Über das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledons.

Von

Rud. Schütze.

Mit 43 Textfiguren.

Einleitung.

Bekanntlich machen sich die Pflanzen die Reizwirkung der Schwerkraft bei der Orientierung ihrer Organe in besonderem Maße zunutze. Unter ihrem Einfluß suchen sie ihre Organe sogleich bei der Keimung in die ihnen zukommende Gleichgewichtslage zu bringen. So wird vor allen Dingen die Wurzel senkrecht in den Boden eingeführt. In dieser positiv geotropischen Krümmung wächst sie gerade weiter, sofern sie nicht durch andere Faktoren daran gehindert wird. Im allgemeinen dürfte wohl die Wurzel die geotropische Gleichgewichtslage durch ihre eigene Krümmung erreichen. In dieser Orientierungsbewegung wird sie jedoch in vielen Fällen, so wenn sie sich infolge geringen Wachstums nur in geringem Maße zu krümmen vermag, unterstützt durch die gleichgerichteten Krümmungen anderer Organe[1]), in denen zu diesem Zwecke entweder dauernd oder auch nur vorübergehend eine positiv geotropische Reaktionsfähigkeit ausgebildet ist.

In dieser Weise funktioniert bei jugendlichen Keimpflanzen von *Yucca*, *Allium* und *Phoenix*[2]) der Kotyledon, indem er die Wurzel und auch die Sproßachse senkrecht in den Boden einführt.

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, 1904, S. 565.

2) Sachs, Die Keimungsgeschichte der Dattel. Bot. Zeitg. 1862, S. 241—249. — Gatin, La germination du Dattier. Annales des Sciences Nat. 1906, IX, Ser. 3, p. 244 u. 219 ff. — Sachs: Über die Keimung von *Allium Cepa*. Botan. Zeitg. 1863, S. 57—65. — Neubert, Die Nutationskrümmungen des Keimblattes bei *Allium*. Jahrb. f. w. Botanik 1902, Bd. 38, S. 119.

Bei jugendlichen Keimpflanzen mancher Dikotylen übernimmt das hypokotyle Glied die gleiche Aufgabe. Der in ihm zu diesem Zweck ausgebildete positive Geotropismus wird aber im Laufe des Entwicklungsganges vom negativen Geotropismus bald abgelöst.

Über diese Verhältnisse wurden eingehendere Untersuchungen bisher nur von Copeland[1]) angestellt. Nach seiner Ansicht erfolgt wohl im Hypokotyl und Kotyledon die positiv geotropische Reaktion, nicht aber die Perzeption des maßgebenden Reizes. Diese findet nach ihm allein im Vegetationspunkte der Wurzel statt, so daß in den betreffenden Organen eine positiv geotropische Krümmung nur in Abhängigkeit von der Wurzelspitze eintreten könnte. Damit fordert Copeland das Bestehen einer Reiztransmission von der Wurzelspitze zur Reaktionszone des Hypokotyls oder des Kotyledons[2]). Seine Versuche jedoch erscheinen nicht zureichend, um eine solche Annahme sicher zu beweisen. Es soll daher im folgenden diese Frage einer eingehenden Untersuchung unterworfen werden.

Für die anzustellenden Versuche ergeben sich die folgenden Gesichtspunkte. Es ist festzustellen, ob die positiv geotropische Krümmung des Hypokotyls oder Kotyledons von der Existenz der Wurzelspitze abhängig ist, oder ob diese Organe sich auch selbständig positiv geotropisch zu krümmen vermögen. Dann ist zu untersuchen, ob überhaupt von der Wurzelspitze zum Hypokotyl oder Kotyledon eine Reiztransmission besteht. Ferner ist zu beobachten, in welchem Stadium der Übergang vom positiven zum negativen Geotropismus im Hypokotyl stattfindet. Schließlich ist der Verlauf des Wachstums bei Hypokotyl und Kotyledon zu verfolgen, beim Hypokotyl besonders mit Rücksicht auf die Reizumstimmung. Dabei ist immer zu beobachten, welcher Zusammenhang besteht zwischen dem Ort der Krümmung und der Verteilung der Wachstumstätigkeit.

Versuchsmethodik.

Ein beliebtes Objekt für physiologische Versuche bilden die Keimlinge von *Lupinus albus*, da sie sich durch große Gleichmäßigkeit in bezug auf Größe und Wachstum auszeichnen. Es

1) Copeland, Positive Geotropism in the hypocotyl or cotyledon. Botanical Gazette 1901, Bd. 31, 410 ff.

2) Pfeffer, Physiologie II, S. 607.

wurde daher das geotropische Verhalten des hypokotylen Gliedes in erster Linie an Keimlingen von *Lupinus albus* untersucht, außerdem aber auch an Keimlingen folgender Pflanzen: *Phaseolus multiflorus*, *Phaseolus vulgaris*, *Helianthus annuus*, *Cucurbita Pepo*, *Ricinus communis*, *Vicia Faba*, *Convolvulus tricolor*, *Impatiens Balsamine*, *Raphanus sativus*, *Linum usitatissimum* und *Pinus Pinea*.

Versuche über das geotropische Verhalten des Kotyledons stellte ich mit Keimlingen von *Phoenix dactylifera* und *Yucca angustifolia* an.

Brauchbare Keimlinge verschaffte ich mir, indem ich möglichst gleichgroße Samen der betreffenden Pflanzen in Wasser einen oder mehrere Tage anquellen ließ, je nachdem die Keimung früher oder später erfolgte. Zum Teil gelangten die Keimlinge auf sehr frühem Stadium zur Untersuchung. Dann schälte ich bei den angequollenen Samen die Keimlinge aus der Schale heraus, noch ehe die Schale von der Wurzel durchbrochen worden war. Bei den großen Samen von *Lupinus albus*, *Phaseolus multiflorus* hat dann das Hypokotyl bereits eine Länge von etwa 5 mm.

Wenn die Keimlinge erst auf einem älteren Stadium untersucht werden sollten, so steckte ich von der Schale befreite Keimlinge mit der Wurzel genau senkrecht in lockere Sägespäne und ließ sie da bis zur gewünschten Größe heranwachsen.

Die kleinen Samen von *Convolvulus tricolor*, *Raphanus sativus* und *Impatiens Balsamine* ließ ich auf feuchtem Fließpapier anquellen, bis die Samenschale gesprengt wurde und das Würzelchen erschien. Dann wurden diese Samen ebenfalls mit der Wurzel genau senkrecht in lockere Sägespäne gesteckt. In den Sägespänen wuchsen die Keimlinge meist ohne Krümmung weiter. Zur Untersuchung gelangten natürlich nur Objekte, bei denen das Hypokotyl vollständig gerade war.

Samen von *Phoenix dactylifera* brauchen geraume Zeit zum Keimen. Die Kerne wurden von dem Fruchtfleische gesäubert und dann durch mehrfaches Waschen gereinigt. Im Wasser ließ ich sie mehrere Tage liegen, ehe ich sie in Sägespäne steckte. Dabei wurde darauf geachtet, daß der Embryo, der sich auf der der Furche entgegengesetzten Seite befindet, nach unten zu liegen kam. Im Wärmezimmer, bei 23 ° C erfolgte die Keimung meist schon nach 14 Tagen und zwar mit großer Regelmäßigkeit. Die Keimung unterblieb nur in einem Falle. Es ergab sich, daß in

dem betreffenden Samen ein Embryo überhaupt nicht ausgebildet war. Es wurde versucht, die Keimung zu beschleunigen, indem durch Anschneiden des harten Endosperms die Wasseraufnahme begünstigt wurde. Teilweise wurde sogar das Endosperm zu beiden Seiten des Embryos abgeschnitten, so daß nur eine schmale Mittelzone übrig blieb, die den Embryo umfaßte. Es hatte dies aber keinen merklichen Erfolg, da sich das Endosperm offenbar nur langsam und zwar hauptsächlich in unmittelbarer Nähe des Saugorganes erweicht. Der Ort, wo der Embryo liegt, ist durch eine Narbe gekennzeichnet, die von einem runden Deckelchen gebildet wird. Dieses schützt den Embryo vor Verletzungen und wird bei der Keimung abgestoßen. Der Keimling erscheint dann als kleines weißes Knöpfchen, an dem die Wurzel als eine flache Kalotte von gelblicher Farbe zu erkennen ist[1]).

Bei Samen von *Yucca angustifolia* wirkte es auf die Keimung sehr günstig, wenn man die Samen einige Sekunden in heißem Wasser abbrühte. Trotzdem aber erfolgte die Keimung ziemlich unregelmäßig und zwar erst nach etwa drei Wochen. Man muß daher immer eine große Anzahl von Samen stecken, um eine genügende Zahl von Keimlingen zur Verfügung zu haben.

Bei Samen von *Pinus Pinea* wurde die harte Samenschale angefeilt, damit das Wasser leichter eindringen konnte. Die Samen wurden in Töpfe mit Sägespänen gesteckt und bei 23° C im Wärmezimmer aufgestellt. Die Keimung erfolgte nach etwa drei Wochen.

Um das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledon zu untersuchen, wurde den Keimlingen eine horizontale Lage gegeben. Dabei war darauf zu achten, daß immer eine andere Flanke nach unten sah, damit nicht etwa eine bestimmte Flankenstellung bevorzugt würde. Außerdem war Rücksicht zu nehmen auf die sogenannte Sachssche Krümmung[2]). Diese wird verursacht durch die Entfaltung des Epikotyles und des Sprosses. Sie kommt also nur in Betracht bei Keimlingen, die ein Epikotyl ausbilden. Eine Beeinflussung der geotropischen Krümmung durch die Sachssche Krümmung läßt sich leicht vermeiden, indem man die Keimlinge so orientiert, daß die Kotyledonen mit ihrer Fläche horizontal zu liegen kommen.

---

1) Sachs, Zur Keimungsgeschichte der Dattel. Botan. Zeitg. 1862, S. 241 ff. — Gatin, La germination du Dattier. Annales des Sciences Naturelles 1906, IX, Ser. 3, S. 309 ff.

2) Sachs, Über das Wachstam der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg 1874. S. 790 ff.

Bei Dekapitationsversuchen, die Aufschluß darüber geben, ob die positiv geotropische Krümmung nur in Anwesenheit der Wurzelspitze erfolgt, wurde entweder nur diese oder die ganze Wurzel durch einen scharfen Schnitt mit dem Rasiermesser, genau senkrecht zur Achse, entfernt.

Ob die Krümmung des Hypokotyls und des Kotyledons wirklich einer Reizwirkung der Schwerkraft zuzuschreiben ist oder ob sie autonomer Natur ist, ließ sich entscheiden, indem man die Keimlinge der langsamen Drehung an der horizontalen Achse des Klinostaten[1]) aussetzte; dabei wurden die Keimlinge so befestigt, daß das Hypokotyl und der Kotyledon parallel zur Achse des Klinostaten gerichtet waren. In gleicher Weise wurde untersucht, ob durch die Dekapitation etwa eine traumatische Reaktion ausgelöst wird.

Eine solche wurde anderseits hervorgerufen, um zu untersuchen, ob und wie weit sie von der Wurzel auf das Hypokotyl oder den Kotyledon übergreift. Der Erfolg wird über die Frage entscheiden, ob die Annahme einer Reiztransmission von der Wurzel her berechtigt ist. Traumatropische Versuche sind in diesem Falle deswegen sehr vorteilhaft, weil es hierbei möglich ist, den die Reaktion auslösenden Reiz an einer ganz bestimmten engbegrenzten Stelle wirken zu lassen und außerdem, weil sie nur geringe technische Schwierigkeiten bieten.

Der Verlauf des Wachstums von Hypokotyl und Kotyledon wurde verfolgt, indem diese Organe in der bekannten Weise durch Tuschemarken in gleichgroße Zonen eingeteilt wurden. In gewissen Zeiträumen wurde dann mit Hilfe eines Zirkels der Zuwachs der einzelnen Zonen gemessen.

Während der Versuche befanden sich die Keimlinge meist im dampfgesättigten Raum. Man stellt ihn am einfachsten her, indem man eine Glasglocke mit Fließpapier auslegt und sie über einen Teller mit Wasser stürzt, nachdem man das Fließpapier gut angefeuchtet hat. Die Versuchsobjekte wurden mit Stecknadeln in der gewünschten Lage auf einer paraffinierten Korkplatte festgesteckt, die auf einem Pulvergläschen festgemacht war.

Auf diese Weise konnten unter einer Glasglocke bequem 10 bis 20 Keimlinge untergebracht werden. Keimlinge von *Phoenix dactylifera* ließen sich auf die angegebene Art nicht befestigen.

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II, S. 566 (569 Beschreibung des Klinostaten).

In diesem Falle verfuhr ich so, daß ich in die Korkplatte Löcher bohrte, in die die Dattelkerne hineinpaßten. Um die Versuchsobjekte möglichst gleichmäßig feucht zu halten, wurden sie mit feuchtem Fließpapier umwickelt, das öfter naß gemacht wurde. In solcher Weise behandelt, reagierten die Keimlinge vollständig normal; sie führten sehr schöne Reaktionen aus und zeigten während der Versuchsdauer von meist 24 Stunden ein lebhaftes Wachstum. Manche Keimpflanzen führten in der feuchten Kammer nur mäßige Krümmungen aus. In lockeren Sägespänen jedoch reagierten sie in durchaus normaler Weise, weshalb bei Versuchen mit solchen Keimlingen die bekannten Blechkästen mit schiefen Glaswänden verwendet wurden.

Da bei den Versuchen der Einfluß des Lichtes vermieden werden sollte, wurden über die Glasglocken und Blechkästen die gebräuchlichen Dunkelzylinder aus schwarzer Pappe gestülpt. Ebenso wurde der Rezipient des Klinostaten mit schwarzem Papier verdunkelt.

Spezieller Teil.

Positiv geotropische Reaktionen.

Zunächst handelte es sich darum, die Befunde Copelands nachzuprüfen, um auf solche Weise zugleich einen genauen Einblick in den Verlauf der positiv geotropischen Reaktion bei normalen Keimlingen zu gewinnen. Die ersten Versuche wurden mit *Lupinus albus* gemacht. Es wurde eine Anzahl von *Lupinus*-Samen in Wasser gelegt und nachdem sie 24 Stunden gequollen waren, wurden aus 10 Samen von gleicher Größe die Keimlinge herausgeschält. Die Wurzel hatte bei diesen Keimlingen die Samenschale noch nicht durchbrochen und war ebenso wie das Hypokotyl noch vollständig gerade. Die Keimlinge wurden, nachdem die Kotyledonen mit feuchtem Fließpapier umwickelt waren, in der angegebenen Weise horizontal befestigt. Die Wurzel hebt sich an dem Keimling durch ihre gelbliche Farbe vom Hypokotyl ab. Die Grenze zwischen beiden wurde jedoch zur besseren Sichtbarkeit durch einen Tuschestrich markiert. Zu Beginn des Versuches wurden Wurzel und Hypokotyl in Millimetern gemessen. Nach 24 Stunden wurde wieder die Größe von Wurzel und Hypokotyl gemessen. Vor allen Dingen wurde aber beobachtet, wo sich die Krümmung mit dem kleinsten Krümmungsradius befand. Dem-

gemäß ist in der letzten Reihe der folgenden Tabelle angegeben, wie groß der Abstand dieses Punktes in Millimetern von der Grenze von Wurzel und Hypokotyl ist. In der ersten Reihe ist die Nummer des Versuchsobjektes angegeben.

