

**Über Krümmungsursachen
bei Keimstengeln und beim Monokotylenkeimblatte
nebst Bemerkungen
über den Phototropismus der positiv geotropischen Zonen
des Hypokotyls und über das Stemmorgan bei Cucurbitaceen.**

Von

Adolf Sperlich.

Mit 44 Textfiguren.

Einleitung.

Die allgemein bekannte Einkrümmung des Gipfels von Hypo- und Epikotylen, deren biologische Bedeutung darin liegt, den Achsenvegetationspunkt mit seinen zarten lateralen Bildungen beim Durchbrechen des Bodens vor Verletzung zu schützen, ist seit Sachs schon mehrfach auf ihre Ursachen geprüft worden. Sachs¹⁾ selbst hielt sie für eine vom Lichte und der Gravitation unabhängige, „reine Nutationskrümmung“. 1877 glaubte Haberlandt²⁾ nachgewiesen zu haben, daß bei *Helianthus* die Last der Kotyledonen und des Perikarps von großem Einflusse auf die Krümmung des schwachen Hypokotylgipfels sei. Nachdem 1878 Wiesner³⁾ bei der Analyse der Krümmungserscheinungen sich streckender Internodien die in Frage kommende Krümmung als spontan bezeichnet hatte, zeigte Wypel 1879⁴⁾ durch Belastungsversuche, daß der

1) Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., Leipzig 1874, S. 828.

2) Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze, Wien 1877, S. 72 u. 75.

3) Wiesner, Die undulierende Nutation der Internodien. Sitzungsber. d. Wiener Akademie, LXXVII, I. Abt., 1878, S. 16.

4) Wypel, Beiträge zur näheren Kenntniss der Nutation. Österr. bot. Zeitschr., 1879, Nr. 1 u. 2.

Keimstengel erst durch die Gegenwirkung einer Last, welche das Dreißigfache des Gewichtes der Kotyledonen beträgt, in seiner Krümmungstätigkeit gehindert werde, somit unmöglich durch die Last der Keimblätter gekrümmt sein könne. Das Jahr 1881 brachte die deutsche Übersetzung von Ch. Darwins Bewegungsvermögen der Pflanzen¹⁾ und Wiesners gleichnamigem Werk²⁾. Beide Forscher schließen sich rücksichtlich der Gipfelkrümmung bei Keimlingen der Sachsschen Auffassung an: sie sei auf innere, erblich übernommene Ursachen zurückzuführen, schreibt Darwin und Wiesner, den Versuche mit anderen Objekten überzeugt hatten, daß Zug und Druck von Einfluß auf die Krümmungstätigkeit jugendlicher Pflanzenorgane sei, schließt das Nicken von Epikotylen und Hypokotylen aus der Reihe der Belastungsphänomene aus. Ohne die Versuche und Ergebnisse Wypfels zu kennen, veröffentlichten 1882 unabhängig voneinander Dufour³⁾ und Vöchting⁴⁾ Versuche mit Hypokotylen von *Helianthus annuus*. Dufour findet, daß die sowohl rücksichtlich des Beginnes als auch des Grades individuell sehr verschiedene Krümmung bei langsamer Rotation um die horizontale Klinostatenachse ebenso auftritt wie bei kontinuierlich einseitig wirkender Schwerkraft, daß sie eine Gegenwirkung von 2—3 g mit Leichtigkeit, eine solche von 4—9 g noch merklich überwindet, daß aber doch, was die Krümmungsebene anbelangt, in gewissen Fällen die Lastwirkung der Kotyledonen mit im Spiele sei. Wir werden bald sehen, daß Dufours Ansicht über die Lastwirkung einer irrigen Deutung seiner betreffenden Versuche entspringt.

Vöchting war der erste, der auf Grund von Parallelversuchen auf dem Klinostaten und unter normalen Vegetationsbedingungen für die Gipfelkrümmung des Hypokotyls eine partielle Mitwirkung von positivem Geotropismus gefordert hat. Er beobachtete bei Keimlingen auf dem Klinostaten eine Abweichung von 45 bis 60 Graden von der Vertikalen, bei normal wachsenden Pflanzen

1) Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, übersetzt von I. V. Carus, Stuttgart 1881.

2) Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, eine kritische Studie über das gleichnamige Werk von Ch. Darwin nebst neuen Untersuchungen. Wien 1881.

3) Dufour, Études d'anatomie et de physiologie végétales. Züricher Inauguraldissertation, Lausanne 1882, III. La nutation des jeunes plantes.

4) Vöchting, Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1882, S. 186, Die Nutation dikotyler Keimpflanzen.

eine solche von 90 und mehr Graden. Belastungsversuche zeigten, daß die bei der Nutation verwendete Kraft befähigt ist, das Neunfache des Gewichtes von Samenschale, Kotyledonen und Plumula emporzuziehen. Aus Vöchtings Versuchen kann sich nur die von ihm selbst gezogene Schlußfolgerung ergeben: die stärkere Krümmung des Hypokotylgipfels bei normal wachsenden Keimlingen beruht auf dessen positiv geotropischem Reaktionsvermögen.

In einer zwei Jahre nachher erschienenen Arbeit von Rimmer¹⁾, der allem Anscheine nach Vöchtings Publikation nicht gekannt hat, wird dem Einflusse der Belastung durch die Kotyledonen bei der zum Teil „spontan“ erfolgenden Nutation des Hypokotyls von *Helianthus*, *Cucurbita* und *Phaseolus vulgaris* neuerdings Bedeutung beigegeben. Rimmer führt den kleineren Krümmungswinkel der Keimlinge auf dem Klinostaten und die Tatsache, daß die Krümmung nicht selten bei gleichmäßiger Rotation ganz ausbleibt, darauf zurück, daß den rotierenden Pflanzen die kontinuierlich wirkende Belastung durch die Kotyledonen abgeht, eine Erklärung, die um so befremdlicher erscheint, als dem Autor Wypfels erste Belastungsversuche bekannt waren. Dem gleichen Irrtum der Deutung ist übrigens auch Dufour einmal verfallen, der doch aus eigenen Versuchen den Einfluß der Belastung und den Kraftaufwand bei der Krümmung kennen gelernt hatte. Die Tatsache, daß horizontal gelegte junge Keimlinge von *Helianthus* bei Verhinderung der Aufkrümmung ihren Gipfel unabhängig von der relativen Lage der Kotyledonen zur Horizontalen stets nach abwärts wenden, erklärt er, wie schon oben angedeutet wurde, durch die Lastwirkung der Kotyledonen verursacht²⁾.

Auch die Entstehung des scharfen Knies am Kotyledo, welches bei der Keimung vieler Monokotyledonen den Erdboden durchbricht, ist verschieden erklärt worden. Nach Sachs, der 1863³⁾ die erste ausführliche Beschreibung des Keimvorganges bei der Küchenzwiebel veröffentlicht hat, ist das Knie in seiner Anlage eine positiv geotropische Krümmung des Kotyledo, nach Rimmer eine spontane, von äußeren Einflüssen unabhängige Bewegung⁴⁾.

1) Rimmer, Über die Nutationen und Wachstumsrichtungen der Keimpflanzen. Sitzungsber. der Wiener Akademie, LXXXIX, I. Abt., 1884.

2) Dufour, a. a. O., S. 34—35.

3) Sachs, Über die Keimung von *Allium Cepa*. Botan. Zeitung, 1863.

4) Rimmer, a. a. O., S. 420.

Neubert hat 1903¹⁾ sowohl die Bildung des Knies als auch dessen spätere Ausgleichung bei *Allium*-Arten, *Hyacinthus*, *Galtonia*, *Bowiea* und *Agave* experimentell geprüft und gefunden, daß die Nutationskrümmung des Keimblattes in ihrer Anlage autonom erfolge und an ihrer weiteren Ausgestaltung der negative Geotropismus, welcher die Krümmungsebene bestimmt, und die Beschaffenheit des Substrates beteiligt seien.

Wenn wir uns bemühen, aus den mitgeteilten Beobachtungen und Ergebnissen ein Urteil über die bei der Keimung auftretenden Krümmungserscheinungen des Keimstengels und -blattes zu formen, so könnte dies lauten, wie folgt:

Bei den bisher untersuchten Typen sind die in Frage kommenden Nutationskrümmungen allem Anscheine nach durch innere, dem Experimente jetzt unzugängliche Ursachen hervorgerufen, sie erfolgen autonom; für gewisse Fälle ist eine Beeinflussung durch den Schwerkraftsreiz hinsichtlich des Krümmungsgrades (*Helianthus*-Vöchting) und der Krümmungsrichtung (*Helianthus*-Dufour, *Allium*-Neubert) festgestellt; eine Beeinflussung durch die Lastwirkung freier oder von Frucht- oder Samenhüllen eingeschlossener Terminalknospen kommt nicht in Betracht (Belastungsversuche von Wypfel, Dufour und Vöchting).

Über den Einfluß anderer Faktoren auf die Krümmung liegen auch Untersuchungen vor. Wortmann wollte 1882²⁾ gefunden haben, daß Licht von bestimmter Intensität die Gipfelkrümmung des Epikotyls von *Phaseolus multiflorus* verhindere, Rimmer hat dies bestritten, jedoch zugegeben, daß die Dauer der Einkrümmung im Etiolement größer ist als bei kontinuierlicher Beleuchtung³⁾. Aus neuerer Zeit stammen Befunde O. Richters. Er konnte zunächst bei *Helianthus*⁴⁾, dann bei *Vicia sativa* und *villosa*⁵⁾ beobachten, daß unter Einwirkung von Laboratoriumsluft die Gipfelkrümmung bedeutend verstärkt wird. Ohne Rücksicht auf die

1) Neubert, Untersuchungen über die Nutationskrümmungen des Keimblattes von *Allium*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVIII, 1903.

2) Wortmann, Studien über die Nutation der Keimpflanze von *Phaseolus multiflorus*. Botan. Zeitung, 1882.

3) Rimmer, a. a. O., S. 407.

4) O. Richter, Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXI, 1903, S. 191.

5) O. Richter, Über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVI, 1909, S. 491, 493, 495.

Beschaffenheit der Luft wirken, wie der genannte Forscher an *Vicia villosa* feststellen konnte, gelbe Strahlen auf die Einkrümmung des Gipfels auflösend, blaue Strahlen verstärkend¹⁾. Schließlich sei noch beigefügt, daß nach Richter auch dem Sägemehl entstammende Riechstoffe die Terminalkrümmung des Wickenkeimstengels hemmen²⁾.

Die Kenntnis über die geotropische Reaktionsfähigkeit und das Wachstum von Hypokotyl und Kotyledo hat durch die im Vorjahre veröffentlichten Untersuchungen Schützes³⁾ eine wesentliche Förderung erfahren. Schon 1877 hatte Haberlandt⁴⁾ für den Hypokotyl in den ersten Stadien der Keimung positiven Geotropismus angenommen; eine experimentelle Prüfung erfolgte jedoch erst 1901 durch Copeland⁵⁾, der übrigens aus seinen Versuchen ableiten zu können glaubte, daß die positiv geotropische Reaktion in Hypokotyl und Kotyledo von der reizperzipierenden Wurzelspitze abhängt. Schütze hat Copelands Ergebnisse nachgeprüft und auch nach Dekapitation oder Entfernung der Wurzel positiv geotropische Reaktionen des Hypokotyls dikotyler Keimpflanzen und des Keimblattes von *Yucca angustifolia* und *Phoenix dactylifera* erhalten. Für die Frage nach dem Zustandekommen der Gipfelkrümmung am Keimstengel ist jedoch ein anderes Resultat Schützes von Bedeutung: der Hypokotyl einer Anzahl dikotyler Pflanzen behält vom Augenblicke an, da sich in seiner Basis der geotropische Stimmungswechsel vollzogen hat, in seinen apikalen Teilen die ursprüngliche positiv geotropische Stimmung durch einige Zeit hindurch bei⁶⁾.

Mit Rücksicht auf dieses Ergebnis schien eine Nachprüfung über den Einfluß der Schwerkraft auf die Krümmungserscheinungen bei Keimstengeln und -blättern am Platze, zumal die betreffenden Untersuchungen bisher mit wenigen und fast stets denselben Versuchsobjekten ausgeführt worden waren und temporäre Anisotropien

1) A. a. O., S. 491, 495.

2) O. Richter, Über Anthokyanbildung in ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren. Medizin. Klinik, Jahrg. 1907, Nr. 34, S. 8.

3) Schütze, Über das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledons. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVIII, 1910.

4) Haberlandt, a. a. O., S. 23, Anmerkung.

5) Copeland, Positive Geotropism in the hypocotyl or cotyledon. Botanical Gazette, 31, 1901.

6) A. a. O., S. 410 ff.

pflanzlicher Organe gerade in bezug auf den Schwerkraftsreiz verhältnismäßig häufig konstatiert wurden¹⁾). Auf den folgenden Blättern finden sich eigene Versuche über die Frage mitgeteilt, wobei ich bestrebt war, möglichst viele Typen aus dem gesamten Systeme der Samenpflanzen zu berücksichtigen. Daß hierbei nur willige, von möglichst wenig äußeren Einflüssen abhängige Keimer in Betracht kommen konnten, ist selbstverständlich. Neben der Schwerkraft wurden auch andere Faktoren, vor allem solche, die in freier Natur eine Rolle spielen, in Rechnung gezogen: das diffuse Tageslicht, mechanische Wachstumshemmungen durch die Schutzhüllen der Keimlinge und durch das Substrat. Bei dieser Gelegenheit mußte auch dem geburtshelfenden Organe an der Grenze zwischen Hypokotyl und Wurzel, das bei der Keimung von Samen verschiedener Familien in Aktion tritt, einige Aufmerksamkeit geschenkt werden. Endlich wurden Versuche über die phototropische Reaktion des Keimstengels während seiner positiv geotropischen Stimmungsperiode angestellt, die ein bisher unbekanntes Reaktionsvermögen dieses Organs ergeben haben.

In der negativ geotropisch gestimmten Streckungszone der Keimstengel auftretende Krümmungen, Hauptindikatoren bei den erfolgreichen Forschungen der letzten Jahre über pflanzliche Reizvorgänge, fanden bei dieser Untersuchung nur dann Berücksichtigung, wenn sie zu der terminalen oder zu der primären Einkrümmung in Beziehung stehend erkannt wurden.

Die Versuche, die, weit davon entfernt, erschöpfend zu sein, der vorliegenden Abhandlung zugrunde liegen, wurden im botanischen Institute der Universität Leipzig im Wintersemester 1910/11 während eines sechsmonatlichen Aufenthaltes ausgeführt, der mir durch das Entgegenkommen des k. k. österreichischen Ministeriums für Kultus und Unterricht ermöglicht wurde. Herrn Geheimem Rate, Prof. Dr. Pfeffer, welcher die Arbeit angeregt und meine Versuche mit wohlthuendem Interesse bis zum Abschlusse verfolgt hat, wiederhole ich meinen herzlichsten Dank.

Bemerkungen zur Methode.

Die Mehrzahl der Keimlinge wurde in mittelfein gesiebter Gartenerde gezogen. Das Pflanzen der Samen oder Früchte er-

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Leipzig 1904, II, S. 391.

folgte stets mit Berücksichtigung der Lage des ruhenden Embryos im Samen. Bei Tongeschirren, die auf dem Klinostaten mehrere Tage hindurch rotieren sollten, wurde zur Vermeidung von Einflüssen der einseitig wirkenden Schwerkraft dafür Sorge getragen, daß eine ausgiebige Durchfeuchtung der Erde ohne die geringste Unterbrechung der Rotation erfolgen konnte. Zu diesem Zwecke legte ich vor der Füllung mit Erde rings um das Bodenloch der Gefäße gerollte Kieselsteine entsprechender Höhe eng aneinander, darüber ein Stück Gaze, welches das Eindringen von Erde in den untersten Teil des Geschirres zu verhindern hatte. Dadurch war ein Raum geschaffen, in den bei horizontaler oder inverser Stellung der Töpfe mit Hilfe einer Pipette täglich ein- bis zweimal eine bestimmte Wassermenge allmählich durch das Bodenloch eingeführt werden konnte. Die Rotation besorgte ein gleichmäßiges Eindringen dieser Wassermenge in die Erde. Es werden einige Versuche, die im folgenden besprochen werden, zeigen, wie bedeutungsvoll die Wasserversorgung für den Grad der Gipfeleinkrümmung bei Keimlingen ist. Handelte es sich um die Verfolgung der ersten Streckungstätigkeit des Embryos oder seiner Befreiung von Samen- oder Fruchthüllen, so mußte zur Kultur in feuchtem Raume geschritten werden. Hierbei kamen die üblichen Behelfe in Anwendung. Die Fixierung der Embryonen und Samen erfolgte auf Kork und je nach Größe entweder mittels gewöhnlicher Stecknadeln oder mit Insektennadeln kleinsten Durchmessers. Samen oder Früchte, die infolge ihrer Kleinheit oder der Härte ihrer Hüllen ohne Schädigung des Embryos nicht leicht gespießt werden konnten, wurden zwischen Hollundermark in geeigneter Weise eingekellt, wobei darauf zu achten war, daß Hypokotyl und Wurzel beim Hervorbrechen kein Hindernis in den Weg trete. Zur Hintanhaltung von Schädigungen chemischer Natur wurden sämtliche zur Verwendung gelangende Korkstücke zuvor mit Paraffin gründlich durchtränkt und überzogen. Für den Klinostaten kamen weite zylindrische Gefäße verschiedener Größe in Anwendung, deren Wände zur Ermöglichung der Beobachtung nicht vollständig mit feuchtem Filtrierpapier bekleidet wurden. Am Verschluskkork befestigte ich zentral ein zylindrisches Korkstück zur Anbringung der Keimlinge oder Samen. Das feuchte Filtrierpapier oder die feuchte Watte, welche jeden einzelnen Embryo und Samen oder bei kleinen Objekten das entsprechende Hollundermarkstück umgab, wurde radial bis an den Rand des Verschluskkorkes gezogen und hier

befestigt. Bei der Rotation um die zur Längsachse der Gefäße parallele horizontale Klinostatenachse tauchte nacheinander je ein Streifen Filtrierpapier oder Watte in das mitrotierende Wasser, so daß auch bei längerer Dauer des Versuches den Objekten konstant Wasser zuströmen konnte. Bei größeren Keimlingen wurde überdies für Durchlüftung gesorgt. Diese hatte besonders bei *Cucurbita* einen sichtlich günstigen Einfluß. Durch den Verschlüßkork wurden zwei Glasröhren gesteckt, in welchen sich konstant feucht gehaltene Filtrierpapierstreifen befanden; durch eine der Röhren wurde ein- oder zweimal des Tages mit einem Kautschukgebläse kurze Zeit Luft eingeblasen. So entsprach die Beschaffenheit der Atmosphäre in den rotierenden Zylindern den Verhältnissen der feuchten Kammern in normaler Stellung, die anlässlich jeder genaueren Beobachtung eine Lufterneuerung erfahren mußten. Sollte der Einfluß einseitiger Schwerkraft und das Verhalten bei Ausschaltung dieser nach Keimungsbeginn untersucht werden, so wurden die Samen oder Früchte in feuchtem lockerem Sägemehl möglichst in wurzelrechter Stellung angekeimt. Die Überpflanzung in Erde erfolgte, nachdem das Würzelchen eine Länge erreicht hatte, die eine sichere Fixierung im Erdboden möglich machte. Bemerkungen über die Freipräparation des Embryos, die unter Wahrung normaler Ernährungsbedingungen selbstverständlich nur dann ausgeführt werden kann, wenn kein eigenes Nährgewebe vorhanden ist, würden zu weit führen; nur soviel sei angedeutet, daß sich bei jedem Samen, bezw. jeder Frucht durch die Übung bestimmte Kunstgriffe ergeben, die ein rasches und doch sicheres Arbeiten gewährleisten.

Zur Ausschaltung des einseitigen Schwerkraftereizes dienten zwei elektrisch betriebene Klinostaten, von denen der eine im Tageslichte, der andere im Dunkelraum arbeitete. Diese Klinostaten, die schon seit einiger Zeit im Leipziger Institute in Gebrauch sind, wurden nach Angaben Prof. Pfeffers vom Mechaniker Hugo Heder zu Leipzig angefertigt und können als überaus praktische und leistungsfähige Apparate bezeichnet werden. Es genüge der Hinweis, daß beide Apparate mit einer kurzen Unterbrechung von vier Tagen, die zur Reinigung diente, von Mitte Oktober bis Ende März durch Tag und Nacht in Tätigkeit waren, ohne zu versagen. Ein einziges Mal ergab sich zu einem unwillkommenen Zeitpunkte die Notwendigkeit, bei einem Motor die Bürsten zu erneuern, was leicht hätte vermieden werden können, wenn anlässlich der Reinigung daran gedacht worden wäre.

Fig. 1 zeigt einen dieser kompensiösen Apparate in etwa $\frac{1}{8}$ natürlicher Größe. Auf einer quadratischen Fußplatte ruht abnehmbar befestigt der Motor m mit dem Räderwerke, das zur Reduktion der Geschwindigkeit des Motors dient. Der Motor, Gleichstrommodell GM 2 ($\frac{1}{10}$ HP) von Siemens-Schuckert, macht, an die auf 110 Volt gespannte Institutsleitung angeschlossen, bei Einschaltung einer Widerstandslampe (w) von 10 Kerzen 2280 bis 2580 Umdrehungen in der Minute. Die Achse des Motors trägt eine Schraube ohne Ende (Schneckenrad), in welche die Zähne des Rades a eingreifen. Dieses verlangsamt mit 60 Zähnen die Bewegung auf 38 bis 43 Umdrehungen in der Minute. Seine Achse trägt ebenfalls eine Schraube ohne Ende — sie ist in der Figur durch das Rad a gedeckt und daher nicht sichtbar —; in diese greift das Rad b , das 50 Zähne besitzt. Die Achse des Rades b überträgt schließlich durch das kleine 20-zählige Rad c , welches in das 100-zählige Rad d greift, die Bewegung auf die Achse des Rades d , die zugleich Achse des Transmissionsrades e ist. Die Bewegung von e ist demnach $\frac{1}{50} \times \frac{1}{5} = \frac{1}{250}$ der Bewegung von a oder b braucht bei dem genannten Widerstande zu einer Umdrehung 5 Min. 48 Sek. bis 6 Min. 34 Sek. Für die Transmissionschnur sind am Rade e zwei Rillen vorgesehen, deren Umfänge sich verhalten wie 2 : 1. Die kleinere Rille ist in der Figur durch das Achsengestell verdeckt. Mittels Schnur wird die Bewegung von e auf die Klinostatenachse übertragen, die auf zwei soliden Lagern ruht. Auch das Rad f der Klinostatenachse hat zwei Rillen für die Transmission, deren Umfänge sich wie 2 : 1 verhalten. Wie aus der Figur ersichtlich ist, entspricht der große Umfang von e dem kleinen Umfang von f . Durch diese Einrichtung kann die Umdrehungsgeschwindigkeit der Klinostatenachse in drei verschiedene Relationen zur Geschwindigkeit von e gebracht werden. Durch Variierung des Widerstandes ist überdies eine weitgehende Veränderungsmöglichkeit der Geschwindigkeit von e gegeben. Für meine Versuche kam durchwegs die in der Figur dargestellte Adjustierung in Anwendung. Da nach angestellten Messungen der kleine Umfang von f nicht ganz genau dem großen Umfang von e entspricht, sondern sich zu diesem verhält wie 6,5 : 7,6, so war die Geschwindigkeit der Klinostatenachse gegenüber der Geschwindigkeit von e etwas beschleunigt. Als Durchschnittszeit für eine Umdrehung der Klinostatenachse wurde 5 Minuten festgestellt. Mit Rücksicht auf die Stromschwankungen, die besonders in den

Abendstunden auftreten und in den oben angegebenen Umdrehungszahlen des Motors ihren Ausdruck finden, mußte eine größere Geschwindigkeit gewählt werden: sie gewährleistet auch beim Sinken der Stromstärke immer noch einen Gang, der unwillkommene geotropische Reaktionen hintanhält. Das Rad *g* dient zur Spannung

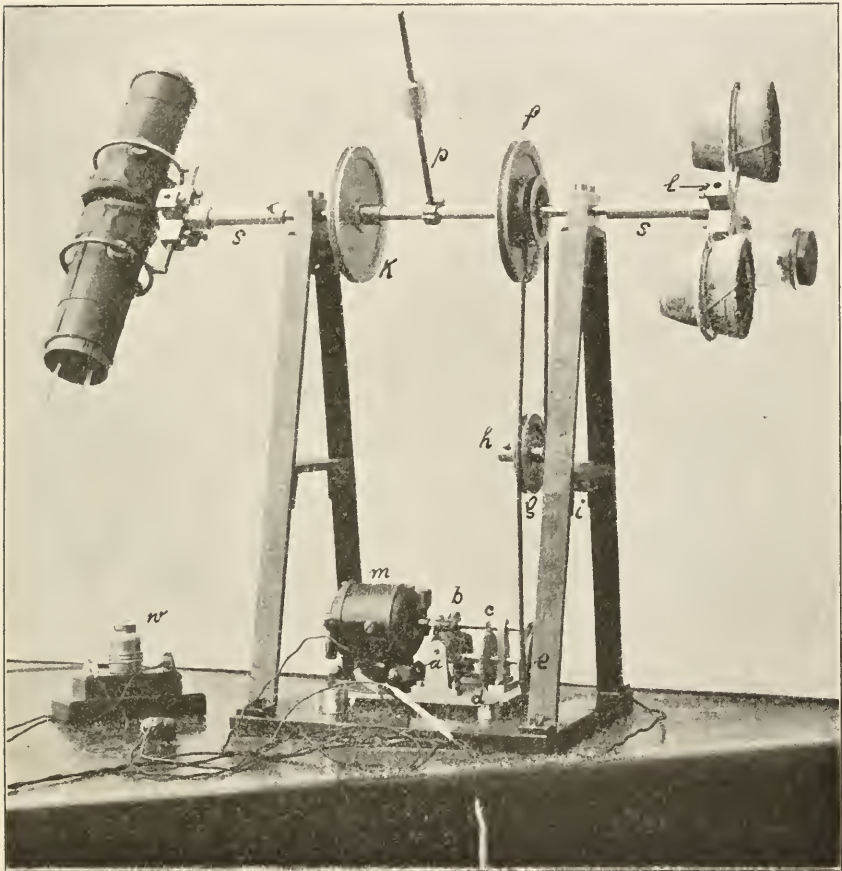


Fig. 1. Erklärung im Text.

des Riemens; es ist in seiner Achse mittels der Schraube *h* und senkrecht darauf mittels der Schraube *i* verstellbar. Kommen zwei Klinostaten in ein und demselben Raume zur Anwendung, so kann der zweite Apparat mit einer Schnur, die um das Rad *k* und das entsprechende Rad des zweiten Apparates läuft, in Tätigkeit gesetzt werden.

An die Klinostatenachse werden beiderseits Ansatzstücke (*s*) festgeschraubt, von welchen jedes vier Ringe zum Tragen der Gefäße aufnehmen kann. Die Ringe sind in zweierlei Größe (10 und 12 cm Durchmesser) und zweierlei Ausführung vorhanden. Sollen Gefäße parallel zur Achse rotieren, so kommen die auf der rechten Seite der Figur ersichtlichen Ringe in Anwendung. Diese haben ein solides Tragstück, das in das Loch *l* genau hineipaßt und mit zwei Schrauben, die in entsprechende Vertiefungen des Stückes greifen, vollkommen unbeweglich festgemacht werden kann. Für die Rotation senkrecht zur Achse sind die auf der linken Seite der Figur dargestellten Ringe mit rechtwinklig geknickten Tragstücken vorgesehen. An der inneren Peripherie jedes Ringes befinden sich drei kurze Zapfen zur Fixierung des Gefäßes. Tongeschirre werden im Ringe mit Bindfaden unbeweglich befestigt, Glaszylinder und kleine Tongefäße durch Korkstücke, die man zwischen Gefäßwand und Ringzapfen fest einklemmt und bei schwereren Gefäßen zur Vermeidung des Rutschens überdies mit einem Klebmittel an die Gefäßwand festmacht.

Vor Beginn der Rotation muß sehr genau darauf geachtet werden, daß sich das ganze System im indifferenten Gleichgewichte befinde. Zur Herstellung dieses Zustandes dient die Hebelstange *p*, die an die Achse in jeder beliebigen, durch die Lage des Schwerpunktes gegebenen Stellung festgeklemmt werden kann und auf welcher zwei Laufgewichte verschiebbar sind. In der Figur liegt das kleinere auf der Bodenplatte des Apparates neben dem Motor. Bei meinen Versuchen ließ ich in Fällen, wo durch exzentrische Lage des Schwerpunktes verursachte Störungen im Gange des Apparates nicht schon an den Versuchsobjekten selbst erkenntlich sein konnten, ein Gefäß mit Objekten bekannter geotropischer Reaktion mitrotieren, um mich zu überzeugen, ob der Apparat während seiner Tätigkeit eine Summation gleichgerichteter Schwerkraftsimpulse zuließ¹⁾. Der Gang des Apparates ist dank der exakten Ausführung der Radzähne ein völlig einwandfreier, wenn man dafür sorgt, daß sämtliche Lager und Zahnräder gut geschmiert werden, wenn Hebelstange und Laufgewichte mit größter Genauigkeit eingestellt, die Schrauben in entsprechender Weise angezogen wurden und die Transmissionsschnur die richtige Spannung hat.

1) Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905.

Zur Vermeidung des Rostens empfiehlt sich beim Arbeiten in einer Atmosphäre von größerer Feuchtigkeit das Einfetten aller blanken Eisenteile mit Vaseline.

An dem Apparate, der besonders in Fällen, wo es sich um lang andauernde Rotation oder um gleichzeitige Rotation einer größeren Anzahl von Gefäßen handelt, von ganz besonderem Vorteil ist, ließen sich mit Leichtigkeit noch weitere Modifikationen durchführen. So könnte an einer Seite der Achse durch Anbringung eines Kugelgelenkes die Schiefstellung eines durch ein Rollenpaar gestützten Achsenstückes ermöglicht werden. Bei entsprechender Umgestaltung des Gestelles ließe sich auch statt des einfachen

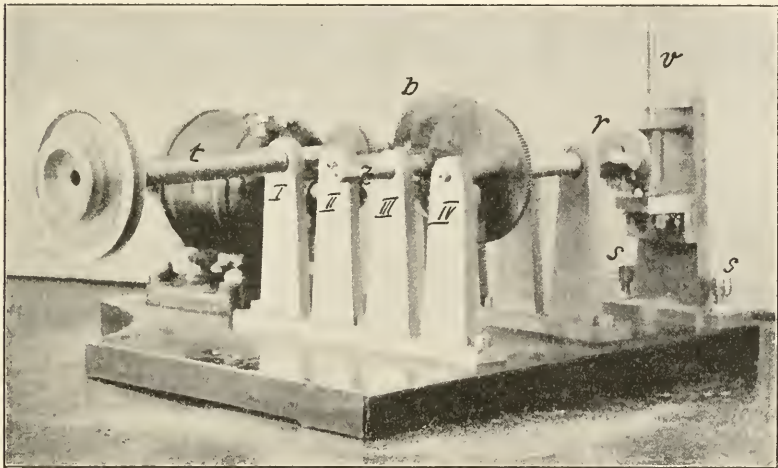


Fig. 2. Erklärung im Text.

Räderwerkes der in Fig. 2 dargestellte Apparat verwenden. Es ist dies ein gleichfalls nach Angaben Prof. Pfeffers vom Mechaniker Hugo Heder ausgeführter Universalrotationsapparat, der bei gleichem Widerstande vier verschiedene Umdrehungsgeschwindigkeiten ermöglicht und an dessen horizontalen Rotationsachsen überdies bei Bedarf eine vertikale Achse angeschlossen werden kann.

Die Achse des Motors (das gleiche Modell wie beim vorher beschriebenen Apparate) trägt eine Schraube ohne Ende, in welche das 60-zählige Rad der Achse I greift. Hierdurch wird die Sekundengeschwindigkeit des Motors in Minutengeschwindigkeit verwandelt. Achse I trägt ein kleines, in der Figur nicht sichtbares

Zahnrad mit 20 Zähnen, in welches das große 120-zählige Rad *b* der Achse II greift. In gleicher Weise wird die Bewegung von Achse II auf Achse III und endlich von dieser auf Achse IV übertragen. Es läuft demnach jede Achse sechsmal langsamer als die vorhergehende. Die Achsen sind abwechselnd bald über das linke, bald über das rechte Lager hinaus verlängert; auf dem Zapfen *z* kann entweder das Stück *t* mit dem Transmissionsrade oder das Stück *r*, dessen Zahnrad die Bewegung auf die vertikale Achse *v* überträgt, angeschraubt werden. Das Lager der vertikalen Achse ist verstellbar; es läßt sich mittels der Schrauben *s*, die in Löcher der Fußplatte passen, vor jeder der vier horizontalen Achsen festmachen.

Die Versuche mit diffusem Tageslichte wurden im Experimentiergewächshause, das an die Südseite des Institutes angebaut ist, vorgenommen. An klaren Tagen mußte die direkte Sonnenbestrahlung der Objekte durch Schattendecken verhindert werden. Die Temperatur schwankte im allgemeinen zwischen 18 und 24° C, erreichte aber an einzelnen besonders hellen und warmen Tagen in den Mittagsstunden 30°. Die Luftfeuchtigkeit betrug 50—60%. Versuche bei Lichtabschluß wurden im Dunkelzimmer des Institutes vorgenommen. Über die Beheizung und Einrichtung zur Erzielung einer möglichst gleichmäßigen Luftfeuchtigkeit in diesem Raume hat seinerzeit v. Guttenberg berichtet¹⁾. Die Temperatur schwankte hier zwischen 21 und 24° C, die Luftfeuchtigkeit zwischen 48 und 55%. Mit Rücksicht auf die bald größere, bald kleinere Empfindlichkeit der Keimlinge gegen Verunreinigungen der Luft, die durch Untersuchungen Molischs, Neljubows und besonders O. Richters²⁾ bekannt wurden, sei folgendes bemerkt:

Das Aussehen der Keimlinge im Dunkelraume war durchwegs ein normales, Epikotyle von *Vicia sativa* reagierten prompt geotropisch, die Zirkumnutationen traten nach Erreichung einer bestimmten Länge der Keimstengel in aller Stärke zutage³⁾ und

1) Von Guttenberg, Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1907, S. 200—201.

2) O. Richter, Über den Einfluß verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. der Wiener Akad., CXV, Abt. I, 1906; hier auch die übrige Literatur über den Gegenstand.

3) O. Richter, Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft, a. a. O., S. 193 und Über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus, a. a. O., Taf. XV, Fig. 8 und 9.

Pisum-Epikotyle zeigten in normal aufgestellten Töpfen niemals jene eigentümliche horizontale Wachstumsrichtung, die nach Neljubow auf einem durch Leuchtgas (Äthylen) verursachten geotropischen Stimmungswechsel¹⁾, nach O. Richter darauf beruhen soll, daß die durch Leuchtgas verunreinigte Atmosphäre den negativen Geotropismus des Stengels unterdrückt und sein autonomes Krümmungsbestreben unbeeinflußt zutage treten läßt²⁾. Obwohl es nach diesen Tatsachen keinem Zweifel unterlag, daß die Luft des dunklen Versuchsraumes wenigstens in dem Maße rein war, daß die Versuchsergebnisse richtig gedeutet werden konnten, wurden doch anläßlich der Beantwortung mancher Frage wenigstens einmal Parallelversuche im Gewächshause unter Dunkelstürzen oder in verdunkelten Gefäßen angestellt, die in allen Fällen ebenso ausfielen wie im Dunkelzimmer³⁾. Ergab sich die Notwendigkeit, Samen im Wärmezimmer des Institutes anzukeimen oder sollte in diesem Raume, dessen Atmosphäre nicht einwandfrei schien, der Einfluß höherer Temperatur auf die Krümmungstätigkeit untersucht werden, so wurden die betreffenden Versuchsgefäße stets unter Glasglocken gestellt, die reine Gewächshausluft enthielten.

Bei der Untersuchung über die phototropischen Reaktionen des Keimstengels in den ersten Streckungsstadien kam neben dem Tageslichte auch künstliche Beleuchtung in Anwendung. Die betreffenden Versuche wurden im Dunkelzimmer unter Benutzung eines schon von Guttenberg⁴⁾ beschriebenen Apparates ausgeführt, der es gestattet, gleichzeitig und unabhängig voneinander vier Versuchsgefäße mit einer einzigen Lichtquelle einseitig zu beleuchten. Als Lichtquelle diente eine Wolframlampe von 32 Kerzen, deren Leuchtkraft, wie eine photometrische Bestimmung nach Abschluß der Versuche ergab, ziemlich konstant geblieben. Die Objekte wurden in einer Entfernung von 60 cm aufgestellt; in dieser Ent-

1) Neljubow, Geotropismus in der Laboratoriumsluft. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXIX, 1911.

2) O. Richter, Die horizontale Nutation. Sitzungsber. der Wiener Akademie, CXIX, Abt. 1, 1910.

3) Zur Zeit meiner Versuche waren die Untersuchungen von Molisch über den Einfluß des Tabakrauches auf die Pflanze (Sitzungsber. d. Wiener Akad., CXX, Abt. I, 1911) noch nicht veröffentlicht. Da mir eine Beeinflussung der Keimlinge durch Rauchluft, wie sie durch Molischs Versuche nunmehr festgestellt worden ist, nicht unmöglich schien, sorgte ich dafür, daß in beiden Versuchsräumen nicht geraucht wurde.

4) Von Guttenberg, a. a. O., S. 204—205.

fernung zeigte das Thermometer mit geschwärzter Kugel nach 24-stündiger Bestrahlung eine Temperaturerhöhung von $1\frac{1}{2}^{\circ}$ gegenüber der Temperatur des Raumes. Die küvettenartigen Gefäße, welche zur Aufnahme der Keimlinge bei Kultur in feuchtem Raume dienen sollten, wurden zur Vermeidung von Reflexen an den schmalen Seitenwänden und an der Rückwand innen mit einer Mischung von Beinschwarz und alkoholischer Schellacklösung gestrichen und hierauf durch längere Zeit in freier Luft getrocknet. Dasselbe geschah mit den zylindrischen Gefäßen, die für die Rotation senkrecht zur Klinostatenachse bestimmt waren. Hier wurde ein Stück der Glaswand in Form eines langgestreckten Rechtecks für den Lichtzutritt freigelassen. Zur Befestigung der Embryonen und Samen diente ein geschwärztes prismatisches Korkstück, dessen Länge der Lichtlücke in der Wand entsprach. Es wurde von einem der Prismenhöhe nach durchgesteckten Glasstabe getragen, der an einem Ende in der Mitte des Verschlusßkorkes festgemacht war. Auch in diesen Gefäßen richtete ich die feuchten Filtrierpapier- oder Wattestreifen, welche die einzelnen Objekte umgaben, so, daß sie zeitweise in das mitrotierende Wasser tauchen mußten und sich dadurch konstant feucht hielten.

Die Beobachtung der Versuche erfolgte während des Tages mehrmals, die Protokollierung der Befunde jedoch meist nur einmal, da es sich im Verlaufe der Arbeit zeigte, daß die Veränderungen bei den in Frage kommenden Nutationen in langsamem Tempo vor sich gehen. Gewöhnlich wurde die jeweilige Situation jedes einzelnen Objektes möglichst getreu skizziert. Bei einfachen Krümmungen, die eine schematische Skizzierung des ganzen Keimstengels entbehrlich machten, stellte ich die Krümmung als Projektion auf eine Ebene dar, die senkrecht auf die Hauptwachstumsrichtung des Stengels gedacht ist, und benutzte zur Charakterisierung der Richtung und des Grades eigene Zeichen. Ein solches Protokoll ist auf S. 528 u. 529 in vereinfachter Form wiedergegeben. Diese Art der Darstellung beansprucht wenig Raum und Zeit und hat überdies den Vorteil großer Übersichtlichkeit; leider ist sie bei komplizierten Krümmungen ohne Schädigung der Übersichtlichkeit nicht anwendbar. Die im folgenden mitgeteilten Versuchsprotokolle sind fast durchwegs aus den in Form von Skizzen gehaltenen Originalprotokollen zusammengestellt, wobei ich hin und wieder bei starken individuellen Verschiedenheiten zur statistischen Methode greifen mußte. Von einer ganz exakten und rein objektiven Dar-

stellung der Bewegung, sei es mit Hilfe der einfachen Methoden Darwins oder Wiesners, sei es mit Hilfe der feinen neueren Registrierapparate Pfeffers, konnte und mußte abgesehen werden. Eine solche Darstellung ist zur Beantwortung der gestellten Fragen nicht nötig und sagt mit Rücksicht auf die Tatsache, daß die Lagenveränderung eines bestimmten Punktes am Gipfel des Keimstengels durch das in den einzelnen Zonen des Stengels verschieden gerichtete Wachstum hervorgerufen wird, über die Tätigkeit der Gipfelzone nichts Bestimmtes aus.

Das Samenmaterial für die Versuche stammt zum größten Teile aus dem Leipziger Botanischen Garten; Herr Garteninspektor W. Mönkemeyer stellte mir bei der Auswahl leicht keimender Typen Erfahrungen aus seiner Gartenpraxis zur Verfügung, wofür ich ihm bestens danke.

I. Versuche mit *Helianthus annuus* L.

A. Hat die Schwerkraft als Reiz auf die Gipfelkrümmung des Hypokotyls und auf die Ausgleichung dieser einen Einfluß und wie verlaufen die betreffenden Nutationen bei Aufenthalt in diffusem Tageslichte, wie im Dunkeln?

Es seien zunächst zwei Versuchsreihen angeführt, bei welchen aus möglichst normal gepflanzten Früchten erwachsene Keimlinge von dem Augenblicke an beobachtet wurden, da die von der Fruchthülle umschlossenen Kotyledonen vollständig über dem Boden erschienen. In der ersten Versuchsreihe begann die Klinostatenrotation zu dem soeben genannten Zeitpunkte, in der zweiten Reihe gleich nach dem Pflanzen der Früchte.

Versuch 1.

10 Geschirre wurzelrecht bepflanzt, 2 vertikal im Lichte, 4 vertikal im Dunkeln; nachdem sich einige Keimlinge etwas über die Erde emporgehoben hatten (28. X.), kamen 2 weitere Gefäße auf den Dunkelklinostaten, 2 auf den Klinostaten im Lichte. Dauer des Versuches: 28. X.—2. XI.

