Über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile der Gramineen.

Von

Hermann Ritter von Guttenberg.

Mit 1 Textfigur.

I. Historisch-Kritisches.

Rothert (96) hat in seiner bekannten Arbeit über den Heliotropismus als erster die Ansicht vertreten, „daß im Cotyledo der . . . Gramineen eine kurze Gipfelregion sich durch besonders starke geotropische Empfindlichkeit auszeichnet, daß also hier die geotropische Empfindlichkeit in derselben Weise ungleichmäßig verteilt ist wie die heliotropische Empfindlichkeit“ (S. 189). Zu dieser Behauptung führte ihn der Verlauf der geotropischen Krümmung bei Keimblattscheiden von *Avena sativa* und *Phalaris canariensis*. Er beobachtete nämlich, daß die geotropische Krümmung der Koleoptilen stets an deren äußerster Spitze beginnt, obwohl diese nach seinen Messungen (S. 28) bedeutend schwächer wächst als eine bestimmte tiefer liegende Zone. Daraus zog Rothert den Schluß, daß die Reizung der Spitze eine stärkere sein müsse als die der Hauptwachstumszone. Daß andrerseits die geotropische Empfindlichkeit ihren Sitz nicht nur in der Koleoptilenspitze habe, war schon den Dekapitierungs-Versuchen Ch. und Fr. Darwins (81 S. 402) zu entnehmen und wurde von Rothert (S. 200) bestätigt. An geköpften Keimlingen trat, wenn auch verspätet und schwächer, so doch stets geotropische Krümmung ein.

Später stellte Czapek (98) mit *Avena* folgenden Versuch an. Er exponierte Koleoptilen solange horizontal, bis sie eine deutliche Krümmung an der Spitze zeigten. Dann stellte er einige Pflanzen

senkrecht auf, wogegen andere um 180° gedreht wieder horizontal gelegt wurden. Bei ersteren trat der Ausgleich der geotropischen Nachkrümmung rascher ein als bei letzteren. Czapek will dieses Verhalten darauf zurückführen, daß bei den senkrecht aufgestellten Keimlingen die gekrümmte Spitze in einer stärkeren geotropischen Reizlage sich befände als bei den neuerdings horizontal gelegten Pflanzen, wogegen bei letzteren die Zone stärksten Wachstums bei der 2. Exposition eine starke der ersten entgegengesetzte Reizung erfährt. Da nichtsdestoweniger, wie erwähnt, der Ausgleich der ersten Krümmung an den vertikal gestellten Pflanzen rascher erfolgte, schließt Czapek auf eine höhere geotropische Empfindlichkeit der Spitze.

Němec (01) wiederholte den Dekapitierungsversuch mit *Avena sativa* und *Panicum miliaceum* und fand, daß der Krümmungswinkel ein viel größerer ist, wenn nur ein kurzer Spitzenteil abgeschnitten wird, also wenn eine größere Zone entfernt wird. So hatten sich *Avena*-Koleoptilen, denen ein 2—2,5 mm langes Spitzenstück abgeschnitten worden war, nach 24 Stunden fast vollständig aufgerichtet, wogegen Pflanzen, die einer 3,5—4 mm langen Spitzenzone beraubt worden waren, sich in gleicher Zeit nur halb so stark aufkrümmten. Auf Grund dieses Versuchsergebnisses nimmt Němec eine höhere geotropische Empfindlichkeit der Spitze an.

Einen wesentlichen Fortschritt bedeutete dann die von Fr. Darwin (99) angewendete Untersuchungsmethode. Er verwendete zu seinen Versuchen neben *Phalaris* besonders *Setaria* und *Sorghum*, zog also auch das Verhalten der Paniceen in den Kreis seiner Betrachtungen. Bei diesen bleibt bekanntlich die Koleoptile kurz und es kommt zur Ausbildung eines längeren Internodiums, welches ich im folgenden nach seiner Lage zwischen Scutellum (Kotyledo) und Koleoptile als Epikotyl[1]) bezeichnen will. Dieses Epikotyl dient der rasch auswachsenden Koleoptile als Bewegungsorgan. Darwin war es nun eigentlich nicht um die Frage der Spitzenperzeption zu tun, sondern mehr um den Nachweis, daß die geotropische Empfindlichkeit bei den Paniceen ebenso wie die heliotropische auf die Koleoptile beschränkt sei, und das Bewegungsorgan (das Epikotyl) selbst den Reiz nicht empfinde. Da er aber seinen gleich zu beschreibenden Versuch auch mit *Phalaris* anstellte und zwar mit

1) Darwin, der für die Koleoptile den Namen Kotyledo beibehält, benutzt folgerichtig den Ausdruck Hypokotyl.

Keimlingen, deren Koleoptilen bis zum Samen reichten[1]), so hat er sich doch auch mit der Spitzenperzeption beschäftigt. Auffallend ist dabei, daß er die für *Phalaris* ermittelten Resultate nicht von den Beobachtungen trennt, die er an Paniceen machte, obwohl es sich in beiden Fällen, wie wir gleich hören werden, um ein prinzipiell sehr verschiedenes Verhalten handelt. Darwins Versuche basieren auf folgendem Gedanken: Wenn die Perzeption des Schwerereizes tatsächlich nur oder vorwiegend in der Koleoptile stattfindet, so muß, falls man diese dauernd horizontal hält, das Bewegungsorgan sich ad infinitum, d. h. solange es überhaupt wachstumsfähig ist, krümmen, da ja die geotropische Reizung in der Koleoptile andauert. Es muß also schließlich zu einer spiraligen Einrollung des Epikotyls kommen. Der Ausfall der Versuche bestätigte Darwins Erwartungen. Paniceen, deren Koleoptilen in horizontal liegende Glaskapillaren eingeführt worden waren, krümmten sich zunächst im Epikotyl auf, blieben aber nicht in der Inverslage stehen, sondern krümmten sich immer weiter, so daß schließlich korkzieherförmige Windungen im Epikotyl zustande kamen. Freilich traten auch dann Krümmungen auf, wenn die Koleoptilen in senkrecht stehende Glasröhrchen gesteckt wurden, doch betrug, wenn die senkrechte Aufstellung eine möglichst genaue war, die Abweichung des Epikotyls bei *Sorghum* nur 30° von der Vertikalen. Auch bei *Phalaris* wurde, wenn die Spitze der Koleoptile horizontal befestigt war, von der Wachstumszone eine Schlinge gebildet (Darwins Fig. 2). Diese Wachstumszone liegt aber hier in der Koleoptile selbst und nicht wie bei den Paniceen, im Epikotyl. Wäre der Darwinsche Versuch eindeutig — daß er es nicht ist, wird später zu besprechen sein, — so wäre durch ihn für die Paniceen und für *Phalaris* ganz verschiedenes erwiesen: für erstere, daß die Perzeption in der Koleoptile erfolge und nicht im Epikotyl, für *Phalaris* dagegen, daß die Perzeption in der Spitze der Koleoptile stattfinde und nicht in der Hauptwachstumszone derselben. Wie erwähnt, hat Darwin diese Unterscheidung bei der Besprechung seiner Versuche nicht vorgenommen, sondern sich begnügt auf Grund letzterer anzunehmen, daß bei allen von ihm studierten Objekten die Perzeption in der Koleoptile und nicht im Epikotyl erfolge, oder daß wenigstens eine im Epikotyl vorhandene Empfindlichkeit von der der Koleoptile weit übertroffen werde.

1) Nach Darwins eigener Angabe und Abbildung (Fig. 2). *Phalaris* kann je nach der Kulturmethode mit sehr langem oder sehr kurzem Epikotyl gezogen werden.

In ähnlicher Weise wie Fr. Darwin hat dann Massart (02) experimentiert. Wurden Keimlinge von *Secale* und *Avena* mit der Koleoptilenspitze in horizontal liegenden Strohhalmen mit Gips befestigt, so krümmten sich die freien basalen Teile der Koleoptilen nach aufwärts, passierten die invers vertikale Stellung und beendeten ihre Krümmung erst, nachdem sie diese Lage bedeutend überschritten hatte. Massart folgert daraus, daß die größte Empfindlichkeit in der horizontal fixierten Spitze ihren Sitz habe, und daß die an dieser Stelle herrschende Erregung infolge von Reizleitung die Überkrümmung der basalen Partie veranlasse. Da aber auch diese letztere Zone den Schwerereiz in geringem Maße empfinde, und nach dem Überschreiten der Inverslage in eine geotropische Reizstellung gelange, so könne die Krümmung nicht unbegrenzt fortschreiten. Vielmehr muß es nach Massart dann zu einem Stillstande der Bewegung kommen, wenn die bei der Annäherung an die Horizontallage steigende Erregung des überkrümmten Teiles so groß wird wie die entgegengesetzte Erregung, die von der Spitze zugeleitet wird. Wurden dagegen Keimlinge einer Panicee, nämlich von *Panicum miliaceum* mit der Spitze der Koleoptile horizontal befestigt, so kam es nicht zu einem Stillstande der Bewegung, sondern zu einer spiraligen Einrollung des Epikotyls, wie bei den Versuchen Fr. Darwins. Demnach wäre hier die Empfindlichkeit ausschließlich auf die Koleoptile beschränkt.

Alle bisher mitgeteilten Versuchsergebnisse hatten es wohl ziemlich wahrscheinlich gemacht, daß bei den Poaeoideen[1]) die geotropische Empfindlichkeit vorwiegend (oder ausschließlich) in der Spitze der Koleoptile lokalisiert sei und daß bei den Paniceen nur letztere den geotropischen Reiz empfinde, einen einwandfreien Beweis für diese Annahme hatten sie jedoch nicht erbracht. Wir wollen gleich hören, was sich gegen die Deutung der einzelnen Versuche vorbringen läßt. Was zunächst die Folgerung Rotherts betrifft, so ist zu bemerken, daß die Krümmung an der langsamer wachsenden Spitze auch dann zuerst beginnen kann, wenn die Empfindung an anderer Stelle, z. B. in der Hauptwachstumszone erfolgt; es kann eben die Reaktionszeit der Spitze auch in diesem Falle kürzer sein als die der unteren Teile.

Die von Czapek verwendete Methode ist zu wenig genau, um aus ihr bestimmtes abzuleiten. Erstlich gibt Czapek an, daß die

1) Unter diesem Namen werden die Gramineen mit nicht oder schwach entwickeltem Epikotyl zusammengefaßt.

erste Exposition so lange dauerte „bis die Keimscheidenspitze eben deutlich aufgerichtet erscheint“, dann aber heißt es, daß der Ausgleich der Krümmung bei den nachher vertikal exponierten Pflanzen deshalb rascher eintrat. „weil hier die Spitze horizontal lag“, wogegen sie bei den neuerdings horizontal gelegten Keimlingen „anfangs abwärts gerichtet stand“. Dem widerspricht, daß nach meinen und Rotherts Beobachtungen (vgl. dessen Fig. 60, S. 190) die erste Spitzenkrümmung bei *Avena* niemals 90°, sondern nur etwa 45° beträgt. Dann befindet sich aber die Spitze zu Beginn der zweiten Exposition Czapeks in beiden Fällen in annähernd gleicher Reizlage (ca. + 45° und — 45°). Ist die Krümmung dagegen soweit fortgeschritten, daß die Spitze tatsächlich einen Winkel von 90° erreicht hat, so befindet sich nicht die Spitze allein, sondern auch ein beträchtlicher Teil der Wachstumszone in dieser Lage, wie der Fig. 60 c Rotherts ohne weiteres zu entnehmen ist. Bei der zweiten Exposition Czapeks befanden sich dann aber größere Partien der Wachstumszonen in derselben Lage wie die Spitzen und können für das Resultat allein, oder wenigstens mit ausschlaggebend gewesen sein. — Auch den Dekapitierungsversuchen von Němec wird man keine große Beweiskraft zusprechen können. Ist es doch nicht möglich, bei Verwendung dieser Methode den Einwand auszuschließen, daß der Wundshock bei Entfernung eines größeren Spitzenteiles zunehme, die Reaktionsfähigkeit in höherem Maße beeinträchtigt werde usw.