Tabelle I. *Lupinus albus.*

Nr.	Zu Beginn des Versuches		Nach 24 Stunden			
	Länge des Hypokotyls mm	Länge der Wurzel mm	Länge des Hypokotyls mm	Länge der Wurzel mm	Ort der stärksten Krümmung, oberhalb der Wurzelgrenze mm	
1	5	2,5	8,5	4,5	4,5	Krümmung befand sich bei sämtlich. Keimlingen im Hypokotyl
2	5	2,5	9,5	4,8	6,0	
3	5	2,5	8,5	5,0	5,0	
4	5	2,5	8,0	5,0	5,5	
5	6	2,5	10,0	4,5	5,5	
6	5	2,5	8,0	4,8	5,0	
7	5	2,5	10,0	4,5	6,0	
8	5	2,5	8,5	5,0	5,0	
9	5	2,5	9,5	5,0	5,0	
10	5	2,5	7,5	3,5	3,8	
Mittel:	5	2,5	8,9	4,6	5,2	

Aus diesem Versuche geht also hervor, daß, wie auch Copeland fand, eine positiv geotropische Krümmung im Hypokotyl, und zwar über der Mitte, erfolgt ist. Diese Tatsache hebt Copeland besonders hervor. Wenn dieser Versuch auch nur wenig lehrt, so stimmt doch das Resultat mit dem Copelands überein, das heißt, das Hypokotyl vermag sich positiv geotropisch zu krümmen. Die Keimlinge, die Copeland in seinem Versuche verwandte, waren im Durchschnitt etwas größer.

Der folgende Versuch ist insofern lehrreicher, als dabei nicht beobachtet wurde, wieviel Millimeter über der Wurzelgrenze sich der Ort der stärksten Krümmung am Schluß des Versuches befindet, sondern in welcher Zone. Zu diesem Zwecke wurde das Hypokotyl zu Beginn des Versuches durch Tuschemarken in Millimeterzonen eingeteilt. In der folgenden Tabelle sind einmal die Größenverhältnisse vor und nach dem Versuche angegeben, ferner ist mitgeteilt, in welcher der ursprünglichen Millimeterzonen sich der Ort der stärksten Krümmung am Schluß des Versuches befand, und wieviel Millimeter der Abstand dieser Zone von der Grenze von Wurzel und Hypokotyl betrug.

Tabelle II. *Lupinus albus.*

Nr.	Zu Beginn des Versuches		Nach 24 Stunden			
	Länge des Hypokotyls mm	Länge der Wurzel mm	Länge des Hypokotyls mm	Länge der Wurzel mm	Krümmungszone	Ort der stärksten Krümmung über der Grenze von Wurzel u. Hypok. mm
1	5,5	2,5	11,7	6,2	3	7,0
2	5,0	2,0	11,4	5,5	2—3	6,0
3	5,0	2,5	11,1	5,5	2—3	5,5
4	5,0	2,5	13,4	6,0	3	7,5
5	4,3	2,2	8,9	4,3	2	4,5
6	5,0	2,0	9,4	4,6	2—3	5,0
7	4,5	2,0	10,2	3,5	3	5,5
8	5,0	2,5	10,5	5,0	3	6,5
9	4,0	1,8	7,4	3,2	2—3	4,8
10	5,0	2,0	9,2	3,2	2—3	4,5
Mittel:	4,8	2,2	10,3	4,3	2,3	5,7

Der Versuch lehrt Folgendes. Die positiv geotropische Krümmung befindet sich nach 24 Stunden meist unterhalb oder in der ursprünglichen Mittelzone. Absolut gerechnet, fällt der Ort der stärksten Krümmung in die Mitte des Hypokotyls, wie auch schon aus dem vorigen Versuch hervorging. Dies ist nur so zu erklären, daß die basalen Zonen in stärkerem Maße wachsen als die apikalen. Dies bestätigt auch Tabelle III. Sie gibt die Größen der Millimeterzonen zu den Hypokotylen des obigen Versuches nach 24 Stunden an. Man erkennt daraus ganz deutlich, daß in den basalen Zonen der Zuwachs größer ist. Die einzelnen Zonen sind mit römischen Ziffern bezeichnet und zwar in der Reihenfolge von der Basis zur Spitze des Hypokotyls.

Tabelle III. *Lupinus albus.*

Nr.	Zone I	II	III	IV	V	VI
1	3,0	2,6	2,0	2,2	2,2	0,9
2	3,1	2,8	2,2	1,8	1,6	—
3	3,0	2,1	2,1	2,1	1,8	—
4	4,1	3,0	2,5	2,0	1,8	—
5	2,5	2,0	2,0	1,8	0,6	—
6	2,5	2,2	1,6	1,6	1,4	—
7	2,8	2,5	2,1	1,7	1,1	—
8	2,8	2,4	2,2	1,6	1,5	—
9	2,0	2,0	1,8	1,8	—	—
10	2,1	2,2	1,8	2,0	1,0	—
Mittel:	2,7	2,4	2,0	1,8	1,5	—

Es ist hiernach verständlich, daß die positiv geotropische Krümmung zunächst in den basalen Zonen erfolgt, wie Copeland bereits erwähnt. Denn bekanntlich erfolgen Reizkrümmungen hauptsächlich in den Zonen stärksten Wachstums.

Im folgenden Versuche wurde der Verlauf der positiv geotropischen Krümmung im Hypokotyl verfolgt. Es sind daher in der Tabelle IV nicht nur die Beobachtungsresultate am Schlusse des Versuches angegeben, sondern auch die nach 7 und 10 Stunden gemachten Beobachtungen.

Tabelle IV. *Lupinus albus.*

Nr.	Zu Beginn des Versuches		Nach 7 Stunden	Nach 10 Stunden		Nach 24 Stunden		
	Länge des Hypokot. mm	Länge der Wurzel mm	Ort der Krümmung	Krümmungszone im Hypokotyl	Krümmungswinkel Grad	Länge des Hypokot. mm	Länge der Wurzel mm	Krümm.-Zone im Hypokotyl
1	5	2,5	—	1—2	50	8.5	4,5	3
2	5	2,5	Wurzelspitze	1—2	60	9,5	4,8	2—3
3	5	2,5	„	2	70	8,5	5,0	2—3
4	5	2,5	„	2	80	8,0	5,0	2—3
5	6	2,5	—	1	40	10,0	4,5	2—3
6	5	2,0	—	1	10	8,0	4,8	2
7	5	2,0	Wurzelspitze	2	60	10,0	4,5	2—3
8	5	2,0	„	2	50	8,5	5,0	2—3
9	5	2,0	„	1	50	9,5	5,0	2—3
10	4	2,0	—	—	—	7,5	3,5	2—3

Das Hypokotyl wurde auch bei diesem Versuche in Millimeterzonen eingeteilt. Der Versuch lehrt, daß die positiv geotropische Reaktion in der Wurzelspitze einsetzt und von da aus allmählich auf das Hypokotyl übergreift. Ungefähr nach sieben Stunden macht sich in der Wurzelspitze die geotropische Reaktion bemerkbar. Es kommt jedoch wegen der relativen Kleinheit der Wurzelspitze nicht zu einer wirklichen Krümmung. Der geotropische Reiz bewirkt vielmehr eine Gestaltsänderung durch Verlängerung der Ober-

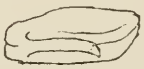

Fig. 1. Junger Keiml. von *Lupinus albus* mit beginn. positiv geotropisch. Krümmg.

Fig. 2. Derselbe Keimling später; Krümmung im Hypokotyl.

seite der Wurzelspitze[1]). Im Laufe der nächsten drei Stunden geht die Reaktion auch auf die basalen Zonen des Hypokotyls über und führt zu einer Krümmung des Hypokotyls. Dadurch wird die Wurzel aus der Horizontalen um 50—60° abgelenkt. Diese Krümmung verstärkt sich im Laufe der nächsten Stunden, bis schließlich die Wurzel die Vertikallage erreicht. Gleichzeitig wird in der Wurzel die anfängliche Gestaltsänderung durch einseitiges Wachstum wieder ausgeglichen, so daß gegen Ende des Versuches die Wurzel vollständig gerade ist. Der Ort der stärksten Krümmung befindet sich am Schluß des Versuches ungefähr in der Mitte des Hypokotyls.

Copeland stellte auch Versuche mit älteren Keimlingen an. Das Hypokotyl hatte bei ihnen zu Beginn des Versuches eine Länge von 10 mm, die Wurzel war nur ca. 2 mm lang. — Es muß hier bemerkt werden, daß bei den von mir verwendeten Keimlingen die Wurzeln länger als 2 mm waren, wenn das Hypokotyl die Länge von 10 mm erreicht hatte. — Mit solchen Keimlingen erzielte Copeland nur wenig übereinstimmende Resultate: die Krümmung erfolgte teils in der Wurzel, teils im Hypokotyl, teils an der Grenze beider. Aus diesem Grunde hat er Keimlinge in diesem Stadium nicht weiter untersucht. Er stellte nunmehr Dekapitationsversuche an. Sie hatten jedoch ein negatives Resultat, das heißt, die dekapitierten Keimlinge führten bei Horizontallage innerhalb 24 Stunden keine positiv geotropische Krümmung aus. Die Hypokotyle wuchsen in horizontaler Lage gerade weiter. Erst nach 48 Stunden schien eine schwache Krümmung einzutreten. Copeland gibt bei diesem Versuche nicht an, in welchem Stadium sich die verwendeten Keimlinge befanden. Man weiß daher nicht, ob sich diese Angaben auf ganz junge Keimlinge oder ältere bezieht.

Meinerseits wurden nun ebenfalls Dekapitationsversuche angestellt. Dabei wurde der Schnitt genau senkrecht zur Achse geführt. Es wurden zunächst Keimlinge untersucht, deren Hypokotyle ca. 5—6 mm lang waren. Es zeigte sich, daß bei Horizontallage nach 24 Stunden noch keine positiv geotropische Krümmung eingetreten war. Die Hypokotyle waren gerade weiter gewachsen. Es ist dabei aber zu beachten, daß durch die Dekapitation, die in diesem Falle die ganze Wurzel betraf, ein Wundschock hervor-

1) Czapek, Über den Nachweis der geotropischen Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrb. f. w. Bot. Bd. 35, 1900, S. 361 ff.

gerufen wird. Durch ihn wird die Perzeptionsfähigkeit, ebenso die Reaktionsfähigkeit des verletzten Organes auf bestimmte Zeit gehemmt[1]). Wenn auch bei unserem Versuche durch die Abtrennung der Wurzel das Hypokotyl nicht selbst verletzt wurde, so erscheint es doch nicht ausgeschlossen, daß durch den Wundschock auch sein Reaktionsvermögen beeinflußt wird, da die Abtrennung direkt an der Grenze von Wurzel und Hypokotyl erfolgte und nach Townsend[2]) der Wundreiz auf mehrere Millimeter geleitet wird. Das Ausbleiben einer geotropischen Reaktion innerhalb 24 Stunden ist daher kein untrüglicher Beweis dafür, daß die Perzeption des für die positiv geotropische Reaktion des Hypokotyls maßgebenden Reizes allein in der Wurzelspitze erfolgt.

Es wurde bereits erwähnt, daß bei den Versuchen Copelands ältere Keimlinge von *Lupinus albus* insofern ein verschiedenes Verhalten zeigten, als die positiv geotropische Krümmung nicht immer an der gleichen Stelle erfolgte. Möglicherweise zeigten solche Keimlinge auch ein abweichendes Verhalten bei Abtrennung der Wurzel oder Wurzelspitze.

Es wurden Keimlinge horizontal befestigt, deren Hypokotyle etwas länger als 10 mm waren. Die Wurzel war ca. 10 mm lang. Es wurde die Wurzel entweder nur zur Hälfte oder ganz entfernt. Nach 24 Stunden war fast durchweg eine positive geotropische Krümmung des Hypokotyls eingetreten. Sie blieb allerdings hinter der zurück, wie sie nicht dekapitierte Keimlinge ausführen, bei denen der Grad der Krümmung verstärkt wird durch die Krümmung der Wurzel. Immerhin geht aus diesem Versuche, der verschiedentlich wiederholt wurde, hervor, daß auch das Hypokotyl befähigt ist, in gewissem Grade selbständig eine positiv geotropische Krümmung auszuführen.

Fig. 3. Älterer dekapitiert. Keimling von *Lupinus albus* mit positiv geotropischer Krümmung im Hypokotyl.

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, S. 604 u. 606. — Kaiser, Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß von Abtrennungen und Verwundungen auf die geotropische Reaktion von Pflanzen. Vgl. auch Fitting, Ergebnisse der Physiologie 4, 1905, S. 729 u. 732 ff. — Nemec, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei Pflanzen. Jahrb. f. w. Bot. 1901, Bd. 36, S. 97. — Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. w. Bot. 1898, Bd. 32, S. 202. — Czapek, Über den Vorgang in der Reizperzeption in der Wurzelspitze. Berichte der Bot. Gesellschaft 1901, Bd. 19, S. 118.

2) The Correlation of growth under the influenze of injuries. Townsend, Annals of Botany 11, 1897, S. 509 ff. — Fitting a. a. O., S. 732 ff.

Im Anschluß hieran wurde das geotropische Verhalten des Hypokotyls auch bei anderen dikotylen Keimpflanzen untersucht. Bei *Helianthus annuus*, ebenso wie bei Keimlingen anderer Pflanzen führt das Hypokotyl unter normalen Verhältnissen bekanntlich eine starke Nutation aus. Für unsere Versuche ist es wichtig zu wissen, ob die Krümmung autonomer oder aitionomer Natur ist. Nach Pfeffer[1]) führt das hypokotyle Glied von *Helianthus* eine Nutation auch am Klinostaten aus. Danach würde die Krümmung also als autonome anzusehen sein. Nach anderen Angaben jedoch ist auf diese Krümmung die Schwerkraft nicht ohne Einfluß. So gibt Vöchting[2]) an, daß der Grad der Krümmung unter normalen Verhältnissen bedingt wird, erstens durch eine innere Ursache, zweitens durch die Schwerkraft, welche in gleichem Sinne mit jener wirkt und daher die stärkere Krümmung verursacht. Dieser Anschauung schließt sich auch Neubert[3]) an. Durch einige weitere Versuche soll nun zunächst untersucht werden, ob die Schwerkraft die Nutationskrümmung von *Helianthus* wirklich zu beeinflussen vermag.