Gefäß		Licht		Dunkel			
		I	II	I	II	III	IV
Es erscheinen über der Erde in 3 aufeinanderfolgenden Tagen		10	14	10	11	9	10
gekrümmt		8	11	9	8	9	10
gerade oder nahezu gerade		2	3	1	3	θ	θ
Diese krümmten sich	am nächsten Tage	θ	1	θ	3	—	—
	nach 2 Tagen	2	θ	θ	θ	—	—
	nach 3 Tagen	θ	θ	1	θ	—	—
	überhaupt nicht	θ	2	θ	θ	—	—
Die Krümmung vergrößerte sich während der Beobachtungzeit bei		3	4	4	5	2	7
Maximum der Krümmung	20°	2	θ	θ	1	3	1
	20—45°	θ	5	1	4	4	θ
	45—80°	8	6	4	3	1	3
	90°	θ	θ	3	3	θ	4
	100—135°	θ	1	2	θ	θ	θ
	135—180°	θ	θ	θ	θ	1	2
Keine Krümmung		θ	2	θ	θ	θ	θ
Krümmungsebene	senkrecht zur Kotyledonarfl. in der Kotyledonarfläche . .	8	6	7	5	8	7
	schief	1	2	1	3	θ	θ
		1	4	2 ¹⁾	3 ¹⁾	1 ¹⁾	3
Es streckten sich gerade	am nächsten Tag	4	1	θ	θ	θ	θ
	nach 2 Tagen	4	2	2	2	4	θ
	nach 3 Tagen	1	3	4	1	θ	2
	nach 4 Tagen	1	4	4	1	θ	8
	auch nach 4 Tagen nicht . .	θ	2	θ ²⁾	7	5	θ ³⁾

Gefäß II kam am 1. XI. um 11⁵⁰ h im Lichte, Gefäß III am 1. XI. um 12⁴⁰ h im Dunkeln auf den Klinostaten: am 2. XI. vorm. war die Krümmung in gleicher Weise verändert wie bei den gleichaltrigen Keimlingen der vertikal belassenen Gefäße I (Licht), bzw. I und II (Dunkel).

Gefäß IV kam am 1. XI. um 1 h nachm. ans Tageslicht. Am 2. XI. 9 h waren sämtliche, selbst die starken Krümmungen ausgeglichen (s. Anm. 3).

Die nach Erscheinen einiger Keimlinge über dem Boden (28. X.) auf den Klinostaten gebrachten Gefäße (2 im Lichte, 2 im Dunkeln) zeigten folgendes:

1) Es machten sich bei einzelnen zwei deutlich geschiedene, knapp übereinander liegende Krümmungen bemerkbar, von denen die obere senkrecht zur Kotyledonenfläche gerichtet war, die untere senkrecht darauf oder schief.

2) Bei zwei Keimlingen blieb eine geringe Abweichung von der Vertikalen.

3) Wirkung der nachträglichen Belichtung des Gefäßes.

Die schon aus dem Boden herausschauenden Keimlinge (in den Gefäßen im Lichte 8 von 14, in den Dunkelgefäßen 6 von 14) wuchsen gekrümmt fort. Die Krümmung war im Lichte schwächer als im Dunkeln. Der Ausgleich erfolgte nach 3 bis 4 Tagen. Neue Keimlinge erschienen nicht an der Oberfläche.

Versuch 2.

Wurzelrecht bepflanzt 8 Gefäße am 3. XI. Gleich nach dem Pflanzen im Lichte 2 vertikal gestellt, 2 auf den Klinostaten gebracht; im Dunkeln ebenso. Beginn des Erscheinens über dem Boden und der Beobachtung am 7. XI. Dauer des Versuches bis 11. XI.

a. Die vertikalen Gefäße.

		Licht		Dunkel	
		I	II	I	II
Es erschienen über der Erde in 2 aufeinanderfolgenden Tagen		8	7	7	6
gekrümmt		2	3	6	3
gerade oder nahezu gerade		6	4	1	3
Diese krümmten sich	am nächsten Tage	6	2	1	2
	überhaupt nicht	0	2	0	1
Die Krümmung vergrößerte sich während der Beobachtungszeit bei		6	2	7	5
Maximum der Krümmung	20°	4	2	0	0
	20—45°	1	2	2	0
	50—80°	3	1	2	2
	90°	0	0	2	1
	100—135°	0	0	1	2
Keine Krümmung		0	2	0	1
Krümmungsebene	senkrecht zur Kotyledonarfl. in der Kotyledonarfläche	7	4	3	3
	schief	0	1	2	0
	schief	1	0	2	2
Es streckten sich gerade	am nächsten Tag	0	0	0	0
	nach 2 Tagen	2	0	0	0
	nach 3 Tagen	1	2	0	0
	nach 4 Tagen	2	3	1	5 ¹⁾
	auch nach 4 Tagen nicht	3	0	6	—

Gefäß I kam nach 2 Beobachtungstagen (9. XI.) sowohl im Lichte als auch im Dunkeln auf den Klinostaten: die folgenden Tage zeigten im allgemeinen keinen Unterschied in der Gipfelkrümmung gegenüber den in vertikaler Stellung verbliebenen Keimpflanzen.

1) Wirkung einer 6-stündigen Belichtung.

Das Dunkelgefäß II kam nach 3 Beobachtungstagen (10. XI.) um 11 h vorm. ans Licht; schon um 4 h nachm. waren sämtliche Keimlinge im Aufkrümmen. Sie gelangten hierauf ins Dunkle zurück. Am nächsten Tage waren sie, wie aus der Tabelle ersichtlich, durchwegs gerade.

b. Die Gefäße des Klinostaten.

Licht: Die Keimlinge gelangten fast durchwegs gekrümmt und in geringer Zahl an die Oberfläche. Sie richteten sich während der Dauer des Versuches auf. Die Vertikalstellung des einen Gefäßes am 3. Beobachtungstage (9. XI.) hatte auf die Gipfeleinkrümmung keinen Einfluß.

Dunkel: Die Früchte waren schon am 1. Beobachtungstage entweder gekippt oder in der Erde verschwunden. Nach 2 Tagen wurde ein Gefäß vertikal gestellt; die wenigen, daraus erwachsenden Keimlinge verhielten sich wie die in vertikaler Stellung gekeimten Pflanzen der Dunkelgefäße I und II.

Das auf dem Klinostaten verbliebene Gefäß zeigte folgendes: Es traten bei allen Keimlingen die Hauptwurzeln aus der Erde hervor, die Hypokotyle wuchsen mit scharf eingekrümmtem Gipfel in den Boden hinein.

Aus den mitgeteilten Versuchen läßt sich das folgende ableiten:

Die Gipfeleinkrümmung tritt sowohl zeitlich als auch graduell bei den einzelnen Individuen sehr verschieden auf. Die Mehrzahl der Keimlinge kommt trotz möglichst wurzelrechter Pflanzung in gekrümmtem Zustande aus dem Boden. Immerhin erfolgt die Einkrümmung bei vielen Keimlingen, zudem eine Verstärkung der Krümmung auch außerhalb der Erde; es kann somit eine mechanische Hemmung durch das Erdreich nicht ausschließliche Ursache der Einkrümmung sein. Der Krümmungswinkel ist bei konstanter Dunkelheit größer als bei Einwirkung des diffusen Tageslichtes. Die Geradstellung erfolgt bei Belichtung früher als im Dunkeln. Das Tageslicht hemmt also die Faktoren, die zur Krümmung führen, und begünstigt die Vorgänge, welche die Aufrichtung besorgen. Die begünstigende Wirkung des Lichtes auf die Wachstumsprozesse zur Erreichung der normalen Stellung des Gipfels äußert sich bei eingekrümmten Dunkelkeimlingen schon nach 6-stündiger Exposition an einem lichtarmen Novembertage. Hier hätten Versuche einzusetzen, denen die Aufgabe zufiele, Dauer und Intensität der Belichtung und Licht von verschiedener Wellenlänge in der Einwirkung auf den Vorgang zu prüfen¹⁾. Solche Versuche habe ich nicht angestellt. Ob die raschere Aufkrümmung der Lichtkeimlinge in Versuch 1 gegenüber 2 auf die größere Lichtmenge der sonnen-

1) Beobachtungen O. Richters an *Vicia villosa* sprechen für einen unterschiedlichen Einfluß des Lichtes der roten und der blauen Spektralhälfte (Über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus, S. 491 u. 495).

klaren Tage zurückzuführen sei, kann noch nicht entschieden werden, da der Versuchsraum unter dem Einflusse der Sonne auch bedeutend stärker erwärmt wurde.

Der Gipfel ist zumeist in einer senkrecht zu den Kotyledonarflächen orientierten Ebene eingekrümmt, seltener in der Kotyledonarebene selbst oder schief. Es sei jedoch gleich bemerkt, daß sich im Verlaufe der Entwicklung jede Krümmung, mag sie zu Beginn orientiert sein wie immer, schließlich mehr oder weniger genau in die Ebene senkrecht zu den Kotyledonarflächen einstellt. Auf ein Verhalten möchte ich hier hinweisen, dessen merkwürdigerweise in der Literatur noch nicht Erwähnung getan wurde. Die Gipfelinkrümmung des Keimlings liegt eigentlich nur in den ersten Tagen nach dem Erscheinen über dem Boden im Bereiche des Hypokotyls; nach 2 bis 4 Tagen, während welcher sich die Stiele der Kotyledonen zu sichtbarer Länge gestreckt haben, geht sie auf diese über, die Bewegung in gleichem Sinne fortführend. Indessen hat sich der Sproßteil nach Ausführung einer Gegenkrümmung, die schließlich auch auf die Kotyledonarstiele übergeht, gerade gestreckt. Fig. 3 zeigt einen Keimling knapp vor der völligen Geradstreckung, an dem die geschilderten Verhältnisse deutlich zu sehen sind. Ist die Einstellung in die Ebene senkrecht zu den Kotyledonen nicht schon früher erfolgt, so geschieht dies sicher beim Übergang der Krümmung aus dem Bereiche des Hypokotyls auf die Stiele der Keimblätter.

Nur äußerst selten konnte ich beobachten, daß die Stiele eine Krümmung in anderer Ebene als in der bezeichneten vom Hypokotyl übernahmen und weiterführten.

Die eigentümliche Gegenkrümmung, die sich bald früher, bald später unterhalb der nutierenden Spitze am wachsenden Hypokotyle zeigt, war schon Sachs aufgefallen¹⁾ und Wiesner hat bekanntlich beide Krümmungen, die zusammen ein langgestrecktes S darstellen, unter dem Begriffe der undulierenden Nutation subsummiert²⁾. Vielleicht läßt sich das Phänomen den von Baranetzky an Epi-

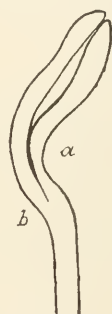


Fig. 3.

Im Tageslichte erwachsener Keimling v. *Helianthus annuus* knapp vor der völligen Geradstreckung.
a primäre Krümmung,
b Gegenkrümmung.

1) Lehrbuch, 4. Aufl., S. 829.

2) Die undulierende Nutation der Internodien, S. 32 u. 33. Über Wiesners Erklärung des Vorganges auf Grund des Zellenbaues und -wachstums an der Vorder- und

kotylen von *Phaseolus multiflorus* beobachteten Gegenkrümmungen anreihen, die auf dem Klinostaten auftreten, wenn die Sprosse sich zuvor geotropisch gekrümmt hatten oder mechanisch zu einer Krümmung gezwungen worden waren. Nach Baranetzky liegt in jeder Krümmung einer wachsenden Zone selbst der Anstoß zu einer entsprechenden, in gleicher Ebene erfolgenden Gegenbewegung, die dann deutlich zutage tritt, wenn wie auf dem Klinostaten im Dunkeln dafür gesorgt wird, daß kein anderer Reizanlaß die Reaktion stört¹⁾. In unserem Falle verhält sich die Sache nur insofern anders, als die Einkrümmung des Gipfels in einer darunter liegenden Streckungszone des Keimstengels die Reaktion auslöst. Übrigens bedarf das Baranetzky'sche Phänomen noch einer genaueren Untersuchung rücksichtlich der Bedingungen, unter welchen es auftritt.

Ob der Schwerkraft irgend ein Einfluß auf die Gipfeinkrümmung zukommt, läßt sich aus den angeführten Versuchen mit Sicherheit nicht feststellen. Bei Versuch 1 hatten sich die Keimlinge schon vor Beginn der Rotation größtenteils gekrümmt, eine Verstärkung der Krümmung wurde während der Rotation nicht beobachtet. Da ich es vermeiden wollte, daß der Hypokotyl beim Durchwachsen des Bodens unter konstant gleichsinniger Schwerkraftswirkung stehe, setzte ich bei Versuch 2 die Töpfe gleich nach dem Pflanzen der Früchte auf den Klinostaten. Das Resultat kam unerwartet. Nur vereinzelte Keimlinge streckten sich über die Erde, alle mit mehr oder weniger gekrümmtem Gipfel; die meisten hatten gleich bei der ersten Streckung eine Krümmung ausgeführt, die das Wurzelende nach außen richtete, und wuchsen mit stark eingekrümmtem Gipfel in die Topferde hinein. Diese Tatsache soll später noch näher erörtert werden. Die Aufkrümmung der aus der Erde herausgewachsenen Keimpflanzen erfolgte wie in normaler Stellung unter bedeutend stärkerer Gegenkrümmung in der Hauptstreckungszone des Hypokotyls.

Im Anschlusse an Dufours eingangs mitgeteilten Befunde sollte nun entschieden werden, ob die primäre Krümmungsebene

Rückseite des schon im Ruhezustande gekrümmten Epikotyls von *Phaseolus multiflorus* vergleiche Rimmer, Über die Nutationen und Wachstumsrichtungen der Keimpflanzen, S. 411. Diese Erklärung hat für den vollkommen radialsymmetrischen ruhenden Hypokotyl von *Helianthus* keine Bedeutung.

1) Baranetzky, Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora, 89, Ergänzungsband 1901, S. 143 u. 159.

von der Schwerkraftsrichtung abhängt. In diesem Falle wäre die Tatsache, daß Keimlinge aus möglichst wurzelrecht gepflanzten Früchten Gipfeleinkrümmungen in verschiedener Ebene zeigen, damit zu erklären, daß durch den aufwärts wachsenden Hypokotyl kleine, bei der Pflanzung der Früchte nicht kontrollierbare Abweichungen von der Normalen vergrößert werden und hiermit die Richtung bestimmt wird, nach welcher sich der Gipfelteil des Keimstengels positiv geotropisch einkrümmen muß. Daß dies zumeist senkrecht zu den Kotyledonarflächen erfolgt, mag seinen Grund darin haben, daß das Auge die Normalstellung der Frucht leichter bei Beobachtung der Breitseite als bei der Aufsicht auf ihre Schmalseite abzuschätzen weiß. Zur Beantwortung der Frage dienten folgende Versuche:

Versuch 3.

Helianthus-Früchte wurden wurzelrecht gepflanzt und zwar so, daß bei Horizontal-lage der Töpfe die Hälfte der Früchte ihre Schmalseite, die andere Hälfte ihre Breitseite der Horizontalebene zukehren mußte. Die Gefäße wurden gleich nach dem Bepflanzen horizontal gelegt, teils im Lichte, teils im Dunkeln.

Die nach 5 bis 6 Tagen aus der Erde sich negativ geotropisch herauskrümmenden Pflanzen waren durchwegs am Gipfel des Hypokotyls im Sinne des positiven Geotropismus gekrümmt. Die Aufkrümmung erfolgte wie bei früheren Versuchen im Lichte rascher als im Dunkeln. Während der Aufkrümmung war bei den in der Ebene der Kotyledonen nutierenden Individuen ein allmähliches Drehen in die darauf senkrechte Ebene bemerkbar (Fig. 4). Dauer des Versuches 3. XI.—11. XI.

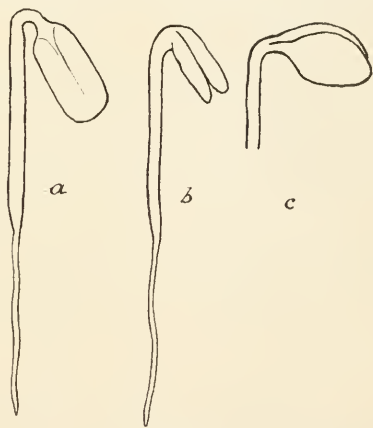


Fig. 4.

Aus horizontal und hochkant gepflanzten Früchten erwachsene Keimlinge von *Helianthus annuus*. *a* primäre Krümmung des Hypokotylgipfels, *b* und *c* nachträgliche Änderung der Krümmungsebene: *b* Ansicht von vorn, *c* von der Seite.

Versuch 4.

Ein ähnlicher Versuch, wobei sämtliche Früchte mit ihrer Schmalseite der Horizontalebene zugekehrt waren. Die sich aufkrümmenden Keimlinge wieder durchwegs im obersten Hypokotylteile positiv geotropisch gekrümmt und zwar im Lichte von 16 : 10 bis zu einem Winkel von 90°, 6 darüber hinaus; im Dunkeln von 22 : 17 bis zu einem Winkel von 90°, 5 darüber hinaus.

Aus diesen Versuchen ergibt sich in Übereinstimmung mit Dufours und Schützes Resultaten, daß die primäre Einkrümmung

des Hypokotyls eine positiv geotropische ist. Die negativ geotropische Hypokotylbasis führt sodann den positiv geotropisch gekrümmten Gipfel über den Boden und nunmehr folgen die Erscheinungen, die ich im Anschlusse an die Versuchstabellen 1 und 2 zusammengestellt habe. Auffallend ist, daß bei den letzten Versuchen (3 und 4) die Krümmung einen viel stärkeren Grad erreicht als bei Versuch 1 und 2 und es war zu entscheiden, ob dies nur von der primären Lage der Früchte — vertikal oder horizontal — abhängt oder zudem auch vom größeren Widerstand der Erde in den horizontal gelegten Tongefäßen. Im folgenden Versuche wurden die Früchte daher sämtlich in vertikal gestellten Töpfen horizontal und in verschiedener Tiefe gepflanzt.

Versuch 5.

Helianthus - Früchte in vertikale Töpfe horizontal gepflanzt, zur Hälfte mit der Breitseite, zur Hälfte mit der Schmalseite nach unten: I auf der Erdoberfläche, II in einer Tiefe von 1 cm, III von 2 cm, IV von 3 cm. Die Töpfe verblieben im Lichte. Pflanzung am 16. XI.

Gefäß I: Schon am 18. XI. positiv geotropische Krümmung des Hypokotyls bemerkbar. Am 19. XI. hoben sich sämtliche Keimlinge und waren im oberen Hypokotylteile gekrümmt, wobei sie sich zum Teil mit dem oberen Ende der Frucht gegen den Boden stemmten. Krümmungswinkel $90-135^{\circ}$. Am 20. XI. war die Krümmung mit der Entfernung vom Boden zurückgegangen, die hochkant gestellten in die zu den Kotyledonen senkrechte Krümmungsebene hineingedreht. Am 21. XI. alles aufgerichtet.

Gefäß II, III und IV: Die Keimlinge erschienen fast gleichzeitig am 20. XI. über dem Boden durchwegs von 135 bis zu 180° gekrümmt, die hochkant gesetzten in bekannter Weise gedreht. Am 21. XI. fast vollkommene Aufrichtung.

Es erschienen über der Erde mit Perikarp: in Gefäß II von 8 Keimlingen 4, in III von $8=2$, in IV von $11=\emptyset$.

Der Versuch zeigt, daß beide Faktoren den Grad der Krümmung beeinflussen; der positiv geotropisch gekrümmte Gipfel erleidet durch das Aufwärtsdrängen der negativ geotropischen Hypokotylbasis in der Erde je nach ihrer Festigkeit einen Widerstand, der die geotropisch induzierte Krümmung mechanisch vergrößert. Ja selbst bei oberflächlich ausgelegten Früchten kann die mechanische Hemmung eine Rolle spielen, wenn bei Beginn der Hebung das Kotyledonarende der Frucht vom immer noch positiv geotropischen Keimstengel etwas in die Erde gedrückt wird und sich nunmehr eine Zeit hindurch gegen diese stemmt. Nebenbei zeigt Versuch 5, welche Bedeutung eine entsprechend tiefe Lage der Frucht für die Abstreifung von Frucht- und Samenhülle hat.

Bevor ich daranging, die weiteren Schicksale des Hypokotylgipfels in ihrer Abhängigkeit von der Schwerkraft zu untersuchen, wiederholte ich in feuchtem Raume die Versuche Schützes zur beiläufigen Feststellung des Zeitpunktes, in welchem sich der geotropische Stimmungswechsel im Keimstengel vollzieht. Es lag mir für spätere Versuche daran zu wissen, wann nach 24-stündiger Quellung der Früchte mit dieser Tatsache im allgemeinen zu rechnen sei. Schütze gibt nur die durchschnittliche Länge des Organs zu dem in Frage kommenden Zeitpunkte an; sie beträgt 6 mm¹⁾.

Nach meinen Versuchen mit Keimlingen, die an den Kotyledonen in verschiedener Lage fixiert wurden, beginnt die negativ geotropische Aufkrümmung der Hypokotylbasis frühestens nach 36 Stunden und bei den meisten Keimlingen nach 48 Stunden, wenn die Früchte vor Versuchsbeginn durch 24 Stunden gequollen hatten. Anschließend wurden Versuche zur Beantwortung der Frage angestellt, wie sich der Hypokotyl in seiner

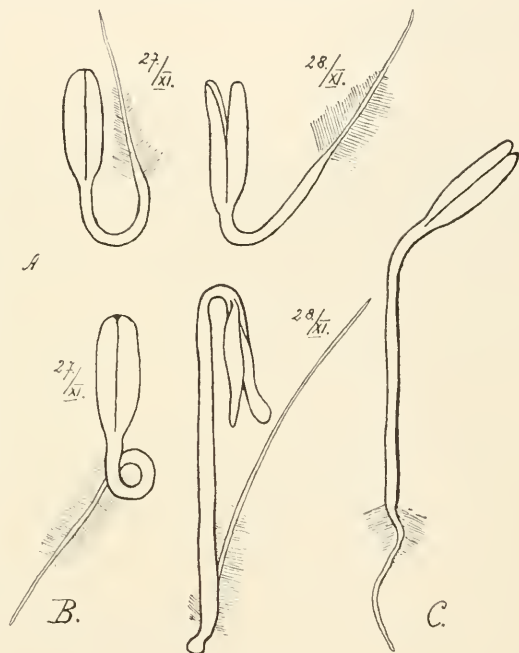


Fig. 5.

Auf dem Klinostaten erwachsene Embryonen von *Helianthus annuus*, A im Tageslichte, B im Dunkeln; C Dunkelkeimling, dessen Hypokotyl sich vor Beginn der Rotation etwas gestreckt hatte, am 28. XI.

ersten, positiv geotropischen Streckungsperiode verhält, wenn er der einseitigen Schwerkraftswirkung entzogen und dafür Sorge getragen wird, daß auch der richtende Einfluß anderer Außenreize wegfällt. Wie erinnerlich, zeigten Embryonen, die auf dem Klinostaten rotierend aus wurzelrecht gepflanzten Früchten gekeimt hatten, ein befremdendes Verhalten. Ihr Hypokotyl krümmte sich gleich

1) A. a. O., S. 411.

in den ersten Stadien der Streckung derart, daß sich das Wurzelende nach außen richtete, die Wurzel demnach aus der Topferde herauswuchs, während sich der Gipfel in die Erde hineinbohrte. Ist diese Krümmung durch irgend welche äußere Faktoren veranlaßt? An zweierlei konnte gedacht werden: an einen mechanischen, wachstumsrichtenden Einfluß des Perikarps oder an den Aerotropismus der Wurzel, die möglicherweise aus dem luftarmen feuchten bündigen Boden Regionen reicheren Sauerstoffgehaltes zustrebte. Der folgende Versuch zeigt, daß keiner der beiden Faktoren in Betracht kommt.

Versuch 6.

Helianthus-Früchte, durch 24 Stunden in Sägemehl in wurzelrechter Stellung gequollen, wurden am 25. XI. entschält. Die Embryonen kamen, an den Kotyledonen mit Nadeln befestigt, in dampfgesättigte Zylinder und diese sofort auf den Klinostaten; teilweise im Lichte, teilweise im Dunkeln.

	6 Keimlinge im Lichte	6 Keimlinge im Dunkeln
26. XI.	Hypokotyl und $\frac{2}{3}$ Wurzel um 90° gekrümmt.	Hypokotyl samt Wurzel bei der Mehrzahl um 180° gekrümmt oder schneckenförmig eingedreht.
27. XI.	Hypokotyl um 180° gekrümmt, Würzelchen streckte sich parallel den Kotyledonen (Fig. 5 A).	Krümmungen wie gestern, Hypokotyl und Würzelchen gestreckt (Fig. 5 B).
28. XI.	Krümmung zurückgegangen (Fig. 5 A).	Krümmungen stationär, Streckung der Hauptwachstumszone gerade (Fig. 5 B).

Der Versuch wurde wegen beginnender mangelhafter Wasserversorgung der Keimlinge abgebrochen.

Krümmungsebene	4 senkrecht zur Kotyledonarebene,	2 senkrecht zur Kotyledonarebene,
	2 schief.	2 schief,
		2 genau in der Ebene der Keimblätter.

Werden Früchte von *Helianthus* bei Ausschluß der einseitigen Schwerkraft zur Keimung gebracht, so führt der Hypokotyl aus inneren, nicht weiter kontrollierbaren Ursachen sofort bei Streckungsbeginn Krümmungen aus, die im diffusen Lichte nicht denselben Grad erreichen wie im Dunkeln. Die Krümmungsebene ist nicht konstant, die Ebene senkrecht zu den Kotyledonen wird nicht bevorzugt. Nach Ablauf der ersten Periode lebhafteren Wachstums ändert sich das Verhalten. Das Wachstum wird bei Beginn der

zweiten Periode¹⁾ in den negativ geotropisch gestimmten Zonen, soweit der Versuch die Verfolgung gestattete, ohne Abweichung von der Geraden fortgesetzt; daneben ist in diffusum Lichte ein Rückgang der Primärkrümmung zu konstatieren. Vöchtings²⁾ Terminologie folgend, könnte gesagt werden: während der ersten Wachstumsperiode und seiner positiv geotropischen Stimmung ist der Hypokotyl kurvipetal, zu Beginn der zweiten Periode, die nach Schütze zugleich mit dem geotropischen Stimmungswechsel in den basalen Partien einsetzt, rektipetal.

Bei Wiederholung des Versuches war mir aufgefallen, daß eine Zahl von Keimlingen im Dunkeln ein bedeutend geringeres Krümmungsbestreben zeigte als die Embryonen des ersten Versuches. Zunächst dachte ich an individuelle Verschiedenheiten, kam jedoch bald darauf, daß für den Ausfall der Krümmung der Zustand maßgebend ist, den der Keimling während der 24-stündigen Quellung in der normal gestellten Frucht erreicht. Hat sich während dieser Zeit Hypokotyl und Wurzel gar nicht gestreckt, so ist auf dem Klinostaten nach 24 Stunden die geschilderte Einkrümmung in aller Stärke zu beobachten, hat hingegen schon während des Aufenthaltes im feuchten Sägemehl eine Streckung stattgefunden, so erreicht auf dem Klinostaten die Krümmung einen um so geringeren Grad, je weiter die Streckung in normaler Lage gediehen war. Ich verglich in dieser Hinsicht Embryonen, deren Würzelchen das Mikropylenende der Frucht eben zu spalten begannen, solche, deren Würzelchen 1 mm und solche, deren Würzelchen 2 mm aus der Frucht herausragte. Fig. 5 C zeigt einen Keimling, dessen Würzelchen vor Beginn der Rotation 1 mm aus der Frucht hervorsah. Es genügt also schon eine ganz minimale Streckung unter dem Einflusse der Schwerkraft, um das Krümmungsbestreben im weiteren Verlaufe des Wachstums zu beeinträchtigen. Theoretische Erörterungen hierüber sollen später im Zusammenhange mit dem Verhalten anderer Typen bei der Keimung auf dem Klinostaten nachgetragen werden. In normaler Stellung findet während der ersten Wachstumsperiode niemals ein Abweichen von der Geraden statt, der Schwerkraftsreiz führt die kleinste Abweichung in die normale Lage zurück. Bei Ausschluß anderer äußerer Reize ist demnach jede

1) Über die Wachstumsverhältnisse des Hypokotyls vergleiche Schütze, a. a. O., S. 415 ff.

2) Vöchting, Die Bewegungen der Blüten und Früchte, S. 31.

unter normaler Schwerkraftwirkung während der ersten Wachstumsperiode auftretende Krümmung des Organs eine rein geotropische Reaktion.

Es fragt sich nun, wie es sich mit den Krümmungen verhält, die im oberen Teile des Hypokotyls auftreten, nachdem seine Basis

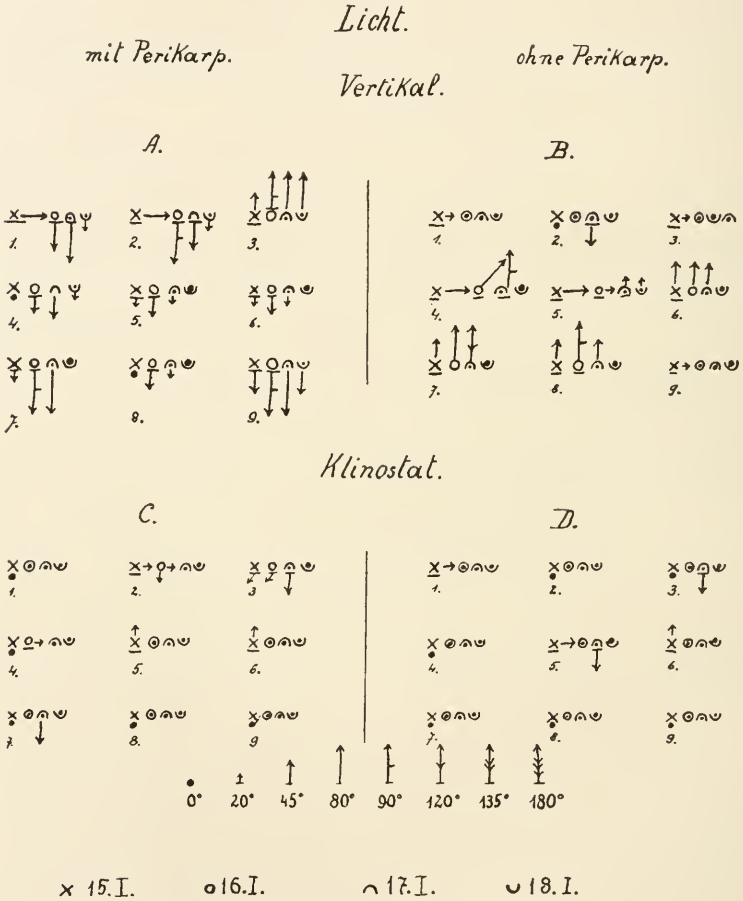


Fig. 6. Erklärung im Text.

negativ geotropisch geworden und das Organ mit der zweiten, länger andauernden Periode lebhaften Wachstums eingesetzt hat. Ist der zu dieser Zeit, wie Schütze gefunden, positiv geotropisch gestimmte Hypokotylgipfel auch noch kurvipetal? Es wäre ja denkbar, daß das autonome Krümmungsbestreben, das durch einen temporären Einfluß der Schwerkraft zu Beginn der Keimung, wie wir eben

gesehen, stark beeinträchtigt wird, zu diesem Zeitpunkte völlig verschwunden ist. Nach Vöchting und Schütze krümmt sich der Hypokotylgipfel von Keimlingen, die bis zum Beginne der Rotation in normaler Stellung vollkommen gerade geblieben waren, auch auf dem Klinostat, allerdings schwächer als in normaler Lage. Danach würde die Gipfeinkrümmung in normaler vertikaler Stellung

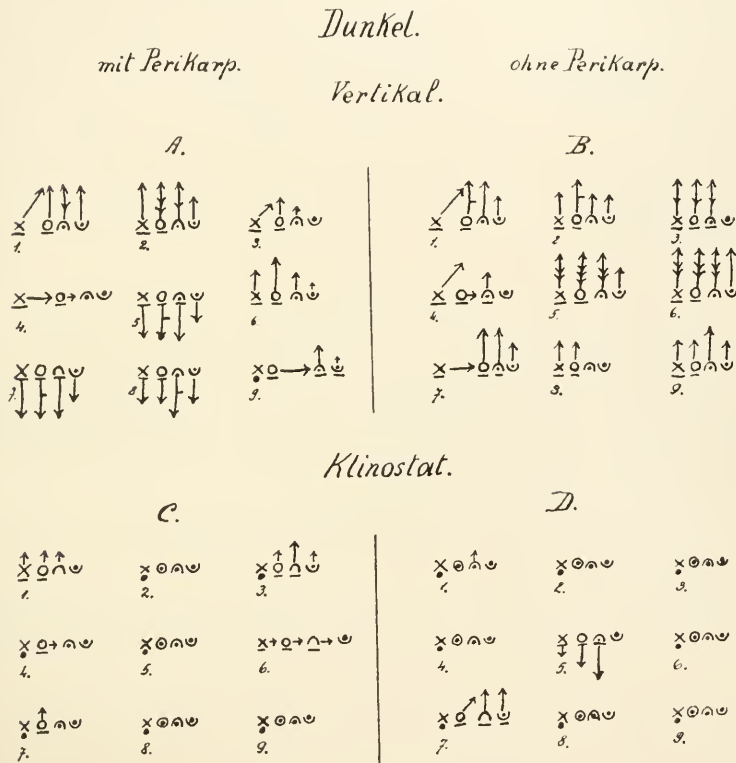


Fig. 6. Erklärung im Text.

durch eine autonome Krümmung eingeleitet und durch eine positiv geotropische Reaktion fortgeführt¹⁾. Zur Klarstellung dieses Verhaltens habe ich eine große Zahl von Versuchen mit vollkommen geraden, 2 Tage alten Keimlingen angestellt. Zu dieser Zeit ist ja, wie frühere Versuche gezeigt haben, der geotropische Stimmungswechsel in der Hypokotylbasis bereits eingetreten. Ein solcher

1) So Schütze, a. a. O., S. 392.

Versuch folgt in tabellarischer Übersicht, zudem findet sich in Fig. 6 das Originalprotokoll in vereinfachter Form wiedergegeben, aus welchem die Daten der Tabelle geschöpft sind. Der Versuch beantwortet nebenbei die Frage nach dem etwaigen Einfluß des Perikarps auf die Einkrümmung des Hypokotylgipfels zu diesem Zeitpunkte und, wie ich vorwegnehmen möchte, in negativem Sinne. Die Fruchthülle hat auch jetzt auf die Krümmung keinen Einfluß; das gleiche ergab sich bei früheren Versuchen rücksichtlich der ersten Krümmung von Keimlingen auf dem Klinostaten. Über die Art der Darstellung in den Originalprotokollen wurde schon eingangs gesprochen: die Pfeile, deren Gestalt in der Figur selbst erklärt ist, geben die Gipfelkrümmung als Projektion auf die Horizontale, bezw. auf eine Ebene senkrecht zur Hauptwachstumsrichtung wieder.

Versuch 7.

Helianthus-Früchte am 9. I. in feuchtes Sägemehl wurzelrecht gepflanzt. Am 12. I. bis dahin gerade verbliebene Keimlinge teils mit, teils ohne Perikarp in Töpfe verpflanzt und zwar so, daß der durchschnittlich 8 mm lange Hypokotyl und die Wurzel in die Erde gesteckt wurde, die Kotyledonen aber vollständig über der Erde verblieben. 2 Gefäße im Lichte vertikal, 2 Gefäße im Lichte auf dem Klinostaten, 2 Gefäße im Dunkeln vertikal, 2 Gefäße im Dunkeln auf dem Klinostaten.

Am 13. und 14. I. waren ausschließlich die vertikal belassenen Keimlinge gekrümmt. Die genaue Registrierung der Krümmungen begann am 15. I. Der Versuch dauerte bis zum 18. I.

Je 18 Keimlinge		Hell		Dunkel	
		Vertikal	Rotier.	Vertikal	Rotier.
Am 15. I. waren	gekrümmt	15	7	17	3
	gerade	3	11	1	15
Diese krümmten sich	am nächsten Tag	2	1	1	4
	nach 2 Tagen	1	2	—	1
	überhaupt nicht	—	8	—	10
Die Krümmung vergrößerte sich während der Beobachtung bei		14	4	15	6
Maximum der Krümmung	20°	3	6	0	5
	20—45°	5	4	3	2
	50—80°	3	0	5	1
	90°	6	0	5	0
	100—180°	1	0	5	0

Je 18 Keimlinge		Hell		Dunkel	
		Vertikal	Rotier.	Vertikal	Rotier.
Keine Krümmung		0	8	0	10
Krümmungsebene	senkrecht zur Kotyledonarfl.	11	5	11	6
	in der Ebene der Keimblätter	7	4	3	2
	schief	0	1	4	0
Es streckten sich gerade	am nächsten Tag	4	7	0	3
	nach 2 Tagen	0	1	2	0
	nach 3 Tagen	8	2	3	3
	auch nach 3 Tagen nicht .	6	0	13	2

Wir sehen, daß in den ersten zwei Tagen nach Beginn des aufwärts gerichteten Wachstums der Gipfel des Hypokotyls rektipetal ist; die Keimlinge krümmen sich in dieser Zeit auf dem Klinostaten fast gar nicht. Es ist demnach auch zu dieser Zeit jede Gipfeleinkrümmung bei normaler Stellung der Keimlinge eine rein geotropische Reaktion. Wie bereits Schütze hervorgehoben hat, befindet sich der positiv geotropische Gipfel des Hypokotyls bei vertikaler Stellung in gleicher Situation wie eine invers gestellte Wurzel und wird wie diese bei der kleinsten Abweichung von der Normalen mit einer positiv geotropischen Reaktion einsetzen. Nach Ablauf von zwei Tagen machten sich auch bei den Keimlingen auf den beiden Klinostaten schwache Ablenkungen von der Geraden bemerkbar; es wurde daher vom 15. I. ab die jeweilige Lage des Gipfels bei allen Individuen genau verzeichnet. Ein Blick auf Fig. 6 sagt uns, daß auch die Krümmungen in den folgenden Tagen bei den rotierenden Pflanzen äußerst klein bleiben, viele krümmen sich überhaupt nicht. Wir erkennen, daß sich in dieser Zeit bei den Keimlingen in vertikaler Stellung vor dem Eintritt der Geradstreckung die Krümmung vergrößert, und es tritt die Frage auf, ob diese weitere Einkrümmung auch noch eine geotropische Reaktion ist. Sie ist unterdessen auf die Stiele der Kotyledonen übergegangen und hat sich durchwegs in die Ebene senkrecht zu den Kotyledonarflächen eingestellt. Eine sichere Antwort auf diese Frage gibt der Versuch nicht, da sich auf dem Klinostaten gerade zu dieser Zeit die Krümmungen einstellen. Wie Individuum 5 aus Gruppe D der Lichtreihe (Fig. 6) zeigt, kann sogar nach erfolgter Geradrichtung abermals eine Einkrümmung erfolgen und die einzige 80-gradige Kippung, die auf dem Klinostaten beobachtet

wurde (Individuum 5 aus Gruppe *D* der Dunkelreihe), war am gleichen Tage aufgetreten. Wir werden trachten, später noch einige Anhaltspunkte zur richtigen Beurteilung der Sachlage zu gewinnen.

Jedenfalls haben die Versuche zwischen normal gestellten und rotierenden Keimpflanzen einen viel größeren Unterschied in der Gipfeleinkrümmung ergeben, als die Versuche Vöchtings, deren Resultat Schütze bestätigt. Wenn wir von den überaus starken Einkrümmungen, die andere Autoren für den Gipfel von *Helianthus*-Keimlingen angeben und die zweifellos nach den einleitend erwähnten Befunden O. Richters auf die gasförmigen Verunreinigungen der Laboratoriumsluft zurückzuführen sind, hier ganz absehen, bleibt noch die Frage übrig, worauf der verschiedene Ausfall meiner Versuche und der Versuche Vöchtings beruhen mag. Wir werden später darauf zurückkommen. Neuerdings ergibt sich aus dem eben mitgeteilten Versuche die hemmende Wirkung des Lichtes bei der Einkrümmung des Gipfels und dessen fördernde Wirkung bei der Aufrichtung. Eine weitere zeitliche Ausdehnung des Versuches ist deswegen untunlich, weil die Dunkelkeimlinge besonders auf dem Klinostaten indessen ihre Zirkumnutationen in solchem Maße verstärkt haben, daß jede sichere Beobachtung des einzelnen Individuums in dem wirr verschlungenen Knäuel von Hypokotylen unmöglich wird.

Kehren wir nunmehr zur Frage zurück, ob die beim letzten Versuche in der Zeit vom 15. I. bis 18. I. beobachteten Verstärkungen der Gipfeleinkrümmung eine positiv geotropische Reaktion sind oder nicht und ob die sich streckenden Stiele der Keimblätter, denen die Fortführung der Gipfeleinkrümmung zukommt, zu diesem Zeitpunkte positiv geotropisch reagieren. Zur Beantwortung wählte ich, da der Versuch rotierender Keimpflanzen mit normal gestellten im letzten Versuche nichts Sicheres ausgesagt hat, zwei Wege.

Zunächst nahm ich nach Ablauf von 3 bis 4 Tagen seit Beginn des Versuches, dessen Material in gleicher Weise vorbereitet wurde wie für den letztbeschriebenen, einige rotierende Gefäße vom Klinostaten herab und beobachtete den Hypokotylgipfel dieser nunmehr vertikal gestellten Keimlinge im Vergleiche zu den in Rotation verbliebenen Pflanzen. Es war kein Unterschied bemerkbar. Somit scheint zu dieser Zeit die positiv geotropische Stimmung aus dem Hypokotyl verschwunden zu sein. Ein entsprechendes Resultat ergab sich auch aus folgendem Versuche.

Versuch 8.

Helianthus - Früchte wurzelrecht vom 19.—20. I. in Sägemehl gequollen. Von hier am 20. I. in 4 Gefäße, die im Dunkeln verblieben, gepflanzt. Das erste Gefäß am 22. I., das zweite am 23. I., das dritte am 24. I., das vierte am 25. I. horizontal gelegt. Die eingetretene Reaktion nach je 24 Stunden protokolliert. Vor der Horizontallegung die schon vorhandenen Krümmungen des Hypokotylgipfels genau gezeichnet.

I. Horizontallegung der zwei Tage alten Keimlinge; vor dem Versuche alle Keimlinge gerade.

Resultat: Bei 9 Keimlingen positiv und negativ geotropische Reaktion gleich stark (Fig. 7 B), bei 5 Keimlinge die positive Reaktion stärker als die negative (Fig. 7 A), bei 6 Keimlingen die positive Reaktion schwächer als die negative (Fig. 7 C).

II. Horizontallegung der drei Tage alten Keimlinge; vor dem Versuche 8 Keiml. von 18 im Gipfelteile des Hypokotyls gekrümmt, Maximum 80°.