Gegen die Deutung, die Fr. Darwin und Massart ihren Versuchen gegeben haben, sind Bedenken besonders von Miehe (02) und Jost (03) geäußert worden. Indem ich hier auf die Ausführungen der genannten Autoren verweise, will ich nur kurz bemerken, daß ihr Einwand auf folgender Überlegung beruht. Wenn man die Koleoptile an der Spitze horizontal befestigt, so befindet sich stets auch ein Teil der interkalaren Streckungszone mehr — minder in der Horizontallage, also in der Reizlage, da ja die Wachstumszone, möge sie nun der Koleoptile oder dem Epikotyl angehören, fest mit dem horizontal fixierten Stück verbunden ist. Es wird daher auch jedes neue Zuwachsstück der interkalaren Wachstumszone geotropisch gereizt und es könnten sich so die zuwachsenden Partien auch auf Grund eigener Empfindlichkeit aufrichten. Jedes neue Stück des Zuwachses schiebt, bezw. krümmt die bereits vorher aufgekrümmten Teile weiter und so kann es gleichfalls zu spiraligen Windungen im Epikotyl kommen, voraus-

gesetzt, daß die einmal gekrümmten Partien sich nicht wieder gerade strecken. Eine solche Geradestreckung könnte eintreten, einerseits durch Autotropismus, andererseits durch entgegengesetzte geotropische Reizung nach Überschreiten der Inverslage. Dieser Ausgleich der erstmaligen Krümmung müßte hier jedoch in älteren Teilen des Epikotyls (bezw. der Koleoptile bei den Poaeoideen) erfolgen und es ist sehr gut möglich, daß diese älteren Partien dazu nicht mehr befähigt sind, weil sie einstweilen ihr Wachstum eingestellt haben. Da nun weder Fr. Darwin noch Massart Wachstumsmessungen an den überkrümmten Teilen vorgenommen haben, und falls das Wachstum in diesen Partien erloschen war, die Miehe-Jostsche Deutung der Versuche möglich ist, so hat weder Fr. Darwin noch Massart einen einwandfreien Beweis zugunsten der Spitzenperzeption erbracht. Dazu kommt, daß die Angaben Massarts über *Secale* und *Avena* den Angaben Darwins über *Phalaris* widersprechen. Bei den erstgenannten Pflanzen soll die Krümmung des basalen Teiles nach Überschreitung der Inverslage bald aufgehört haben, bei *Phalaris* dagegen soll die Krümmung nach Darwin bis zur Bildung einer Schlinge fortgeschritten sein. —

Miehes Einwände veranlaßten Fr. Darwin (08) die Frage nochmals aufzunehmen und mit neuen Methoden ihre Lösung zu versuchen. Zunächst mußte Darwin für *Sorghum*-Keimlinge zugeben, daß eine einmal eingegangene geotropische Krümmung durch eine darauffolgende entgegengesetzte nicht mehr ganz ausgeglichen werden kann. Versuche mit Keimlingen, deren Koleoptilen gewaltsam im rechten Winkel gebogen wurden, führten nicht zu klaren Ergebnissen. Dagegen ließ die Anwendung der Piccardschen Methode (Piccard 04, Haberlandt 08) zum ersten Male einen sicheren Schluß auf die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in Koleoptile und Epikotyl von *Sorghum* zu. Die Piccardsche Methode gestattet es bekanntlich, verschiedene Teile eines Pflanzenorganes gleichzeitig in entgegengesetzter Weise geotropisch (durch Zentrifugalkraft) zu reizen. Man kann dies erreichen, wenn man das betreffende Organ in schräger Lage an horizontaler Achse rasch rotiert und es so befestigt, daß ein bestimmter, zwischen Spitze und Basis gelegener Punkt zentriert wird. Die auf verschiedenen Seiten der Rotationsachse befindlichen Organteile werden dann entgegengesetzt gereizt und es muß zu Krümmungen im Sinne der Seite kommen, in welcher die höhere geotropische Erregung

herrscht. Diese wird im gegebenen Falle vor allem von der Empfindlichkeit des Pflanzenteils und der Reizintensität abhängen. Da letztere mit dem Abstande von der Rotationsachse zunimmt, so werden wir auf eine höhere Empfindlichkeit der einen Seite nur dann schließen dürfen, wenn die Krümmung im Sinne dieser Seite eintritt, obwohl ihr Abstand von der Rotationsachse geringer oder höchstens eben so groß ist als der der anderen Seite. Anderenfalls, wenn die Krümmung im Sinne der von der Achse sich weiter entfernenden Zone eintritt, kann ja dieses Verhalten ausschließlich durch die auf dieser Seite vorhandene größere Reizintensität bedingt werden.

Mit Hilfe der Piccardschen Methode hat bekanntlich Haberlandt (08) den sicheren Nachweis erbracht, daß in der Wurzel der Spitze eine weitaus höhere geotropische Empfindlichkeit zukommt als der Wachstumszone. Es war daher naheliegend, mit dieser erfolgversprechenden Methode auch die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit im Keimling der Gramineen zu prüfen. Darwin bettete *Sorghum*-Keimlinge mit ihren Koleoptilen in einen Gipsblock ein, der an der rotierenden Scheibe befestigt war. Die Pflanzen waren dabei um 45° gegen die Achse geneigt und es wurde die Grenzlinie zwischen Koleoptile und Epikotyl zentriert. Diese beiden Teile des Keimlings befanden sich also auf entgegengesetzten Seiten der Rotationsachse. Die Fliehkraftgröße wurde so gewählt, daß sie an der Spitze der Koleoptile 0,8—1,8 g betrug. Obwohl nun das Epikotyl länger war als die Koleoptile, trat bei allen von Darwin mit *Sorghum* angestellten Versuchen die Krümmung im Sinne der Koleoptile ein, das Epikotyl krümmte sich also entgegen der Richtung, die es auf Grund eigener Empfindlichkeit einschlagen müßte. Da Darwin überdies in überzeugender Weise klargelegt hat, daß die Krümmung des Epikotyls keine passive, durch die Fliehkraft direkt bewirkte sei, so war durch seinen Versuch der erste sichere Beweis dafür erbracht, daß die geotropische Empfindlichkeit ihren Sitz entweder ausschließlich, oder wenigstens der Hauptsache nach, in der Koleoptile habe, und daß die Krümmung im Epikotyl durch Reizleitung von der Koleoptile aus veranlaßt werde.

Dieser erste Nachweis ist bisher der einzige geblieben, und da er sich nur auf ein Versuchsobjekt (*Sorghum* sp.?) bezog, war eine Verallgemeinerung des Resultates kaum zulässig. Am ehesten waren noch Rückschlüsse auf das Verhalten der übrigen Paniceen

statthaft, über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit bei den Poaeoideen, die die Hauptmasse der Gramineen ausmachen, sagte Darwins Versuch nichts aus. Bei letzteren erfolgt ja Perzeption und Krümmung in demselben Organ, in der Koleptile. Auch war aus Darwins Versuch nicht zu entnehmen, ob die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile von *Sorghum* eine gleichmäßige sei oder nicht, es war also die Frage nach der Spitzenperzeption überhaupt von ihm nicht in Angriff genommen worden. Bei der hohen prinzipiellen Wichtigkeit dieser Frage schien es mir angezeigt, mit der ausgezeichneten Methode Piccards, die eine sichere, endgültige Lösung des Problems versprach, neue Versuche über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in Gramineenkeimlingen anzustellen. Die Resultate dieser Versuche seien im folgenden kurz mitgeteilt.

II. Methodik.

Zunächst sei einiges über die Versuchsmethodik und die Anzucht der Keimlinge vorausgeschickt. Die Untersuchung wurde teils im botanischen Institute zu Graz (Mai — Juli 1910), teils im botanischen Institute der Universität Berlin (April — Juli 1911) ausgeführt. In Graz benutzte ich den von H. Gasser für Haberlandt angefertigten Apparat und kann hier auf die detaillierte Beschreibung desselben durch Haberlandt (08) verweisen. Die Befestigung der Keimlinge an der rotierenden Korkplatte geschah mit Hilfe einer durch das Endosperm gestochenen Nadel und Gipsbrei. Auf genaue Zentrierung wurde die größte Sorgfalt verwendet, der Neigungswinkel (45 °) wurde mit dem Winkelmaß, die Entfernungen mit Millimeterpapier gemessen. In Berlin ließ ich durch den Mechaniker M. Marx nach eigenen Angaben einen Apparat konstruieren, der es gestattete, die Versuchspflanzen in einfacher Weise rasch in der gewünschten Lage zu fixieren, und der infolge seiner festen und präzisen Konstruktion Störungen und Irrtümer ausschloß. Der in Fig. 1 in $^1/_3$ nat. Größe abgebildete Apparat besteht aus einer Scheibe von vernickeltem Gußeisen (Durchmesser 14 cm), die auf eine horizontale Achse des Rotationsapparates[1])

1) Das botan. Institut in Berlin besitzt einen neuen von M. Marx angefertigten Rotationsapparat, der durch einen $^1/_4$ HP-Elektromotor betrieben wird. Die Geschwindigkeit der in festen Eisenlagern laufenden Stahlachse konnte durch verschiedene Übersetzungen und einen Widerstand innerhalb weiter Grenzen variiert werden.

aufgeschraubt und an dieser mit einer Schraube fixiert werden kann. In das Ende der Rotationsachse wurde eine konische Stahlspitze eingesetzt und für deren genaue Zentrierung gesorgt. Auf der Scheibe ist ein gebogener Eisenarm angebracht, der an seinem Ende eine zylindrische Bohrung besitzt. Die Bohrung ist so ausgeführt, daß ihre ideale Achse die verlängert gedachte Rotationsachse schneidet und mit dieser einen Winkel von genau 45° (bezw. 135°) einschließt. Die Bohrung dient einem zylindrischen Metallstabe als Führung; in diesem Stabe sind zwei Rinnen angebracht,

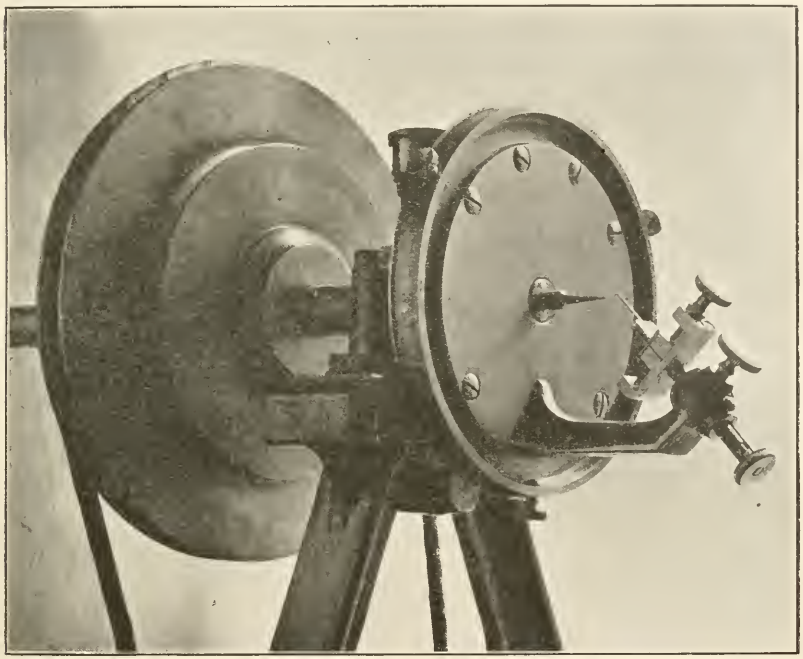

Fig. 1. Rotationsapparat für antagonistische Reizung durch Fliehkräfte. Ca. $^1/_3$ nat. Größe. Erklärung im Text.

die zueinander in rechtem Winkel stehen und an der Basis miteinander durch einen Einschnitt verbunden sind. Mit einer Stellschraube, die den Eisenarm durchsetzt und in die Rinnen des Stabes eingreift, kann dieser fixiert werden und zwar sowohl in der in der Abbildung angegebenen Lage (a), als auch in einer dazu senkrechten. Um letztere Stellung zu erreichen, muß der Metallstab soweit vorgeschoben werden, daß der die Rinnen verbindende Einschnitt unter die Stellschraube gelangt. Dann ist eine Drehung

um 90° möglich, die Stellschraube greift in die zweite Rinne ein und nunmehr kann der Stab in seiner neuen Stellung (b) wieder beliebig verschoben werden. Am Ende des beschriebenen Metallstabes befindet sich eine Klemme zur Befestigung des Keimlings. Diese Klemme besteht aus zwei Metallbacken, welche durch eine sie durchsetzende Schraube gegeneinander bewegt werden, was dadurch erreicht wird, daß die Schraube gegenläufige Windungen besitzt, die in der Mitte zusammentreffen. Die beiden Backen sind so aufgesetzt, daß, sobald sie aneinanderstoßen, ihre Trennungsebene mit einer durch die Rotationsachse gelegten Ebene zusammenfällt. Dies ist natürlich nicht in der abgebildeten Stellung a, sondern nach erfolgter Drehung des Stabes in der Stellung b der Fall. Auf der Rückseite der Scheibe ist exzentrisch ein hufeisenförmiges Gußeisenstück aufgeschraubt, das dem auf der Vorderseite befindlichen Eisenarm gegenüberliegt und dessen Übergewicht äquilibriert.

Über die Scheibe konnte schließlich eine vernickelte Hülse aus starkem Messingblech geschoben werden, die gut aufpaßte und mit drei Bajonettverschlüssen (mit Schrauben) befestigt war.