Zu diesem Zwecke wurden aus Samen von *Helianthus annuus*, die 48 Stunden im Wasser gelegen hatten, die Keimlinge herausgeschält. Davon wurden je acht mit der Wurzel genau senkrecht nach unten in zwei Töpfe mit feingesiebter Gartenerde gepflanzt, und zwar so, daß sich die Kotyledonen noch über der Erde befanden, damit sich das Hypokotyl ungehindert krümmen konnte. Der eine Topf (I) wurde in gewöhnlicher Weise aufgestellt, der andere (II) so, daß sich die Keimlinge in horizontaler Lage befanden. Hierbei wurde darauf geachtet, daß bei einem Teil der Keimlinge die Fläche der Kotyledonen horizontal, bei einem anderen Teile vertikal gerichtet war. Um Komplikationen durch den Einfluß des Lichtes zu vermeiden, wurden die Töpfe unter einen Dunkelzylinder gestellt. Die Länge des Hypokotyls und der Wurzel betrug zusammen ungefähr 2—3 mm. Nach Verlauf von 24 Stunden wurde zum ersten Male kontrolliert. Da zeigte sich denn, daß bei Topf I (vertikal) die Keimlinge noch gerade waren. Bei Topf II (horizontal) hatten die Hypokotyle eine schwache Krümmung nach

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, S. 391.

2) Vöchting, Bewegung der Blüten und Früchte, 1882, S. 188, daselbst auch ältere Literatur S. 186.

3) Neubert, Nutationskrümmung bei *Allium*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVIII, 1902, S. 143.

unten ausgeführt, offenbar unter dem Einfluß der Schwerkraft. Nach weiteren 24 Stunden hatte sich die Krümmung bei II verstärkt, während bei I die Keimlinge immer noch gerade waren. Nach insgesamt 72 Stunden hatte die Krümmung bei II — im positiv geotropischen Sinne — einen rechten Winkel erreicht, während bei I nur eine schwache seitliche Krümmung eingetreten war. Das Hypokotyl hatte inzwischen eine Länge von etwa 6 bis 7 mm erreicht. Am 4. Tage endlich begannen sich bei II die Hypokotyle an der Basis aufzukrümmen, wobei die Kotyledonen ihre Krümmung nach unten beibehielten. Die Keimlinge von Topf I hatten die begonnene Seitwärtskrümmung nur wenig verstärkt.

Aus dem Versuche geht also hervor, daß Keimlinge von *Helianthus* in horizontaler Lage eine viel stärkere Krümmung ausführen als in Vertikallage. Diese Erscheinung findet ihre einfache Erklärung in der Annahme Vöchtings, daß die einseitige Wirkung der Schwerkraft für den Grad der Krümmung bestimmend sei. Damit nehmen wir aber an, daß das Hypokotyl positiv geotropisch ist. Dann muß es sich aber im vorliegenden Falle, wo die Keimlinge in normaler Lage an der Wurzel fixiert waren, in inverser Stellung befinden. In solcher Stellung erhält sich aber ein Organ nicht. Eine geringe Abweichung von der Vertikalen, die unter normalen Verhältnissen stets durch die autonomen Bewegungen herbeigeführt wird, genügt, um eine positiv geotropische Reizung und damit die Rückführung in die stabile Ruhelage zu veranlassen [1]). Es muß also schließlich eine Nutation erfolgen, so wie man sie an normal wachsenden Keimlingen beobachtet.

Daß das Hypokotyl von *Helianthus* tatsächlich positiv geotropisch ist, lehrt der folgende Versuch. Es wurden Keimlinge, deren Hypokotyle etwa 5—6 mm lang waren, an den Kotyledonen fixiert, und zwar in genau vertikaler Stellung mit der Wurzel nach unten. Die Keimlinge befanden sich in der feuchten Kammer. Wenn nun die Schwerkraft auf die Nutation des Hypokotyls von *Helianthus* keinen Einfluß hätte, das Hypokotyl also ageotropisch wäre, müßte die Krümmung so, wie sie am Klinostaten eintritt, auch in dieser Stellung ungehindert ausgeführt werden. Tatsächlich waren aber die Keimlinge nach 48 Stunden noch vollständig gerade [2]). Dies erklärt sich offenbar so, daß jede geringe Abweichung

1) Pfeffer, Physiologie II, S. 633. — Noll, Heterogene Induktion, S. 22.

2) Im Einklang damit stehen die folgenden Angaben: Rimmer fand bei *Helianthus*, daß Samenkeimlinge aus Samen, die so in den Boden gesteckt worden waren, daß

von der Vertikalen, die durch autonome Krümmung verursacht würde, sofort wieder ausgeglichen wird durch eine entsprechende positiv geotropische Krümmung[1]). In Wirklichkeit läßt also der positive Geotropismus im vorliegenden Falle eine autonome Krümmung überhaupt nicht zustande kommen.

Durch Versuche am Klinostaten wurde konstatiert, daß bei der Nutationskrümmung von *Helianthus* auch eine innere Ursache im Spiele ist. Keimlinge von *Helianthus*, die an horizontaler Achse gedreht wurden, führten eine Krümmung aus. Sie erreichte allerdings nicht den gleichen Grad, wie bei normal wachsenden Keimlingen, sondern blieb meist hinter einem rechten Winkel zurück. Der Rezipient des Klinostaten wurde bei dem Versuche verdunkelt.

Bei den am Klinostaten gedrehten Keimlingen erfolgte die Krümmung nie in einer bestimmten Richtung, etwa so, daß die Kotyledonen dem Stengel mit ihrer Breitseite genähert wurden. Ganz entsprechend erfolgte bei horizontal gelegten Keimlingen die Krümmung stets in gleichem Maße, ob man nun die Kotyledonen mit ihrer Breitseite vertikal oder horizontal orientierte. Es wird also bei der Nutation des Hypokotyls von *Helianthus annuus* keine bestimmte Richtung bevorzugt.

Die hier besprochenen Versuche von *Helianthus annuus* führen zu folgendem Ergebnis: Die Nutationskrümmung von *Helianthus annuus* ist eine kombinierte Erscheinung. Sie wird eingeleitet durch eine rein autonome Krümmung. Diese wird dann durch die Einwirkung des positiven Geotropismus verstärkt. Der positive Geotropismus ist also für die Nutationskrümmung von *Helianthus annuus* von besonderer Wichtigkeit, indem er ihre Richtung und ihren Grad bestimmt.

Es wurden nun Versuche darüber angestellt, ob das Hypokotyl von *Helianthus annuus* auch ohne Anwesenheit der Wurzelspitze sich positiv geotropisch zu krümmen vermag. Keimlinge von *Helianthus annuus*, deren Hypokotyle eine Länge von ca. 1,5—2,5 mm

---

das Ende, aus welchem die Wurzel austritt, abwärts gerichtet ist, nicht so stark gekrümmte Keimlinge lieferten, also solche, welche horizontal gelegt wurden. Er fand auch einzelne Keimlinge, welche bei dieser Stellung überhaupt nicht gekrümmt waren. Rimmer, Über die Nutation und Wachstumsrichtungen der Keimpflanzen. Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften, I. Abt., Bd. LXXXIX, 1884, S. 400. — Die gleiche Beobachtung machte Wiesner bei Keimlingen von *Linum*. Wiesner, Die undulierende Nutation, S. 40.

1) Noll, Über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. XXXIV, S. 490.

und in deren Wurzeln eine Länge von 0,7—1,5 mm besaßen, wurden in der angegebenen Weise in der feuchten Kammer horizontal befestigt. Die wie immer mehrfach wiederholten Versuche stimmten in ihren Resultaten gut überein. In der folgenden Tabelle V sind die nach 12 und 24 Stunden gemachten Beobachtungen eines Versuches verzeichnet. In der letzten Rubrik ist angegeben, wieviel Millimeter über der Grenze von Wurzel und Hypokotyl, das heißt in diesem Falle über der Schnittfläche, sich der Ort der stärksten Krümmung befindet.

Tabelle V. *Helianthus annuus.*

Nr.	Zu Beginn des Versuches		Nach 12 Stunden	Nach 24 Stunden		
	Länge des Hypokotyls mm	Länge der Wurzel mm	Grad der Krümmung	Länge des Hypokotyls mm	Grad der Krümmung	Ort d. stärksten Krümmung über der Basis mm
1	4,5	3,0	—	6,0	20°	4,0
2	4,0	2,5	—	6,0	30°	4,0
3	3,5	2,5	45°	6,5	80°	3,5
4	5,0	4,0	30°	7,5	60°	4,5
5	3,0	2,5	—	6,0	30°	3,5
6	3,5	1,0	20°	8,0	80°	4,5
7	2,5	1,5	30°	6,5	90°	3,5
8	3,0	1,5	—	5,5	70°	3,0
9	3,0	2,0	10°	6,5	70°	3,5

Es ergibt sich, daß das Hypokotyl nach Abtrennung der Wurzel bei Horizontallage ebenfalls eine Krümmung ausführt. Die Krümmung macht sich schon nach 12 Stunden bemerkbar, wie man sieht. Die Krümmung hat zwar nicht bei allen Objekten den gleichen Grad erreicht. Jedoch erfolgte sie analog wie bei nicht dekapitierten Keimlingen, wenn auch, offenbar infolge des erlittenen Wundschockes, eine Verzögerung eintrat. Infolgedessen betrug bei den dekapitierten Keimlingen nach 24 Stunden die Krümmung nicht ganz 90°. Dieser Winkel wird von nicht dekapitierten Keimlingen innerhalb 24 Stunden stets erreicht.

Ein etwas besseres Resultat lieferten etwas ältere Keimlinge, deren Hypokotyl eine Länge von ca. 6—9 mm und deren Wurzel eine Länge von ca. 10—20 mm besaßen. Auch hier wurde die ganze Wurzel abgeschnitten und schon nach 17 Stunden hatten einige Keimlinge eine positiv geotropische Krümmung von 90° ausgeführt.

Eines der Objekte begann sich an der Basis bereits negativ geotropisch zu krümmen.

Es sei hier noch über einige Versuche mit anderen dikotylen Keimpflanzen berichtet. Keimlinge von *Impatiens Balsamine* ähneln in ihrem Verhalten sehr denen von *Helianthus*. Auch bei ihnen führt das Hypokotyl unter normalen Verhältnissen eine ähnliche Nutation wie das von *Helianthus* aus. Sie unterblieb jedoch bei einem großen Teil der Keimlinge, wenn sie genau senkrecht in die Sägespäne gesteckt worden waren. Die Krümmung ist auch hier in gewissem Grade von der Schwerkraft abhängig. Die bei dem der Tabelle VI zugrunde liegenden Versuche verwendeten Keimlinge waren noch alle sehr jung. Die Hypokotyle waren zu Beginn des Versuches sämtlich vollständig gerade, so daß die Krümmung, die bei Horizontallage eintrat, wohl der einseitigen Wirkung der Schwerkraft zugeschrieben werden darf. In der Tabelle VI sind die Größenverhältnisse zu Beginn des Versuches angegeben, außerdem wie viel dekapitiert wurde und schließlich der Grad der erreichten Krümmung.

Fig. 4. Dekapit. Keiml. v. *Helianthus annuus* nach 16 u. 24 Std. Krümm. im Hypok.

Fig. 5. Unverletzt. Keiml. v. *Helianth. annuus* mit positiver geotropisch. Krümmg.

Tabelle VI. *Impatiens Balsamine.*

Nr.	Zu Beginn der Versuches		Nach 18 Stunden	
	Länge des Hypokotyls mm	Länge der Wurzel mm	Größe des dekapit. Stückes mm	Krümmungsgrad
1	3,0	2,0	2,0	90°
2	3,0	2,0	2,5	80°
3	2,5	1,5	2,0	keine Krümmung
4	3,0	2,5	3,0	90°
5	2,0	2,0	2,0	50°
6	2,0	1,0	1,0	sehr schwache Krümmung
7	2,5	2,0	2,0	90°
8	2,0	1,0	1,0	sehr schwache Krümmung
9	3,0	1,5	1,5	80°
10	3,5	2,0	2,0	90°

Man sieht, daß alle Keimlinge, mit einer Ausnahme, eine positiv geotropische Krümmung ausgeführt haben. Die Krümmung befand sich am Schluß des Versuches ungefähr in der Mitte des Hypokotyls. Die Krümmung erfolgte nicht bei allen Objekten in gleichem Maße. Einzelne erreichten denselben Krümmungswinkel wie nicht dekapitierte Keimlinge.

Keimpflanzen von *Phaseolus vulgaris* und *Phaseolus multiflorus* unterscheiden sich insofern voneinander, als bei *Phaseolus multiflorus* die Kotyledonen in der Erde stecken beiben, während sie bei *Phaseolus vulgaris* durch das Hypokotyl über die Erde emporgehoben werden. Das Steckenbleiben der Kotyledonen bei *Phaseolus multiflorus* hat seinen Grund zum Teil darin, daß das Hypokotyl nur ein beschränktes Wachstum besitzt. Es erreicht eine Länge von ca. 20 mm, außerdem bleibt es positiv geotropisch. Es wird sich also auch aus diesem Grunde nicht über den Boden erheben, ähnlich wie der Kotyledon von *Phönix dactylifera*. Das Hypokotyl von *Phaseolus vulgaris* wächst längere Zeit weiter und wird im Laufe der Entwicklung negativ geotropisch. Beide Faktoren bewirken offenbar das Emporkommen des Hypokotyls über dem Boden. In der Jugend führt also auch das Hypokotyl von *Phaseolus* eine positiv geotropische Krümmung aus.

Wenn man Samen von *Phaseolus multiflorus* oder *Phaseolus vulgaris* in der üblichen Weise mit der Mikropyle nach unten in den Boden steckt, so befinden sich Hypokotyl und Kotyledon in horizontaler Lage. Bei der Keimung beobachtet man, daß das Hypokotyl durch positiv geotropische Krümmung die Wurzel senkrecht in den Boden führt. Eine solche Krümmung kann man naturgemäß vermeiden, wenn man die Samen so steckt, daß sich die Mikropyle nicht unten, sondern auf der Seite befindet und zwar oberhalb des Hilums. Dann befinden sich Wurzel und Hypokotyl in normaler senkrechter Lage, müssen also ohne Krümmung senkrecht in den Boden wachsen. Dies tritt in der Tat ein.

Das Hypokotyl vermag sich auch nach Dekapitation der Wurzelspitze positiv geotropisch zu krümmen, wie die folgenden Versuche lehren.

Keimlinge von *Phaseolus multiflorus* wurden, nachdem die Wurzel abgeschnitten war, in Sägespänen horizontal gelegt. Die Länge von Hypokotyl und Wurzel betrug 8—10, bezüglich 3—4 mm (Fig. 6, 7, 8, 9). Nach 24 Stunden hatten sämtliche Keimlinge

eine positiv geotropische Krümmung ausgeführt und zwar in gleichem Maße, wie nicht dekapitierte Keimlinge.

Auch Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* wurden in Sägespäne horizontal gelegt und nicht in der feuchten Kammer, weil sie da

Fig. 6. Unverletzter Keimling von *Phaseolus multiflorus* mit positiv geotropischer Krümmung im Hypokotyl.