Resultat: Bei allen Keimlingen negativ geotropische Reaktion der basalen Wachstumszone. Die positiv geotropische Reaktion allgemein eingetreten, besonders auffallend bei 2 Keimlingen, deren Gipfel aus der Anfangsstellung *a* (Fig. 7 D) in die Stellung *b* gelaugt waren.

III. Horizontallegung der vier Tage alten Keimlinge; vor dem Versuche 13 Keimlinge von 17 im Gipfelteile des Hypokotyls gekrümmt, Maximum 100°.

Resultat: Negativ geotropische Reaktion durchaus vollkommen. Nur bei 10 Keimlingen Veränderungen der Gipfelkrümmung im Sinne des positiven Geotropismus; diese Veränderung beträgt im Maximum 20°.

IV. Horizontallegung der fünf Tage alten Keimlinge; vor dem Versuche 16 Keimlinge von 17 im Gipfelteile des Hypokotyls gekrümmt, Maximum 100—120°.

Resultat: Negativ geotropische Reaktion überall vollkommen. Keine Veränderung der Gipfelkrümmung im Sinne des positiven Geotropismus. Bei 7 Keimlingen geht die Krümmung unabhängig von der Schwerkraftsrichtung zurück, bei 5 Keimlingen bleibt sie stationär, bei 5 Keimlingen treten Verstärkungen der Krümmung in den Kotedonartien unabhängig von der Schwerkraftsrichtung auf.

Der Versuch wurde zum zweitenmal derart abgeändert, daß die einzelnen Töpfe bis zur Horizontallegung nicht in vertikaler Stellung verblieben, sondern auf dem Klinostaten rotierten; es wurde zum gewünschten Zeitpunkte der Gang des Motors einfach unterbrochen. Dadurch konnten Krümmungen, die vor dem Versuchsbeginn bei vertikaler Stellung der Gefäße auftreten müssen, größtenteils vermieden werden. Das Ergebnis dieser Versuche war das-

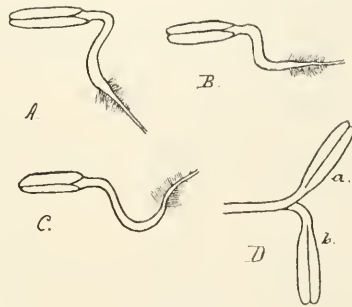


Fig. 7.

Krümmungen des Hypokotyls von *Helianthus*-Keimlingen, 24 Stunden, nachdem sie horizontal gelegt worden waren: A, B, C zwei Tage alte Keimlinge, D drei Tage alter Keimling; *a* dessen Hypokotylgipfel vor, *b* nach der Horizontallegung.

selbe; 5 Tage alte Keimlinge zeigten in ihren Gipfelkrümmungen, die nicht allgemein auftreten, gar keine Beeinflussung durch die Schwerkraft. Auf etwas sei noch hingewiesen.

Es darf nicht außerachtbleiben, daß zu diesem Zeitpunkte das Wachstum in der Gipfelzone ein sehr träges ist; das Wachstumsmaximum bewegt sich jetzt von der Basis gegen die Spitze und hat den Gipfel noch nicht völlig erreicht. Es konnte daher daran gedacht werden, daß die positive Reaktion des Gipfels und vielleicht auch der sich streckenden Kotyledonarstiele bei 5 Tage alten Keimlingen nicht deswegen ausbleibt, weil keine positiv geotropische Stimmung vorhanden, sondern einfach deshalb, weil der sehr bald nach Einstellung in die optimale Reizlage (die Horizontale) negativ geotropisch reagierende Hypokotylteil den Gipfel aus der optimalen Reizlage entführt und sehr bald wieder vertikal stellt. Deswegen wurde noch folgender Versuch ausgeführt.

Versuch 9.

Helianthus-Keimlinge, 5 Tage alt, im Dunkeln gezogen; Krümmungen des Hypokotylgipfels bei allen zum Teil auf die Keimblattstiele übergegangen. Am 5. I. wurden die Keimlinge an Holzstäbchen entsprechender Länge mittels $\frac{1}{2}$ cm breiter, um Stäbchen und Hypokotyl bandagenartig gewickelter Leinwandstreifen festgemacht, so daß nur 1 cm des Hypokotyls unter der Terminalknospe und die Kotyledonen frei beweglich blieben. Die so adjustierten Keimlinge und gleichaltrige Kontrollpflanzen um 1²⁵ h nachm. horizontal gelegt. Die Krümmungsebene der Kotyledonarstiele in verschiedener relativer Lage zur Horizontalen.

Ergebnisse:

5. I., 4²⁰ h nachm. Die nicht bandagierten Keimlinge beiläufig in der Mitte des Hypokotyls geotropisch aufgekümmert (Fig. 8a), die bandagierten im freigelassenen Hypokotylteil aufgekümmert (Fig. 8b); Stellung der Kotyledonen unverändert.

6. I. Die nicht bandagierten Keimlinge vollkommen geotropisch aufgerichtet, Krümmung an die Basis des Hypokotyls gerückt. Die bandagierten Keimlinge bleiben im Wachstum zurück; sie haben sich im freien Hypokotylteile steiler aufgerichtet, die Vertikallage jedoch nicht erreicht. Stellung der Kotyledonen in keiner Beziehung zur Schwerkraftsrichtung.

7. I. Die freien Keimlinge wie gestern; von den gehemmtten hat einer die Vertikallage erreicht. Stellung der Keimblätter in keiner Beziehung zur Schwerkraftsrichtung.

Bei dem Versuche kommt als unangenehme Nebenreaktion die von F. Hering seinerzeit festgestellte korrelative Wachstums-

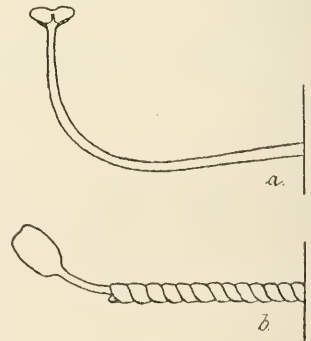


Fig. 8.

5 Tage alte Keimlinge von *Helianthus annuus* 3 Stunden, nachdem sie horizontal gelegt worden waren; a ohne Hemmung, b größtenteils gehemmt.

hemmung im frei bleibenden Gipfel bei Verhinderung des Wachstums im restlichen Teile des Keimsprosses hinzu¹⁾. Immerhin sehen wir mit Außerachtlassung der sehr unwahrscheinlichen Annahme, die mechanische Hemmung habe auf den geotropischen Stimmungswechsel beschleunigend eingewirkt, an den bandagierten Keimlingen ganz deutlich, daß der Gipfel des Hypokotyls zu der in Frage kommenden Zeit negativ geotropisch reagiert, wenn wir ihn zu einer geotropischen Reaktion überhaupt zwingen. Überdies geht aus dem Versuche hervor, daß die Stiele der Keimblätter in den ersten Stadien ihrer Entwicklung nicht geotropisch reagieren. Nach alledem läßt sich behaupten, daß die nach Ablauf von längstens 4 Tagen²⁾ seit Keimungsbeginn auftretenden Verstärkungen bereits vorhandener Gipfeleinkrümmungen oder neu auftretende Krümmungen nicht vom Schwerereiz ausgelöst werden. Eine Nachwirkung der Schwerkraft aus der Zeit, da der Gipfel noch positiv geotropisch gestimmt ist, erscheint mit Rücksicht auf das Verhalten von Keimlingen, die während dieser Zeit rotieren und trotzdem im späteren Verlaufe der Entwicklung Krümmungen ausführen, ausgeschlossen. Die Einkrümmung der Kotyledonarstiele ist sichtlich eine Folge der Einkrümmung des Stengelgipfels und von dem direkten Einflusse der Schwerkraft unabhängig; sie erfolgt regelmäßig in einer Ebene, die durch die innere Struktur vorgezeichnet ist³⁾.

Im Gegensatze zu der bisherigen Ansicht wäre demnach über die Gipfeleinkrümmung des Keimstengels von *Helianthus*, wenn wir von äußeren Anlässen zunächst nur die Schwerkraft in Betracht ziehen, zu sagen: Der Vorgang ist eine rein positiv geotropische Reaktion, die im späteren Verlaufe der Entwicklung autonom verstärkt werden kann. Daß diese Verstärkung, wenn andere Einflüsse ausgeschlossen sind, nicht immer eintritt und wenn, dann in schwachem Maße, zeigt der in Fig. 6 dargestellte Versuch.

Es erübrigt nur noch festzustellen, ob der Schwerkraft bei den zur Aufrichtung des Gipfels führenden Wachstumserscheinungen ein Einfluß zukommt. Schon aus den ersten Versuchen schien eine

1) F. Hering, Über Wachstumskorrelationen infolge mechanischer Hemmung des Wachsens. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIX, 1896, S. 157.

2) Bei der in den Versuchen vorhandenen Temperatur und bei dem zur Verwendung gelangten Samenmaterial.

3) Eine geotropische Dorsiventralität hätte sich bei Variation der relativen Lage der Blattstiele zur Horizontalen bemerkbar machen müssen.

Beschleunigung des Vorganges unter dem Einflusse der Schwerkraft ausgeschlossen. Zur sicheren Beantwortung der Frage wurde noch folgender Versuch mit gleichartigem Ausgangsmateriale angestellt.

Versuch 10.

Helianthus-Früchte in Sägemehl durch 24 Stunden gequollen. Am 12. XI. geschält und in 4 Töpfe wurzelrecht gepflanzt. Die Gefäße verblieben bis zum 16. XI. im Dunkeln. Am 15. XI. hatten sich schon viele Keimlinge gekrümmt. Am 16. XI. kam je ein Gefäß ans Licht, ans Licht und auf den Klinostaten, im Dunkeln auf den Klinostaten, ein Gefäß verblieb im Dunkeln in vertikaler Stellung.

	Licht		Dunkel	
	Vertikal, 13 Keiml.	Rotier., 7 Keiml.	Vertikal, 14 Keiml.	Rotier., 7 Keiml.
16. XI.	Krümmungen am häufigsten bis zu 90°, 2 K. 180°, 1 K. nicht gekrümmt.	Krümmungen am häufigsten bis zu 90°, 2 K. nicht gekr.	Krümmungen meist 90°, 2 K. 135°, 2 K. nicht gekr.	Krümmungen meist 90°, 2 K. nicht gekr.
17. XI.	Kr. wie gestern oder zurückgegangen, am auffälligsten bei den 180°: Rückgang auf 90°.	Kr. zurückgegangen.	Kr. haben sich teils vergrößert, teils sind sie stationär geblieb.	Kr. größtenteils stationär.
18. XI.	4 K. gerade, bei den übrigen Krümmung zurückgegangen.	Kr. neuerdings zurückgegangen.	Kr. bei der Mehrzahl deutlich vergrößert. 3 K. gerade.	Stand von gestern.
19. XI.	Alle K. gerade, nur unbedeutende Kr. in den KOTYLENODARSTIELEN.	Wie in vertikaler Stellung.	6 K. bis auf die 90°-Kr. der Stiele gerade, bei den übrigen Krümm. zurückgegangen.	Kr. deutlich zurückgegangen.
20. XI.	Alles aufgerichtet.	Alles aufgerichtet.	Die Stiele bleiben bei der Mehrzahl (8) bis zu 80° gekr. 6 K. aufgerichtet.	5 K. aufgerichtet, 2 K. mit 45° Kr. in den Stielen der Keimblätter.

Die Aufrichtung geht, wie wir sehen, bei Ausschluß einseitiger Schwerkraftswirkung in gleicher Zeit vor sich wie unter konstant gleichgerichteter geotropischer Reizung; es ist also der Autotropismus der gekrümmten Zonen zu deren Einstellung in die Normal-lage vollkommen ausreichend. Der Vorgang auf dem Klinostaten unterscheidet sich nur insofern von dem in normaler Stellung, daß

hier die schon geschilderte Gegenkrümmung unterhalb des gekrümmten Gipfels nicht so kräftig zum Ausdruck kommt wie dort. Das Licht beschleunigt, selbst in der geringen Intensität, wie es während der trüben Versuchstage zur Verfügung stand, den Vorgang sichtlich. Schon am nächsten Tage (17. XI.) nach der Versetzung der Keimlinge ans Tageslicht begann die Aufkrümmung, während viele Keimpflanzen zu dieser Zeit im Dunkeln die Gipfelkrümmung verstärkten. Über die Beeinflussung der Krümmungsvorgänge durch das diffus wirkende Licht im oberen Teile des Hypokotyls und in den Kotyledonarstielen bis zur Erreichung der Vertikalstellung des ganzen Gipfels wird noch später einiges bemerkt werden.

Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß die Keimblätter im Lichte sofort nach ihrer Aufrichtung, in manchen Fällen schon vor diesem Stadium sowohl bei vertikaler Stellung der Keimlinge als auch bei Rotation auf dem Klinostaten auseinanderweichen, was im Dunkeln vollkommen unterbleibt. Das Auseinanderweichen der Keimblätter bei *Helianthus* ist also eine photonastische Erscheinung, wie dies seinerzeit Detmer für die Keimblätter von *Cucurbita* und die Primärblätter von *Phaseolus* angegeben hat¹⁾. Eine nähere Analyse des Vorganges lag nicht im Plane der Arbeit und wurde daher auch nicht durchgeführt.

B. Einfluß des Substrates auf die Gipfeleinkrümmung.

Schon anläßlich der zuvor besprochenen Versuche war mir aufgefallen, daß Keimlinge, die in den mit feuchtem Sägemehl gefüllten Keimschalen belassen wurden, im Verlaufe ihrer weiteren Entwicklung viel bedeutendere Einkrümmungen des Gipfels zeigten als gleichaltrige, die zu Versuchszwecken 2 Tage nach Keimungsbeginn in Erde verpflanzt worden waren. Ich stellte daher folgenden Versuch an:

Versuch 11.

Helianthus-Früchte in Sägemehl wurzelrecht angekeimt vom 19. I. bis 22. I. Am 22. I. gerade Keimlinge in 4 Gefäße mit Erde und in 4 Gefäße mit Sägemehl gepflanzt. Von jeder der beiden Vierergruppen ein Topf im Lichte vertikal, ein Topf auf dem Klinostaten; ein Topf im Dunkeln vertikal, ein Topf auf dem Klinostaten. Dauer des Versuches vom 23. I. bis 28. I. Trübe, lichtarme Tage.

1) Detmer, Über Photoepinastie der Blätter. Botan. Zeitung, 40, 1882, S. 790.

		Licht				Dunkel			
		Vertikal		Rotierend		Vertikal		Rotierend	
		Erde	Sägemehl	Erde	Sägemehl	Erde	Sägemehl	Erde	Sägemehl
Am 23. I. waren	gerade	9	8	9	9	9	1	9	8
	gekrümmt	0	0	0	0	0	7	0	1
Die geraden Keimlinge krümmten sich	am nächsten Tag	2	1	0	4	2	1	2	1
	nach 2 Tagen	3	5	4	2	4	—	0	3
	nach 3 Tagen	0	2	2	0	2	—	0	1
	nach 4 Tagen	4	—	0	0	0	—	2	0
	überhaupt nicht	0	—	3	2	1	—	5	3
Die Krümmung verstärkte sich während der Beobachtungszeit bei		9	8	6	7	8	8	4	6
Maximum der Krümmung	20°	2	0	5	1	0	0	2	2
	20—45°	4	0	1	3	4	1	1	1
	50—80°	3	3	0	1	1	2	1	3
	90°	0	2	0	2	2	2	0	0
	100—180°	0	3	0	0	1	3	0	0
Keine Krümmung		0	0	3	2	1	0	5	3
Krümmungsebene	senkrecht auf die Kotyled. in der Kotyledonarfläche	9	4	4	4	5	4	4	6
	schief	0	3	2	0	1	0	0	0
		0	1	0	3	2	4	0	0
Es streckten sich gerade	am nächsten Tag	5	0	3	2	0	0	2	3
	nach 2 Tagen	1	0	1	1	3	0	0	0
	nach 3 Tagen	1	0	1	3	0	1	0	0
	nach 4 Tagen	0	0	0	0	0	3	0	0
	nach 5 Tagen	0	2	0	0	0	0	0	0
	auch nach 5 Tagen nicht	2	6	1	1	5	4	2	3

Wir sehen, daß das Maximum der erreichten Krümmung bei Bewurzelung in Sägemehl stets größer ist als bei Bewurzelung in Erde sowohl im Lichte und im Dunkeln als auch in normaler Stellung und bei Rotation um die horizontale Klinostatenachse.

Die durch das Wachstum im Sägemehl gegebenen Bedingungen führen demnach zu einer intensiveren Verstärkung der durch die Schwerkraft eingeleiteten Krümmung, sie veranlassen den der einseitigen Schwerkraftswirkung entzogenen Gipfel zu Krümmungen, wie sie bei Wachstum in Erde vielfach nur unter dem Einflusse des Schwerkraftsreizes zustande kommen, sie treten der krümmungshemmenden Wirkung des Lichtes entgegen und hindern das Licht in der Beschleunigung jener Vorgänge, die zur Aufrichtung des

Gipfels führen. Jetzt erklärt sich auch, warum Vöchting, der seine Klinostatenversuche mit *Helianthus*-Keimpflanzen, die in Sägemehl wurzelten, ausgeführt hat¹⁾, nicht so große Unterschiede zwischen diesen und normal wachsenden Individuen feststellen konnte, wie sie bei meinen Versuchen zu beobachten waren. Fragt sich nur, welcher Art der Einfluß des Sägemehls ist. Wie einleitend mitgeteilt, hat O. Richter Schädigungen von Keimlingen durch Sägespändüfte beobachtet. Die vom Autor näher bezeichneten Schädigungen²⁾ traten bei meinen Versuchsobjekten nicht auf; gerade rücksichtlich der Gipfeleinkrümmung beobachtete Richter eine ganz entgegengesetzte Reaktion. Es scheint demnach in unserem Falle das Substrat nicht durch etwaige gasförmige Produkte zu wirken, die ihm entströmen. Übrigens sei bemerkt, daß das im Leipziger Institute zur Verwendung gelangende Sägemehl nach längerem Ausprobieren verschiedener Sorten ausgewählt wurde und sich schon seit geraumer Zeit vollkommen bewährt. Es stammt von amerikanischem Pappelholz, das in der Blüthnerschen Klavierfabrik stets von ein- und derselben Säge, die ausschließlich diesem Zwecke dient, geschnitten wird. Die in Frage kommende Beeinflussung der Gipfeleinkrümmung beruht, wie gleich näher ausgeführt werden soll, auf der mangelhaften Wasserversorgung bei Bewurzelung in dem Substrate. Zunächst führte mich zu dieser Erklärung die Beobachtung eines im Lichte stehenden Gefäßes, das durch zwei Tage nicht gegossen worden war. Die in Sägemehl wurzelnden Keimlinge hatten hier Gipfel, die noch weit stärker eingekrümmt waren als die der gleichaltrigen Versuchspflanzen in den unter konstanter Kontrolle stehenden Gefäßen. Ich beobachtete zum erstenmale die bekannten Schleifenbildungen, die bei meinen Versuchsobjekten niemals aufgetreten sind. In der Tat kann die Wasserversorgung der Keimlinge im Sägemehl unmöglich entsprechend sein. Hierfür ist die Entwicklung der Wurzelhaare in diesem Substrate zu mangelhaft und die Verteilung der Feuchtigkeit eine höchst ungleichmäßige. Das Wasser sammelt sich in den unteren Teilen des Gefäßes, während die oberen Schichten der Füllung sehr bald völlig austrocknen. Und gerade hier entwickeln die Keimpflanzen

1) Vöchting, a. a. O., S. 187.

2) „Ganz auffallend äußert sich die Wirkung der Sägespändüfte: die Keimlinge sind zwerghaft, verdickt, haben ungemein winzige Blättchen, aufgelöste Nutationen und sind förmlich käsigt gelb oder weiß.“ Über Anthokyanbildung in ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren, S. 8.

von *Helianthus* einen reichen Kranz von Nebenwurzeln. Es ist daher auch erklärlich, wenn der Einfluß des Sägemehls bei vertikaler Lage der Gefäße auch abgesehen von der Mitwirkung der Schwerkraft viel auffälliger wird als bei Rotation auf dem Klinostaten. Wir werden der krümmungsverstärkenden Wirkung mangelhafter Wasserversorgung später noch mehrmals begegnen und die Sache auch dort bestätigt finden, wo statt des Sägemehls feuchtes Filtrierpapier als Substrat gewählt wurde, was bei kleinen Keimlingen leicht möglich ist.

Ob die mangelhafte Wasserzufuhr inäquale Turgeszenzänderungen in der Gipfelzone hervorruft, die das ungleichmäßige Wachstum der Seiten veranlassen, und ob überhaupt in allen Fällen die Einkrümmungsverstärkungen mit Zellenwachstum verbunden sind, habe ich nicht untersucht, doch halte ich es für wahrscheinlich, daß die Erscheinung sich unter die Nastien wird einreihen lassen, wonach sie als Turgonastie zu bezeichnen wäre.

C. Wirkung partieller Verdunkelung.

Das Licht übt, wie aus allen bisherigen Versuchen geschlossen werden konnte, auf die Gipfeleinkrümmung des Hypokotyls einen hemmenden Einfluß aus. Man konnte sich nun fragen, ob das Licht direkt auf die Krümmungszone einwirken muß oder ob nicht vielleicht irgend eine Stelle des Keimlings ganz besonders zur Aufnahme des hemmenden Lichteinflusses geeignet ist. Hierfür kamen vor allem die Keimblätter in Betracht. Ich suchte daher die Kotyledonen einer Reihe von Versuchspflanzen zu verdunkeln. Als Verdunkelungsmittel wurde schwarze Watte¹⁾ gewählt, die ich möglichst locker und reich um die Keimblätter wickelte. Die Keimlinge wurden, möglichst normal gestellt, bis zur Erreichung der negativ geotropischen Stimmung ihrer Hypokotylbasis wie bei den vorhergehenden Versuchen in feuchtem Sägemehl gezogen, hierauf vor der Überpflanzung in Erde an den Kotyledonen mit schwarzer Watte unwickelt. Die ersten Versuche fielen ungünstig aus. Die Umwicklung war fast in allen Fällen zu tief geraten; die in der Folgezeit sich streckenden obersten Teile des Hypokotyls und die

1) Die Verdunkelung mittels schwarzer Watte ist jedenfalls eine ausgiebige. Nach Mitteilung Herrn Geheimr. Prof. Pfeffer wird Wynnes Aktinometerpapier unter dem Schutze genügend dicker Lagen der verwendeten Watte selbst nach langer Lichtexposition nicht merklich verändert.

zu Beginn des Versuches noch nicht bemerkbaren Keimblattstiele fanden bei der Streckung mechanische Hemmnisse, die zu starken Einkrümmungen führten. Bei den folgenden Versuchen wurde daher auf eine vollständige Umhüllung der jungen Keimblätter verzichtet und deren Basalteil in einer Länge von $\frac{1}{2}$ mm mittels einer Nadel von der Watte befreit.

Die Versuche sollten auch darüber Aufschluß geben, auf welchen Teilprozeß der Gipfeleinkrümmung das Licht hemmend einwirkt, ob es sich hierbei bloß um eine Regulation des autonomen Krümmungsbestrebens oder auch um eine Beeinflussung des geotropischen Vorganges handelt. Daß der Hypokotyl in seiner ersten Wachstumsperiode auch im Lichte exakt positiv geotropisch reagiert, ist aus früheren Versuchen mit Sicherheit hervorgegangen, andererseits zeigten auf dem Klinostaten rotierende Dunkelpflanzen eher die Neigung, sich im Verlaufe der weiteren Entwicklung im Gipfel einzukrümmen als in gleicher Situation befindliche Lichtpflanzen (vgl. Versuch 7). Trotzdem konnte die Möglichkeit bestehen, daß die krümmungshemmende Lichtwirkung sich überdies auf den geotropischen Vorgang erstreckte, zumal dann, wenn sich der Keimling nicht schon von Anfang an in optimaler Reizlage befindet. Es könnte also sein, daß nach erfolgtem Stimmungswechsel in der Hypokotylbasis die oberen Teile durch das Licht auch in ihrer geotropischen Reaktion etwas alteriert würden. Ich ließ daher zu gleicher Zeit Gefäße mit partiell verdunkelten Keimlingen um die horizontale Achse im Lichte rotieren. Ein Versuch sei hier mitgeteilt:

Versuch 12.

Helianthus - Früchte in Sägemehl wurzelrecht angekeimt vom 13. II. bis 16. II. Keimlinge mit geradem, beiläufig 8 mm langem Hypokotyl entschält und die Kotyledonen mit viel schwarzer Watte locker umwickelt. Die so adjustierten Keimlinge in 2 Gefäße verpflanzt, wovon eines vertikal verblieb, eines auf den Klinostaten kam. Im Licht. Beginn des Versuches 16. II., erste Beobachtung 17. II., Dauer bis 20. II. Helle Tage. Krümmungen des Hypokotyls bis zu 20° , infolge der voluminösen Umhüllung der Kotyledonen nicht erkennbar.

Am 17. II. keine auffallenden Veränderungen bemerkbar		Kontrollpflanzen		Partiell verdunkelte Keimlinge	
		Licht	Dunkel	Vertikal	Rotierend
Es krümmten sich Maximum der Krümmung	bis zum 18. II.	9	9	7	θ
	bis zum 19. II.	θ	θ	1	θ
	20—45°	3	θ	2	θ
	50—80°	6	3	1	θ
	90°	θ	4	2	θ
	100—180°	θ	2	3	θ

Fortsetzung der Tabelle.

		Kontrollpflanzen		Partiell verdunkelte Keimlinge	
		Licht	Dunkel	Vertikal	Rotierend
Krümmungs- ebene	senkrecht zu den Keimbl. in der Kotyledonarfläche	6	7	5	0
	schief	3	1	1	0
		0	1	2	0
Es streckten sich gerade	am nächsten Tage . .	4	0	1	0
	in 2 Tagen	3	4	4	0
	auch nach 2 Tagen nicht	2	5	3	0
Keine Krümmung		0	0	1	9

Der Versuch konnte nicht länger ausgedehnt werden, da bei Streckung der Kotyledonarstiele Hemmungserscheinungen auftraten.

Was die erste der im Vorhergehenden aufgeworfenen Fragen anbelangt, so ergibt sich aus dem Versuche, daß die Lichteinwirkung auf die Krümmungszone selbst nicht imstande ist, den Grad der Krümmung in dem Maße zu reduzieren, wie es das Licht bei Einwirkung auf den völlig unverdunkelten Keimling vermag. Die Keimpflanzen mit verdunkelten Keimblättern im Lichte reagieren fast ebenso wie Dunkelkeimlinge und der Vergleich mit den total belichteten, unter sonst vollkommen gleichen Außenbedingungen wachsenden Individuen läßt die Bedeutung der Kotyledonen für den Ausfall der Krümmungsreaktion recht deutlich erkennen. Der Vergleich mit den Keimlingen, die bei Ausschluß einseitiger Schwerkirkung unter sonst gleichen Bedingungen wachsen, sagt überdies, daß das Licht nicht bloß, wie schon aus früheren Versuchen geschlossen werden konnte, das autonome Einkrümmungsbestreben beeinflußt, sondern auch die geotropische Reaktion.

Man könnte nun bemerken, daß es nicht spezifische, zur Krümmung führende Vorgänge sind, die durch das Licht beeinflußt werden, sondern das Wachstum an und für sich. Der geringere Grad der Einkrümmung zu einem bestimmten Zeitpunkte ließe sich dann auf Grund des trägeren Wachstums im Lichte erklären. Demgegenüber muß auf die Wachstumsvorgänge hingewiesen werden, die zur Aufrichtung des gekrümmten Gipfels führen. Diese verlaufen gerade entgegengesetzt im Lichte viel schneller als im Dunkeln; das haben frühere Versuche gezeigt, die mit Material gleicher Ausgangslage angestellt worden waren (vgl. Versuch 10).

Der bekannte retardierende Einfluß des Lichtes auf die Wachstumsgeschwindigkeit allein kann demnach die Sache nicht erklären, vielmehr deutet alles darauf hin, daß das Licht schon gleich nach Eintritt des geotropischen Stimmungswechsels der Hypokotylbasis Vorgänge im Innern der Pflanze in Szene setzt, die den zur Einkrümmung des Gipfels führenden entgegen wirken und sie entweder nur mehr oder weniger hemmen oder auch vollständig an der Ausführung der Reaktion hindern. Zu welchen Gliedern der geotropischen Reizkette die durch das Licht geschaffene plasmatische Struktur in Beziehung tritt, läßt sich nicht entscheiden.

Die hemmende Wirkung des Lichtes geht, wie die Versuche zeigen, von den Kotyledonen aus; die Gipfelzone des Keimstengels selbst läßt sich durch die Belichtung in ihrem geotropischen und autonomen Krümmungsbestreben nicht oder mindestens nicht allzustark beeinträchtigen. Wir haben somit eine Übertragung durch Licht geschaffener Zustandsveränderungen nach einer entfernt liegenden Reaktionszone vor uns, einen neuen Fall photischer Reiztransmission, der sich sehr leicht den durch Fittings Versuche bekannt gewordenen Fällen angliedern läßt, wonach der wachstumshemmende Einfluß des Lichtes bei Graskeimlingen und Keimlingen von *Tinantia fugax* von der beleuchteten Spitze in das verdunkelte Hypokotyl geleitet werden kann¹⁾.

Die Umkehrung des Versuches, die Verdunkelung des Hypokotyls bei alleiniger Belichtung der Keimblätter habe ich nicht ausgeführt. Ich hielt es mit Rücksicht auf den Arbeitsplan für zwecklos, die Zeit der Ausfindung einer Methode zu widmen, die es ermöglichen sollte, den just in den ersten Entwicklungsstadien in lebhaftester Streckung befindlichen Hypokotyl durch einige Tage hindurch vollkommen und nur mit Ausschluß der Kotyledonen zu verdunkeln. Der Ausfall des wiederholten Versuches 12 war ein so eindeutiger, daß ich wohl füglich von einer Umkehrung absehen konnte. Nebenbei will ich bemerken, daß die Verdunkelung der Kotyledonen auf das normale Längenwachstum des Keimstengels in seinen negativ geotropisch gestimmten Zonen keinen merklichen Einfluß ausübt, genaue Messungen wurden nicht ausgeführt.

1) Fitting, Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Etiolement. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1907, S. 109.

D. Einfluß hoher und tiefer Temperatur.

Schon im Vorhergehenden nahm ich Gelegenheit, einmal darauf hinzuweisen, daß die Einkrümmung des obersten Hypokotylteiles von Keimlingen im Lichte an klaren, sonnigen Tagen viel schwächer ausfiel als an trüben Tagen und auch die völlige Geradstreckung an diesen längere Zeit in Anspruch nahm als an jenen. Es ergab sich die Frage, ob dies Verhalten nur dem intensiveren Lichte zuzuschreiben sei oder teilweise von der an solchen Tagen bedeutend höheren Temperatur des Versuchsraumes (in den Mittagsstunden 30°) abhängt. Man könnte daran denken, daß auch die Wärme allein, ähnlich wie das Licht auf die Vorgänge der Einkrümmung hemmend einwirkt. Der folgende Versuch gibt darüber Aufschluß.

Versuch 13.

Helianthus-Früchte in Sägemehl wurzelrecht gepflanzt, hier 3 Tage belassen. Am 25. II. in 2 Gefäße mit Erde gepflanzt, eines verblieb im Dunkelzimmer bei einer Temperatur von 24–25°, eines kam unter feuchter Glocke und Dunkelsturz ins Wärmezimmer (Temperatur 29–30°). In jedem Gefäße 9 Pflanzen.

	Temperatur 24–25°	Temperatur 29–30°
26. II.	3 Keimlinge gekrümmt (45°). 6 Keimlinge gerade.	Alle 9 Keimlinge gekrümmt; 4 bis zu 45°, 1 bis zu 90°, 4 bis 100 und 135°.
27. II.	Der Krümmungswinkel hat sich vergrößert, die geraden Keimlinge von gestern haben sich bis auf einen, der auch fernerhin gerade bleibt, gekrümmt.	Fast alle Keimlinge gerade; 4 noch mit 20° gekrümmt, 2 bis zu 45°.
28. II.	Die Krümmungen bleiben teils stationär, teils vergrößern sie sich.	Alles gerade.
I. III.	Die Krümmung ist überall zurückgegangen, Aufrichtung noch bei keinem K. erreicht.	—

Ein ähnlicher Versuch wurde statt mit Erde, mit Sägemehl ausgeführt; auch nach 4 Tagen hatten die Keimlinge des Wärmezimmers ihre Krümmung noch nicht ausgeglichen.

Aus dem Versuche ergibt sich, daß die Erhöhung der Temperatur allein nicht imstande ist, auf die Krümmung hemmend einzuwirken. Die erreichten Krümmungsgrade entsprechen den bei gewöhnlicher Versuchstemperatur im Dunkelraume erhaltenen Werten.

Freilich werden sie bei erhöhter Temperatur viel früher erreicht und es kann uns nicht wundern, wenn dementsprechend auch die Aufrichtung viel rascher vor sich geht. Eine Erhöhung der Temperatur hat demnach lediglich einen wachstumsbeschleunigenden Einfluß, ändert aber an dem Krümmungsbestreben des positiv geotropisch gestimmten Hypokotylteiles nichts.

Auch die Frage nach einem Stimmungswechsel bei Temperaturerniedrigung wurde ins Auge gefaßt¹⁾, doch fielen die entsprechenden Versuche, die im ungeheizten Nordhause des Institutes bei einer Temperatur von durchschnittlich 5° ausgeführt wurden und auf welche nicht näher eingegangen zu werden braucht, durchwegs negativ aus. Die Keimlinge erreichten auch hier — nur später — die bei Dunkelpflanzen in gewöhnlicher Temperatur beobachteten Krümmungsgrade und beanspruchten vom Eintreten der Gipfeleinkrümmung in ihrem Maximum an gerechnet zur Aufrichtung 5—8 Tage. Die Temperaturerniedrigung beeinflußt somit gleichfalls das Krümmungsbestreben des Hypokotylgipfels nicht.

E. Die Gipfeleinkrümmung in Ätheratmosphäre.

Mit Rücksicht auf die Tatsache, daß die Gipfelkrümmung der Sonnenblumenkeimlinge ein kombiniertes Phänomen ist, das sich zunächst unter dem Einflusse der Schwerkraft, im Verlaufe der Entwicklung aber auch autonom und im ganzen in Abhängigkeit vom Lichte abspielt, sollte versucht werden, ob es gelänge, durch Einwirkung eines Narkotikums den Zustand des Plasmas so zu verändern, daß der Einfluß der Schwerkraft und vielleicht auch des Lichtes ein anderer würde als in normaler Atmosphäre. Die Möglichkeit einer derartigen Veränderung haben die wichtigen Versuche Josings über den Einfluß von Äther und Chloroform auf die Abhängigkeit der Plasmaströmung vom Lichte ergeben²⁾. Ich stellte angekeimte Früchte von *Helianthus*, die in bekannter Weise in Erde verpflanzt worden waren, zunächst unter große Glocken, in welchen eine weite Schale mit einer 1/2-proz. wässrigen Ätherlösung Platz fand. Zum Abschlusse der Glocken, die auf mattgeschliffenen

1) Vgl. Lidforss, Über den Geotropismus einiger Frühjahrspflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVIII, 1903) und die hier angeführte Literatur.

2) Josing, Der Einfluß der Außenbedingungen auf die Abhängigkeit der Plasmaströmung vom Lichte. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, 1901.

Glasplatten ruhten, diente eine möglichst dünne, fest zusammengepreßte Schicht wasserhaltigen Glycerins. Eine solche Glocke wurde im lichten Gewächshause, eine im Dunkelzimmer aufgestellt. Die Hypokotylgipfel hatten sich schon am nächsten Tage sowohl im Lichte als auch im Dunkeln eingekrümmt. In den nächsten Tagen verstärkte sich die Krümmung zusehends; es zeigte sich jedoch überdies, daß die einzelnen Individuen in ihrem Wachstum durch den Äther beeinträchtigt wurden und zwar in höchst ungleichmäßiger Weise. Die Keimlinge hatten, wiewohl möglichst gleichwertige zum Versuche ausgewählt worden waren, die verschiedensten Längen erreicht¹⁾. Als einziges Ergebnis dieser Versuche stellte sich heraus, daß Äther die krümmungshemmende Wirkung des Lichtes paralyisiert. Ich versuchte nun, durch stärkeren Äthergehalt der Atmosphäre einen größeren Unterschied in der Reaktion gegenüber dem Verhalten in normaler Luft zu erzielen. Eine 1-proz. Ätherlösung erwies sich hierbei schon so schädlich, daß das Wachstum angekeimter Pflänzchen in dieser Atmosphäre aufhörte und daß Früchte, die gleich nach der Pflanzung in die Ätheratmosphäre versetzt wurden, überhaupt nicht keimten und in der Folge abstarben. Ich mußte ähnliche Erfahrungen machen wie seinerzeit Ohno, der bei seinen Studien über das Abklingen von geo- und heliotropischen Reizvorgängen keine Sistierung der tropistischen Reaktion ohne gleichzeitige Schädigung der Versuchsobjekte erzielen konnte, wenn er mit Äther experimentierte²⁾. Trotz des wenig einladenden Ausfalles der Vorversuche schien es mir nicht unangebracht, die Versuche mit $\frac{1}{2}$ -proz. Ätherlösung zu wiederholen und die Veränderungen der Gipfeleinkrümmung genauer zu verzeichnen. Ein derartiger Versuch folgt hier:

Versuch 14.

Helianthus-Früchte in Sägemehl wurzelrecht angekeimt. Am 2. XII. wurden die Keimlinge in Töpfe mit Erde gepflanzt. 2 Gefäße kamen in Ätheratmosphäre ans Licht, 2 Gefäße ins Dunkle. Beginn der Beobachtung am 5. XII. Dauer des Versuches bis 10. XII.

1) Auch begann das von O. Richter beschriebene Platzen der Oberfläche von narkotisierten Keimpflanzen (Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte, 81. Versammlung, II. Teil, 1. Hälfte, S. 160) sich an mehreren Stellen bemerkbar zu machen.

2) Ohno, Über das Abklingen von geotropischen und heliotropischen Reizvorgängen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 628 u. 629.

		Licht 8 Keimlinge	Dunkel 9 Keimlinge
Am 5. XII. waren	gekrümmt	6	8
	gerade	2	1
Die geraden krümmten sich		nicht	nicht
Maximum der Krümmung	20°	1	0
	20—45°	0	1
	50—80°	0	1
	90°	2	4
	100—180°	3	2
Die Krümm. vergrößerte sich während der Beobacht. bei		5	8
Es richteten sich gerade	am nächsten Tag	0	0
	nach 2 Tagen	1	2
	nach 3 Tagen	0	2
	nach 4 Tagen	2	0
	nach 5 Tagen	1	0
	auch nach 5 Tagen nicht	2	4
Krümmungsebene	senkrecht zur Kotyledonarfl. in der Ebene der Keimblätter	5	8
	in der Ebene der Keimblätter	0	0
	schief	1	0

Die Kontrollpflanzen in normaler Luft zeigten die aus früheren Versuchen bekannten Verhältnisse.

Wir entnehmen dem Versuche, daß Äther in der verwendeten Menge sowohl im Lichte als auch im Dunkeln krümmungsverstärkend wirkt, allerdings nicht in dem Maße, wie es O. Richter unter dem Einflusse von Laboratoriumsluft festgestellt hat¹⁾. Besonders bemerkenswert erscheint die schon in den Vorversuchen zutage getretene Erscheinung, daß Äther die hemmende Wirkung des Lichtes bei der Einkrümmung und überdies, wie Versuch 14 lehrt, den beschleunigenden Lichteinfluß bei den zur Aufrichtung des Gipfels führenden Wachstumsvorgängen ausschaltet. Neuerdings machte sich bemerkbar, daß die einzelnen Individuen die verwendete Ätherdosis nicht in gleicher Weise vertragen. Bei den in der Tabelle ohne Krümmung verzeichneten Keimlingen war das Längenwachstum überhaupt stark unterdrückt; sie streckten sich während des ganzen Versuches kaum merklich.

Es blieb nun noch die Frage, ob Äther neben der Lichtwirkung auch die Wirkung der Schwerkraft beeinträchtigt, ob sich

1) Vgl. die einleitend (S. 505) mitgeteilten Befunde Richters.

in der positiv geotropischen Verfassung des Hypokotyls irgend welche Änderungen ergeben. Zur Beantwortung der Frage diene der folgende Versuch:

Versuch 15.

2 Tage alte *Helianthus*-Keimlinge am 13. XII. in 2 Gefäße wurzelrecht gepflanzt. In Ätheratmosphäre horizontal gelegt, ein Gefäß im Licht, ein Gefäß im Dunkeln. Die Kotedonen in verschiedener relativer Lage zur Horizontalen.

Am 15. XII: Bei sämtlichen Keimlingen ist der Gipfel des Hypokotyls genau im Sinne des positiven Geotropismus gekrümmt und zwar unabhängig von der Stellung der Kotedonarebene zur Horizontalen.

Die angewandte Ätherdosis stört demnach, wenn wir von einer genaueren Analysis des ganzen Reizvorganges absehen, das positiv geotropische Krümmungsbestreben des Hypokotyls nicht und es blieb noch übrig zu untersuchen, wie sich der Hypokotylgipfel verhält, wenn er erst dann dem Einflusse des Narkotikums ausgesetzt wird, wenn die oberste Partie des Keimstengels die positiv geotropische Stimmung vollständig verloren hat. Der nachstehende Versuch gibt darüber Aufschluß.

Versuch 16.

Im Lichte erwachsene, 6 Tage alte *Helianthus*-Keimlinge kamen am 5. XII. in Ätheratmosphäre ($\frac{1}{2}$ -proz.), ein Gefäß verblieb im Lichte, eines kam ins Dunkle. Die meisten Keimlinge zu Beginn des Versuches gerade gestreckt, einzelne höchstens bis zu 20° gekrümmt.

	Licht, 9 Keimlinge	Dunkel, 8 Keimlinge
8. XII.	4 Keiml. gekr. ($20, 45, 80, 90^\circ$), 5 K. gerade	2 Keimlinge gekrümmt ($45, 90^\circ$), 6 K. gerade.
9. XII.	2 K. neu gekrümmt ($20, 90^\circ$), 3 K. gerade.	2 K. neu gekrümmt (80°), 4 K. gerade.
10. XII.	2 K. gerade gestreckt, bei 2 K. Krümmung vergrößert (135°), bei 2 K. Krümmung wie gestern, 3 K. bleiben gerade.	1 K. neu gekrümmt (90°), 1 K. hat sich gerade gestreckt, 1 K. mit vergrößerter Kr. (135°), bei 2 K. Krümmung wie gestern, 3 K. bleiben gerade.
12. XII.	4 K. gekrümmt, Krümmung bei allen zurückgegangen, 5 K. gerade.	1 K. neu gekrümmt (100°), 1 K. mit vergrößerter Kr. (100°), im ganzen 5 K. gekrümmt, Krümmung nur bei einem K. zurückgegangen, 3 K. gerade.

