labilen Ruhelage zu halten. Hieraus schließt Noll auf das Nichtvorhandensein von Autoepinastie. Wir wollen nun auch hier einmal den Fall setzen, das dorsiventrale Organ zeige ein autoepinastisches Krümmungsbestreben, und weiter annehmen, es werde von der stabilen Ruhelage, die es bei normaler, senkrechter Richtung der Mutterachse einnimmt¹⁾, plötzlich in die Lage senkrecht nach unten gebracht. Man fragt sich nun unwillkürlich: woher weiß denn Noll, daß diese letztere

1) Dieser Punkt ist, was hier nebenbei bemerkt sei, nicht unwesentlich, denn es ist zu vermuten, daß der Ausfall der Versuche nicht derselbe sein wird, wenn der Stiel des Blattes oder der dorsiventralen Blüte, welche auf Autoepinastie geprüft werden soll, von vornherein gerade oder z. B. stark konvex gekrümmt ist.

Stellung bei dorsiventralen Organen die labile Ruhelage für den Geotropismus ist? Als Kriterium für diese Lage gibt er kein anderes an als das oben genannte; sie ist nur durch die Richtung der Reaktionen definiert, die bei geringer Ablenkung eintreten. Unter der Voraussetzung, daß der Geotropismus rein zum Ausdruck kommt, wird sich eine derartige Ruhelage auch als geotropische zu erkennen geben. Wenn wir aber mit dem Vorhandensein anderer Krümmungstendenzen wie z. B. autoepinastischer rechnen müssen — und diese Frage will Noll ja entscheiden —, dann liegen die Dinge nicht so einfach. Wie wir nun sahen, liegt der Noll'schen Beweisführung folgende Voraussetzung zugrunde: wird ein autoepinastisches dorsiventrales Organ in eine Reizlage gebracht, in welcher die Schwerkraft gerade eine Verlängerung der Ventralseite induziert, so muß es sich trotzdem dorsalkonvex krümmen, weil die Epinastie eine ständig wirkende ist, also schon induziert sein muß, während die spezifische Schwerewirkung erst in dem Momente induziert wird, in dem das Organ in die betreffende Reizlage eingestellt wird; je geringer die Schwerewirkung ist, um so deutlicher wird die Epinastie erscheinen müssen. Aus diesem Grunde legt wohl Noll Wert darauf, daß die Ablenkung aus der „labilen geotropischen Ruhelage“ keine zu große ist.

Nehmen wir nun also an, der Versuch Nolls wäre in dem andern, von Noll für möglich gehaltenen Sinn ausgefallen, die Stiele hätten sich also nach der geringen Ablenkung aus der senkrechten Lage nicht hypo-, sondern epinastisch gekrümmt. Dann dürfte gewiß die Frage berechtigt erscheinen: ist es bewiesen, daß die Lage senkrecht nach unten die labile geotropische Ruhelage ist? Vorläufig müssen wir das verneinen. Man könnte vielleicht daran denken, das dadurch zu entscheiden, daß man das Organ zur Verhinderung der epinastischen Krümmung längere Zeit in der schwach abgelenkten Lage fixiert, bis eine etwaige geotropische Reaktion induziert sein muß, und dann die Richtung der Krümmung beobachtet. Da jedoch derartige Versuche nicht vorliegen, ist es unnötig, sie zu diskutieren. Wichtiger erscheint es mir, darauf hinzuweisen, daß auch der tatsächliche Ausfall der Noll'schen Versuche keineswegs zwingend zu dem Schlusse führt, es sei keine Autoepinastie vorhanden. Ich möchte jedoch, ehe ich dies begründe, zunächst den oben dargelegten Gedankengang Nolls noch etwas weiter verfolgen. Wenn die Schwerkraft das dorsiventrale Organ so beeinflusst, daß es sich aus gewissen Reizlagen dorsal-

konvex, aus anderen ventralkonvex nach der Gleichgewichtslage zu krümmt, so muß irgendwo eine labile Ruhelage für den Geotropismus vorhanden sein. Obwohl, wie bemerkt, die Lage senkrecht nach unten als solche nicht erwiesen ist, wollen wir der Einfachheit halber voraussetzen, sie sei es in der Tat. Wird jetzt das Organ (dem Autoepinastie zukommen soll) aus dieser Stellung in dem von Noll angegebenen Sinne weiter abgelenkt, so wird die erregende Wirkung der Schwerkraft, welche Verlängerung der Ventralseite anstrebt, jedenfalls an Stärke zunehmen, wahrscheinlich bis zu einem gewissen Grenzwinkel (optimale Reizlage), von da ab wird bei weiterer Ablenkung in der gleichen Richtung wieder Abnahme der Erregungsgröße erfolgen. Wir können uns nun vorstellen, daß nach Einstellung in eine gewisse Reizlage zuerst eine schwache epinastische Krümmung eintritt, alsbald aber, infolge der überwiegenden Schwerewirkung, das Organ kurze Zeit stillsteht und sich dann in entgegengesetzter Richtung krümmt. In diesem Falle dürfte die epinastische Krümmung noch nicht die labile Ruhelage überschritten haben. Gehen wir noch weiter, so könnte es eine Reizlage geben, in welcher die geotropische Erregung so stark ist und die durch die Schwerkraft induzierten Vorgänge so schnell vor sich gehen, daß die Epinastie gar nicht mehr zum Ausbruch kommen kann. Daß ein derartiges „Überholen“ verschiedenartiger Reizvorgänge nicht außer dem Bereich der Möglichkeiten liegt, hat ja neuerdings Blaauw (1909) für die phototropischen Erscheinungen gezeigt. Es würde dann also einen Grenzfall geben, in dem sich beide Kräfte (wenigstens zeitweise) das Gleichgewicht halten. Bei weiterer Ablenkung von der labilen Ruhelage würden wir unter der Voraussetzung, daß die geotropische Reaktionsgeschwindigkeit ihr Maximum noch nicht erreicht hat, sogleich ventralkonvexe Krümmung erhalten. Es könnte nun sein, daß die geotropische Reaktion die epinastische Krümmung schon bei sehr geringer Ablenkung aus der labilen Ruhelage überholt; dann würde die Epinastie als entgegengerichtete Komponente überhaupt sehr schwer nachweisbar sein und wir könnten im Noll'schen Versuch tatsächlich die labile geotropische Ruhelage vor uns haben, trotz Vorhandenseins von Epinastie.

Ein weiterer Punkt ist hierbei in Erwägung zu ziehen, den ich bei den bisherigen Erörterungen absichtlich ausgeschaltet habe. Er betrifft die Frage, ob es sich bei dem Zusammenwirken von epinastischen und geotropischen Vorgängen um getrennt verlaufende

Reizketten handelt oder ob diese sich vielleicht in den mittleren Gliedern beeinflussen. Wenn ich Noll, der diese Frage nicht diskutiert, recht verstehe, so setzt er die erstere Möglichkeit als selbstverständlich voraus. Weshalb die zweite von vornherein ausgeschlossen sein soll, läßt sich indessen nicht einsehen. Manches ließe sich geltend machen, was eher dafür als dagegen spricht. Da ich jedoch zurzeit nicht in der Lage bin, für das eine oder das andere definitiv entscheidende Belege beizubringen, will ich mich mit diesen wenigen Bemerkungen begnügen. Zweck derselben war nur, zu zeigen, daß auch in dieser Richtung der Nollsche Versuch nicht eindeutig ist.

Wenn wir das Gesagte überblicken, so können wir daraus folgenden Schluß ziehen: Es kann eine Art labiler Ruhelage geben, in dem Sinne, daß das dorsiventrale Organ sich bei Ablenkung nach der einen oder anderen Seite von dieser Lage wegkrümmt, und zwar ist es theoretisch nicht ausgeschlossen, daß eine solche Ruhelage auch zustande kommt, wenn außer dem Geotropismus Epinastie mitwirkt. Ehe wir nicht wissen, in welchen Beziehungen die Reizvorgänge, die den Geotropismus und die Epinastie bedingen, zueinander stehen, können wir den Nollschen Versuch nicht als einen Beweis für das Nichtvorhandensein der letzteren ansehen. Es wäre ja denkbar, daß die labile Ruhelage, von der Noll ausgeht, keine rein geotropische ist, sondern sich aus der Kombination von geotropischen und nastischen Wirkungen ergibt.

Mit diesen Erörterungen haben wir nun auch die Mittel gewonnen, deren wir zur Beurteilung der dritten Methode Nolls (1893) zum Nachweise der Epinastie bedürfen. Diese unterscheidet sich nur dadurch von der eben besprochenen, daß die „labile Ruhelage“ durch Inversstellung und Fixierung der (nach unten gekehrten) Spitze des Organs in die stabile übergeführt worden ist. Unter diesen Umständen krümmt sich der Stiel nach jeder Ablenkung so lange, bis er wieder senkrecht nach oben gerichtet ist. Aus folgender Bemerkung ergibt sich die Deutung, die Noll diesem Versuch gibt (1893 S. 360): „Besitzt das zu untersuchende dorsiventrale Organ keine Epinastie, dann muß sich der Blütenstiel¹⁾ genau senkrecht aufwärts stellen. Ist jedoch Epinastie im Spiele, dann kann natürlich diese rein geotropische Ruhelage nicht eingenommen werden; es müßte dann eine dorsalkonvexe Krümmung, oder doch

1) Es handelt sich um Aconitum-Blüten.

eine zur Vertikalen geneigte Stellung eintreten“. Nach dem oben Gesagten erscheint es überflüssig, näher zu begründen, weshalb diese Deutung nicht als die einzig mögliche anerkannt werden kann.

Durch obige Darlegungen soll das große Verdienst Nolls nicht geschmälert werden, diese ganze Frage zuerst einer experimentellen Prüfung unterworfen und nachdrücklich darauf hingewiesen zu haben, daß die gleichmäßige Rotation am Klinostaten keineswegs den Ausschluß geotropischer Krümmungen bei dorsiventralen Organen gewährleistet.

Auf die späteren kritischen Erörterungen Nolls hin (1900) hat übrigens auch Czapek (1901) seinen Standpunkt modifiziert und sich wenigstens im Prinzip zur Nollschen Klinostatentheorie bekannt. Bereits oben wurde erwähnt, daß heute an der Tatsache, daß am gleichmäßig rotierenden Klinostaten der Schwerereiz von der Pflanze perzipiert wird, nicht mehr zu zweifeln ist. Das ist für radiäre Organe durch Dutrochets Versuche (1837), neuerdings durch die eingehenden Untersuchungen Fittings (1905) exakt bewiesen. Wir können es mit größter Wahrscheinlichkeit für alle geotropisch reagierenden Organe, also auch für dorsiventrale voraussetzen. Damit nun die geotropische Reaktion am gleichmäßig rotierenden Klinostaten¹⁾ ausbleibt, muß bekanntlich folgende Bedingung erfüllt sein: jeder Lage des Organs muß eine andere entsprechen, in welcher die Schwerkraft auf das Organ den gleichgroßen aber entgegengerichteten, ersteren also aufhebenden Effekt ausübt. Ein allseitig gleich empfindliches, parallelotropes Organ, welches an der horizontalen Achse des Klinostaten mit gleichmäßiger Umdrehungsgeschwindigkeit rotiert, wird nicht geotropisch reagieren, gleichgültig welchen Winkel es mit der Achse bildet. Das folgt aus Fittings Versuchen. Ist dagegen die Achse geneigt, so bleibt die Reaktion nur dann aus, wenn das Organ genau parallel zur Achse orientiert ist. Wenn das radiäre Organ nicht parallelotrop, sondern beispielsweise diageotropisch ist, dann verschieben sich diese Verhältnisse. Es ist klar, daß ein derartiges Organ, welches mit der horizontalen Klinostatenachse einen spitzen Winkel bildet, sich krümmen muß, vorausgesetzt natürlich, daß nicht sekundäre Umstände (etwa Einflüsse, die von der Achse

1) Da die Perzeption des Schwerereizes offenbar in äußerst (unendlich?) kurzer Zeit erfolgen kann, spielt die Umdrehungsgeschwindigkeit innerhalb sehr weiter Grenzen keine Rolle.

höherer Ordnung ausgehen oder außer dem Transversalgeotropismus positiver bzw. negativer Geotropismus), die Reaktion beeinflussen. Näheres läßt sich darüber zurzeit nicht sagen, da wir nicht wissen, welches bei derartigen Organen die optimale Reizlage ist¹⁾. Noch anders liegen die Dinge natürlich, wenn das Organ physiologisch dorsiventral ist. Von vornherein können wir nicht wissen, ob es irgendwie möglich ist, bei einem derartigen Organ die geotropische Reaktion durch gleichmäßige Rotation um die horizontale Achse auszuschließen. Soviel ist aber, wenn überhaupt Geoperzeption am Klinostaten und Summation von Einzelreizen erfolgt, sicher: der Winkel, den das dorsiventrale Organ mit der Klinostatenachse bildet, ist durchaus nicht gleichgültig für den Erfolg.

Möglich, doch nicht notwendig ist es, daß es eine oder mehrere Winkelstellungen zur Achse gibt, bei denen die Erregungen sich so kombinieren, daß keine Krümmung erfolgt. Auf alle Fälle wird es aber erreichbar sein, ein physiologisch dorsiventrales Organ auf der rotierenden Horizontalachse so anzubringen, daß eine geotropische Krümmung auftritt. Wir finden bereits bei Pfeffer (1904, S. 568) klar ausgesprochen, daß und weshalb dies zu erwarten ist. Auf dem gleichen Standpunkt, der, wie wir oben sahen, früher namentlich von Noll vertreten worden ist, stehen auch Fitting (1905 S. 387), Němec (1906 S. 536) und Jost (1908 S. 601), desgleichen Bose²⁾ (1906 S. 645).

Es erschien mir trotzdem nicht überflüssig, dafür, daß dorsiventrale Laubblätter am Klinostaten die Schwerkraft perzipieren, den exakten Beweis zu liefern. Wie das zu geschehen hat, wird im Abschnitt VI näher auseinandergesetzt werden. Es bedurfte dazu einiger Vorarbeiten über die Krümmungsmechanik und die

1) Ob es rein diageotrope radiäre Organe, bei denen der Impuls der Schwerkraft bei gleichgroßer Ablenkung aus der (horizontalen) Ruhelage nach oben und unten gleichstark wirkt, überhaupt gibt, ist allerdings zurzeit noch nicht entschieden. Czapeks Angaben (1895) lassen darauf schließen, daß es für die von ihm untersuchten Objekte nicht zutrifft. Seine Deutungen sind indessen, wie ich mich durch eine größere Reihe gelegentlich angestellter Versuche mit plagiotropen Sprossen überzeugt habe, sicher nicht immer zutreffend.

2) Ich gehe auf das Werk von Bose, welches sich u. a. auch kurz mit dem Geotropismus von Blättern (allerdings nur Gelenkblättern) beschäftigt, nicht ein. Es bringt manche neue Tatsache und vor allem interessante Versuchsanstellungen. Die Interpretation der Versuche, die uns hier angehen, ist jedoch so grob mechanisch und unkritisch, daß eine Zurückweisung der theoretischen Spekulationen des Verf. überflüssig erscheint.

Richtung der Reaktion nach Einstellung der Blätter in die verschiedenen Reizlagen.

Die wichtigste Aufgabe der vorliegenden Untersuchungen bestand darin, zwischen geotropischer Reaktion und Epinastie zu trennen. An sich ist ja einer Krümmung nicht anzusehen, ob sie nastisch oder tropistisch ist. Wie wir sahen, sind auch Nolls Methoden, sich von dem Vorhandensein von Epinastie zu überzeugen, nicht einwandfrei. Zudem handelte es sich für mich nicht darum, zu prüfen, ob überhaupt eine Epinastie da ist oder nicht, sondern dieselbe rein zum Ausdruck zu bringen und ihrer Größe nach bestimmen zu können, also eine Methode zu finden, welche jede geotropische Reaktion ausschaltet, nicht aber eine nastische. Vorgreifend will ich bemerken, daß sich bei den untersuchten Objekten tatsächlich das Vorhandensein epinastischer Reaktion nachweisen ließ. Welcher Natur dieselbe ist, ob auto- oder aitiogen, soll uns hier nicht weiter beschäftigen; ich werde unten darauf zurückkommen.

Schließlich habe ich meine Aufmerksamkeit noch der Frage zugewandt, ob die Krümmungen, welche infolge stärkerer Verlängerung der Oberseite des dorsiventralen Organs (beispielsweise dann, wenn das Blatt senkrecht, mit der Spitze nach oben, gestellt wird) entstehen, ausschließlich nastischer Natur sind, oder ob dabei eine geotropische Komponente mitwirkt.

Die durch die Schwerkraft ausgelösten Torsionen habe ich bisher nicht näher untersucht. — Der Mitteilung der einzelnen Versuchsergebnisse will ich in den folgenden beiden Abschnitten einige allgemeine Bemerkungen über die Methodik, das Versuchsmaterial und über die Terminologie vorausschicken.

Wenn ich in diesem Kapitel auf die übrige Literatur, die sich mit den Bewegungen dorsiventraler Organe, besonders der Blätter beschäftigt, nicht näher eingegangen bin, so geschah das aus dem einfachen Grunde, weil die dort behandelten Fragen mit denen, die uns in dieser Arbeit vornehmlich interessieren, keine oder wenigstens keine engen Berührungspunkte haben. Auf verschiedene Arbeiten, die weniger allgemeine als Einzelfragen behandeln, werde ich später gelegentlich zu sprechen kommen.

II. Versuchsobjekte und Methodik.

Das Auffinden von Blättern, die sich in jeder Hinsicht zu den Versuchen brauchbar erweisen, hatte einige Schwierigkeiten. Die

meisten Versuche mußten natürlich im Dunkeln vorgenommen werden. Daß der Ersatz der Dunkelheit bei dorsiventralen Organen durch allseitig gleiche Beleuchtung (etwa durch eine rotierende Lichtquelle) ausgeschlossen ist, bedarf kaum einer Erwähnung; wir würden ja dann gar keine Kontrolle darüber haben, inwieweit phototropische und photonastische Effekte bei der Reaktion beteiligt sind. Es wäre das nur möglich, wenn es dorsiventrale Blätter gäbe, die nicht auf das Licht, wohl aber auf die Schwerkraft reagieren; solche sind mir aber nicht bekannt. Versuche mit Blättern im Dunkeln scheitern nun oft daran, daß die Blätter nach kurzer Zeit, oft noch, ehe sie vergilben, abgeworfen werden. Das gilt z. B. für viele, sehr gut geotropisch reagierende Blätter von Lythraceen, Onagraceen, Labiaten. Ein sehr störendes Moment ist ferner häufig die Dunkelstarre. Sie beeinflußt in vielen Fällen den Geotonus erheblich. Auch die periodischen Bewegungen der Blätter sind natürlich in Betracht zu ziehen. Wir wissen, daß diese bei sehr vielen Blättern bei konstanter Verdunkelung im tagesperiodischen Rhythmus noch längere Zeit nachklingen, allmählich schwächer werdend; schließlich nimmt das Blatt eine Ruhelage ein; zu dieser Zeit finden wir aber oft, daß die geotropische Aktionsfähigkeit bedeutend herabgemindert ist. Es handelte sich also darum, Blätter zu finden, die im Dunkeln nicht abgeworfen werden, bei denen sich die Dunkelstarre nicht störend geltend macht und die schließlich bei hoher geotropischer Empfindlichkeit keine oder wenigstens nur geringe Schlafbewegungen zeigen. Ich bemerke, daß ich zunächst nur solche Blätter in den Kreis meiner Untersuchungen gezogen habe, deren Reaktionen auf die Schwerkraft Wachstumsbewegungen sind. Nach verschiedentlichen Bemühungen gelang es, ein Objekt zu finden, das obigen Forderungen in hinreichender Weise gerecht wird. Es ist die Scrophulariacee *Lophospermum scandens*. Mit dieser Pflanze habe ich die meisten Versuche angestellt. Außerdem wurden verwandt: *Plectranthus fruticosus* und *Circaea lutetiana*.