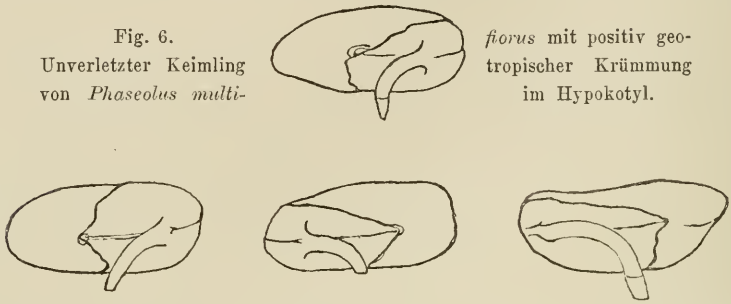

Fig. 7—9.
Dekapitierte Keimlinge von *Phaseolus multiflorus* mit positiv geotropischer Krümmung im Hypokotyl.

weniger gut reagierten (Fig. 10, 11, 12, 13). Dekapitierte Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* erreichten in Sägespänen eine positive geotropische Krümmung von meist 90 °. Die beobachteten Keimlinge besaßen ein Hypokotyl von ca. 4—6 mm Länge und eine Wurzel von ca. 2 mm Länge.

Die gleichen Versuche wurden angestellt mit Keimlingen von *Vicia Faba*, die ebenso wie Keimlinge von *Phaseolus multiflorus*

Fig. 10. Normaler Keimling von *Phaseolus vulgaris*.

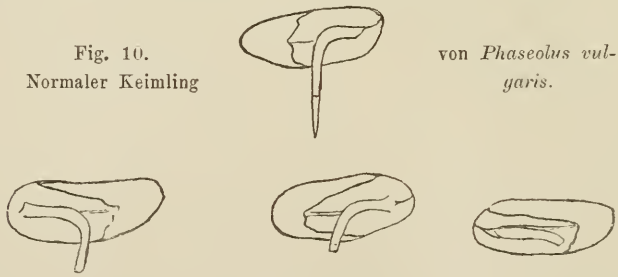

Fig. 11—13.
Dekapitierte Keimlinge von *Phaseolus vulgaris*; Positiv geotropische Krümmung im Hypokotyl.

ein nur kurzes Hypokotyl besitzen, außerdem mit Keimlingen von *Cucurbita Pepo*, *Convolvulus Tricolor*, *Raphanus sativus*, *Linum usitatissinum*, *Acer Pseudoplatanus*, *Ricinus communis*. Soweit ich konstatieren konnte, erfolgte auch bei Keimlingen der eben-

genannten Pflanzen eine positiv geotropische Reaktion im Hypokotyl, trotzdem die Wurzel abgeschnitten wurde (Fig. 14 u. 15). Dies Verhalten scheint demnach den dikotylen Keimpflanzen gemeinsam zu sein. Es läßt sich hiernach die Behauptung Copelands, daß die positiv geotropische Krümmung des Hypokotyls nur in Abhängigkeit vom Vegetationspunkte der Wurzel erfolgen könne, nicht aufrecht erhalten.

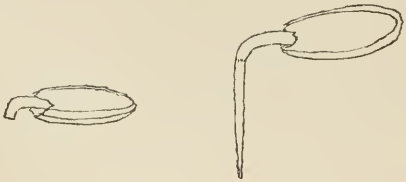

Fig. 14 u. 15.
Dekapitierter und nicht dekapitierter Keimling von *Cucurbita* mit positiv geotrop. Krümmung im Hypokotyl.

Pinus Pinea schließt sich in bezug auf das geotropische Verhalten seines Hypokotyls eng an die Dikotylen an. Auch bei *Pinus Pinea* wird bei horizontal liegenden Keimlingen die Wurzel durch eine Abwärtskrümmung des Hypokotyls in den Boden geführt. Ebenso zeigen oft ältere Keimlinge, wenn sie über den Boden emporkommen, eine seitliche Krümmung. Die Abwärtskrümmung des Hypokotyls bei Horizontallage (Fig. 15) tritt auch dann ein, wenn man die Wurzel teilweise oder ganz abtrennt. Zum Vergleich sei die folgende Tabelle angeführt.

Tabelle VII. *Pinus Pinea.* Temp. 23°.

Nr.	Zu Beginn des Versuches			Nach 18 Stunden
	Länge des Hypokotyls mm	Länge der Wurzel mm	Länge des abgeschn. Stückes mm	Krümmungswinkel Grad
1	9	13	5	60
2	9	7	5	80
3	11	12	6	50
4	15	16	10	60
5	12	15	10	40
6	11	13	6	10
7	11	8	5	30
8	10	15	6	keine Krümmung

Copeland gibt an, daß bei monokotylen Keimpflanzen, speziell bei denen von *Phoenix* und *Yucca* ebenfalls der Vegetationspunkt der Wurzel das maßgebende Organ für die Krümmungsbewegung des Kotyledons sei. *Phoenix* und *Yucca* unterscheiden

sich insofern voneinander, als bei *Yucca* der Kotyledon zunächst positiv geotropisch ist und nach einer gewissen Entwicklung negativ geotropisch wird, während der Kotyledon von *Phoenix* bis zum Ende seines Wachstums positiv geotropisch bleibt und daher nie über die Erde emporkommt.

Der Kotyledon von *Yucca* bildet in ähnlicher Weise wie bei *Allium*[1]) ein scharfes Knie mit einer Protuberanz. Es kommt offenbar zustande, indem der basale Teil des Kotyledons negativ geotropisch wird, während der apikale, übrigens noch wachsende Teil, positiv geotropisch gekrümmt bleibt. Da diese Erscheinung bereits auf einem ziemlich frühen Entwicklungsstadium eintritt, so wurden bei unseren Versuchen nur ganz junge Keimlinge verwendet, um Komplikationen, die aus dem gleichzeitigen Eintreten dieser Kniebildung sich ergeben würden, zu vermeiden. Keimlinge von *Yucca angustifolia* wurden, nachdem die Wurzel teilweise oder ganz dekapitiert war, in der feuchten Kammer horizontal befestigt (Fig. 16 u. 17). Auch hier wurde dafür gesorgt, daß immer eine andere Flanke nach unten zu liegen kam. Wie aus der folgenden Tabelle VIII hervorgeht, war nach 24 Stunden fast in allen Fällen eine positiv geotropische Krümmung des Kotyledons erfolgt, wenn sie auch nicht überall den gleichen Krümmungswinkel erreicht hatte. Jedoch erfolgte sie in gleicher Weise wie bei nicht dekapitierten Kontrollexemplaren.

Fig. 16.
Keimling von *Yucca angustifolia*. Wurzel entfernt.

Fig. 17.
Älterer Keimling v. *Yucca angustifolia* mit ausgebildetem Knie.

Tabelle VIII. *Yucca angustifolia.*

Nr.	Zu Beginn des Versuches			Nach 24 Stunden
	Länge des Kotyledons mm	Länge der Wurzel mm	Länge des dekapit. Stückes mm	Krümmung
1	7	35	20	negative Krümmung in der Basis
2	5	22	5	positive Krümm. in der Mitte des Kotyledon
3	2	7	3	sehr schwache pos. Krümm. im Kotyledon

1) Neubert, Untersuchungen über die Krümmungen des Keimblattes bei *Allium*. Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, Bd. XXXVIII, S. 123—130.

Fortsetzung der Tabelle VIII.

Nr.	Zu Beginn des Versuches			Nach 24 Stunden
	Länge des Kotyledons mm	Länge der Wurzel mm	Länge des dekapit. Stückes mm	Krümmung
4	2	5	2	—
5	5	23	10	positiv im Kotyledon, 80°
6	2	5	2	„ „ „ 20°
7	2,5	10	5	„ „ „ 75°
8	1,5	5	2	—
9	1,5	5	2	positiv im Kotyledon, 30°
10	2	15	5	„ „ „ 30°
11	3	20	5	„ „ „ 90°
12	2	7	3	„ „ „ 70°

Ehe Versuche mit *Phoenix dactylifera* angestellt wurden, wurde untersucht, ob die äußerlich wahrnehmbare Grenze von Wurzel und Kotyledon auch der wirklichen Grenze entspricht. An Längsschnitten konstatierte ich, daß dies tatsächlich der Fall ist[1]) (Fig. 18). Macht man einen Querschnitt an dieser Stelle, so trennt man dadurch nur die Wurzel ab, während der Sproß, der sich in den Kotyledon vorwölbt, mit ihm in Zusammenhang bleibt. Führt man den Schnitt etwas höher, so wird auch der Sproß abgetrennt, und man kann ihn aus der Höhlung des Kotyledons herausheben.

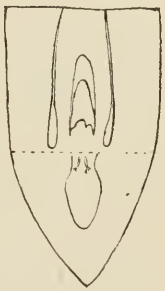

Fig. 18. Längsschnitt durch Wurzel u. älteren Teil des Kotyledons von *Phoenix dactylifera*. Punkt. Linie trennt Wurzel u. Kotyledon.

Der Verlauf der positiv geotropischen Krümmung im Kotyledon von *Phoenix dactylifera* wurde zunächst an nicht dekapitierten Keimlingen beobachtet. Bei dem Versuche, der der folgenden Tabelle IX zugrunde liegt, war die Wurzel nur sehr kurz. Es ist daher die Gesamtlänge von Wurzel und Kotyledon angegeben. Bei dem Versuche wurde der Kotyledon, von der Basis an gerechnet, in Millimeterzonen eingeteilt. Es ist weiter angegeben, die Zone des stärksten Zuwachses nach 24 Stunden, ferner der Grad der Krümmung und die betreffende Millimeterzone, in der sich am Schluß des Versuchs die stärkste Krümmung befand.

1) Abbildungen bei Sachs, Bot. Zeitg. 1862.

Tabelle IX. *Phoenix dactylifera.*

Nr.	Zu Beginn des Versuches	Nach 24 Stunden		
	Länge von Wurzel und Kotyl. mm	Zone des stärksten Zuwachses	Krümmungszone	Grad der Krümmung
1	13	5	5	90°
2	7	3	3—4	80°
3	7	2—3	2—3	80°
4	8	2—3	2—3	90°
5	8	3—4	3—4	70°
6	7	3—4	3—4	80°

Es ist also durchweg eine Krümmung im Kotyledon erfolgt. Die Krümmungszone fällt mit der Zone des stärksten Wachstums zusammen. Die Krümmung scheint sofort in der betreffenden Zone einzutreten (Fig. 19).

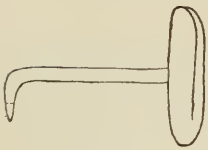

Fig. 19.
Normaler Keimling von *Phoenix dactilifera* mit positiv geotropischer Krümm. im Kotyledon.

Nun wurden Keimlinge horizontal gelegt, bei denen die Wurzel an der Grenze abgeschnitten worden war. Sie krümmten sich ebenso positiv geotropisch, als wenn die Wurzel noch vorhanden wäre. Der Sproß blieb bei diesem Versuche erhalten. Auch hier war der Kotyledon in Millimeterzonen eingeteilt.

Tabelle X. *Phoenix dactylifera.*

Nr.	Zu Beginn des Versuches		Nach 24 Stunden		
	Länge des Kotyledon mm	Länge der abgeschnitt. Wurzel mm	Zone des stärksten Zuwachses	Krümmungszone	Krümmungswinkel
1	30	1	6	6	90°
2	19	1,5	3	3—4	80°
3	27	1,5	4—5	4—5	80°
4	20	1,5	4	4	70°
5	35	2,0	6	6	70°
6	40	1,5	6—7	6	80°

Ebenso führte der Kotyledon eine positiv geotropische Krümmung aus, wenn nicht nur die Wurzel, sondern auch der Sproß durch den Schnitt entfernt worden war. Allerdings erfolgte die

Krümmung nicht in dem gleichen Maße. Das hat seinen Grund wohl darin, daß der Schnitt näher der Reaktionszone erfolgte. Der Wundschock vermochte dadurch stärker auf sie zu wirken. Doch bestätigt auch dieser Versuch, daß sich der Kotyledon von *Phoenix dactylifera* ohne Anwesenheit der Wurzel in durchaus gesetzmäßiger Weise positiv geotropisch zu krümmen vermag.

Es hat sich bei unseren Versuchen zeigen lassen, daß sowohl das Hypokotyl als auch der Kotyledon nicht in dem Maße von der Wurzelspitze abhängig sind, wie es Copeland wahrscheinlich zu machen suchte. Wie kommt es aber, daß Copeland zu solcher Ansicht gelangte? Vielleicht bietet eine Erklärung hierfür das abweichende Verhalten von *Lupinus albus*. Er hatte konstatiert, daß bei jungen *Lupinus*-Keimlingen nach Abtrennung der Wurzelspitze eine Reaktion unterblieb. Da er aber mit älteren Keimlingen übereinstimmende Resultate nicht erzielte, unterließ er es,

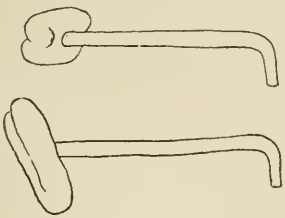

Fig. 20 u. 21.
Keimlinge von *Phoenix*. Positiv geotropische Krümmung im Kotyledon trotz Dekapitation der Wurzel.

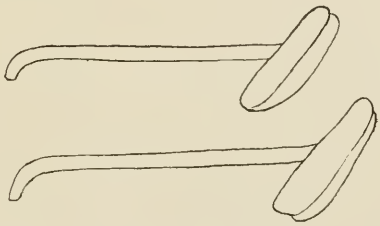

Fig. 22 u. 23.
Keimlinge von *Phoenix*, ebenfalls mit geotropischer Krümmung. Nicht nur die Wurzel, sondern auch der Sproß wurde entfernt.

mit ihnen Dekapitationsversuche anzustellen. Er beschränkte sich vielmehr darauf, den Verlauf des Wachstums und der Krümmung im Hypokotyl zu verfolgen. Aus der Tatsache, daß das Wachstum in der ersten Zeit hauptsächlich in der Basis erfolgt, schloß er, in Verbindung mit seinen Dekapitationsversuchen bei *Lupinus albus*, daß sich das Hypokotyl anfangs wie eine Wurzel verhalte, also eine positiv geotropische Reaktion nur in Abhängigkeit von der sensiblen Wurzelspitze ausführen könne. Nach meinen Experimenten ist dies nicht der Fall. Es ist aber auch wenig wahrscheinlich, daß von der Wurzelspitze über derartig große Entfernungen, wie sie durch den Zuwachs geschaffen werden, ein Reiz geleitet wird. Höchstens könnte man für die jüngsten Stadien

annehmen, daß ein in der Wurzelspitze perzipierter Reiz auf die Reaktionszone des Hypokotyls oder des Kotyledons ausstrahlt und auf ihre positiv geotropische Krümmung beschleunigend einwirkt. Eine solche Annahme wird durch die hier mitgeteilten Versuche nicht unmöglich gemacht und wir werden sehen, daß der traumatische Reiz in der Tat von der Wurzelspitze bis zum Hypokotyl und Kotyledon fortgeleitet wird.