Wir sehen, daß zu einer Zeit, da unter normalen Verhältnissen die Gipfelaufrichtung im Lichte, ja sogar im Dunkeln nahezu vollständig erreicht ist, unter dem Einflusse des Äthers ein erneutes Einkrümmen erfolgt, gleichviel, ob die Wirkung des Lichtes ausgeschaltet wird oder nicht. Die Einkrümmung löst schließlich Gegenvorgänge aus, welche unter dem Einflusse des Narkotikums nicht unterdrückt werden können, so daß nach einiger Zeit doch noch eine Aufrichtung des Gipfels erreicht werden kann. Ob diese Vorgänge auch bei Anwendung von Leuchtgas endlich zum Durchbruche kommen, wäre durch Versuche festzustellen. Ebenso müßte untersucht werden, ob nicht Leuchtgas die Empfindlichkeit des Hypokotyls in seiner positiv geotropischen Stimmungsperiode gegenüber der Schwerkraft beeinträchtigt; mit Rücksicht auf den Grad der Einkrümmung in Laboratoriumsluft halte ich diese Beeinflussung indes für wenig wahrscheinlich.

F. Einfluß traumatischer Eingriffe in die Kotyledonen.

Die ersten Versuche über die aufgeworfene Frage wurden unter Anwendung recht ansehnlicher Eingriffe unter gleichzeitiger konstant gleichsinniger Schwerkraftwirkung und zum Teil unter Einwirkung des Lichtes ausgeführt.

Versuch 17.

Helianthus-Keimlinge aus Früchten, die in Sägemehl wurzelrecht angekeimt worden waren, nach 3 Tagen entschält und vor dem Einpflanzen in Erde verwundet; bei 24 Keimlingen von jedem Keimblatt eine Längshälfte weggeschnitten (nicht die aufeinander liegenden Hälften der 2 Blätter), bei 24 Keimlingen ein Kotyledo bis auf einen kurzen Stummel und bei abermals 24 Keimlingen beide Kotyledonen bis auf kurze Stummel weggeschnitten. Von jeder Gruppe ein Gefäß zu 12 Pflanzen im Lichte, eines im Dunkeln. Die Krümmung beginnt 1—2 Tage nach der Verwundung. Dauer des Versuches vom 14. XI. bis 19. XI.

		Von jedem Keimblatt fehlt eine Längshälfte		Ein Keimblatt fehlt		Beide Keimblätter fehlen	
		Licht	Dunk.	Licht	Dunk.	Licht	Dunk.
Am 14. XI. waren	gekrümmt	12	12	11	5	7	8
	gerade	0	0	1	7	5	4
Die geraden Keimlinge krümmten sich		am nächsten Tage					
Maximum	20—45°	4	4	1	0	3	2
der Krümmung	50—80°	2	2	2	2	2	0
	90°	5	3	6	5	3	1
	100—135°	1	3	3	5	4	6
	180°	0	0	0	0	6	3

Fortsetzung der Tabelle.

		Von jedem Keimblatt fehlt eine Längshälfte		Ein Keimblatt fehlt		Beide Keimblätter fehlen	
		Licht	Dunk.	Licht	Dunk.	Licht	Dunk.
Die Krümmung vergrößerte sich während der Beobachtung bei		allen Keimlingen					
Die Aufrichtung war erreicht	in 2 Tagen	6	0	0	0	1	0
	in 3 Tagen	4	6	3	0	0	0
	in 4 Tagen	2	1	7	2	5	0
	in 5 Tagen	0	0	2	0	2	0
	auch in 5 Tagen nicht .	0	5	0	10 ¹⁾	4	12 ¹⁾
Ebene der Krümmung	senkrecht zu d. Kotyledonen	2	0	9	5	10	9
	in der Keimblattebene . .	0	3	1	3	1	2
	schief	10	9	2	4	1	1

Die unverwundeten Kontrollpflanzen in bekannter Weise eingekrümmt.

Die Versuche zeigen, daß Verstümmelungen der Keimblätter durchaus krümmungsverstärkend wirken, vorzüglich dann, wenn beide Kotyledonen bis auf kurze Stummel entfernt werden. Auch unter diesem Einflusse wird wie in Ätheratmosphäre der krümmungshemmende Einfluß des Lichtes beeinträchtigt. Dasselbe macht sich bezüglich der beschleunigenden Lichtwirkung bei der Aufrichtung des Hypokotylgipfels bemerkbar. Hierbei fällt auf, daß die Vorgänge, die zur Aufrichtung des Gipfels führen, bei Keimlingen, denen ein Kotyledo fehlt und noch mehr bei solchen, die nur kurze Kotyledonarstummel haben, im Dunkeln durch geraume Zeit vollkommen unterdrückt sind; erst das Licht vermag die Prozesse rascher in Aktion zu setzen.

Der Tatsache, daß an beiden Kotyledonen unsymmetrisch verletzte Keimlinge sich meist in schiefer Ebene einkrümmten, legte ich zunächst nicht viel Bedeutung bei. Es ist ohne weiteres ein-

1) Die Dunkelkeimlinge, denen ein Keimblatt oder beide größtenteils genommen waren, wurden weiter beobachtet: Von den Keimlingen mit einem Kotyledo hatten nach weiteren 3 Tagen bis auf 4 alle die Vertikalstellung erreicht, von den Keimlingen mit Stummeln nicht einer. Am 30. XI. (nach 11 Tagen seit Abschluß des Versuches) kamen diese ans Licht. Nach 2 Tagen war bei 9 Keimlingen ein Rückgang der Krümmung zu beobachten, die vollkommene Vertikalstellung konnte kein Keimling erreichen. Während der ganzen Zeit dauerte das Wachstum (selbstverständlich nicht in dem Maße wie bei intakten Keimpflanzen) in der negativ geotropisch gestimmten Zone an, wie durch öfteres Umlegen der Gefäße konstatiert werden konnte.

zusehen, daß eine vollkommen normale Pflanzung derartiger Individuen nicht leicht möglich ist und jeder hierbei begangene Fehler sich im Verlaufe einer eventuellen geotropischen Reaktion bemerkbar machen muß. Wir werden im Verlaufe der späteren Auseinandersetzungen sehen, daß die Erscheinung doch mit der Art der Verwundung zusammenhängt. Zunächst seien jedoch Versuche mitgeteilt, die den Ausfall der Gipfelkrümmung verstümmelter Keimlinge bei Ausschluß der einseitigen Schwerkraftswirkung zeigen sollen. Diese Versuche wurden mit Keimlingen ausgeführt, die an beiden Kotyledonen verstümmelt worden waren.

Versuch 18.

In Sägemehl angekeimte Früchte von *Helianthus* nach 3 Tagen entschält, die Keimlinge der Kotyledonen bis auf deren Basen beraubt und in 4 Gefäße wurzelrecht gepflanzt. Ein Gefäß vertikal im Licht, eines auf dem Klinostaten im Licht, eines vertikal im Dunkeln, eines auf dem Klinostaten im Dunkeln. Verwundung am 31. I. Erste Beobachtung am 1. II. Dauer des Versuches bis 7. II.

Je 9 Keimlinge		Licht		Dunkel	
		Vertikal	Rotier.	Vertikal	Rotier.
Am I. II. waren	gekrümmt	8	9	9	9
	gerade	1	0	0	0
Maximum der Krümmung	20—45°	3	8	0	1
	50—80°	2	1	1	3
	90°	2	0	0	0
	100—135°	1	0	7	4
	180°	0	0	1	1
Die Krümmung vergrößerte sich während der Beobachtung bei		8	1	9	9
Die Aufrichtung wurde erreicht	am nächsten Tag	0	3	0	0
	in 2 Tagen	0	5	0	0
	in 3 Tagen	0	0	0	0
	in 4 Tagen	2	0	0	0
	in 5 Tagen	6	1	0	0
	in 6 Tagen	0	0	0	0
	auch nach 6 Tagen nicht .	0	0	9	9
Krümmungsebene	senkrecht zu den Kotyledonen	5	8	8	2
	in der Keimblattebene . .	1	1	1	5
	schief	2	0	0	2

Die Dunkelpflanzen kamen am 7. II. ans Licht und wurden durch weitere 4 Tage beobachtet. Am 11. II. war die Aufrichtung bei allen Keimlingen erreicht oder nahezu erreicht.

Als bemerkenswerteste Tatsache ergibt sich, daß die Gipfel-einkrümmung im Dunkeln im Gegensatze zu dem Verhalten normaler Keimlinge (vgl. Versuch 7) nahezu gleich stark ausfällt, wenn die Keimlinge um die horizontale Klinostatenachse rotieren und wenn sie in vertikaler Stellung verbleiben. Sehr auffallend ist das Ergebnis im Lichte. Der Hypokotylgipfel hat durch den traumatischen Eingriff sichtlich sein geotropisches Reaktionsvermögen nicht eingebüßt und die Beeinträchtigung der krümmungshemmenden Lichtwirkung durch die Verstümmelung scheint sich vorzüglich auf die geotropische Reaktion des Gipfels zu erstrecken. Bezüglich der Wirkung des Eingriffes auf die Vorgänge der Aufrichtung bestätigt der Versuch die im Vorhergehenden gemachten Erfahrungen. Es mußte nun noch geprüft werden, ob das geotropische Reaktionsvermögen auch im Dunkeln nach Ausführung der Verstümmelung noch erhalten bleibt. Der gleiche Ausfall der Reaktion auf dem Klinostaten und in vertikaler Stellung läßt keinen sicheren Schluß zu.

Versuch 19.

Helianthus-Früchte, in Sägemehl angekeimt, wurden nach 3 Tagen entschält und die Keimlinge in bekannter Weise verstümmelt. Nach Verpflanzung in Erde wurde ein Gefäß im Lichte, eines im Dunkeln am 3. II. horizontal gelegt. In jedem Gefäße 9 Keimlinge.

4. II.: Positiv geotropische Krümmung im Hypokotylgipfel bei sämtlichen Keimlingen unabhängig von der relativen Lage der Kotedonarebene zur Horizontalen.
5. II.: Die Keimlinge sind aus der Erde negativ geotropisch herausgekrümmt; Gipfelkrümmung verstärkt.
6. II.: Die Hypokotylgipfel sind bei 4 Dunkelkeimlingen schleifenförmig eingedreht, bei 5 Keimlingen im Dunkeln um 145° gekrümmt; Lichtkeimlinge bis zu 90° gekrümmt, 1 Lichtkeimling 135° .
9. II.: Die Lichtkeimlinge sind gerade gestreckt.
10. II.: 4 Dunkelkeimlinge sind gerade.
11. II.: Noch 2 Dunkelkeimlinge haben sich aufgerichtet.
13. II.: Ein weiterer Dunkelkeimling ist aufgerichtet.
14. II.: 2 Keimlinge bleiben gekrümmt (10 Tage nach Eintritt der Gipfelkrümmung).

Wir sehen, daß wie bei den Ätherversuchen auch diesmal eine Beeinträchtigung des positiven Geotropismus im Hypokotylgipfel nicht eintritt, die geotropische Reaktion sich vielmehr mit jenen Vorgängen, die durch die Verstümmelung hervorgerufen werden, zu verstärktem gleichgerichtetem Effekte summiert. Daß dieser Effekt bei optimaler geotropischer Reizlage der Keimlinge größer ausfallen muß, als bei Vertikalstellung, ist klar.

Es sollte nun noch untersucht werden, ob die durch sehr bedeutende Verletzungen induzierten Vorgänge nicht auch durch geringere Eingriffe hervorgerufen werden könnten und ob die in allen Dunkelversuchen zutage getretene Hemmung des zur Aufrichtung des Gipfels führenden Wachstums auch durch solche Eingriffe ermöglicht würde. Hierzu dienten die folgenden im Dunkeln ausgeführten Versuche.

Versuch 20.

Helianthus-Früchte, in Sägemehl angekeimt, wurden nach 3 Tagen entschält und die Keimlinge teils an der Basis beider Kotyledonen durch einen möglichst oberflächlichen queren Einschnitt verwundet, teils wurde nur ein Keimblatt derart verletzt. Die Keimlinge wurden sofort in 4 Gefäße mit Erde gepflanzt. Ein Gefäß enthält einseitig verletzte Keimlinge und verbleibt in vertikaler Stellung (I), ein Gefäß mit einseitig verletzten Keimlingen gelangte auf den Klinostaten (II); ein Gefäß enthielt zweiseitig verletzte Keimlinge und verblieb in vertikaler Stellung, ein Gefäß mit zweiseitig verletzten Keimlingen kam auf den Klinostaten (IV). Beginn des Versuches 12. II. Dauer bis 17. II. Alles im Dunkeln. In jedem Gefäße 9 Pflanzen.

Gefäß I: Alle Keimlinge krümmen sich vom 13. auf den 14. II. — 4 K. erreichen $80-90^\circ$, 5 K. $100-180^\circ$. Es strecken sich gerade 5 nach 3 Tagen, 4 sind am 17. II. noch gekrümmt. Die Krümmung ist bei allen senkrecht zur Kotyledonarebene, der Richtung nach von der Wundstelle weg.

Gefäß II: Alle Keimlinge krümmen sich vom 13. auf den 14. II. — 3 K. erreichen nur 45° , 5 K. $80-90^\circ$, 1 K. 135° . Es strecken sich gerade 3 nach 2 Tagen, 5 nach 3 Tagen, 1 K. ist am 17. II. noch gekrümmt. Die Krümmungsebene ist bei allen senkrecht zur Kotyledonarfläche, der Richtung nach bei 8 K. von der Wundstelle weg, bei einem K. entgegengesetzt¹⁾.

Gefäß III: Alle Keimlinge krümmen sich vom 13. auf den 14. II. — 8 K. erreichen $80-90^\circ$, nur ein K. 100° . Es strecken sich gerade 5 K. nach 3 Tagen, 4 K. sind am 17. II. noch schwach gekrümmt. Krümmungsebene bei 4 K. schief, bei 5 K. senkrecht zur Kotyledonarfläche.

Gefäß IV: 8 Keimlinge krümmen sich, 1 K. bleibt gerade. 1 K. erreicht bloß 20° , 3 K. 45° , 4 K. $80-90^\circ$. Es strecken sich gerade 3 schon am nächsten Tag, 1 K. nach 2 Tagen, 3 K. nach 3 Tagen, 1 K. ist am 17. II. noch gekrümmt. Krümmungsebene bei 3 K. senkrecht zur Kotyledonarebene, bei 5 K. Krümmung in der Kotyledonarebene.

Es ergibt sich, daß schon ein geringer traumatischer Eingriff in den jugendlichen Kotyledo auch ohne Mitwirkung des Geotropismus Gipfeleinkrümmungen zur Folge hat. Bezüglich der Aufrichtung des gekrümmten Teiles hingegen sehen wir, daß eine Verletzung der Keimblätter, die nicht soweit geht, daß deren größte

1) Die Krümmung des Hypokotylgipfels pflanzt sich gleichsinnig am 15. II. gegen die Basis des Hypokotyls fort. Am 16. II. ist diese Gesetzmäßigkeit nicht mehr zu beobachten.

Masse vollständig entfernt wird, den Prozeß fast gar nicht beeinflußt. Es scheint somit hier eine von der Verwundung an sich unabhängige direkte Korrelation zwischen Keimblättern und Hypokotyl zu bestehen, auf die nicht weiter eingegangen wurde. Aber noch etwas Auffälliges ergaben die geschilderten Versuche. Es zeigte sich, daß die Einkrümmungsrichtung bei einseitiger Verwundung — besonders auf dem Klinostaten — zur Verwundungsstelle in Beziehung stand. Bemerkenswert erscheint auch das viel schwächere

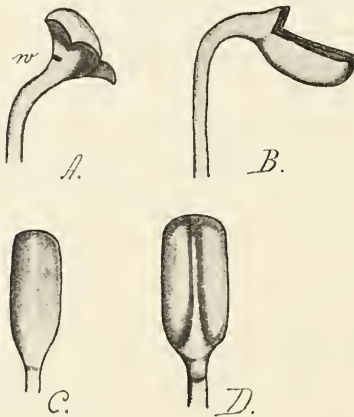


Fig. 9.

A Krümmung des Hypokotylgipfels von *Helianthus annuus* auf dem Klinostaten nach Ausführung eines beide Kotyledonen treffenden Flankeneinschnittes (*w*), B nach Entfernung der zwei anliegenden Kotyledonarhälften. C Keimblattentwicklungsstadium, in welchem Verwundungen von Einfluß auf die Krümmungen des Hypokotyls sind, D Stadium, da Verwundungen den Hypokotyl nicht mehr beeinflussen.

Krümmungsbestreben jener rotierenden Keimlinge, die an zwei gegenüberliegenden Flanken durch einen Einschnitt verwundet worden waren. Schließlich sei noch an das Verhalten der Keimlinge erinnert (Versuch 17), die eine unsymmetrische Amputation ihrer Keimblatthälften erfahren hatten. Aus alledem schien hervorzugehen, daß die Verwundung nicht nur ein der Richtung nach unbestimmtes Krümmungsbestreben zu induzieren und geotropisch induzierte Krümmungen zu verstärken vermöge, sondern selbst als tropistischer, von der Verwundungsstelle nach der Krümmungszone geleiteter Reiz wirke. Die Leitung des traumatotropischen Reizes von der Wurzel in den Hypokotyl während seiner positiv geotropischen

Stimmungsperiode hat Schütze¹⁾ nachgewiesen; es war zu untersuchen, ob nicht auch in entgegengesetzter Richtung, also von den Kotyledonen aus zu dieser Zeit eine Leitung des tropistischen Wundreizes möglich ist. Zur Beantwortung der Frage dienten die folgenden unter Ausschluß von Licht und von konstant gleichsinniger Schwerkraftwirkung durchgeführten Versuche.

1) Schütze, Über das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledons, S. 403 ff.

Versuch 21.

Die *Helianthus*-Früchte für die Versuche wurden in Sägemehl angekeimt, nach 3 Tagen erfolgte die Verwundung an den Blättern der Keimlinge, gleich darauf die wurzelrechte Pflanzung in Töpfe mit Erde und der Beginn der Klinostatennrotation. Alle Versuche im Dunkeln. Parallelkulturen mit unverletzten Keimlingen unter sonst gleichen Bedingungen.

21 a.

Vom 13. III.—17. III. 8 Keimlinge. — Die Keimlinge an der Basis eines Kolyledo durch einen queren Einschnitt verwundet. Vom 14. auf den 15. III. bei 7 K. Krümmung von der Wundstelle weg, bei 1 K. entgegengesetzt. Entfernung der Krümmungsstelle von der Wunde 4—6 mm.

21 b.

Vom 13. III.—17. III. 8 Keimlinge. — Die Keimlinge in der Mitte eines Kolyledo durch einen queren Einschnitt verwundet. Vom 14. auf den 15. III. bei 4 K. Krümmung von der Wundstelle weg, bei 4 K. keine Krümmung.

21 c.

Vom 13. III.—17. III. 9 Keimlinge. — Die Keimlinge an der Basis eines Kolyledo durch Berühren mit einer glühenden Nadel verwundet. Vom 14. auf den 15. III. bei 8 K. Krümmung von der Wundstelle weg, bei 1 K. in entgegengesetzter Richtung.

21 d.

Vom 13. III. bis 17. III. 9 Keimlinge. — Die Keimlinge an der Basis beider Kolyledonen durch einen queren, senkrecht zur Kolyledonarebene verlaufenden Einschnitt (Flankenschnitt) verwundet. Vom 14. auf den 15. III. bei 6 K. Krümmung senkrecht zur Kolyledonarebene, bei 1 K. keine Krümmung, bei 2 K. Krümmung in der Ebene der Kolyledonen und zwar von der Wundstelle weg (Fig. 9 A). Von den 6 senkrecht zur Kolyledonarebene gekrümmten K. zeigen 4 knapp über der bezeichneten schwachen Krümmung noch eine Krümmung von der Wundstelle weg, die sich im Verlaufe des Versuches vergrößert.

21 e.

13. III.—17. III. 9 Keimlinge. — Die Keimlinge in der Mitte der Kolyledonen durch einen beide Keimblätter treffenden Flankenschnitt verwundet. Vom 14. auf den 15. III. 7 K. senkrecht zur Ebene der Kolyledonen, 2 K. in der Kolyledonarebene gekrümmt, von der Wundstelle weg keiner.

21 f.

Vom 16. III.—19. III. 9 Keimlinge. — Die Keimlinge eines Kolyledo vollkommen beraubt. Vom 17. auf den 18. III. bei 7 K. Krümmung von der Wundstelle weg, bei 2 K. Krümmung in der Ebene der Kolyledonen.

21 g.

Vom 16. III.—19. III. 9 Keimlinge. — Die Keimlinge derart verwundet, daß die zwei anliegenden Hälften der Kolyledonen weggesehritten wurden. Vom 17. auf den 18. III. bei 8 K. Krümmung von der Wundstelle weg (Fig. 9 B), 1 K. nicht gekrümmt.

21 h.

Vom 18. III.—21. III. Je 9 Keimlinge. — Ein Gefäß mit Keimlingen, die an der Basis der Kolyledonen eine Flankenverwundung durch Berühren mit einer glühenden

Nadel erhalten hatten, und ein Gefäß mit an der Basis eines Kotyledo durch einen kurzen Längsschnitt verwundeten Keimlingen. — Die auftretenden Krümmungen zeigen keine Beziehung zur Wundstelle und unterscheiden sich an Größe fast gar nicht von den schwachen Krümmungen der unverwundeten Kontrollpflanzen.

21 i.

Vom 19. III.—22. III. 9 Keimlinge. — Die Keimlinge mit einer feinen Insektennadel in der Mitte der Kotyledonen durchstochen, die Nadel in der Wunde belassen. — Kein Unterschied gegenüber den unverwundeten Kontrollpflanzen.

21 k.

Vom 19. III.—22. III. 9 Keimlinge. — Die Keimlinge rotieren unverwundet 48 Stunden. Am 21. III. erfolgt die Verwundung durch einen queren Einschnitt an der Basis eines Kotyledo. — Keine Reaktion.

Ein krümmungsrichtender Einfluß durch traumatische Eingriffe ist demnach möglich, es kann ein tropistischer Wundreiz von den Kotyledonen in die obere Krümmungszone des Hypokotyls geleitet werden. Freilich nicht in jedem Falle. Besonders wirksam sind Querverwundungen an der Basis der Keimblätter und die Amputation eines Kotyledo¹⁾ oder der zwei anstoßenden Hälften beider Keimblätter. Ganz unwirksam sind längsgerichtete Verwundungen und durch Berühren mit glühender Nadel an gemeinsamer Flanke beider Kotyledonen erzeugte Verletzungen. Beide Keimblätter an gemeinsamer Flanke treffende Einschnitte, die in beiläufig mittlerer Höhe ausgeführt werden, wirken noch krümmungsverstärkend, aber nicht krümmungsrichtend.

Aus der Variation des Verwundungsmodus bei den Versuchen scheint mir hervorzugehen, daß erst die Verletzung der zu diesem Zeitpunkte differenzierten Leitelemente eine tropistische Reaktion auszulösen vermag und zwar umso sicherer, je näher die Verletzung bei der Blattbasis liegt. In der oberen Hälfte der Keimblätter angebrachte Verwundungen sind wirkungslos. Der mit Rücksicht auf die Befestigung der Keimlinge in feuchtem Raume durchgeführte Versuch 21 i zeigt, daß das Durchstechen der jungen Kotyledonen mit einer Nadel auf die Krümmung des Hypokotyls keinen Einfluß ausübt. Versuch 21 k ergibt, daß eine Verwundung der Kotyledonen nur in der ersten Zeit der Entwicklung wirksam ist, während welcher der Hypokotyl wenigstens in den obersten Teilen seine ursprüngliche positiv geotropische Stimmung bewahrt. Bei normaler

1) Diesen Eingriff hatte schon Dufour (a. a. O., S. 37) versucht. Er erhielt das gleiche Resultat freilich nicht unter Ausschluß konstant gleichsinnig wirkender Schwerkraft.

Entwicklung ändert sich in dieser Zeit die Gestalt der Keimblätter in der in Fig. 9 C und D dargestellten Weise. Versuche ergaben, daß Kotyledonen, welche das in Fig. 9 D dargestellte Stadium erreicht haben, bei Verwundung nicht mehr befähigt sind, den Hypokotyl in seiner Krümmungstätigkeit zu beeinflussen.

G. Die Krümmungstätigkeit der Kotyledonen und die gegenseitige Beeinflussung der Keimblätter.

Anlässlich der Beobachtung des Aufrichtungsvorganges im Dunkeln wachsender Keimpflanzen war mir aufgefallen, daß einzelne Individuen, die sehr lange im Bereiche der Keimblattstiele eingekrümmt blieben, am Stiele des unteren Kotyledo eine ansehnliche Verdickung zeigten, ähnlich wie Sprosse, die an der geotropischen Aufrichtung mechanisch gehindert werden. In Fig. 10 ist ein solcher Keimling abgebildet, der schließlich unter dem Einflusse einer einstündigen Belichtung die Aufrichtung der Keimblätter nahezu vollständig erreicht hat. Die erwähnte Verdickung des zur Zeit der Krümmung unten liegenden Kotyledo ist bei *b* noch deutlich sichtbar. Darnach schien es, daß die Aufrichtung der eingekrümmten Keimblätter vorzüglich durch das Wachstum des unteren Kotyledo bewerkstelligt werde, dem ein gleichzeitiges entgegengerichtetes Krümmungsbestreben des oberen Kotyledo hemmend und hindernd in den Weg tritt. Die im Vorhergehenden mitgeteilten Versuche haben ergeben, daß Verwundungen, die in späteren Entwicklungsstadien an den Kotyledonen ausgeführt werden, die Einkrümmungsvorgänge nicht beeinflussen und es konnte somit daran gedacht werden, durch Abtragung eines Keimblattes zur Zeit, da die Krümmung des Hypokotylgipfels auf die sich mittlerweile entwickelnden Stiele der Keimblätter übergegangen, die Krümmungstätigkeit des verbleibenden Kotyledo unbeeinflußt zu erhalten.



Fig. 10.

Nach einstünd. Belichtung gerade gestreckter Gipfel eines *Helianthus*-Keiml.; *a* Ort der Krümmung, *b* die von der Hemmung durch den oberen Kotyledo herführende Verdickung des Stieles des unter. Kotyledo.

Versuch 22.

Helianthus-Früchte durch 24 Stunden in Sägemehl gequollen, hierauf entschält und die Keimlinge wurzelrecht in 4 Gefäße mit Erde gepflanzt. 2 Gefäße im Lichte, 2 im

Dunkeln. Nach 6 Tagen, wobei die Krümmung des Hypokotylgipfels auf die Kotyledonarstiele übergegangen war, bei den Keimlingen eines Gefäßes im Lichte und im Dunkeln den nach oben sehenden Kotyledo, bei den Keimlingen des zweiten Gefäßes im Lichte und im Dunkeln den nach unten sehenden Kotyledo entfernt. Die Entfernung erfolgte am 22. III. 5 h nachm. In jedem Gefäße 9 Keimlinge. Ergebnis am 23. III. 9 h vorm., im Lichte:

1. Bei den des unteren Kotyledo beraubten Keimlingen war die Lage des oberen Blattes stationär geblieben einmal, es hatte sich dies Blatt gesenkt bis zu 90° zweimal, bis zu 100° einmal, bis zu $170-180^\circ$ viermal. 1 Keimling hatte schon vor der Entfernung des einen Keimblattes die Vertikallage erreicht.

2. Bei den des oberen Kotyledo beraubten Keimlingen war die Lage des unteren Blattes stationär geblieben dreimal; in den übrigen Fällen hatte sich das untere Blatt über die Scheitelknospe nach der anderen Seite umgeschlagen und zwar bis zu 90° (Gesamtdrehung von der Anfangslage gerechnet 180°) fünfmal, bis zu 45° (Gesamtdrehung 90°) einmal.

Ergebnis im Dunkeln:

3. Das obere Blatt hatte sich bei den des unteren Kotyledo beraubten Keimlingen gesenkt bis zu 90° zweimal, bis zu 100° dreimal, bis zu $170-180^\circ$ viermal.

4. Bei den des oberen Blattes beraubten Keimlingen war die Lage des unteren Blattes stationär geblieben sechsmal, einmal hatte sich das Blatt bis zu 45° über die Stammknospe umgeschlagen, einmal bis zu 135° gesenkt. Ein Keimling hatte schon vor dem Beginn des Versuches die Vertikallage erreicht.

Versuch 23.

Gleich vorbereitetes Material. 2 Gefäße mit je 13 im Dunkeln gezogenen Keimlingen. Nach 6 Tagen bei sämtlichen Keimlingen das obere Blatt entfernt. 1 Gefäß gleich darauf ans Licht. Beginn des Versuches 24. III. 11⁵⁰ h vorm.

Schon am Nachmittage hatte sich bei vielen Keimlingen im Lichte das untere Blatt gehoben.

Am 25. III. 9 h vorm. zeigte sich bei den Keimlingen im Lichte das untere Blatt in sieben Fällen über dem Sproßgipfel umgeschlagen, in vier Fällen war es bis zur Vertikallage gelangt. 2 Keimlinge hatten diese schon vor dem Versuche erreicht. — Bei den Dunkelkeimlingen war die Lage des unteren Blattes in einem Falle stationär geblieben, in neun Fällen hatte das Blatt die Vertikallage erreicht, in zwei Fällen hatte es sich schwach über die Gipfelknospe geneigt und in einem Falle über die Knospe bis zu 90° umgeschlagen.

Nach der Entfernung des Kotyledo auf dem Klinostaten rotierende Keimpflanzen zeigten die gleichen Erscheinungen.

Die Versuche ergeben, daß die auf Grund der Verdickungserscheinung am unteren Keimblattstiel gemachte Annahme richtig war. Zur Zeit, da die Einkrümmung des Hypokotylgipfels unbeeinflußt von der Schwerkraft, wie wir vorhin gesehen, auf die Stiele der Keimblätter in nahezu konstanter Ebene übergegangen ist, sind die zur Gegenkrümmung führenden Wachstumsvorgänge im unteren Kotyledo schon wirksam. Das obere Keimblatt behält hingegen das

vom Hypokotyl übernommene und entsprechend seiner inneren Struktur rücksichtlich der Ebene modifizierte Krümmungsbestreben noch durch einige Zeit bei. Dieses ist in der Regel anfänglich bedeutend stärker als jenes. Das Licht beeinflußt, wie wir gesehen, dieses nicht (Vergleich von 1 und 3 in Versuch 22), jenes in positivem Sinne (Vergleich von 2 und 4 in Versuch 22). Daher ändert sich im Lichte das gegenseitige Intensitätsverhältnis der einander widerstrebenden Krümmungen dermaßen, daß die Vertikallage als Resultierende der gegeneinander wirkenden Kräfte sehr bald erreicht wird. Diese Beeinflussung durch das Licht macht sich auch dann bemerkbar, wenn, wie in Versuch 23, die Keimlinge im Dunkeln erwachsen und erst nachträglich dem Lichte exponiert werden. Das geschilderte Verhalten der beiden, die Einkrümmung des Hypokotyls weiterführenden Keimblätter ist meiner Meinung nach recht beachtenswert. Denn, da das obere Keimblatt ganz offenkundig die Wachstumsverhältnisse der konvexen Hypokotylhälfte übernimmt, scheint es nicht ausgeschlossen, daß wir auch in dem Wachstumsbestreben des unteren Kotyledo die Fortführung der in der konkaven Hypokotylhälfte bestandenen Wachstumstendenz vor uns haben. Darnach wäre schon vor dem Übergange der Krümmung auf die Kotyledonarstiele im Hypokotylgipfel die Tendenz zur Gegenwirkung vorhanden, die unter dem verstärkenden Einflusse des Lichtes auch zum sichtbaren Effekte gelangen muß. Unter dieser Voraussetzung wäre die bei allen Versuchen zutage getretene hemmende Wirkung des Lichtes im Prozesse der Einkrümmung und die beschleunigende Wirkung bei der Aufrichtung des Gipfels nicht auf eine Beeinflussung des Wachstums im konvex werdenden Gipfelteile, sondern vielmehr auf eine Verstärkung jener Vorgänge zurückzuführen, die in der gegenüberliegenden Seite durch die Einkrümmung induziert, einer entgegengesetzten Richtung zustreben. Darnach wäre schließlich die nachgewiesenermaßen unter dem Einflusse der belichteten Kotyledonen geschwächte positiv geotropische Reaktion des Hypokotylgipfels nach vollzogenem Stimmungswechsel seiner basalen Teile nicht durch eine Beeinträchtigung der geotropischen Empfindlichkeit der betreffenden Zone verursacht, vielmehr dadurch, daß zu dieser Zeit das Licht der durch den Schwerkraftsreiz induzierten Bewegung hemmend entgegentritt.

Zum Schlusse möchte ich noch beifügen, daß sich die entgegengesetzten Wachstumstendenzen der beiden Kotyledonen auch dadurch bemerkbar machen, daß bei ursprünglich schiefer Krümmungsebene

des Hypokotyls die fest zusammenschließenden Kotyledonen in ihrer Ebene gegeneinander verschoben werden wie zwei gegeneinander gedrückte Platten bei nicht vollkommen normaler Wirkungsrichtung der drückenden Kraft.

H. Zusammenfassung.

1. Die Einkrümmung des Hypokotylgipfels von *Helianthus annuus* ist in ihrer Anlage eine rein positiv geotropische Reaktion und als solche von der Lage der keimenden Frucht abhängig.

2. Die Einkrümmung wird verstärkt, wenn der Gipfel von der aufwärts strebenden Basis des Keimstengels durch die Erde geführt wird oder bei oberflächlicher Lage der Frucht diese an irgend einer Unebenheit des Bodens Widerstand findet. Der Zeitpunkt der Befreiung von Frucht- und Samenhülle hat auf den Verlauf der Krümmung gar keinen Einfluß.

3. Auch ohne mechanischen Einfluß und nach Verlust der positiv geotropischen Reaktionsfähigkeit im Hypokotylgipfel kann sich die Krümmung mäßig verstärken. Allmählich geht sie sodann vom obersten Hypokotylteile auf die sich mittlerweile streckenden Kotyledonarstiele über und stellt sich aus jeder Anfangslage in eine Ebene ein, die auf der Keimblattfläche senkrecht steht.

4. Verwundungen an der basalen Hälfte der Kotyledonen, wenn sie vor oder zu Beginn der zweiten Periode lebhafteren Hypokotylwachstums erfolgen, der Aufenthalt in einer Ätherdampf enthaltenden Atmosphäre, gleichviel, zu welchem Zeitpunkte dieser einsetzt, schließlich die mangelhafte Wasserversorgung der Keimlinge veranlassen eine Einkrümmung auch ohne den Einfluß konstant gleichsinnig wirkender Schwerkraft. Die positiv geotropische Reaktion wird durch die genannten Eingriffe jedoch nicht gestört; der ansehnliche Krümmungseffekt unter den genannten Bedingungen setzt sich demnach aus zwei Reaktionen zusammen.

5. Zu dem unter 4 genannten Zeitpunkte an den Keimblättern angebrachte Verwundungen können bezüglich der Krümmung richtungsbestimmend wirken: die Krümmung erfolgt bei Ausschluß anderer Faktoren von der Wundstelle weg. Es ist demnach die Fortleitung eines traumatotropischen Reizes von den Kotyledonen in die Krümmungszone möglich, am sichersten, wenn die Verwundung

die zu diesem Zeitpunkte differenzierten Leitelemente in der unteren Kotyledonarhälfte getroffen hat.

6. Das Licht als diffuses Agens wirkt, ausgenommen die Zeit des positiv geotropischen Wachstums im ganzen Hypokotyle, auf die Einkrümmungsvorgänge des Gipfels hemmend, auf die Gegenvorgänge beschleunigend ein. Diese Lichtwirkung geht von den Keimblättern aus. Die direkte Belichtung der Krümmungszone bei verdunkelten Kotyledonen beeinflusst die Vorgänge nicht merklich. Durch den Äther- und Verwundungsreiz und durch mangelhafte Wasserversorgung wird die Lichtwirkung bald vollständig, bald teilweise kompensiert. Die krümmungshemmende Wirkung des Lichtes bezieht sich auch auf die positiv geotropische Reaktion des Hypokotylgipfels.

7. Zur Zeit, da die Gipfelkrümmung auf die Kotyledonarstiele übergegangen ist, herrscht in diesen nachweislich eine entgegengesetzte Wachstumstendenz. Der obere Kotyledo führt die vom Gipfel des Stengels übernommene Krümmung gleichsinnig fort, der untere strebt, zunächst vollkommen erfolglos, nach der entgegengesetzten Richtung. Das Licht beeinflusst das Wachstum des oberen Kotyledo nicht, fördert hingegen das Krümmungsbestreben des unteren Kotyledo bedeutend. Die Vertikallage der Keimblätter resultiert aus der Wirkung der entgegengesetzten Kräfte und muß nach dem Gesagten am Lichte eher denn im Dunkeln eintreten. Möglicherweise herrschen die geschilderten Verhältnisse schon vor dem Übergange der Krümmung auf die Stiele der Keimblätter, wonach sich die von den Kotyledonen ausgehende Lichtwirkung wesentlich auf Prozesse bezöge, die, durch die primäre Einkrümmung induziert, in der konkav werdenden Seite des Hypokotylgipfels vor sich gehen.

8. Zur Geradstreckung des Hypokotyls und zur Aufrichtung der Kotyledonen, Vorgängen, denen eine Gegenkrümmung unter der Krümmungszone liegender Partien vorangeht, bedarf es des konstant gleichsinnig wirkenden Schwerkraftsreizes nicht.

9. Erhöhung und Erniedrigung der Temperatur haben auf den Ausfall und Grad der Reaktion keinen Einfluß; es werden nur die betreffenden Wachstumsvorgänge beschleunigt, beziehungsweise verzögert.

II. Der Einfluß der Schwerkraft und des diffus wirkenden Lichtes auf die Gipfeleinkrümmung anderer, im Ruhezustande gerader Embryonen aus endospermlosen Samen.

A. Versuche mit Compositen.

Anschließend an die Versuche mit *Helianthus annuus* wurden einige andere Compositen auf die Beteiligung des Schwerereizes und auf die Lichtwirkung bei der Gipfelkrümmung des Hypokotyls und seiner Aufrichtung untersucht. Die für den Keimstengel der Sonnenblume festgestellten Verhältnisse fand ich wieder bei *Chrysanthemum carinatum* Schousb., *Dimorphothecca pluvialis* Moench. und zwar bei Embryonen aus beiderlei Früchten, *Onopordon Acanthium* L., *Silybum Marianum* (L.) Gärtn. und bei den großen Keimlingen von *Xanthium strumarium* L. Was die zeitliche Dauer und den Grad der Einkrümmung und was den Beginn der Aufrichtungsvorgänge anbelangt, ähnelt diese Pflanze *Helianthus* am meisten. Die Keimlinge der anderen genannten Arten setzen mit der Aufrichtung ihres Gipfels viel früher ein, so daß selbst im Dunkeln nach längstens 3 Tagen die Vertikalstellung bei allen Individuen erreicht ist.

In den späteren Stadien der Entwicklung unterscheiden sich von *Helianthus* rücksichtlich der Einkrümmungsvorgänge die Embryonen aus den schwach gekrümmten Früchten von *Calendula officinalis* L. und die Keimpflanzen aus den schmalen langgestreckten Früchten von *Bidens leucantha* Willd. und *Tugetes patula* L. Bei allen diesen tritt zu der primären, positiv geotropischen Einkrümmung des Gipfels im Dunkeln eine viel stärkere Nachkrümmung hinzu, als wir sie unter sonst normalen Verhältnissen bei der Sonnenblume feststellen konnten. Besonders stark ist die Nachkrümmung in den Kotyledonen von *Bidens*, die hier in vielen Fällen zu Schleifenbildung führt. Dementsprechend setzt die Aufrichtung des Hypokotylgipfels und der Keimblätter, welche unter konstant gleichsinnig wirkender Schwerkraft nicht früher erreicht wird als bei Rotation um die horizontale Klinostatenachse, viel später ein als bei den oben genannten verwandten Typen. Der krümmungshemmende Einfluß und die beschleunigende Wirkung des Lichtes im Prozesse der Geradstreckung des Gipfels tritt bei diesen Pflanzen besonders deutlich zutage. In längstens 48 Stunden nach Eintritt des geotropischen Stimmungswechsels in der Hypokotylbasis und bei Ausschluß

mechanischer Hemmungen stehen die Lichtkeimlinge völlig gerade da, während hierzu im Dunkeln 5—6 Tage benötigt werden.

Schließlich fand ich Typen, die sich nicht nur in den späteren Stadien der Keimstengelentwicklung von *Helianthus* unterscheiden, sondern gleich in den ersten Phasen der Hypokotylstreckung ein abweichendes Verhalten zeigen. Die positiv geotropische Stimmung des Hypokotyls dauert äußerst kurz an und macht im ganzen Hypokotyl ziemlich gleichzeitig einer negativ geotropischen Stimmung Platz. Demnach erscheinen die Keimlinge aus normaler Anfangslage nur selten in gekrümmtem Zustande über dem Boden, vielmehr durchbrechen die Kotyledonen vom negativ geotropischen Hypokotyl gehoben am Pappusende die Frucht¹⁾ oder erscheinen bei größerem Widerstande der apikalen Wand und lockerem Boden samt der Fruchthülle über der Erde. Selbst im Dunkeln folgt darauf nur eine sehr schwache Abweichung von der Vertikalen und nicht immer. Dies Verhalten zeigten bei meinen Versuchen die Keimlinge von *Crepina vulgaris* Pers., *Carthamus leucocaulos* Sibth. et Sm. und *Xeranthemum cylindraceum* Sibth. et Sm. Ihre Früchte sind mit mehr oder weniger breit ausladenden Flugkelchen versehen, ihre normale Pflanzung in freier Natur muß demnach größtenteils wurzelrecht und oberflächlich erfolgen. Die kurz andauernde positiv geotropische Stimmung des Keimstengels und das fast vollständige Fehlen eines stärkeren Krümmungsbestrebens im Gipfel des Hypokotyls mag mit dieser Tatsache im Zusammenhange stehen.

B. Versuche mit *Cucurbita Pepo* L.

Abgesehen von Hemmungen durch das Substrat hat bei der Keimung von *Cucurbita* die Samenschale selbst einen sehr wesentlichen mechanischen Einfluß auf die Krümmung des Keimstengels. Die Rolle, die der eigentümliche Zapfen an der Grenze zwischen Hypokotyl und Wurzel bei der Befreiung des Keimlings von der Samenschale spielt, ist allgemein bekannt und es braucht auf die Entwicklung des geburtshelfenden Organs, das Noll als Stemmorgan bezeichnet hat²⁾, zunächst umso weniger eingegangen zu werden,

1) Auf diesen Keimungsmodus macht schon Klebs aufmerksam. Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Untersuch. aus dem botan. Inst. zu Tübingen, IV. Heft, 1885, S. 607.