Der beschriebene Apparat hat folgende Vorzüge. Ein eingeklemmtes Objekt, z. B. ein mit dem Endosperm geklemmter *Avena*-Keimling befindet sich bei der Stellung b des Metallstabes genau in der Rotationsachsenebene. Der Keimling kann dabei in der Klammer so gedreht werden, daß er beliebige Winkel zur Achse bildet. Der stets verwendete Winkel 45° ist leicht zu bestimmen, da dann die Koleoptile parallel zum Metallstabe orientiert ist. Wird letzterer durch eine Drehung um 90° in die abgebildete Stellung a versetzt, so befindet sich ein geklemmter Keimling von vornherein in der Lage 45° und es ist nur mehr nötig, ihn in die Ebene der Rotationsachse einzustellen. Es wurden beide beschriebenen Stellungen verwendet, je nachdem sie sich für die einzelnen Objekte besser eigneten. Durch Verschiebung des Metallstabes in der Bohrung konnte die Länge der über die Achse hinausragenden Zone des Keimlings beliebig variiert werden und es konnten die gewünschten Abstände der Koleoptilenspitze von der Achse leicht und sehr genau erreicht werden. Die aufgesetzte Metallhülse schafft einen völlig dunklen und windstillen Raum und da die Hülse innen mit nassem Filterpapier ausgekleidet wurde, war auch für reichliche Luftfeuchtigkeit gesorgt.

Zur Untersuchung wurden verwendet: *Avena sativa* (Sorte „Kolumbus“ in Graz, Sorte „Ligowo-Riesen“ in Berlin), *Hordeum*

vulgare („Hanna"), *Phalaris canariensis*, *Setaria italica*[1]) und *Sorghum vulgare*. Die Anzucht der Keimlinge wurde derart vorgenommen, daß die auf nassem Filterpapier ausgelegten Früchte sofort nach dem Hervorbrechen der Koleorrhiza aufrecht in Glasgefäße mit nassem Sägemehl gesteckt und dann im Dunkelzimmer unter Glasglocken aufgestellt wurden. *Avena* wurde zum Teile, *Hordeum* stets ganz im Dunkeln erzogen, wogegen ein anderer Teil von *Avena* sowie *Phalaris*, *Setaria* und *Sorghum* bald ans Licht gebracht wurden und in gedämpftem diffusen Lichte auf horizontaler Klinostatenscheibe rotierten. Bei *Avena* geschah dies des Vergleiches halber, die andern drei Spezies müssen deshalb ans Licht gebracht werden, da sonst das Epikotyl eine allzurasche, die Koleoptile eine zu geringe Entwicklung erfährt. Zur Untersuchung wurden nur die besten, ganz geraden Keimlinge verwendet. — In der Regel vollführte die Achse ca. 1000 Umdrehungen in der Minute, die mittels Tourenzählers kontrolliert wurden. Vergleichende Versuche ergaben, daß das Verhalten der Keimlinge bei Umdrehungszahlen von 600—1200 pro Minute stets das gleiche ist. Geringe Schwankungen in der Umdrehungsgeschwindigkeit sind also belanglos. Die Messung der Längen von Koleoptile und Epikotyl, sowie des vorragenden Teiles der Koleoptile wurde mit Millimeterpapier vorgenommen. Die beiden ersten Daten wurden am Ende des Versuches nach Entfernung der Spelzen usw. vorgenommen. Die Länge des über die Achse vorragenden Teiles wurde bei meinen Versuchen in Graz direkt gemessen. Bei den in Berlin vorgenommenen Versuchen dagegen wurde der Abstand der Koleoptilenspitze von der idealen Rotationsachse gemessen und danach die Länge des vorragenden Teiles berechnet. Es geschah dies deshalb, weil diese Messung leicht sehr genau vorgenommen werden konnte und die Konstruktion des Apparates ein sehr genaues Einhalten der Neigungslage 45° gestattete. So waren durch die Berechnung entstehende Fehler nicht zu erwarten und einige zur Kontrolle ausgeführte Messungen an der Koleoptile selbst bestätigten diese Annahme. Es muß eben daran erinnert werden, daß präzise Messungen zweifellos notwendig sind, daß sie aber anderseits rasch vorgenommen werden müssen, da der Keimling vom Momente der Entnahme aus dem Kulturgefäß bis zum Beginne der Rotation tunlichst nicht einseitig

1) *Setaria italica* ist eine Unterart von *Setaria viridis* und daher im tropistischen Verhalten des Keimlings von dieser wohl nicht verschieden.

gereizt werden soll. Fixierung und Messung des Keimlings ist bei einiger Übung in wenigen Minuten beendet. Vorsichtshalber ließ ich meist noch den Keimling nach Drehung der Achse um 180° durch ebenso lange Zeit in entgegengesetzter Lage verweilen und dann erst die Rotation beginnen.

Die Rotation wurde dann solange fortgesetzt, bis eine deutliche Krümmung eingetreten war. Dies war bei *Avena*, *Hordeum* und *Phalaris* nach 40—60 Min., bei *Setaria* nach 60—90 Min., und bei *Sorghum* nach 90—120 Min. der Fall. Diese verschiedenen Zeiten sind zum Teile durch die Verschiedenheit der Temperatur, die während der Versuche herrschte, bedingt. Diese schwankte zwischen 18 und 24° C. Nach dem Eintritt einer deutlichen Krümmung wurde der Versuch meist abgebrochen. In einigen Fällen wurde die Rotation noch länger fortgesetzt, um das Fortschreiten der Krümmung zu beobachten. Manchmal wurden die Pflanzen zu diesem Zwecke auch abgenommen und am Klinostaten im Dunkeln an horizontaler Achse rotiert. Erwähnt sei, daß die Pflanzen außerordentlich gleichmäßig reagierten, daß nur in ganz vereinzelten Fällen eine Krümmung ausblieb und gleichfalls vereinzelt seitliche Krümmungen auftreten. Diese waren immer dadurch bedingt, daß sich der Keimling während der Rotation verschoben hatte, so daß er nicht mehr genau seiner ganzen Länge nach in der Achsenebene rotierte.

Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß ich die Keimlinge bei der Rotation nicht wie Darwin an der Spitze (invers), sondern an der Basis (normal) fixierte. Die Gründe, die mich dazu bestimmten, waren folgende. Bekanntlich kann die Grasfrucht bzw. ihr Endosperm verletzt werden, ohne daß dadurch das Gedeihen des Keimlings irgendwie beeinträchtigt wird. Ich konnte also durch Spießen oder Klemmen der Frucht den Keimling in ausgezeichneter Weise befestigen, ohne eine Schädigung desselben herbeizuführen. Eine Befestigung an der Koleoptile ist ganz ohne Schädigung — wozu ich auch das Einbetten in Gips rechne — nicht vorzunehmen. Ferner wird bei meiner Art der Befestigung vermieden, daß ein langer Teil des Keimlings frei über die Achse vorragt. Ist dies der Fall, so wird dieser Teil unvermeidlich durch die Zentrifugalkraft passiv gebogen werden, und zwar umsomehr, als ja das Ende dieses freien Teiles die Frucht trägt. Der einzige Nachteil meiner Befestigungsweise liegt darin, daß die interkalare Wachstumszone die Koleoptile (bei den Paniceen) beziehungsweise die Koleoptilen-

spitze (bei den Poaeoideen) während des Versuches etwas vorschiebt, so daß die Länge des über die Achse ragenden Stückes etwas zunimmt. Bei der relativ kurzen Versuchsdauer beträgt indes der Zuwachs nur Bruchteile eines Milimeters. Nur bei den etiolierten *Avena*- und *Hordeum*-Keimlingen war er etwas größer, überschritt aber auch nicht 0,5 mm. Dieses geringe Vorrücken, welches erst am Ende des Versuches in vollem Ausmaße vorhanden ist, also erst eintritt, wenn die Krümmungsrichtung schon bestimmt ist, konnte die Versuchsergebnisse in keiner Weise beeinflussen, was aus der Betrachtung der Versuche selbst am besten hervorgeht.

III. Die Versuchsergebnisse.

1. *Avena sativa.*

Zuerst seien die mit *Avena sativa* angestellten Versuche beschrieben. Solche wurden mit am Lichte gezogenen Keimlingen der Sorte „Kolumbus“ (in Graz) und mit etiolierten Pflanzen der Sorte „Ligowo-Riesen“ (in Berlin) ausgeführt. Die Befestigung der Pflanzen geschah in der eben angegebenen Weise. Die Länge des über die Achse vorragenden Spitzenteiles der Koleoptile betrug bei meinen Grazer Versuchen erst 1 dann 2, 3, 4, 5 mm, in einigen Fällen auch 7—12 mm. Bei den Berliner Versuchen wurde, wie erwähnt, der Abstand der Koleoptilenspitze von der idealen Rotationsachse bestimmt, und zwar wurden Abstände von 1, 2, 3, 4 und 5 mm gewählt, was bei 45° Neigung einer Länge des vorragenden Stückes von 1,4 beziehungsweise 2,8, 4,2, 5,6 und 7,0 mm entspricht. Die Versuchsresultate sind in Tab. I zusammengestellt. Zu dieser ist nur zu bemerken, daß die mit einem * bezeichneten Keimlinge am Lichte, die andern im Dunkeln gezogen waren. Ferner daß unter „Spitze“ stets der ganze über die Achse vorragende Teil der Koleoptile zu verstehen ist, der restliche Teil unter „Basis“. Ein + in der betreffenden Rubrik der Kolonnen 4 u. 5 zeigt an, in welchem Sinne die Krümmung erfolgte. „Krümmung im Sinne der Spitze“ heißt, daß für die Krümmung die Reizung bzw. Empfindlichkeit des vorragenden Teiles ausschlaggebend war: in diesem Falle erfolgt eine Krümmung zur Rotationsachse, da ja die Koleoptile ein negativ geotropisches Organ ist. „Krümmung im Sinne der „Basis“ drückt das entgegengesetzte Resultat aus, also die Krümmung von der Achse, auf Grund der Reizung bzw. Empfindlichkeit der unter der Achse befindlichen Partien (=„Basis“). Das hier Gesagte gilt auch für die folgenden Tabellen.

Tabelle I. *Avena sativa.*

1000 Umdrehungen in der Minute. Länge des Epikotyls überall 2—3 mm.

Nr.	Länge der Koleoptile in mm	Länge des vorragenden Spitzenteiles in mm	Krümmung im Sinne der Spitze	Krümmung im Sinne der Basis	Fliehkraft an der Spitze in g
1 *	14	1		+	0,77
2 *	17	1		+	0,77
3 *	15	1		+	0,77
4 *	17	1		+	0,77
5 *	18	1		+	0,77
6 *	19	1		+	0,77
7	22	1,4		+	1,1
8	26	1,4		+	1,1
9	20	1,4		+	1,1
10 *	22	2		+	1,5
11 *	18	2		+	1,5
12 *	16	2		+	1,5
13	20	2,8		+	2,2
14	27	2,8		+	2,2
15	32	2,8		+	2,2
16	19	2,8	+		2,2
17	17	2,8	+		2,2
18	18	2,8	+		2,2
19 *	17	3	+		2,3
20 *	20	3	+		2,3
21 *	19	4	+		3,1
22 *	17	4	+		3,1
23	29	4,2		+	3,3
24	23	4,2	+		3,3
25	30	4,2	+		3,3
26	20	4,2	+		3,3
27	22	4,2	+		3,3
28	21	4,2	+		3,3
29 *	23	5	+		3,8
30 *	20	5	+		3,8
31 *	12	5	+		3,8
32 *	20	5	+		3,8
33	19	5,6	+		4,4
34	35	5,6	+		4,4
35	20	5,6	+		4,4
36	30	5,6	+		4,4
37	22	7	+		5,4
38	31	7	+		5,4
39 *	19	7	+		5,4
40 *	31	8	+		6,2
41 *	20	8	+		6,2
42 *	23	9	+		6,9
43 *	21	12	+		9,3

Der Besprechung der Tabelle I sei jetzt nur noch vorausgeschickt, daß in ihr sämtliche angestellte Versuche verzeichnet sind bis auf zwei, in welchen es nach $1^1/_2$ Stunden zu keiner Krümmung gekommen war, und einige wenige Fälle, in welchen seitliche Krümmungen auftraten. Endlich fehlen in ihr noch drei Versuche, bei welchen ausgesprochen S-förmige Krümmungen beobachtet wurden; von diesen wird noch später die Rede sein.

Bei Betrachtung der Tabelle fällt gleich ins Auge, daß stets (mit einer einzigen Ausnahme) Krümmung im Sinne der Spitze eintrat, wenn ein wenigstens 3 mm langer Teil derselben vorragte. Betrug die Länge des vorragenden Teiles nur 2,8 mm, so war das Resultat verschieden, die Hälfte der Pflanzen krümmte sich dann im Sinne der Spitze, die andere Hälfte im Sinne der Basis. Ragten endlich weniger als 2,8 mm vor, so erfolgte stets Krümmung im Sinne der Basis. Damit ist vor allem einwandfrei bewiesen, daß der Spitze der *Avena*-Koleoptilen eine bedeutend höhere geotropische Empfindlichkeit zukommt als den übrigen Teilen derselben. Die Spitze ist also auch viel empfindlicher als die Zone stärksten Wachstums. Denn nach Rotherts (96 S. 28) genauen Messungen finden wir „in zirka 2 cm hohen Kotyledonen das Maximum 6 – 10 mm unter der Spitze“, wogegen eine 3 mm lange Spitzenregion nur sehr wenig wächst. Gegen die Basis nimmt die Wachstumsfähigkeit ganz allmählich ab. Gerade die 3 mm lange Spitzenregion ist aber am stärksten empfindlich, denn sie gibt für den Sinn der Krümmung den Ausschlag, obwohl die Wachstumszone infolge ihrer größeren Entfernung von der Rotationsachse einem stärkeren Fliehkraftreiz unterliegt. Betrachten wir z. B. eine 2 cm lange Koleoptile, von der 3 mm über die Achse vorragen, so beträgt die Reizgröße (1000 Umdrehungen pro Min.) von der Achse bis zur Koleoptilenspitze 0—2,3 g, von der Achse bis zur Basis 0—13,9 g. In der Zone maximalen Wachstums beträgt die Fliehkraftgröße 4,6—7,7 g, also 2 – 3 mal so viel wie in der Spitze.