Die Perzeption des geotropischen Reizes muß bei den dekapitierten Keimlingen in dem reagierenden Organe selbst erfolgen, wenn man nicht annehmen will, daß der Reizanstoß vom Vegetationspunkte des Sprosses ausgeht. Einer solchen Annahme widersprechen schon die bei *Phoenix dactylifera* gemachten Beobachtungen, wo eine Krümmung auch nach Verlust des Sprosses erfolgte. Dennoch wurden einige Versuche mit dikotylen Keimpflanzen gemacht. Bei Keimlingen von *Phaseolus multiflorus* wurde das eine Keimblatt und die Plumula entfernt. Nachdem noch die Wurzel abgeschnitten worden war, wurden die Keimlinge in feuchten Sägespänen horizontal gelegt, wo sie eine positiv geotropische Krümmung ausführten. Infolge des doppelten Wundschockes fiel die Krümmung nicht sehr stark aus.

Bei jungen Keimlingen von *Helianthus* wurden beide Keimblätter mit der eingeschlossenen Plumula weggeschnitten. Nachdem auch die Wurzelspitze dekapitiert worden war, wurden die Keimlinge an der Wurzel horizontal fixiert. Auch hier erfolgte eine positiv geotropische Krümmung im Hypokotyl.

Sonach kommen wir zu dem Ergebnis, daß das Hypokotyl und der Kotyledon nicht nur positiv geotropisch reaktionsfähig sind, sondern auch den maßgebenden Reiz selbst perzipieren. Bei diesen Organen fällt offenbar Perzeption und Aktion zusammen. Es bedeutet dies keine außergewöhnliche Annahme, da ja das Zusammenfallen von Perzeption und Reaktion der gewöhnliche Fall ist[1]). Der jeweilige Ort der stärksten Krümmung fällt in die Zonen des stärksten Wachstums.

Versuche am Klinostaten.

Wenngleich es kaum zweifelhaft ist, daß die im vorhergehenden Abschnitt untersuchte Krümmung eine Folge der einseitig wirkenden Schwerkraft ist, wurden dennoch entsprechende Versuche am

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, S. 602.

Klinostaten gemacht. Die Methode der langsamen Drehung am Klinostaten ist in unserem Falle wohl anwendbar, weil ja Hypokotyl und Kotyledon, wie sich bei unseren Versuchen ergab, allseitig reizbar sind. Nur bei solchen Organen wird an der horizontalen Achse des Klinostaten die einseitige Reizung durch die Schwerkraft in eine allseitige verwandelt und so das Eintreten einer geotropischen Krümmung unmöglich gemacht[1]).

Es wurden von allen untersuchten Pflanzen Keimlinge an der horizontalen Achse des Klinostaten gedreht, wobei das Hypokotyl oder der Kotyledon der Klinostatenachse parallel gerichtet war. Wie bei den früheren Versuchen wurde die Wurzel ganz oder teilweise abgeschnitten. Eine merkliche Krümmung trat im allgemeinen nicht auf. Das Hypokotyl und der Kotyledon wuchsen gerade weiter. Bei *Helianthus* trat natürlich die bereits erwähnte autonome Krümmung ein, jedoch bei dekapitierten Keimlingen in schwächerem Maße. Aus dem Verhalten der Keimlinge am Klinostaten ergibt sich, daß die positiv geotropische Krümmung des Hypokotyls und des Kotyledons wirklich unter dem Einfluß der einseitig wirkenden Schwerkraft erfolgt. Gleichzeitig beweist das Geradebleiben der Keimlinge am Klinostaten, daß bei der Dekapitation eine traumatische Reizung nicht stattgefunden hat. Wäre dies der Fall gewesen, so müßte die entsprechende Reaktion am Klinostaten um so stärker hervortreten. Nach dem Drehen am Klinostaten wurden verschiedentlich Keimlinge in horizontaler Lage im dampfgesättigten Raume befestigt, nachdem nochmals ein ca. 1 mm langes Stück abgeschnitten worden war. Die Keimlinge führten in normaler Weise eine positiv geotropische Krümmung aus. Das Unterbleiben einer Krümmung am Klinostaten beruhte also nicht etwa auf einem Verluste der Reaktionsfähigkeit.

Traumatropische Versuche.

Bekanntlich ruft eine einseitige Verletzung der Wurzelspitze eine traumatische Krümmung der Wurzel[2]) hervor. Zum ersten Male wurde die Erscheinung von Darwin[3]) beobachtet und be-

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, S. 567. — Sachs, Arbeiten des bot. Instituts zu Würzburg, Bd. II, S. 210 u. 216. — Noll, Heterogene Induktion, S. 12.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, S. 590 ff.

3) Darwin, Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsch von Carus. Stuttgart 1881, S. 127 ff.

schrieben. Als er den Vegetationspunkt der Wurzel einseitig verletzte, erfolgte in der Streckungszone der Wurzel eine von der Wundstelle weggewendete Krümmung. Nach Darwin ist der traumatropische Reizvorgang noch oft untersucht worden[1]). Besonders eingehende Versuche wurden von Spalding angestellt. Er fand, daß eine von der Wunde weggewendete Krümmung nur eintrat, wenn er die Spitze innerhalb einer Zone von 1,2 mm verletzte[2]). In jedem anderen Falle erfolgte eine mechanische Biegung. Diese wird verursacht durch Wachstumshemmungen des verletzten Gewebes. Die Wunde kommt hierbei auf die konkave Seite der gekrümmten Wurzel zu liegen.

Alle die bisher mitgeteilten Untersuchungen wurden an älteren Wurzeln gemacht, die sich sehr energisch krümmen, da bei ihnen eine wohlausgebildete Streckungszone vorhanden ist. Es ist nun die Frage, ob bei Keimlingen mit noch sehr kurzer und daher nur wenig krümmungsfähiger Wurzel durch eine einseitige Verletzung der Wurzelspitze etwa das Hypokotyl oder der Kotyledon zu einer traumatropischen Krümmung veranlaßt wird.

Bei den folgenden Versuchen wurden die Keimlinge nach einseitiger Verletzung der Wurzelspitze in vertikaler Lage in der feuchten Kammer befestigt oder in lockere Sägespäne gesteckt. Die Verwundung geschah durch Verbrennen mit einem heißen Glasstab, anfangs auch durch Ätzen mit Höllenstein. Auf beide Arten wurden gleich gute Krümmungen erzielt. Jedoch wurde später hauptsächlich die Glasstabmethode angewendet, da sich dabei die Stärke der Verwundung besser regulieren läßt. Bei dem Ätzen mit Höllenstein fällt nämlich die Wunde leicht etwas unregelmäßig aus, da oft auch das nicht unmittelbar berührte Gewebe zerstört wird. Ein dünner Glasstab wurde zu einer Spitze ausgezogen und dann abgeschmolzen, so daß eine kleine Kugel ent-

1) Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881, S. 141. — Detlefsen, Über die von Darwin behauptete Gehirnfunktion der Wurzelspitzen. Arbeiten des bot. Instituts Würzburg, 1882, II, S. 642. — Spalding, The traumatropic curvature of roots. Annals of Botany 8, 1894, p. 423 ff. — Burns, Regeneration and its relation to traumatropism. Beihefte zum bot. Zentralbl. 1904, Bd. XVIII, S. 159 bis 164. — Němec, Studien über Regeneration. Berlin 1905, S. 350—355. — Nordhausen, Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 44, 1907, S. 594 ff. u. 607 ff. — Fitting, Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1907, S. 231—234 u. 251.

2) Spalding, a. a. O. S. 424.

stand. Diese wurde jedesmal vor dem Berühren in der Flamme des Sparbrenners bis zur Rotglut erhitzt. An der Berührungsstelle entstand ein kleiner brauner Fleck, an dessen Ausdehnung man ungefähr ersehen konnte, ob die Wunde kräftig genug war. Wurzeln älterer Keimlinge, auf solche Weise verletzt, führen, wie auch Spaldings Versuche zeigen, eine sehr schöne traumatropische Krümmung aus. Vor allem ist hervorzuheben, daß die Krümmung immer sehr gleichmäßig erfolgte. Infolgedessen kam es höchst selten vor, daß bei einem Keimling eine traumatropische Krümmung unterblieb.

Zunächst wurden Versuche mit *Lupinus albus* gemacht. Nachdem die jungen Keimlinge an der Wurzelspitze seitlich mit dem heißen Glasstab berührt worden waren, wurden sie in der feuchten Kammer vertikal befestigt. Die Kotyledonen waren mit feuchtem Fließpapier umwickelt. In der folgenden Tabelle XI sind neben den Maßen zu Beginn des Versuches die Beobachtungen nach 19 Stunden angegeben.

Tabelle XI. *Lupinus albus.*

Nr.	Zu Beginn des Versuches		Nach 19 Stunden
	Länge des Hypokotyls mm	Länge der Wurzel mm	Krümmung
1	4,9	2,0	schwach
2	4,0	2,0	90° Mitte Hypokotyl
3	4,8	1,8	90° „ „
4	4,0	1,8	70° „ „
5	4,0	1,8	80° „ „
6	4,0	1,8	70° unter der Mitte
7	4,5	2,3	80° „ „ „
8	4,0	2,0	70° Mitte Hpyokotyl
9	4,5	1,8	90° „ „
10	4,8	2,0	40° unter der Mitte

Die Tabelle zeigt, daß bei allen Keimlingen eine Reaktion im gleichen Sinne eingetreten ist. Sie besteht in einer Ablenkung aus der Vertikalen. Bemerkenswert ist dabei, daß die Krümmung im Hypokotyl erfolgt ist, während die nur sehr kurze Wurzel vollständig gerade blieb. Die traumatropische Krümmung machte sich im Hypokotyl schon nach 6—7 Stunden bemerkbar (Fig. 24). Am zweiten Tage hatten die Hypokotyle ihre Krümmung soweit ver-

stärkt, daß eine doppelte Schleife zustande gekommen war. Die Wurzel selbst war auch jetzt noch gerade. Auch schien ihr Wachstum unter dem Einfluß der Verwundung eine Verzögerung zu erleiden.

Etwas ältere Keimlinge, bei denen die Wurzel bereits lebhaft zu wachsen begann, führten weniger regelmäßige Krümmungen aus. Es erfolgte zwar auch hier eine Krümmung im Hypokotyl, jedoch

Fig. 24.
Keimling von *Lupinus albus* mit traumatropischer Krümm. im Hypokotyl nach 8 u. 24 Std.

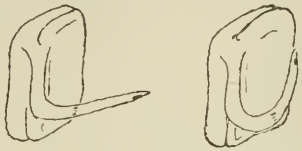

Fig. 25 u. 26.
Ältere Keimlinge von *Lupinus* mit traumatropischer Krümm. im Hypokotyl.

hauptsächlich im unteren Teile. Zur Bildung einer Schleife kam es nicht. Meist wurde die Wurzel nur durch eine Krümmung des Hypokotyls aus ihrer normalen Lage abgelenkt, im Höchstfalle so weit, daß sie nach oben sah.

Tabelle XII. *Lupinus albus.*

Nr.	Zu Beginn des Versuches		Nach 24 Stunden
	Länge des Hypokotyls mm	Länge der Wurzel mm	Krümmung
1	8	4,5	hakenförmig an der Grenze
2	8	3	Wurzel gerade, Hypokotyl gekrümmt
3	8	4	" " " "
4	8	4	an der Grenze
5	7,5	3,5	Krümmung an der Basis des Hypokot., 90°
6	7,5	4,3	Wurzel gerade, Basis des Hypokotyls gekr.

Bemerkenswert ist hierbei, daß die Wurzel, obwohl sie lebhaft wuchs, dennoch gerade geblieben war (Fig. 25 u. 26).

Bei noch älteren Keimlingen, deren Wurzeln eine Länge von 10 mm hatten, erfolgte eine Krümmung nur in der Wurzel. Die Wurzel bildete nach 24 Stunden eine Schleife, die sich nach weiteren 24 Stunden verdoppelte. Das Hypokotyl dagegen blieb während dieser Zeit vollständig gerade.

Wir sehen also, daß bis zu einem gewissen Altersstadium das Hypokotyl von *Lupinus albus* durch eine einseitige Verletzung der Wurzelspitze zu einer traumatropischen Krümmung veranlaßt wird. In dem einen Falle (Tab. XI) betrug der ursprüngliche Abstand der Wunde von der Reaktionszone 2, im anderen Falle (Tab. XII) mindestens 4 mm.

Weitere Versuche wurden angestellt mit Keimlingen von *Phaseolus multiflorus*, *Phaseolus vulgaris*, *Helianthus annuus*, *Ricinus communis*, *Pinus Pinea* und *Phoenix dactylifera*.

Was zunächst die Versuche mit *Phaseolus multiflorus* anbetrifft, so ist zu konstatieren, daß die Keimlinge in sehr schöner Weise eine traumatropische Krümmung ausführten. Das Hypokotyl krümmte sich unter dem Einfluß des von der Wurzelspitze ausgehenden Reizes in gleicher Weise wie das Hypokotyl von *Lupinus albus* (Fig. 27). Zu den Versuchen wurden junge Keimlinge benutzt, deren Wurzeln ca. 2 mm lang waren. Schon 15 Stunden, nachdem die Wurzelspitze einseitig verwundet worden war, hatte das anfangs vertikal orientierte Hypokotyl sich um einen rechten Winkel aus dieser Lage weggekrümmt. Nach insgesamt 24 Stunden hatte die Krümmung im Hypokotyl soweit zugenommen, daß die Wurzel, die vollständig gerade blieb, senkrecht nach oben zeigte. Die Reaktion erfolgte ungefähr in der Mitte des Hypokotyls, so daß in diesem Falle die anfängliche Entfernung von Wunde und Reaktionszone ca. 4 mm betrug.

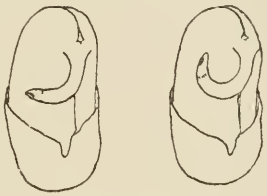

Fig. 27.
Junger Keimling von *Phaseolus multiflorus* mit traumatropischer Krümmung im Hypokotyl nach 16 u. 24 Std.