2) Noll, Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen. Landwirtsch. Jahrb. 1901, Ergänzungsband I, S. 145.

als dies späterhin in einem besonderen Kapitel ausführlich geschehen wird. Durch den aufwärts strebenden Hypokotyl, dessen einseitig verbreiterte Basis sich gegen die untere Schalenhälfte stemmt, wird der Gipfel mit den großen Kotyledonen durch den Gegendruck der oberen Schalenhälfte scharf eingekrümmt und schließlich emporgehoben. Zur Feststellung der Frage nach der Beteiligung des Schwerkraftsreizes an der Gipfeleinkrümmung war es daher zunächst nötig, den mechanischen Einfluß der Samenschale zu beseitigen. Zu diesem Zwecke wurden die ruhenden Embryonen nach erfolgter Quellung von der Schale befreit und in diesem Zustande weiter verfolgt. Die Quellung geschah zunächst in wurzelrechter Stellung in feuchtem Sägemehl, und erst, als sich herausgestellt hatte, daß auch ein zwei- bis dreitägiges Liegen im Wasser von keinem Einfluß auf die bei Beginn der Streckung einzuschlagende Wachstumsrichtung ist, wurde diese Art der Quellung vielfach angewendet. Hierbei ist darauf zu achten, daß das Wasser, in dem die Samen liegen, ein- bis zweimal des Tages gewechselt wird, um das Aufkommen von Fäulnisbakterien, die sich bei *Cucurbita*-Samen mit ihren eingetrockneten Fruchtfleischresten außerordentlich leicht einstellen, hintanzuhalten. Entsprechend dem Versuche 6 mit *Helianthus*-Keimlingen wurden die Embryonen von *Cucurbita* auf ihr Verhalten bei Keimung auf dem Klinostaten untersucht. Es stellte sich heraus, daß der Hypokotyl zu Beginn der Streckung nicht in dem Maße kurvipetal ist wie bei *Helianthus*. Sowohl in den belichteten als auch in den dunkeln feuchten Zylindern, die um die horizontale Achse des Klinostaten rotierten, krümmten sich die Hypokotyle nach Wachstumsbeginn sehr mäßig. Es machten sich sehr starke individuelle Verschiedenheiten bemerkbar. Unter jeder Versuchsgruppe fanden sich Keimstengel, die sich, gleichviel ob das Licht auf sie einwirkte oder nicht, überhaupt nicht krümmten, solche, die ganz schwache, der Ebene nach unbestimmte Krümmungen ausführten, und einige wenige, die als Krümmungsmaximum 90° erreichten. Im Verlaufe der Entwicklung richteten sich die Hypokotyle gerade und wuchsen vom kräftig entwickelten Wurzelwerke mit Wasser versorgt ohne Schädigung besonders im Dunkeln zu ansehnlicher Länge heran. Wurden Embryonen in wurzelrechter Stellung oder in verschiedener relativer Lage zur Horizontalen in fixer feuchter Kammer an den Kotyledonen festgemacht, so machten sich im Gegensatze zu *Helianthus*, dessen Hypokotyl von allem Anfange an ohne jede merkliche Abweichung von der durch den

positiven Geotropismus vorgezeichneten Richtung wächst, bei einzelnen Individuen in den ersten Phasen der Streckung schwache Abweichungen von der durch die Schwerkraft bestimmten Richtung bemerkbar. Diese glichen sich indes sehr bald aus. Jedenfalls handelt es sich hierbei um Individuen, die sich auch bei Keimung auf dem Klinostaten eingekrümmt hätten. Wenn wir *Helianthus* zum Vergleiche heranziehen, so scheinen die Keimstengel von *Cucurbita* zu Beginn der Keimung nicht in dem Maße geotropisch empfindlich zu sein wie jene. Die negativ geotropische Reaktion in der Hypokotylbasis erfolgt, wie noch aus späteren Versuchen hervorgehen wird, frühestens nach Ablauf von 48 Stunden seit Keimungsbeginn. Es mußte nun festgestellt werden, ob sich nach Ablauf der rein positiv geotropischen Wachstumsperiode und mit dem Einsetzen des aufwärts gerichteten Hypokotylwachstums auf dem Klinostaten der obere Teil des Keimstengels frei von jeder mechanischen Hemmung noch einzukrümmen vermag oder nicht. Hierzu diente der folgende Versuch.

Versuch 24.

Cucurbita-Samen am 16. II. wurzelrecht in Sägemehl gepflanzt. Am 21. II. Keimlinge mit vollständig geradem Hypokotyl ausgewählt, entschält und in Erde gepflanzt, so daß das Hypokotyl vom Stemmorgan anwärts in die Luft ragt. 2 Gefäße; das eine kommt auf den Klinostaten, das andere bleibt vertikal. Dunkel. Am 22. II. sind die Keimlinge noch gerade.

	Rotierend, 9 Keimlinge	Vertikal, 9 Keimlinge
23. II.	3 Keimlinge im Hypokotylgipfel gekrümmt; 1 K. 45°, 2 K. 20°; 6 K. vollkommen gerade.	Alle 9 Keimlinge sind im Hypokotylgipfel gekrümmt; 2 K. 20°, 3 K. 45°, 3 K. 90°, 1 K. 100°.
24. II.	Die gekrümmten K. haben sich gerade gestreckt, die geraden K. bleiben gerade.	Die Krümmung hat sich bei 3 K. vergrößert.
25. II.	Ganz schwache Krümmungen in den Kotedonarstielen bei 4 K.	Die Krümmung geht bei 8 K. etwas zurück; bei sämtlichen K. ist sie auf die Kotedonarstiele übergegangen.

Krümmungshemmende Lichtwirkung wie bei *Helianthus*.

Die aus den Versuchen sich ergebenden Verhältnisse erinnern vollkommen an die Ergebnisse der entsprechenden Versuche mit *Helianthus* (Versuch 7). Die Gipfeleinkrümmung ist auch bei *Cucurbita* selbst dann, wenn sie erst nach Beginn des negativ geo-

tropischen Hypokotylwachstums einsetzt, eine vorzüglich positiv geotropische Reaktion, die mitunter autonom verstärkt werden kann.

Schließlich sei noch ein Versuch beigelegt, aus dem hervorgeht, daß sich die Vorgänge der Aufrichtung wie bei *Helianthus* vom Lichte beschleunigt und auch ohne die Mitwirkung konstant gleichsinnig wirkender Schwerkraft abspielen.

Versuch 25.

Durch 24 Stunden gequollene *Cucurbita*-Samen am 31. XII. in Erde flach gepflanzt; 4 Gefäße im Lichte, 4 im Dunkeln. Das scharfe Knie des Hypokotyls erschien in den Gefäßen nach 5—7 Tagen. Zu diesem Zeitpunkt der Keimlingsentwicklung kommen 2 Gefäße auf den Klinostaten im Dunkeln, 2 Gefäße auf den Klinostaten im Lichte, je 2 Gefäße im Dunkeln und im Lichte verbleiben in normaler Stellung.

a) Die Dunkelkeimlinge:

	Rotierend	Vertikal
6. I.	Der sich streckende Hypokotyl führt die Kotyledonen aus der Schale.	
7. I.	Der Hypokotyl hat in der Hauptstreckungszone eine starke Gegenkrümmung in gleicher Ebene ausgeführt; der obere Teil des Hypokotyls ist gerade gestreckt.	Gegenkrümmung der Hauptstreckungszone schwach; Hypokotylgipfel bleibt eingekrümmt, in der Mehrzahl 90°, 2 Keimlinge 120°.
8. I.	Hypokotyl zirkumnutiert, Gipfel gerade.	Die Krümmung des Hypokotylgipfels ist auf die Kotyledonarstiele übergegangen. Die Krümm. geht zurück.
9. I.	Die Kotyledonen führen in ihren Stielen verschiedene unregelmäßige Bewegungen aus.	Die Keimlinge haben sich bis auf einen gerade gestreckt. In den folgenden Tagen treten unregelmäßige Bewegungen der Kotyledonen auf.

b) Die Lichtkeimlinge:

	Rotierend	Vertikal
6. I.	Der sich streckende Hypokotyl führt die Kotyledonen aus der Schale.	
7. I.	Der Hypokotyl zeigt in der Hauptstreckungszone eine starke Gegenkrümmung, Gipfel vollkommen gerade gestr.	Die Gegenkrümmung schwach, doch bemerkbar; Gipfel schwach eingekrümmt.
8. I.	Hypokotyl in allen Teilen gerade.	Alle Keimlinge gerade.
9. I.	Die Kotyledonen entfalten sich bei allen Pflanzen regelmäßig.	

Aus den Versuchen ergibt sich: Die Gipfeleinkrümmung der Keimpflanzen von *Cucurbita* ist auch nach der Befreiung von der Samenschale eine positiv geotropische Reaktion, zu welcher sich bei manchen Individuen ein schwaches autonomes Krümmungsbestreben gesellt. Zur Rückführung der Gipfelkrümmung, die aus jeder Anfangslage¹⁾ in konstanter Ebene auf die Stiele der Kotyledonen übergeht, genügt der Autotropismus, der zunächst in Regionen unterhalb der Gipfeleinkrümmung zu einer Gegenkrümmung in gleicher Ebene führt. Das Licht hemmt die Einkrümmungsvorgänge des frei beweglichen Gipfels und beschleunigt die Vorgänge, die zu seiner Aufrichtung führen. Ob die Lichtwirkung auch bei *Cucurbita* von den Kotyledonen ausgeht, wurde nicht untersucht.

C. Versuche mit *Cucumis sativus* L.

Was über die Beeinflussung der Keimstengelkrümmung durch die Samenschale bei *Cucurbita* gesagt wurde, gilt auch für den Keimling der Gurke. Zunächst wurden mit dieser Pflanze Versuche über die Tätigkeit des freien Hypokotyls zu Beginn seiner Streckung unter Ausschluß einseitig wirkender Schwerkraft und unter normaler Schwerkraftswirkung bei verschiedener Anfangslage des ruhenden Embryos ausgeführt. Hierbei ergab sich ein ganz unerwartetes Resultat. Wurden die Samen, nachdem sie in wurzelrechter Stellung in feuchtem Sägemehl durch höchstens 12 Stunden gequollen hatten, entschält und die Embryonen gleich darauf, in feuchten Zylindern an den Kotyledonen befestigt, auf den Klinostaten gebracht, so zeigte sich im Dunkeln gleich bei der nach 24 Stunden einsetzenden Keimung die Tendenz des Keimstengels sich einzukrümmen. Nach weiteren 24 Stunden hatte die Krümmung 180° erreicht und am dritten Tage wiesen die Keimlinge das in Fig. 11 dargestellte Bild auf. Mit nur ganz wenigen Ausnahmen sehen die Keimlinge, die doch unter Ausschluß aller wachstumsrichtender Außenfaktoren



Fig. 11.

Auf dem Klinostat.
i. Dunkeln erwachs.
Embryo von *Cucumis sativus*.
3 Tage alt.

1) Daß bei vertikaler Pflanzung der Hypokotyl in der großen Mehrzahl der Fälle sich senkrecht zur Kotyledonenfläche einkrümmt, ist nach den Erfahrungen mit *Helianthus* selbstverständlich.

ihr Wachstum begonnen hatten und fortsetzten, so aus, als wären sie, wie unter normalen Verhältnissen zumeist, aus flach liegenden Samen unter dem hemmenden Einfluß der Samenschale erwachsen. Dies Ergebnis ist um so bemerkenswerter, als sich die Keimlinge in den fixen feuchten Kammern in hohem Maße geotropisch empfindlich erwiesen. Aus jeder beliebigen Ausgangslage stellte sich der Hypokotyl gleich nach Beginn des Wachstums in die durch den positiven Geotropismus vorgezeichnete Richtung ein. Nur die vertikal fixierten Embryonen zeigten zu Beginn der Keimung kleine, eben noch merkliche Abweichungen von der Normalen, die sich sehr bald unter dem Einflusse der Schwerkraft ausglich. Der Keimstengel von *Cucumis* ist also zu Beginn der Keimung kurvipe-
tetal, die Krümmungsebene überdies bei den meisten Individuen streng vorgezeichnet und zwar so, wie sie bei der normalen Keimung zumeist am sichersten zum Ziele führt. Gleichzeitig ist der Keimstengel aber auch geotropisch empfindlich, so daß unter dem Einflusse der Schwerkraft stets nur eine streng positiv geotropische Krümmung ausgeführt wird, gleichviel, ob diese der Konstruktion der Samenschale entspricht oder nicht.

Man könnte daran denken, daß das konstant gleichmäßige Verhalten unter Ausschluß einseitig wirkender Schwerkraft keimender Embryonen auf einer Nachwirkung jenes Schwerkraftseinflusses beruhe, der zur Zeit der embryonalen Entwicklung in der reifenden Frucht auf die Keimlinge gewirkt hat. In der Tat wenden bei hängenden Gurken die Samen durchwegs ihre Breitseiten der Horizontalen zu. Noll hat zum erstenmale anlässlich seiner Versuche mit *Cucurbita* diese Möglichkeit in Betracht gezogen und der Ausschließung des genannten Faktors eigene Versuche gewidmet. Mit negativem Resultat¹⁾. Es scheint mir der Gedanke auch schon deshalb wenig wahrscheinlich, da die Entwicklung des Embryos in der Samenknospe, soweit die bisherigen Versuche ein Urteil gestatten²⁾, völlig unabhängig von der relativen Angriffsrichtung der Schwerkraft vor sich geht. Viel eher haben wir in dem Verhalten des unter Ausschluß äußerer richtender Faktoren keimenden Embryos die Folge einer erblich fixierten plasmatischen Struktur zu erblicken, die sich im Zusammenhange mit der Gestaltung des Embryos und seiner Hülle ausgebildet hat. Nicht allgemein ist es bis zu einem

1) Noll, a. a. O., S. 158.

2) Vgl. Vöchting, a. a. O., S. 114—117 u. S. 194.

solchen Grade der Anpassung der inneren Wachstumsbedingungen an die morphologischen Verhältnisse gekommen. Schon *Cucumis* selbst zeigt Ausnahmen, wie schon hervorgehoben wurde, und gleichzeitig sei auf *Cucurbita* verwiesen, deren vollkommen gleichwertigen formativen Vorgänge keine in gleichem Maße fixierten inneren Wachstumsbedingungen im Gefolge haben. Die erblich übernommene Struktur ist aber auch bei *Cucumis* außerordentlich labil. Der Schwerereiz vermag es, sie gleich zu Beginn des Wachstums völlig zu verändern. Die am Lichte auf dem Klinostaten keimenden Embryonen von *Cucumis* reagieren im großen und ganzen wie die Dunkelpflanzen, nur erreicht die Einkrümmung nicht den gleichen Grad.

Es mußte nunmehr untersucht werden, wie sich der Hypokotyl verhält, wenn seine Basis negativ geotropisch geworden, und wie lange seine positiv geotropische Reaktionsfähigkeit im Gipfel anhält. Dem Versuche 8 (Seite 533) entsprechend durchgeführte Versuche zeigten, daß der Gipfel des Keimstengels von *Cucumis* längstens 4 Tage nach Keimungsbeginn noch positiv geotropisch zu reagieren vermag. Parallelversuche auf dem Klinostaten und in vertikaler Stellung mit möglichst geraden Keimlingen, die in feuchtem Sägemehl nach Entfernung der Samenschale wurzelrecht angekeimt und hier bis zur Erreichung der negativ geotropischen Stimmung im Hypokotyl (48 Stunden nach Keimungsbeginn) belassen worden waren, zeigten, daß auch in diesem Stadium der Entwicklung die Kurvipetalität des Hypokotyls in seiner positiv geotropisch gestimmten Zone völlig erhalten geblieben ist. Die unter Ausschluß einseitiger Schwerkirkung nach Beginn der zweiten Periode lebhaften Hypokotylwachstums eintretenden Gipfelkrümmungen betragen im Dunkeln zumeist 90°, bei den in vertikaler Stellung wachsenden Keimlingen summierte sich dies autonome Krümmungsbestreben mit der positiv geotropischen Reaktion.

Zur Geradstreckung der Gipfelzone und der Kotedonen, auf deren Stiele wie bei den früheren Versuchspflanzen die Gipfeleinkrümmung übergeht, bedarf es des konstant gleichsinnig wirkenden Schwerkraftsreizes nicht. Der Autotropismus genügt. Die bekannte Gegenkrümmung in gleicher Ebene erreicht bei *Cucumis* auf dem Klinostaten einen Grad, der selbst die schon Rimmer aufgefallene Reaktion des Kürbishypokotyls¹⁾ weit übertrifft. Die Aufrichtung

1) Rimmer, a. a. O., S. 412--413.

des Gipfels wird nach der normalen Befreiung der Kotyledonen von der Samenschale im Lichte in 24 Stunden, im Dunkeln nach 3 Tagen erreicht.

Nach dem Vorhergehenden ist der Krümmungsvorgang im Hypokotylgipfel von *Cucumis* insofern von dem entsprechenden Vorgange bei den bisherigen Versuchspflanzen verschieden, als sich in stärkerem Maße zur positiv geotropischen Reaktion ein autonomes Einkrümmungsbestreben gesellt, das auf dem Klinostaten bei Keimlingen, deren Hypokotyle in der Basis die geotropische Umstimmung erfahren haben, in der Gipfelzone rein zum Ausdrucke kommt.

D. Versuche mit *Cyclanthera explodens* Naud.

Mit Übergang aller Versuche, die zu gleichen Resultaten führten wie die entsprechenden Versuche mit Keimlingen von *Cucurbita*, sei gleich das hervorgehoben, wodurch sich *Cyclanthera* von allen bisherigen Versuchspflanzen unterscheidet. Der Unterschied liegt in dem Verhalten des eingekrümmten Gipfels erwachsener Pflanzen im Dunkeln. Während nach der normalen Hebung der Keimblätter über den Boden im Lichte die Vertikalstellung des Gipfels innerhalb 9 bis 12 Stunden völlig erreicht ist, erreicht der Gipfel im Dunkeln die Vertikallage überhaupt nicht. Ich ließ im Dunkeln erwachsene Keimpflanzen, solange sie sich überhaupt lebenskräftig und genügend fest erhielten, stehen: kein einziges Individuum konnte die Vertikallage erreichen. Es zeigte sich im Verlaufe von 9 Tagen, während welcher die Stellung des Gipfels täglich zweimal kontrolliert wurde, ein langsames und beständiges Heben und Senken der Kotyledonen im Winkelraume 90—180°. Hierbei ging die Krümmung nicht wie sonst völlig auf die Kotyledonarstiele über, bewahrte vielmehr ihre ursprüngliche Lokalisation so ziemlich während der ganzen Beobachtungszeit. Dementsprechend blieb auch die Einstellung in die Ebene senkrecht zur Kotyledonarfäche bei anders gearteter Anfangslage aus. Das Hypokotylwachstum war indes, solange es die Ernährungsbedingungen gestatteten, ein völlig normales. — Dunkelkeimlinge, die vor 3 Tagen über dem Boden erschienen waren und eine Länge von 7 bis 9 cm erreicht hatten, gelangten an einem Tage von mäßiger Helligkeit um 11³⁰h ans Licht. Ein Gefäß wurde in vertikaler Stellung belassen, eines kam nach Befestigung der etiolierten Keimlinge an Stäben auf den Klinostaten. Schon am nächsten Vormittage war die starke, ur-

sprünglich 180° betragende Gipfeleinkrümmung bei den Keimlingen beider Gefäße auf 90° zurückgegangen, am Nachmittage desselben Tages hatten sich sämtliche Keimlinge fast vollends gerade gestreckt und am Morgen des folgenden Tages waren auch ihre Keimblätter auseinander gewichen. Die Aufrichtung des eingekrümmten Gipfels von *Cyclanthera* ist nach allem eine photonastische Erscheinung. Das Licht übt hier nicht nur eine beschleunigende Wirkung auf jene selbstregulatorischen Vorgänge aus, die durch die primäre, positiv geotropische und autonom verstärkte Einkrümmung induziert, eine Gegenkrümmung veranlassen, sondern ist zu dieser unbedingt nötig. Das geschilderte Schwanken des Gipfels bei fortgesetztem Wachstum im Dunkeln läßt allerdings erkennen, daß sich auch bei *Cyclanthera* Gegenbestrebungen selbstregulatorisch einstellen, die indessen erst und nur unter dem Einflusse des Lichtes zur völligen Überwindung der primären Einkrümmungstendenz gelangen. Eine weitere Analysis des photonastischen Vorganges war nicht beabsichtigt.

E. Versuche mit *Scabiosa prolifera* L.

Obwohl die Samen der Dipsaceen nicht endospermlos sind, läßt sich *Scabiosa prolifera* dennoch an die vorhergehenden Versuchspflanzen anreihen. Ihr Same ist fast vollständig vom großen Embryo ausgefüllt, der sich, wie die Versuche zeigten, auch losgelöst vom unausgeprägten Endosperme normal entwickeln kann. Durch den Umstand, daß der ruhende Embryo das Wurzelende gegen den Flugkelch der Frucht gerichtet hat und daher in freier Natur zu meist in inverser Stellung zu keimen genötigt ist, wird die Frucht von *Scabiosu* zum Gegenstück der mit Flugkelch versehenen Compositenfrüchte. Der folgende Versuch zeigt das Verhalten der Embryonen bei Keimung unter Ausschluß konstant gleichsinnig wirkender Schwerkraft.

Versuch 26.

Früchte von *Scabiosa* wurden zu leichterer Fixierung mit der Nadel auf Kork des weitabstehenden Flugkelches vorsichtig beraubt und von Vor- bis Nachmittag in Wasser gequollen. Hierauf wurden aus der Hälfte der Früchte die Embryonen herauspräpariert. Die gequollenen Früchte und die Keimlinge kamen in je 2 feuchte Zylinder, davon je einer auf den Klinostaten im Lichte, je einer auf den Klinostaten im Dunkeln. Beginn der Rotation 7 h nachm. am 9. II.

11. II. Die freipräparierten Keimlinge sind von gestern auf heute gewachsen und hakenförmig gekrümmt.
12. II. Die Krümmung verstärkt sich.

13. II. Aus den rotierenden Früchten lugen die Würzelchen heraus.
14. II. Die freipräparierten Keimlinge sind im oberen Hypokotylteile gekrümmt, die Hauptstreckungszone des Hypokotyls bleibt gerade. — Die Keimlinge mit Fruchtschalen haben gekrümmte Hypokotyle.
15. II. Außer der ersten scharfen Krümmung, die sich zusehends verstärkt und auf die Kotyledonarbasen übergeht, ist an dem sich streckenden Hypokotyle keine Krümmung bemerkbar.
16. II. Die Keimlinge kränkeln. Der Versuch wird abgebrochen.

Die erreichten Krümmungmaxima betragen $90-180^{\circ}$ (vgl. Fig. 12). Im Lichte und im Dunkeln kein wesentlicher Unterschied während des ganzen Versuches.

Der Versuch zeigt, wenn wir von der Ausbildung des Ringwulstes an der Grenze zwischen Hypokotyl und Wurzel zunächst absehen, daß bei *Scabiosa* in ähnlicher Weise wie bei *Cucumis* ohne

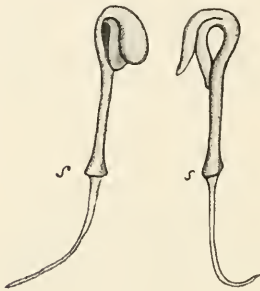


Fig. 12.

Auf dem Klinostaten im Tageslichte erwachsene Embryonen von *Scabiosa prolifera*, 6 Tage alt. s das ringförmig entwickelte geburtshelfende Organ.

Veranlassung durch äußere Faktoren sofort bei der Keimung ein konstantes, den eingangs erwähnten morphologischen Verhältnissen der ruhenden Frucht entsprechendes Krümmungsbestreben in Aktion tritt. Wie bei der Gurke werden wir auch für das Verhalten des keimenden Embryos von *Scabiosa* eine erblich fixierte plasmatische Struktur als Ursache anzunehmen haben, die sich im Zusammenhange mit den gestaltlichen Verhältnissen und in Abhängigkeit von diesen ausgebildet hat. Aus dem nun folgenden Versuche wird sich ergeben, daß im Gegensatze zu *Cucumis*, bei dem wir die sofortige Verschiebung der inneren Konstellation durch die Wirkung der Schwerkraft feststellen konnten, bei *Scabiosa* das fixierte autonome Krümmungsbestreben durch die Wirkung der Schwerkraft nicht vollständig unterdrückt werden kann.

Versuch 27.

Scabiosa-Früchte wurden wie für Versuch 26 vorbehandelt. Sie kamen am 10. II. mit Nadeln wurzelrecht auf Kork befestigt in feuchte vertikale Zylinder. Da die Keimung sehr ungleichzeitig erfolgte, sei der Einfachheit halber das Schicksal eines Keimlings als Beispiel wiedergegeben. Es verhielten sich die übrigen Individuen im Verlaufe ihrer Entwicklung ähnlich.

13. II. Das Würzelchen erscheint.
14. II. Hypokotyl 2 mm lang, Wurzel $1\frac{1}{2}$ cm; beide genau vertikal abwärts gerichtet.

15. II. Knapp unter den Kotyledonen hat sich das Hypokotyl sehr stark aufgekümmert.
16. II. Hypokotyl wieder genau senkrecht nach abwärts gerichtet. Gegen Abend beginnt an der Basis des Hypokotyls die negativ geotropische Aufkrümmung sichtbar zu werden.
17. II. Die negativ geotropische Aufkrümmung schreitet apikalwärts vor.

Nach Schluß des Versuches wurden die Kotyledonen aus der Fruchtschale gezogen; es war die erste Krümmung (vom 15. II.) noch deutlich an den Stielen erkennbar; sie erfolgte regelmäßig senkrecht zur Kotyledonarfläche.

Wir sehen, daß der Keimstengel von *Scabiosa* zu Beginn des Wachstums positiv geotropisch ist. Nach Ablauf von etwas über 24 Stunden wird aber trotz der Schwerkraftswirkung das durch innere Bedingungen geschaffene Krümmungsbestreben offenbar. Die Hebung der Wurzel durch die autonome Krümmung des Hypokotyls beträgt bis zu 100° . Noch ist die Zone positiv geotropisch und die Einkrümmung des Hypokotyls wird durch den Schwerkraftsreiz in die vertikale Lage zurückgeführt. Wenn wir uns anthropomorph ausdrücken, so können wir sagen: Das Verhalten des Embryos bei der Keimung aus zwar wurzelrecht aber ungewohnt fixierter Frucht ist dem Verhalten eines Menschen vergleichbar, der nach Übersiedlung aus dem rechten Hausflügel in den linken beim Nachhausekommen regelmäßig rechts geht und erst durch bewußtwerdende Sinneseindrücke der veränderten Sachlage gerecht wird. Der folgende Versuch zeigt schließlich, daß selbst die optimale geotropische Reizlage das fixierte Krümmungsbestreben nicht völlig zu unterdrücken vermag.

Versuch 28.

Scabiosa-Früchte wurden wie für Versuch 26 vorbehandelt. Am 11. II. wurden sie in feuchtes Sägemehl wurzelrecht gepflanzt. Am 13. II. wurden Früchte mit 9 mm langem und solche mit 7 mm langem Würzelchen (der hervorragende Hypokotylteil hinzugerechnet) ausgewählt und wurzelrecht in Gefäße verpflanzt, die im Dunkeln sofort in horizontale Lage kamen.

14. II. Die längeren Keimlinge: Wurzeln positiv nach abwärts gekrümmt, Hypokotyle unverändert horizontal.
Die kürzeren Keimlinge: Hypokotyl und Wurzel positiv geotropisch gekrümmt.
15. II. Die längeren Keimlinge: An der Basis des Hypokotyls negativ geotropisch aufgekümmert; am Gipfel um 90° gekrümmt unabhängig von der Schwerkraftsrichtung, stets senkrecht zur Ebene der Kotyledonen.
Die kürzeren Keimlinge: Hypokotyl in der Schwerkraftsrichtung s-förmig gekrümmt.
16. II. Die längeren Keimlinge: Unverändert.
Die kürzeren Keimlinge: Neben der primären positiv geotropischen Einkrümmung die autonome Krümmung senkrecht zur Kotyledonarebene, was zur Schiefstellung verschiedenen Grades führt.

Die Aufkrümmung der Keimlinge geht am Lichte nach Erreichung des Krümmungsmaximums in 3 bis 4 Tagen sowohl in vertikaler Stellung als auch auf dem Klinostaten vor sich. Im Dunkeln führt die Krümmung des Hypokotylgipfels in Einzelfällen bis zu schwacher Schleifenbildung. Die Geradstreckung erfolgt in 3 bis 4 Tagen, wobei an der Übergangsstelle der Kotyledonarstiele in die Spreiten eine schwache Knickung übrig bleibt.

Bei Versuch 28 wurde durch die Auswahl ungleichzeitig gekiemter Individuen der Zeitpunkt für den Verlust der positiv geotropischen Stimmung im Hypokotyl getroffen. Die positiv geotropische Stimmung hält im Keimstengel von *Scabiosa* sehr kurz an. Die längeren Keimlinge, die frühestens 48 Stunden nach Keimungsbeginn zum Versuche verwendet wurden, zeigten gar keinen positiven Geotropismus mehr; zu dieser Zeit machte sich aber das autonome Krümmungsbestreben in aller Stärke bemerkbar. Etwas vorher reagieren, wie der Versuch mit kürzeren Keimlingen zeigt, die Pflanzen im Gipfel des Keimstengels nach Horizontallegung zunächst exakt positiv geotropisch, gleich darauf tritt auch bei diesen, sichtlich mit dem Verschwinden der positiv geotropischen Stimmung, das autonome, von der Schwerkraft unabhängige Krümmungsbestreben zutage.

Die Gipfeleinkrümmung von *Scabiosa*-Keimpflanzen ist demnach eine der Ebene nach konstante, durch erblich fixierte innere Ursachen hervorgerufene Reaktion, die nur in ihrer Anlage während der kurz andauernden positiv geotropischen Stimmungsperiode des ganzen Hypokotyls und seiner oberen Teile beeinflussbar ist.

Das Licht übt weder auf die Einkrümmungsvorgänge noch auf die darauf folgende autotrope Aufrichtungsbewegung einen merklichen Einfluß aus.

Anschließend möchte ich bemerken, daß Orientierungsversuche mit Samen von *Borrago officinalis* L. und von *Linum usitatissimum* L. ähnliche Verhältnisse ergeben haben wie die Versuche mit *Helianthus*-Früchten; deswegen wurde von einer genaueren experimentellen Behandlung des Krümmungsvorganges bei den Hypokotylen der genannten Keimlinge abgesehen.

F. Zusammenfassung.

1. Die geraden Keimlinge endospermloser Samen verhalten sich, soweit die untersuchten Typen ein Urteil gestatten, rücksicht-

lich der Einkrümmung des Gipfels ihrer Keimstengel mit geringfügigen Unterschieden so wie die Keimlinge von *Helianthus annuus*. Die Unterschiede betreffen den Zeitpunkt des Einsetzens jener selbstregulatorischen Gegenbewegung, die zur Aufrichtung des Gipfels führt, und den Grad der autonomen Verstärkung der fast durchwegs in der Anlage positiv geotropischen Reaktion.

Von besonderem Interesse mußte das Verhalten des Keimstengels solcher Typen sein, deren Frucht- oder Samenbau in freier Natur eine mehr oder weniger konstante Ausgangslage für den keimenden Embryo schafft. Es wurde gefunden:

2. Compositen mit breitem Flugkelche bewahren ihre positiv geotropische Stimmung im Gipfel des Hypokotyls nach vollzogenem Stimmungswechsel des Organs nicht. Sie erscheinen demgemäß nur selten und dann in schwachem Grade eingekrümmt über dem Boden.

3. *Cucurbita*-Hypokotyle und Hypokotyle von *Cyclanthera exfoliens* reagieren trotz ihres eigentümlichen Keimungsmodus wie die Keimstengel von *Helianthus*.

4. Der Hypokotyl von *Cucumis sativus* führt unter Ausschluß sämtlicher wachstumsrichtender Faktoren konstant und vollkommen jene Bewegung aus, die er bei Keimung aus flach liegendem Samen auf Grund der hierdurch geschaffenen Bedingungen ausführen muß.

5. Die erblich fixierte innere Struktur ist im Embryo von *Cucumis* außerordentlich labil. Der Schwerkraftsreiz vermag sie zu Beginn der Keimung völlig zu verändern.

6. Der Keimstengel von *Scabiosa prolifera*, deren Embryonen bei Keimung in freier Natur das Würzelchen gewöhnlich zenitwärts gerichtet haben, führt sowohl bei Ausschluß aller wachstumsrichtender Faktoren als auch unter normaler Schwerkraftswirkung eine Krümmung bis zu 180° in konstanter, senkrecht zur Kotyledonarfläche orientierter Ebene aus. Diese kann unter dem Einflusse der Schwerkraft während der kurz andauernden positiv geotropischen Stimmungsperiode des Organs vorübergehend in anderer Ebene eingeleitet werden.

Bezüglich der Lichtwirkung verdient hervorgehoben zu werden:

7. Bei der Einkrümmung und den Aufrichtungsvorgängen ist ein merklicher Einfluß des Lichtes auf den Keimling von *Scabiosa prolifera* nicht vorhanden.

8. Der Gipfel des Keimstengels und die Kotyledonen von *Cyclanthera exfolens* können sich nur unter der diffusen Einwirkung des Lichtes aufrichten. Der Vorgang ist bei der genannten Pflanze eine photonastische Bewegung.

III. Die Gipfelkrümmung des Hypokotyls von Keimpflanzen, die als Embryonen im endospermlosen Samen gekrümmt ruhen.

A. Versuche mit Cruciferen.

Zunächst wurde eine Reihe von Versuchen mit *Sinapis alba* L. ausgeführt. Die Samen kamen nach ein- bis zweistündiger Quellung möglichst oberflächlich gepflanzt in mit Erde gefüllte Gefäße. Zum Teil erfolgte die Pflanzung möglichst wurzelrecht, zum Teil ohne Rücksicht auf die Lage des Würzelchens und schließlich wurden in Gefäße, die gleich nach der Pflanzung in horizontale Lage gelangen sollten, die Samen so eingefügt, daß nach Versetzung in die genannte Lage ein Teil derselben die Breitseite, ein Teil die Schmalseite mit dem horizontalen Würzelchen nach unten, ein dritter Teil die Schmalseite mit dem horizontalen Würzelchen nach oben der Horizontalebene zukehren mußte. Von den Gefäßen mit wurzelrecht und ohne Wahl gepflanzten Samen gelangten 24 Stunden nach der Pflanzung je zwei auf den Klinostaten im Dunkeln, je zwei auf den Klinostaten im Lichte, die übrigen blieben im Dunkeln und im Lichte in vertikaler Stellung.

48 Stunden nach erfolgter Pflanzung begannen die Keimlinge über dem Boden zu erscheinen und zwar in den Gefäßen, wo die Samen wurzelrecht eingesetzt worden waren, viel weniger gekrümmt als in den Gefäßen mit regellos gepflanzten Samen. Im Lichte erfolgte die Aufrichtung des Gipfels gleichviel, ob die Pflanzen um die horizontale Achse des Klinostaten rotierten oder nicht, im Laufe von 12 bis 24 Stunden nach dem Erscheinen über dem Boden, im Dunkeln verzögerte sich der Vorgang um etwa 12 bis 24 Stunden, während welcher die Krümmung ausschließlich im Bereiche der Kotyledonarstiele lag.

Das Ergebnis in den horizontal gelegten Gefäßen 48 Stunden nach Pflanzung der Samen zeigt Figur 13. Der Hypokotyl ist, wie wir sehen, stets im Sinne des positiven Geotropismus und völlig unabhängig von der Primärkrümmung des ruhenden Embryos

eingekrümmt. An Keimling *a* und *c* wird ersichtlich, wie sich die primäre Einkrümmung ausgeglichen hat und sich der gekrümmte obere Teil des Hypokotyls streng in der vom positiven Geotropismus vorgezeichneten Ebene einstellt; bei Keimling *b* entspricht die positiv geotropische Krümmung des Hypokotyls der Primärkrümmung des ruhenden Embryos. Die stärkere Einkrümmung der Keimlinge in den vertikalen Gefäßen mit wahllos gepflanzten Samen und deren verschiedene Krümmungsebene ist nach dem Ergebnisse dieses Versuches verständlich.

Während bei den ersten Versuchen die Gefäße erst 24 Stunden nach der Samenpflanzung auf den Klinksteten gelangten, wiederholte ich den Versuch in der Folge derart, daß schon die Keimung der Samen unter Ausschluß einseitig wirkender Schwerkraft erfolgen mußte. Das Resultat erinnerte an Versuch 2 mit *Helianthus* (S. 520). Die Keimlinge erschienen

nur ganz vereinzelt und dann mit gekrümmtem Gipfel über dem Boden; zumeist waren sie in verschiedener Richtung in die Erde hineingewachsen. Sehr viele Samen hatten sich wohl stark verdickt, aber kein Organ hatte aus der Schale herausgefunden. Schließlich gab es Keimlinge, die völlig von der Schale befreit waren, deren Hypokotyl aber das ganze Wachstum nur zu einer starken Einkrümmung verwendet hatte. Nach alledem ist der Hypokotyl von *Sinapis* zu Beginn der Keimung kurvipetal. Später zu besprechende Versuche werden noch deutlicher ergeben, welche Bedeutung dem Schwerkraftsreize nicht nur für ein orthotropes erstes Wachstum, sondern auch für die Befreiung des wachsenden Hypokotyls und seines Würzelchens von der Samenschale zukommt.

Aus den vorhin kurz geschilderten Versuchen ist zu entnehmen, daß der Hypokotyl von *Sinapis* zu Beginn des Wachstums positiv geotropisch ist und des weiteren, daß die positiv geotropische Krümmung auch nach dem Einsetzen des aufwärts gerichteten Wachstums allerdings nur für kurze Zeit erhalten bleibt. In feuchtem Raume mit Samen, die mittels Nadeln auf Kork befestigt

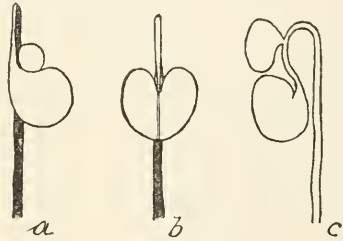


Fig. 13.

Aus horizontal gepflanzten Samen erwachsene Keimlinge von *Sinapis alba*. *a* die Symmetrieebene des Samens war mit der Horizontalen parallel; *b* und *c* die Symmetrieebene war normal u. zw. lag bei *b* die Wurzelseite des Samens nach oben, bei *c* nach unten. *a* u. *b* Ansicht von vorn, *c* von der Seite.

wurden, durchgeführte Versuche ergaben, daß das positiv geotropische Wachstum im Hypokotyle von *Sinapis* längstens 7 Stunden währt; eine Beeinflussung der apikalen Zone des Keimstengels im Sinne des positiven Geotropismus konnte nach Ablauf dieser Zeit bei veränderter Angriffsrichtung des Reizes nicht mehr konstatiert werden. Die Umstimmung erfolgt demnach von der Basis des Organs ausgehend so rasch, daß das gleichzeitige Einsetzen einer positiv und negativ geotropischen Reaktion am Keimstengel nicht zur Beobachtung gelangen kann. Die zu Beginn der Keimung erzielte positiv geotropische Krümmung erhält sich durch einige Zeit und wird, wie die Versuche mit Keimlingen in vertikaler Stellung und mit rotierenden Pflanzen zeigen, bald durch selbstregulatorische Vorgänge, die im Lichte gefördert erscheinen, ausgeglichen.

Die Ergebnisse meiner Versuche entsprachen den allgemeinen Erfahrungen mit Keimlingen von *Sinapis* nicht. Vor allem ist bekannt, daß Keimpflanzen des Senfs, die zu verschiedenen Versuchen Verwendung finden, meist im Gipfel sehr bedeutende Einkrümmungen zeigen. Nicht selten ist der Gipfel von Dunkelkeimlingen spiralig eingedreht, ein Zustand, der sich viel länger hält, als es bei meinen Versuchspflanzen der Fall war. Zunächst dachte ich, den stärkeren Grad der Einkrümmung dadurch zu erhalten, daß ich die Samen tiefer und fester in das Erdreich pflanzte. Die betreffenden Versuche ergaben, daß wie bei *Helianthus* die mechanische Hemmung durch das Substrat die Gipfeleinkrümmung des aufwärts strebenden Gipfels wohl zu vergrößern imstande ist, nicht jedoch in dem Maße, daß sie dem bekannten Bilde entspräche. Aufklärung brachten erst Versuche mit verschiedenem Substrate. Keimlinge, die auf feuchtem Filtrierpapier in feuchtem Raume erwachsen oder in Sägemehl wurzelten, zeigten die Spiraleindrehungen des Gipfels in gewohnter Weise, gleichviel, ob sie sich in normaler Stellung oder auf dem Klinostaten, im Tageslichte oder im Dunkeln befanden. Es wurde noch untersucht, ob sich die starken Einkrümmungen nicht auch bei normaler Bewurzelung in Erde einstellen, wenn die Keimpflanzen in absolut feuchter Atmosphäre wachsen. Mit negativem Resultat. Es ist somit die vielfach beobachtete starke Einkrümmung des Hypokotylgipfels eine von Schwerkraft und Licht und direkt vom Feuchtigkeitsgehalte der Luft unabhängige Erscheinung, die, wie sich schon aus entsprechenden Versuchen mit *Helianthus* (Versuch 11, Seite 537)

ergeben hat, durch ungenügende Wasserversorgung der Wurzel hervorgerufen wird. Dies resultiert auch aus Versuchen mit Aussaaten verschiedener Dichte. Werden *Sinapis*-Samen dicht in Erde gesät, so ist die Zahl der Keimlinge mit stark eingekrümmtem Gipfel eine umso größere, je dichter die Pflanzung erfolgte. Die Wurzeln verfilzen sich in diesem Falle mit ihren Wurzelhaaren dermaßen, daß nur ein kleiner Teil der Behaarung in normaler Weise mit den wasserumschlossenen und -durchtränkten Erdpartikeln in Berührung kommt.

Der folgende Versuch möge noch zeigen, welche Bedeutung dem Schwerkraftsreize für die normale Keimung der Samen von *Sinapis* zukommt.

Versuch 29.

Am 5. XII. wurden durch 3 Stunden gequollene Samen in feuchten Zylindern auf Kork mit Nadeln befestigt. Ein Zylinder kam um 9 h nachm. auf den Klinostaten im Lichte, ein Zylinder auf den Dunkelklinostaten. Gleichzeitig je ein Zylinder in normaler Stellung im Lichte und im Dunkeln.