Der Ausfall der Versuche gestattet zunächst nur die Schlußfolgerung, daß die geotropische Erregung in dem ca. 2,8 mm langen Spitzenteil ungefähr ebenso groß ist als in der gesamten darunter befindlichen Zone, woraus sich, in Anbetracht der geringeren Reizintensität an der Spitze, deren größere Empfindlichkeit ableiten läßt. Genaueren Aufschluß gewährt der Versuch leider nicht, doch ist es möglich, solchen auf anderem Wege zu gewinnen. Wir

wollen vorerst kurz auf die Möglichkeiten hinweisen, die für die Verteilung der Empfindlichkeit vor allem in Betracht kommen. Soweit ich sehe, sind folgende drei Eventualitäten besonders ins Auge zu fassen. Erstens: eine 2,8 – 3 mm lange Zone ist hochgradig empfindlich, der übrige Teil ist gleichfalls empfindlich, aber in viel geringerem Maße. Ragt die ganze Zone stärkster Empfindlichkeit über die Achse vor, so ist sie für die Richtung der Krümmung maßgebend. Befindet sich dagegen ein Teil dieser Zone auf der entgegengesetzten Seite, so resultiert aus der Erregung dieses Stückes und der der tieferen Partien eine Gesamterregung, welche die Erregung des nunmehr über die Achse ragenden Stückes übertrifft. Dies kann umso eher eintreten, als ja mit der Länge des vorragenden Teiles auch die auf ihn wirkende Fliehkraftgröße abnimmt. Eine zweite Möglichkeit ist folgende: in einer $2 \times 2{,}8 = 5{,}6$ mm langen Spitzenregion herrscht gleich große Empfindlichkeit, die ganze restliche Zone ist vollkommen unempfindlich. Wie leicht einzusehen, muß dann, wenn die Hälfte des empfindlichen Teiles vorragt, eine Krümmung entweder ausbleiben — werden doch zwei gleich lange und gleich empfindliche Zonen gleich stark entgegengesetzt gereizt — oder es muß das Resultat unentschieden sein, d. h. die Koleoptile sich im Sinne der Seite krümmen, welche infolge eines kleinen Fehlers bei der Einstellung länger ist. Ein solches unentschiedenes Resultat wurde tatsächlich beobachtet, wenn 2,8 mm vorragten. Ist der über die Achse reichende Spitzenteil kleiner oder größer als 2,8 mm, so müßte — was ja auch der Fall war — eine Krümmung im Sinne des basiskopen bezw. akroskopen Teiles eintreten. — Als dritte Möglichkeit kommt jene in Betracht, die Haberlandt beim Piccardschen Versuch mit Wurzeln herangezogen hat: es könnte die Empfindlichkeit strenge auf eine kurze Zone lokalisiert sein, die bei *Avena* etwa 2,8 mm hinter der Spitze liegt; diese selbst und die Basis wären unempfindlich. Je nach der Lage dieser kurzen Zone über oder unter der Achse[1]) käme es dann zu Krümmungen zu der Achse oder von dieser weg. — Damit sind sicherlich nicht alle Möglichkeiten erschöpft, aber die angeführten sind wohl die nächstliegenden. — Daß die beiden letzteren Eventualitäten nicht zutreffen können, läßt sich leicht mit Hilfe von Dekapitierungsversuchen erweisen. Solche

1) Als „über der Achse gelegen“ bezeichne ich, um einen kurzen Ausdruck zu gewinnen, stets jenes Spitzenstück, welches frei über die Achse ragt.

habe ich in größerer Anzahl mit etiolierten *Avena*-Koleoptilen vorgenommen. Diesen wurden verschieden große Partien mit einem scharfen Messer abgeschnitten und dann die Stumpfe in feuchtem dunklen Raume horizontal befestigt. Selbst nach Entfernung eines 18—20 mm langen Teiles trat noch starke geotropische Aufrichtung des basalen Stumpfes ein. Die geotropische Empfindlichkeit erstreckt sich also in der Koleoptile sicherlich sehr weit nach abwärts und es bleibt daher nur jene Möglichkeit bestehen, welche früher als erste geschildert wurde, daß die ganze Koleoptile geotropisch empfindlich ist (ausgenommen vielleicht ein ganz kurzes Stück an der Basis), daß aber die Empfindlichkeit in einer etwa 3 mm langen Spitzenzone bei weitem höher ist als im übrigen Teile. Es ist dabei nicht ausgeschlossen, daß die höchstempfindliche Zone noch kürzer ist, sich noch mehr auf die Spitze beschränkt. Denn wir wissen, daß der Fliehkraftreiz, der die Basis trifft, ein bedeutend größerer ist als der auf die Spitze einwirkende; je näher nun die Spitze der Rotationsachse liegt, umsomehr verschiebt sich das Verhältnis der Reizintensitäten zugunsten der Basis und es ist möglich, daß es nur aus diesem Grunde zu einer Krümmung im Sinne der Basis kommt, wenn weniger als 2,8 mm vorragen. Wäre die Intensität des Reizes auf beiden Seiten gleich groß, so würde vielleicht schon eine kürzere Spitzenzone die Krümmungsrichtung bestimmen. — Was die unteren Teile der Koleoptilen betrifft, so können wir keine sicheren Anhaltspunkte dafür gewinnen, ob in ihnen eine gleichmäßige Verteilung der Empfindlichkeit vorliegt oder nicht. Einen gewissen Einblick gewähren immerhin die Dekapitierungsversuche, denen freilich aus bekannten Gründen strenge Beweiskraft nicht zukommt. Trotzdem halte ich folgendes für erwähnenswert. Trägt man eine Spitzenzone von 6 bis höchstens 8 mm ab, so erfolgt stets noch sehr starke geotropische Aufkrümmung des Stumpfes (70—90°). Ist die entfernte Partie aber länger, so wird der Krümmungswinkel plötzlich ein viel kleinerer; er beträgt dann nur mehr 30—55°. Das ist sehr auffallend, denn es ist schwer einzusehen, warum der Wundshock bei Entfernung eines 10 mm langen Teiles plötzlich um so viel größer werden sollte, als bei Entfernung einer 8 mm langen Zone, um dann beim Abschneiden eines noch längeren Stückes wieder annähernd gleich groß zu bleiben. Die Krümmungswinkel ändern sich nämlich nur wenig, wenn man 10 oder bis zu 18 mm entfernt. Das Verhalten der Koleoptilen bei der Dekapitierung läßt sich also durch den Wundshock allein

kaum erklären. Vielmehr macht es das übergangslose Auftreten geringer Krümmungswinkel nach Entfernung von mehr als 8 mm recht wahrscheinlich, daß auch unterhalb der Zone stärkster Empfindlichkeit keine gleichmäßige Verteilung der Sensibilität herrscht, sondern eine höchstens 5 mm lange Zone hier wieder empfindlicher ist als die Basis. Ich bemerke ausdrücklich, daß es sich hierbei im Gegensatze zu der unzweifelhaft erwiesen höheren Empfindlichkeit der Spitze nur um eine Wahrscheinlichkeit handelt. Denn es muß besonders auch daran erinnert werden, daß mit der Entfernung eines 10 mm langen Teiles die Hauptwachstumszone verloren geht.

Es sei nunmehr noch einiges über den Verlauf der Krümmung beim Rotationsversuche nachgetragen. Erfolgt die Krümmung im Sinne des vorragenden Teiles (zur Achse), so beginnt sie an der Spitze der Koleoptile und schreitet rasch nach abwärts zu fort. Wird die Rotation länger fortgesetzt, so stellt sich die Spitze in die Verlängerung der Rotationsachse ein, oder es kommt infolge Nachwirkung dazu, daß sie sich über die Achse krümmt, also auf die Seite der „Basis“ gelangt. Hier wird sie dann in einer der früheren entgegengesetzten Richtung gereizt und es ist zu erwarten, daß schließlich eine Rückkrümmung eintritt, umsomehr, als ja dann die „Basis“ im gleichen Sinne wirkt. Ich habe indessen die Rotation nie länger als 4 Stunden dauern lassen und in dieser Zeit ist eine solche Rückkrümmung nicht eingetreten. — Ragt nur ein kleiner Teil der Spitze vor und erfolgt die Krümmung im Sinne der Basis (von der Achse), so beginnt diese Krümmung nicht an der Spitze, sondern sie findet viel tiefer statt in einer etwa 10—15 mm unter der Spitze gelegenen Zone. Manchmal tritt in diesem Falle an der Spitze zunächst eine ganz geringe entgegengesetzte Krümmung auf, die oft nur in einer Schrägstellung der Koleoptilenspitze besteht und bald wieder zurückgeht. Es folgt daraus, wie aus den noch zu beschreibenden S-förmigen Krümmungen, daß Spitze und Basis getrennt und entgegengesetzt zu perzipieren und zu reagieren imstande sind und zwar zu gleicher Zeit. Ferner läßt sich mit Sicherheit daraus ableiten, daß nicht nur eine basipetale, sondern auch eine akropetale geotropische Reizleitung stattfindet. Denn nur mit Hilfe der letzteren ist es zu erklären, daß die einmal vorhandene leichte Spitzenkrümmung wieder zurückgeht. Davon abgesehen müssen wir eine akropetale Reizleitung schon deshalb annehmen, weil ja ohne eine

solche stets eine Krümmung der vorragenden Spitze zur Achse stattfinden müßte. Wäre die Spitze nicht durch Reizleitung von der Basis her beeinflußt, so müßte sie sich auch dann im Sinne ihrer eigenen Empfindlichkeit krümmen, wenn weniger als 2,8 mm vorragen, es müßte also zu S-förmigen Krümmungen kommen. Eine akropetale Reizleitung ist also sicher vorhanden, sie ist aber nicht imstande, die entgegengesetzte Erregung der Spitze soweit zu überwinden, daß sich die Spitze selbst im Sinne der zugeleiteten Erregung krümmt. Vielmehr kann letztere die Eigenerregung der Spitze (unter den gegebenen Verhältnissen) nur eben aufheben und nur die entgegengesetzte Krümmung verhindern; manchmal kann sie auch eine schon begonnene entgegengesetzte Krümmung wieder ausgleichen. Über die basipetale Reizleitung kann gleichfalls kein Zweifel bestehen: sie ergibt sich einerseits aus dem Fortschreiten der Spitzenkrümmung nach abwärts, im Falle die Krümmung „im Sinne der Spitze" erfolgt, andererseits aus dem Ausbleiben einer entgegengesetzt gerichteten Krümmung der Basis im gleichen Falle. Ich habe im ganzen nur drei Fälle beobachtet, in welchen es zu S-förmigen Krümmungen kam, in welchen also die beiden entgegengesetzt gereizten Teile unabhängig voneinander reagierten. Da diese Fälle einiges theoretisches Interesse haben, seien sie kurz beschrieben. In dem einen Falle handelte es sich um eine besonders lange Koleoptile (Länge 35 mm), von der 5,6 mm vorragten. Nach 1-stündiger Rotation war eine deutliche Spitzenkrümmung zur Achse und in 14 mm Entfernung von der Spitze eine etwa ebenso starke Krümmung von der Achse vorhanden; $^1/_2$ Stunde später war die S-förmige Krümmung verstärkt, es hatten also beide Bewegungen zugenommen. Nach einer weiteren Stunde dagegen hatte die Spitzenkrümmung die basale überwunden: letztere war fast ganz ausgeglichen. In den beiden anderen Fällen betrugen die Koleoptilenlängen 18 und 20 mm, die Spitzenteile 2 und 2,8 mm. Die Fixierung war also so erfolgt, daß — besonders im letzten Falle — bei der Rotation annähernd gleiche Erregungen auf beiden Seiten auftraten. Nur der letzte Fall wurde weiter verfolgt und zwar wurde der Keimling, nachdem nach 1-stündiger Rotation eine deutlich S-förmige Krümmung aufgetreten war, abgenommen und im Dunkeln an horizontaler Klinostatenachse rotiert. Es kam dabei alsbald zu einem Ausgleiche der Krümmungen — die Koleoptile streckte sich gerade. Daß dieser Ausgleich durch Autotropismus zustande gekommen sei, halte ich für sehr unwahrschein-

lich. Denn diese Art des Ausgleiches einer Krümmung verläuft ungleich langsamer. Ich vermute vielmehr, daß nach dem Aufhören der Reizung die einander entgegengesetzten Krümmungsbestrebungen sich durch Reizleitung kompensiert haben.