Die *Lophospermum*-Pflanzen wurden aus Samen bei Oberlicht gezogen, sodaß sich die Blätter horizontal einstellten. Zu Versuchen, die am Licht ausgeführt werden konnten, verwendete ich vielfach jüngere Keimpflanzen, zu den Dunkelversuchen vorwiegend ältere, solche, die schon „geschossen“ hatten. Auch Stecklingspflanzen wurden in vielen Fällen mit Erfolg benutzt. Es zeigte sich nämlich, daß die Primärblätter sehr starke Schlafbewegungen

ausführen. Im Dunkeln nehmen sie alsbald eine stark gesenkte Lage ein, um welche einige Oszillationen stattfinden können. In die Tagstellung kehren diese Blätter bei konstanter Verdunkelung niemals zurück. Ob hierbei photonastische Erscheinungen mitsprechen oder ob diese Blätter im Dunkeln eine andere geotropische Ruhelage haben als die älteren Blätter, soll hier dahingestellt bleiben. Jedenfalls zeigen die älteren Blätter diese Erscheinung nicht, sie nehmen vielmehr eine annähernd horizontale, meist ganz schwach gesenkte Lage im Dunkeln ein. Allerdings bedarf es auch bei diesen bestimmter Vorbehandlungen, um zu wirklich guten Versuchsergebnissen zu kommen. Sind die Blätter beispielsweise tagsüber grell beleuchtet gewesen und werden dann in den Dunkelraum gebracht, so können sie sich ziemlich stark senken; am nächsten Morgen kann man meistens mehr oder weniger große Hebung beobachten, die sie jedoch gewöhnlich nicht bis in die horizontale Lage, welche sie am Vortage einnahmen, zurückbringt. Um dies zu vermeiden, war es nötig, die Pflanzen bei ziemlich schwachem — jedoch noch ausreichende Assimilation gestattendem — Oberlicht zu ziehen. Sie wurden meist am Abend in den dunklen Versuchsraum gebracht, in dem sie 12—16 Stunden verweilen, ehe der Versuch begonnen wurde. Blätter solcher Pflanzen bewegen sich im allgemeinen während dieser Zeit gar nicht oder nur sehr wenig. Es wurden zu den Versuchen nur solche Blätter verwandt, deren Stellung unverändert oder nahezu unverändert geblieben war. Während der Versuche wurden natürlich Kontroll Exemplare beobachtet, damit eine Gewähr dafür gegeben war, daß die Blätter während der Versuchsdauer nicht etwa irgend welche Bewegungen ausführen, welche eindeutige Versuche unmöglich machen oder erschweren.

Als Versuchsräume dienten mir entweder ein verdunkeltes Gewächshaus oder ein kleines Dunkelzimmer. In letzterem war der Feuchtigkeitsgehalt der Luft geringer und damit der Gebrauch von Apparaten ermöglicht, die in dem relativ feuchten Gewächshaus aus verschiedenen Gründen nicht aufgestellt werden konnten. Einen Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die geotropischen Reaktionen der Pflanzen habe ich nicht beobachtet.

Es wurde tunlichst dafür gesorgt, daß die Temperatur der Versuchsräume nicht allzu verschieden von derjenigen in den Räumen war, in denen die Pflanzen, ehe sie zu den Versuchen gebraucht werden, kultiviert wurden. Eine Reihe von Versuchen wurde bei annähernd konstanter Temperatur ausgeführt. Da es

sich für mich zunächst nur um qualitative, nicht um quantitative Ergebnisse handelte, so war die Konstanz der Temperatur kein absolutes Erfordernis. Im einzelnen finden sich in den Versuchsprotokollen Temperaturangaben mitgeteilt.

Um die Richtung der Blätter zu bestimmen, verwandte ich in üblicher Weise einen aus Papier gefalteten, in Grade geteilten rechten Winkel, in Verbindung mit einer Libelle. Unter Richtung des Blattes ist die Lage, welche der Mittelnerv der Spreite zum Horizonte einnimmt, zu verstehen. Die meisten Blätter, die zu Versuchen dienten, hatten vollständig oder nahezu vollständig ebene Spreiten. Waren letztere leicht gekrümmt, so wurde die Richtung der Verbindungslinie von Basis und Spitze der Lamina bestimmt.

Der Blattstiel der *Lophospermum*-Blätter bildet mit der Spreite einen stumpfen Winkel, dessen Größe individuell sehr verschieden ist. Für den Sinn der geotropischen Reaktion spielt das jedoch keine Rolle. Großen Schwankungen unterworfen ist auch das Längenverhältnis zwischen Stiel und Lamina. Dasselbe hängt sehr von den Lichtverhältnissen, unter denen die Pflanze aufwächst, ab. Ich verwendete zu den Versuchen nur Blätter, deren Stiel gerade gewachsen war oder höchstens ganz schwache Krümmungen aufwies. Es ist nicht unwesentlich, in dieser Hinsicht von dem gleichen Ausgangsmaterial auszugehen. Geschieht dies nicht, so ist nicht kontrollierbar, inwieweit autotropische oder andere Bewegungen bei dem beobachteten Effekt beteiligt sind. Dieser Faktor, mit dem wir rechnen müssen, muß wenigstens immer als konstante Größe wirken und das ist eben nur bei gleichem Ausgangsmaterial erreichbar.

Um in späteren Kapiteln den Zusammenhang nicht zu stören, will ich an dieser Stelle auch die Apparate besprechen, die ich zu meinen Versuchen benutzt habe. Außer dem großen Pfefferschen Klinostaten brauchte ich einen Apparat, der intermittierende Reizung gestattet und bei dem sich ferner der Sinn der Umdrehung beliebig umkehren läßt. Der von Fitting konstruierte, ausgezeichnete Apparat¹⁾ konnte aus letzterem Grunde und ferner deshalb nicht verwendet werden, weil mein Apparat so beschaffen sein mußte, daß sich nicht nur zwei, sondern viele beliebige Reizlagen miteinander kombinieren lassen. Ich lasse hier die genaue Beschreibung des Apparates, der von Herrn Mechaniker Hermann Elbs in Frei-

1) Vgl. H. Fitting (1905) S. 233 ff.

burg i. B. angefertigt worden ist, folgen. Auch an dieser Stelle möchte ich Herrn Elbs für die umsichtige Durchführung der Arbeiten aufrichtigsten Dank sagen.

Der Apparat besteht aus folgenden Teilen: einem größeren Klinostatenwerk (Fig. 2, Nr. 3), einer zweiten Uhr, die zur Auslösung

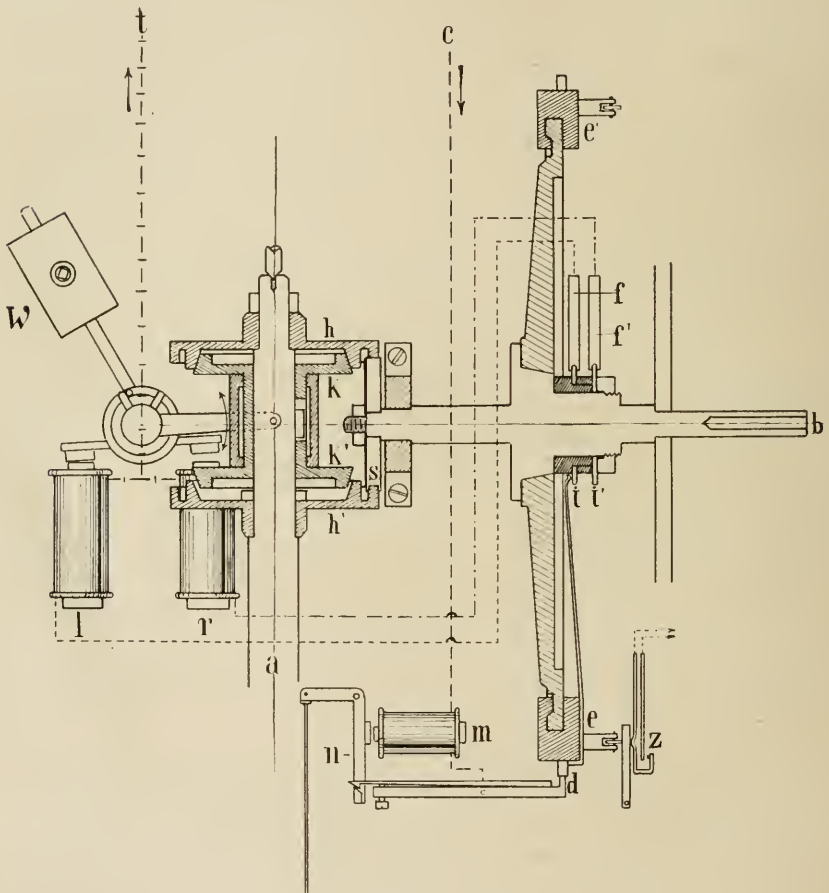


Fig. 1.

der Kontakte dient, durch welche das erste Uhrwerk in Gang gesetzt wird (sie soll als Kontaktuhr bezeichnet werden) (Fig. 2, Nr. 2); drittens aus einer Batterie Akkumulatoren (Fig. 2, Nr. 1). Ich beginne mit der Beschreibung des ersten Uhrwerks an der Hand der schematischen Zeichnung Fig. 1. Zur Erläuterung der Zeichnung sei zunächst bemerkt, daß der links von der Linie *c* gelegene Teil von der Seite gesehen,

der rechts davon gelegene um 90° gedreht, also von oben gesehen zu denken ist. Die Figur stellt ferner nicht einen einfachen Querschnitt dar, sondern es sind verschiedene Dinge in eine Ebene projiziert, die in Wirklichkeit in anderen Ebenen liegen. Darüber gibt die photographische Reproduktion Fig. 2 einigen Aufschluß. Wir haben zu unterscheiden zwischen der Achse des Laufwerks (a), welche sich

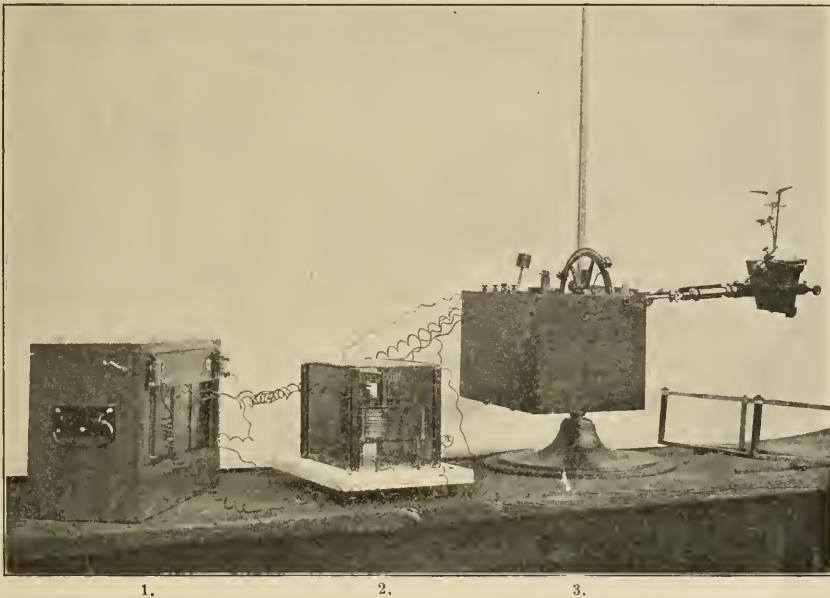


Fig. 2.

1. Batterie. 2. Kontaktuhr. 3. Laufwerk mit der in Fig. 1 im Grundriß wiedergegebenen Vorrichtung zur intermittierenden Reizung. An dem zum Topfhalter führenden Verbindungsstück ist ein Kreuzgelenk sichtbar. Laufwerk und Topfhalter sind an einem mit schweren Metallfuß versehenen Stativ angebracht und in vertikaler Richtung beweglich. Der Topfhalter steht in fester Verbindung mit einem Kugellager; beides ist außerdem um eine horizontale, senkrecht zur Längsrichtung des Kugellagers gerichtete Achse drehbar. Unter dem Topfhalter liegt ein Glasdeckel, der auf das Laufwerk aufgesetzt wird, um dieses vor Staub zu schützen.

immer in demselben Sinne dreht, und der Arbeitsachse (b), deren Umdrehungsrichtung variiert werden kann. An letzterer ist die Pflanze in unten zu beschreibender Weise befestigt. Die Achse a gehört einem starken Klinostatenuhrwerk an, welches in der Figur nicht gezeichnet ist. An ihr ist die Vorrichtung angebracht, welche dazu dient, die Kraft auf die Achse b zu übertragen und zugleich auf bestimmte Auslösungen hin die Drehungsrichtung der Achse b zu bestimmen. Sie besteht aus den beiden Kuppelungs-

koni k und k' , welche untereinander fest zusammenhängen, außerdem mit den Ankern der Magneten l und r in Verbindung stehen; die Koni sind in die beiden Stirnräder h und h' genau eingepaßt. Diese wieder können in das Zahnrad s , welches auf b befestigt ist, eingreifen. Wird, wie das in der Zeichnung angedeutet ist, der Anker von l angezogen (die Entfernung der Anker von den Magneten ist der Deutlichkeit halber unverhältnismäßig stark vergrößert), so greift k in h ein; h wird nach oben gedrückt und zieht das mit ihm fest verbundene h' mit sich, welches nun in das Zahnrad s eingreift. Es ist danach klar, daß bei gleichsinniger Drehung der Achse a die Achse b sich im Sinne des Uhrzeigers oder entgegengesetzt drehen kann, je nachdem der Anker r oder l angezogen wird bzw. h oder h' in das Zahnrad s eingreift. Das Gewicht w dient nur dazu, ein sicheres Einspringen der Koni zu garantieren. Es wird, wenn l den Anker anzieht, nach links, wenn r anzieht, nach rechts geworfen. Durch Verschieben des Gewichts auf der Achse kann das Drehungsmoment verändert werden. Die Achse a ist oben durch einen Querbalken gestützt, der in der Figur nur angedeutet ist.

Wir wenden uns nun zur Beschreibung des rechten Teils der Figur. An der Achse b ist ein Rad vom Durchmesser 18 cm mit Kreisteilung angebracht. Auf diesem werden die mit Index versehenen Kontaktklemmen, von denen in der Figur zwei, e und e' gezeichnet sind, befestigt; sie sind beliebig gegeneinander verschiebbar. Diese Klemmen stehen nun entweder mit dem Rad in leitender Verbindung (wie e') oder sie sind isoliert aufgesetzt (e). In letzterem Falle geht von der Klemme eine Feder aus, welche dem isoliert an der Achse befestigten Metallring i fest anliegt. Ein entsprechender Ring i' ist direkt auf der Arbeitsachse angebracht. Auf diesen Ringen liegen nun andererseits die beiden Federn f und f' auf, welche den Schleifkontakt vermitteln. f steht mit der Spule von l , f' mit derjenigen von r in leitender Verbindung.

In der Figur ist bei d gerade Kontakt. Es berührt die auf e angebrachte, durch eine exzentrische Schraube justierbare kleine Platiniridiumplatte die schmale Platiniridiumleiste, die ihr bei d gegenüberliegt. Im Momente des Kontakts wird d etwas zurückgedrückt, wodurch das am andern Hebelarm befindliche Häkchen sich eine Spur in entgegengesetzter Richtung bewegt. Dadurch wird der Hebel n ausgehakt und von einer kleinen Spiralfeder (die nicht eingezeichnet ist) nach links zurückgezogen. In diesem Augenblick ist

das Uhrwerk arretiert, weil dann eine mit r in Verbindung stehende Gabel zwischen die Windflügel eingreift und diese aufhält. Die Arretierung dauert so lange, bis die Kontaktuhr den Strom wieder schließt. Derselbe geht, von c kommend, durch die den Eisenkern m umgebende Spule, zieht den Anker an, wodurch die Windflügel wieder frei werden. Weiterhin geht der Strom durch d nach e , dann über i und f durch die Spule des Elektromagneten l , von dort nach i und zum Akkumulator zurück; der Anker von l wird angezogen, k greift in h ein, h' infolgedessen in s und das große Rad mit Kreisteilung wird gedreht. Diese Drehung dauert so lange, bis eine andere Kontaktklemme d berührt, da hierdurch ja d etwas zurückgedrückt und das Uhrwerk angehalten wird. Sobald das große Rad seine Bewegung beginnt, wird natürlich der Strom geöffnet. Wenn die Kontaktklemme e' d berührt, so wird bei Stromschluß sich das große Rad in entgegengesetzter Richtung bewegen müssen, da jetzt der Strom über i' und f' zur Spule des Elektromagneten r geht, folglich k' nach unten gezogen wird und h in s eingreift. Man versteht jetzt leicht, daß der Apparat es gestattet, Pflanzenorgane in den verschiedensten Lagen intermittierend zu reizen, und zwar ist nicht nur die Kombination zweier sonder vieler Reizlagen möglich. Außerdem kann die Richtung, in der die Bewegung von einer in die andere Lage erfolgen soll, durch Anbringen der entsprechenden Kontaktklemmen nach Belieben bestimmt werden. Dies ist, wie sich in den letzten Kapiteln dieser Arbeit zeigen wird, für verschiedene Versuche sehr wesentlich.

Allerdings ist es mit Hilfe der beschriebenen Vorrichtung nicht möglich, Winkel miteinander zu kombinieren, die kleiner sind als 5° . Für meine Zwecke reichte dies vollständig aus. Ich werde demnächst an anderer Stelle einen Apparat beschreiben, der erheblich kleinere Winkel zu kombinieren gestattet und außerdem verschiedene wesentliche Vereinfachungen besitzt. Er wird zugleich so konstruiert sein, daß er sich bequem auf den Pfefferschen Klinostaten, der als Laufwerk dient, aufsetzen läßt. Hier handelt es sich nur darum, die Konstruktion des Apparates näher mitzuteilen, der mir für die später zu besprechenden Versuche zur Verfügung stand und mir hierbei gute Dienste geleistet hat.

Der obigen Besprechung ist noch folgendes hinzuzufügen. Außer e und e' läßt sich noch eine dritte Art von Kontaktklemmen auf dem großen Rad anbringen. Hat eine solche Klemme bei d Kontakt, und erfolgt nun Stromschluß, so bewegt sich das Rad

immer in derselben Richtung weiter, in der es angekommen ist, gleichgültig, ob es sich vorher im Sinne des Uhrzeigers oder im entgegengesetzten gedreht hat. Auf diese Weise ist es also beispielsweise möglich, drei Stellungen a b c so miteinander zu kombinieren, daß das Rad sich von a nach b bewegt, dort eine Zeitlang anhält, dann in der gleichen Richtung weitergeht nach c ; wenn in a eine Klemme e , in c eine Klemme e' Kontakt gibt, in b die dritte, eben genannte Art (e''), so wird bei Stromschluß in c das Rad sich zurückdrehen bis nach b und von hier dann, wieder in gleicher Richtung weiter gehend, nach a . Die Einrichtung, die dieses Funktionieren von e'' ermöglicht, ist folgende. e'' ist auf das große Rad isoliert aufgesetzt und steht weder mit i noch mit i' in leitender Verbindung. Anstatt dessen berührt die Klemme e'' an der nach m gewandten Seite, wenn sie sich in der gleichen Stellung befindet wie e in Fig. 1, ein kleines Platinblech (in der Figur nicht gezeichnet), das in direkter leitender Verbindung, unter Umgehung der Elektromagneten l und r , mit t steht. Auf diese Weise ist vermieden, daß eine Umschaltung der Drehungsrichtung eintritt, wenn der Strom durch das System geht. Es wird dann nur das Laufwerk in Gang gesetzt.

Es erübrigt noch, auf die in der Figur mit z bezeichnete Einrichtung kurz einzugehen. Bei der Kombination mehrerer ungleich weit entfernter Reizlagen werden natürlich die Bewegungen von einer zur andern verschieden lange Zeiten in Anspruch nehmen, da die Arbeitsachse ja eine konstante Umdrehungsgeschwindigkeit hat. Wenn nun die Kontaktuhr beispielsweise so eingestellt ist, daß sie alle 10 Minuten Kontakt gibt, so werden dadurch Fehler entstehen, da zu den 10 Minuten auch die Zeit zu rechnen ist, während der sich das Pflanzenorgan von einer Reizlage in die andere bewegt. Dieser Fehler fällt besonders dann schwer ins Gewicht, wenn die Zeit während der Bewegung von einer in die andere Reizlage im Verhältnis zu dem Zeitintervall zwischen zwei Stromschlüssen groß ist, ferner, wenn von dem letzteren jeweils verschiedene Zeitgrößen subtrahiert werden. Die Reizung des Blattes in den verschiedenen Lagen würde also nicht 10 Minuten, sondern etwa im einen Falle $10-a$, im anderen $10-b$ Minuten, worin $a \geq b$, betragen.