Bei Keimlingen von *Phaseolus vulgaris* ist man zunächst zweifelhaft, ob man die eintretende Krümmung wirklich als traumatropische Krümmung aufzufassen hat. — Es wurden auch hier nur ganz junge Keimlinge verwendet, deren Hypokotyl ca. 5—6 mm und deren Wurzeln ca. 2 mm lang waren. — Trotzdem erfolgte die Reaktion nicht in gleicher Weise wie bei *Lupinus albus* oder *Phaseolus multiflorus*. Die Krümmung hatte viel Ähnlichkeit mit einer Wachstumsnutation, wie sie ja bei Keimlingen oft auftreten. Die Wurzel, die ebenso wie das Hypokotyl ziemlich lebhaft gewachsen war, war vollständig gerade geblieben (Fig. 28, 29, 30). Nur das Hypokotyl hatte sich in seinem basalen Teile gekrümmt und dadurch die Wurzel um ca. 90° aus der Vertikalen abgelenkt. Daß aber tatsächlich eine traumatropische Krümmung vorlag, geht

daraus hervor, daß sich die Wurzel stets von der Wunde wegzuwenden versucht hatte. Demgemäß lag die Wunde stets auf der Konvexseite. Die Wunde war im Anfang von der späteren Reaktionszone ca. 4 mm entfernt. Die Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* befanden sich bei dem Versuche in feuchten lockeren Sägespänen, da sie, wie bereits erwähnt, hier besser reagierten, als in der feuchten Kammer.

Fig. 28—30.
Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* mit traumatropischer Krümmung im Hypokotyl.

Bei Keimlingen von *Pinus*, *Ricinus* und *Helianthus* gelang es mir nicht, einwandfreie traumatropische Krümmungen im Hypokotyl hervorzurufen.

Bei Keimlingen von *Phoenix dactylifera* verfärbt sich die Wurzel nach Berührung mit dem heißen Glasstabe in ihrer ganzen Ausdehnung, so daß es den Anschein hat, als ob die ganze Wurzel abgestorben wäre. Es erfolgte aber stets eine traumatropische Krümmung im Kotyledon derart, daß die Wurzelspitze aus ihrer vertikalen Lage nach der von der Wunde abgekehrten Seite abgelenkt wurde. Es ist also das Schwarzwerden der Wurzel nicht von Bedeutung für den gesetzmäßigen Verlauf der Reaktion.

In dem der Tabelle XIII zugrunde liegenden Versuche wurde der Kotyledon in Millimeterzonen eingeteilt. In der Tabelle sind angegeben die Maße zu Beginn des Versuches, der Grad der Krümmung und die betreffende Zone, wo sich der Ort der stärksten Krümmung am Schluß des Versuches befand.

Tabelle XIII. *Phoenix dactylifera.*

Temp. 23 °.

Nr.	Zu Beginn des Versuches		Nach 19 Stunden	
	Länge des Kotyledons mm	Länge der Wurzel mm	Grad der Krümmung	Krümmungszone
1	42	2	schwach	unbestimmt
2	45	1,8	—	—
3	55	2,5	30 °	3
4	50	3	70 °	3
5	43	2,5	80 °	3—4

Die Krümmung bei Keimlingen von *Phoenix dactylifera* hat einen etwas anderen Charakter als bei Keimlingen von *Lupinus albus* und *Phaseolus multiflorus*. Denn während bei diesen das Hypokotyl nach einseitiger Verletzung der Wurzelspitze sich meist in seiner ganzen Ausdehnung an der Krümmung beteiligt, wird bei *Phoenix dactylifera* die Krümmung nur von einer sehr kurzen Zone ausgeführt (Fig. 30 und 31). Es sieht aus, als ob der Kotyledon an einer Stelle scharf umgebogen worden wäre. Die Ursache liegt darin, daß die wachsende Zone beim Kotyledon von *Phoenix dactylifera* nur sehr kurz ist. Bei *Phoenix dactylifera* ist die Wunde von der Reaktionszone getrennt durch eine Zone, die überhaupt nicht reaktionsfähig ist. Die betreffende Zone des Kotyledons nämlich, die den Sproß umschließt, besitzt ein so geringes Wachstum, daß sie sich an einer Krümmung aktiv nicht beteiligen kann. Haben die Keimlinge von *Phoenix dactylifera* ein gewisses Altersstadium erreicht, so beginnt die Wurzel kräftiger zu wachsen. Dann wird die traumatropische Krümmung nicht mehr vom Kotyledon, sondern allein von der Wurzel ausgeführt. Nach 24 Stunden bildeten in diesem Falle Wurzel und Kotyledon einen rechten Winkel. Die Wurzel war in ihrem oberen Teile scharf umgebogen. Der Kotyledon blieb während dieser Zeit und auch im Verlauf weiterer 24 Stunden völlig gerade, obgleich er, wie das Auseinanderrücken der Tuschemarken erkennen ließ, noch immer wuchs.

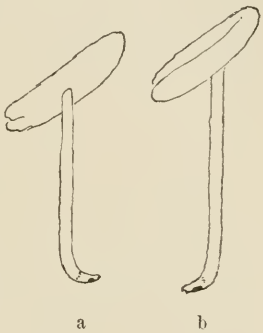

Fig. 31 a u. b.
Keimling von *Phoenix dactylifera* mit traumatropischer Krümmung im Kotyledon.

Nach diesen Versuchen wird in der Tat durch eine einseitige Verletzung der Wurzelspitze das Hypokotyl oder der Kotyledon zu einer entsprechenden traumatropischen Krümmung veranlaßt. Daraus ergibt sich aber ohne weiteres das Bestehen einer Reiztransmission zwischen Wurzelspitze und Reaktionszone des betreffenden Organes. Besonders deutlich geht dies aus den Versuchen mit *Phoenix dactylifera* hervor, wo die Zone, der der traumatische Reiz induziert wird, von der Reaktionszone durch eine Zone getrennt ist, die wegen ihres geringen Wachstums zu einer Reaktion nicht befähigt ist.

Daß von der Wurzelspitze her bis in das Hypokotyl oder den Kotyledon ein Reizimpuls geleitet wird, gilt zunächst nur für den traumatischen Reiz.

Anderseits ist es, wie schon mitgeteilt, nicht unmöglich, daß von der Wurzelspitze her eine gewisse Reizleitung auch für positiv geotropische Reize besteht, besonders da die Wurzelspitze in erhöhtem Maße geotropisch sensibel ist. Nur ist der etwa zugeleitete Reizimpuls für die positiv geotropische Krümmung des Hypokotyls oder des Kotyledons nicht von solcher Bedeutung, wie Copeland annahm; denn nach unseren Versuchen vermögen sich Hypokotyl und Kotyledon sehr wohl selbständig zu krümmen. Die Wurzelspitze ist aber insofern maßgebend für die positiv geotropische Krümmung des Hypokotyls oder des Kotyledons, als sie durch zugeleitete Reizimpulse diese Krümmung zu beschleunigen vermag.

Negativ geotropische Reaktion.

Der Übergang vom positiven zum negativen Geotropismus im Hypokotyl und Kotyledon bietet eines der vielen Beispiele dafür dar, daß sich bei gewissen pflanzlichen Organen im Laufe der Entwicklung geotropische Eigenschaften ändern[1]). Dieser Wechsel vollzieht sich unter völliger Konstanz der Außenbedingungen und dient dazu, die betreffenden Organe in eine andere Gleichgewichtslage zu bringen.

Da aber diese Stimmungsänderung nicht durch äußere Faktoren bedingt wird und allein eine Folge der fortschreitenden Entwicklung ist, so ist nicht anzunehmen, daß sie zu irgend welchem beliebigen Zeitpunkte eintritt. Vielmehr werden nach Erreichung eines gewissen Altersstadiums, das wegen der individuellen Verschiedenheiten der einzelnen Keimlinge etwas schwankt, die betreffenden Keimlinge alle in gleicher Weise negativ geotropisch reagieren. Es ist aber klar, eben weil dieser Stimmungswechsel nicht durch eine Modifikation der Außenbedingungen hervorgerufen wird, daß er sich auch nicht momentan im ganzen Organ vollzieht. Es wird vielmehr so sein, daß an einer bestimmten Stelle der Übergang vom positiven zum negativen Geotropismus beginnt und von da aus allmählich fortschreitend auf die anderen Teile des Organes über-

1) Pfeffer, Reizbarkeit der Pflanzen, 1893, S. 22. — Pfeffer, Physiologie II, S. 609 u. 610.

greift, bis schließlich das Organ in seiner ganzen Ausdehnung negativ geotropisch geworden ist[1]).

In den folgenden Versuchen wurde beobachtet, von welcher Größe ab das Hypokotyl und das Kotyledon negativ geotropisch reagiert und in welchen Zonen die Änderung des Geotropismus zuerst erfolgt. Die Keimlinge wurden wie bei den positiv geotropischen Versuchen zum größten Teil in der feuchten Kammer horizontal befestigt. Es blieb sich dabei gleich, ob die Wurzel entfernt wurde oder nicht.

Bei Keimlingen von *Lupinus albus* ergab sich, daß immer dann eine negativ geotropische Reaktion erfolgte, wenn die Hypokotyle etwas länger als 15 mm waren. Die stärkste Krümmung befand sich nach 24 Stunden ungefähr 5—6 mm über der Basis des Hypokotyls, also im unteren Drittel. In der folgenden Zeit griff dann die Krümmung allmählich auf die oberen Zonen über. Es scheint die Reizumstimmung in den basalen Zonen zu beginnen, da hier zuerst eine Reaktion eintritt. Außerdem war zu bemerken, daß das Hypokotyl von der Basis her in dem selben Maße, wie die Krümmung fortschritt, etwas dicker wurde. Ferner nahm zu gleicher Zeit das Längenwachstum in den einzelnen Zonen zu, wie später erörtert werden soll. Eine S-förmige Krümmung kam bei Keimlingen von *Lupinus albus* selten zustande oder doch nur in ganz geringem Maße. Es war dann das Hypokotyl an der Ansatzstelle der Kotyledonen schwach nach unten gekrümmt.

Für Keimlinge von *Helianthus annuus* wurde konstatiert, daß eine Aufkrümmung eintrat, wenn die Hypokotyle eine Länge von ca. 6 mm besaßen. Es wurde dabei in folgender Weise verfahren. Keimlinge, deren Hypokotyle ungefähr die angegebene Länge besaßen, wurden bis an die Grenze von Wurzel und Hypokotyl in Töpfe mit feingesiebter Erde gepflanzt. Dann wurden die Töpfe so gestellt, daß die Hypokotyle horizontal lagen. Am nächsten Tage hatten sich sämtliche Keimlinge an der Basis des Hypokotyls aufgerichtet. In seinem oberen Teile hatte das Hypokotyl eine positiv geotropische Krümmung ausgeführt, so daß die Kotyledonen nach unten sahen. Die Hypokotyle waren also S-förmig gekrümmt.

---

1) In ähnlicher Weise erfolgt nach Ritter bei Pflanzen vom Mohn die Ausbildung des negativen Geotropismus von der Basis zur Spitze. Ritter, Sur la flexion et le redressement de la pedoncule du pavot. Die Arbeit lag mir nur vor im Referat des Bot. Centralbl., Bd. 108, 1908, II, S. 603.

Wenn man Keimlinge an den Kotyledonen fixierte, so erfolgte ebenfalls eine S-förmige Krümmung, da sich das Hypokotyl an der Spitze positiv geotropisch krümmte und an seiner Basis aufzurichten versuchte. Im Laufe der Zeit führte das Hypokotyl auch in seinen oberen Zonen eine negativ geotropische Krümmung aus. Es wird also der positive Geotropismus in den einzelnen Teilen des Hypokotyls allmählich durch den negativen Geotropismus ersetzt, so daß schließlich auch die positiv geotropische Krümmung unterhalb der Kotyledonen ausgeglichen wird und das Hypokotyl vollständig negativ geotropisch ist (Fig. 32—36).

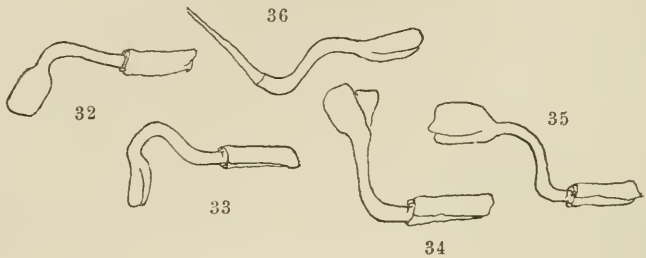

Fig. 32—36.
Keimlinge von *Helianthus annuus* mit S-förmiger Krümmung im Hypokotyl.

Bei den Keimlingen von *Helianthus annuus* kann man sehr schön sehen, wie der Wechsel des Geotropismus in der Basis des Hypokotyls beginnt und allmählich sich auch in den höher gelegenen Zonen vollzieht. Zur selben Zeit, wo die Basis bereits negativ geotropisch reagiert, ist die Spitze des Hypokotyls noch positiv geotropisch. Aus diesem Gegensatz resultiert die erwähnte S-förmige Krümmung. Er ist aber auch die Ursache für eine Krümmung, die im folgenden kurz beschrieben werden soll.

Es wurden Keimlinge von *Helianthus annuus*, deren Hypokotyl eine Länge von ca. 4—5 mm und deren Wurzeln ca. 3 bis 5 mm lang waren, in der feuchten Kammer horizontal befestigt. Am nächsten Tage zeigten die Keimlinge in der Mitte des Hypokotyls eine positiv geotropische Krümmung. Am folgenden Tage war eine Überkrümmung eingetreten und zwar derart, daß die Wurzel und der übrige Teil des Hypokotyls horizontal zu liegen kamen. — Die Wurzel war im unteren Teil nach unten gekrümmt. — Das Hypokotyl hatte also eine U-förmige Krümmung ausgeführt, dessen beide Schenkel horizontal lagen. Das Zustandekommen dieser eigenartigen Krümmung ist offenbar so zu erklären. Das

Hypokotyl war zu Beginn des Versuches ungefähr 4—5 mm lang, hatte also noch nicht das Stadium erreicht, in dem es negativ geotropisch reagiert. Bei Horizontallage tritt nun eine positiv geotropische Krümmung ein, die sich nach 24 Stunden ungefähr in der Mitte des Hypokotyls befindet. Da aber der obere Teil des Hypokotyls ebenfalls positiv geotropisch ist und sich nun seinerseits krümmt, so kommt es zu einer Überkrümmung. Eine solche wird normalerweise durch eine entsprechende Rückkrümmung im unteren Teile des Hypokotyls ausgeglichen. In diesem Falle jedoch war das Hypokotyl inzwischen in das Stadium gekommen, wo es in seinem unteren Teile negativ geotropisch wird. Es wird also durch die Schwerkraft nicht mehr eine positiv geotropische Krümmung, also auch keine Rückkrümmung hervorgerufen. Die Folge davon ist, daß sich das Hypokotyl im selben Sinne weiterkrümmt.

Gleichzeitig beginnt das Hypokotyl sich in seinem unteren Teile aufzukrümmen, um in seine normale vertikale Lage zu gelangen. Dadurch muß die Krümmung noch mehr verstärkt werden. Es wird also zu einer Schleifenbildung kommen müssen, was in der Tat eintritt. Das Hypokotyl wird erst dann aufhören, sich zu krümmen, wenn die Basis sich in inverser vertikaler Stellung befindet, was in unserem Falle am dritten Tage erreicht war.

Es wurde noch für verschiedene andere dikotyle Keimpflanzen das Stadium bestimmt, in dem die Stimmungsänderung eintritt. In der Tabelle XIV ist angegeben, welche Größe das Hypokotyl erreicht haben muß, ehe es zu einer negativ geotropischen Krümmung befähigt ist.