Auf die Frage, ob die Länge der höchstempfindlichen Zone von der Gesamtlänge der Koleoptile abhängig ist, kann ich nur beschränkte Antwort geben, da speziell darauf abzielende Versuche nicht angestellt wurden. Wie aus Tabelle I zu entnehmen ist, verhalten sich etwa 15—30 mm lange Koleoptilen gleichartig. Es ist also wohl die Länge der höchstempfindlichen Zone in ihnen annähernd eine gleiche, diese also ziemlich unabhängig von der Gesamtlänge der Koleoptile. Eine weitere Überlegung lehrt uns, daß auch die Gesamtempfindlichkeit der unteren Teile relativ unabhängig von der Koleoptilenlänge sein muß. Denn die Erregung eines annähernd gleich langen Spitzenstückes überwindet die Erregung der Basis, ob diese nun länger oder kürzer ist. Es ist dies zunächst auffallend, denn je länger die „Basis", desto größer ist der auf sie einwirkende Fliehkraftreiz. Wir müssen also annehmen, daß die Länge der empfindlichen Zone bei verschiedener Koleoptilenlänge annähernd gleich bleibt, oder daß die Empfindlichkeit der unteren Teile um so geringer wird, je länger diese werden. — Einen gewissen Einfluß scheint indes die Länge der Koleoptile doch zu haben. Es ist zu beachten, daß, im Falle ein 2,8 mm langes Spitzenstück vorragte, sich die drei kürzeren Koleoptilen (Längen 17, 18 und 19 mm) im Sinne der Spitze, die drei längeren (20, 27 und 32 mm) im Sinne der Basis krümmten. Auch war die einzige Koleoptile, welche sich trotz eines vorragenden Teiles von 4,2 mm im Sinne der Basis krümmte, sehr lang, ebenso jene, die eine S-förmige Krümmung ausführte, obwohl 5,6 mm vorragten (Länge 35 mm). Es scheint also, daß in längeren Koleoptilen die Empfindlichkeit der Spitze etwas abnimmt oder sich auf eine etwas längere Zone verteilt, was wohl wahrscheinlicher ist. Nicht zutreffend ist wohl die Erklärungsmöglichkeit, daß die Empfindlichkeit der Basis zunimmt, dagegen darf nicht vergessen werden, daß, wie schon erwähnt, der Fliehkraftreiz die Basen längerer Koleoptilen in höherem Maße trifft, da sie sich ja weiter von der Rotationsachse entfernen. Vielleicht liegt hierin der alleinige Grund für das geschilderte Verhalten, das bei *Avena* nur wenig, bei *Phalaris* aber, wie wir hören werden, sehr auffallend ist.

Eine genaue Berechnung des Verhältnisses der Empfindlichkeiten von Spitze und Basis läßt sich auf Grund der uns bekannt gewordenen Tatsachen nicht ausführen. Doch können wir zu annähernd richtigen Zahlen auf folgendem Wege gelangen. Wir wissen, daß die geotropische Erregung von Spitze und Basis annähernd gleich groß ist, wenn eine 2,8 mm lange Spitzenzone vorragt. Die Erregung jeder Seite hängt — da die Reizungsdauer und Neigungslage beiderseits gleich ist[1]) — von ihrer Empfindlichkeit und der Reizintensität ab. Die Intensität des Reizes beträgt bei meinen Versuchen für das vorragende Stück 0—2,2 g, die mittlere Reizgröße also 1,1 g. Wie die Dekapitationsversuche zeigten, ist ferner mindestens eine 20 mm lange Zone der Koleoptile geotropisch empfindlich. Die Länge der reizbaren Zone unter der Achse beträgt also mindestens 20—2,8 = 17,2 mm und diese Zone unterliegt einem Fliehkraftreiz von 0—13,4 g, im Mittel also 6,7 g. Da nun die Empfindlichkeiten im gegebenen Falle den Reizgrößen umgekehrt proportional sind, so ergibt sich, daß die mittlere Empfindlichkeit der 2,8 mm langen Spitze wenigstens ca. 6 mal so groß ist als die des übrigen Teiles der Koleoptile.

Vergleichen wir schließlich die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit bei *Avena* mit der von Rothert (96) ermittelten Verteilung der heliotropischen Sensibilität, so ergeben sich auffallende Übereinstimmungen. Wie beim Geotropismus, so ist es auch beim Heliotropismus ein ca. 3 mm langes Stück der Spitze, welches die höchste Empfindlichkeit aufweist (Rothert, S. 49). In beiden Fällen können Spitze und Basis unter Umständen getrennt und entgegengesetzt reagieren; ferner kann eine Reizung der Spitze eine entgegengesetzte Erregung oder Krümmung des Unterteils durch basipetale Reizleitung überwinden. Die für den geotropischen Reiz nachweisbare akropetale Reizleitung konnte Rothert (S. 62/63) beim Heliotropismus nicht beobachten. Ich halte es indes für sehr wahrscheinlich, daß auch eine akropetale heliotropische Reizleitung existiert, und daß sie nur bei der etwas gewaltsamen Versuchsanstellung Rotherts nicht zum Ausdrucke kommen konnte.

2. *Hordeum vulgare* und *Phalaris canariensis*.

Der Piccardsche Rotationsversuch wurde außer mit *Avena* auch mit Keimlingen von *Hordeum* und *Phalaris* vorgenommen

1) Die Neigungslage der „Spitze“ ist — 45°, die der „Basis“ + 45°. Nach dem Sinusgesetze herrscht in beiden Lagen unter sonst gleichen Umständen gleiche Erregung.

und zwar hauptsächlich deshalb, um Anhaltspunkte dafür zu gewinnen, inwieweit die für *Avena* gefundenen Resultate verallgemeinert werden dürfen. Die Ergebnisse der Versuche sind in den folgenden Tabellen verzeichnet.

Tabelle II. *Hordeum vulgare.*

1000 Umdrehungen in der Minute.

Nr.	Länge der Koleoptile mm	Länge des vorragenden Teils d. Koleoptile mm	Krümmung im Sinne		Fliehkraft an der Spitze der Koleoptile g
			der Spitze	der Basis	
1	30	2,8		+	2,2
2	28	2,8		+	2,2
3	25	2,8		+	2,2
4	29	2,8		+	2,2
5	22	4,2	+		3,3
6	32	4,2		+	3,3
7	34	5,6	+		4,4
8	34	5,6	+		4,4
9	28	5,6	+		4,4

Tabelle III. *Phalaris canariensis.*

1000 Umdrehungen in der Minute.

Nr.	Länge		Länge des vorragenden Koleoptilenteils mm	Krümmung im Sinne		Fliehkraft an der Spitze der Koleoptile g
	des Epikotyls mm	der Koleoptile mm		der Spitze	der Basis	
1	4	27	2,8		+	2,2
2	3	20	2,8		+	2,2
3	8	18	4,2	+		3,3
4	6	20	4,2		+	3,3
5	8	22	4,2		+	3,3
6	7	20	4,2	+		3,3
7	8	20	5,6	+		4,4
8	7	22	5,6	+		4,4

Wir wollen zunächst das Verhalten der Gerstenkeimlinge besprechen. Erwähnt sei nochmals, daß es sich um etiolierte Pflanzen handelte, die auf dem neuen Rotationsapparate bei einer Neigung von 45° auf ihr Verhalten geprüft wurden. Aus der Tabelle II ist zu entnehmen, daß sich die Koleoptilen der Gerste im

Prinzipe ebenso verhalten wie die des Hafers, daß also auch bei diesem Objekte die geotropische Empfindlichkeit der Spitze eine bedeutend höhere ist als die der unteren Teile. Doch ist die höchstempfindliche Zone länger wie bei *Avena*. Ragt nämlich ein 2,8 mm langes Stück der Spitze über die Achse vor, so erfolgt stets noch Krümmung im Sinne der Basis. Erst wenn der vorragende Teil die Länge von 4,2 mm erreicht, ist das Resultat ein unentschiedenes, erst dann treten die ersten Krümmungen im Sinne der Spitze auf. Auch eine in der Tabelle nicht verzeichnete S-förmige Krümmung wurde bei dieser Länge der „Spitze" beobachtet; die Rotation wurde in diesem Falle fortgesetzt und es trat schließlich ein Überwiegen der von der Spitze nach abwärts geleiteten Erregung ein, so daß die basale Krümmung („von der Achse") zurückging und einer entgegengesetzten Krümmung Platz machte. Ragte ein 5,6 mm langer Teil der Spitze vor, so erfolgte stets Krümmung im Sinne dieses Teiles. Die Gesamtlänge der Koleoptile war — innerhalb der bei meinen Versuchen vorkommenden Grenzen — für das Endresultat belanglos.

Natürlich kommen für das Verhalten von *Hordeum* alle jene Erklärungsmöglichkeiten in Betracht, die bei *Avena* ausführlich erörtert wurden. Es mußten daher auch mit diesem Objekte Dekapitierungsversuche angestellt werden, welche ergaben, daß nach Entfernung eines 20 mm langen apikalen Teiles der basale Stumpf noch zu starker Aufkrümmung (bis 50°) befähigt ist. Es reicht also die geotropische Empfindlichkeit in der Koleoptile weit nach abwärts und es werden beim Rotationsversuche die basalen empfindlichen Zonen durch einen viel höheren Fliehkraftreiz erregt werden als die apikalen. Da letztere nichtsdestoweniger den Ausschlag geben, sobald 4—5 mm vorragen, so müssen sie erheblich empfindlicher sein. Wir können also sagen, daß eine 4—5 mm lange Spitzenzone für den Schwerereiz am empfindlichsten ist.

Phalaris canariensis verhält sich wie *Hordeum*. Auch hier ist die Krümmungsrichtung unbestimmt, wenn eine 4,2 mm lange Zone vorragt. Da ferner Dekapitierungsversuche das Vorhandensein geotropischer Empfindlichkeit bis fast zur Basis der Koleoptile mit Sicherheit erkennen ließen, so folgt wie bei *Hordeum*, daß eine 4—5 mm lange Spitzenzone hochgradig empfindlich ist. Das in der Tabelle verzeichnete Verhalten der Koleoptilen gilt aber nur für die angegebenen Gesamtlängen derselben. Versuche, die mit einer 7 und einer 11 mm langen Koleoptile angestellt

wurden, ergaben eine Krümmung im Sinne der Spitze, obwohl nur ein 2,8 mm langes Stück derselben vorragte. Es scheint sich also hier die Zone höchster Empfindlichkeit mit zunehmender Koleoptilenlänge zu verlängern, doch können auch, wie früher für *Avena* ausgeführt wurde, andere Gründe für das geschilderte Verhalten maßgebend sein. — Die Länge des Epikotyls scheint für das Verhalten der Pflanzen belanglos zu sein. Auch ist es nach Entfernung der Koleoptile nicht zu geotropischer Krümmung befähigt. Geotropische Empfindlichkeit kommt dem Epikotyl also anscheinend nicht zu.

3. *Setaria italica.*

Wir haben im Vorhergehenden die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile einiger Poaeoideen kennen gelernt und wollen jetzt unsere Aufmerksamkeit den Paniceen zuwenden. Mein Versuchsobjekt war zunächst *Setaria italica.* Die am Lichte gezogenen Keimlinge wurden auf dem Apparate des Grazer Institutes der Rotation unterworfen. Erstlich handelte es sich darum, festzustellen, ob die von Darwin für *Sorghum* festgestellte Tatsache, daß für die Krümmungsrichtung stets die Empfindlichkeit der Koleoptile ausschlaggebend sei, auch für *Setaria* gelte.

Tabelle IV. *Setaria italica.*

1000 Umdrehungen in der Minute. Die ideale Verlängerung der Rotationsachse schneidet die Grenze zwischen Koleoptile und Epikotyl.