Um diesen Fehler nach Möglichkeit auszuschalten, ist dafür gesorgt, daß die an der Kontaktuhr an Stelle des Minutenzeigers angebrachte Scheibe, welche die Auslösung des Stromschlusses

vermittelt (vgl. unten stehende Beschreibung), arretiert wird, solange die Arbeitsachse b des Apparates sich dreht. Das wird auf folgende einfache Weise erreicht. Auf der Figur sehen wir bei z eine kleine leicht drehbare Zelluloidplatte, auf welcher ein an e befindliches Rädchen schleift. Dadurch wird das Plättchen gegen die kleine Metallfeder, die es auf der anderen Seite berührt, angepreßt und drückt diese ein wenig zurück. Der an dieser Metallfeder bei z befindliche kleine Stift, der vorher mit dem ihr parallel gerichteten Metallplättchen in Berührung war, wird jetzt etwas entfernt und dadurch wird der Stromkreis, der vorher, von der Kontaktuhr kommend, durch Metallfeder und -plättchen ging, geöffnet. Die Scheibe der Kontaktuhr kann sich jetzt drehen, während das große Rad des Apparats in der gezeichneten Stellung in Ruhe ist. Beginnt dieses zu rotieren, so wird bei z der Kontakt hergestellt. Dadurch wird ein an der Kontaktuhr befindlicher kleiner Elektromagnet angezogen. Dieser steht in Verbindung mit einem Hebel, der dann gegen die Scheibe gepreßt wird und diese anhält, während das Uhrwerk, das die Scheibe sonst mitnimmt, weiterläuft. Der hierzu erforderliche Strom wird nur von einem Akkumulator der Batterie geliefert, der bei c in den Apparat eintretende Strom dagegen von der ganzen Batterie, deren Spannung 6—8 Volt betragen muß.

Die Kontaktuhr ist ein gewöhnliches Uhrwerk; an Stelle des Minutenzeigers ist, wie oben bemerkt, die erwähnte Kontaktscheibe aufgesetzt (vgl. Fig. 3). Dieselbe hat einen Durchmesser von 12 cm; an der Peripherie sind in gleichen Abständen 60 kleine Einschnitte angebracht. Die Bewegung von einem Einschnitt zum andern dauert also eine Minute. Eine kleine Metallfeder, genau so beschaffen wie die bei z (vgl. obige Beschreibung), schleift auf der Peripherie der Kontaktscheibe. Jedesmal wenn der kleine Vorsprung (ähnlich dem, der in der Figur das Zelluloidplättchen berührt) in einen Einschnitt gelangt, wird ebenso wie bei z Kontakt hergestellt und dadurch der Stromkreis geschlossen, der durch den Apparat geht und die Tätigkeit des Laufwerkes auslöst. In direkter Nähe eines jeden Einschnitts ist die Scheibe durchbohrt. Es können in diese Durchbohrungen kleine Stifte eingeschoben werden, welche ein klein wenig hervorragen und dadurch verhindern, daß der kleine Vorsprung des Metallplättchens beim Vorübergehen in den Einschnitt eingreift. Auf diese Weise ist es möglich die verschiedensten Zeitintervalle miteinander zu kombinieren. Neuerdings sind die Kom-

binationsmöglichkeiten verschiedener Zeitintervalle dadurch noch wesentlich erhöht worden, daß an Stelle der einen zwei gegeneinander verschiebbare mit Einschnitten versehene Scheiben angebracht sind. Ich werde hierauf an anderer Stelle zurückkommen.

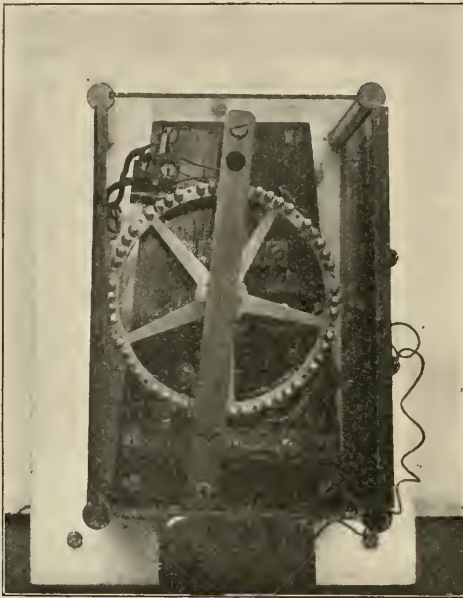


Fig. 3.

Kontaktuhr, von oben gesehen, um die Kontaktscheibe mit den Metallstiften zu zeigen. Rechts unten befindet sich der Hebel, welcher an die Scheibe gepreßt wird und sie festhält, während das große Rad an der Arbeitsachse des Apparates sich dreht. Oben ist die Vorrichtung, durch welche der Strom geschlossen wird, wenn sie in einen kleinen Einschnitt der Kontaktscheibe eingreift.

Der Topfhalter, welcher vermittle eines mit zwei Kreuzgelenken versehenen Zwischenstücks an *b* befestigt wird, besteht aus einer Gabel, in welcher zwei drehbare Klammern laufen. Diese halten den Topf. Die Pflanze kann dadurch leicht in jede gewünschte Stellung gebracht werden. Das ganze läuft auf Kugellager und ist ebenfalls drehbar. Hierüber gibt die nach einer Photographie reproduzierte Fig. 2 (S. 23) Aufschluß.

Die Zeit einer Umdrehung beträgt bei dem Laufwerk zwei Minuten, bei der Arbeitsachse eine Minute. Toter Gang, der für die Versuche störend sein könnte, ist ausgeschlossen.

III. Terminologisches.

Der Einfachheit und Klarheit halber will ich hier einige Bemerkungen terminologischer Natur einschalten. Zuerst sollen für die verschiedenen Reiz- bzw. Ruhelagen der Blätter einfache Bezeichnungen eingeführt werden, damit im folgenden weitere Erklärungen und Umschreibungen überflüssig sind. Wir gehen aus von derjenigen Horizontalstellung des Blattes, bei welcher die Oberseite zenithwärts gewandt ist. Diese Lage möge als normale

Horizontallage bezeichnet werden. Wird ein Blatt, welches sich in dieser Lage befindet, um den Mittelnerven als Achse oder in der Medianebene gedreht, sodaß es zwar horizontal liegt, aber die Unterseite nach oben gekehrt ist, so sprechen wir von der inversen Horizontallage. Wird es nur um 90° , und zwar in der zur medianen senkrechten Ebene gedreht, sodaß also der Mittelnerv horizontal, die Spreite aber senkrecht steht, so soll diese Stellung die Flankenlage genannt werden. Gehen wir von der normalen Horizontallage oder von der Flankenstellung aus und drehen das Blatt in vertikaler Ebene um 90° zenithwärts, so sind Mittelnerv und Spreite senkrecht gerichtet: obere Vertikallage. Das Gegenstück zu dieser bildet die untere Vertikallage, bei welcher Mittelnerv und Spreite ebenfalls senkrecht, die Blattspitze aber nach unten gekehrt ist. Zwischen diesen Lagen gibt es natürlich beliebig viele Mittelstellungen, die sich durch die Größe des Winkels, den das Blatt mit der Horizontalen bildet, ausdrücken lassen. Die normale Horizontallage sei die Lage 0° . Alle Winkelagen, welche das Blatt passiert, wenn es von dieser aus in der Medianebene durch die obere Vertikalstellung bis in die inverse Horizontallage gedreht wird, sollen mit positivem Vorzeichen versehen werden. Die obere Vertikallage selbst wäre also die Lage $+90^\circ$, die Stellung genau zwischen dieser und der inversen Horizontalebene $= +135^\circ$ u. s. f. Findet umgekehrt die Drehung von der normalen Horizontallage aus durch die untere Vertikallage statt, so erhalten die Winkel negatives Vorzeichen. Der letzteren entspräche also der Winkel -90° , die inverse Horizontallage würde das Zeichen $\pm 180^\circ$ oder einfach 180° erhalten.

Da andere Reizlagen als die genannten in der vorliegenden Arbeit keine Erwähnung finden, sollen für sie zunächst keine Bezeichnungen eingeführt werden.

Der zum Mittelnerven (der Längsachse) des Blattes senkrecht stehende, in der Blattebene liegende größte Querdurchmesser der Spreite soll die Querachse heißen.

Einige kurze Bemerkungen möchte ich noch an die beiden Begriffe Tropismus und Nastie knüpfen. Pfeffer (1904 S. 547) definiert als tropistische Bewegungen oder Tropismen „alle diejenigen Reaktionen, bei denen die Richtung der ausgelösten Bewegungen, und somit die endliche Orientierung des Organs, in bestimmter Beziehung zur Angriffsrichtung des auslösenden Agens steht.“ In

dieser allgemeinsten Definition sind die Taxieen, bei denen es sich um freie Ortsbewegungen handelt, eingeschlossen. Ihnen gegenüber können wir als Tropismen im engeren Sinne die Krümmungsbewegungen, denen das oben genannte Kriterium zukommt, verstehen.

Vielfach findet man als Nastieen solche Krümmungen bezeichnet, die auf diffusen Reiz hin erfolgen. Damit ist indessen eine hinreichende Charakterisierung dieser Erscheinungen nicht gegeben. Nehmen wir an, ein Blatt werde um die horizontale Klinostatenachse so gedreht, daß es sich von der oberen Vertikallage usw. bewegt, und das Blatt krümme sich, so könnte diese Krümmung, obwohl der Reiz diffus wirkt, eine rein tropistische sein. Sie könnte aus der Summation bestimmt gerichteter Schwerkraftreize resultieren. Infolge der physiologischen Dorsiventralität des Blattes würden diese sich eben nicht gegenseitig aufheben. Es könnte sich aber in diesem Falle auch um Nastie handeln, oder Nastie könnte wenigstens beteiligt sein. Das Vorhandensein einer nastischen Krümmung ist dann als erwiesen zu betrachten, wenn gezeigt ist, daß die Richtung der Reaktion durch die physiologische Beschaffenheit des Organs bestimmt ist. Eine nastische Reaktion dorsiventraler Organe kann sowohl durch einseitig wirkende wie durch diffuse Reize ausgelöst werden; der Unterschied ist zwischen Nastie und Tropismus nur der, daß es bei einseitiger Wirkung im ersteren Falle für den Erfolg ganz gleichgültig ist, in welcher Richtung der Reiz angreift, im zweiten dagegen nicht. Daß physiologisch radiäre Organe nastischer Reaktionen nicht fähig sind, bedarf keiner Erwähnung.

Halten wir uns an obige Definitionen, so ist es trotzdem im Einzelfalle nicht immer leicht, die Entscheidung zu treffen, ob Tropismus oder Nastie vorliegt, besonders dann, wenn wir es mit labiler Induktion der Dorsiventralität zu tun haben. Hierauf hat Pfeffer ausführlich hingewiesen. Gleichwohl möchte ich mich auf Grund dieser Tatsache nicht der Klassifikation Czapeks (1898 S. 286) anschließen, der die Nastieen als eine Unterabteilung der tropistischen Erscheinungen betrachtet.

Was unter epinastischer und hyponastischer Krümmung verstanden werden soll, dürfte jetzt nach dem, was in diesem und im ersten Kapitel (S. 4) gesagt ist, klar sein.

Da wir nun einer Krümmung nicht ohne weiteres ansehen können, ob sie eine tropistische oder nastische oder eine Kombination beider ist, so wird es nützlich sein allgemeine Bezeichnungen einzuführen, die über die Natur der Reaktion nichts aussagen. Es sollen diejenigen Krümmungen, welche durch Verlängerung der Oberseite des Blattes (bezw. nur des Blattstiels oder Gelenks) bedingt sind, dorsalkonvexe oder kurz konvexe, diejenigen, die durch Verlängerung der Unterseite zustandekommen, dorsalkonkave oder kurz konkave genannt werden.

IV. Wachstum der Blattstiele und Krümmungsmechanik.

Es wurde schon erwähnt, daß in der vorliegenden Arbeit nur Wachstumskrümmungen behandelt werden sollen. Wenn den *Lo-phospermum*-Blättern volle Bewegungsfreiheit ermöglicht ist, so ist die Lamina an den unter dem Einfluß der Schwerkraft erfolgenden Krümmungen unbeteiligt, diese erfolgen allein durch Wachstumsänderungen im Blattstiel. Ich habe zuerst das normale Längenwachstum ungekrümmter Blattstiele gemessen, um zu bestimmen, in welcher Weise es sich auf die einzelnen Zonen verteilt. Soweit mir bekannt, liegen eingehendere Untersuchungen über das Wachstum der Blattstiele nur von Uhlitzsch (1887) vor. Uhlitzsch kommt u. a. zu dem Resultat, daß das Längenwachstum bei den Stielen vieler Blätter, solange es überhaupt statthat, über den ganzen Stiel, oft ohne daß ein besonderer „Vegetationspunkt“ kenntlich wird, bei anderen dagegen, wenigstens von einem gewissen Alter an, auf eine bestimmte Zone beschränkt ist. Junge Blattstiele wachsen zuerst immer ihrer ganzen Länge nach. Oft macht sich die Bevorzugung einer oder zweier Regionen bemerkbar. Die Region des stärksten Wachstums liegt meistens an der Spitze des Stiels, also in der Nähe der Ansatzstelle der Spreite. Uhlitzsch beobachtete weitgehende individuelle Verschiedenheiten, die sich nicht nur auf die Blätter verschiedener Individuen der gleichen Art, sondern auch auf Blätter des gleichen Individuums erstrecken können. So zeigen sich in den Wachstumszonen oft große Verschiebungen die Wachstumsverteilung im Stiel kann an einem Tage eine ganz andere sein, wie am darauf folgenden; eine Zone, die an einem Tage gewachsen ist, kann am nächsten ihr Wachstum einstellen, am darauf folgenden sich wieder verlängern usw.

Derartige Verschiedenheiten und Unregelmäßigkeiten zeigen sich sehr ausgeprägt auch bei den *Lophospermum*-Blattstielen, wie das aus den folgenden Tabellen ersichtlich ist. Ich bemerke, daß die beobachteten Pflanzen in einem Gewächshaus standen und von oben beleuchtet wurden. Das Seitenlicht war durch schwarze Vorhänge abgeblendet. Somit veränderten die Blätter während ihres Wachstums ihre horizontale Lage nicht und die Stiele blieben im allgemeinen gerade. Da es mir zunächst hauptsächlich darauf ankam, ein Urteil über die Verteilung des Wachstums im Blattstiel zu gewinnen, war es nicht nötig, die Pflanzen in konstanter Temperatur zu halten. Die Temperatur des Gewächshauses schwankte zwischen 16 und 22°, nur sehr selten wurden diese Werte nach oben oder unten ein wenig überschritten.

Die Wachstumsmessungen wurden mit dem Leitzschen Horizontalmikroskop vorgenommen. Der Mikrometerwert betrug 0,0747 der Ablesefehler höchstens 0,3 Teilstriche. In den untenstehenden Tabellen sind die Längen in mm angegeben. — In der üblichen Weise wurden mit einem Stäbchen aus weichem Holz (Pinsel zu verwenden ist wegen der Behaarung der Blattstiele nicht zweckmäßig) Tuschemarken aufgetragen. Deren Form wurde genau aufgezeichnet und von jedem ein charakteristischer Punkt ins Auge gefaßt, deren Entfernungen abgelesen wurden. Natürlich ist es auf diese Weise nicht möglich von Zonen auszugehen, die genau gleiche Länge haben. In den folgenden Tabellen sind deshalb immer in der ersten Kolumne die Entfernungen der aufeinander folgenden Tuschemarken bei der ersten Ablesung angegeben. Die Reihenfolge dieser Zahlen ist so gewählt, daß die oberste die Entfernung der beiden obersten, also der Blattspreite zunächst gelegenen Marken bedeutet u. s. f. In den Doppelkolumnen, die sich rechts an die eben erwähnte Kolumne anschließen, finden sich die Zuwachsgrößen der einzelnen Zonen (Entfernungen zweier Tuschemarken) angegeben, und zwar sowohl ihrem absolutem Werte nach (linke Seite der Doppelkolumne) als nach Umrechnung in Prozente der Zonenlänge (rechte Seite d. D.) — Die Tuschemarken wurden auf eine Flanke des Blattstiels aufgetragen. Alle in diesem Kapitel verzeichneten Messungen beziehen sich auf *Lophospermum*-Blätter.

Tabelle I.

1. Ablesung 11. 8. 10 Vm.	2. Ablesung 18. 8. 5 Nm.		3. Ablesung 23. 8. 10 Vm.	
Entfernung der aufeinander folgenden Tuschemarken in mm	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge
3,227	0,471	12,72	0,486	11,61
3,010	0,388	11,43	0,381	10,08
2,927	0,349	11,31	0,284	7,90
3,384	0,344	9,22	0,232	5,85
3,682	0,344	8,53	0,247	5,77
2,965	0,254	7,89	0,217	6,30
3,398	0,314	8,45	0,187	4,79
3,287	0,232	6,58	0,217	5,80
3,931	0,261	7,73	0,202	5,63
Summe: 29,811	Summe: 2,957	Mittelwert: 9,32	Summe: 2,459	Mittelwert: 7,08

Tabelle II.

1. Ablesung 12. 8. 5 Nm.	2. Ablesung 17. 8. 11 Vm.		3. Ablesung 18. 8. 10 ³ / ₄ Vm.		4. Ablesung 21. 8. 12 ¹ / ₄ Nm.		5. Ablesung 24. 8. 4 ¹ / ₂ Nm.	
Entfernung der aufeinander folgenden Tuschemarken in mm	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge
2,465	0,418	14,51	0,067	2,28	0,142	4,59	0,344	10,00
3,585	0,553	13,36	0,082	1,95	0,217	4,88	0,254	5,41
3,549	0,269	7,04	0,142	3,98	0,224	5,36	0,351	7,76
3,107	0,172	5,24	0,149	2,55	0,142	3,98	0,299	7,72
3,137	0,112	3,45	0,112	3,33	0,164	4,66	0,269	7,09
2,260	0,127	5,67	0,120	4,96	0,112	4,45	0,172	6,39
4,773	0,090	1,84	0,179	3,56	0,179	3,43	0,329	5,99
2,555	0,000	0,00	0,060	2,88	0,157	5,66	0,179	6,08
3,660	0,074	1,19	0,097	2,53	0,082	2,10	0,225	5,41
Summe: 29,091	Summe: 1,815	Mittelw.: 5,81	Summe: 1,008	Mittelw.: 3,11	Summe: 1,419	Mittelw.: 4,35	Summe: 2,422	Mittelw.: 6,87

Tabelle III.

1. Ablesung 11. 8. 4 Nm.	2. Ablesung 14. 8. 3 1/2 Nm.		3. Ablesung 19. 8. 5 1/4 Nm.		4. Ablesung 24. 8. 4 Nm.		5. Ablesung 29. 8. 11 1/2 Vm.	
Entfernung der aufeinander folgenden Tusche- marken in mm	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge
4,154	0,441	9,59	0,725	13,63	1,523	22,27	0,964	12,63
3,152	0,321	9,25	0,388	10,14	1,098	22,13	0,568	10,28
3,428	0,372	5,06	0,388	9,27	1,053	20,04	0,545	9,42
3,944	0,329	7,69	0,471	9,92	0,896	15,90	0,448	7,36
4,295	0,335	7,26	0,351	7,05	0,545	9,86	0,299	5,13
4,878	0,366	6,70	0,299	6,88	0,612	9,95	0,232	3,63
4,870	0,358	6,86	0,142	2,64	0,471	8,06	0,074	1,26
3,885	0,411	9,56	0,127	2,87	0,291	6,18	0,000	0,00
Summe: 32,606	Summe: 3,051	Mittelw.: 7,74	Summe: 2,889	Mittelw.: 7,80	Summe: 6,489	Mittelw.: 14,30	Summe: 3,130	Mittelw.: 6,21

Tabelle IV.

1. Ablesung 11. 8. 5 Nm.	2. Ablesung 14. 8. 4 Nm.		3. Ablesung 19. 8. 5 1/2 Nm.		4. Ablesung 24. 8. 4 1/4 Nm.		5. Ablesung 29. 8. 11 3/4 Vm.	
Entfernung der aufeinander folgenden Tusche- marken in mm	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge
4,242	0,403	8,65	0,807	14,79	1,269	18,89	0,911	11,94
3,399	0,321	8,64	0,500	11,86	0,829	16,43	0,538	9,62
3,810	0,224	5,55	0,523	11,48	0,822	15,28	0,448	7,69
3,922	0,149	3,75	0,403	9,02	0,605	11,92	0,321	5,95
3,899	0,134	3,33	0,276	6,41	0,344	7,38	0,276	5,61
3,847	0,082	2,09	0,224	5,39	0,217	4,96	0,217	4,72
3,063	0,052	1,68	0,157	4,79	0,172	4,99	0,037	1,05
3,885	0,074	1,89	0,164	3,99	0,231	5,32	0,052	1,19
3,944	0,030	0,76	0,179	4,32	0,179	3,53	0,000	0,00
Summe: 34,011	Summe: 1,469	Mittelw.: 4,09	Summe: 3,233	Mittelw.: 8,01	Summe: 4,668	Mittelw.: 8,74	Summe: 2,800	Mittelw.: 5,31

Tabelle V.