Tabelle XIV.

Name der Keimpflanze	Länge des Hypokotyls
Impatiens Balsamine . . .	6 mm
Cucurbita Pepo	7 „
Convolvulus tricolor	9 „
Pinus Pinea	20 „

Es ist dabei zu bemerken, daß die Keimlinge bei normaler Temperatur im Dunkeln gezogen wurden. Wenn man Keimlinge von solchen Pflanzen horizontal befestigt, wobei das Hypokotyl so groß oder etwas größer, wie angegeben ist, so erfolgte stets eine S-förmige Krümmung in gleicher Weise wie bei Keimlingen von *Helianthus annuus*, indem sich das Hypokotyl an der Spitze positiv geotropisch krümmte und in der Basis in negativ geotropischem Sinne.

Es wurde auch untersucht, ob bei Keimlingen von *Yucca angustifolia* und *Phoenix dactylifera* im Kotyledon eine Änderung des Geotropismus eintritt.

Der Kotyledon bei Keimlingen von *Yucca angustifolia* wird sehr früh negativ geotropisch; denn schon, wenn er eine Länge von 4—5 mm erreicht hat, beginnt er sich aufzukrümmen und zwar in seinem basalen Teile, der zugleich sehr lebhaft zu wachsen beginnt. Der obere Teil des Kotyledons bleibt positiv geotropisch

Fig. 37.
Keimling von *Cucurbita Pepo* mit S-förmiger Krümmung im Hypokotyl.

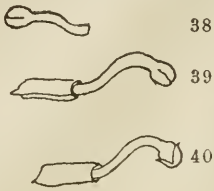

Fig. 38—40.
Keimlinge von *Impatiens* mit beginnender negativ geotropischer Krümmung.

und wächst in geringerem Maße. Es kommt dadurch zur Ausbildung eines Knies in ähnlicher Weise, wie es Neubert[1]) für Keimlinge von *Allium* beschreibt. Es läßt sich bei Keimlingen von *Yucca angustifolia* ebenfalls konstatieren, daß zunächst die untersten Zonen des Kotyledons negativ geotropisch werden. Im selben Maße wie die Stimmungsänderung von der Basis nach der Spitze zu verläuft, beginnen die einzelnen Zonen lebhafter zu wachsen und dicker zu werden.

Bei Keimlingen von *Phoenix dactylifera* ließ sich die Ausbildung einer negativ geotropischen Reaktionsfähigkeit nicht nachweisen. Es wurde konstatiert, daß der Kotyledon positiv geotropisch reagierte, so lange er überhaupt wachstumsfähig war. Wenn er eine Länge von ungefähr 70 mm erreicht hatte, stellte er sein Wachstum ein. Eine Reaktion führte er dann überhaupt nicht mehr aus. Daß der Kotyledon von *Phoenix dactylifera* nicht negativ geotropisch wird, ist sehr wohl verständlich. Seine Aufgabe besteht ja darin, den Sproß und die Wurzel möglichst tief im Boden zu verankern. Im Einklang damit steht auch die Tatsache, daß die Wurzel erst dann lebhaft zu wachsen beginnt, wenn der Kotyledon seinerseits zu wachsen aufhört. Der Sproß vermag sich aus eigener Kraft in seine normale Lage zu bringen, da er selbst negativ geotropisch ist. Bei horizontal gelegten *Phoenix-*

1) Neubert, Die Nutationskrümmung bei *Allium*. Jahrb. f. wissenschaft. Bot., Bd. XXXVIII, S. 123—130.

Keimlingen bricht er stets auf der Oberseite durch die Wand des hohl gewordenen Kotyledons hindurch.

Wir sahen, daß die Anderung des Geotropismus im Hypokotyl der Dikotylen und dem Kotyledon der Monokotylen unter völlig gleichbleibenden äußeren Bedingungen sich vollzieht. Es ist also der Stimmungswechsel eine autonome Erscheinung. Offenbar ist er eine Folge der fortschreitenden Entwicklung. Sein Zustandekommen beruht aber nicht etwa darauf, daß sich das anfänglich positiv geotropische Hypokotyl im Laufe der Entwicklung dem dominierenden Einflusse der Wurzelspitze entzogen hätte. Denn es konnte nachgewiesen werden, daß die positiv geotropischen Reaktionen des Hypokotyls gar nicht in dem Maße von der Wurzelspitze dirigiert werden. Überdies müßte dann ein Wechsel des Geotropismus viel früher erfolgen, weil ja sehr bald durch die sich zwischen Wurzelspitze und Hypokotyl einschiebenden Zuwachselemente eine zwischen beiden bestehende Reiztransmission unterbrochen werden dürfte. Auch müßten in solchem Falle die apikalen Zonen, weil entfernter von der Wurzelspitze, früher negativ geotropisch reagieren als die basalen Zonen. In Wirklichkeit ist es aber gerade umgekehrt.

Anderseits kommt auch die Anderung im geotropischen Verhalten des Hypokotyls nicht dadurch zustande, daß das Hypokotyl neuerdings in Abhängigkeit zu einem anderen Organ, etwa der Plumula getreten wäre. Denn wir sahen ja, daß bei Versuchen mit Keimlingen von *Helianthus annuus* sich das Hypokotyl negativ krümmte, auch wenn beide Kotyledonen mit der eingeschlossenen Plumula durch einen Schnitt abgetrennt worden waren.

Der Wechsel des Geotropismus wird wohl bedingt durch innere Umgestaltungen, die im Laufe der Entwicklung Platz greifen[1]). Dafür spricht einmal die allmähliche Verdrängung des positiven Geotropismus durch den negativen von den basalen Zonen zu den apikalen und vor allen Dingen die Tatsache, daß, zeitlich damit zusammenfallend, in den betreffenden Zonen eine Wachstumsbeschleunigung einsetzt.

Wachstumsmessungen.

Der Umstand, daß bei *Lupinus albus* beobachtet wurde, wie das Hypokotyl dann etwas schneller wuchs, wenn es negativ geo-

1) Pfeffer, Physiologie II, S. 617.

Tabelle
Lupinus

Nr.	9. XII. 7 Uhr abds.		10. XII. 1 Uhr nachm.				11. XII. 10 Uhr vorm.				11. XII. 7 Uhr abds.				12. XII. 12 Uhr mitt.			
	Hypok.	Wurzel	Hypok.	Zone			Hypok.	Zone			Hypok.	Zone			Hypok.	Zone		
				I	II	III		I	II	III		I	II	III		I	II	III
1	6	2,2	11,5	5	4	2,5	13,3	5,5	4,8	3	14	5,5	5	3,5	14,5	5,5	5	4
2	5	2,5	7,3	3	2,5	1,8	10,5	5	3	2,2	11,2	5,5	3,5	2,2	13,7	6	4,2	3,5
3	4,5	2	7,2	3	2	2,2	11	6	2,5	2,5	11,6	6	3	2,6	13,5	6	4	3,5
4	5,5	2	8,3	3	3	2,3	9,2	3,5	3,2	2,5	11,7	3,5	4,2	4	12,2	3,5	4,5	4,2
5	6	2,3	8,5	3,5	2,5	2,5	9,5	4	3	2,5	10,8	4,5	3,2	3,1	13	4,5	4,5	4
6	6	2,5	7,4	3	2,8	2,6	9	4	2,5	2,5	10	4	3	3	11,3	4,1	3,6	3,6
7	6	2	8,8	3,6	3,2	2	10,5	4,5	3,5	2,5	10,9	4,5	3,8	2,6	12	4,6	4,4	3
8	5	2,3	7,8	2,8	2,5	2,5	10	4,5	3	2,5	11,4	4	3,3	3,2	12,5	4	4	4,5
9	6	2,2	8,5	4	2,5	2	10	4,5	2,5	2	10,5	5	3	2,5	12,7	5	4,2	3,5
10	4,6	2,6	9,4	4,3	2,7	2.4	12,5	6	3,5	3	13,6	6	4	3,6	14,7	6,2	4,3	4,2
11	6,5	2,7	9,2	3,3	2,6	3,3	10	3,5	3	3,5	11	3,5	3,5	4	12,6	3,6	4	5
12	4,5	2	4,9	2,5	1,7	1,7	9	4,5	2,5	2	10,2	5	3	2,2	11,5	5,2	4	2,3
13	6	2	8,4	3,7	2,7	2	10,5	5	3	2,5	10,5	5	3	2,3	13,3	5,5	3,5	4,3
14	5,5	2,5	7,8	2,8	2,5	1,8	10	4,5	3	2,5	11,3	4,8	3,6	2,9	12,8	4,8	4,2	3,8
15	6	2,4	8,0	3	2,8	2,2	10	4	3,5	2,5	10,6	4	3,6	3	11,8	4,5	3,8	3,5
Dchschn.	5,5	2,3	8,2	3,4	2,6	2,2	10,4	4,6	3,1	2,6	11,3	4,7	3,6	3	12,8	4,9	4,2	3,7

tropisch wurde, ließ es angebracht erscheinen, das Wachstum im Hypokotyl etwas genauer zu verfolgen und zu sehen, ob sich nicht etwa irgendwelche Beziehungen ergäben zwischen dem Wachstumsverlauf und der jeweiligen Reaktionsfähigkeit. Untersuchungen über das Längenwachstum des Hypokotyls speziell von *Lupinus* liegen bereits vor in der Arbeit von Strehl[1]). Er fand, was ein Versuch bestätigte, daß der Verlauf des Gesamtzuwachses nicht gleichmäßig erfolgt, sondern in einem gewissen Rhythmus[2]).

1) Strehl, Untersuchungen über das Längenwachstum der Wurzel und des hypokotylen Gliedes. 1874.

2) Es scheint also das hypokotyle Glied in den ersten Tagen des Keimens eine besondere Wachstumsperiode zu haben, es entwickelt sich anfangs verhältnismäßig schnell, läßt dann im Wachstum nach, um, wie die späteren Messungen des hypokotylen Gliedes zeigen, nach längerer Zeit wiederum stärker zu wachsen und dabei gleichfalls eine große Periode zu zeigen. Zugleich bestätigt sich die bereits oben angeführte von Sachs gefundene Tatsache, daß jede Querzone eines Internodiums ihre Periode besitzt und daß sich aus den Perioden aller Querzonen die Periode des ganzen Internodiums zusammensetzt. — Strehl, Untersuchungen über das Längenwachstum der Wurzel und des hypokotylen Gliedes. 1874, p. 7.

XV.
albus.

Nr.	13. XII. 12 Uhr mitt.				14. XII. 3 Uhr nachm.				15. XII. 4 Uhr nachm.				16. XII. 5 Uhr nachm.				17. XII. 6 Uhr abds.
	Hypok.	Zone			Hypok.	Zone			Hypok.	Zone			Hypok.	Zone			Hypokotyl
		I	II	III		I	II	III		I	II	III		I	II	III	
1	16	5,5	6	4,5	18	5,5	7	5,5	19,5	6,5	7	6	22,5	8,5	7,5	6,5	23
2	14	6	5	3	16,1	6,5	6	3,6	19	8	7	4	23	12	7	4	26
3	15	6,5	4,5	4	17,5	7	5,5	5	21	9	7	5	24	11	7	6	27
4	14,5	4	5,5	5	17,7	5,5	6,5	5,7	20	7,5	7	5,5	23	9,5	7	6,5	27
5	14,5	4,5	5	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	12,9	4,1	4,5	4,3	14,2	4,5	4,7	5	16,5	5,5	5	6	21,2	9	5,7	6,5	26
7	12,9	4,8	4,8	3,5	13,8	4,5	5,3	4	15	5	5,5	4,5	15,7	5,3	5,6	4,8	17
8	13,9	4,3	4,2	5,4	16,7	6	4,8	5,6	22	9	6	7	28	14	7	7	35
9	14,5	5,2	5,1	4,2	17,9	7	5,5	5,4	22,4	10	6,4	6	27,4	14	7,4	6	32
10	16,5	6,2	5	5,3	19,5	8	5,5	6	23	12	6	7	28,8	15	6,5	7,3	32
11	14,8	3,6	4,7	6	16	4	5	7	18,5	5	5,5	8	21	7	5,5	8,5	29
12	11,7	5,2	4,2	2,3	11,9	4,6	4,8	2,5	12,8	5	5	2,8	15,2	7,2	5,2	2,8	17
13	14,5	6	4	4,5	18,5	8,5	4,5	5,5	24,5	13	5	6,5	29,7	18	5,5	6,2	32
14	13,8	5	5	3,8	16	6,5	5	4,5	19,5	8,5	5,5	5,5	24,5	11,5	7	6	30
15	13	4,5	4,5	4	14,7	5	5	4,7	17	6	5,5	5,5	21,5	10,5	5,5	5,5	22
	14,1	5	4,8	4,4	16,3	6,4	5,4	5,1	19,3	7,8	5,9	5,6	23,2	10,9	6,4	6	26,6

Dies soll etwas genauer untersucht werden, wobei besonders auf den Zuwachs der einzelnen Querzonen Rücksicht zu nehmen ist. Aus gequollenen möglichst gleich großen Samen von *Lupinus albus* wurden die Keimlinge herausgeschält und die Hypokotyle durch Tuschemarken in je drei gleich große Zonen eingeteilt. Während der Versuchsdauer befanden sich die Keimlinge in feuchten Sägespänen. Jedesmal nach dem Messen wurden die Keimlinge wieder in die lockeren Sägespäne gesteckt, die durch mäßiges Begießen an die Keimlinge angeschwemmt wurden, so daß sie gleichmäßig feucht gehalten wurden. Da die Tuschemarken durch das Wachstum sich allmählich verwischten, wurde jedesmal in ihrer Mitte ein neuer Tuschestrich angebracht. In der Tabelle XV sind die einzelnen Zonen mit I, II, III bezeichnet. Als Zone I wird die basale Zone gerechnet. In der Tabelle ist nicht der Zuwachs, sondern die absolute Länge der einzelnen Zonen angegeben. Der Zuwachs ergibt sich aus der Differenz zweier aufeinander folgenden zugehörigen Messungen.