Nr.	Längen in mm		Krümmung im Sinne		Fliehkraftgröße in g	
	des Epikotyls	der Koleoptile	des Epikotyls	der Koleoptile	a. d. Basis des Epikotyls	a. d. Spitze der Koleoptile
1	7	6		+	5,4	4,6
2	11	6		+	8,5	4,6
3	10	7		+	7,7	5,4
4	14	7		+	10,8	5,4
5	16	8		+	12,3	6,2
6	3	6		+	2,3	4,6
7	8	6		+	6,2	4,6
8	11	6		+	8,5	4,6
9	10	5		+	7,7	3,8
10	10	7		+	7,7	5,4

Wie aus der Tabelle IV hervorgeht, ist dies tatsächlich der Fall. Wurden Keimlinge so befestigt, daß die Trennungs-

linie zwischen Koleoptile und Epikotyl zentriert war, so erfolgte stets eine Krümmung zu der Achse, also eine Krümmung im Sinne der Empfindlichkeit der Koleoptile. Die Krümmung findet dabei entweder sofort im Epikotyl statt, oder macht sich — wenn die Koleoptile noch wachstumsfähig ist — erstlich in dieser bemerkbar und kommt erst später im Epikotyl zum Ausdruck. Die Länge des Epikotyls hat gar keinen Einfluß auf das Versuchsresultat. Sie schwankte bei meinen Versuchen sehr stark, von 3—16 mm, ohne daß sich die betreffenden Pflanzen verschieden verhalten hätten. Es spricht dies sehr dafür, daß dem Epikotyl keine oder wenigstens keine nennenswerten geotropische Empfindlichkeit innewohnt. Denn ein langes Epikotyl wird von viel stärkerem Fliehkraftreiz getroffen als ein kurzes, und so müßte man bei vorhandener Empfindlichkeit ein verschiedenes Verhalten der beiden erwarten[1]). Versuche, in welchen Epikotyle nach Abschneiden der Koleoptile horizontal in feuchtem dunklen Raume exponiert wurden, ergaben kein positives Resultat. Wohl war manchmal nach 48 Stunden eine Aufkrümmung der äußersten Epikotylspitze zu beobachten, in einzelnen Fällen war diese aber nach abwärts gewendet, so daß Zweifel darüber bestehen, ob die erstgenannten Krümmungen geotropische waren. War ein nur 0,5 mm langer Teil der Koleoptile erhalten geblieben, so erfolgte dagegen eine zweifellos geotropische Krümmung. Das beweist uns schon, daß die Koleoptile bis zur Basis empfindlich ist. Durch weitere Versuche, deren Resultate in Tabelle V verzeichnet sind, trachtete ich dann, genaueren Aufschluß über die Verteilung der Sensibilität in der Koleoptile zu erhalten. Diese Tabelle zeigt zunächst wenig Regelmäßigkeit. Denn es trat wohl dann, wenn eine sehr kurze Zone vorragte (1—2,5 mm), meist Krümmung im Sinne der Basis ein, und beim Vorragen eines längeren Stückes in der Mehrzahl der Fälle die entgegengesetzte Bewegung — doch sind auch sehr viele Ausnahmen zu verzeichnen. Anders liegen die Verhältnisse aber, wenn wir nicht die absoluten Längen der vorragenden Spitzenteile betrachten, sondern die relativen Längen dieser Teile mit Bezug auf die Gesamtlänge der Koleoptilen. Diese relativen Längen sind in der Tabelle in Prozenten der Gesamt-Koleoptilenlänge ausgedrückt und in der weiteren Tabelle VI übersichtlich zusammengefaßt. Wir ersehen aus ihr, daß, solange weniger als

1) Außer wenn nur ein kurzes Spitzenstück des Epikotyls empfindlich ist.

Tabelle V. *Setaria italica.*

1000 Umdrehungen in der Minute.

Nr.	Länge in mm		Länge des vorrag. Teils der Koleoptile		Krümmung im Sinne der		Fliehkraftgröße in g	
	des Epikotyls	der Koleoptile	in mm	in %	Spitze	Basis	a. d. Spitze d. Koleopt.	a. d. Basis d. Koleopt.
1	12	4	1	25		+	0,7	2,3
2	3	5	1,5	30		+	1,1	2,7
3	7	6	2	33		+	1,5	3,1
4	10	7	2	28		+	1,5	3,8
5	7	5	2	40		+	1,5	2,3
6	17	4	2	50	+		1,5	1,5
7	17	5	2	40		+	1,5	2,3
8	11	6	2	33		+	1,5	3,1
9	17	5	2,5	50	+		1,9	1,9
10	5	7	2,5	35		+	1,9	3,5
11	3	4,5	3	66	+		2,3	1,1
12	4	5	3	60	+		2,3	1,5
13	13	6	3	50	+		2,3	2,3
14	10	6	3	50		+	2,3	2,3
15	10	5	3	60		+	2,3	1,5
16	8	6	3	50		+	2,3	2,3
17	10	7	3,5	50	+		2,7	2,7
18	9	7	3,5	50		+	2,7	2,7
19	16	7	3,5	50	+		2,7	2,7
20	10	7	3,5	50		+	2,7	2,7
21	13	7	4	57		+	3,1	2,3
22	6	5	4	80		+	3,1	0,7
23	12	6	4	66	+		3,1	1,5
24	10	6	4	66	+		3,1	1,5
25	13	8	4	50	+		3,1	3,1
26	14	7	4	57		+	3,1	2,3
27	12	6	4	66	+		3,1	1,5
28	12	6	4	66	+		3,1	1,5
29	8	6	4,5	70	+		3,5	1,1
30	10	7	5	71		+	3,8	1,5
31	15	7	6	85	+		4,6	0,3

Tabelle VI. *Setaria italica.*

1000 Umdrehungen in der Minute.

Länge des vorragenden Teiles der Koleoptile in % ihrer Gesamtlänge	Zahl der Versuche	Krümmung im Sinne	
		der Spitze	der Basis
25—40	8	0	8
50	10	6	4
57—85	13	8	5
100	10	10	0

die Hälfte der Koleoptile vorragt, stets Krümmung im Sinne der Basis eintritt, wenn genau die Hälfte vorragt, das Resultat unentschieden ist und wenn mehr als die Hälfte über die Achse reicht, in der Regel Krümmung im Sinne der Spitze erfolgt. Dies spricht — wenn wir zunächst von einer eventuellen Empfindlichkeit des Epikotyls absehen — für eine sehr gleichmäßige Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile. Die Krümmung erfolgt mit wenigen Ausnahmen (5 unter 21 Versuchen) im Sinne der längeren Zone, also im Sinne der Partie, welche einem stärkeren Fliehkraftreiz unterliegt. Wirkt die Fliehkraft beim Vorragen der halben Koleoptile auf beide Seiten gleich stark ein, so ist das Resultat unentschieden, somit keine der beiden Hälften durch besondere Empfindlichkeit ausgezeichnet. Auffallen müssen immerhin die 5 Ausnahmen, die unter den 13 Fällen auftraten, in welchen der vorragende Teil der längere war; es trat in diesen 5 Fällen, wie erwähnt, trotzdem Krümmung im Sinne der Basis ein. Wir wollen diese Ausnahmen jetzt näher betrachten. In drei von diesen Versuchen (Nr. 15, 21 und 26) betrug die Längendifferenz der beiden Koleoptilenteile nur 1 mm; wären also die Koleptilen nur um 0,5 mm weiter zurückgerückt gewesen, so hätte die Verlängerung der Rotationsachse genau die Mitte der Koleoptile getroffen. Ich habe nun allerdings getrachtet, die Messung nach der Einstellung so genau wie möglich vorzunehmen, aber kleine Fehler sind unvermeidlich und auch eine geringfügige Verschiebung der Pflanze war bei der Rotation mit dem Grazer Apparat, bei welchem die Befestigung mit Nadeln und Gips erfolgte, vielleicht nicht ganz ausgeschlossen[1]). Ich möchte daher diesen drei Fällen größere Bedeutung nicht beimessen. Immerhin bleiben noch zwei Fälle übrig, in welchen die Krümmung im Sinne des basalen Teiles erfolgte, obwohl dieser zweifellos der kürzere war. Wie man sich dieses abweichende Verhalten der beiden Pflanzen zu erklären hat, muß dahingestellt bleiben. Zunächst hat es ja den Anschein, als wäre hier die Basis empfindlicher gewesen als die Spitze — und eine solche Ausnahme ist sicherlich möglich, wohl aber nicht sehr wahrscheinlich. Es ist aber auch daran zu denken, ob nicht doch eine, wenn auch im allgemeinen sehr geringe, so in einzelnen Fällen doch nicht ganz bedeutungslose Be-

1) Eine Kontrolle am Ende des Versuches ist wegen der eingetretenen Krümmung nicht gut möglich.

einflussung des Resultates durch eine Empfindlichkeit des Epikotyls vorliegt. Daß dessen Spitze zu Krümmungen, die vielleicht geotropische sind, befähigt ist, wurde ja schon besprochen. Keinesfalls können diese wenigen Ausnahmen das Gesamtresultat der Versuche nennenswert beeinflussen, welches kurz gefaßt lautet: Die geotropische Empfindlichkeit ist ganz oder wenigstens vorwiegend auf die Koleoptile beschränkt und in dieser gleichmäßig verteilt.

Über den Krümmungsverlauf ist nur weniges zu sagen. Erwähnt wurde bereits, daß je nachdem die Koleoptile noch wachstumsfähig war oder nicht, die Krümmung erst in ihr und dann im Epikotyl oder gleich in letzterem zum Ausdruck kam. Erfolgte die Krümmung von der Achse, also im Sinne der Basis, so trat häufig an noch nicht ausgewachsenen Koleoptilen eine leichte Schrägstellung der Spitze gegen die Achse zu auf, die bald wieder zurückging und niemals weiter fortschritt. Es können also auch hier beide Teile zunächst getrennt perzipieren, bis durch akro- oder basipetale Reizleitung ein Überwiegen der einen oder anderen Erregung eintritt.

Vergleichen wir wieder die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile von *Setaria* mit der Verteilung der heliotropischen nach Rothert (96), so ergibt sich anscheinend eine Verschiedenheit, da Rothert angibt, daß auch bei diesem Objekte der Spitze der Koleoptile höhere Empfindlichkeit zukomme als dem Unterteile; es muß aber bemerkt werden, daß die Versuche, die Rothert zu diesem Schlusse führten, nicht beweisend sind. Er verdunkelte das obere Drittel oder höchstens die obere Hälfte der Koleoptilen mit Stanniolkappen und fand, daß diese Pflanzen sich in gleicher Zeit weniger krümmten als unbedeckte Kontrollpflanzen. Das beweist, wie Rothert selbst zugibt, eine höhere Empfindlichkeit der Spitze nur dann, wenn „die Länge der beleuchteten Strecke, bei gleich großer Empfindlichkeit, ohne Einfluß auf die erreichte Neigung ist“ (Rothert, 96, S. 79). Diese Annahme ist aber — trotz einiger Beobachtungen Rotherts an *Avena*-Koleoptilen — bisher noch unbewiesen, und daher auch die erhöhte heliotropische Empfindlichkeit der Koleoptilenspitze von *Setaria*. Ein genauer Vergleich der Empfindlichkeitsverteilungen läßt sich also heute noch nicht durchführen. Nur das eine ist sicher, daß sich die geotropische Empfindlichkeit wie die heliotropische so gut wie ausschließlich auf die Koleoptile beschränkt.

4. *Sorghum vulgare.*

Bei der prinzipiellen Verschiedenheit, die sich bezüglich der Verteilung der Empfindlichkeit für *Setaria* und die Poaeoideen ergeben hatte, schien es angezeigt, noch das Verhalten einer weiteren Panicee zu prüfen. Ich wählte *Sorghum vulgare*, also jenes Objekt, mit dem vermutlich auch Fr. Darwin gearbeitet hatte. Die erst im Dunkeln, dann am Lichte rotierend gezogenen Keimlinge wurden auf dem neuen Piccardschen Apparat gereizt. Die Resultate der Versuche sind in nachstehender Tabelle verzeichnet.

Tabelle VII. *Sorghum vulgare.*

1000 Umdrehungen in der Minute

Nr.	Länge in mm		Länge des vorragenden Teils der Koleoptile		Krümmung im Sinne	
	des Epikotyls	der Koleoptile	in mm	in %	der Spitze	der Basis
1	22	4	1,4	35		+
2	35	7	2,8	40		+
3	20	8,5	2,8	33		+
4	—	8,5	2,8	33		+
5	20	8,5	4,2	49	+	
6	17	10	4,2	42	+	
7	28	10	4,2	42	+	
8	30	10	5	50	+	
9	19	8,5	5,6	66	+	
10	30	8,5	5,6	66	+	
11	26	7	5,6	80	+	
12	17	4	4	100	+	
13	22	9	9	100	+	

Zunächst wurden zwei Versuche angestellt, bei welchen eben die ganze Koleoptile vorragte, und es resultierte eine Krümmung im Sinne der Koleoptile, obwohl diese nur 4 bezw. 9 mm lang war, gegenüber einer Epikotyllänge von 17 bezw. 22 mm. Trotz eines viel geringeren Reizes gibt also die Koleoptile für die Krümmungsrichtung den Ausschlag, woraus ihre weit überwiegende — wenn nicht ausschließliche — geotropische Empfindlichkeit mit Sicherheit folgt. Somit war zunächst Darwins Beobachtung bestätigt und es galt nun die weitere Verteilung der Empfindlichkeit in der Koleoptile klarzulegen. Wie aus der Tabelle zu entnehmen ist, zeigt *Sorghum* eine Verteilung, die sich mehr der von *Avena* als der von

Setaria nähert. Es ist nämlich sicher die Spitze empfindlicher als die Basis, denn sie gibt auch dann schon den Ausschlag, wenn weniger als die Hälfte der Koleoptile (4,2 mm bezw. 42 %) vorragt. Da, im Falle nur 2,8 mm über die Achse ragten, noch Krümmung im Sinne der allerdings beträchtlich stärker gereizten Basis eintrat, so wird man die Länge der empfindlichsten Zone auf etwa 3,5 mm veranschlagen können. — Freilich ist der Unterschied zwischen der Empfindlichkeit der Spitze und der der unteren Teile nicht annähernd so groß wie bei den Poaeoideen. Bei *Avena* überwindet ja eine schwach gereizte 3 mm lange Zone das entgegengesetzte Krümmungsbestreben einer sehr langen und dementsprechend stark gereizten Partie, wogegen bei *Sorghum* eine 4 mm lange Spitzenzone nur das Krümmungsbestreben einer ca. 6 mm langen und daher nur wenig stärker gereizten Zone überwindet. Insofern ist also der Unterschied zwischen *Sorghum* und *Setaria* kein so großer. Dem Epikotyl dürfte auch hier kein oder wenigstens kein nennenswerter Einfluß zukommen. Allerdings zeigen Epikotyle nach Entfernung der Koleoptile an der Spitze ähnliche Krümmungen, wie sie für *Setaria* beschrieben wurden, und es sind hier diese Krümmungen deutlicher ausgeprägt; aber auch hier kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, daß es sich um geotropische Krümmungen handelt; dagegen vollführt das Epikotyl energische Krümmungen, wenn nur eine kurze Partie der Koleoptile erhalten bleibt. — Nach Rothert (S. 76) ist bei *Sorghum* vor allem die Koleoptile, aber sicher auch das Epikotyl heliotropisch empfindlich.