1. Ablesung 9. 8. 4 $\frac{1}{2}$ Nm.	2. Ablesung 11. 8. 10 $\frac{1}{2}$ Vm.		3. Ablesung 13. 8. 5 Nm.		4. Ablesung 17. 8. 9 $\frac{1}{2}$ Vm.	
Entfernung der aufeinander folgenden Taschemarken in mm	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge
4,094	0,105	2,49	0,127	2,94	0,164	3,62
2,645	0,254	8,76	0,105	3,40	0,112	3,62
3,600	0,321	8,19	0,187	4,54	0,120	2,83
3,048	0,067	2,16	0,105	3,25	0,090	2,71
2,853	0,134	4,50	0,134	4,31	0,090	2,79
2,823	0,149	5,14	0,120	3,86	0,082	2,59
2,689	0,112	4,00	0,120	4,09	0,045	1,52
2,715	0,134	4,62	0,105	3,47	0,045	1,46
2,652	0,097	3,53	0,090	3,16	0,045	1,53
3,474	0,015	0,43	0,097	2,71	0,074	2,04
Summe:	Summe:	Mittelwert:	Summe:	Mittelwert:	Summe:	Mittelwert:
30,593	1,388	4,38	1,190	3,57	0,867	2,47

Tabelle VI.

1. Ablesung 9. 8. 5 Nm.	2. Ablesung 11. 8. 12 Vm.		3. Ablesung 13. 8. 6 $\frac{3}{4}$ Nm.		4. Ablesung 21. 8. 11 Vm.		5. Ablesung 26. 8.	
Entfernung der aufeinander folgenden Taschemarken in mm	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge	Absolute Zuwachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge
4,922	0,344	6,53	0,149	2,76	0,725	11,80	0,777	11,23
4,422	0,224	4,82	0,224	4,60	0,545	10,08	0,500	8,46
4,721	0,321	6,52	0,246	4,66	0,314	5,60	0,478	7,86
4,639	0,306	6,19	0,172	3,36	0,276	5,12	0,426	7,32
4,358	0,232	5,04	0,172	3,60	0,224	4,49	0,351	6,57
4,415	0,276	5,89	0,127	2,63	0,149	3,01	0,276	5,27
4,460	0,149	3,24	0,134	2,83	0,127	2,61	0,217	4,26
4,886	0,134	3,37	0,097	1,90	0,097	1,86	0,254	4,66
3,593	0,090	2,43	0,030	0,81	0,022	0,60	0,282	6,73
3,974	0,037	0,93	0,097	2,36	0,012	0,36	0,090	2,09
3,735	0,000	0,00	0,120	3,10	0,022	0,58	0,052	1,33
4,109	0,000	0,00	0,090	2,18	0,000	0,00	0,037	0,88
Summe:	Summe:	Mittelw.:	Summe:	Mittelw.:	Summe:	Mittelw.:	Summe:	Mittelw.:
50,234	2,113	3,75	1,658	2,90	2,513	3,84	3,740	5,56

Tabelle VII.

1. Ablesung 9. 8. $4\frac{1}{4}$ Nm.	2. Ablesung 11. 8. 10 Vm.		3. Ablesung 13. 8. 6 Nm.		4. Ablesung 16. 8. $10\frac{1}{2}$ Vm.		5. Ablesung 19. 8. $4\frac{1}{2}$ Nm.		6. Ablesung 24. 8. 5 Nm.	
Ent- fernung der aufeinander folgenden Tnsche- marken in mm	Abso- lute Zu- wachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge	Abso- lute Zu- wachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge	Abso- lute Zu- wachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge	Abso- lute Zu- wachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge	Abso- lute Zu- wachs- größe pro Zone in mm	Zuwachs- größe in % der Zonen- länge
3,436	0,217	5,82	0,306	7,74	0,239	5,69	0,366	8,02	0,538	10,56
1,793	0,134	6,98	0,224	10,42	0,187	7,99	0,097	3,99	0,269	9,92
3,852	0,179	4,48	0,202	4,81	0,269	6,02	0,299	6,27	0,403	7,80
3,093	0,179	6,80	0,187	6,61	0,224	7,35	0,164	5,24	0,164	4,87
4,572	0,284	5,85	0,224	4,51	0,269	5,03	0,366	6,55	0,321	5,32
3,205	0,157	4,67	0,157	4,46	0,194	5,23	0,239	6,05	0,276	6,54
3,010	0,134	4,28	0,164	4,93	0,164	4,73	0,127	3,53	0,142	3,79
2,950	0,149	4,82	0,164	5,03	0,112	3,32	0,134	3,83	0,142	3,89
2,915	0,007	0,39	0,172	7,99	0,074	2,36	0,164	4,94	0,074	2,20
4,034	0,060	1,46	0,239	5,51	0,164	3,65	0,120	2,61	0,074	1,61
Summe: 32,860	Summe: 1,500	Mittelw.: 4,56	Summe: 2,039	Mittelw.: 6,20	Summe: 1,896	Mittelw.: 5,14	Summe: 2,076	Mittelw.: 5,10	Summe: 2,403	Mittelw.: 5,65

Aus den Tabellen geht zunächst in Übereinstimmung mit Uhlitzsch's Befunden hervor, daß das Wachstum der Blattstiele ein sehr unregelmäßiges ist. Wir haben hier keine so ausgesprochene Wachstumszone, wie etwa bei einer Keimwurzel. Die Blattstiele von *Lophospermum* wachsen vielmehr während langer Zeit ihrer ganzen Länge nach, allerdings zeigt sich regelmäßig in den oberen Zonen ein stärkeres Wachstum, in den basalen Regionen meist das schwächste. Bei älteren noch wachsenden Blattstielen kann hier das Wachstum überhaupt eingestellt sein. Einen gleichmäßigen Abfall der Wachstumsgröße von der Spitze nach der Basis hin finden wir dagegen nur selten; er ist beispielsweise in Tab. III, 5. Ablesung verwirklicht. In den meisten Fällen zeigt die Kurve neben dem einen Maximum ein bis mehrere größere oder kleinere Erhebungen. Diese liegen durchaus nicht immer in der gleichen Zone, sondern sie können sich im Laufe der Zeit vielfach verschieben. Eine Gesetzmäßigkeit in dem Sinne, wie sie Uhlitzsch für einige Objekte mitteilt, daß die Zuwachs zeigenden Regionen immer da liegen, wo tags zuvor die ruhenden gelegen hatten, ist bei *Lophospermum* nicht zu konstatieren.

Indem ich wegen weiterer Einzelheiten auf die Tabellen verweise, gehe ich nun dazu über, die Wachstumsverhältnisse bei den Krümmungsbewegungen kurz zu besprechen. Es lag mir vor allem daran, zu entscheiden, ob bei den Blattstielkrümmungen Wachstumsbeschleunigung stattfindet und ob eventuell Blattstiele, die ihr Wachstum eingestellt haben, durch geotropische Reizung zu erneutem Wachstum angeregt werden können. Man wird bei derartigen Untersuchungen zuerst daran denken, sich der statistischen Methode zu bedienen. Die großen individuellen Differenzen, von denen wir uns bei den oben mitgeteilten Wachstumsmessungen überzeugen konnten, lassen indessen diesen Weg als sehr ungeeignet erscheinen. Es wäre hier gewiß dasselbe negative Resultat zu erwarten gewesen, zu dem z. B. Luxburg (1905) bei seinen Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Krümmung bei einigen Objekten infolge zu großer individueller Verschiedenheiten gekommen ist. Von der Annahme ausgehend, daß sich gegenüberliegende, aus demselben Knoten entspringende Blätter relativ ähnlich verhalten, versuchte ich zuerst, nach Längsspaltung des Stengels ein Blatt in eine geotropische Reizlage zu bringen und sein Wachstum während bzw. vor und nach der Krümmung zu messen, während das gegenüberliegende Vergleichsblatt in der Ruhelage blieb und gleichfalls gemessen wurde. Es stellte sich jedoch heraus, daß auch zwischen zwei Nachbarblättern die individuellen Differenzen zu groß waren und somit auf diesem Wege sich keine zufriedenstellenden Resultate erhalten ließen. Daher war nur durch sukzessive Beobachtung ein und desselben Blattes etwas zu erreichen. Ich verfuhr in folgender Weise. Die Pflanzen, deren Blätter untersucht werden sollten, wurden aus dem Oberlichthause in ein Dunkelzimmer gebracht, dessen Temperatur sich während der Beobachtungszeit ziemlich konstant hielt (vergl. die Angaben hierüber in den Versuchsprotokollen). Hier blieben sie zuerst einen Tag, ehe die erste Wachstumsmessung vorgenommen wurde, oder die erste Ablesung wurde sogleich ausgeführt. Ein störender Einfluß dieses Bedingungswechsels machte sich nicht geltend. Es wurde nun festgestellt, wie groß das Wachstum in 24 Stunden war; die Blätter blieben während dieser Zeit in der normalen Horizontal-lage bzw. in einer ganz wenig nach unten geneigten Stellung. Darauf wurden sie in eine Reizlage gebracht und nach 24 Stunden, nachdem die Krümmung stattgefunden hatte, wiederum das Wachstum gemessen. Die Messungen erstreckten sich stets auf

Ober- und Unterseite des Blattstiels; aus den erhaltenen Werten wurde dann das Wachstum der Mittellinie berechnet. Meine Untersuchungen betreffen hauptsächlich Blätter, die sich konvex krümmten, doch kann es nach dem mir vorliegenden Beobachtungsmaterial kaum einem Zweifel unterliegen, daß sich konkav krümmende Blätter im wesentlichen genau so verhalten. Aus den unten mitzuteilenden Tabellen, die die Protokolle einiger Beobachtungsreihen wiedergeben, geht hervor, daß bei der Krümmung das Wachstum der Mittellinie beschleunigt wird; nur in einem Falle (Tab. V) habe ich dies nicht beobachtet. Natürlich mußte eine Reihe von Kontrollversuchen angestellt werden, um zu konstatieren, daß diese Beschleunigung wirklich durch die Krümmung veranlaßt wird. Ich beobachtete daher eine Anzahl Blätter unter gleichen Temperaturbedingungen mehrere Tage im Dunkeln, während sie in der geotropischen Ruhelage verblieben. Niemals ließen sich an aufeinander folgenden Tagen erhebliche Veränderungen der Wachstumsgeschwindigkeit nachweisen. Derartige Kontrollversuche waren ja schon deshalb nötig, weil man vielleicht annehmen könnte, daß die von Prantl (1873) festgestellte Wachstumsbeschleunigung der Blätter im Dunkeln eventuell bei *Lophospermum* allmählich einsetzen und erst nach einigen Tagen ihr Maximum erreichen könnte. Dem war jedoch nicht so; wären die Versuche längere Zeit fortgesetzt worden, so würde sich sicher Verlangsamung des Wachstums (infolge des zunehmenden Alters), nicht aber Beschleunigung ergeben haben.

Da es in den folgenden Tabellen nur auf Vergleichswerte ankommt, sind die einzelnen Ablesungen direkt in Teilstrichen des Okularmikrometers angegeben. Da der Mikrometerwert 0,0747 beträgt, entspricht also einem Teilstrich 0,0747 mm. Zur Erläuterung der Tabellen sei noch hinzugefügt, daß für die Reihenfolge der Tuschemarken dasselbe gilt, was bereits oben für die Wachstumsmessungen ungekrümmter Blätter gesagt wurde. Die oberste Zahl in der jeweils ersten und vierten Vertikalreihe bezeichnet also die Entfernung der beiden dem Spreitenansatz zunächst gelegenen Tuschemarken.

Zu diesen wie zu allen folgenden Versuchen konnten ganz junge Blätter nicht verwendet werden, da diese sich im Dunkeln meist erheblich senken und diese Krümmungen auch durch längere vorherige Kultur in schwachem Oberlicht nicht zu verhindern sind. Auch bei älteren Blättern können nach dieser Vorbehandlung

schwache Bewegungen auftreten, wenn sie in der normalen Horizontal-lage ins Dunkle gebracht werden. Für die folgenden Beobachtungen spielten diese kleinen Abweichungen keine große Rolle. Viel wichtiger war es bei den in den nächsten Kapiteln zu besprechenden Versuchen, über Blätter zu verfügen, die keine Schlafbewegungen aufwiesen. Hier wurde das Material mit größter Sorgfalt ausgewählt. Übrigens ist es bei einiger Übung in vielen Fällen möglich, den Blättern schon vorher anzusehen, ob sie im Dunkeln ihre Stellung verändern werden oder nicht.

Versuch 1.

Zwischen 1. und 2. Ablesung Stellung der Pflanze nicht verändert. Das Blatt hat sich während dieser Zeit ein klein wenig gesenkt. Es wird nach der 2. Ablesung in die obere Vertikallage gebracht. Am folgenden Tage (3. Ablesung) ist eine Krümmung um 90° (Wiedereinrücken in die normale Horizontal-lage) eingetreten.

Temperatur schwankte zwischen $17,2^\circ$ und $18,0^\circ$, erreichte nur einmal vorübergehend $18,5^\circ$.

Oberseite			Unterseite		
1. Ablesung 11. 9. $4\frac{1}{2}$ Nm.	2. Ablesung 12. 9. 5 Nm.	3. Ablesung 13. 9. 5^{30} Nm.	1. Ablesung 11. 9. 4^{20} Nm.	2. Ablesung 12. 9. 4^{45} Nm.	3. Ablesung 13. 9. 4^{45} Nm.
Entfernung der Tuschemarken in Teilstrichen	Zuwachs in Teilstrichen	Zuwachs in Teilstrichen	Entfernung der Tuschemarken in Teilstrichen	Zuwachs in Teilstrichen	Zuwachs in Teilstrichen
41,7	1,2	4,2	54,0	— 0,8	0,9
47,5	2,8	5,8	40,2	0,9	0,1
42,3	1,0	4,5	44,7	0,8	— 0,8
51,1	0,9	4,0	44,0	0,2	— 0,9
53,9	— 0,2	4,0	61,2	0,1	— 0,5
236,5	5,7	22,5	244,1	1,2	— 1,2

Absoluter Zuwachs der Mittellinie nach der 2. Ablesung: 3,45

" " " " " " 3. " 10,65

Zuwachs der Mittellinie in $\frac{0}{0}$ der Stiellänge " " 2. " 1,42

" " " " $\frac{0}{0}$ " " " 3. " 4,37

Relative Wachstumsbeschleunigung $\left(\frac{4,37}{1,42}\right) = 3,08.$

Versuch 2.

Zwischen 1. und 2. Ablesung normale Horizontallage bzw. schwache Neigung. Nach der 2. Ablesung wird das Blatt in die obere Vertikallage gebracht; am Tage darauf ist es in die normale Horizontallage eingerückt.

Temperatur schwankte zwischen 16,9 und 17,1°.

Oberseite			Unterseite		
1. Ablesung 8. 9. 5 ²⁰ Nm.	2. Ablesung 9. 9. 4 ⁴⁰ Nm.	3. Ablesung 10. 9. 3 ⁰⁰ Nm.	1. Ablesung 8. 9. 5 ¹⁰ Nm.	2. Ablesung 9. 9. 4 ³⁰ Nm.	3. Ablesung 10. 9. 3 ¹⁰ Nm.
Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs	Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs
45,2	0,4	3,2	66,5	0,4	1,3
65,8	0,8	3,9	58,0	0,1	0,4
54,9	1,9	2,4	60,2	0,1	0,5
65,2	1,3	3,0	54,7	— 0,1	0,1
234,1	4,4	12,5	239,4	0,5	2,3

Absoluter Zuwachs der Mittellinie nach der 2. Ablesung: 2,45 Tlstr.

„ „ „ „ „ „ 3. „ 7,90 Tlstr.

Zuwachs der Mittellinie in $\frac{1}{100}$ der Stiellänge „ „ 2. „ 1,03

„ „ „ „ $\frac{1}{100}$ „ „ „ 3. „ 3,30

Relative Wachstumsbeschleunigung $\left(\frac{3,30}{1,03}\right) = 3,20$.

Versuch 3.

Zwischen 1. und 2. Ablesung normale Horizontallage. Nach der 2. Ablesung in die obere Vertikallage gebracht. Bis zur 3. Ablesung ist eine Konvexkrümmung bis zur Stellung + 30° eingetreten.

Temperatur schwankte zwischen 16,3° und 17,3°, erreichte einmal (13,9) auf kurze Zeit 17,6°.

Oberseite			Unterseite		
1. Ablesung 13. 9. 6 ²⁵ Nm.	2. Ablesung 14. 9. 3 ⁴⁰ Nm.	3. Ablesung 15. 9. 4 ⁰⁰ Nm.	1. Ablesung 13. 9. 6 ¹⁵ Nm.	2. Ablesung 14. 9. 3 ³⁰ Nm.	3. Ablesung 15. 9. 4 ²⁰ Nm.
Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs	Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs
73,2	1,7	3,3	81,0	2,1	0,8
69,6	1,1	2,1	52,9	1,3	0,3
62,1	1,1	3,1	57,8	1,2	— 1,0
49,2	0,9	2,4	64,3	0,9	— 0,9
51,2	0,3	3,2	55,9	0,1	— 1,2
64,4	0,7	3,0	63,3	0,4	0,0
53,0	0,8	4,1	55,8	0,1	0,1
422,7	6,6	21,2	431,0	6,1	— 1,9

Absoluter Zuwachs der Mittellinie	nach der 2. Ablesung:	6,35	Tlstr.
" " " "	" " 3.	"	9,65 Tlstr.
Zuwachs der Mittellinie in $\frac{0}{0}$ der Stiellänge	" " 2.	"	1,49
" " " " $\frac{0}{0}$ " "	" " 3.	"	2,23
Relative Wachstumsbeschleunigung $\left(\frac{2,23}{1,49}\right) = 1,50.$			

Versuch 4.

Zwischen 1. und 2. Ablesung normale Horizontallage. Nach der 2. Ablesung in die obere Vertikallage gebracht. Bis zur 3. Ablesung ist eine Konvexkrümmung bis zur Stellung $+30^{\circ}$ eingetreten.

Temperatur schwankte zwischen $17,2^{\circ}$ und $18,0^{\circ}$, erreichte nur einmal vorübergehend $18,5^{\circ}$.

Oberseite			Unterseite		
1. Ablesung 11. 9. 4 ⁴⁰ Nm.	2. Ablesung 12. 9. 3 ¹⁵ Nm.	3. Ablesung 13. 9. 4 ⁴⁰ Nm.	1. Ablesung 11. 9. 4 ⁵⁵ Nm.	2. Ablesung 12. 9. 3 ⁰⁰ Nm.	3. Ablesung 13. 9. 5 ⁰⁰ Nm.
Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs	Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs
61,5	1,3	3,0	53,8	0,0	— 0,5
50,2	0,8	3,2	61,0	0,0	— 0,8
65,8	0,0	4,0	64,2	0,3	— 0,6
47,9	0,1	2,3	60,3	0,4	— 0,3
61,4	0,0	4,3	45,8	0,5	— 0,4
45,8	— 0,1	2,6	44,8	0,0	— 0,7
48,5	0,1	2,5	55,8	0,4	0,4
381,1	2,2	21,9	385,7	1,6	— 2,9

Absoluter Zuwachs der Mittellinie	nach der 2. Ablesung:	1,9
" " " "	" " 3.	" 9,5
Zuwachs der Mittellinie in $\frac{0}{0}$ der Stiellänge	" " 2.	" 0,45
" " " " $\frac{0}{0}$ " "	" " 3.	" 2,42
Relative Wachstumsbeschleunigung $\left(\frac{2,42}{0,45}\right) = 5,38.$		

Versuch 5.

Vor der 1. Messung in die normale Horizontallage eingestellt. Zwischen 1. und 2. Messung schwache Senkung. Nach der 2. Ablesung in die obere Vertikallage eingestellt. Bis zur 3. Ablesung ist die Konvexkrümmung bis zur Stellung $+10^{\circ}$ vorgeschritten.

Temperatur schwankte zwischen $16,8^{\circ}$ und $18,0^{\circ}$.

Oberseite			Unterseite		
1. Ablesung 12. 9. 4 ²⁵ Nm.	2. Ablesung 13. 9. 6 ¹⁰ Nm.	3. Ablesung 14. 9. 4 ⁰⁰ Nm.	1. Ablesung 12. 9. 4 ³⁵ Nm.	2. Ablesung 13. 9. 6 ⁰⁰ Nm.	3. Ablesung 14. 9. 4 ¹⁰ Nm.
Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs	Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs
57,0	2,2	5,1	57,8	1,7	1,6
55,4	2,6	6,3	61,1	2,9	— 0,5
56,6	3,6	4,0	54,9	2,7	0,2
51,0	2,0	3,4	58,8	2,5	— 0,3
58,9	3,1	3,0	58,7	1,5	0,6
58,8	2,4	0,8	53,2	0,4	0,6
337,7	15,9	22,6	344,5	11,7	2,2

Absoluter Zuwachs der Mittellinie nach der 2. Ablesung: 13,8

" " " " " " 3. " 12,4

Zuwachs der Mittellinie in $\frac{0}{0}$ der Stiellänge " " 2. " 4,05

" " " " " " 3. " 3,51

Relative Wachstumsbeschleunigung $\left(\frac{3,51}{4,05}\right) = 0,865$.