Wenn auch die Beobachtungen nicht in gleichen Zeitabständen gemacht wurden, so läßt sich doch unschwer erkennen, daß der Zuwachs nicht immer den gleichen Wert hat. Es wird sich aber empfehlen, die einzelnen Werte in ein Koordinatensystem einzutragen. Der Verlauf der dadurch erhaltenen Kurve gibt ein deutliches Bild vom Verlauf des Wachstums. Die folgende Kurve Fig. 41 veranschaulicht den Verlauf des Gesamtzuwachses des Hypokotyls. Es wurden die Beobachtungszeiten als Abszissen, die Beobachtungswerte als Ordinaten eingetragen. Es entsprechen je zwei Stunden einem Millimeter. Um etwas größere Unterschiede zu bekommen, wurde die Kurve etwas überhöht, indem je zwei

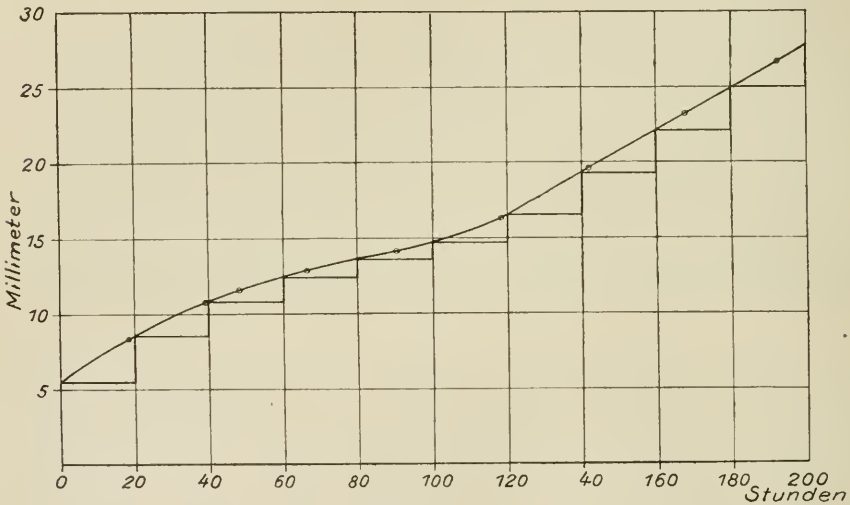

Fig. 41.

Millimeter des Maßstabes gleich einem Millimeter des Zuwachses gesetzt wurden. Auf diese Weise erhält man die obige Kurve, der die Durchschnittswerte zugrunde liegen.

An dem Verlauf der Kurve erkennt man ganz deutlich, daß das Wachstum zunächst ziemlich kräftig ist, dann nachläßt, um wieder lebhafter zu werden. Deutlicher wird dies noch, wenn man, wie es hier geschehen ist, den Zuwachs von je 20 Stunden abträgt, wodurch man eine Treppenkurve erhält.

In der Kurve, der die Durchschnittswerte zugrunde liegen, kommt das Fallen und Steigen nicht so rein zum Ausdruck, weil ja bei den einzelnen Keimlingen die Änderung in der Wachstums-

schnelligkeit zeitlich nicht genau zusammenfällt. Es werden sich daher die Übergänge etwas verwischen.

Deutlicher wird in der folgenden Kurve das Zunehmen und Abnehmen des Gesamtzuwachses im Hypokotyl. Dieser Kurve liegen Einzelbeobachtungen aus einer anderen Versuchsreihe zugrunde.

Es seien zunächst die Werte angegeben:

Zeit:	Gesamtlänge des Hypokotyls:
9. XII. 1 Uhr	5 mm
10. XII. 12 „	9 „
11. XII. 10 „	10,5 „
11. XII. 7 „	11 „
12. XII. 10 „	12 „
13. XII. 12 „	13 „
14. XII. 3 „	14,5 „
15. XII. 2 „	17,5 „
16. XII. 5 „	24 „

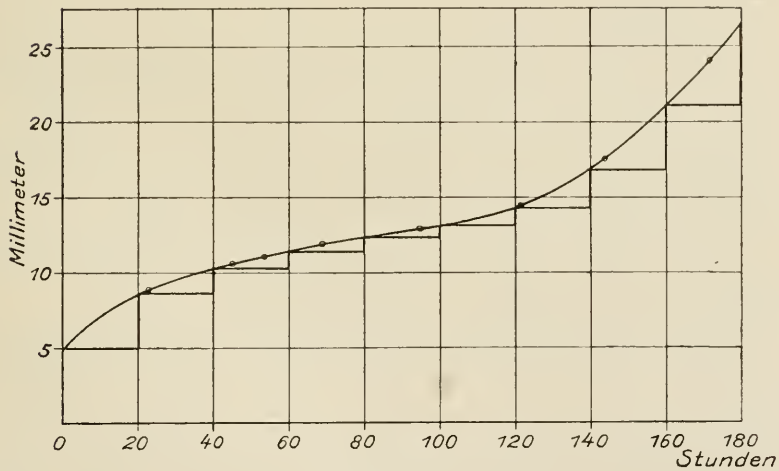

Fig. 42.

Aus dem Verlauf der beiden Kurven erkennt man, daß an zwei bestimmten Punkten sich die Wachstumsschnelligkeit ändert.

Der Zuwachs ist nur gering zwischen den Punkten mit den Abszissen 60 und 120. Ihnen entsprechen die Ordinaten 12,5 (Fig. 41) bezw. 11,5 (Fig. 42) und 16,5 (Fig. 41) bezw. 14,5 (Fig. 42). Das heißt, wenn das Hypokotyl eine Größe von ungefähr 11 mm erreicht hat, beginnt das Wachstum sich zu verlangsamen, um von einer Größe von etwa 15 mm ab wieder lebhafter zu werden.

Die Wachstumsbeschleunigung, die sich bei den Hypokotylen von etwa 15 mm Größe bemerkbar macht, ist besonders bemerkenswert. Im vorigen Abschnitt hatten wir nämlich gefunden, daß die Hypokotyle von *Lupinus albus* von einer Größe von etwa 15 mm ab negativ geotropisch reagieren. Es fällt also die Reizumstimmung mit der Wiederaufnahme des Wachstums zusammen. Daraus ergibt sich zwar noch nicht mit voller Sicherheit, daß beide Erscheinungen in irgend welchem kausalen Verhältnisse stehen. Die beiden Prozesse könnten sehr wohl unabhängig voneinander sich abspielen. Es erscheint mir aber nicht ausgeschlossen, daß zwischen der Wiederaufnahme des Wachstums und der Umstimmung der Reizbarkeit im Hypokotyl eine Wechselbeziehung besteht und zwar sprechen dafür folgende Gründe. Bereits Strehl[1]) hatte konstatiert, daß sich das Wachstum in basifugaler Richtung vollzieht, daß also ein Wachstumsmaximum sich fortbewegt von der Basis des Hypokotyls zu den Kotyledonen. Dies bestätigen auch meine Beobachtungen.

Es geht aus ihnen aber ferner hervor, daß in der basalen Zone das Wachstumsmaximum gerade dann auftritt, wenn sich der negative Geotropismus bemerkbar macht. Man sieht in der folgenden Figur, daß die Wachstumskurve dieser Zone ungefähr zum selben Zeitpunkt wie die Kurve des Gesamtzuwachses, also in der Nähe der Abszisse 120 sehr stark aufzusteigen beginnt.

In der Fig. 43 sind die Wachstumskurven der einzelnen Zonen dargestellt. Die zugrunde liegenden Zahlenwerte sind die der Tabelle XV entnommenen Durchschnittswerte.

Der Verlauf der Wachstumskurven von Zone II und III ist ein ziemlich gestreckter. Das rührt daher, daß das Wachstumsmaximum erst später zu ihnen gelangt. Der Verlauf der Kurve I dagegen gleicht durchaus in ihrem Verlaufe der des Gesamtzuwachses. In ihr kommt das Steigen, Fallen und abermalige Steigen sogar noch deutlicher zum Ausdruck. Es scheint wohl kaum zweifelhaft, daß zwischen der Wiederaufnahme des Wachstums im Hypokotyl und der Änderung des Geotropismus ein enger Zusammenhang besteht. Denn beide Prozesse beginnen zu gleicher Zeit in der gleichen Zone und schreiten von da aus in gleichem Sinne fort.

Weniger ausführliche Wachstumsmessungen wurden mit Keimlingen von *Helianthus annuus* und *Impatiens Balsamine* gemacht.

---

1) Strehl, S. 7.

Jedoch geht aus den Beobachtungen hervor, daß auch hier zur gleichen Zeit, wo die Reizumstimmungsänderung erfolgte, eine Beschleunigung des Wachstums eintritt; sie bestätigen also die bei Keimlingen von *Lupinus albus* gemachten Beobachtungen.

Zum Schluß sei noch kurz über den Verlauf des Wachstums beim Kotyledon von *Phoenix dactylifera* berichtet. Der Kotyledon stellt sein Wachstum überhaupt ein, wenn er eine Länge von etwa 70 mm erreicht hat. Sein Wachstum erfolgt in gleicher Weise wie bei Wurzeln, das heißt dicht an der Basis. Da er bis zum Schluß positiv geotropisch bleibt, so ist das sehr vorteilhaft, weil durch die

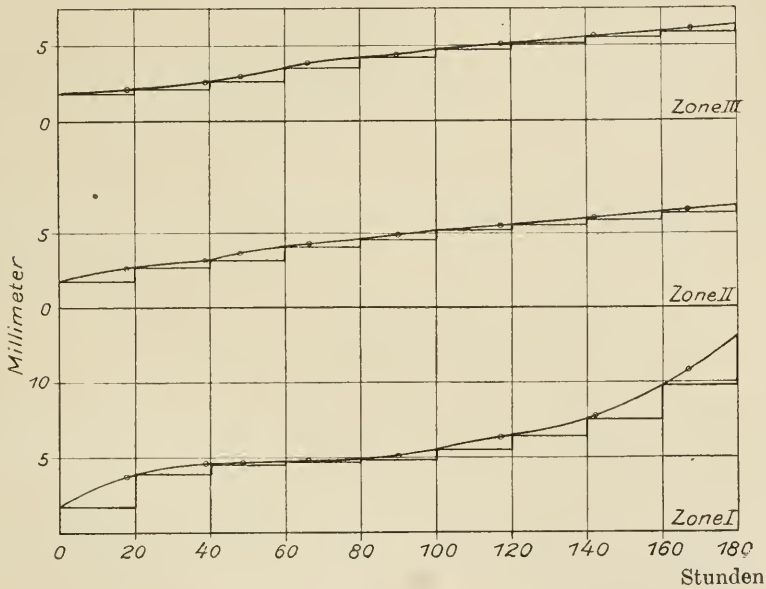

Fig. 43.

wachsende Zone immer nur die kurze Wurzel und der unterste Teil des Kotyledons vorwärts zu bewegen ist, die Reibung im Erdboden also dadurch herabgesetzt wird. Die wachsende Zone ist ziemlich kurz. Am stärksten wächst eine Zone, die sich 3—4 mm über der Basis befindet. Zum Vergleich seien die folgenden Werte angeführt, die ein Bild von der Wachstumsverteilung eines 10 mm langen Keimlings nach 20 Stunden geben. Der Kotyledon war durch Tuschemarken in Zonen von je 1 mm Abstand geteilt worden.

Zone:	1	2	3	4	5	6
Länge nach 20 Stunden:	1	1,3	1,5	2,5	1,9	1,4 mm.

Zusammenfassung der Resultate.

Aus den mitgeteilten Versuchen ergeben sich die folgenden Tatsachen

1. Das Hypokotyl und der Kotyledon der untersuchten Pflanzen sind auch nach der Dekapitation der Wurzelspitze imstande, eine positiv geotropische Reaktion auszuführen.
2. Durch einseitige Verletzung der Wurzelspitze wird bei sehr jugendlichen Keimlingen das Hypokotyl oder der Kotyledon zu einer entsprechenden traumatropischen Krümmung veranlaßt.
3. Der Übergang vom positiven zum negativen Geotropismus beginnt in den basalen Zonen des Hypokotyls und schreitet allmählich von da aus nach der Spitze zu fort.
4. Das Wachstum des Hypokotyls erfährt zur selben Zeit, wo der negative Geotropismus einsetzt, eine Beschleunigung und zwar bewegt sich das Wachstumsmaximum ebenso von der Basis zur Spitze des Hypokotyls wie die Ausbildung des negativen Geotropismus.

   Der Verlauf des Wachstums bei dem Kotyledon von *Phoenix dactylifera* gleicht dem einer Wurzel.

Die Versuche zu dieser Arbeit wurden im botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Ich möchte nicht verfehlen, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Pfeffer an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen für die wohlwollende Unterstützung, die er mir hat zuteil werden lassen. Ebenso fühle ich mich zu Danke verpflichtet Herrn Prof. Dr. Miehe, Herrn Dr. Gießler und Herrn Swart.

Literatur-Verzeichnis.

Burns, Regeneration and its relation to traumatropism. Beihefte z. botan. Centralbl., 1904, Bd. XVIII, S. 159—164.

Copeland, Positive geotropism in the hypocotyl or cotyledon. Botanical Gazette, 1901, Bd. 31, S. 410—421.

Czapek, Über den Nachweis der geotropischen Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Bot., 1900, Bd. XXXV, S. 313 ff.

— Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, S. 175 ff.

Czapek, Über den Vorgang in der Reizperzeption in der Wurzelspitze. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., 1901, Bd. 19, S. 116 ff.

Darwin, Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsch von Carus, Stuttgart 1881.

Detlefsen, Über die von Darwin behauptete Gehirnfunktion der Wurzelspitze. Arb. d. bot. Instit. zu Würzburg, 1882, II, S. 627 ff.

Fitting, Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Ergebn. d. Physiologie, 4, 1905, S. 677 ff.

— Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1907, Bd. XLIV, p. 177 ff.

Gatin, La germination du dattier. Ann. des Sciences Naturelles, 1906, IX. Ser., Bd. 3, S. 309 ff.

Kaiser, Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß von Abtrennungen und Verwundungen auf die geotropische Reaktion von Pflanzen. 1907.

Němec, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, S. 80 ff, 1901.

— Studien über Regeneration. Berlin 1905.

Neubert, Die Nutationskrümmungen des Keimblattes bei *Allium*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVIII, 1902, S. 119 ff.

Noll, Heterogene Induktion. 1892.

— Über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., 1901, Bd. XXXVI, S. 80 ff.

Nordhausen, Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren. Jahrb. f. wiss. Bot., 1907, Bd. XLIV, S. 557 ff.

Pfeffer, Reizbarkeit der Pflanzen, 1893.

— Pflanzenphysiologie. 1904, Bd. II.

Rimmer, Über die Nutation und Wachstumsrichtungen der Keimpflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., I. Abt., 1884, Bd. 89.

Ritter, Sur la flexion et le redressement de la pedoncule du pavôt. Referat im Bot. Centralbl., Bd. 108, 1908, S. 603.

Sachs, Die Keimungsgeschichte der Dattel. Bot. Ztg., 1862, S. 241 ff.

— Über die Keimung von *Allium Cepa*. Bot. Ztg., 1863, S. 57 ff.

— Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. d. botan. Instituts zu Würzburg, 1874, S. 584 ff.

Spalding, The traumatropic curvature of roots. Annals of Botany, Bd. 8, 1894, S. 423 ff.

Strehl, Untersuchungen über das Längenwachstum der Wurzel und des hypokotylen Gliedes. 1874.

Townsend, The correlation of growth under the influence of injuries. Ann. of Bot., Bd. 11, 1897, S. 509 ff.

Vöchting, Bewegung der Blüten und Früchte. 1882.

Wiesner, Die undulierende Nutation. 1876.

— Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 48

Autor(en)/Author(s): Schütze Rudolf O. W.

Artikel/Article: Über das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledons. 379-423