	Rotierend		Vertikal	
	Licht (10 Samen)	Dunkel (10 Samen)	Licht (12 Samen)	Dunkel (11 Samen)
6. XII.	3 keimen; es sind dies die gestern bei der Vorbereitung des Versuches zuerst angesteckt., deren Würzelchen in der Testa sich schon deutlich vergröß. zeigte.	Kein Same keimt.	4 keimen	3 keimen
7. XII.	6 Samen gekeimt (im ganzen). Bedeutende Hypokotylkrümm. zumeist in einer Ebene senkrecht zur Kotyledonarfläche.	3 Samen haben gekeimt; Krümmungen des Hypokotyls wie im Lichte.	10 Keimlinge	9 Keimlinge
8. XII.	Keine neue Keimung. Primärkrümmung im Hypokotylgipfel vergrößert, in der Hauptstreckungszone schwache Krümmungen (Fig. 14 A u. B) ¹⁾ .	Im ganzen 4 Keimungen. Hypokotylkrümmungen stärker als im Lichte (Fig. 14 C u. D) ¹⁾ .	11 Keimlinge	9 Keimlinge
9. XII.	Keine neue Keimung. 2 Samen klaffend; Zustand des Hypokotyls und Würzelchens Fig. 14 E.		Kein Zuwachs	
		4 Samen klaffend.		

1) Die starken Einkrümmungen im späteren Verlaufe der Entwicklung sind größtenteils auf die zunehmende Verschlechterung der Wasserversorgung zurückzuführen.

Aus dem Versuche geht hervor, daß in sehr vielen Fällen zur prompten und normalen Befreiung des Würzelchens und des hierbei besonders beteiligten Hypokotyls das durch die Schwerkraft gerichtete Wachstum unbedingt notwendig ist. Das mechanische Hindernis, das dem mit der Streckung einsetzenden Keimspresse in der Samenschale entgegentritt, kann nur dann sicher überwunden werden, wenn von allem Anfang an jede Abweichung durch den Schwerkraftsreiz korrigiert und hiermit die Stoßkraft der wachsenden Teile voll und ganz gegen die Schalenwand gerichtet wird. Wie bei *Helianthus* ist der Keimstengel von *Sinapis* zu Beginn der Keimung kurvipetal; während jener aber auch ohne den richtenden Einfluß der Schwerkraft in dem konischen basalen Fruchtraume passiv zur Kegelspitze geführt wird

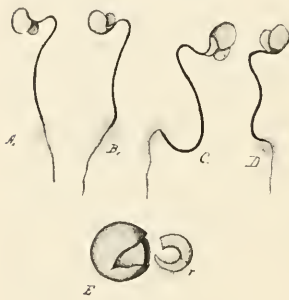


Fig. 14.

3—4 Tage alte auf dem Klinostaten erwachsene Keimlinge von *Sinapis alba*, A u. B im Tageslichte, C und D im Dunkeln. E Embryo, dessen Hypokotyl und Würzelchen (herauspräpar. bei *r*) nicht aus der Samenschale herausfinden konnten.

und hierauf das Würzelchen stets in gewohnter Weise hervorschieben kann, gelingt das gleiche diesem den veränderten gestaltlichen Verhältnissen entsprechend nur selten. Ich habe den geschilderten Versuch noch öfters wiederholt und einmal derart variiert, daß ich bei jedem gequollenen Samen vor Beginn der Rotation an der Wurzelseite der Samenschale vorsichtig, ohne den Embryo zu verletzen, einen Keilschnitt anbrachte. Aus derart behandelten Samen brach der Hypokotyl mit dem Würzelchen bei Rotation auf dem Klinostaten zwar in gekrümmtem Zustande, doch immerhin ohne bedeutende Verzögerung aus der Schale hervor. Anlässlich der Vorbehandlung dieser Samen konnte ich beobachten,

daß das Würzelchen des ruhenden Embryo bei Beginn der Keimung nicht immer gleiche Verhältnisse antrifft. Manchmal liegt die Wurzelspitze im ruhenden Samen unter den Rändern der zurückgeschlagenen Kotyledonarhälften, manchmal ist sie frei. Daß bei jenen die mechanische Hemmung zu Beginn der Keimung eine stärkere sein muß als bei diesen, ist klar. Schließlich sei im Vergleiche mit dem Verhalten der unter Ausschluß gleichsinnig wirkender Schwerkraft keimenden Samen von *Sinapis* noch auf die bekannten Ergebnisse der entsprechenden Versuche mit *Cucumis*-Samen und *Scabiosa*-Früchten hingewiesen.

Zur sicheren Erzielung der Befreiung von Frucht- und Samenhüllen bei der Mehrzahl jener die Notwendigkeit des geotropischen Reizes gleich beim Einsetzen der Wachstumsvorgänge, bei diesen die völlige Unabhängigkeit von der gleichzeitig wirkenden Schwerkraft infolge erblich fixierter konstanter, im Effekte allerdings in gewissem Grade beeinflussbarer, innerer Wachstumsursachen.

Ganz dieselben Versuche wurden mit Samen und Keimlingen von *Lepidium sativum* L. und *Barbarea vulgaris* R. Br. ausgeführt. Jenes gehört bekanntlich zu den *Notorrhizae*, diese zu den *Pleuro-rhizae*. Es ergab sich die Frage, ob die relative Lage des Würzelchens zu den Kotyledonen im ruhenden Samen für den Ausfall der Gipfeleinkrümmung irgendwie von Belang sei. Um nicht Gleiches und Ähnliches allzuoft zu wiederholen, sei gleich gesagt, daß die Versuche sowohl rücksichtlich des Verhaltens des Keimstengels bei der Keimung als auch im späteren Verlaufe der Entwicklung im großen und ganzen so ausfielen wie bei *Sinapis*. Die Abhängigkeit der Gipfeleinkrümmung von der primären positiv geotropischen Reaktion des Hypokotyls zeigt für *Barbarea* Fig. 15, D, E u. F. Diese Bilder mit Fig. 15 C verglichen zeigen ganz deutlich, wie die primäre positiv geotropische Krümmung des Hypokotyls unter gleichzeitiger Rückführung der Einkrümmung des ruhenden Embryos allmählich vollständig den apikalen Teil des Keimstengels erfaßt und auch nach erfolgter Umstimmung des Organs einige Zeit hindurch beibehalten wird. Während aber bei *Sinapis* dieser Zustand nur kurz währt und die selbstregulatorischen Gegenvorgänge sehr bald mit sichtlichem Erfolge einsetzen, behalten die Gipfel der Hypokotyle von *Lepidium* und noch mehr von *Barbarea* die Einkrümmung viel länger bei. Und erst in dieser Zeit wird die ursprüngliche relative Lage der Kotyledonen im ruhenden Samen neuerdings offenbar. Beim Übergange der apikalen Hypokotyl-

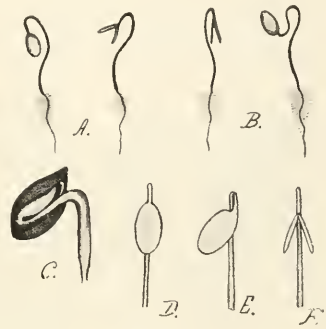


Fig. 15.

Keimlinge von *Barbarea vulgaris*. A 3 Tage alte, auf dem Klinostaten im Tageslichte, B im Dunkeln erwachsene Keimlinge. C Keimung aus schräg fixiertem Samen. D, E, F aus horizontal gepflanzten Samen erwachsene Keimlinge u. zwar D u. E die Kotyledonarfläche parallel mit der Horizontalen, F normal darauf; Ansicht bei allen dreien von vorn.

krümmung auf die mittlerweile sich streckenden Kotyledonarstiele, ein Vorgang, der unabhängig von der Schwerkraft in normaler Stellung und bei Rotation auf dem Klinostaten vor sich geht, stellt sich die Krümmung aus jeder Anfangslage in eine konstante, durch die jeweilige Lage des Embryos im ruhenden Samen gegebene Ebene ein: bei *Lepidium* senkrecht zur Kotyledonarfläche, bei *Barbarea* in die Ebene der Keimblätter.

Die Aufrichtung wurde bei *Lepidium* unter den gegebenen Bedingungen im Lichte 24 Stunden, im Dunkeln frühestens 60 Stunden nach erfolgter geotropischer Umstimmung im Keimstengel erzielt. *Barbarea*-Keimlinge brauchten hierzu im Lichte nach einigen Schwankungen der Keimblattstielchen durchschnittlich 3 Tage; im Dunkeln, wo der Krümmungszustand der Stiele noch viel stärker schwankt, wird die Vertikalstellung der Kotyledonen überhaupt nur sehr selten vollkommen erreicht.

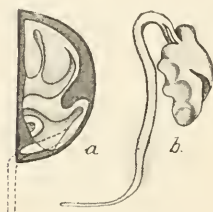


Fig. 16.

Ipomoea purpurea. *a* die Stellung des Embryos im ruhenden Samen, Ansicht auf die Symmetrieebene. *b* 3 Tage alter, auf dem Klinostaten im Tageslichte erwachsener Keimling.

Über die Krümmungen bei Ausschluß einseitiger Schwerkraft erwachsener Embryonen von *Barbarea* orientiert Fig. 15 *A* (Licht) und *B* (Dunkel); zur Befreiung des Hypokotyls mit seinem Würzelchen von der Samenschale ist der Schwerkraftsreiz nicht nötig. Zu Beginn des Wachstums ist der Keimstengel unbestimmt kurvipetal; die starken sekundären Krümmungen dürften wie bei *Sinapis* auf die zunehmend mangelhafte Wasserversorgung der in den feuchten Zylindern wachsenden Pflanzen zurückzuführen sein.

Lepidium-Samen brachte ich trotz mehrfacher Bemühungen in feuchtem Raume nicht in entsprechender Weise zur Keimung. Die stark quellende äußere Schleimschichte der Samen ist ein außerordentlich günstiger Nährboden für Bakterien, deren Tätigkeit auch den Embryo nicht unbeeinflusst läßt.

B. Versuche mit *Ipomoea purpurea* Lam.

Das Verhalten der Keimpflanzen bei Keimung auf dem Klinostaten zeigt der folgende Versuch.

Versuch 30.

Durch 4 Stunden gequollene Samen am 13. II. mittags in 2 feuchten Zylindern mit Nadeln auf Kork befestigt; gleich darauf kamen die Gefäße auf die beiden Klinostaten.

	Licht (6 Samen)	Dunkel (5 Samen)
14. II.	3 Samen keimen; Hypokotyl und Wurzel vollkommen gerade.	4 Samen keimen; Hypokotyl und Wurzel vollkommen gerade.
15. II.	2 neue Keimungen. 2 Keimlinge mit stark gekrümmtem Hypokotylgipfel, 2 mit schwächerer Krümmung. Die Krümmung durchwegs senkrecht zur Fläche der Keimblätter.	2 Keimlinge stark, 2 K. schwächer im Hypokotylgipfel eingekrümmt. Die Krümmungsebene wie im Lichte.
16. II.	Die Krümmung im oberen Teile des Keimstengels bleibt stationär; der Hypokotyl im übrigen stark gestreckt (Fig. 16 b).	Wie im Lichte.

Wir entnehmen dem Versuche, daß der Hypokotyl von *Ipomoea* zu Beginn der Keimung vollkommen rektipetal ist; nach Ablauf von beiläufig 24 Stunden setzt im Lichte und im Dunkeln eine scharfe Krümmung im oberen Teile des Keimstengels ein und zwar konstant in einer Ebene senkrecht auf die Kotyledonarfläche. Die übrigen Teile des sich streckenden Keimstengels bleiben zumeist gerade, später tritt in Zonen unterhalb der Primärkrümmung die bekannte Gegenkrümmung in gleicher Ebene auf.

Es war nun zu untersuchen, ob die nach Ablauf einer gewissen Zeit im oberen Hypokotylteile auftretende autonome Einkrümmung auch dann eintritt, wenn die erste Streckung unter konstantem Einflusse der Schwerkraft erfolgt und ob sie von der Schwerkraft in ihrer Ebene beeinflusbar ist. Vorher konnte durch Versuche im feuchten Raume festgestellt werden, daß der Hypokotyl in den ersten Stadien der Streckung exakt positiv geotropisch reagiert und daß seine Umstimmung in den basalen Zonen nach Ablauf von beiläufig 24 Stunden, also zu jenem Zeitpunkte eintritt, da sich auf dem Klinostaten die konstante Einkrümmung im Hypokotylgipfel bemerkbar gemacht hatte. Zur Beantwortung der ersten von den oben aufgeworfenen Fragen diente sodann der folgende Versuch.

Versuch 31.

Kurze Zeit gequollene *Ipomoea*-Samen verblieben durch 48 Stunden möglichst wurzelrecht in feuchtem Sägemehl. Am 20. II. wurden Keimlinge mit möglichst geradem Hypokotyl und Würzelchen (Gesamtlänge 1 cm) vertikal in Erde gepflanzt und zwar so, daß die Testa frei in die Luft ragte. Am Abend gelangten die Gefäße auf den Klino-

staten. Der Winkel zwischen der Vertikalen und der Längsachse der Testa betrug zu dieser Zeit im Maximum 30°. Diese Abweichung ist eine positiv geotropische Reaktion des Keimstengels zu Beginn der Keimung, die sich mit Rücksicht auf die Gestalt des Samens und des ruhenden Embryos (Fig. 16 a) kaum vermeiden läßt.

21. II. Keine Veränderung.

22. II. Bei 4 Keimlingen Gipfelkrümmung des Hypokotyls 80—90°, bei 3 K. 120°, bei 1 K. 180°. Krümmungen durchweg senkrecht zur Ebene der Kotyledonen. Die sich entfaltenden Keimblätter sprengen die Testa.

Die bei Keimung auf dem Klinostaten eintretende Einkrümmung der oberen Teile des Keimstengels erfolgt somit auch, nachdem die erste Entwicklung unter dem Einflusse der Schwerkraft stattgefunden hat, in konstanter Ebene und, wie aus den Versuchen im feuchten Raume bei konstant gleichsinniger Schwerkraftswirkung hervorgeht, nach vollzogener geotropischer Umstimmung in den basalen Teilen des Keimstengels.

Versuche mit horizontal gelegten Gefäßen, in welche zuvor die Samen wurzelrecht, doch in verschiedener Lage gepflanzt worden waren, ergaben, daß die primäre positiv geotropische Krümmung auf das nach erfolgter Umstimmung der basalen Teile einsetzende autonome Krümmungsbestreben des Hypokotylgipfels von Einfluß ist. Die aus diesen Gefäßen emporwachsenden Keimlinge hatten ihren Gipfel zunächst durchwegs im Sinne des positiven Geotropismus gekrümmt. Bemerkenswert war aber der Grad der Einkrümmung: aus Samen, deren Symmetrieebene in der Ausgangslage senkrecht zur Horizontalen orientiert war, erwachsene Keimlinge zeigten eine weit stärkere Einkrümmung als solche, die zu Beginn in anderer relativer Lage zur Horizontalen zu liegen gekommen waren. Bei diesen folgte sehr bald die Schiefstellung und die schließliche Einlenkung in die konstante Ebene der autonomen Krümmung. Wir sehen daraus, daß die Beeinflussung der Gipfeleinkrümmung bei *Ipomoea* durch den positiven Geotropismus des Keimstengels während seiner ersten Streckungsperiode keine sehr weitgehende ist. Eine weitere Frage ist nun die, ob die nachgewiesene Beeinflussung dadurch zustande kommt, daß der Gipfel zur Zeit der geotropischen Umstimmung in den basalen Teilen wie bei *Helianthus* und vielen anderen Keimlingen noch positiv geotropisch zu reagieren vermag oder ob es sich hierbei wie bei den Cruciferen nur um ein temporäres Verharren in einem Krümmungszustande handelt, der in den betreffenden Regionen in der ersten Periode lebhaften Hypokotylwachstums geschaffen worden war. Zur Klarstellung des Sach-

verhaltes wurden Keimpflanzen, die so weit in feuchtem Sägemehl herangezogen wurden wie für Versuch 31, und etwas ältere nach Verpflanzung in Erde horizontal gelegt, selbstverständlich nur so, daß die Ebene der Schwerkraftsrichtung nicht mit der Ebene der autonomen Krümmung zusammenfiel: eine positiv geotropische Reaktion erfolgte in den apikalen Teilen des Keimstengels nicht mehr. Einige wenige reagierten in der Basis noch schwach positiv geotropisch — sie befanden sich im Zustande des verzögerten Wachstums nach Ablauf der ersten Streckungsperiode — die Mehrzahl reagierte in der Basis negativ geotropisch und vollzog im Gipfel die Einkrümmung in konstanter, von der Schwerkraftsrichtung unabhängiger Ebene. Auch Versuche, die mit möglichst wurzelrecht befestigten Samen in feuchtem Raume am Lichte und im Dunkeln ausgeführt wurden, bestätigten dies Resultat. Nach beiläufig 24-stündigem, exakt positiv geotropischem Wachstum wurden die Hypokotyle mit ihren Wurzeln vollkommen gleichmäßig durch eine im obersten Teile des Keimstengels ziemlich plötzlich einsetzende Krümmung um mehr als 90° gehoben. Es ist dies ein ähnliches Ergebnis, wie es bei analog behandelten Keimlingen von *Scabiosa* erzielt wurde. Während sich aber bei dieser der positive Geotropismus der Krümmungszone nach der autonomen Einstellung in die optimale Reizlage sofort bemerkbar machte, blieb auch der kleinste sichtbare Effekt eines entgegengesetzt wirkenden Krümmungsbestrebens bei den Keimpflanzen von *Ipomoea* aus. Nach alledem ist die Gipfeleinkrümmung des Keimstengels von *Ipomoea* eine vom Lichte unabhängige und von der Schwerkraft nur indirekt und insofern abhängige autonome Bewegung, als sich zur Zeit und in der Zone ihres Eintrittes das Organ noch in jenem Krümmungszustande befindet, der durch die positiv geotropische Bewegung in der ersten Streckungsperiode geschaffen wurde.

Zur Aufrichtung des gekrümmten Gipfels, die sich im Dunkeln unter sonst normalen Verhältnissen um beiläufig 24 Stunden verzögert, genügt der Autotropismus; im Tageslichte kann die Vertikalstellung des Hypokotyls und der Kotyledonarstiele bei vorhandener Möglichkeit freier Bewegung schon 12 bis 24 Stunden nach dem Eintritte der Gipfelkrümmung erreicht werden.

C. Zusammenfassung.

1. Die Gipfeleinkrümmung der Keimstengel bei den untersuchten Cruciferen, die unter normalen Verhältnissen und bei

Ausschluß mechanischer Hemmungen einen sehr mäßigen Grad erreicht, resultiert aus dem Verharren der apikalen Hypokotylteile in jenem Krümmungszustande, den das Organ in der kurzen Zeit positiv geotropischen Wachstums unabhängig von der sich selbstregulatorisch ausgleichenden Primärkrümmung des ruhenden Embryos erlangt hat. Eine positiv geotropische Reaktion der apikalen Teile bei Veränderung der Angriffsrichtung des Schwerkraftsreizes nach erfolgter Umstimmung in den basalen Teilen des Organs tritt nicht mehr ein. Die Krümmung geht vom Hypokotylgipfel auf die sich streckenden Kotyledonarstiele über, wobei sie sich aus jeder Anfangslage konstant in eine Ebene einstellt, die den Krümmungsverhältnissen des Embryos im ruhenden Samen entspricht: bei der Orthoplozee *Sinapis* und der Notorrhize *Lepidium* senkrecht zur Kotyledonarfläche, bei der Pleurorrhize *Barbarea* in die Ebene der Keimblätter.

2. Die autotropen Vorgänge, die zur Aufrichtung des Gipfels und der Keimblätter führen, werden durch das Licht beschleunigt und führen bei *Sinapis* und *Lepidium* auch im Dunkeln bald zum Ziele. *Barbarea*, deren Keimblattstiele in konstanter Ebene deutliche Schwankungen zeigen, erreicht die Vertikalstellung der Kotyledonarstielchen im Dunkeln äußerst selten.

3. Die bekannten starken Einkrümmungen der Keimstengel von *Sinapis* und *Lepidium* sind bei normaler Bewurzelung und entsprechender Wasserversorgung ausgeschlossen. Sie treten unter sonst normalen Bedingungen auch ohne Mitwirkung des gleichsinnigen Schwerereizes und im Lichte ein, wenn die Keimpflanzen auf feuchtem Filtrierpapier oder in Sägemehl wurzeln oder zu dicht in Erde gepflanzt wurden.

4. Zu Beginn der Streckung ist der Hypokotyl der untersuchten Cruciferen kurvipetal. Embryonen von *Sinapis* bedürfen zum sicheren und prompten Durchbruche des Stengels und Würzelchens aus der Samenschale des konstant gleichsinnig wirkenden Schwerereizes.

5. Die Gipfeleinkrümmung des Keimstengels von *Ipomoea purpurea* ist im Gegensatze zu den Verhältnissen bei den Cruciferen eine in konstanter Ebene (Symmetrieebene des Samens) auftretende autonome Bewegung, die erst nach erfolgter geotropischer Umstimmung des Keimstengels in dem obersten Hypokotylteile mit ziemlicher Plötzlichkeit einsetzt und nur indirekt und insofern von der Schwerkraft abhängig ist, als sich zur Zeit und in der Zone ihres Eintretens das Organ noch in jenem Krümmungszustande

befindet, der durch die positiv geotropische Bewegung in der ersten Streckungsperiode geschaffen wurde. Auf die geschilderte Einkrümmung hat das Licht keinen Einfluß.

Die selbstregulatorischen Vorgänge, die verhältnismäßig bald zur Aufrichtung des Gipfels führen, werden indes durch das Licht beschleunigt.

IV. Die Krümmungsvorgänge bei Keimpflanzen aus Samen mit Nährgewebe (Peri- oder Endosperm).

A. Versuche mit *Atriplex hortense* L.

(Ausgeführt ausschließlich mit den blaß-gelbbraunen, häutigen Früchten mit senkrechtem Samen.)

Der Embryo von *Atriplex* umgibt als fast vollständig geschlossener Kreis das zentrale Perisperm. Es mußte von Interesse sein, zu erfahren, welche Richtung der keimende Stengel bei Ausschluß des richtenden Schwerkraftseinflusses aus seiner stark gekrümmten Ausgangslage einschlägt. Mit Rücksicht auf das Vorhandensein eines Nährgewebes wurde von einer Befreiung des Embryos aus dem ruhenden Samen abgesehen. Die flachen Früchte kamen nach kurzer Quellung, zum Teil seitlich mittels Hollundermarkklemmen, zum Teil zentral mittels feiner Nadeln befestigt, in feuchte Zylinder und diese gleich darauf auf die zwei Klinostataten. Ich möchte gleich vorwegnehmen, daß die im folgenden geschilderten Wachstumserscheinungen im Lichte und im Dunkeln in gleicher Weise zu beobachten waren.

Schon nach Ablauf von 24 Stunden hatte bei einigen Früchten der Hypokotyl das Würzelchen aus der Samen- und Fruchtschale geschoben und behielt zunächst die durch die Primärkrümmung im ruhenden Samen gegebene Wachstumsrichtung bei (Fig. 17, 1 a). Manchmal rückte die Krümmung aus der primären Krümmungs-

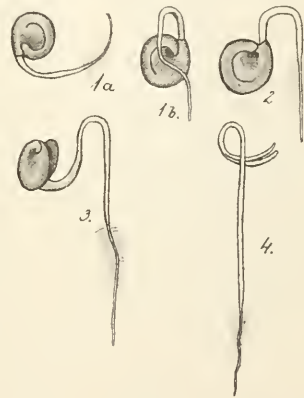


Fig. 17.

Auf dem Klinostataten im Dunkeln erwachsene Keimlinge von *Atriplex hortense*: aufeinander folgende Stadien innerhalb 48 Std. 4 hat sich mit der Wurzel an der feucht. Watte befestigt.

ebene heraus (Fig. 17, 1*b*). Nach Ablauf von 7 bis 8 Stunden war das in Fig. 17, 2 dargestellte Stadium erreicht. Wir bemerken eine in gleicher Ebene ausgeführte scharfe Gegenkrümmung, die, wie das darauf folgende Stadium (Fig. 17, 3) zeigt, in den oberen Teilen des Hypokotyls beibehalten wird und schließlich nach Ablauf von 48 Stunden seit Keimungsbeginn auch die nun ganz von der Schale befreiten Kotyledonen ergriffen hat (Fig. 17, 4); die übrigen Teile des Keimstengels sind von jetzt ab vollkommen rektipetal. Es bleibe nicht unerwähnt, daß die in Fig. 17, 3 u. 4 gezeichneten Stadien nur dann in der dargestellten Weise zu beobachten sind, wenn das Würzelchen am feuchten Substrate festen Fuß gefaßt hat.

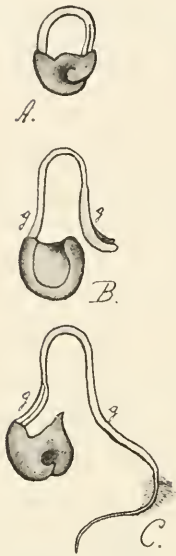


Fig. 18.

Auf dem Klinostaten im Dunkeln erwachsene Keimlinge von *Atriplex hortense*. Zweiter Keimungsmodus. A erstes Stadium, B u. C Auftreten v. Gegenkrümm. (g) bei Befreiung eines Endes; bei B haben sich die Kotyledonen, bei C hat sich die Wurzel zuerst befreit.

Seite zum Platzen gebracht hat und sich nunmehr an beiden Enden fixiert, bogig vorwölbt. Unter mechanischer Hemmung wird dann das Wachstum solange fortgesetzt, bis sich schließlich ein Ende vom fixen Stützpunkte befreit, entweder das Kotyledonarende wie in Fig. 18 B oder das Wurzelende wie in Fig. 18 C. Und nun setzen, wie die Figuren deutlich zeigen, jedesmal zwei Gegenkrümmungen (g) in gleicher Ebene ein. Gelingt es dem Würzelchen am feuchten Substrate Rückhalt zu finden, so wird

Ein großer Teil der Früchte zeigt indes ein ganz anderes Verhalten. Während der soeben geschilderten Wachstumsvorgänge schienen sie völlig untätig. Nach einiger Zeit aber war das in Fig. 19 A dargestellte Stadium erreicht. Wir sehen, daß der Hypokotyl zu Beginn seiner Streckung am Wurzelende der Samen- und Fruchthülle Widerstand gefunden, daraufhin die Hüllen an der gegenüberliegenden



Fig. 19.

Aus hochkant fixierten Früchten in feucht. dunkl. Räume erwachsene, 2 Tage alte Keiml. von *Atriplex hortense*; A Wurzelende des Samens nach unten, B nach oben; a primäre, positiv geotrop. Krümm., g Gegenkrümmung.

schließlich auch nach dieser Keimungsart das in Fig. 17, 4 dargestellte Stadium erreicht.

Bei den mitten im Perisperme mittels Nadel befestigten Früchten war der zweite Keimungsmodus die Regel, der erste Ausnahme, bei den seitlich am Kotyledonarbogen in einem keilförmigen Einschnitte eines Hollundermarkstückchens befestigten Früchten verhielt es sich umgekehrt. Der durch das Hollundermark gebotene Rückhalt verhalf eben dem Hypokotyl zum Durchbruche an dem allem Anscheine nach besonders festen Wurzelende der Frucht- und Samenhülle. Nach den Erfahrungen bei *Sinapis* konnte nun daran gedacht werden, daß es dem Hypokotyle unter dem richtenden Einflusse der Schwerkraft gelingen könnte, regelmäßig das Würzelchen aus den Hüllen herauszuschieben. Überdies mußte die Frage beantwortet werden, in welchem Maße die geotropische Reaktion das auf dem Klinostaten zutage tretende und sichtlich mit der primären Einkrümmung des ruhenden Embryos zusammenhängende Krümmungsbestreben des wachsenden Keimlings zu beeinflussen vermag. Hierzu diente der folgende, mehrmals im Lichte und im Dunkeln ausgeführte Versuch.

Versuch 32.

Gequollene Früchte von *Atriplex* wurden am 13. I. in feuchten Kammern mit Nadeln, die das Perisperm zentral durchstachen, auf Kork befestigt. Durch diese Befestigung sollte jede außerhalb des Objektes liegende Hemmung ausgeschaltet werden. Eine Gruppe von 6 Früchten wurde flach horizontal, eine Gruppe von 12 Früchten hochkant, das horizontal gedachte Würzelchen oben, eine dritte Gruppe von 12 Früchten hochkant, das horizontal gedachte Würzelchen unten, befestigt.

A.		B.		C.
		Hochkant gestellte Früchte (je 12)		
Flach liegende Früchte (6)		Das horizont Würzelchen oben	Das horizontale Würzelchen unten	
14. I.	2 Samen keimen normal; der Hypokotyl ist bei dem einen K. positiv geotropisch nach abwärts gerichtet, bei dem zweiten setzt er die Primärkrümmung d. ruhenden Samens fort.	6 Samen keimen, alle normal; der Hypokotyl wächst vertikal nach abwärts.	2 Samen keimen normal; der Hypokotyl schließt mit der Vertikalen einen Winkel von beiläufig 45° ein.	

Fortsetzung der Tabelle.

	A.	B.	C.
	Flach liegende Früchte (6)	Hochkant gestellte Früchte (je 12)	
		Das horizont. Würzelchen oben	Das horizontale Würzelchen unten
15. I.	<p>Der Keimling, dessen Hypokotyl gestern positiv geotropisch nach abwärts gerichtet war, hat sich mit seiner Wurzel am feuchten Filtrierpapier festgemacht; der Hypokotyl wächst nach aufwärts und zieht die Kotyled. aus der Testa. Der zweite K. hat schon durch seine gestrige Kr. am Substrate einen festen Widerhalt gefunden und ist heute in gleicher Lage wie der erste K.</p> <p>4 Samen keim.; das Wurzelende des Hypokotyls hat der Wurzel nicht zum Durchbruche verholfen, vielmehr führt der Hypokotyl unterstützt durch die wachsenden Keimbl. das Platzen d. Hüllen an der Rückenante herbei. Der sich vorwölbende Hypokotylbogen richtet sich nach aufwärts.</p>	<p>Hat das Würzelchen einen festen Halt gefunden, so bieten die Keiml. dasselbe Bild wie die 2 ersten Keiml. aus flach liegend. Samen (Figur 19 B).</p> <p>Im entgegengesetzt. Falle krümmt sich der Hypok. an der Basis negativ geotrop. nach aufwärts.</p> <p>2 Samen keimen; beide normal; der Hypok. wächst vertikal nach abwärts.</p>	<p>1 Keimling hat mit dem Würzelchen festen Halt gefunden und zeigt das in den beiden link. Kolonnen beschriebene Stadium. Der Hypokot. des zweiten K. ist negativ geotropisch nach aufwärts gekrümmt.</p> <p>4 Samen keimen, indem Hypokot. und Keimblätter die Hüllen an der Dorsalkante zum Platzen bringen.</p>
16. I.	<p>Die Keiml. von gestern strecken sich mit stark eingekrümmtem Gipfel nach aufwärts.</p>	<p>Keine neue Keimung. Die gestern erschienenen Keiml. wiederholen das geschilderte Verhalten.</p>	<p>Die raschwüchsigen Keiml. von gestern zeigen das Bild, das in Figur 19 A dargestellt ist. Ihre Wurzel ist vollkommen gesund.</p>

Zunächst ergibt sich aus den Versuchen, daß die Mitwirkung des Schwerereizes allein für das regelmäßige Durchbrechen der Frucht- und Samenschale am Wurzelende nicht genügt. Es ist

hierbei, wie wir sehen, auch die Orientierung des Samens maßgebend. Der Durchbruch des Wurzelendes wird am sichersten erreicht, wenn die Früchte hochkant befestigt werden und der Wurzelbogen des ruhenden Embryos hierbei nach oben zu liegen kommt (Versuch 32 *B*); in diesem Falle unterstützt die positiv geotropische Reaktion das gleichgerichtete, dem Krümmungszustande im ruhenden Samen entsprechende primäre Wachstum. Aus umgekehrter und aus flacher Lage wird das gleiche nicht immer erreicht. Hierbei kann, wie wir aus den ersten Stadien der Streckung entnehmen, die geotropische Reaktion trotz optimaler Reizlage das durch die Verhältnisse im ruhenden Samen geschaffene und durch die Schalenstruktur bedingte Krümmungsbestreben zunächst nicht völlig unterdrücken (vergl. die ersten Keimungen in Versuch 32, *A* und *C*). Die positiv geotropische Stimmung hält übrigens im Hypokotyle nicht lange an. Bei jeder Stellung des Samens, die es dem Keimstengel nicht ermöglicht, seine positiv geotropische Reaktion zu Beginn der Keimung so auszuführen, daß sie dem Sinne nach der Primärkrümmung des ruhenden Embryos entspricht, kann nun aber während der kurzen positiv geotropischen Stimmungsperiode des Hypokotyls das Wachstum so stark gehemmt werden, daß zunächst keine Befreiung aus den umgebenden Hüllen erfolgt und erst nach erfolgter geotropischer Umstimmung der Keimstengel die Frucht- und Samenhülle an entgegengesetzter Seite durchbricht. Daß zu dieser Zeit die geotropische Umstimmung schon tatsächlich erfolgt ist, zeigt die deutliche Aufwärtsbewegung des aus der Schale hervortretenden Hypokotylbogens bei flach horizontal liegenden Früchten. Der Gipfel führt samt den Kotedonen nach vollständiger Befreiung von der Fruchthülle eine scharfe Gegenkrümmung aus und wird unterdessen durch die exakt negativ geotropisch wachsenden basalen Teile aufwärts gehoben.

Aus einer genaueren Untersuchung der morphologischen Verhältnisse in der Frucht- und Samenschale, die ich nicht durchgeführt habe, ließen sich vielleicht Anhaltspunkte für die Erklärung der besonders wirksamen Hemmung am Wurzelende des Samens gewinnen. Immerhin blieb noch die Frage offen, ob die doch nicht ganz den natürlichen Verhältnissen entsprechenden Keimungsbedingungen im feuchten Raume das eigentümliche Verhalten bei der Keimung irgendwie verursachen. Die folgenden, in Erde durchgeführten Versuche geben darüber Aufschluß. Zudem sollte sich zeigen, ob die oberen Hypokotylteile bei solchen Keimpflanzen, die

in normaler Weise die Hüllen durchbrochen hatten, den vom primären, kurz andauernden positiven Geotropismus des Hypokotyls geschaffenen Krümmungszustand auch nach erfolgter geotropischer Umstimmung noch beibehalten.

Hierzu wurden gequollene Früchte möglichst oberflächlich und wurzelrecht in großer Zahl in Gefäße mit Erde gepflanzt, die Gefäße gleich darauf horizontal gelegt. Die hervorwachsenden Keimlinge, welche die Hüllen noch nicht abgestreift, demnach sicher in der Wurzelrichtung gekeimt hatten, zeigten im oberen Teile des Hypokotyls noch deutlich die während der positiv geotropischen Stimmungsperiode unabhängig von der ursprünglichen relativen Lage des Embryos zur Horizontalen ausgeführte Krümmung. An den Keimlingen hingegen, die über dem Boden von Frucht- und Samenhülle befreit erschienen, konnte hierüber nichts Bestimmtes mehr festgestellt werden. Die Untersuchung des Inhaltes der Gefäße ergab, daß auch in Erde Keimungen vorkommen, bei welchen nicht die Wurzel als erstes hervortritt, sondern Hypokotyl und Kotyledonen durch ihr Wachstum sich an der Rückenkante der Frucht bogig herauschieben. Die Wurzel zeigte sich in allen solchen Fällen lebenskräftig. Im Verlaufe der Entwicklung jener Keimlinge, die mit der Fruchtschale über dem Boden erschienen waren, ging die Krümmung, sich bedeutend verstärkend, regelmäßig in die Ebene der Primärkrümmung des ruhenden Embryos über.

Wie sich der Hypokotylgipfel späterhin verhält, zeigt der folgende Versuch.

Versuch 33.

Gequollene Früchte wurden am 10. I. in Gefäße mit Erde möglichst wurzelrecht, zum Teil locker und oberflächlich, zum Teil tiefer und fester gepflanzt. Die ersten Keimlinge (aus den oberflächlich gepflanzten Früchten) erschienen am 13. I. mit der Hülle und in gekrümmtem Zustande über dem Boden. An diesem Tage kamen je 2 Gefäße (eines mit oberflächlich, eines mit tiefer gepflanzten Früchten) auf den Klinostaten im Dunkeln und im Lichte, je 2 Gefäße verblieben im Lichte und im Dunkeln in vertikaler Stellung.

14. I. Die Krümmung der Keimlinge hat sich unter jeder Bedingung bedeutend verstärkt; sie führt in vielen Fällen zu Spiraleindrehungen des Gipfels. Die Kotyledonen haben sich nahezu vollkommen von der Hülle befreit. Krümmungsebene konstant.

Es erscheinen die fester gepflanzten Keimlinge, zuerst ihr stark gekrümmter Hypokotyl. Nach Befreiung der Kotyledonen vom Boden erfolgt im Gipfel eine starke Eindrehung.

15. I. Die Hypokotyle aller Keimlinge haben sich im Gipfel gerade gestreckt. Die übrigen Zonen des Stengels führen besonders auf dem Klinostaten verschiedene Krümmungen aus, die nicht weiter verfolgt werden.

Die Kotyledonen bewegen sich in konstanter Ebene sowohl bei den vertikalen als auch bei den rotierenden Keimlingen durch weitere 3 Tage im Lichte und im Dunkeln, wobei sich das eine Keimblatt nicht selten anders verhält als das zweite.

Nach den besprochenen Versuchen, die als bemerkenswertes Nebenresultat ergeben haben, daß die Art der Befreiung des keimenden Embryos von den umgebenden Hüllen von der Orientierung der Frucht abhängen kann, ist bei den bedeutenden Krümmungen der apikalen Teile der Keimpflanze von *Atriplex* eine nachweisliche geotropische Reaktion nicht beteiligt. Die Krümmungen erfolgen autonom und schon in der Anlage in deutlicher konstanter Abhängigkeit vom primären Krümmungszustand des ruhenden Embryos.

Das Licht beeinflußt die Krümmungsvorgänge anfangs gar nicht, im Verlaufe der späteren Entwicklung nur in sehr geringem Maße.

B. Versuche mit *Galium saccharatum* All.

Aus den Versuchen mit Halbfrüchtchen, die nach eintägiger Quellung in rotierenden feuchten Zylindern mittels Hollundermark befestigt worden waren, ergab sich, daß der Hypokotyl auch ohne Mitwirkung des konstant gleichsinnig wirkenden Schwerereizes das Würzelchen aus der Samen- und Fruchthülle herauszuführen vermag und zunächst rektipetal ist. Nach ziemlich tragem, 48-stündigem Wachstum erfolgt dann eine scharfe Einkrümmung in der Krümmungsebene des ruhenden Embryos. Es galt nun festzustellen, ob diese autonome Krümmungstendenz sich auch dann bemerkbar macht, wenn die Keimung unter konstant gleichsinnigem Schwerkräftseinflusse vor sich geht. Entsprechend vorgequollene Früchtchen kamen in der geschilderten Weise befestigt in feuchte Zylinder, die zum Teil im Dunkeln, zum Teil am Tageslicht vertikal aufgestellt wurden. Die Fixierung der Früchte erfolgte einmal so, daß das Wurzelende des ruhenden Embryos möglichst genau nach abwärts sah, das andere Mal so, daß die Krümmungsebene des ruhenden Keimlings parallel mit der Horizontalen zu liegen kam. Das Ergebnis war in allen Gefäßen dasselbe. Als Beispiel habe ich die Krümmungstätigkeit eines aus normal fixierter Frucht im Dunkeln erwachsenen Keimlings mit Hinweglassung aller Stadien, die keine

besonders starken Unterschiede gegenüber den gezeichneten aufwiesen, in Fig. 20 wiedergegeben. Wir sehen, daß die bei Rotation auf dem Klinostaten auftretende Krümmung auch bei normalem Wachstum nach beiläufig 48-stündiger, exakt positiv geotropischer Streckung eintritt. An den Stadien vom 29. I. bis zum 31. I. bemerken wir, wie diese Einkrümmung im Wettstreit mit der positiv geotropischen Reaktion gegen die oberen Teile des Keimstengels fortschreitet, während die basalen Teile sichtlich nach erfolgter geotropischer Umstimmung die Tendenz zeigen, sich nach aufwärts zu krümmen. Noch immer ist der positive Geotropismus in den oberen Teilen des Keimstengels jedoch wirksam: er hat am 2. II.

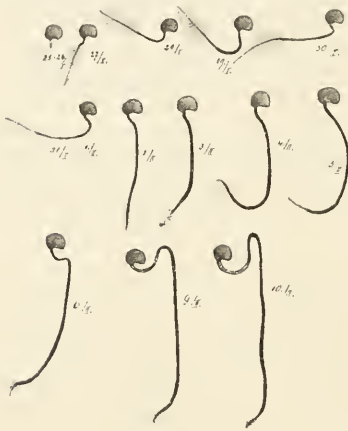


Fig. 20.

Entwicklungsstadien eines Keimlings von *Galium saccharatum* in feuchtem, dunkl. Raume bei fixierter Lage d. Halbfrüchtch. Am 5. II. hat das Wurzelende am Boden des Gefäßes Rückhalt gefunden.

den ganzen Hypokotyl in die vertikale Lage zurückgeführt, aus welcher sich die unteren, negativ geotropischen Teile des Stengels bald darauf aufkrümmen. Das Wurzelende hat mittlerweile am Boden des Gefäßes einen festen Halt gewonnen und das nach aufwärts wandernde, positiv geotropische Wachstumsmaximum drängt den Keimstengel nach oben, während die in der fixierten Frucht noch festgehaltenen Kotyledonen die Gipfeleinkrümmung im weiteren Verlaufe passiv verstärken. Die geschilderte Entwicklung gibt uns eine Vorstellung von den Krümmungsvorgängen des Keimstengels bei der im Boden erfolgenden

Keimung, wenn wir uns das ganze System statt am Früchtchen an der Wurzel fixiert denken. Von dem Grade der Fixierung des Früchtchens in der Erde wird es dann weiter abhängen, ob die bei ermöglichter freier Bewegung zutage tretenden Krümmungen auch tatsächlich zur Ausführung gelangen.