Versuch 6.

Vor der 1. Messung in der normalen Horizontallage. Nach der 2. Messung Blatt in die Lage $+135^{\circ}$ gebracht. Bis zur 3. Messung ist die normale Horizontallage wieder erreicht.

Temperatur: $15,0^{\circ}$ — $17,0^{\circ}$, am 16. 11. Nm. etwa eine Stunde lang auf $13,0^{\circ}$ gesunken.

Oberseite			Unterseite		
1. Ablesung 15. 11. 5 ⁴⁵ Nm.	2. Ablesung 16. 11. 6 ⁵⁰ Nm.	3. Ablesung 17. 11. 5 ³⁰ Nm.	1. Ablesung 15. 11. 5 ³⁰ Nm.	2. Ablesung 16. 11. 6 ³⁰ Nm.	3. Ablesung 17. 11. 5 ⁴⁰ Nm.
Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs	Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs
58,0	0,9	7,3	41,0	1,1	1,3
34,0	0,2	3,3	53,4	0,3	0,5
71,8	0,3	3,0	52,8	0,6	0,0
58,0	1,0	3,2	55,7	0,2	— 0,5
54,2	1,3	4,0	55,0	— 0,5	1,1
55,8	0,3	3,5	55,6	— 0,4	0,9
331,8	4,0	24,3	313,5	1,1	3,3

Absoluter Zuwachs der Mittellinie nach der 2. Ablesung: 2,55

" " " " " " 3. " 13,8

Zuwachs der Mittellinie in $\frac{0}{0}$ der Stiellänge " " 2. " 0,77

" " " " " " 3. " 4,24

Relative Wachstumsbeschleunigung $\left(\frac{4,24}{0,77}\right) = 5,51$.

Versuch 7.

Vor der 1. Messung in der normalen Horizontallage. Zwischen 1. und 2. Messung hat sich das Blatt ein wenig gehoben. Nach der 2. Messung wird es in die Lage -80° eingestellt. Nach einigen Stunden hat die Konkavkrümmung eingesetzt. Das Blatt wird darauf wieder um ca. 30° gesenkt. Bis zur 3. Ablesung hat es sich um 90° gehoben.

Temperatur: $15,2^{\circ}$ — $17,0^{\circ}$.

Oberseite			Unterseite		
1. Ablesung 20. 11. 7 ¹⁰ Nm.	2. Ablesung 21. 11. 6 ⁰⁰ Nm.	3. Ablesung 22. 11. 5 ³⁰ Nm.	1. Ablesung 20. 11. 7 ⁰⁰ Nm.	2. Ablesung 21. 11. 5 ⁵⁰ Nm.	3. Ablesung 22. 11. 6 ⁴⁰ Nm.
Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs	Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs
77,0	0,0	1,4	87,0	0,9	1,9
76,8	0,2	1,9	70,0	0,8	2,0
70,0	0,5	0,5	72,1	1,0	2,3
78,7	0,8	— 0,1	67,8	1,0	1,4
67,0	— 1,0	0,3	72,5	1,8	1,7
76,0	0,0	0,1	76,5	2,0	2,5
445,5	0,5	4,1	445,9	7,5	11,8

Absoluter Zuwachs der Mittellinie

nach der 2. Ablesung: **4,0**

„ „ „ „

„ „ **3.** „ **7,95**

Zuwachs der Mittellinie in % der Stiellänge

„ „ **2.** „ **0,90**

„ „ „ „

„ „ **3.** „ **2,23**

Relative Wachstumsbeschleunigung $\left(\frac{2,23}{0,90}\right) = 2,48.$

V. Die Bewegungen der Blätter nach Einstellung in verschiedene Reizlagen.

Ehe näher auf die Klinostatenversuche und den Ausschluß der Epinastie eingegangen werden kann, muß kurz mitgeteilt werden, in welcher Weise Blätter, die von der normalen Horizontallage abgelenkt werden, in die Ruhelage zurückgelangen. Da ich mir, wie oben schon bemerkt wurde, die Untersuchung der Torsionen zunächst nicht zur Aufgabe gemacht hatte, sollen hier nur solche einfache Krümmungsbewegungen, die durch Wachstumsverlängerung der Dorsal- oder Ventralseite des Blattstiels zustande kommen, beschrieben werden. Die Versuche beziehen sich auch hier fast ausschließlich auf *Lophospermum scandens*. Die Blattstiele dieser

Pflanze krümmen sich konvex, wenn der Mittelnerv der Spreite mit der Horizontalen einen Winkel mit positivem Vorzeichen bildet (über die Bezeichnungen vergl. Abschnitt III). Auch aus der inversen Horizontallage bewegt sich die Spreite durch Konvexkrümmung des Stiels in die normale. Voraussetzung dabei ist, daß bei der Einstellung in die Reizlage darauf geachtet wird, daß die Querachse der Spreite genau horizontal steht, da sonst sehr leicht Torsionen eintreten. In denjenigen Neigungslagen, die mit negativem Vorzeichen versehen sind, kann je nach der Größe des Ablenkungswinkels konkave oder konvexe Krümmung eintreten. Erstere beobachtet man stets nach Einstellung des Blattes in die Lage -30° , -45° oder -90° . In letzterem Falle erfolgt sie meist etwas später und schreitet ziemlich langsam vor, so daß das Blatt sehr häufig infolge eintretender Dunkelstarre nicht bis zur normalen Horizontallage gelangt. Ähnlich liegen die Verhältnisse, wenn man den Winkel noch mehr vergrößert und das Blatt in -100° , -110° , und -112° einstellt. Wenn das Material entsprechend vorbehandelt ist, die Blätter also bei Verdunkelung in der normalen Horizontallage bleiben und sich nicht senken, so erfolgt auch aus der Stellung -112° immer Konkavkrümmung. Dagegen trat in meinen Versuchen nach Einstellung in -120° , -135° usw. stets Konvexkrümmung auf. Es muß also zwischen -112° und -120° eine Lage geben, in welcher das Blatt verhardt (labile Ruhelage). Daß es aus verschiedenen Gründen nicht leicht ist, diese Stellung genau festzustellen, das wissen wir von anderen geotropischen Versuchen her. Eine invers gestellte Wurzel wird in den allerseltensten Fällen in der Inversstellung bleiben, denn die geringste Nutation bringt sie in eine Lage, in welcher eine von der labilen Ruhelage wegstrebende Krümmung induziert wird. Nun haben die *Lophospermum*-Blätter allerdings vor den meisten parallelotropen Organen den großen Vorzug, daß ihre Neigung zu autonomen Nutationen, wenn überhaupt vorhanden, dann meist äußerst gering ist. Demgegenüber bringt aber der Umstand, daß der Mittelnerv des Blattes in den seltensten Fällen ganz gerade ist, die Schwierigkeit mit sich, daß eine genaue Einstellung des Blattes in einen bestimmten Winkel nicht immer möglich ist. Nach meinen Versuchen dürfte die Lage -115° der labilen Ruhelage entsprechen. Aus dieser Lage treten teils konvexe, teils konkave Krümmungen auf. In einem Falle blieb das Blatt in der Lage -115° . Um zu beweisen, daß hier nicht Dunkelstarre oder

eine durch irgendwelche anderen Mittel hervorgerufene Reaktionsunfähigkeit vorlag, brachte ich das Blatt, nachdem es 24 Stunden in der labilen Gleichgewichtslage verweilt hatte, in die Stellung -45° und beobachtete nach kurzer Zeit eine deutliche konkave Krümmung.

Wir ersehen aus diesen Versuchen, daß der Winkelbereich, aus welchem Konvexkrümmungen erfolgen, viel größer ist als der, aus dem Konkavkrümmungen eintreten. Das Verhältnis ist 245:115. Daraus läßt sich indessen aus begreiflichen Gründen auf die Größe von geotropischen Erregungen und Reaktionen, die sich in Konkav- und Konvexkrümmungen äußern könnten, nichts schließen, denn es ist ja die Existenz von beiden noch nicht einmal erwiesen, Sicher ist bis jetzt nur, daß bei einer von beiden Krümmungen Geotropismus beteiligt sein muß. Selbst wenn wir aber das Vorhandensein beider voraussetzen, wäre es voreilig weitere Schlüsse zu ziehen, da wir noch nicht wissen, welche anderen Faktoren bei der Krümmung mitwirken. Es leuchtet ferner ein, daß es dann ebenso unberechtigt wäre, etwa anzunehmen, die Reizvorgänge, die die Konkavkrümmung einleiten, würden ausschließlich in den Neigungslagen 0 bzw. -1° bis -115° , die der Konvexkrümmung vorausgehenden nur in 0° bzw. $+1^{\circ}$ bis $\pm 180^{\circ}$ und -115° bis $\pm 180^{\circ}$ induziert. Um diese Fragen wirklich zu entscheiden, werden erst ausgedehnte Untersuchungen nötig sein.

Im Hinblick auf die in der Einleitung diskutierten Versuche Nolls sei hier eines noch kurz hervorgehoben, obwohl ich am Schlusse der Arbeit darauf nochmals zurckkommen muß. Es zeigte sich in meinen Versuchen niemals, weder in der labilen Ruhelage noch dann, wenn die Blattstellung ein wenig davon abwich, daß das Blatt zuerst eine schwache Konvexkrümmung ausführte, die dann in eine entgegengesetzte umschlug. Noll würde hieraus auf das Nichtvorhandensein von Epinastie geschlossen haben, mit welchem Rechte, das werden wir unten sehen.

Schließlich muß ich noch erwähnen, daß der Winkel, den der Blattstiel mit der Lamina bildet, bei den verschiedenen Blättern durchaus nicht immer gleich groß ist. Trotzdem stellen sie sich in die normale Horizontallage ein, ein Beweis dafür, daß diese Orientierung durch die Lamina bestimmt wird, welche den Stiel dirigiert, und daß etwa vorhandener Geotropismus des Stiels (der sich nach Abtrennung der Lamina zeigen könnte) bei der Einstellung in die Gleichgewichtslage belanglos ist.

VI. Die Reaktion der Blätter am gleichmäßig rotierenden Klinostaten.

Es ist seit längerer Zeit bekannt, daß viele Blätter sich am Klinostaten „zurückschlagen“, d. h. stark konvex krümmen. Wir können diese Erscheinung leicht beobachten, wenn wir eine *Coleus*-Pflanze in den Topthaler des Klinostaten so einspannen, daß die Sproßachse die Verlängerung der gleichmäßig rotierenden horizontalen Klinostatenachse ist¹⁾. Eine nähere Analyse dieses Phänomens ist bisher nicht gegeben worden. Man hat es vielfach so gedeutet, daß nach Ausschluß des einseitigen Schwerkraftreizes die autogene Epinastie zum Ausdruck komme, und die Blätter ihre „Eigenrichtung“ einnehmen. Auf diesem Standpunkt steht z. B. in seinen älteren Arbeiten Czapek, auch Pfeffers Bemerkungen (1904 S. 688) lassen auf diese Deutung schließen, wenngleich dieser an einer anderen Stelle seines Handbuchs (S. 568) klar ausspricht, daß bei diffus gereizten dorsiventralen Organen das Ausbleiben tropistischer Krümmungen nicht zu erwarten ist.

Wir wollen in diesem und den folgenden Kapiteln untersuchen, um was für Vorgänge es sich bei dem „Zurückschlagen“ der Blätter handelt. Hier soll zuerst der Nachweis geführt werden, daß Blätter am Klinostaten tatsächlich geotropisch reagieren können.

Die *Lophospermum*-Blätter zeigen, wie ich mich durch zahlreiche Versuche überzeugete, am Klinostaten die Konvexkrümmung sehr gut. Natürlich wurden diese Versuche alle, um photische Reaktionen auszuschalten, im Dunkeln angestellt. Ich habe zunächst geprüft, ob die Krümmung bei Rotation des Blattes um die horizontale Achse stets eintritt, gleichgültig, welchen Winkel das Blatt anfänglich mit der Klinostatenachse bildet. Dies glaube ich auf Grund der mir vorliegenden Versuche entschieden bejahen zu können, obwohl aus begreiflichen Gründen nicht sämtliche Winkelstellungen untersucht werden konnten.

Orientiert man die Pflanze so, daß der Mittelnerv der Klinostatenachse parallel gerichtet ist, so werden bei der Drehung außer den beiden Flankenstellungen die normale und inverse Horizontal-lage durchlaufen. Die Krümmung, die auftritt, ist sehr stark; in einem Falle überschritten die Blätter sogar die Parallelstellung mit dem Muttersproß um mehr als 45°, hatten sich also um mehr als 135° gekrümmt. Das war allerdings ein Ausnahmefall, bei dem

¹⁾ Vgl. die Abbildung des Versuches bei Pfeffer (1904, S. 688).

es sich um junge, ganz besonders reaktionsfähige Blätter handelte. Ältere Blätter erreichen meist die Parallelstellung nicht, eine deutliche Konvexkrümmung ist jedoch immer nachweisbar, sofern das Blatt noch wachstumsfähig ist. Im wesentlichen derselbe Erfolg tritt ein, wenn die Blätter einen Winkel von 45° mit der horizon-

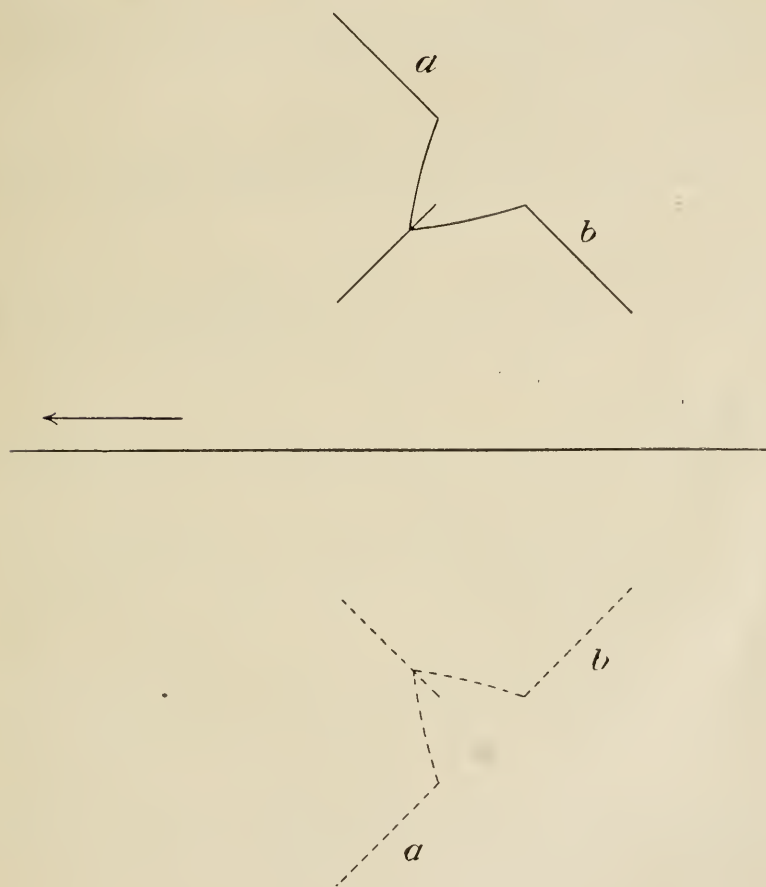


Fig. 4.

Blatt *a* durchläuft die Lagen $+45^{\circ}$ und -135° , Blatt *b* -45° und $+135^{\circ}$. Der Pfeil deutet auf das Uhrwerk des Klinostaten.

talen Achse bilden. Je nachdem hier die Blattspitze oder die Basis dem Klinostaten zugekehrt ist, (bei abgewandter Sproßspitze) werden die Winkel $+45^{\circ}$ und -135° oder -45° und $+135^{\circ}$ miteinander kombiniert. Die Skizze Fig. 4 veranschaulicht dies. Beide Blätter reagieren hier wie aus beliebigen anderen Anfangs-

stellungen durch Konvexkrümmungen. Natürlich sind die Krümmungen nicht immer quantitativ gleich. Die individuellen Schwankungen können auch dann ziemlich groß sein, wenn man von möglichst gleichem Material ausgeht, z. B. zu einem Versuch zwei Blätter desselben Wirtels verwendet. Jedenfalls gestatteten diese Verschiedenheiten nicht, irgendwelche Rückschlüsse auf die Komponenten, die bei der Krümmung beteiligt sein könnten, zu ziehen. Aus diesem Grunde kann ich wohl darauf verzichten, meine Versuchsprotokolle im einzelnen wiederzugeben.

Wir sehen somit, daß die Versuche mit der horizontalen Klinostatenachse uns noch keinen Anhaltspunkt darüber ergeben, ob bei der Konvexkrümmung Geotropismus oder Epinastie oder beides im Spiele ist.

Die Vorbedingungen dafür, daß geotropische Reaktionen auftreten können, sind dann gegeben, wenn Reizlagen durchlaufen werden, wenn in diesen Perzeption des Schwerereizes stattfindet und wenn sich die einzelnen Reizungen summieren, d. h. nicht zu schnell abklingen.

Nehmen wir einmal an, die Konvexkrümmung der Blätter sei eine geotropische Reaktion, so können wir für gewisse Kombinationen an der horizontalen Klinostatenachse nach dem, was wir im vorigen Kapitel über die Bewegung der Blätter nach Einstellung in verschiedene Neigungslagen kennen gelernt haben, den Erfolg mit größter Wahrscheinlichkeit voraussagen. So, wenn wie im obigen Beispiel die Lagen $+45^{\circ}$ und -135° miteinander kombiniert werden, denn aus beiden Stellungen reagieren ja die Blätter mit konvexen Krümmungen, folglich muß auch die Resultierende eine Konvexkrümmung sein. Von den beiden Flankenstellungen, die bei der Rotation durchlaufen werden, sehe ich hier ab. Etwaige in der Medianebene des Blattes verlaufende Krümmungen, die hier auftreten, können nicht geotropischer Natur sein. Ich komme auf diesen Punkt unten zurück (Abschnitt VII).

Zu dem gleichen Ergebnis führt uns die Beurteilung des Versuchs, bei welchem der Mittelnerv der Blätter parallel zur horizontalen Klinostatenachse orientiert ist. Hier wird die stabile Ruhelage mit der Lage ± 180 kombiniert; aus letzterer erfolgt eine starke konvexe Krümmung.

Etwas anders liegen die Verhältnisse, wenn eine Neigungslage, aus welcher die Blätter durch Konkav-Krümmung in die Gleichgewichtslage gelangen, mit einer solchen kombiniert wird, aus der

Konvexkrümmung erfolgt. Das ist z. B. bei der oben erwähnten Stellung der Fall, wo das Blatt die Lagen $+135^\circ$ und -45° durchläuft. Wenn auch hier als resultierende Bewegung Konvexkrümmung auftritt, so führt das zu dem Schluß, daß im Blatte die zur Konvexkrümmung führenden Tendenzen die entgegengesetzten überwiegen.

Wie läßt sich nun zeigen, daß tatsächlich eine Summation geotropischer Impulse und geotropische Reaktion am Klinostaten stattfinden kann? Die Lösung dieser Aufgabe hängt mit der Beantwortung der Frage zusammen: ist es möglich, an der gleichmäßig rotierenden Klinostatenachse ein Blatt so anzubringen, daß es durch Konkavkrümmung reagiert? Das ist nun in der Tat möglich. Wir können es z. B. erreichen, wenn wir das Blatt an der um 45° aufgerichteten Achse so orientieren, daß der Mittelnerv der Achse parallel läuft und die Blattspitze schräg nach unten, also zum Uhrwerk gekehrt ist.

Alsdann beobachten wir nach einiger Zeit der Rotation eine schwache Konkavkrümmung, während das korrespondierende, im gleichen Knoten entspringende Blatt, welches zwar auch der Achse parallel gerichtet ist, seine Spitze aber schräg nach oben wendet, sich sehr stark konvex krümmt. Die Skizze Fig. 5 veranschaulicht den Ausfall eines solchen Versuchs. Natürlich wurde derselbe oft wiederholt. Vergewärtigen wir uns die Neigungslagen, die hier kombiniert werden: bei dem sich konkav krümmenden Blatt (*a*) sind es die Winkel -45° und -135° , bei dem anderen (*b*) $+45^\circ$ und $+135^\circ$. Daß *b* sich konvex krümmt, ist nicht wunderbar, gibt uns aber auch keine Anhaltspunkte dafür, ob die Reaktion tropistisch oder nastisch ist. Die Konkavkrümmung von *a* beweist jedoch, daß es am Klinostaten eine Kombination von Reizlagen gibt, bei der keine Epinastie zum Ausdruck kommt. Falls das Blatt an sich also die Fähigkeit hat, sich epinastisch zu krümmen, so ist diese Krümmung in dem Falle überwunden worden. Das kann nun nur daher rühren, daß eine Konkavkrümmung induziert wird, welche die in -135° induzierte Konvexkrümmung und eine eventuell vorhandene epinastische Tendenz überwiegt. Die in der Stellung -45° perzipierten Reize summieren sich also. Sie rühren von der Schwerkraft her und sind tropistischer Natur. Damit ist also gezeigt, daß die Drehung am Klinostaten die Reizsummation nicht ausschließt und somit geotropische Reaktion möglich ist.