Bezüglich des Krümmungsverlaufes und der Reizleitung gilt das für *Setaria* Gesagte.

IV. Die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit und die Statolithentheorie.

Nachdem es auf experimentellem Wege gelungen war, eine auffällige Lokalisierung geotropischer Sensibilität in der Koleoptilenspitze verschiedener Gräser festzustellen, war es natürlich von hohem Interesse, die Verteilung der Stärke, und zwar vor allem von umlagerungsfähiger Stärke in den Koleoptilen kennen zu lernen. Es mußten sich daraus wichtige Argumente für oder gegen die Statolithentheorie ergeben. — Über die Verteilung der Stärke in den Geweben der Koleoptile liegen bereits einige Angaben von Němec

(01) vor. Dieser konstatierte bei *Panicum miliaceum*, *Setaria viridis* und *Avena sativa* „in der Spitze der Koleoptile ungewöhnlich reiche spezifisch schwerere Stärkekörner und zwar im ganzen Grundparenchym". In seiner Figur 18, die auch in Josts „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie" (S. 529) wiedergegeben ist, hat Němec diese Verhältnisse für *Panicum miliaceum* dargestellt. „Die solche Zellen enthaltende Partie", äußert sich Němec weiter, „ist bei einer 2 cm langen Plumula von *Panicum* 1,5—2 mm lang, bei älteren Keimpflanzen (Plumula 6—7 cm) 4,5—7 mm. Unter dieser Partie lassen sich noch solche Zellen in der Stärkescheide der beiden Gefäßbündel sehen, die gegen die Basis allmählich stärkeärmer werden, so daß sie nie bis zur Koleoptileninsertion reichen". Für *Avena sativa* gibt Němec an, „daß bei dieser Art diese Partie (Plumula 2,5 cm) etwa 2,5 mm lang, bei älteren Keimlingen (Plumula 5 cm) länger (etwa 6 mm) ist". Für *Setaria* werden genauere Daten nicht angeführt. Wie bekannt, hat Němec bereits dieses Vorkommen beweglicher Stärke in der Koleoptilenspitze mit der damals allerdings noch unbewiesenen Spitzenperzeption in Zusammenhang gebracht. Wir wollen nunmehr betrachten, inwieweit die Stärkeverteilung bei meinen Objekten mit den Befunden Němecs übereinstimmt und ob sich aus ihr Schlüsse für oder gegen die Statolithentheorie ziehen lassen.

Vorausgeschickt seien noch folgende Bemerkungen. Untersucht wurden sowohl ein Teil der rotierten Objekte, als auch aufrecht gezogene Pflanzen; der Stärkenachweis erfolgte nach Fixierung der Koleoptilen in 96 % Alkohol mittels einer wässerigen Jodjodkaliumlösung. Die Stärkeverteilung läßt sich an längsgespaltenen Koleoptilen nach Entfernen der Laubblätter sehr gut beobachten, besonders nach kurzer Vorbehandlung mit Eau de Javelle. Es wurden aber auch Schnitte in größerer Anzahl untersucht.

Zunächst konnte ich bei *Avena* das Vorkommen umlagerungsfähiger Stärke in der Spitze bestätigen. Bis auf die Epidermen und die Gefäßbündel enthalten hier alle Zellen in großer Menge grobkörnige Stärke, die beim Piccardschen Versuch vollständig verlagert wird. Die genaue Länge dieser Zone anzugeben ist nicht ganz leicht, da sie nach abwärts zu nicht scharf abgegrenzt ist, sondern allmählich in das stärkearme oder stärkefreie Parenchym übergeht. Doch ist an etwa 15—25 mm langen Koleoptilen stets zu beobachten, daß die ersten 2,5—3 mm von der Spitze gerechnet allein reichliche und durchaus umlagerungsfähige Stärkekörner ent-

halten, was ja auch von Němec konstatiert wurde. Es folgen dann noch weitere 2—3 mm, die in größerer Menge Stärke führen, doch wird diese hier feinkörniger und ist nur noch in wenigen Zellen umlagerungsfähig; schließlich hört der Stärkegehalt im Parenchym ganz oder fast ganz auf. Die Stärkescheiden, welche die beiden Gefäßbündel allseits umschließen, enthalten reichlich großkörnige, durchaus umlagerungsfähige Stärke. Diese beginnt am apikalen Ende der Gefäßbündel und reicht verschieden weit nach abwärts, manchmal, besonders an jüngeren Koleoptilen bis zur Basis. Schließlich findet sich in geringer Menge umlagerungsfähige Stärke auch an der Koleoptileninsertion in der Umgebung des Stammscheitels. An längeren Koleoptilen konnte ich wie Němec eine Längenzunahme der stärkeführenden Spitzenzone beobachten. Die längsten von mir untersuchten Koleoptilen (3—4 cm) enthielten umlagerungsfähige Stärke in einer ca. 3,5 mm langen Zone und eine etwa ebensolange Partie wies geringeren Stärkegehalt auf.

Vergleichen wir nunmehr die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit mit der Stärkeverteilung, so ergibt sich eine höchst auffallende Übereinstimmung: Wir waren früher zu dem Schlusse gekommen, daß einer ca. 3 mm langen Spitzenzone die höchste geotropische Empfindlichkeit zukommt. Eben diese Zone und nur diese führt in allen Zellen des Grundgewebes typische Statolithenstärke. Die in viel geringerem Maße empfindlichen unteren Teile enthalten solche nur in den Zellen der Stärkescheide. Es stimmt also die Verteilung der Statolithenstärke mit der der geotropischen Empfindlichkeit in ausgezeichneter Weise überein und ich erblicke darin ein neues wichtiges Argument zu gunsten der Statolithentheorie. Auf Grund der Dekapitierungsversuche hatte es sich ferner als recht wahrscheinlich erwiesen, daß unterhalb der höchstempfindlichen Spitzenzone noch weitere 3—5 mm empfindlicher seien als die Basis — es ist dies jene Zone, welche, wie wir eben hörten, gleichfalls Stärke, doch keine typische Statolithenstärke enthält. Auch hier liegt also Übereinstimmung vor, der indessen größere Bedeutung schon deshalb nicht zugemessen werden kann, weil der Beweis für die höhere Empfindlichkeit dieser Zone kein exakter ist.

Anschließend möchte ich noch einige Spezialfälle schildern, bei deren Untersuchung es darauf ankam zu erfahren, wie die Stärkeverteilung in bestimmten Koleoptilen übereinstimme mit dem Verhalten dieser Individuen beim Piccardschen Versuch. Wir wollen

zuerst Nr. 23 der Tabelle I betrachten. In diesem Falle trat ausnahmsweise Krümmung im Sinne der Basis ein, obwohl 4,2 mm vorragten. Die Länge der Statolithenstärke führenden Spitzenregion betrug 3 mm; die Stärkescheiden waren bis zur Basis mit Statolithenstärke reich gefüllt! Dies bedeutet für eine Koleoptilenlänge von 29 mm eine vollkommene Ausnahme. Betrachten wir z. B. Nr. 25; hier trat bei annähernd gleichlanger Koleoptile (30 mm) als ebenfalls 4,2 mm vorragten, Krümmung im Sinne der Spitze ein. Die Stärkescheiden enthielten nur in einer ca. 18 mm langen Zone Stärke, die restliche 12 mm lange basale Partie war frei von Stärke. An der Koleoptilenspitze betrug die Länge der umlagerungsfähige Stärke führenden Zone 3 mm. Bei Nr. 24 war diese Partie 2,5 mm lang, die Stärkescheiden waren an der Basis ähnlich wie im vorhergehenden Falle stärkefrei. — Auch aus diesen Befunden lassen sich Schlüsse zugunsten der Statolithentheorie ziehen; ob die angegebenen Übereinstimmungen sich in jedem Falle ergeben hätten, muß natürlich dahingestellt bleiben. Weiter ausnützen läßt sich diese Methode deshalb nicht gut, weil ja nur Ausnahmen wie Nr. 23 verglichen mit der Regel brauchbares Material liefern. Solche Ausnahmen traten aber weiter nicht auf.

Wir kommen nunmehr zu der Stärkeverteilung in der Koleoptile der Gerste. Die folgenden Angaben gelten für 25—35 mm lange Koleoptilen. Im allgemeinen sind diese wesentlich stärkereicher als die Keimblattscheiden des Hafers. Mit Ausnahme der Epidermen und der Gefäßbündel enthalten alle Zellen — bis auf eine wenige mm lange Zone der Basis — Stärkekörner. In einer 4—5 mm langen Spitzenzone findet sich grobkörnige durchwegs umlagerungsfähige Stärke, die die genannten Eigenschaften um so auffälliger zeigt, je mehr wir uns der äußersten Spitze nähern[1]). Hier ist der Stärkegehalt ein ganz enormer. In einzelnen Zellen ist Umlagerungsfähigkeit der Stärke noch bis etwa 8 mm hinter der Spitze zu beobachten. Die große Mehrzahl enthält aber 4—5 mm von der Spitze entfernt ungleichmäßig verteilte feinkörnige Stärke. Nur die Parenchymscheiden, welche die beiden Gefäßbündel umkleiden, führen grobkörnige Stärke mit ausgesprochener Verlagerung bis fast zur Basis der Koleoptile. Bemerkt sei noch, daß der Größenunterschied zwischen verlagerungsfähiger und regellos verteilter Stärke ein sehr auffallender ist. — Die vorstehenden Angaben beziehen

1) Dies gilt übrigens auch für *Avena*, *Phalaris* und *Sorghum*.

sich — wie bei *Avena* — zunächst auf etiolierte Keimlinge, doch zeigten Keimlinge, die am Lichte gezogen worden waren, gegenüber diesen keinen Unterschied.

Wie bei *Avena* herrscht also auch hier beste Übereinstimmung zwischen der Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit und Anordnung der Statolithenstärke. Wir hatten ja erfahren, daß beim Vorragen einer 4,2 mm langen Spitze die ersten Krümmungen im Sinne der Spitze erfolgen und die Zone, in welcher Statolithenstärke nicht nur in den Gefäßbündelscheiden, sondern auch im ganzen Parenchym auftritt, beträgt 4—5 mm!

Bei *Phalaris canariensis* ist die Stärkeverteilung eine ganz ähnliche wie bei den bisher besprochenen Objekten. Doch ist die äußerste Spitze frei von Stärke. Hier finden sich in einer ca. 0,2 mm langen Zone langgestreckte ziemlich derbwandige Zellen, die wohl die Aufgabe haben, die spatelförmige Spitze zu festigen und in ihrer Funktion als Bohrorgan beim Durchdringen des Erdreichs zu unterstützen. Unmittelbar darauf folgen wieder Zellen mit Statolithenstärke. Die Länge dieser Zone beträgt an 20—25 mm langen Koleoptilen 3—4 mm; es folgen dann weitere stärkeführende Parenchymzellen mit feinerer Stärke, die allmählich abnimmt, und nicht mehr verlagert ist. Ungefähr 5—6 mm hinter der Spitze ist dann nur mehr sehr wenig Stärke im Parenchym vorhanden. Die Stärkescheiden der Gefäßbündel enthalten bis weit nach abwärts große umlagerungsfähige Stärkekörner. An der Koleoptileninsertion befindet sich auch hier wie bei *Avena* und, was nachträglich bemerkt sei, auch bei *Hordeum* eine sehr kurze Zone mit reichlicher zum Teile umlagerungsfähiger Stärke. Das Epikotyl besitzt solche nur an der Spitze in der Umgebung des Gefäßbündels; doch ist sie hier feiner als in den Stärkescheiden der Koleoptile. Sonst ist das Epikotyl sehr arm an Stärke.