Aus Samen, die nach 24-stündiger Quellung in Gefäße mit Erde teils fester und tief, teils locker und oberflächlich gepflanzt wurden, erschienen die Keimlinge in stark gekrümmtem Zustande nach 8 bis 15 Tagen an der Erdoberfläche. Die Geradstreckung des Hypokotyls vollzog sich bei jenen Keimlingen, die aus tiefer

gepflanzten Früchten erwachsen waren und dementsprechend beim Durchbrechen der Erde die Fruchtschale vollkommen abgestreift hatten, am Lichte und im Dunkeln innerhalb der darauf folgenden 48 Stunden, gleichviel, ob sich die Keimlinge in normaler Stellung oder in Rotation auf dem Klinostaten befanden. Die Dunkelkeimlinge setzten hierauf sofort im Bereiche des ganzen Hypokotyls mit sehr starken unregelmäßigen Nutationen ein, die auf dem Klinostaten viel ansehnlicher ausfielen als in vertikaler Stellung unter dem gleichmäßigen Einflusse der Schwerkraft.

Konnte infolge der oberflächlichen Lage des Früchtchens oder wegen allzugeringer Festigkeit des Substrates das Fruchtgehäuse nicht abgestreift werden, so wurden die Krümmungen nach dem Verlassen des Bodens im Lichte und im Dunkeln, bei Normalstellung und bei Rotation verstärkt. Am Lichte bedurfte es zur Erreichung der normalen Ruhelage 72 Stunden, während welcher sich die Kotyledonen vollständig vom Fruchtgehäuse befreiten, im Dunkeln wurde die Normalstellung in diesem Falle überhaupt nicht erreicht. Die Nutationen eines im Dunkeln und in normaler Stellung mit Fruchtschale hervorgewachsenen Keimlings zeigt Fig. 21, A, B und C.

Bei Durchsicht der reichhaltigen Monographie über die Keimlinge der Samenpflanzen von Lubbock fielen mir eine Reihe von Abbildungen auf, in welchen der Hypokotyl so dargestellt ist, daß er vom Samenende zum Wurzelende einen einzigen, steil nach aufwärts gerichteten Bogen beschreibt. So fand ich auch den Keimling von *Galium saccharatum* abgebildet¹⁾. Nach den Erfahrungen bei den Versuchen mit *Galium* im feuchten Raume und aus den herangezogenen Figuren selbst war zu schließen, daß diese starke, einen großen Teil des Keimstengels einnehmende Krümmung keine rein aktive Wachstumserscheinung sein könne. Zur Entscheidung machte ich noch den folgenden Versuch. Ich

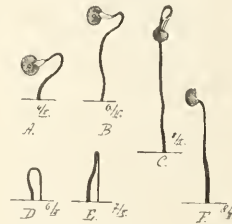


Fig. 21.

A, B, C Stadien eines Keiml. von *Galium saccharatum*, dem es nicht gelungen, sich beim Durchwachsen der Erde von der Fruchtschale zu befreien. D, E, F die Frucht, aus welcher der Keiml. erwachsen, wurde in oberflächlicher Lage in der Erde festgeklemmt, am Abende des 7. II. erfolgte die Lockerung.

1) Lubbock, A contribution to our knowledge of Seedlings, 2 Bände, London 1892; Bd. I, S. 29, Fig. 60 und Bd. II, S. 75, Fig. 441.

fixierte die gequollenen Früchte in Erde ziemlich oberflächlich und mit Hilfe zweier Steinchen besonders fest. Nach 8 bis 10 Tagen war das starke Knie, wie es Fig. 21 *D* zeigt, erreicht. Daß es sich hierbei um eine passive Erscheinung handelt, zeigen die folgenden Stadien *E* und *F* ganz deutlich. Der ganze Hypokotyl ist zu dieser Zeit negativ geotropisch, die Krümmung rein passiv. Gleich, nachdem das in Fig. 21 *F* dargestellte Stadium erreicht war, setzte der Hypokotyl mit den in Fig. 21, *A*, *B* und *C* gezeichneten sekundären Krümmungen ein. Aus gleich gepflanzten Früchten erwachsene Keimlinge, die sofort nach dem Erscheinen des Knies an der Erdoberfläche auf den Klinostaten kamen, führten während der Rotation die verschiedensten Krümmungen aus, ohne die Lockerung der Frucht vom Erdboden zu erreichen.

In der Entwicklung des Keimstengels von *Galium* treten nach den geschilderten Versuchen zweimal durch innere Ursachen hervorgerufene Krümmungsbewegungen auf. Das erste Mal nach beiläufig 48-stündigem, exakt positiv geotropischem Wachstum eine starke Einkrümmung in konstanter, durch die Orientierung der Primärkrümmung im ruhenden Samen bestimmter Ebene. Zur Zeit dieser in den oberen Teilen des noch kurzen Hypokotyls erfolgenden Bewegung ist die Bewegungszone selbst noch positiv geotropisch. Die autonome Krümmungstendenz wird durch den Geotropismus nicht völlig unterdrückt und nur insofern beeinflußt, als in Fällen, wo die Ebene der autonomen Krümmung mit der Schwerkraftebene nicht zusammenfällt, vorübergehend verschiedene intermediäre Stellungen erzielt werden. Zum zweiten Male krümmt sich der Hypokotyl völlig unbeeinflußt von der Schwerkraft in stärkerem Maße ein, wenn es dem Keimling beim Durchbrechen des Bodens nicht gelang, die Fruchthülle abzustreifen. Ob diese Bewegung mit Spannungsverhältnissen der im hemmenden Gehäuse unter gleichzeitiger Absorption des Nährgewebes sich vergrößernden Keimblätter zusammenhängt, kann ich nicht entscheiden, da es nicht möglich war, solche Keimlinge ohne Schädigung der Kotedonen von der harten Fruchtschale künstlich zu befreien.

Das Tageslicht hat auf die primären Krümmungen keinen Einfluß; auch die Aufrichtung des Gipfels, der die Fruchthülle im Boden gelassen hat, wird durch das Licht nicht wesentlich beschleunigt; wohl aber übt das Licht einen hemmenden Einfluß auf die sekundären Krümmungen von Keimlingen aus, die mit der Fruchthülle aus dem Boden herauswachsen. Diese erreichen die Normalstellung überhaupt nur im Tageslichte.

C. Versuche mit Coniferen.

Alle Versuche, Samen von Coniferen im feuchten Raume, sei es auf dem Klinostaten rotierend, sei es in normaler Stellung zur Keimung zu bringen, scheiterten. Es wurde mit *Abies alba* Mill., *Picea excelsa* (Poir.) Link und *Pinus silvestris* L. versucht, doch stets vergebens. Daher mußte ich auf die Feststellung der Krümmungstätigkeit des Keimstengels zu Beginn der Keimung verzichten und trachtete, durch Ankeimung in wurzelrechter Stellung gepflanzter Samen in feuchtem Sägemehl eine entsprechende Zahl von Versuchsobjekten zu gewinnen. Durch Aussaaten in großer Menge erreichte ich die gewünschte Zahl gleichmäßig entwickelter Keimlinge von *Pinus silvestris* und *Picea excelsa*, wogegen das zur Verfügung stehende Saatgut von *Abies alba* auch bei Massenaussaat sehr wenig gleichmäßig entwickeltes Material lieferte. Die Versuche wurden daher auf die zwei erstgenannten Arten beschränkt.

In Sägemehl angekeimte Samen von *Pinus* und *Picea* mit vertikal nach abwärts gestrecktem Hypokotyl und Würzelchen (Länge des Hypokotyls 3—5 mm) wurden zunächst in Erde verpflanzt, die Gefäße hierauf im Dunkeln horizontal gelegt. Nach 24 Stunden war der Hypokotyl S-förmig gekrümmt. Bei den kürzeren Keimlingen entsprach die durch den positiven Geotropismus erzeugte Krümmung der oberen Hypokotylhälfte der Krümmung der negativ geotropischen Basis; bei den Keimlingen, die zu Beginn des Versuches im Wachstum etwas vorgeschritten waren (Hypokotyllänge 5 mm), betrug die durch den positiven Geotropismus des Hypokotylgipfels erzeugte Krümmung 30—40°. Die Keimlinge streckten sich hierauf durch 48 Stunden ohne jede Änderung in der Stellung des Hypokotylgipfels. Erst nach 4 Tagen — vom Versuchsbeginn an gerechnet — setzte im obersten Teile des Hypokotyls neuerdings eine sehr starke Krümmungstätigkeit ein. Zu diesem Zeitpunkte begannen die Kotyledonen sich aus dem Samen herauszuschieben. In horizontal gelegten Gefäßen, die mit Keimlingen bepflanzt wurden, deren vertikal nach abwärts gewachsener Hypokotyl im Sägemehl die Länge von 5 mm überschritten hatte, konnte überhaupt keine positiv geotropische Reaktion im Bereiche des Hypokotyls beobachtet werden. Auch diese streckten sich zunächst ohne Änderung der Gipfelage empor und begannen nach 1 bis 2 Tagen mit intensiver Krümmungstätigkeit.

Die geschilderten Versuche zeigen, daß der Keimstengel der untersuchten Coniferen zu Beginn der Keimung positiv geotropisch ist und daß die positiv geotropische Reaktionsfähigkeit auch nach erfolgter Umstimmung in der Basis für kurze Zeit anhält. Der durch die primäre positiv geotropische Reaktion erreichte Krümmungszustand wird jedoch auch nach Verlust der geotropischen Reaktionsfähigkeit der betreffenden Bewegungszone zunächst beibehalten und erst nach 24 bis 48 Stunden setzt von der durch die positiv geotropische Reaktion geschaffenen Lage ausgehend in gleicher Zone eine erneute gleichsinnige Krümmungsbewegung ein. Es mußte nunmehr die Frage beantwortet werden, ob diese erneute Krümmung eine neuerliche geotropische Reaktion in sich schließt oder nur durch innere Ursachen veranlaßt wird. Hierzu diente der folgende Versuch.

Versuch 34.

Keimlinge von *Pinus* und *Picea* aus in Sägemehl angekeimten Samen mit 3—6 mm langem, möglichst geradem Hypokotyl wurden am 8. III. in je 2 Gefäße mit Erde gepflanzt; je ein Gefäß kam auf den Klinostaten, je eines verblieb in vertikaler Stellung. Alles im Dunkeln. In jedem Gefäße 9 Keimlinge. Protokoll über *Picea* (*Pinus* verhielt sich ganz ähnlich).

	Vertikal	Rotierend
9. III.	Die Keiml. wachsen ohne jede Veränderung der Gipfellage weiter.	
10. III.	5 Keiml. haben sich im obersten Teile des Hypokotyls gekr. (60—90°); 4 Keiml. (die jüngeren) gerade.	6 Keiml. haben sich im obersten Teile des Hypokotyls gekr. (60—90°); 2 Keiml. gerade; 1 Keiml. wächst nicht mehr.
11. III.	Die Krümmungen sind verstärkt (bis zu 180°). die Basen der Kotleledonon werden sichtbar.	
12. III.	Krümmungsgrad vom gestrigen nicht sehr verschieden. Wieder versagt ein Keimling.	
13. III.	Krümmung sehr bedeutend verstärkt; Spiraldrehung; die Kotleledonon sind fast zur Gänze sichtbar.	
14. III.	5 Keiml. (hiervon 2, deren Krümmung nicht sehr bedeutend war) gerade oder nahezu gerade; 4 Keiml. noch sehr stark eingekrümmt.	2 Keiml. gerade; 5 Keiml. sehr stark eingekrümmt.
15. III.	Stand der Kultur Figur 22 A.	Stand der Kultur Figur 22 B.

Der Ausfall des zweimal mit gleichem Erfolge wiederholten Versuches spricht ganz deutlich gegen eine Beteiligung des Schwerkraftsreizes an der starken sekundären Einkrümmung des frei beweglichen Gipfels der untersuchten Keimpflanzen. Die Beeinflussung der Krümmung durch das Licht ergibt sich ohne weiteres aus der Figur 23. Der Keimling, dessen Krümmungsstadien während der Rotation auf dem Klinostaten dargestellt sind, hatte die Ausgangslage unter dem Einflusse der Schwerkraft in vertikaler Stellung am Lichte erreicht und wurde zur Darstellung gewählt, weil er von allen unter gleichen Bedingungen wachsenden Keimpflanzen die stärkste Krümmungstätigkeit zeigte.

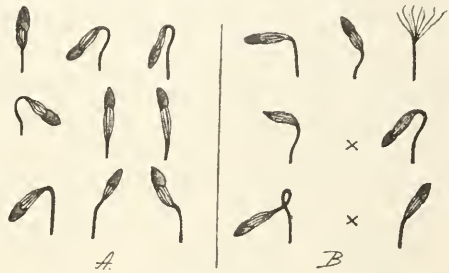


Fig. 22. Keimlinge von *Picea excelsa*. Stand nach 7-tägiger Rotation auf dem Klinostaten im Dunkeln B; A die gleichaltrigen Kontrollpflanzen in vertikaler Stellung.

Wie bei *Galium* macht sich auch bei den Coniferen im späteren Verlaufe der Entwicklung eine starke Krümmungstätigkeit im Gipfel bemerkbar zu einer Zeit, da sich am Wurzelende des Samens die Basen der Kotyledonen zeigen. Schon dort wies ich auf die Möglichkeit hin, daß dies sekundäre, durchaus nicht in einer bestimmten Ebene verharrende Bewegungen der freien Gipfelzone mit Spannungsverhältnissen zusammenhängen könnte, welche durch die im Endosperm sich expandierenden Kotyledonen geschaffen werden. Bei *Galium* hatten meine Versuche, die Kotyledonen ohne Verletzung vorzeitig von der Frucht zu befreien, keinen Erfolg. Bei den Coniferen gelingt dies zwar ziemlich leicht, doch wird die Entwicklung der Keimblätter nach Befreiung vom Endosperm so stark gestört, daß ein Schluß auf die Bewegungserscheinungen unter normalen Ernährungsbedingungen nicht tunlich erscheint.



Fig. 23. Krümmungsstadien des Gipfels eines Keimlings von *Pinus silvestris* auf dem Klinostaten im Tageslichte. Die Anfangslage am 15. II. war in vertikaler Stellung erreicht.

Endlich wurde noch untersucht, ob der Hypokotylgipfel der Coniferen auch noch dann nach dem Erscheinen über der Erde

weiter eingekrümmt wird, wenn sich die Kotyledonen schon unter dem Boden von der Samenschale befreit haben. Von den zur Ankeimung in Sägemehl ausgelegten Samen wurden am 15. III. solche ausgesucht, bei denen das Endosperm durch die am Wurzelende gespaltene Testa sichtbar war, deren Hypokotyl und Würzelchen sich jedoch noch nicht gestreckt hatten. Sie wurden in Gefäße mit Erde etwa 1—2 cm tief gepflanzt. Die Keimlinge erschienen ziemlich gleichmäßig um den 27. III. mit knieförmig gebogenem Hypokotyl an der Erdoberfläche. Die weitere Entwicklung, die im Lichte und im Dunkeln, in normaler Stellung und auf dem Klinostaten ziemlich gleichmäßig vor sich ging, war die folgende: der aufwärts strebende Hypokotyl zog unter starker Gegenkrümmung in seinen basalen Zonen den Kotyledonarquirl aus der Erde völlig heraus und richtete sich in den darauf folgenden 48 Stunden völlig gerade. Eine Verstärkung der Einkrümmung nach Befreiung der Kotyledonen vom Erdboden erfolgte nicht mehr.

Wie bei *Galium* herrscht demnach das starke, von der Schwerkraft unbeeinflusste Krümmungsbestreben im Hypokotylgipfel der Keimlinge nur in der Zeit, da die Kotyledonen wachsen und mit dem Aufsaugen des Nährgewebes beschäftigt sind. Zu Beginn des Hypokotylwachstums auftretende Einkrümmungen sind im Gegensatz zu *Galium* rein positiv geotropische Reaktionen.

Anhangsweise möchte ich bemerken, daß sich der in früheren Abschnitten besprochene Einfluß mangelhafter Wasserversorgung der Wurzel auf die Gipfelkrümmungen des Hypokotyls bei den Coniferen in besonders auffälliger Weise bemerkbar macht.

D. Versuche mit *Ricinus communis* L.

Die Schwierigkeit, Samen von *Ricinus* im feuchten Raume bei den in den Versuchsräumen herrschenden Temperaturverhältnissen in entsprechender Anzahl zur Keimung zu bringen, war auch hier wieder Ursache, daß von den Versuchen über den Verlauf des ersten Wachstums bei Ausschluß konstant gleichsinnig wirkender Schwerkraft Abstand genommen werden mußte. Zur Erzielung einer größeren Zahl gleichmäßig entwickelter Keimlinge wurden die in ganz lockerer Erde wurzelrecht gepflanzten Samen zur Ankeimung ins Wärmezimmer des Institutes (Temperatur 26°) gebracht, wo nach vorhergegangener 2- bis 3-tägiger Quellung in Wasser der in Fig. 24 A u. B dargestellte Zustand beiläufig nach 5 Tagen erreicht

wurde. Aus den herangezogenen Figuren ist ersichtlich, daß der Hypokotyl von *Ricinus* zu Beginn der Keimung exakt in der durch den positiven Geotropismus bestimmten Richtung wächst, wobei sich zunächst, mindestens unter dem konstant gleichsinnigen Schwerkrafteinflusse, keinerlei Krümmungstendenzen bemerkbar machen.

Keimlinge in dem gezeichneten Stadium wurden nunmehr derart in Gefäße wurzelrecht verpflanzt, daß der größte Teil des Hypokotyls und die vom Endosperme umschlossenen Kotyledonen frei in die Luft ragten. Gleich darauf legte ich die Gefäße teils im Lichte, teils im Dunkeln horizontal und zwar so, daß die relative Lage der Kotyledonarfläche zur Horizontalen eine verschiedene war. Das Ergebnis nach 24 Stunden zeigt Fig. 24 C u. D. Während die Basis des Keimstengels bereits die geotropische Umstimmung erfahren hat, bewahren die oberen Zonen die ursprüngliche Stimmung und reagieren, in die optimale Reizlage versetzt, völlig unabhängig von der relativen Lage der Kotyledonen exakt positiv geotropisch. Im weiteren Verlaufe des Wachstums beginnen sodann sehr bald von der durch den positiven Geotropismus geschaffenen Anfangslage ausgehend stärkere Einkrümmungen des Gipfels, die sich dadurch charakterisieren, daß sie die Krümmungsebene nicht bewahren, mithin kaum mehr eine positiv geotropische Reaktion in sich schließen.

Versuche mit gleichem Ausgangsmaterial (das in Fig. 24 A u. B gezeichnete Stadium) auf dem Klinostaten und in normaler Stellung zeigten mir, daß sich die Krümmungsvorgänge im Gipfel der *Ricinus*-Keimpflanze unter den genannten zwei Bedingungen doch nicht so gleichmäßig verhalten, wie es für die entsprechenden Bewegungsvorgänge bei den Coniferen festgestellt werden konnte. Ich habe aus meinen Protokollen einen Keimling jeder unter gleichen Bedingungen wachsenden Gruppe ausgewählt und den Verlauf der Krümmung dieser Pflanzen in Fig. 25 A, B, C, D wiedergegeben. Die einzelnen Individuen einer Gruppe reagierten im großen und ganzen ziemlich gleichmäßig, nur die Ebene der Krümmung ver-

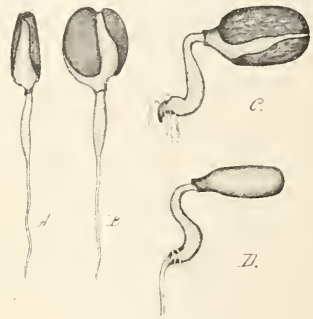


Fig. 24.

A aus wurzelrecht gepflanzten Samen erwachsener Keimling von *Ricinus communis*, B derselbe um 90° gedreht. C u. D Hypokotylkrümmung 24 Std., nachdem die Keimlinge horizontal gelegt worden waren.

änderte sich im Verlaufe der Bewegung bei dem einen Individuum stärker als bei dem anderen. Es seien zunächst die beiden Lichtkeimlinge (Fig. 25 A: normale Stellung, Fig. 25 B: rotierend) besprochen.

Die Anfangslage des Gipfels am 19. XI. wurde schon vor Versuchsbeginn in vertikaler Stellung erreicht und ist, wie aus früheren

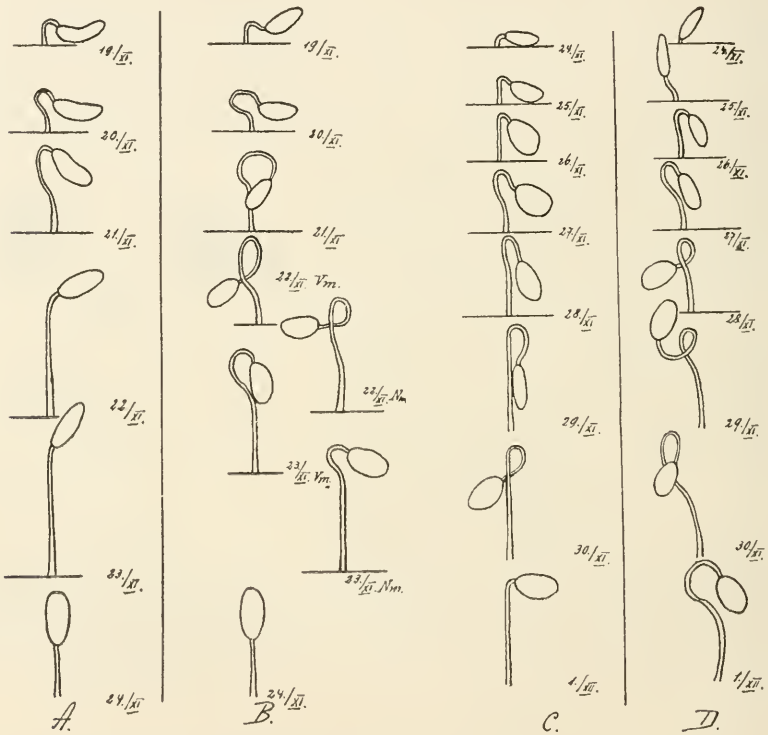


Fig. 25.

Krümmungsstadien des Hypokotyls von *Ricinus*-Keimlingen, A in vertikaler Stellung im Tageslichte, B auf dem Klinostaten im Tageslichte, C in vertikaler Stellung im Dunkeln, D auf dem Klinostaten im Dunkeln. Die Anfangslagen am 19. XI., bzw. 24. XI. wurden bei der in vertikaler Stellung erfolgten Ankeimung erreicht. Am 29. XI. verhindert das flach auf den Hypokotyl stoßende Endosperm die Weiterführung der Krümmung. Die Folge der mechanischen Hemmung ist der Zustand am 30. XI., unterdessen hatte sich das Endosperm gedreht.

Versuchen hervorgeht, in ihrer Anlage eine positiv geotropische Reaktion. In den folgenden Tagen, besonders am 22. XI., macht sich ein bedeutender Unterschied in der Gipfeinkrümmung des Keimlings in normaler Stellung und des rotierenden Keimlings be-

merkbar. Das negativ geotropisch gestimmte Wachstumsmaximum rückt apikalwärts fort und die geotropische Reaktion vermag die auf dem Klinostaten rein zutage tretende, inneren Bewegungsursachen entspringende Reaktion fast völlig zu unterdrücken. Gleichwohl erzielen die ohne Mitwirkung des konstant gleichsinnigen Schwerkraftsreizes sich abspielenden, selbstregulatorischen Vorgänge die Rückführung der Krümmung in die Normallage in gleicher Zeit wie die negativ geotropische Reaktion. Die rückläufige autonome Bewegung setzte, wie wir sehen, nach Erreichung des Krümmungsmaximums am Nachmittage des 22. XI. ein und erzielte die Normalstellung in beiläufig 36 Stunden aus einer Lage, zu deren Herstellung über 4 Tage benötigt wurden. Gleich nach erreichter Aufrichtung des Gipfels oder schon während des rückläufigen Bewegungsvorganges beginnen im Bereiche des ganzen Keimstengels auf dem Klinostaten unbestimmte Nutationen, die nicht weiter verfolgt wurden.

Die beiden Dunkelkeimlinge zeigen folgendes:

Zu Beginn des Versuches waren die beiden Keimlinge vollkommen gerade. In den ersten zwei Versuchstagen krümmt sich nur der in vertikaler Stellung. Diese Krümmung ist eine positiv geotropische Reaktion. Am dritten Versuchstage (26. XI.) ist die Krümmung in beiden Fällen so ziemlich gleich; es hat die vom Schwerkraftsreize unabhängige Krümmungstätigkeit begonnen. In den folgenden Tagen (besonders am 28. und 29.) macht sich der hemmende Einfluß des negativen Geotropismus beim normal stehenden Keimling bemerkbar, freilich nicht in dem Maße, wie es bei gleichzeitiger Einwirkung des Lichtes der Fall ist. Am 29. abends beginnt die rückläufige Bewegung, die auch im Dunkeln sowohl selbstregulatorisch als auch unter Mitwirkung des Schwereizes gleichzeitig am 2. XII. (das Stadium ist nicht mehr gezeichnet) erreicht wird. Hierzu benötigten die Keimlinge nach Erreichung des Krümmungsmaximums im Dunkeln etwas mehr Zeit (beiläufig + 24 Stunden) als unter dem Einflusse des Lichtes.

Aus den mehrmals in gleicher Weise durchgeführten Versuchen mit *Ricinus*-Keimlingen ergibt sich, daß die nach erfolgter geotropischer Umstimmung in der Hypokotylbasis bei frei beweglichem Gipfel zu beobachtenden starken Krümmungsbewegungen zunächst positiv geotropisch eingeleitet und sodann autonom in gleichem Sinne, jedoch nicht in konstanter Ebene durch einige Zeit fortgesetzt werden. Auf diese Krümmungstätigkeit hat der negative

Geotropismus, besonders unter gleichzeitiger diffuser Lichteinwirkung einen starken hemmenden Einfluß, hingegen übt das Licht allein keine besonders augenfällige Reduktion auf den Grad der Einkrümmung aus. Die rückläufige Bewegung erfolgt selbstregulatorisch; die Normallage wird selbst aus stark gekrümmter Anfangslage unter Mitwirkung des richtenden Schwerkraftsreizes und ohne diese gleichzeitig erreicht. Auf diese Bewegung wirkt das Licht beschleunigend.

Wenn wir von der Beeinflussung des Krümmungsverlaufes durch den negativen Geotropismus des Stengels absehen, so verhält sich der Keimling von *Ricinus* rücksichtlich der Gipfeinkrümmung genau so wie die Keimlinge der untersuchten Coniferen und ähnlich wie die Keimpflanze von *Galium saccharatum*. Und in der Tat sind auch bei *Ricinus* während der ganzen Periode der starken Krümmungsbewegung die Kotyledonen mit dem Aufsaugen des Nährgewebes beschäftigt. Werden *Ricinus*-Samen so tief und fest gepflanzt, daß der knieförmig gebogene Hypokotyl die größtenteils vom Endosperme befreiten Keimblätter aus dem Boden zieht¹⁾, dann folgen nach Befreiung des Gipfels wie bei den genannten Pflanzen keine starken Krümmungen mehr, sondern es setzen gleich die unter dem Einflusse des Lichtes beschleunigten, zur Vertikalstellung des ganzen Stengels führenden Gegenvorgänge ein. In gleicher Weise verhalten sich auch die kleinen Keimpflanzen aus den endospermhaltigen Samen von *Bupleurum rotundifolium* L. und *Nigella damascena* L. Die Tatsache, daß die starken Einkrümmungen bei Keimlingen aus endospermhaltigen Samen ohne Rücksicht auf die systematische Stellung der Pflanzen in gleicher Weise zu jener Zeit in Tätigkeit gesetzt werden, da sich die Kotyledonen im Endosperme unter gleichzeitiger Aufsaugung desselben vergrößern, läßt unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Tatsache, daß Keimlinge aus endospermlosen Samen unter normalen Bedingungen niemals derartige Bewegungen ausführen, den Schluß zu, daß diese ohne Mitwirkung äußerer Faktoren zustandekommenden, wenn auch durch äußere Faktoren beeinflussbaren Nutationen im oberen Teile des Hypokotyls mit Vorgängen in den vom Endosperme umschlossenen Kotyledonen ursächlich zusammenhängen. Welcher Art der Zusammenhang ist, läßt sich nicht sagen. Daß hierbei möglicherweise Spannungsverhältnisse im Spiele sein könnten, wurde schon erwähnt.

1) Vgl. Fig. 435, S. 609 in Sachs' Lehrbuch.

E. Zusammenfassung.

1. Der Hypokotyl der kreisförmig gebogenen Embryonen von *Atriplex hortense* wächst zu Beginn der Keimung im Sinne der Primärkrümmung des ruhenden Embryos und führt nach kurzer Zeit eine starke Gegenkrümmung in gleicher Ebene aus. Diese bleibt, sich zusehends verstärkend, nach erfolgter geotropischer Umstimmung der basalen Teile des Stengels in seinem oberen Teile erhalten und rückt schließlich in die langgestreckten Kotyledonen. Der primäre positive Geotropismus des Hypokotyls, der nur kurze Zeit andauert, kann in manchen Fällen, doch stets nur in der ersten Streckungsperiode des Organs die durch die Ausgangslage geschaffene Krümmungstendenz der Richtung nach beeinflussen. Das Licht übt auf die primären Krümmungsvorgänge gar keinen, auf die Gegenvorgänge, die zur schließlichen Aufrichtung des Gipfels führen, einen sehr schwachen Einfluß aus.

2. Ob bei der Keimung der Samen von *Atriplex* die Wurzel als erstes Organ aus der Samen- und Fruchthülle tritt, hängt in vielen Fällen von der Orientierung der Frucht ab¹⁾. Am sichersten wird der normale Keimungsmodus erreicht, wenn die ruhenden Embryonen so liegen, daß das positiv geotropische Wachstum des Keimstengels der Richtung nach mit der durch die Primärkrümmung des ruhenden Keimlings geschaffenen Wachstumstendenz zusammenfällt. Andernfalls findet das Wurzelende des Keimlings nicht selten in den Hüllen einen derartigen Widerstand, daß das Heraustreten des Keimlings erst nach der geotropischen Umstimmung im Hypokotyle auf der entgegengesetzten Seite der Frucht erfolgt. Der Hypokotylgipfel führt gleich nach der völligen Befreiung von der Schale die schon erwähnte Gegenkrümmung aus.

3. Das Wachstum des Hypokotyls von *Galium saccharatum*, von *Picea excelsa* und *Pinus silvestris*, endlich von *Ricinus communis*, *Nigella damascena* und *Bupleurum rotundifolium* ist zu Beginn der Keimung ein positiv geotropisches. Nach erfolgter Umstimmung in der Hypokotylbasis reagiert der Gipfel noch positiv geotropisch und behält den durch die positiv geotropische Reaktion geschaffenen Krümmungszustand bei. Mit dem Wachstum der vom Endosperme umschlossenen Kotyledonen setzt aus jeder zu

1) Dies gilt zunächst nur für die untersuchten hellbraunen Früchte mit senkrechtem Samen aus den perianthlosen weiblichen Blüten.

diesem Zeitpunkte erreichten Ausgangslage bei ermöglichter freier Bewegung eine autonome, der Ebene nach unbestimmte, starke Krümmungsbewegung in den oberen Teilen des Hypokotyls ein, die nicht mehr zur Beobachtung gelangt, wenn sich die Kotyledonen im Erdboden vollständig entwickelt haben und vom Endosperme befreit durch den aufwärts strebenden Hypokotyl hervorgezogen werden.

4. Während der positiv geotropischen Stimmungsperiode macht sich im Hypokotyl von *Galium saccharatum* eine kurz andauernde, doch sehr starke, der Ebene nach durch die Primärkrümmung des ruhenden Embryos bestimmte Krümmungstendenz bemerkbar.

5. Die während der Aufsaugung des Endosperms sich betätigende Gipfelkrümmung kann durch die negativ geotropische Reaktion des Keimstengels von *Ricinus*, besonders unter Mitwirkung des diffusen Tageslichtes, zum größten Teile unterdrückt werden.

6. Das Licht übt auf die primären Krümmungsvorgänge keinen Einfluß aus; auf die sekundären, während der Aufsaugung des Nährgewebes erfolgenden Krümmungen wirkt es bei den Coniferen und *Galium saccharatum* hemmend. Die rückläufige Bewegung wird in allen Fällen durch das Licht beschleunigt. *Galium saccharatum* erreicht ohne Mitwirkung des Lichtes die Vertikalstellung des Gipfels überhaupt nicht.

7. Der bei Keimung endospermhaltiger Samen häufig sichtbare, aus der Erde hervortretende Hypokotylbogen kommt passiv zustande und nur dann, wenn der Same oder die Frucht im Erdboden so fest steckt, daß der aufwärts strebende Hypokotyl sein Kotyledonarende nicht zu befreien vermag; der Zustand dauert so lange, bis die Kotyledonen das umgebende Nährgewebe vollkommen aufgesogen haben.

V. Bemerkungen über den Verlauf der Gipfelkrümmung bei den Epikotylen einiger Leguminosen.

Neben dem Hypokotyl von *Helianthus* war es der Epikotyl von *Phaseolus multiflorus*, der zumeist für die Untersuchungen über das Zustandekommen der bekannten Einkrümmung in der Gipfelzone der betreffenden Organe herangezogen wurde. Aus den letzten Untersuchungen über den Gegenstand von Rimmer¹⁾ geht hervor,

1) Rimmer, Über die Nutationen und Wachstumsrichtungen der Keimpflanzen, a. a. O., S. 421.

daß die in Frage kommende Krümmung des Epikotyls eine autonome Erscheinung ist. Was die eventuelle Mitwirkung des Schwerkraftsreizes anbelangt, kann ich auf Grund meiner Versuche den Befund Rimmers bestätigen: es ist im ganzen Verlaufe der Krümmung und der rückläufigen Bewegung keine Reaktion nachweisbar, die sich auf die Einwirkung des Schwerereizes zurückführen ließe. Da die vielen Versuche, die ich mit Epikotylen von *Phaseolus multiflorus* Willd., *Vicia Faba* L. und *sativa* L. und von *Pisum sativum* L. ausgeführt habe, rücksichtlich der Mitwirkung geotropischer Reaktionen durchwegs negative Resultate ergeben haben, zudem die Krümmungsverhältnisse allgemein bekannt sind, sehe ich von einer Wiedergabe der betreffenden, ziemlich weitläufigen Protokolle ab. Nur auf die Versuchsanordnung sei mit einigen Worten verwiesen.

Der Epikotyl ist bekanntlich schon in ruhendem Zustande, eingeschlossen zwischen den flachen inneren Begrenzungsflächen der Kotyledonen, schwach eingekrümmt; im Maximum entspricht seine Krümmung, die kleinen Primärblätter mitgerechnet, einem Viertel der Kreislinie. Zu Beginn der Keimung ist seine Wachstumsrichtung durch die zusammenschließenden Kotyledonen bestimmt, zudem wirkt die Samenschale, wie Parallelversuche lehren, sehr stark hemmend ein. Zur Feststellung des unbeeinflußt von mechanischen Faktoren vor sich gehenden primären Wachstums war es notwendig, die Samen nach vorausgehender Quellung zu schälen und von den Kotyledonen in der Umgebung des Epikotyls mit aller Vorsicht Stückchen derart wegzuschneiden, daß der Epikotyl sich vollkommen frei bewegen konnte, im übrigen aber die Ernährungsverhältnisse nicht gestört wurden. Mit Recht bemerkt Rimmer¹⁾ bei kritischer Besprechung der Versuchsanordnung Wortmanns²⁾ daß eine Amputation eines oder beider Kotyledonen die Ernährungsverhältnisse des Embryos viel zu stark beeinflusse, um aus dem Verhalten derart behandelter Keimpflanzen auf die Wachstumserscheinungen normal ernährter Keimlinge Rückschlüsse ziehen zu können. Ich brachte nach der geschilderten Vorbehandlung die in Gefäße mit sehr lockerer Erde oberflächlich gepflanzten Embryonen in die verschiedenste relative Lage zur Horizontalen und auf den

1) A. a. O., S. 408—409.

2) Wortmann, Studien über die Nutation der Keimpflanze von *Phaseolus multiflorus*.

Klinostaten. Besonders häufig wurde eine Lage gewählt, wonach die Ebene der Primärkrümmung des ruhenden Epikotyls mit der Horizontalen parallel lief, und eine solche, aus welcher bei Vorhandensein einer temporär positiv geotropischen Stimmung das primäre Wachstum zu einer Gegenkrümmung der ursprünglichen Krümmung in gleicher Zone hätte führen müssen. In dieser Stellung wurde durch Auseinanderspizen der Keimblätter mit einem Holzstäbchen für die Möglichkeit freier Bewegung des Stengels in der Vertikalenebene Sorge getragen. Ausschlaggebend waren nur die ersten Beobachtungen. Späterhin erfährt das ganze System teils durch den nach erfolgter Fixierung der Wurzel aufwärts strebenden Hypokotyl, teils durch die Wachstumsvorgänge in den basalen Zonen des Epikotyls verschiedene Drehungen, die eine sichere Beurteilung der Beziehung der Einkrümmungsebene des Gipfels zur Schwerkraftebene unmöglich machen.

Aus allen Anfangslagen wächst der Epikotyl sofort bei Beginn der Streckung sichtlich in seinen basalen Zonen negativ geotropisch, während der Gipfel mit den kleinen Primärblättern zunächst die ursprüngliche Ruhelage vollkommen bewahrt. Sehr bald darauf wird besonders bei Ausschluß des Lichtes auch in der Gipfelzone Wachstum bemerkbar, das zur Verstärkung der Primärkrümmung führt. Hierbei ist eine Beziehung zur Schwerkraftsrichtung, wenn möglichst viel Objekte vergleichend herangezogen werden — an einzelnen hat es mitunter den Anschein, als wäre eine solche vorhanden —, gewiß ausgeschlossen. Das Urteil festigt sich, wenn die rotierenden Embryonen zum Vergleiche herangezogen werden. Die Bewegungen des Gipfels zu Beginn der Streckung und auch im späteren Entwicklungsverlaufe zeigen gar keinen Unterschied gegenüber den Verhältnissen bei Pflanzen, die dem konstant gleichsinnigen Schwerkrafteinflusse ausgesetzt sind.

Bei den Rotationsversuchen zeigte sich überdies, daß die negativ geotropische primäre Streckungszone des Epikotyls zu Beginn der Keimung kurvipetal ist, in schwächerem Maße bei *Phaseolus multiflorus*, in sehr starkem Grade bei *Vicia Faba* und *sativa* und bei *Pisum sativum*. Hierbei ist eine Ebene, die der Primärkrümmung im ruhenden Samen, bevorzugt und der Richtung nach stellt die Wachstumsbewegung eine Gegenkrümmung jener dar. Auf eine genaue Schilderung dieser mit unserer Frage nicht direkt zusammenhängenden Erscheinung kann ich umsomehr verzichten, als O. Richter bei Versuchen unter anderer Fragestellung zu gleichen Resultaten

gelangt ist, die er vor kurzem mit gelungenen Abbildungen belegt veröffentlicht hat¹⁾.

Was die Ebene der Gipfeleinkrümmung des Epikotyls von *Phaseolus multiflorus* anbelangt, so hat schon Wortmann darauf aufmerksam gemacht, daß sie im Laufe der Entwicklung nicht konstant bleibt, daß vielmehr die Endknospe eine kreisförmige Bewegung ausführt²⁾. Auch Rimmer schließt sich rücksichtlich dieser Frage Wortmann an, will aber unter den *Phaseolus*-Keimlingen zwei Typen unterschieden wissen: solche, deren Gipfel sich nur in einer Ebene krümmen (mit undulierender Nutation nach Wiesner), und solche, deren Gipfel eine drehende Bewegung ausführen (mit revolutiver Nutation nach Wiesner³⁾). Ich hatte nach Konstatierung der Tatsache, daß die Gipfeleinkrümmung durch die Angriffsrichtung der Schwerkraft nicht beeinflussbar ist, an der genaueren weiteren Verfolgung derselben kein weiteres Interesse, möchte aber bemerken, daß alle zur Verwendung gelangten Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus* eine konstante Veränderung der Gipfellage zeigten und daß die obersten Teile des Hypokotyls mit den Primärblättern, bei Ermöglichung vollkommen freier Bewegung schon in den ersten Stadien der Streckung, gleich zu Beginn der Krümmungstätigkeit im Gipfel sehr oft eine Krümmungslage erreichten, die der Ebene nach senkrecht auf die Primärkrümmung orientiert war.

Hingegen besteht der von Wortmann gefundene Einfluß der diffusen Lichtwirkung auf den Grad und den zeitlichen Verlauf der Gipfeleinkrümmung trotz der gegenteiligen Behauptung Rimmers⁴⁾ zu Recht. Freilich nicht in dem Sinne, wie Wortmann die Sache aufgefaßt wissen wollte, der aus seinen Versuchen den Schluß zog, daß die Gipfelnutation eine Folge des starken Wachstums der Dunkelpflanzen ist und der krümmungshemmende Einfluß des Lichtes auf der Herabsetzung des Wachstums beruht. Aus meinen Parallelversuchen mit Licht- und Dunkelkeimlingen in normaler Stellung und in Rotation und aus Versuchen mit Dunkelpflanzen gleichen Krümmungsgrades, von welchen eine Anzahl dem Lichte ausgesetzt wurde, ergab sich immer wieder die schon für andere

1) O. Richter, Die horizontale Nutation, a. a. O., S. 14 [1064], S. 18 [1068], S. 19 [1069] und S. 20 [1070].

2) Wortmann, a. a. O., S. 917—920.

3) Rimmer, a. a. O., S. 407.

4) A. a. O., S. 407.

Gipfelbewegungen mitgeteilte Tatsache, daß das Licht die zur Einkrümmung führenden Vorgänge zu hemmen sucht, die rückläufige Reaktion aber beschleunigt. Besonders auffallend war in meinen Versuchen der Lichteinfluß bei Keimlingen von *Vicia Faba*, etwas schwächer bei den anderen Versuchspflanzen. Erfolgte schon die erste Streckung der in geschilderter Weise freipräparierten Epikotyle von *Vicia Faba* unter dem Einflusse des Tageslichtes, so kam es überhaupt zu keiner Verstärkung der Primärkrümmung des ruhenden Organs; es setzten vielmehr sofort Gegenvorgänge ein, die in kurzer Zeit die Geradrichtung des Epikotylgipfels erzielten.

Eine genaue Analysis des photischen Einflusses auf die Gipfelauskümmungen der Epikotyle habe ich nicht durchgeführt; sie verspricht in mancher Beziehung interessante Ergebnisse. Darauf deuten die schon einleitend mitgeteilten Versuchsergebnisse O. Richters mit gelbem und blauem Lichte in ihrer Wirkung auf die Gipfelrotation der Keimstengel von *Vicia villosa* hin.