An einen Einwand könnte man vielleicht hier denken. Steht es denn absolut fest, daß die Konkavkrümmung eine tropistische ist, könnte es nicht Hyponastie sein? In der Tat werden wir sehen, daß das nicht der Fall ist. Wäre dem auch so, dann würde doch an der Richtigkeit des obigen Satzes nichts geändert. Dann müßten eben die Konvexkrümmungen tropistisch sein, denn das Einrücken der Blätter in die normale Horizontallage aus den verschiedensten

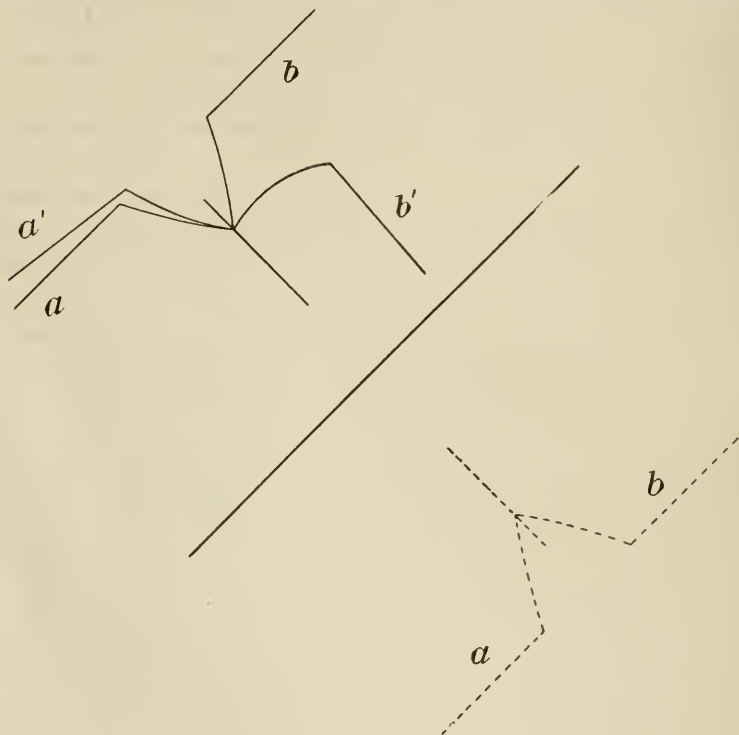


Fig. 5.

a und *b* bezeichnet die Stellung der Blätter vor Beginn des Versuchs. *a* durchläuft die Lagen -45° und -135° , *b* $+45^{\circ}$ und $+135^{\circ}$. *a'* und *b'* bezeichnet die Stellungen, die die Blätter nach eingetretener Krümmung einnehmen.

Stellungen kann nur dadurch zustande kommen, daß sich entweder mit einer nastischen Bewegung mindestens eine tropistische Komponente kombiniert oder daß ausschließlich tropistische Krümmungen vorliegen.

Insofern kann allerdings der obige Satz noch nicht verallgemeinert werden, als wir nicht wissen, ob am Klinostaten die Möglichkeit des Eintritts einer jeden tropistischen Reaktion gegeben ist. Die Konvexkrümmung der an der horizontalen Achse ange-

brachten Blätter könnte ja (wenigstens in den Fällen, wo bei der Drehung keine zwischen 0° und -115° gelegene Neigungslage durchlaufen wird) trotzdem rein epinastischer Natur sein. Es wäre nämlich möglich, daß die Reize, die zu konvexen tropistischen Krümmungen führen, sich in ganz anderer Weise summieren als die, welche Konkavkrümmungen bedingen, und somit könnten die konvexen tropistischen Krümmungen am Klinostaten tatsächlich ausgeschlossen sein. Diese Frage ist experimentell lösbar, doch stehen uns nach den bisher gewonnenen Erfahrungen die Mittel dazu noch nicht zur Verfügung. Ich werde darauf am Ende dieser Abhandlung zurückkommen, wenn ich gezeigt haben werde, wie es möglich ist, die Epinastie rein zum Ausdruck zu bringen und nachzuweisen, daß bei den Blattbewegungen außer der epinastischen noch eine tropistische Konvexkrümmung anzunehmen ist (s. Abschn. VIII).

Ich habe noch eine große Reihe anderer Klinostatenversuche angestellt; auf einige davon kann ich erst später eingehen, auf die Besprechung der anderen verzichte ich, da sie nur eine Bestätigung der vorgetragenen Anschauung, nichts Neues lieferten. Man kann natürlich das Auftreten von Konkavkrümmungen noch auf verschiedene andere Weise als oben angegeben erreichen. Auch muß es eine (oder mehrere) Kombinationen geben, bei der überhaupt keine Krümmung eintritt. Hierüber gestatten die mir vorliegenden Versuche kein abschließendes Urteil. Sehr schwach, und zwar konkav war die Krümmung bei Blättern, welche so angebracht waren, daß sie bei der Drehung die Winkel $+30^\circ$ und -30° passierten (Mittelnerv senkrecht zu der um 60° aufgerichteten Achse). Es dürfte also die Krümmung ausbleiben bei Kombination von -30° mit einem Winkel, der etwas größer als $+30^\circ$ ist, oder bei $+30^\circ$ mit einem solchen, der etwas kleiner als -30° ist. In diesem Falle wäre demnach die geotropische Reaktion ausgeschlossen. Nichts wäre jedoch verkehrter, als daraus den Schluß zu ziehen, daß dann gleichstarke tropistische Krümmungstendenzen in Ober- und Unterseite des Blattstiels vorhanden sind, die sich aufheben. Selbstverständlich muß hierbei die Epinastie als Komponente berücksichtigt werden. — Übrigens ist die praktische Bedeutung dieses Ergebnisses sehr gering, denn es ermöglicht nicht, die Wirkung anderer Reize auf die Blattbewegungen unbehelligt durch geotropische Erscheinungen zu studieren, da letztere ja sofort auftreten werden, sobald sich der Winkel, den das Blatt mit der Achse des Klinostaten bildet, verändert.

VII. Der Ausschluß geotropischer Krümmungen und der Nachweis der Epinastie.

Es fragt sich nun, wie es möglich ist, den Geotropismus so auszuschließen, daß trotzdem Krümmungen der Blätter möglich sind, und die Epinastie rein zum Ausdruck zu bringen. Die im vorigen Kapitel mitgeteilten und eine große Reihe anderer Klinostatenversuche haben mich überzeugt, daß das mit Hilfe des gleichmäßig rotierenden Klinostaten nicht erreicht werden kann. Wir müssen zur intermittierenden Reizung unsere Zuflucht nehmen. Ich erwähnte schon oben, daß etwaige Konvex- oder Konkavkrümmungen, die in den Flankenstellungen auftreten, nicht geotropischer Natur sein können, denn jede geotropische Bewegung muß darin bestehen, daß das Organ seine Richtung zum Erdradius irgendwie verändert. In diesem Falle würde ja aber die Bewegung in der Horizontalebene erfolgen. Bringt man nun ein Blatt in die Flankenstellung, so tritt Konvexkrümmung, außerdem aber Torsion ein, welche dazu führt, daß die Oberfläche wieder dem Zenith zugewandt wird. Diese Torsion, die unter dem Einfluß der Schwerkraft steht (Geostrophismus), gilt es auszuschalten. Das ist auf folgende Weise leicht erreichbar: man bringt das Blatt kurze Zeit in eine Flankenstellung und dreht es dann schnell um 180° so, daß jetzt diejenige Blatthälfte, die vorher nach unten gerichtet war, nach oben gerichtet ist. Die Drehung muß also in vertikaler Ebene erfolgen und es ist dabei gleichgültig, ob das Blatt um den Mittelnerven als Achse gedreht wird oder ob dieser selbst einen halben Kreisbogen beschreibt. In der zweiten Flankenstellung bleibt dann das Blatt ebensolange wie in der ersten, darauf wird es wieder in diese zurückgebracht und so fort. In beiden Flankenstellungen¹⁾ wird die Schwerkraft natürlich bestrebt sein, Torsionen zu induzieren. Es ist aber leicht einzusehen, daß diese Torsionen sich entgegenwirken, denn das Blatt wird sich in der einen Flankenstellung gerade in der entgegengesetzten Richtung zu drehen streben als in der anderen. Damit nun Torsionen ausbleiben, ist natürlich darauf zu achten, daß die Blätter in den Flankenstellungen nicht

1) Es ist namentlich bei langgestielten Blättern mit großer Lamina meist nötig, den Stiel in den Flankenlagen etwas zu stützen, damit er sich infolge der Belastung nicht krümmt. Man kann das leicht durch zwei parallel verlaufende Drahtschienen erreichen, die den Seiten leicht anliegen und die Krümmungsbewegung in keiner Weise hindern.

zu lange Zeit verbleiben. Es könnte sonst in einer Flankenlage die Torsion so weit induziert werden, daß sie in der zweiten trotz der entgegengewirkenden Induktion als Nachwirkung auftritt. Die Expositionszeiten in den Flankenlagen müssen also jedenfalls wesentlich geringer sein als die Reaktionszeit für den Geostrophismus. Wie groß die Präsentationszeit für letzteren ist, habe ich nicht bestimmt, da für mich die quantitative Untersuchung der verschiedenen sich hier anschließenden Fragen erst in zweiter Linie in Betracht kam. Damit der Versuch wirklich eindeutig ist, muß noch ein zweiter Punkt berücksichtigt werden. Es ist klar, daß das Verhältnis zwischen Expositionszeit in der Flankenstellung und der Zeit, während der sich das Blatt von einer Flankenlage in die andere bewegt, nicht unter einen gewissen Minimalwert sinken darf, wenn die Epinastie rein zum Ausdruck kommen soll. Nehmen wir an, das Blatt passiere die obere Vertikallage, so könnte eine hier eintretende geotropische Erregung Konvexkrümmungen induzieren und wir wüßten dann nicht, ob die im Versuch auftretende Konvexkrümmung vielleicht nur in dieser geotropischen Erregung ihren Grund hat oder epinastischer Natur ist.

Mit meinem im Abschnitt II beschriebenen intermittierenden Klinostaten ließ sich der Versuch leicht in den verschiedensten Varianten ausführen¹⁾. Die Pflanzen waren natürlich ebenso wie die zu den Klinostatenversuchen (Abschnitt VI) verwendeten sorgfältigst vorbereitet, und es wurden nur solche Blätter gewählt, die sich im Dunkeln nicht aus der Horizontallage bewegt hatten. Übereinstimmend ergab sich in allen Versuchen starke Konvexkrümmung. Meistens ist die Reaktion, wenn die Temperatur des Versuchsraumes sich um 20° hält, schon nach 1—2 Stunden sichtbar und schreitet dann langsam fort, bis sie nach etwa einem Tage, oft auch erst nach etwas längerer Zeit ihr Maximum erreicht. Die Arbeitsachse des Klinostaten legte die halbe Umdrehung in 1/2 Minute zurück. In den Flankenstellungen hielten sich die Blätter in den einzelnen Versuchen 5, 10, 12 oder 20 Minuten auf; der Erfolg war stets starke Krümmung ohne Torsion und es war dabei gleichgültig, welche Lage das Blatt beim Übergehen von einer in die andere Flankenstellung passierte. Als Durchgangslagen wählte ich die normale Horizontalstellung, die obere Vertikallage, meistens

¹⁾ Nachdem ich bereits eine Reihe derartiger Versuche angestellt hatte, erfuhr ich von Prof. Fitting, daß er schon früher in prinzipiell der gleichen Weise mit dorsi-ventralen Organen experimentiert hatte.

die Lage $- 45^{\circ}$. Wäre in der letzteren eine starke Schwerkraftwirkung aufgetreten, so hätte sich dieser Effekt in einer Verminderung der Konvexkrümmung bemerkbar machen müssen. Davon war aber im Vergleich zu den Versuchen, bei welchen andere Durchgangslagen durchlaufen werden, nie etwas zu merken. Natürlich traten auch bei diesen Versuchen individuelle Schwankungen auf; jüngere, stärker wachsende Blätter krümmen sich meist weiter, überschreiten oft die Parallelstellung mit dem Stengel, während ältere dieselbe vielfach nicht erreichen. Die Schwankungen waren aber nicht so, daß sich eine durchschnittliche Tendenz zu schwächerer Krümmung bei den Blättern gezeigt hätte, die die Durchgangsstellung $- 45^{\circ}$ passierten. Wir können also wohl annehmen, daß die Versuchsanordnung geotropische Krümmungen ausschloß. Damit wäre demnach der Nachweis geliefert, daß den Blättern Epinastie zukommt und daß sich diese rein, ungestört durch tropistische Krümmungen zum Ausdruck bringen läßt.

Eine größere Reihe von Versuchen wurde auch bei Tageslicht gemacht. Hier mußte die Anordnung natürlich so getroffen werden, daß phototropische Krümmungen ausgeschlossen waren. Es wurden die Pflanzen deshalb diffus von oben beleuchtet, so daß der tordierende Einfluß des Lichts mit dem der Schwerkraft gleichsinnig wirkte. Die *Lophospermum*-Blätter reagierten sehr stark epinastisch, im allgemeinen etwas stärker als in Dunkelheit. Worauf das beruht vermag ich zurzeit noch nicht anzugeben. Man könnte einerseits daran denken, daß der schwächere Erfolg im Dunkeln auf geminderte Bewegungsfähigkeit zurückzuführen ist ¹⁾, oder daß im Licht starke photoepinastische Reize auftreten, deren Wirkung natürlich bei Ausschluß des Phototropismus besonders deutlich zum Vorschein kommen kann. Ich werde die Erscheinung der Photoepinastie später an anderer Stelle behandeln und bei dieser Gelegenheit auf obige Versuche zurückkommen. Außer mit *Lophospermum*-Blättern habe ich diese Lichtversuche noch mit Blättern von *Circaea luteliana* angestellt, die die Erscheinung sehr ausgeprägt zeigten. Die Blätter krümmten sich, bis sie an die Sproßachse anschlugen und dadurch an weiterer Bewegung gehindert wurden. Dunkelversuche wurden mit diesem Objekt wegen dessen großer Empfindlichkeit gegen Verdunkelung und der starken Schlaf-

¹⁾ Nach längerem Verweilen im Dunkeln tritt Dunkelstarre ein.

bewegungen nicht ausgeführt. Auch *Plectranthus fruticosus* zeigt die Epinastie sehr gut.

Ehe ich zur Diskussion der hier mitgeteilten Tatsachen übergehe, möge eins kurz berührt werden. In jedem Versuch pasierten die Blätter beim Übergang von einer in die andere Flankenstellung die gleichen Durchgangslagen; es war also durch entsprechendes Anbringen der Kontaktklemmen am großen Rad der Arbeitsachse dafür gesorgt, daß das Blatt eine Flankenstellung immer in der entgegengesetzten Richtung verließ, in der es angekommen war. Wenn es nun auch für Versuche mit so großen Zeitintervallen, wie ich sie angestellt habe, jedenfalls nicht von Bedeutung ist, ob die Bewegungsrichtung dieselbe bleibt oder immer umgekehrt wird, so kann das doch unter Umständen sehr wichtig werden. Dann nämlich, wenn es sich darum handelt festzustellen, bei welcher Zeitkombination die in den Durchgangslagen perzipierten Schwerkraftreize sich gerade so summieren, sodaß eine geotropische Reaktion (welche dann voraussichtlich in der resultierenden Krümmung zum Ausdruck kommt) erfolgt. Die Relaxationszeiten (vergl. Fitting 1905 S. 334) der Reizung in verschiedenen Neigungslagen brauchen selbstverständlich nicht gleich groß zu sein, sind es sogar mit aller Wahrscheinlichkeit nicht. So kann es bei gleichsinniger Drehung aus einer Flankenlage in die andere z. B. vorkommen, daß sich geotropische Reize, die die Konvexkrümmung induzieren, summieren, während für die Reizung, die die Konkavkrümmung einleitet¹⁾, die Relaxationszeit noch lange nicht erreicht ist. Um bei sonst gleichen Zeitintervallen die geotropische Reaktion auszuschalten, wird es in diesem Falle somit nötig sein, das Blatt auf dem Hin- und Rückweg durch die Neigungslage — 45° laufen zu lassen.

Viel schwieriger, als der Nachweis der Epinastie ist die Lösung der Frage, welcher Natur diese Epinastie ist. Sie schlechthin als Autoepinastie zu bezeichnen geht nicht an, weil der Beweis fehlt, daß jeder aitiogene Ursprung ausgeschlossen ist. Dieser könnte nämlich von zweierlei Art sein; es könnte GeoePINASTIE oder Photoepinastie vorliegen. Letztere würde im Dunkeln als Nachwirkung auftreten oder als direkte oder indirekte Folge des Lichtentzuges eintreten können, die sich nur oder jedenfalls viel stärker nach Ausschluß geotropischer Krümmungen geltend macht, andernfalls vom Geotropismus ganz

¹⁾ Wenn z. B. die Neigungslage — 45° durchlaufen wird.

oder größtenteils überwunden werden könnte. Auf die Erscheinung der Photoepinastie bei Blättern hat Detmer (1882) hingewiesen. Er fand, daß sich die Keimblätter von *Cucurbita*-Keimlingen und die Primärblätter junger *Phaseolus*-Pflanzen nicht ausbreiten, wenn die Pflanzen im Dunkeln gehalten werden; drei- bis fünfstündige Beleuchtung im diffusen Licht genügt jedoch, um Epinastie zu induzieren, die nach erneuter Verdunkelung eintritt. Die Angaben Detmers sind, was *Cucurbita* anlangt, von Vines (1889/90) insofern modifiziert worden, als dieser eine schwache Ausbreitung der Keimblätter schon im Dunkeln stattfinden sah, während das Licht dieselbe nur begünstigt und beschleunigt. Der Schluß, den Vines aus diesen und anderen Tatsachen zieht, daß die Epinastie der Blätter autogen sei, ist jedoch durchaus nicht gerechtfertigt. Auch seine übrigen Deutungen der verschiedenen Blattbewegungen können heute der Kritik nicht mehr standhalten, da sie von der falschen Voraussetzung ausgehen, am Klinostaten müsse bei dorsiventralen Organen der Geotropismus ausgeschlossen sein. Die Frage der Photoepinastie kann also nach den bisherigen Forschungen noch nicht als erledigt angesehen werden. Es gibt nun Mittel und Wege, durch das Experiment exakt zu entscheiden, ob Blätter überhaupt photonastisch reagieren und ob derartige Reaktionen als Nachwirkungen auftreten können. Da ich jedoch, wie oben bereits bemerkt, noch nicht über eine größere Zahl von Versuchen, die dies klarstellen könnten, verfüge, will ich die weitere Diskussion der Angelegenheit auf eine spätere Abhandlung verschieben.

Es bleibt nun noch zu erörtern, ob es Gründe gibt, die für GeoePINASTIE oder Autoepinastie sprechen. Letztere könnte wiederum von zweierlei Art sein. Es wäre möglich, daß irgendwelche Einflüsse von der Mutterachse, an der das Blatt sitzt, ausgehen und dahin wirken, daß die Oberseite des Blattstiels stärker wächst und dieser sich folglich bei Ausschluß tropistischer Reize krümmt, bis das Blatt in eine bestimmte Neigungslage (Eigenrichtung) eingerückt ist. Andererseits könnte dieses Krümmungsbestreben aber auch im Blatt selbst liegen.

Ich sehe zurzeit kein Mittel, wie man entscheiden könnte, ob Geo- oder Autoepinastie vorliegt. Die Schwerkraft läßt sich eben nicht wegschaffen, und es fragt sich nur, ob man vielleicht durch Intensitätsänderung des Gravitationsreizes mit Hilfe der Zentrifuge zu gewissen Anhaltspunkten kommen kann, ob GeoePINASTIE vor-

handen ist, denn es ist anzunehmen, daß die Größe einer geoePINASTischen Krümmung zur Größe des wirksamen Reizes in irgendwelcher Abhängigkeitsbeziehung steht. Sollte sich das tatsächlich herausstellen, so würde damit natürlich nicht erwiesen sein, ob außerdem noch Autoepinastie existiert oder nicht. Überhaupt dürfte es kaum möglich sein, eine wirkliche Trennung beider herbeizuführen.