Interessant war es natürlich, die Stärkeverteilung in jungen noch kurzen Koleoptilen zu prüfen. Diese krümmten sich, wie wir hörten, schon dann im Sinne der Spitze, wenn ein nur 2,8 mm langer Teil derselben vorragte, wogegen eine derartige Krümmung an älteren Keimlingen erst dann eintritt, wenn 4,2 mm vorragen. Die Länge der Statolithenstärke führenden Spitzenzone ist nun tatsächlich an 10—15 mm langen Koleoptilen eine wesentlich geringere: sie beträgt nur 2—3 mm, also um 1—2 mm weniger als in 20—25 mm langen Koleoptilen. So sehen wir also, daß auch bei *Phalaris* eine ganz auffällige Übereinstimmung zwischen der Loka-

lisierung von Empfindlichkeit und Statolithenstärke besteht.

Wir kommen nunmehr noch zu den untersuchten Paniceen. Bei diesen war es natürlich von hohem Interesse zu erfahren, ob das verschiedene Verhalten von *Setaria* und *Sorghum* auch anatomisch in der Art der Stärkeverteilung zum Ausdrucke kommt. Dies ist tatsächlich, wie aus dem folgenden zu ersehen ist, der Fall. Bei *Setaria* enthält die ganze Koleoptile[1]) Stärke bis auf die äußerste Spitze, die ähnlich wie bei *Phalaris* aus Zellen besteht, die wohl mechanischen Zwecken dienen. Im übrigen Teile enthalten — abgesehen von den Epidermen — alle Parenchymzellen Stärke, die bei einzelnen Individuen bis zur äußersten Basis einseitig gelagert ist; bei anderen ist im untersten Teile der Koleoptile die einseitige Lagerung weniger deutlich ausgeprägt oder beschränkt sich hier auf einzelne Zellen oder Zellzüge. Diese basale Zone ist dann aber nicht länger als 0,25 bis höchstens 1 mm. Die Verteilung der gesamten Stärke ist dabei in der ganzen Koleoptile eine sehr gleichmäßige, eine Bevorzugung der Spitze, wie sie Němec auch für *Setaria* angibt, konnte ich nie beobachten. Vielmehr ist der Unterschied zwischen *Setaria* und den bereits beschriebenen Poaeoideen ein sehr auffallender. Die Stärkescheiden enthalten bis zur äußersten Basis typische Statolithenstärke. Diese findet sich ferner auch hier in der Umgebung der Vegetationsspitze. Das in seinem apikalen Teile sehr stärkereiche Epikotyl enthält gleichfalls in der Stärkescheide umlagerungsfähige Stärke in einer je nach dem Alter des Epikotyls kürzeren oder längeren Zone. Indessen ist die Verlagerung nicht so auffällig wie in der Koleoptile. Alle übrige Stärke des Epikotyls ist feinkörnig und unregelmäßig verteilt.

Die Stärkeverteilung in der Koleoptile von *Sorghum* ist eine ganz andere; sie stimmt nämlich mit der der Poaeoideen völlig überein. Eine 3—4 mm lange Spitzenzone enthält in allen Parenchymzellen sehr reichlich typische, ausnahmslos verlagerte Statolithenstärke. Dann folgt, und zwar hier fast übergangslos, eine kurze Partie (2—3 mm), die noch in etwas größerer Menge Stärke enthält, die aber viel feinkörniger und nicht einseitig gelagert ist. Die restliche basale Zone weist sehr wenig Stärke auf. Die Stärke-

---

1) Die Angaben beziehen sich auf Koleoptilen, wie sie für die Versuche verwendet wurden. Länge 5—8 mm.

scheiden sind bis zur Basis mit Statolithenstärke gefüllt. An der Koleoptileninsertion und im Epikotyl herrschen analoge Verhältnisse wie bei *Setaria*. Die vorstehenden Angaben beziehen sich wieder auf Koleoptilen, wie sie zu den Versuchen meist verwendet wurden (Länge 6—9 mm). Andere wurden nicht geprüft. Auch bei diesem Objekte findet sich also die Hauptmasse der Statolithenstärke an jener Stelle, welche die höchste geotropische Empfindlichkeit zeigt: wir hörten ja, daß beim Vorragen einer 4,2 mm langen Spitzenzone stets eine Krümmung im Sinne dieser eintritt und daß die Länge der überall Statolithenstärke führenden Partie 3—4 mm beträgt. Besonders wichtig für die Statolithentheorie ist, daß der verschiedenen Verteilung der Empfindlichkeit bei *Setaria* und *Sorghum* auch eine dementsprechend verschiedene Verteilung der Statolithenstärke entspricht.

Ich halte alle diese Übereinstimmungen, vor allem die letztangeführte, für wichtige Argumente zugunsten der Statolithentheorie. Natürlich ist auch damit der langgesuchte „einwandfreie" Beweis für die Statolithentheorie nicht erbracht. Doch ist es höchst auffallend, daß in der Wurzel — wie in der Koleoptilenspitze, in welchen allein bisher streng lokalisierte geotropische Empfindlichkeit nachgewiesen werden konnte, lokale Anhäufungen umlagerungsfähiger Stärke sich finden, wie sie sonst in den Pflanzen kaum vorkommen.

V. Die biologische Bedeutung der Spitzenempfindlichkeit.

Zum Schlusse sei noch kurz auf die biologische Bedeutung der hohen Empfindlichkeit der Koleoptilenspitze eingegangen. Die Koleoptilen haben zweifellos die Aufgabe, das Erdreich zu durchbohren und dabei die Blattanlagen bezw. die Vegetationsspitze ohne Schädigung ans Licht zu bringen. Es ist klar, daß dieser Zweck am leichtesten dann erreicht werden kann, wenn die Krümmung an der Spitze beginnt, wenn diese erst senkrecht gestellt und dann durch das interkalare Wachstum weitergeschoben wird. Dieses Beginnen der Krümmung an der Spitze wird aber am ehesten eintreten, wenn diese selbst hochgradig geotropisch empfindlich ist, und zwar umsomehr, als sie ja nur geringes Wachstum zeigt. Es ist ferner daran zu erinnern, daß bei der Keimung im Erdboden die Koleoptile leicht daran verhindert werden kann, sich sofort geotropisch aufzurichten, so etwa dann, wenn die Frucht unter einem Steine lag. Hat in einem solchen Falle die Spitze das

Hindernis passiert, so wird sie sich infolge ihrer hohen Eigenempfindlichkeit senkrecht aufrichten und keine nennenswerte Überkrümmung erfahren. Eine solche müßte aber eintreten, wenn die höchste Empfindlichkeit nicht in der Spitze, sondern in der im gegebenen Falle horizontal fixierten Wachstumszone lokalisiert wäre; diese verweilt ja in der Reizlage. Daraus folgt, daß die Lokalisierung der geotropischen Höchstempfindlichkeit in der Koleoptilenspitze das beste Mittel ist, um diese unter allen Umständen rasch und auf kürzestem Wege ans Licht zu führen. Letzteres ist deshalb sehr wichtig, weil die Koleoptile nur beschränkte Wachstumsfähigkeit besitzt und das erste Laubblatt, das unbedingt ans Licht gelangen muß, nicht befähigt ist, das Erdreich zu durchdringen.

Bei den Paniceen bleibt die Koleoptile, solange sie sich im Erdreich (im Dunkeln) befindet, sehr kurz und wachstumsfähig. Infolge ihrer Kürze ist eine so ausgesprochene Spitzenperzeption wie bei den Poaeoideen nicht notwendig. Die ganze Koleoptile stellt hier gewissermaßen die „Spitze“ dar und das Epikotyl entspricht biologisch dem Unterteile der Koleoptile bei den Poaeoideen. Die mehr minder ausschließliche Lokalisierung der geotropischen Empfindlichkeit in der kurzen Koleoptile hat daher dieselbe biologische Bedeutung wie die Lokalisierung der Sensibilität in der Koleoptilenspitze der Poaeoideen.

VI. Zusammenfassung.

Über die wichtigsten Ergebnisse der vorstehenden Untersuchung gibt nachstehende Zusammenfassung Auskunft.

1. Die Frage, ob in den Koleoptilen der Gramineen die geotropische Empfindlichkeit gleichmäßig verteilt sei, oder ob eine Lokalisierung derselben in der Koleoptilenspitze vorliege, war bisher unentschieden.

2. Die einzige Methode, welche eine sichere Entscheidung in dieser Frage herbeizuführen gestattet, ist die von Piccard zur Prüfung der Empfindlichkeitsverteilung in Wurzeln eingeführte. Diese Methode ermöglicht eine gleichzeitige und entgegengesetzte Reizung zweier Teile eines Organes durch Fliehkräfte. Mit ihrer Hilfe hat Fr. Darwin nachgewiesen, daß bei *Sorghum* die geotropische Empfindlichkeit der Koleoptile die des Epikotyls weit überwiege.

3. Ich selbst habe mit gleicher Methode die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in den Koleoptilen von *Avena sativa*, *Hordeum vulgare* und *Phalaris canariensis*, sowie in den Koleoptilen und Epikotylen von *Setaria italica* und *Sorghum vulgare* geprüft.

4. Bei *Avena*, *Hordeum* und *Phalaris* ist eine kurze Spitzenzone weitaus empfindlicher als die unteren Teile der Koleoptile, welchen aber gleichfalls geotropische Empfindlichkeit zukommt.

5. Die Länge der höchstempfindlichen Höhe beträgt bei *Avena* ca. 3, bei *Hordeum* und *Phalaris* 4—5 mm. Dies gilt für Koleoptilen mittlerer Länge. In sehr kurzen (jungen) Koleoptilen ist die Länge dieser Zone bei *Phalaris* sicher geringer.

6. Bei den Paniceen ist eine so ausgesprochene Spitzenempfindlichkeit nicht vorhanden. Bei *Sorghum* ist noch die apikale Koleoptilenhälfte ausgesprochen empfindlicher als die basale. Bei *Setaria* dagegen sind beide Hälften annähernd gleich empfindlich.

7. Dem Epikotyl scheint geotropische Empfindlichkeit, wenn überhaupt, so nur in geringem Maße innezuwohnen. Bestimmend für die Krümmungsrichtung ist stets nur die Koleoptile.

8. Dies beweist, da die Krümmung hauptsächlich im Epikotyl vor sich geht, die Reizleitung von der Koleoptile in das Epikotyl.

9. In den Koleoptilen aller untersuchten Gräser findet zweifellos sowohl basipetale als auch akropetale Reizleitung statt.

10. In allen Koleoptilen, die eine Lokalisierung geotropischer Höchstempfindlichkeit in der Spitze zeigen (*Avena*, *Hordeum*, *Phalaris*, *Sorghum*) findet sich ebenda umlagerungsfähige Stärke in allen Zellen bis auf die Epidermen und Gefäßbündel. Die solche Stärke führende Zone ist ebensolang, wie die Zone höchster Empfindlichkeit.

11. Die beiden Gefäßbündel der Koleoptilen sind von Stärkescheiden umschlossen, welche bis weit nach abwärts oder bis zur Basis umlagerungsfähige Stärke enthalten.

12. Bei *Setaria* enthalten fast alle Zellen der Koleoptile (bis auf Epidermen und Gefäßbündel) umlagerungsfähige Stärke.

13. Die in den Punkten 10—12 angeführten Tatsachen sprechen in hohem Maße zugunsten der Statolithentheorie.

14. Die biologische Bedeutung der Spitzenperzeption erblicke ich darin, daß sie das beste Mittel darstellt, um die Koleoptilenspitze rasch und auf kürzestem Wege aus dem Erdboden ans Tageslicht zu führen.

Berlin, Botanisches Institut der Kgl. Universität, Juli 1911.

Literatur-Verzeichnis.

Czapek, Fr. (98), Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, 1898, S. 175.

Darwin, Ch. und Fr. (81), Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsche Ausgabe von J. V. Carus, Stuttgart 1881.

Darwin, Fr. (99), On Geotropism and the Localization of the Sensitive Region. Annals of Botany, Vol. XIII, Dez. 1899.

— (08), On the Localization of Geoperzeption in the Cotyledon of *Sorghum*. Wiesner, Festschrift, Wien 1908.

Haberlandt, G. (08), Über die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzel. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 575.

Jost, L. (03), Referat über Darwin (02) und Massart (02) in Botan. Zeitung, 61. Jahrg., 1903, S. 23 der II. Abt.

Massart, J. (02), Sur l'Irritabilité des Plantes Supérieures. Mémoires couronnés etc. publiés par l'Académie royale de Belgique, Bruxelles 1902.

Miehe, H. (02), Über korrelative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVII, 1902, S. 527.

Němec, B. (01), Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, 1901, S. 80.

Piccard, A. (04), Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XL, 1904, S. 94.

Rothert, W. (96), Über Heliotropismus. Cohns Beiträge der Biologie der Pflanzen, Bd. VII, 1896, S. 1.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 50

Autor(en)/Author(s): Guttenberg Hermann [Ritter] von

Artikel/Article: Über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile der Gramineen. 289-327