Ich habe noch eine große Reihe von Versuchen mit isolierten *Lophospermum*-Blättern (dieselben lassen sich im isolierten Zustand, in Wasser getaucht, sehr lange frisch erhalten) gemacht, die es mir wahrscheinlich erscheinen lassen, daß etwaige vom Stengel ausgehende Einflüsse keine große Rolle spielen. Die isolierten Blätter krümmen sich an der intermittierend bewegten Klinostatenachse (bei der oben beschriebenen Kombination der beiden Flankenstellungen) sehr stark. Die Verwundung hat auf die Reaktion so gut wie keinen Einfluß. Ein Blatt ließ sich z. B. 8 Tage lang im isolierten Zustand vollkommen frisch erhalten und reagierte dann noch am intermittierenden Klinostaten stark epinastisch. Wenn also ein Einfluß vom Stengel ausgeht, so muß dieser mindestens sehr nachhaltig sein. Nachgewiesen ist natürlich seine Nichtexistenz damit nicht.

VIII. Die Natur der dorsalkonvexen Krümmung.

Nachdem wir im vorigen Kapitel gesehen haben, daß die Blätter nastische Konvexkrümmungen zeigen, und da wir bereits von früher her (Abschn. V) wissen, daß bei Einstellung in bestimmte Neigungslagen Konkavkrümmungen induziert werden, müssen wir annehmen, daß diese letzteren tropistischer Natur sind und die Epinastie überwinden können. Es ist nun sehr wahrscheinlich, daß die Größe der Erregung, die die tropistischen Konkavkrümmungen bedingt, nicht in allen Reizlagen gleichgroß ist, und wir können uns vorstellen, daß es Reizlagen gibt, in welchen zwar tropistische Erregungsvorgänge und vielleicht auch weitere Glieder der Reizkette auftreten, die Reaktion jedoch nicht zur Geltung kommt, weil sie durch die Epinastie überwunden wird. Auf Grund dieser Vorstellung ist ein Grenzfall denkbar, in welchem gar keine Reaktion auftritt, und dieser Grenzfall könnte verwirklicht sein, wenn das Blatt die normale Horizontallage einnimmt. Somit ließe sich also die Einstellung in die Gleichgewichtslage aus dem Zusammenwirken zweier Faktoren, einer Nastie und eines Tropismus, erklären, und es fragt sich: ist das in der Tat so, oder wirkt

bei der Bewegung aus einer mit positivem Vorzeichen versehenen Neigungslage in die stabile Ruhelage außer der nastischen noch eine tropistische Komponente mit?

Um diese Frage zu entscheiden, bedarf es einer Voruntersuchung. Wir wollen zuerst versuchen, ein Urteil über das Zusammenwirken von Konkavkrümmung und Epinastie zu gewinnen. Ich habe zu diesem Zweck eine große Reihe von Klinostatenversuchen mit intermittierender Reizung angestellt, und zwar nach folgendem Prinzip: es werden drei Reizlagen miteinander kombiniert, nämlich die beiden Flankenstellungen mit einer Neigungslage, in der Konkavkrümmung induziert wird, meistens die Stellung -45° . In allen drei Lagen hielt sich die Pflanze gleiche Zeit lang auf. Die Bewegung erfolgte so, daß das Blatt von der einen Flankenstellung in die Lage -45° , von da in die zweite Flankenstellung einrückte, dann wieder zurück in die Lage -45° und in die erste Flankenstellung usf. Der Lage -45° mußte also eine Kontaktklemme vom Typus *e''* (vgl. Abschn. II) entsprechen, da ja von hier die Bewegung immer im Sinne der Ankunftsrichtung weitergehen mußte. Die geotropische Reizlage ist demnach in diesem Versuch mit Stellungen kombiniert, in welchen ausschließlich Epinastie stattfinden kann; Geotorsionen treten nicht auf. Die Zeitsumme, während deren der tropistische Reiz einwirkt, ist ebensogroß wie die, während deren das Blatt sich in den Flankenlagen befindet. Die Zeit, während deren der nastische Reiz wirksam ist, ist aber doppelt so groß, denn es ist anzunehmen, daß dieser auch in der tropistischen Reizlage wirkt und daß hier wenigstens einige Glieder der ihm entsprechenden Reizkette in Aktion treten.

Ich will zunächst eine Reihe derartiger Versuche mitteilen.

Versuch 17. August 1909.

Pflanze seit 16. VIII. im dunklen Versuchsraum. Blatt bei Beginn des Versuchs genau horizontal, keine Schlafbewegung. Temp. 23,0—23,5°.

Kombination der Flankenstellungen mit der Lage -45° . Beginn der intermittierenden Reizung 17. VIII., 4¹⁰ Nm. Expositionszeit je 5 Min.

17. VIII., 6⁴⁵ deutliche Konkavkrümmung.

10³⁰ Konkavkrümmung weiter fortgeschritten, Blatt der normalen Horizontallage um 25° näher gerückt.

Versuch 22. August 1909.

Pflanze seit 21. VIII., 11^h Vm. im dunklen Versuchsraum. Bis zu Beginn des Versuchs hat sich das Blatt eine Spur gesenkt. Temp. 18,0—19,8°.

Kombination der Flankenstellungen mit der Lage — 45°. Beginn der intermittierenden Reizung 22. VIII., 10⁵⁰ Vm. Expositionszeit je 5 Min.

22. VIII., 3³⁵ Blatt eine Spur konkav gekrümmt.

10¹⁵ Konkavkrümmung fortgeschritten, Blatt der normalen Horizontallage um 5° genähert.

23. VIII., 9³⁰ Vm. Blattstellung noch ebenso.

Versuch 23. August 1909.

Pflanze seit 22. VIII., 8¹⁵ Vm. im dunklen Versuchsraum. Bis zum Beginn des Versuchs hat sich das Blatt eine Spur gesenkt. Temp. 17,8—18,5°.

Kombination der Flankenstellungen mit der Lage — 60°. Beginn der intermittierenden Reizung 23. VIII., 10¹⁵ Vm. Expositionszeit je 5 Min.

23. VIII., 3¹⁵ deutliche Konkavkrümmung.

24. VIII., 12²⁰ Vm. dieselbe etwas weiter fortgeschritten.

10⁰⁰ Vm. Blattstellung noch dieselbe; Blatt der normalen Horizontallage um 5° genähert.

Versuch 27. August 1909.

Pflanze seit 27. VIII., 12⁴⁰ Vm. im dunklen Versuchsraum. Bis zum Beginn des Versuchs hat das Blatt seine horizontale Lage genau eingehalten. Temp. 18,5—19,5°.

Kombination der Flankenstellungen mit der Lage — 45°. Beginn der intermittierenden Reizung 27. VIII., 4²⁰ Nm. Expositionszeit 5 Min.

27. VIII., 7⁰⁰ die Konkavkrümmung hat begonnen.

11²⁰ die Konkavkrümmung wesentlich fortgeschritten (um 12°).

28. VIII., 11⁰⁰ Vm. Das Blatt hat gegenüber der Anfangslage seine Richtung um 14° verändert.

3³⁰ Nm. Krümmung nicht weiter fortgeschritten.

Es wird nunmehr durch Abnehmen der Kontaktklemme *e''* die Lage — 45° ausgeschaltet, so daß das Blatt sich nur noch in den beiden Flankenstellungen immer je 5 Minuten aufhält.

28. VIII., 5³⁰ Nm. Die Blattstellung hat sich noch nicht geändert.
 10⁴⁰ Die Konkavkrümmung ist etwas zurückgegangen.
 29. VIII., 10¹⁵ Vm. Die Krümmung ist im epinastischen Sinne um 8° vorgerückt.

Versuch 2. September 1909.

Pflanze seit 1. IX., 11^h Nm. im dunklen Versuchsraum. Bis zum Beginn des Versuchs hat das Blatt seine horizontale Lage genau eingehalten. Temp. 15,2—16,3°.

Kombination der Flankenstellungen mit der Lage — 45°. Beginn der intermittierenden Reizung 2. IX., 10⁴⁵ Vm. Expositionszeit je 5 Min.

2. IX., 5⁰⁰ Nm. schwache Konkavkrümmung, dieselbe schreitet langsam fort bis
 3. IX., 10³⁰ Vm. wo sie einen Winkel von 17° erreicht hat.

Versuch 8. September 1909.

Pflanze seit 7. IX., 10^h Nm. im dunklen Versuchsraum. Bis zum Beginn des Versuchs Stellung des Blattes unverändert. Temp. 16,9—17,0°.

Kombination der Flankenstellungen mit der Lage — 45°. Beginn der intermittierenden Reizung 8. IX., 10⁴⁰ Vm. Expositionszeit je 10 Min.

8. IX., 3¹⁵ eben merkliche Konkavkrümmung.
 10¹⁰ dieselbe ist bis 17° vorgeschritten.

Versuch 12. September 1909.

Pflanze 11. IX., 12^h nachts in den dunklen Versuchsraum gebracht. Bis zum Beginn des Versuchs Blattstellung unverändert. Temp. 17,2—18,0°.

Kombination der Flankenstellungen mit der Lage — 45°. Beginn der intermittierenden Reizung 12. IX., 10⁰⁰ Vm. Expositionszeit je 10 Min.

12. IX., 3⁰⁰ eben deutliche Konkavkrümmung.
 5⁰⁰ dieselbe bis 8° vorgeschritten.
 12. IX., 12⁴⁰ Vm. Krümmung bis 16° vorgerückt.

Diese Versuche dürften genügen, um darzutun, daß unter den gegebenen Bedingungen Konkavkrümmungen auftreten. Zwar sind sie oft nur recht schwach, doch immer deutlich nachweisbar, und damit ist der Beweis geliefert, daß die Epinastie durch den die Konkavkrümmung hervorrufenden Schwerkraftreiz auch dann noch überwunden wird, wenn sich die Blätter gleich lange Zeit in der geotropischen Reizlage -45° (oder -60° , vgl. Versuch vom 23. VIII.) und in Flankenstellung aufhalten. Es wird Aufgabe weiterer Untersuchungen, die ich vorhabe, sein, dieses Zusammenwirken von Konkavkrümmung und epinastischen Vorgängen genauer quantitativ zu studieren und u. a. auch festzustellen, bei welcher Neigungslage bezw. Zeitkombination der Grenzfall erreicht ist, wo weder konkave noch konvexe Krümmung erfolgt. Wie ich oben schon sagte, lag mir zunächst hieran weniger; die mitgeteilten Versuche sollten vielmehr lediglich der Beantwortung der Frage dienen, ob die konvexe Krümmung, die aus mit positivem Vorzeichen versehenen Neigungslagen eintritt, rein epinastischer Natur ist, oder ob sich der epinastischen noch eine tropistische Komponente zugesellt. Wie diese Versuche anzustellen sind, dürfte nunmehr leicht einzusehen sein. Wir haben einfach nichts weiter zu tun, als mit der Lage -45° jetzt nicht, wie in den vorigen Versuchen, je eine Flankenstellung, sondern eine Neigungslage, die mit positivem Vorzeichen versehen ist, zu kombinieren. Reizen wir z. B. das Blatt intermittierend in der Lage -45° und (immer gleiche Zeit lang) in der Stellung $+45^\circ$ oder $+90^\circ$ oder $+135^\circ$ und finden, daß genau ebenso wie in den oben mitgeteilten Versuchen schwache Konkavkrümmungen resultieren, so können wir mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß es tropistische Konvexkrümmungen nicht gibt, oder daß sie zum mindesten sehr schwach sind. Treten dagegen unter den beschriebenen Versuchsbedingungen Konvexkrümmungen auf, so ist der Beweis geliefert, daß beim Einrücken des Blattes in die normale Horizontalstellung aus einer positiven Neigungslage außer dem nastischen ein tropistischer Effekt sich geltend macht. Die Versuche, die ich in dieser Richtung angestellt habe, führten alle zu dem gleichen Ergebnis. Es seien einige mitgeteilt.

Versuch 30. August 1909.

Mit dem Blatte, das zu diesem Versuche diente, war vorher bereits ein Versuch nach Art der oben beschriebenen (Kombination beider Horizontallagen mit der Stellung -45° ; Reizdauer je

5 Min.) angestellt worden. Es hatte sich schwach konkav gekrümmt. Am 30. VIII., 11¹⁰ Vm. wird der Versuch so fortgeführt, daß das Blatt intermittierend in den Lagen $+ 135^{\circ}$ und $- 45^{\circ}$ gereizt wird. Die Bewegung von einer Lage in die andere erfolgt über die normale Horizontallage. Expositionszeit je 5 Min. Temp. 18,7—19,5⁰.

30. VIII., 3¹⁵ Nm. die Konkavwirkung ist noch um eine Spur fortgeschritten (Nachwirkung).

5³⁰ desgl., etwa 2⁰.

9⁴⁰ es hat eine deutliche Konvexkrümmung eingesetzt (6⁰), die fortschreitet, bis sie

31. VIII., 11⁰⁰ Vm. 9⁰

3³⁰ 12⁰ erreicht.

Versuch 3. September 1909.

In gleicher Weise ist auch der oben mitgeteilte Versuch vom 2. IX. fortgesetzt worden. Temp. 15,2—16,0⁰.

Beginn 3. IX., 10³⁰ Vm. Expositionszeit je 5 Min.

3. IX., 3³⁰ Nm. deutliche Konvexkrümmung.

5⁰⁰ fortgeschritten bis 14⁰

9³⁰ „ „ 26⁰

4. IX., 10¹⁵ Vm. „ „ 40⁰.

Versuch 1. September 1909.

Pflanze 31. VIII., 10³⁰ Nm. in den dunklen Versuchsraum gebracht. Stellung des Blattes bis zum Beginn des Versuchs unverändert. Temp. 17,5⁰.

Kombination von $+ 135^{\circ}$ und $- 45^{\circ}$. Beginn der intermittierenden Reizung 1. IX., 10⁴⁵ Vm. Expositionszeit je 5 Min.

Bereits 4⁰⁰ Nm. hat das Blatt eine Konvexkrümmung von 70⁰ zurückgelegt. Der Versuch wird jetzt abgebrochen und das Blatt in die Neigungslage $- 45^{\circ}$ eingestellt. 10⁴⁵ Nm. hat es sich um 22⁰ konkav gekrümmt.

Versuch 1. September 1909.

Pflanze ebenso vorbehandelt wie die des vorigen Versuchs. Blattstellung bis zum Beginn des Versuchs unverändert. Temp. 16,2—17,5⁰.

Kombination von $+135^{\circ}$ und -45° . Beginn der intermittierenden Reizung 4^{30} Nm. Expositionszeit je 5 Min.

1. IX., 6^{30} Nm. Konvexkrümmung 13°

10^{45} „ 23°

2. IX., 10^{00} Vm. „ 25° .

Der Versuch wird jetzt abgebrochen und das Blatt in die Lage -45° eingestellt. 3^{30} Nm. hat es sich um 10° konkav gekrümmt.

Versuch 8. September 1909.

Fortsetzung des S. 60 angegebenen Versuchs gleichen Datums. Nachdem die Konkavkrümmung von 17° eingetreten war, wird das Blatt intermittierend je 10 Min. in den Lagen $+45^{\circ}$ und -45° gereizt. Beginn 8. IX., 11^{20} Nm. Temp. $16,9-17,0^{\circ}$.

9. IX., 9^{50} Vm. Das Blatt hat eine Konvexkrümmung von 17° ausgeführt.

Mit der Kombination $+90^{\circ}$ und -45° habe ich keine Versuche ausgeführt, doch unterliegt es keinem Zweifel, in welchem Sinne sie ausgefallen wären. Als Resultat ergibt sich somit, daß bei Konvexkrümmungen der Blätter aus Neigungslagen mit positivem Vorzeichen¹⁾ eine geotropische Komponente beteiligt ist.

Natürlich wird die Größe derselben nicht konstant sein. Wir werden erwarten können, daß die Erregung von der Neigungslage abhängt. Obwohl mir hierüber einige Versuche vorliegen, sehe ich davon ab, sie mitzuteilen, weil sie noch zu wenig zahlreich sind, um die verschiedenen Fragen, die der Beantwortung harren, zu lösen, und weil ich ferner in dieser Arbeit nur die qualitativen Verhältnisse zu behandeln beabsichtige.

Bevor ich zu einigen kurzen, sich hieran anschließenden Besprechungen übergehe, möchte ich nicht versäumen, auf einen Punkt nochmals hinzuweisen, den ich schon mehrfach berührt habe. Es ist bei all diesen Versuchen großes Gewicht darauf zu legen, daß die Blätter bei Verdunkelung die normale Horizontallage möglichst einhalten und sich nicht etwa stark abwärts krümmen. Derartige Krümmungen treten immer auf, wenn die Blätter starker Beleuchtung ausgesetzt waren. Wird die Pflanze von oben sehr stark beleuchtet, so kann man schon im Lichte beobachten, daß die Blätter

1) Wenigstens soweit die Winkel $+45^{\circ}$ bis $+135^{\circ}$ in Frage kommen.

aus der Horizontale herausrücken und eine mehr oder weniger geneigte Stellung einnehmen. Diese Senkung wird durch Verdunkelung noch wesentlich vergrößert. Arbeitet man mit solchen Blättern, so ist es meist überhaupt nicht möglich, im Dunkeln geotropische Konkavkrümmungen zu erzielen. Dieselben werden eben von der direkt oder indirekt durch das Licht hervorgerufenen Konvexkrümmung unterdrückt. Ob wir es hier nun mit Photonastie oder mit einer durch die starke Beleuchtung hervorgerufenen Umstimmung des Geotropismus zu tun haben, entzieht sich zurzeit der Beurteilung. Ich habe schon früher hervorgehoben, daß ich deshalb hier nicht näher auf diese Frage eingehen kann. — Wenn die Pflanzen dagegen bei schwachem Oberlicht erzogen werden, so stellen sich die Blätter sehr schön in die optimale Lichtlage, die in diesem Falle die Horizontale ist, ein, und sie ändern diese Stellung im allgemeinen auch nicht, wenn sie verdunkelt werden. Ganz schwache Senkungen können auch da ab und zu vorkommen, doch sind diese meist so gering, daß sie das Versuchsergebnis nicht stören. Um dies zu zeigen, habe ich absichtlich oben (S. 59) zwei Versuche mitgeteilt, welche angesetzt wurden, nachdem die Blätter eine ganz schwache Senkbewegung ausgeführt hatten. Wir sehen, daß trotzdem die konkaven Krümmungen eintraten. Ob nun die im Dunkeln am intermittierenden Klinostaten bei Kombination beider Flankenstellungen nachweisbare Epinastie ihrem Wesen nach identisch ist mit den Konvexkrümmungen, die bei uns nach starker Beleuchtung erfolgen, bleibt natürlich noch zu entscheiden. Mir kam es nur darauf an zu zeigen, daß bei bestimmter Vorbehandlung die Horizontalstellung die normale Lage der Blätter im Dunkeln ist und daß beim Einrücken der Blätter in diese Lage, was durch Konkav- oder Konvexkrümmung erfolgen kann, der Geotropismus beteiligt ist. Daß dieser Geotropismus zum Teil durch gewisse äußere Einflüsse überwunden und dadurch der Beobachtung entzogen werden kann, ist eine Frage, die gesonderte Behandlung verlangt und die ich näher untersuchen werde. Da die in dieser Arbeit in Betracht kommenden Versuche alle mit gleichem Ausgangsmaterial angestellt wurden, sind sie auch alle direkt miteinander vergleichbar.

Die in diesem und im vorigen Kapitel mitgeteilten Tatsachen werfen auch auf die Klinostatenversuche, von denen wir im Abschnitt VI sprachen, in gewisser Beziehung neues Licht. Ich habe damals die beiden Flankenstellungen, die bei der gleich-

mäßigen Rotation durchlaufen werden, nicht berücksichtigt, weil noch das Material zu ihrer Beurteilung fehlte. Es gilt jetzt, auf Grund der gewonnenen Erfahrungen darauf kurz zurückzukommen. Welcher Natur die starken Konvexkrümmungen sind, die bei gleichmäßiger Rotation der Blätter an der horizontalen Achse des Klinostaten auftreten, das können wir jetzt vermuten. Sie sind offenbar als resultierende Effekte von Geotropismus und Epinastie anzusehen. Der geotropische Reiz induziert Konvex- und Konkavkrümmungen, die sich natürlich, wenn entsprechende Reizlagen (z. B. $+ 90^\circ$ und $- 90^\circ$; $+ 135^\circ$ und $- 45^\circ$ usw.) durchlaufen werden, entgegenarbeiten. Die Kombination der Reizlagen an der horizontalen Achse ist immer so, daß durch das Zusammenwirken beider eine Konvexkrümmung resultiert. Das folgt aus den Versuchen, die in diesem Kapitel mitgeteilt sind. Die Konvexkrümmung würde also auch dann erfolgen, wenn wir die Flankenstellungen gänzlich ausschalten würden. Dadurch, daß diese am Klinostaten auch passiert werden, wird der Anteil, den die Epinastie am Endresultat hat, noch größer, und wir können verstehen, daß so starke Konvexkrümmungen zustande kommen.

Wenn die Achse des Klinostaten geneigt ist, z. B. um 45° aufwärts, so liegen die Dinge etwas anders. Wir wollen zuerst von dem Fall ausgehen, in welchem die Blätter senkrecht zu der um 45° nach oben geneigten Klinostatenachse stehen, so, daß die Blattoberseite schräg zenitwärts liegt. Fig. 6 veranschaulicht diese Versuchsanordnung. In den vier Quadranten, die das Blatt bei der Drehung passiert, sind die Mittelstellungen die folgenden: im oberen $+ 45^\circ$, im unteren $- 45^\circ$, in den beiden seitlichen ist der Mittelnerv horizontal gerichtet, die Querachse bildet aber einen Winkel von 45° mit der Horizontalen; in der einen Seitenlage ist dadurch die eine, in der anderen die andere Längshälfte des Blattes schräg nach oben gekehrt. Torsionen treten nicht auf. Die Wirkung der Epinastie ist in diesen Seitenlagen jedenfalls eine sehr geringe. Bringt man das Blatt in eine solche Stellung, so tritt nach einiger Zeit Torsion der Querachse ein, bis diese in die Horizontallage eingerückt ist; Epinastie zeigt sich, wenn überhaupt, nur sehr schwach. — Ich habe diesen Klinostatenversuch siebenmal wiederholt; von einer Ausnahme abgesehen, bei der ganz schwache Konkavkrümmung zu beobachten war, traten in allen Fällen deutliche Konvexkrümmungen auf. Diese können nicht allein von Reizen herrühren, die in den Seitenlagen auf die Blätter wirken. Es müssen daher die in der

Lage $+45^\circ$ induzierten Vorgänge mitwirken, um die in -45° induzierte Konkavkrümmung zu überwinden. Damit gewinnt die Annahme sehr an Wahrscheinlichkeit, daß am gleichmäßig rotierenden Klinostaten auch die die Konvexkrümmung einleitenden geotropistischen Gravitationswirkungen sich summieren.

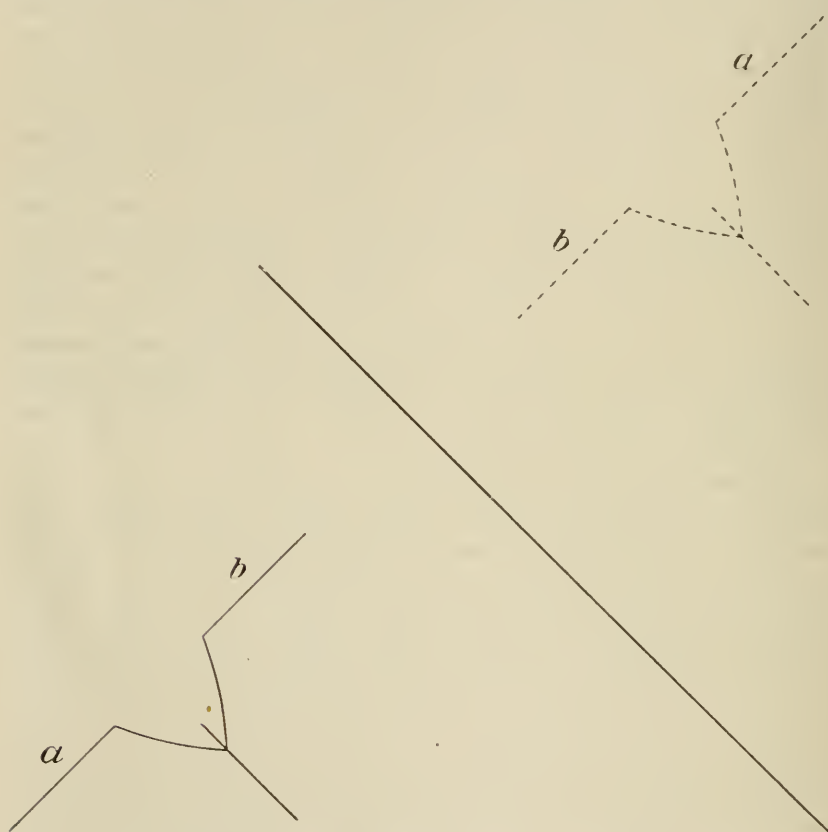


Fig. 6. Beide Blätter durchlaufen die Lagen -45° und $+45^\circ$.

Eine andere Anordnung der Blätter an der um 45° geneigten Klinostatenachse hatten wir bereits früher besprochen: die Parallelstellung des Blattes mit der Achse. Uns interessierte besonders der Fall, bei dem das Blatt die Winkel -45° und -135° durchläuft, weil da nach einiger Zeit der Drehung schwache Konkavkrümmungen auftreten. Davon, daß das Blatt die Stellung -135° durchläuft, können sie nicht herrühren, denn wir wissen aus Abschnitt V, daß einige Zeit nach Einstellung des Blattes in diese

Lage Konvexkrümmung eintritt. Ich möchte hier beiläufig bemerken, daß wir über die Natur dieser Konvexkrümmung noch nichts Sicheres aussagen können. Es könnte hier ebenso wie bei den aus anderen Reizlagen erfolgenden, von denen oben gesprochen wurde, Zusammenwirken von Geotropismus und Epinastie vorliegen. Es wäre aber auch möglich, daß in der Lage — 135° eine die Konvexkrümmung induzierende geotropische Reizung gar nicht stattfindet, sondern daß wir es mit Epinastie zu tun haben, welche die geotropische Konkavkrümmung überwindet. Letztere wäre dann in dieser Lage sehr schwach, bedeutend schwächer als in den Stellungen — 45° und — 90° . Es muß späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, diese nicht uninteressante Frage zu entscheiden. Wir kehren jetzt zu unserer obigen Betrachtung zurück. Zweifellos wird die Konkavkrümmung in der Lage — 45° und den benachbarten Winkelstellungen induziert. In den Flankenstellungen, die in diesem Versuche um 45° nach unten geneigt sind, herrscht die Tendenz zu epinastischer Krümmung vor. Bringt man ein Blatt in diese Lage (Blattfläche senkrecht, Mittelnerv 45° nach unten geneigt), so beobachtet man starke epinastische Krümmung, zugleich Torsion der Fläche bis zur Horizontalstellung der Querachse. Die Konkavkrümmung, die das Blatt schließlich unter Mitwirkung der Torsion in die normale Horizontallage bringt, setzt meistens erst ziemlich spät ein. Wir dürfen also wohl annehmen, daß für das Eintreten der schwachen Konkavkrümmung am Klinostaten hauptsächlich die Reizungen in dem Quadranten, welcher die Lage — 45° zum Mittelpunkt hat, verantwortlich zu machen sind.

Eine vollständige Analyse aller Klinostatenversuche wird sich erst geben lassen, wenn wir über die Erregungsgröße der geotropischen Reizung und die Zeit des Abklingens sowie über das Zusammenwirken von tropistischen und nastischen Vorgängen genauer unterrichtet sind.

IX. Schlußbemerkungen.

Die in dieser Arbeit mitgeteilten Untersuchungen haben ergeben, daß bei den (unter Lichtabschluß erfolgenden) Bewegungen der Blätter nach Einstellung in verschiedene Neigungslagen drei Faktoren beteiligt sein können: geotropische Konvexkrümmung, geotropische Konkavkrümmung und Epinastie. Konkavkrümmung tritt ein, wenn die Blätter die Stellungen — 1° bis — 114° einnehmen, Konvexkrümmung aus den übrigen Neigungslagen. Schon

im Abschnitt V wurde darauf hingewiesen, daß daraus nicht etwa geschlossen werden darf, allein in diesen Lagen würden die entsprechenden geotropischen Reizvorgänge eingeleitet. Es könnte ja sein, daß, um mit Noll zu reden, die der Konkav- und der Konvexkrümmung zukommenden Reizfelder sich teilweise decken und somit die Reaktion in gewissen Lagen als die Resultante zweier antagonistisch wirkender, ungleich starker Kräfte aufzufassen wäre. Wir haben bisher keinen sicheren Anhaltspunkt, die Frage in diesem oder jenem Sinne zu entscheiden.

Jedenfalls werden wir annehmen müssen, daß die erregende Wirkung der Schwerkraft in verschiedenen Neigungslagen eine ungleiche ist, ähnlich wie das für radiäre, parallelotrope Organe erwiesen ist. Sie nimmt höchstwahrscheinlich mit der Ablenkung aus der normalen Horizontallage zunächst bis zu einem Maximum zu, von da an wieder ab. Wo dieses liegt und wo die Minima zu suchen sind, das zu entscheiden muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Diese werden auch klarzustellen haben, ob der konvexen und konkaven geotropischen Krümmung qualitativ gleiche oder wesensverschiedene Reizvorgänge zugrunde liegen.

Es fragt sich jetzt, wie wir uns das Zusammenwirken von Geotropismus und Epinastie vorstellen können. Ist die Epinastie ein Faktor, der unter allen Umständen die Ruhelage, welche das dorsiventrale Organ einnimmt, als nachweisbare Komponente mitbestimmt? Wir wollen zunächst einmal diejenige Orientierung der Pflanze ins Auge fassen, von der wir bei fast allen Versuchen ausgegangen sind: Hauptsproß senkrecht, Blattspreite horizontal, Blattstiel gerade oder sehr schwach gekrümmt, schräg gerichtet. Wie kommt hier die normale Gleichgewichtslage zustande? Man könnte daran denken, daß der Epinastie von dem entgegenwirkenden Geotropismus gerade das Gleichgewicht gehalten wird. Dann wäre vorauszusetzen, daß die geotropische Reaktion in den Lagen — 1^0 bis — 114^0 stärker ist als in 0^0 , da sie dort die Epinastie überwindet, in 0^0 aber gerade den Wert erreicht, der nötig ist, der Epinastie das Gleichgewicht zu halten. Ob diese Voraussetzung nun zutrifft oder nicht, jedenfalls scheint mir gegen die obige Deutung besonders ein Moment zu sprechen: die Blätter nehmen ja auch dann als stabile Ruhelage die Horizontale ein, wenn sie sich im Zustande starker konvexer Krümmung befinden. Auch dann also, wenn sich die epinastische Krümmung geltend gemacht hat, ändert sich die Gleichgewichtslage nicht, und das spricht meines

Erachtens dafür, daß diese Gleichgewichtslage ganz vorwiegend durch den Geotropismus bestimmt wird. Denn sonst wäre zu erwarten, daß stark konvex gekrümmte Blätter eine etwas nach oben abweichende Lage als Ruhelage einnehmen¹⁾. Es liegt hier also offenbar etwas ähnliches vor wie bei dem Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus bei verschiedenen Pflanzen, z. B. *Phycomyces*, dessen Sporangienträger trotz entgegenwirkendem Geotropismus sich genau in die Lichtrichtung einstellen. Möglicherweise könnten sich auch beide Reizketten gegenseitig beeinflussen. Wir hätten damit das Recht, von Transversalgeotropismus der Blätter zu sprechen. Ob die Einstellung in die Horizontale sich aus dem Antagonismus von geotropischer Konvex- und Konkavkrümmung erklärt, möge zunächst dahingestellt bleiben.

Wie steht es nun mit der labilen Gleichgewichtslage? In den im Abschnitt V mitgeteilten Versuchen zeigte sich, daß eine Umkehrung der Krümmungsrichtung nach Einstellung in Winkel, die nahe der labilen Ruhelage liegen, nicht eintritt. Da das Vorhandensein von Epinastie erwiesen ist, so ist damit gezeigt, daß die Voraussetzung, von der Noll bei seinen Epinastieversuchen (vergl. Abschnitt I S. 10 ff.) ausging, nicht gerechtfertigt ist. Die Dinge können also nicht so liegen, daß die „ständig wirkende“ Epinastie bereits zur Konvexkrümmung geführt haben muß, noch ehe eine entgegengesetzt gerichtete geotropische Wirkung sich geltend machen kann. Wenn wir annehmen, daß ein epinastischer Erregungszustand in dem Organ dauernd vorhanden ist — was allerdings erst exakt zu beweisen wäre — dann würde sich als Konsequenz hieraus ergeben, daß die der geotropischen Reaktion, welche der Epinastie entgegenwirkt, vorausgehenden Glieder der Reizkette sehr schnell verlaufen und die Vorgänge, die direkt die epinastische Krümmung bedingen, überholen. Es könnte auch sein, daß sie direkt in diese eingreifen; dann würden wir es mit einer ähnlichen Erscheinung zu tun haben, wie Fitting (1903) sie für Ranken nachgewiesen hat, bei denen durch Berührung der Gegenseite die Krümmung auch dann verhindert wird, wenn die ersten Glieder der zur Krümmung führenden Reizkette bereits abgelaufen sind.

Es darf natürlich auch die Ausgangslage nicht außer acht gelassen werden, von der Noll bei seinen Versuchen und ich bei

1) Es kann allerdings vorkommen, daß nach sehr starken Konvexkrümmungen die Horizontale nicht erreicht wird. Andererseits kann man auch öfter beobachten, daß sie überschritten wird. Ich möchte daher obiges nicht mit voller Bestimmtheit sagen. Vermutlich liegen die Dinge viel komplizierter als es zunächst den Anschein hat.

den meinigen ausging. Sie war in beiden Fällen die normale Richtung des dorsiventralen Organs an der aufrecht stehenden Pflanze. Schon in dieser Lage könnte ein Zustand induziert sein, der die Epinastie aufhebt bzw. ausschaltet und sich in der labilen Ruhelage erhält. Leider verfüge ich nicht über Versuche, welche darüber Rechenschaft geben, ob die labile Ruhelage unabhängig vom Krümmungszustand des Blattes ist. Notwendig ist das natürlich nicht; es wäre nicht ausgeschlossen, daß sie z. B. bei stark konvex gekrümmten Blättern nicht bei -115° liegt. Die Entscheidung dieser Frage könnte uns vielleicht einige Hinweise darauf geben, welcher Art das Zusammenwirken von Geotropismus und Epinastie ist.

X. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Die Einstellung der *Lophospermum*-Blätter in die normale horizontale Ruhelage nach Ablenkung aus derselben erfolgt durch Wachstumskrümmung des Blattstiels.

Während der Wachstumskrümmung ist das Wachstum der Mittellinie beschleunigt.

Aus den Neigungslagen -1° bis -114° erfolgt Konkavkrümmung (beschleunigtes Wachstum der Stielunterseite), aus den Lagen $+1^{\circ}$ bis $+180^{\circ}$ und -116° bis $+180^{\circ}$ Konvexkrümmung (beschleunigtes Wachstum der Stieloberseite). Die labile Ruhelage liegt also etwa bei -115° .

An der horizontalen Achse des Klinostaten treten unter allen Umständen Konvexkrümmungen auf, gleichgültig, wie das rotierende Blatt zur Achse orientiert ist. Geoperzeption und Summation geotropischer Reize ist am Klinostaten möglich.

Die Blätter zeigen Epinastie und diese läßt sich rein, ungestört durch den Geotropismus zum Ausdruck bringen.

Außer der epinastischen gibt es eine geotropische Konvexkrümmung, ferner geotropische Konkavkrümmung. Somit können bei dem im Dunkeln erfolgenden Einrücken der Blätter in die Gleichgewichtslage drei Faktoren beteiligt sein.

Zu den vorliegenden Untersuchungen haben mir die Königlich preußische Akademie der Wissenschaften und das Großherzoglich badische Ministerium der Justiz, des Kultus und Unterrichts namhafte Subventionen gewährt. Ich möchte nicht verfehlen, auch an dieser Stelle dafür meinen verbindlichsten Dank zu sagen.

Freiburg i. B. Botanisches Institut, März 1910.

Zitierte Literatur.

- Blaauw, 1909. Die Perzeption des Lichts. Diss. Utrecht.
- Baranetzky, 1901. Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora Bd. 89, S. 138 ff.
- Bässler, 1909. Über den Einfluß des Dekapitierens auf die Richtung der Blätter an orthotropen Sprossen. Bot. Ztg. Bd. 67, S. 67 ff.
- Bonnet, 1758. Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes. Deutsch von Boeckh und Gatterer 2. Aufl. Ulm 1803.
- Bose, 1906. Plant response as a means of physiological investigation. London.
- Czapek, 1895. Über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und anderer plagiotroper Pflanzenteile. Sitzungsber. Wiener Akad. math.-naturw. Klasse Bd. 104, I, S. 1197 ff.
- Czapek, 1898. Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32, S. 175 ff.
- Czapek, 1901. Über den Vorgang der geotropischen Reizperzeption in der Wurzelspitze. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. Bd. 19. Gen.-Vers.-Heft, S. 116 ff.
- Dachnowski, 1907. Zur Kenntnis der Entwicklungsphysiologie von *Marchantia polymorpha*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44, S. 254 ff.
- Detmer, 1882. Über Photoepinastie der Blätter. Bot. Zeitung Bd. 40, S. 787 ff.
- Dutrochet, 1837. Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux. Bd. II. Paris.
- Fischer, A., 1890. Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. Botan. Ztg. Bd. 48, S. 673 ff.
- Fitting, 1903. Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 38, S. 545 ff.
- Fitting, 1905. Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. I. II. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 41, S. 221 ff.
- Frank, A. B., 1870. Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen und ihre Abhängigkeit vom Lichte und von der Gravitation. Leipzig.
- Frank, A. B. 1873. Zur Frage über den Transversalgeotropismus und -heliotropismus. Botan. Ztg. Bd. 31, S. 17 ff.
- Fröschel, 1908. Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit. I. Mitteilung. Sitzungsber. Wiener Akad. math.-naturw. Klasse Bd. 117, I, S. 236 ff.
- Fröschel, 1909. Dasselbe, II. Mitteilung. Sitzungsber. Wiener Akad. math.-naturw. Klasse Bd. 118, I, S. 1247 ff.
- Guttenberg, H. v., 1907. Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 45, S. 193 ff.
- Jost, 1908. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 2. Aufl. Jena.
- Knight, 1806. Über die Richtung der jungen Wurzel und des jungen Stengels bei der Keimung. Deutsch von Ambronn. Ostwalds Klassiker, Nr. 62, 1895.
- Krabbe, 1889. Zur Kenntnis der fixen Lichtlage der Laubblätter. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 20, S. 211 ff.
- Luxburg, Graf H., 1905. Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Krümmung. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 41, S. 399 ff.
- Němec, 1906. Die Symmetrieverhältnisse und Wachstumsrichtungen einiger Laubmoose. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 43, S. 501 ff.

Noll, 1885. Über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben. I. Teil. Arbeiten des bot. Instituts Würzburg Bd. III, 2, S. 189 ff.

Noll, 1887. Dasselbe. Ebenda Bd. III, 3, S. 315 ff.

Noll, 1892. Über heterogene Induktion. Leipzig.

Noll, 1893, Eine neue Methode zur Untersuchung auf Epinastie. Flora Bd. 77, S. 357 ff.

Noll, 1900. Über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 34, S. 457 ff.

Noll, 1902. Zur Kontroverse über den Geotropismus. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. Bd. 20, S. 403 ff.

Pekelharing, 1909. Onderzoekingen over de perceptie van den zwaartekracht-prikkel door planten. Diss. Utrecht.

Pfeffer, 1881. Pflanzenphysiologie Bd. II.

Pfeffer, 1904. Dasselbe. 2. Aufl.

Prantl, 1873. Über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Blätter. Arb. d. bot. Inst. Würzburg Bd. I, 3, S. 371 ff.

Pringsheim, E., 1907. Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen Bd. 9, S. 263 ff.

Pringsheim, E., 1909. Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen Bd. 9, S. 415 ff.

Sachs, 1872. Verh. d. physikal.-medizin. Gesellsch. zu Würzburg 16. März.

Sachs, 1879. Über Ausschließung der geotropischen und heliotropischen Krümmung während des Wachstums. Arb. d. bot. Inst. Würzburg Bd. II, 2, S. 209 ff.

Sachs, 1879. Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Ebenda S. 226 ff.

Schimper, 1854. Amtl. Bericht der Naturforscherversammlung in Göttingen, zitiert nach de Vries (1872).

Stahl, 1884. Einfluß des Lichts auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 2, S. 383 ff.

Uhlitzsch, 1887. Untersuchungen über das Wachstum der Blattstiele. Diss. Leipzig.

Vines, 1889/90. On epinasty and hyponasty. Ann. of bot. Bd. 3, S. 415 ff.

de Vries, 1872. Über einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzenteile. Arb. d. bot. Inst. Würzburg Bd. I, 2, S. 223.

de Vries, 1873. Die vitalistische Theorie und der Transversalgeotropismus. Flora Bd. 56, S. 305 ff.

Vöchting, 1888. Über die Lichtstellung der Laubblätter. Botan. Ztg. Bd. 48, S. 501 ff.