VI. Die Krümmung des Keimblattes der Monokotylen.

Über das Zustandekommen der knieförmigen Krümmung und über die Vorgänge der Ausgleichung dieser Krümmung im Keimblatte von *Allium*-Arten, von *Hyacinthus*, *Galtonia*, *Bowiea* und *Agave* liegen ausführliche Untersuchungen von Neubert vor. Darnach ist die Einkrümmung in ihrer Anlage autonom, ihre weitere Ausgestaltung wird aber durch den negativen Geotropismus, welcher die Krümmungsebene bestimmt, und durch die Beschaffenheit des Substrats beeinflusst¹⁾. Ein ähnliches Knie im Keimblatt wie die *Allium*-Arten, gleichfalls mit einer Gewebeprotuberanz auf seinem Gipfel, bildet der Keimling von *Yucca angustifolia*, für dessen Kotyledon Schütze zu Beginn der Keimung positiven Geotropismus festgestellt hat²⁾. Das gleiche hat übrigens schon Sachs über das Keimblatt von *Allium* ausgesagt³⁾. Nach Sachs ist die primäre knieförmige Einkrümmung des Organs eine

1) Neubert, Untersuchungen über die Nutationskrümmungen des Keimblattes von *Allium*, a. a. O., S. 144.

2) Schütze, Über das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledons, a. a. O., S. 398.

3) Sachs, Zur Keimungsgeschichte von *Allium cepa*. Gesamm. Abhandl. über Pflanzenphysiologie, 1, S. 646.

positiv geotropische Reaktion. Zu der angeführten gegenteiligen Ansicht gelangte Neubert auf Grund von Versuchen auf dem Klinostaten und von Versuchen mit invers gestellten Keimlingen. Neuberts Versuchsergebnisse sind, wie ich bestätigen kann, vollkommen einwandfrei, doch ist seine Deduktion nicht ganz zutreffend. Freilich tritt die Krümmungserscheinung auch unter Ausschluß des konstant gleichsinnig wirkenden Schwerkraftsreizes und bei inverser Stellung sogar gegen die Schwerkraft auf, doch vergaß Neubert die Tatsache mit zu berücksichtigen, daß die auch bei rotierenden Pflanzen auftretende Krümmung dann, wenn Samen unter normalen Bedingungen keimen, aus jeder beliebigen Ausgangslage in einer Ebene und Richtung erfolgt, wie sie dem positiven Geotropismus entspricht. Es ergeben sich für die ersten Stadien der Keimung von *Allium* beiläufig dieselben Verhältnisse, wie sie bei *Scabiosa* im Vorhergehenden (vergl. S. 573) festgestellt wurden. Auch der Hypokotyl von *Scabiosa* führt auf dem Klinostaten eine scharfe Krümmung aus, zudem in konstanter Ebene und doch ist sie während der positiv geotropischen Stimmungsperiode durch die Schwerkraft beeinflussbar. Was die Krümmungsbewegung invers gestellter Keimpflanzen anbelangt, die übrigens bei *Allium* keinen sehr starken Grad der Einkrümmung erzielt, so erinnern wir uns, daß diese inneren Bewegungsursachen entspringende Reaktion unter gleicher Voraussetzung auch bei *Scabiosa* eintritt, wo es dem zurzeit noch vorhandenen positiven Geotropismus allerdings gelingt, den Hypokotyl in die Schwerkraftsrichtung zurückzuführen. Wenn dies bei *Allium* nicht mehr erfolgt, so liegt der Grund in dem raschen Verschwinden der positiv geotropischen Stimmung, zudem in der von Neubert konstatierten Tatsache, daß die Einkrümmungszone nach erfolgter Bewegung nicht mehr wächst und das Wachstum erst im späteren Verlaufe der Entwicklung des Keimlings an gleicher Stelle wieder aufgenommen wird¹⁾.

Tatsächlich liegt demnach in der Krümmung des Kotyledo von *Allium* und anderen Monokotylen eine autonome, erblich fixierten, inneren Ursachen entspringende Erscheinung vor, die jedoch nicht nur in ihrer weiteren Ausgestaltung durch den negativen Geotropismus des Kotyledo, sondern schon in ihrer Anlage durch den primären, kurz andauernden positiven Geotropismus des Organs beeinflussbar ist. Ganz ähnliche Verhältnisse traf ich rücksichtlich

1) Neubert, a. a. O., S. 135.

der Krümmung des Keimblattes der Commelinacee *Tinantia fugax* Scheidw. Wenn wir uns statt des zur Knospe führenden Schenkels des Kotyledonarknies von *Allium* einen Hypokotyl und statt der Gipfelprotuberanz des *Allium*-Keimblattes die von einer kurzen Kotyledonarscheide umschlossene Terminalknospe denken, so ergibt sich ein beiläufiges Bild des *Tinantia*-Keimlings (Fig. 26 A ist ein vorgeschrittenes Stadium; das erste Blatt hat die Scheide des Kotyledo durchbrochen). Die Einkrümmung des Keimblattes liegt knapp neben dem Übergang in die Scheide und wird nicht mehr durch eine rückläufige Bewegung ausgeglichen. Wenn wir von

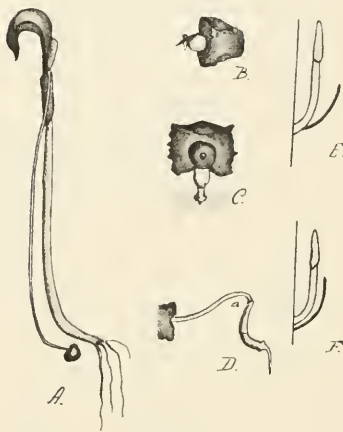


Fig. 26.

Tinantia fugax. A aus horizontal gelegtem Topfe im Tageslichte erwachsener Keiml. B, C keimende Samen. D Keiml., dem erst 48 Stunden nach Keimungsbeginn am Wurzelende ein Rückhalt geboten wurde. E, F Keiml., 24 Std., nachdem das Tongeschirr horizontal gelegt und der Kotyledo von seiner Scheide getrennt worden war.

Bald darauf wird an dem Knöllchen der Hypokotyl und die mit langen Wurzelhaaren versehene, kurze, wulstförmig verdickte Primärwurzel erkennbar. Der nachrückende Kotyledo führt nunmehr die Stammknospe aus jeder Ausgangslage des Samens durch positiv geotropische Krümmung nach abwärts (Fig. 26 C). Kaum hat sich das Würzelchen im Substrate festgemacht, so beginnt der Hypokotyl, und zwar sofort negativ geotropisch zu wachsen und

der bei *Allium* nach Aufhebung der Hemmung am Samenende und Sistierung der Nahrungszufuhr selbstregulatorisch¹⁾ einsetzenden Aufrichtungsbewegung absehen, so können wir sagen, daß Hypokotyl und Kotyledo von *Tinantia* sich im großen und ganzen rücksichtlich ihres Wachstums so verhalten wie die beiden Kotyledonarschenkel von *Allium*. Im folgenden seien die mit *Tinantia* durchgeführten Versuche kurz besprochen.

Fig. 26 B und C zeigt zwei Stadien der Keimung in feuchtem Raume. Wir bemerken, wie sich aus dem Samen nach Abhebung des Deckels zunächst ein weißes Knöllchen — wesentlich die von der Kotyledonarscheide umschlossene Stammknospe — herausschiebt.

1) Vgl. Neubert, a. a. O., S. 135.

das Keimblatt wächst in gleicher Richtung und gleichem Tempo mit, wobei sich seine primäre Einkrümmung, die knapp neben der Scheide gelegen ist, selbstverständlich verstärken muß. All das geht innerhalb längstens 24 Stunden nach Keimungsbeginn vor sich.

Sorgt man dafür, daß das Wurzelende des Hypokotyls nicht gleich nach der Keimung aus fixiertem Samen an einem feuchten Substrate Rückhalt gewinnt, so streckt sich der Kotyledo unter Bewahrung seiner primären positiv geotropischen Einkrümmung (Fig. 26 *D* bei *a*) viel stärker als der Hypokotyl, wobei sich in der nach aufwärts gerichteten Tendenz der basalen (morphologisch apikalen) wachsenden Zonen die geotropische Umstimmung verrät. Zu einer vollkommenen Aufrichtung kann es das ungemein zarte Organ unter der hemmenden Last der übrigen Teile des Keimlings allerdings nicht bringen. Im Hypokotyl selbst ist die negativ geotropische Aufkrümmung ganz deutlich bemerkbar. Wird dem Wurzelende zu diesem Zeitpunkte ein feuchtes Substrat geboten, dann beginnt der Hypokotyl sofort mit seiner normalen Streckung.

Über das nach erfolgter geotropischer Umstimmung tätige Wachstum des Kotyledo gibt auch der folgende Versuch Aufschluß.

An Keimlingen von *Tinantia* wurde nach Erreichung von 1 cm Hypokotyllänge das Keimblatt möglichst knapp an der Übergangsstelle zur Scheide durchschnitten und die Gefäße mit den Keimlingen gleich darauf horizontal gelegt. Aus Fig. 26 *E* und *F* ist das Ergebnis 24 Stunden nach der Umlegung der Gefäße dargestellt. Hypokotyl und Kotyledo haben sich unabhängig voneinander geotropisch aufgekrümmt¹⁾. In der Folge bleibt bei derart behandelten Pflanzen der Kotyledo gegenüber dem Hypokotyl im Wachstum stark zurück, überdies wird die Unterbindung des Nahrungszufusses aus dem Samen im Wachstum des Hypokotyls deutlich bemerkbar, wenn man die verletzten Keimpflanzen mit gleichaltrigen unverletzten vergleicht.

Das Verhalten der Keimpflanzen bei Keimung in feuchtem Raume auf dem Klinostaten zeigt Fig. 28, wobei in *A* aufeinanderfolgende Stadien bei Rotation im Lichte, in *B* bei Rotation im Dunkeln wiedergegeben sind. Ich muß jedoch gleich bemerken, daß die Lichtwirkung auf den Grad des autonomen Krümmungs-

1) Ganz dasselbe Resultat erzielte Neubert nach Trennung der beiden Kotedonenschenkel von *Allium*; hingegen gelang der Versuch nicht bei *Hyacinthus* und *Galtonia*; a. a. O., S. 136.

vorganges im oberen (morphologisch im basalen) Teile des Kotyledo keinen Einfluß hat. Die bei *B* sichtbare schwache Krümmung trat in gleicher Weise bei Keimlingen im Lichte auf und ebenso verhält es sich bezüglich der starken Krümmung des gezeichneten Lichtkeimlings bei Dunkelpflanzen. Um die Zahl der Abbildungen nicht unnötigerweise zu vermehren, wählte ich nur je einen Fall aus den Versuchen im Lichte und aus den Versuchen im Dunkeln. Worauf es bei diesen Versuchen ankommt, ist ohne weiteres zu sehen: auch bei Ausschluß des konstant gleichsinnigen Schwerereizes

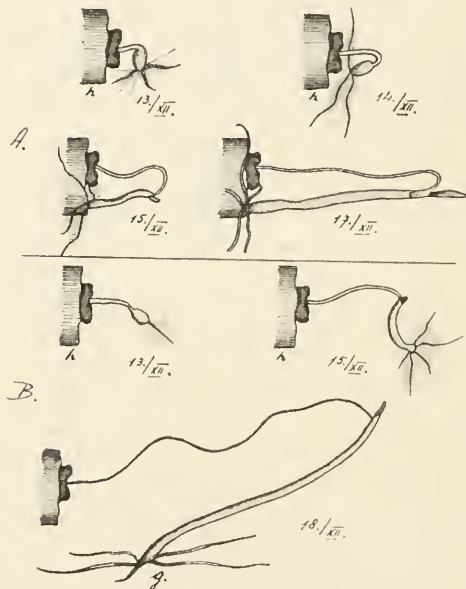


Fig. 27.

Tinantia fugax. Keimung und Entwicklung des Keimlings auf dem Klinostaten, *A* im Tageslichte, *B* im Dunkeln. *h* Hollundermark, *g* Gefäßwand.

krümmt sich der Kotyledo bald stärker bald schwächer, bald gleich zu Beginn der Keimung, bald später und dann in der an die Scheide grenzenden Zone ein. Führt er hierbei das Wurzelende des Hypokotyls auf ein feuchtes Substrat, so erfolgt das fernere Wachstum nicht viel anders als in normaler Stellung (Fig. 27 *A*); andernfalls streckt sich der Kotyledo, wie schon bei Besprechung der Versuche im fixen feuchten Raume bemerkt wurde, stärker als der Hypokotyl und erst nach ermöglichter Wasserversorgung der Wurzel beschleunigt dieser sein Wachstum (Fig. 27 *B*). Das Wurzelende des Keimlings *B* hatte erst nach mehrtägigen vergeblichen Krümmungen in den wachsenden Zonen des Kotyledo und im Hypokotyle die Gefäßwand erreicht; hier konnten dann die kräftig entwickelten Nebenwurzeln zeitweise in das mitrotierende Wasser tauchen.

Wie die Kniebildung am Kotyledo von *Allium* ist auch die Einkrümmung des Kotyledo von *Tinantia* in der an die Scheide grenzenden Zone auf innere, erblich fixierte Ursachen zurückzuführen; doch ist wie bei jenem der Kotyledo für ganz

kurze Zeit zu Beginn der Keimung auch positiv geotropisch und daher die Krümmung durch die Schwerkraftsrichtung in ihrer Ebene beeinflussbar. Die folgende Verstärkung erfolgt bei Wachstum unter normalen Bedingungen durch das gleichlaufende, negativ geotropische Wachstum von Hypokotyl und Kotyledo.

Im späteren Verlaufe der Entwicklung ist bei Dunkelkeimlingen allerdings das Hypokotylwachstum lebhafter als das Wachstum des Keimblattes, wodurch Spannungserscheinungen herbeigeführt werden; zudem treten bei diesen Keimlingen, deren Primärblatt niemals zur Entfaltung gelangt, besonders bei Rotation außerordentlich starke Zirkumnutationen auf.

Ganz ähnlich sind die Wachstumsbewegungen zu Beginn der Keimung bei dem in der Folge sehr bald sein Wachstum einstellenden und daher kurz verbleibenden Keimblatte von *Bulbine annua* und von *Commelina coelestis*.

Schließlich ergab sich die Frage, wie sich der während des ganzen Wachstums positiv geotropisch reagierende Kotyledo von *Phoenix dactylifera* L. verhält, wenn die Keimung der Samen auf dem Klinostaten erfolgt. Zu diesem Zwecke wurden durch einige Tage gequollene Datteln zunächst mit der Keimstelle nach unten in feuchtem Sägemehl im Wärmezimmer angekeimt. Als sich nach 10 bis 12 Tagen der weiße Embryo an der Oberfläche des Samens zeigte, kamen die Datteln, in durchlöcherten Korken befestigt, zum Teil in feuchte Zylinder und gleich darauf auf die zwei Klinostaten, zum Teil in fixe feuchte Kammern. Das Ergebnis dieser Versuche ist aus Fig. 28 *a* (rotierender Same) und *b* (Same in fixer Lage) zu ersehen. Der Kotyledo von *Phoenix* ist in hohem Maße kurvipetal und führt, wenn die Möglichkeit geotropischer Reaktion ausgeschaltet ist, kontinuierlich eine gleichsinnig drehende Bewegung aus. Diese ist im Dunkeln viel stärker als bei Rotation im Lichte. Mit Rücksicht auf die Versuchsergebnisse bei *Helianthus*, dessen Hypokotyl sich zu Beginn der Keimung kurvipetal erwies, der aber, nachdem die erste Streckung unter dem Einflusse der Schwerkraft

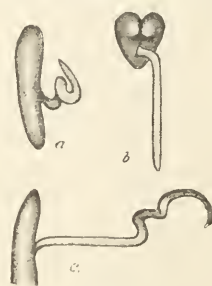


Fig. 28.

Phoenix dactylifera. *a* auf dem Klinostaten im Dunkeln keimende Dattel, 8 Tage nach Keimungsbeginn; *b* gleichaltriger Keiml., in normaler Stellung wachsend; *c* ein solcher nach acht tägiger Rotation auf dem Klinostaten.

erfolgt war, bei darauffolgender Rotation umso schwächere autonome Krümmungen ausführte, je länger das positiv geotropische Wachstum angedauert hatte (vergl. Versuch 6, Seite 527), untersuchte ich, ob sich auch am Kotyledo von *Phoenix* eine derartige Abhängigkeit vom primären positiv geotropischen Wachstum feststellen lasse. Mit negativem Resultat. Kaum war der Keimling dem konstanten Einflusse der Schwerkraft entzogen, machte sich in der wachsenden terminalen (morphologisch basalen) Zone eine Abweichung von der geraden Richtung bemerkbar, die sich in der Folge verstärkte, und schließlich war das gleiche Verhalten zu sehen, wie bei jenen Keimlingen, deren Streckung von allem Anfange an bei Ausschluß des konstant gleichsinnig wirkenden Schwerereizes erfolgt war (vgl. Fig. 28 c). Der Kotyledo von *Phoenix* ist, solange er wächst, niemals rektipetal¹⁾; sein bekanntes ideal geradliniges Wachstum wird nur unter dem Einflusse der Schwerkraft erreicht. Auch in dieser Beziehung entspricht das Organ neben vielem anderen²⁾ der Wurzel, deren autotrope Bewegungen die analytischen Untersuchungen über den geotropischen Vorgang bekanntermaßen außerordentlich erschweren.

VII. Die phototropische Reaktionsfähigkeit des Hypokotyls in seinen positiv geotropischen Zonen.

A. Versuche mit *Helianthus*, *Sinapis*, *Ipomoea* und *Cucurbita*.

Bei meinen Versuchen mit *Helianthus*-Keimlingen war mir aufgefallen, daß eine bald größere, bald kleinere Anzahl von Pflanzen, die im Lichte in normaler Stellung wuchsen, ihren Gipfel stets so eingekrümmt hatte, wie es einer negativ phototropischen Reaktion entspricht. Ich hielt die Erscheinung zunächst für zufällig und dadurch hervorgerufen, daß bei der Überpflanzung der zwei Tage alten Keimlinge aus dem Sägemehl in die Gefäße mit Erde eine exakte Normalstellung nicht erzielt wurde, vielmehr eine der konstanten Beobachtungslage des Experimentators entsprechende gleichmäßige Schiefstellung erfolgte, durch welche die Krümmungsrichtung

1) Von Sprossen, die unter normalen Bedingungen geradlinig wachsen und auf dem Klinostaten bedeutende, allerdings unregelmäßige Bewegungen machen, ist durch die Untersuchungen des Grafen Luxburg (Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Bewegung, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 423) der Sproß von *Hippuris* bekannt geworden.

2) Vgl. Schütze, a. a. O., S. 421.

des zu diesem Zeitpunkte bekanntlich noch positiv geotropischen Gipfels von Anfang an gegeben ist. Als sich aber zeigte, daß die Gesetzmäßigkeit in der Gipfeleinkrümmung besonders in solchen Gefäßen auftrat, die nahe der Rückwand des Versuchsraumes standen, schien mir die Möglichkeit der Mitbeteiligung einer phototropischen Reaktion nicht ausgeschlossen. Es galt nunmehr festzustellen, ob der Hypokotyl schon während seines primären, positiv geotropischen Wachstums phototropisch zu reagieren vermag.

Zu diesem Zwecke gelangten ruhende Embryonen nach kurzer Vorquellung der Früchte in feuchte Zylinder, wie sie einleitend auf Seite 516 schon beschrieben wurden, in welchen bei Ausschaltung der geotropischen Reaktion auf dem Klinostaten eine einseitige Belichtung vorerst durch Tageslicht ermöglicht ward. Bei den ersten Versuchen begann die Rotation um 7 h abends. Schon am nächsten Morgen waren starke Einkrümmungen von Hypokotyl und Wurzel nach verschiedenen Richtungen bemerkbar, die sich im Verlaufe des Tages nicht änderten und auch am folgenden Tage konnte kein Verhalten festgestellt werden, das eine andere Deutung zuließe als das Verhalten der Keimlinge in Versuch 6 (Seite 526), die unter allseitiger Belichtung auf dem Klinostaten rotierten. Da die erste Streckung der Embryonen bei diesen Versuchen während der Nacht erfolgt war, konnte die Möglichkeit bestehen, eine phototropische Reaktion dadurch zu erzielen, daß man gleich das erste Wachstum unter dem Einflusse einseitiger Belichtung vor sich gehen läßt. Ich verschob die Vorbehandlung der Früchte gegenüber den ersten Versuchen um beiläufig 18 Stunden, so daß die Rotation um 9 h vorm. beginnen, mithin die erste Streckung unter den günstigen Lichtverhältnissen der Vormittags- und Mittagsstunden erfolgen konnte. Am Abend desselben Tages waren die Hypokotyle deutlich gestreckt, die noch sehr schwachen Krümmungen zeigten indes neuerdings gar keine Beziehung zum Lichteinfall. Am Morgen des nächsten Tages war der Krümmungszustand der ersten Versuche erreicht. Noch eine Möglichkeit stand offen. Es war ja denkbar, daß phototropische Vorgänge während der ersten Streckung induziert werden, die dem relativ langsamen primären Wachstumstempo entsprechend erst in der Nacht eine schwache Reaktion hervorrufen, eine Krümmung, die aber durch Autotropismus während der durch lebhafteres Wachstum ausgezeichneten Nachtperiode bis zur nächsten Beobachtung völlig zum Verschwinden gebracht wird. Bezüglich der positiv heliotropischen Krümmungen im Hypokotyle verhielt

es sich bei Pflanzen, die in normaler Stellung wuchsen, in der Tat so. In nahe der Rückwand des Raumes stehenden Gefäßen war am späten Nachmittage regelmäßig eine positiv phototropische Reaktion in der Hauptstreckungszone der Keimstengel zu beobachten, die sich indes über Nacht, allerdings unter Mitwirkung des negativen Geotropismus, nicht selten völlig ausgeglichen hatte. Ich griff daher zu Versuchen mit konstanter einseitiger Belichtung. Über die Lichtquelle und Beleuchtungsstärke wurde schon anlässlich der Besprechung der Versuchsmethodik das Nötige mitgeteilt. Die Rotation und Belichtung der gequollenen ruhenden Embryonen begann um 11 h vorm. Schon am Nachmittage war Streckung bemerkbar; die schwachen Wachstumskrümmungen des Hypokotyls wieder in keiner Beziehung zur Lichtquelle. Am nächsten Tage hatten alle Keimlinge stark eingekrümmte Hypokotyle ohne jede Gesetzmäßigkeit. Nach zwei Tagen krümmten sich die Keimstengel, sofern sie nicht durch die primäre autonome Krümmung in ungünstige Stellungen gebracht worden waren, in der nunmehr bekanntlich negativ geotropischen Hauptstreckungszone gegen die Lichtquelle hin. Wurde durch diesen mehrmals mit gleichem Resultate durchgeführten Versuch auch keine phototropische Reaktion der positiv geotropisch gestimmten Zone des Hypokotyls erzielt, so zeigte er mir doch, daß die verwendete Lichtstärke den Keimling nicht schädigt und positiv phototropische Reaktionen in vollkommen einwandfreier Weise auszulösen imstande ist. Das war für die weitere Verfolgung der Frage wichtig. Soviel stand auf Grund der bisherigen Versuche fest: Einseitige Belichtung vermag selbst bei kontinuierlicher Einwirkung in einer Stärke, die eine einwandfreie positiv phototropische Reaktion der negativ geotropisch gestimmten Teile des Hypokotyls hervorruft, die zu Beginn der Keimung vorhandene starke autonome Krümmungstendenz nicht zu unterdrücken. Immer noch stand aber die Frage offen, ob nicht trotz des Ausbleibens der Reaktion bei den Versuchen doch im Verlaufe des ersten Wachstums eine phototropische Induktion stattfindet, die bei entsprechender Verhinderung des autonomen Krümmungswachstums auch durch eine Reaktion offenbar würde. Bekanntlich unterdrückt das positiv geotropische Wachstum die primäre autotropische Tendenz so vollkommen, daß unter normalen Bedingungen keimende Embryonen auch nicht die kleinste Abweichung von der Vertikalen zeigen. Mit Rücksicht auf die geotropische Umstimmung der basalen Teile des Keimstengels, nach

welcher das Organ in zwei verschieden reagierende Teile zerfällt, die bei Einführung eines neuen Faktors eine sichere Beurteilung der Bewegungen des an den Kotyledonen befestigten Systems sehr erschweren, wurden die ersten phototropischen Versuche bei veränderter, geotropischer Reaktionsmöglichkeit ausgeführt. Das bekannte Ergebnis der Versuche zwang mich aber doch, die Bewegungsvorgänge des Hypokotyls bei einseitiger konstanter Belichtung unter gleichzeitiger geotropischer Reaktionsmöglichkeit zu prüfen.

Versuch 35.

Durch 24 Stunden gequollene Früchte wurden entschält und die Embryonen wurzelrecht an den Keimblättern mit Nadeln in feuchten, innen an der Rückwand und den Seitenwänden geschwärzten Küvetten auf Kork befestigt. Hierbei kam teils die Flach-

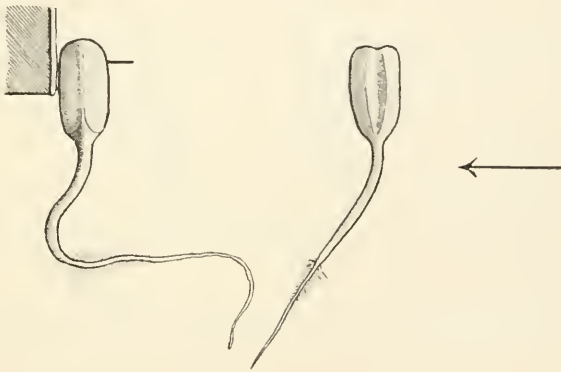


Fig. 29.

In feuchter Küvette einseitig kontinuierlich beleuchtete Keimlinge von *Helianthus annuus*, 24 Stunden nach Beginn der Streckung.

seite, teils die Schmalseite der Kotyledonen gegen die Lichtquelle zu liegen. Beginn der Belichtung am 26. II., 11³⁰ h vorm.

- 27. II. Alle Keimlinge gestreckt; Hypokotyl 0,6 cm lang, bei der Mehrzahl ganz deutlich ein ganz scharfes Wegkrümmen vom Lichte bemerkbar.
- 28. II. Die negativ phototropische Reaktion ist überall eingetreten; die Ablenkungswinkel betragen 30°, 45° und sogar 60° von der Vertikalen. Hypokotyl 1,5—1,8 cm lang, an der Basis beginnt bei den längeren Keimlingen die negativ geotropische Aufkrümmung, die stets gegen die Lichtquelle hin gerichtet ist. Den Stand der Versuchspflanzen gibt Fig. 29 wieder.

Der mehrmals wiederholte Versuch zeigt, daß der Hypokotyl von *Helianthus*, dessen erste autonome Krümmungstendenz durch die geotropische Reaktion völlig unterdrückt wird, in der Tat

während seines positiv geotropischen Wachstums phototropisch zu reagieren vermag und zwar bei einer Beleuchtungsstärke, die in den negativ geotropisch gestimmten Zonen positiven Phototropismus induziert, negativ phototropisch.

Die nächste Frage war nun die, ob zur Erzielung der phototropischen Reaktion eine konstante Belichtung unumgänglich notwendig oder, ob die temporäre Einwirkung einseitiger Belichtung, wie sie durch das für die Verhältnisse in freier Natur maßgebende Tageslicht erfolgt, auch genügt, um nach der nächtlichen Streckung die erfolgte phototropische Induktion an der Reaktion zu erkennen. Der folgende Versuch beantwortet die Frage in positivem Sinne.

Versuch 36.

Wie für den vorhergehenden Versuch vorbereitete Embryonen gelangten in entsprechenden Küvetten am 2. III. um 12³⁰ h nachm. ans Tageslicht.

3. III. 9 h vorm. Hypokotyl durchwegs bis zu einer Länge von 5 mm gestreckt, streng in der Schwerkraftsrichtung.

7 h nachm. Bei sämtlichen Keimlingen ist eine Abkrümmung vom Lichte bemerkbar.

4. III. 9 h vorm. Hypokotyle 8—12 mm lang, teils s-förmig, teils nur vom Lichte weggekrümmt.

Die Wurzeln beginnen, wie bei feuchter Kultur im Tageslichte immer, zu kränkeln.

Die Nachtperiode hat die negativ heliotropische Krümmung nicht ausgeglichen, die Ablenkungen sind aber nicht so stark wie bei kontinuierlicher Belichtung.

Mit Rücksicht darauf, daß das Wachstum des Hypokotyls bei den vorhergehenden Versuchen in einem relativ kleinen, abgeschlossenen Luftvolumen erfolgte, bestand die Möglichkeit, daß bei künstlicher kontinuierlicher Belichtung Einflüsse thermischer Natur an der Abkrümmung vom Lichte mitbeteiligt seien. Man könnte daran denken, daß die dem Lichte zugekehrte Seite des Keimstengels stärker erwärmt wird als die abgekehrte und infolgedessen in rascherem Tempo wächst; zudem ist innerhalb der Atmosphäre ein tropistisch wirksames Temperaturgefälle nicht ausgeschlossen. Zur Ausschaltung der möglichen, wenn auch nicht sehr wahrscheinlichen Mitwirkung des thermischen Faktors ließ ich die Hypokotyle gleich von allem Anfange an in Wasser wachsen.

Versuch 37.

Die in bekannter Weise vorbereiteten Embryonen wurden in den Küvetten derart befestigt, daß Hypokotyl und Würzelchen in Wasser tauchten, das gesamte Wachstum

der Organe demnach im gleichmäßig temperierten Wasser erfolgen mußte. Beginn der Belichtung 4. III. 4 h nachm.

5. III. Trotz des geringeren Wachstums gegenüber den Kontrollkeimlingen in Luft deutliche negativ phototropische Reaktion.
6. III. Ablenkungswinkel von der Vertikalen durchschnittlich 45° , bei einzelnen Keimlingen Beginn der basalen Aufkrümmung. Länge des Hypokotyls 1,2 bis 1,6 cm gegenüber 2 cm in Luft, Länge der Wurzel 1,5 cm gegenüber 4 cm in Luft.

Das Ergebnis des Versuches zeigt, daß die zur Beobachtung gelangende Wegkrümmung vom Lichte zweifellos eine negativ phototropische Reaktion ist.

Wir erinnern uns, daß nach den Ergebnissen von Versuch 6 (S. 527) die bei Rotation auf dem Klinostaten in der ersten Streckungsperiode des Hypokotyls zutage tretende autonome Krümmung um so schwächer ausfällt, je länger zuvor das Wachstum unter konstanter Einwirkung des Schwerereizes erfolgt ist. Schon

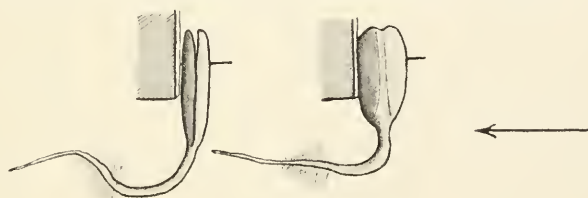


Fig. 30.

Um die horizontale Klinostatenachse rotierende und einseitig beleuchtete Keimlinge von *Helianthus annuus*, 16 Stunden nach Versuchsbeginn.

eine positiv geotropische Streckung, die das Wurzelende bis an die äußere Oberfläche der Fruchtschale geführt hat, genügt, um bei darauf folgender Rotation eine bedeutende Schwächung der Krümmungsfähigkeit zu erzielen. Auf Grund dieser Erfahrung wiederholte ich die Versuche unter einseitiger Belichtung und Ausschluß geotropischer Reaktionsmöglichkeit mit Embryonen, die während der Quellung in feuchtem Sägemehl ihr Hypokotyl bis zu einem Millimeter Länge gestreckt hatten. Hierdurch sollte es gelingen, die phototropische Reaktion möglichst rein zum Ausdruck zu bringen.

Versuch 38.

Beginn der Rotation unter konstanter einseitiger Belichtung am 5. III. 4 h nachm.

6. III. Bei allen Keimlingen, gleichviel, ob das Licht die Flanke oder eine Fläche der Kotyledonen trifft, exakte negativ phototropische Reaktion: der Hypokotyl wächst nach Ausführung einer Abkrümmung von 90° in der Strahlenrichtung fort (Fig. 30).

7. III. Zu der negativen Reaktion der primären Streckungszone ist in den basalen Partien die positive hinzugetreten, wodurch *s*-förmige Krümmungen erzielt werden.

Nach Überwindung der primären autonomen Krümmungstendenz durch die positiv geotropische Reaktion tritt, wie wir sehen, bei fernerm Wachstum auf dem Klinostaten und kontinuierlicher einseitiger Belichtung eine exakte negativ phototropische Reaktion ein, zu der sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung bei konstanter Lichtstärke der geotropischen Umstimmung entsprechend in den basalen Zonen eine positiv phototropische Reaktion gesellt. Wie unter dem Einflusse der Schwerkraft der Hypokotyl 48 Stunden nach Keimungsbeginn zu einer *s*-förmigen Krümmung veranlaßt wird, so auch unter dem Einflusse des einseitig wirkenden Lichtes. Nicht beantworten läßt sich allerdings die Frage, ob der Hypokotyl gleich zu Beginn der Keimung phototropisch empfindlich ist oder nicht. Denn das totale Ausbleiben der phototropischen Reaktion bei Keimung auf dem Klinostaten unter einseitiger Belichtung und das Auftreten der regellosen starken autonomen Krümmungen unter diesen Bedingungen läßt sich sowohl damit begründen, daß dem Organ zu Beginn des Wachstums die phototropische Erregbarkeit überhaupt abgeht, als auch damit, daß die phototropische Reizkette so langsam verläuft, daß die entsprechenden Glieder zur Überwindung der nun einmal vorhandenen autonomen Krümmungstendenz nicht rechtzeitig eingreifen. Ebenso läßt sich nicht mit Sicherheit sagen, ob die Beeinflussung der auf dem Klinostaten im Dunkeln auftretenden Krümmungserscheinungen durch das kurz andauernde, primäre, positiv geotropische Wachstum als eine Nachwirkung des Schwerereizes aufzufassen ist oder nicht. Es könnte auch sein, daß zu diesem Zeitpunkte das autonome Krümmungsbestreben vollkommen selbstregulatorisch gemäßigt wird, um schließlich fast völlig zu erlöschen. Der weitere Krümmungsverlauf im Hypokotyle von Embryonen, die rotierend gekeimt haben (Versuch 6, S. 526) macht meines Erachtens letzteres wahrscheinlicher. Wie dem auch sei, die Schwerkraft kann die zu Beginn der Keimung vorhandene Krümmungstendenz durch die geotropische Reaktion völlig unterdrücken, das Licht als tropistisch wirkendes Agens vermag das nicht. Erst nachdem die erste Streckung unter dem Einflusse der Schwerkraft erfolgt ist und selbst dann, wenn es sich hierbei nur um eine ganz minimale Streckung handelt, wirkt auch das Licht wachstumsrichtend.

Es mußte nun noch festgestellt werden, ob sich die negativ phototropische Reaktionsfähigkeit im Hypokotylgipfel auch nach erfolgter geotropischer Umstimmung in der Basis des Organs erhält. Zugleich sollten die folgenden Versuche zeigen, ob die nachgewiesene negativ phototropische Reaktion des Hypokotyls sich auch dann nachweisen läßt, wenn die Pflanzen in Erde wurzeln.

Versuch 39.

Helianthus-Früchte, wurzelrecht gepflanzt, in Sägemehl angekeimt und hier im Dunkeln solange belassen, bis die Wurzel eine zu genügender Befestigung der Keimlinge in Erde geeignete Länge erreicht hatte. Keimlinge verschiedener Länge mit ganz geradem Hypokotyl wurden hierauf in je einer Reihe in Gefäße mit Erde verpflanzt. Aufstellung normal. Beginn der Belichtung 7. III. 11 h vorm. Abends keine Veränderung.

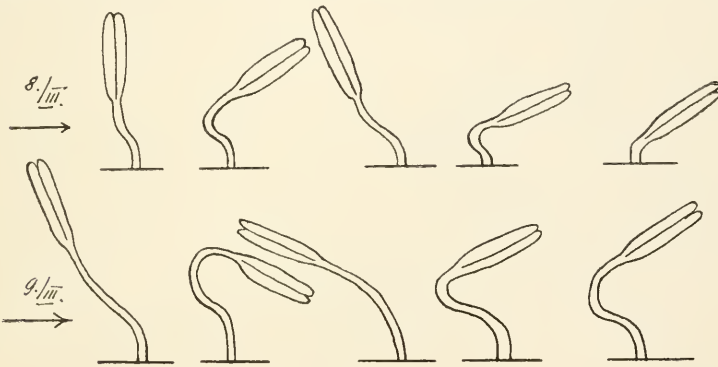


Fig. 31.

Wirkung einseitiger kontinuierlicher Belichtung auf Keimlinge von *Helianthus*, die in Erde wurzeln, unter gleichzeitiger normaler Schwerkraftwirkung.

8. III. Die Krümmungstypen sind in Fig. 31 dargestellt. Bei den kürzesten Keimlingen nur negativ phototropische Reaktion, bei den Keimlingen mittlerer Länge Überwiegen der negativ phototropischen Reaktion, bei den langen Keimlingen eben noch merkliche negativ phototropische Reaktion.
9. III. Die entsprechenden Veränderungen sind wieder in Fig. 31 dargestellt. Beachtenswert ist die Verstärkung der Gipfeinkrümmung, an der allerdings der positive Geotropismus mitbeteiligt ist. Die älteren (längeren) Keimlinge haben einen aufgerichteten Gipfel.
10. III. Bei allen Keimlingen beginnt der Gipfel sich aufzurichten. Alle sind positiv phototropisch gekrümmt.

Schließlich wurde derselbe Versuch derart variiert, daß die Keimpflanzen zur Ausschaltung der geotropischen Reaktionen nach erfolgter Überpflanzung in Erde sofort auf den Klinostaten kamen, wo sie unter kontinuierlich einseitiger Belichtung rotierten.

Versuch 40.

Beginn der Rotation und Belichtung 9. III. 11 h vorm. Nachmittags und abends keine Reaktion ¹⁾.

10. III. 10 h vorm. Ein Keimling schwach negativ phototropisch, ein Keimling an der Basis schwach positiv phototropisch gekrümmt.
 1 h nachm. Beginn einer deutlichen s-förmigen Krümmung bei allen Keiml.
 5 h nachm. Hauptkrümmungstypen in Fig. 32.
 11. III. 9 h vorm. Die Veränderungen sind in Fig. 32 ersichtlich; bei den älteren Keimlingen wird die negativ phototropische Krümmung rückläufig.
 12. III. Die Gipfelkrümmung geht bei allen Keimlingen zurück.

Aus den geschilderten Versuchen ergibt sich die interessante Tatsache, daß in auffallender Übereinstimmung mit dem geotropischen Verhalten auch rücksichtlich des Phototropismus im Verlaufe der Keimlingsentwicklung von *Helianthus* eine Zeit existiert,

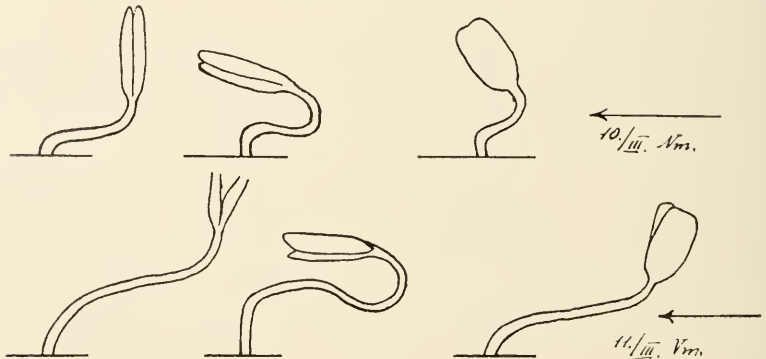


Fig. 32.

Wirkung kontinuierlicher einseitiger Belichtung auf Keimlinge von *Helianthus*, die in Erde wurzeln und auf dem Klinostaten rotieren.

während welcher bei gleichbleibenden Außenbedingungen die basale (negativ geotropisch gestimmte) Zone positiv, die apikale (positiv geotropisch gestimmte) Zone negativ reagiert. Und ebenso wie die positiv geotropische Stimmung nach Ablauf von beiläufig 4 Tagen nach Keimungsbeginn allmählich erlischt, schwindet auch die negativ phototropische Reaktionsfähigkeit in den betreffenden Zonen des Keimstengels vollkommen. Anisotropien von ganzen Organen sind auch rücksichtlich des tropistischen Lichtreizes be-

1) Der Hypokotyl hat zur Zeit der geotropischen Umstimmung ein sehr geringes Wachstum (vgl. Schütze, a. a. O., S. 418, 419 u. 421; Wachstumskurven für den Hypokotyl von *Lupinus albus*).

kannt, bemerkenswert bleibt jedoch die Koinzidenz des phototropischen Verhaltens mit dem geotropischen, über deren innere Ursachen keine sichere Vorstellung möglich ist.

Ob sich bezüglich der phototropischen Bewegung im Hypokotyl während seiner positiv geotropischen Wachstumsperiode eine von der Beleuchtungsintensität abhängige Gesetzmäßigkeit im Sinne der Müller-Oltmannsschen Theorie¹⁾ feststellen läßt, wie dies Linsbauer und Vouk für die negativ phototropischen Keimwurzeln von *Raphanus* und *Sinapis* unter bestimmten Bedingungen zu zeigen gelungen ist²⁾, wurde nicht untersucht. Es lag jedoch im Plane der vorliegenden Untersuchungen zu zeigen, daß unter entsprechenden Beleuchtungsverhältnissen an der Einkrümmung des Gipfels von nicht zu weit vorgeschrittenen *Helianthus*-Keimlingen auch ein phototropischer Reiz mitbeteiligt sein kann.

Die negativ phototropische Reaktionsfähigkeit des Keimstengels in seiner ersten Streckungsperiode war, wenn wir von ganz speziellen Fällen absehen, die sich in Anpassung an ganz bestimmte Keimungs- und Lebensbedingungen entwickelt haben wie das schon von Dutrochet erkannte Verhalten des Hypokotyls von *Viscum*³⁾, bisher nicht bekannt und es lag nahe, auch andere Keimpflanzen in dieser Hinsicht zu prüfen, soweit es die zur Verfügung stehende Zeit gestattete. Ich untersuchte die Keimpflanzen von *Sinapis alba*, *Ipomoea purpurea* und *Cucurbita Pepo*.

Die Versuche mit *Sinapis* begegneten manchen Schwierigkeiten. Aus dem Vorhergehenden (vergl. S. 578) ist bekannt, daß der positive Geotropismus aus dem Hypokotyl des Senfkeimlings un-
gemein rasch verschwindet. Es galt daher, den kurz andauernden Zustand für die Belichtungsversuche zu treffen. Dies gelang erst nach mehreren vergeblichen Bemühungen. Von der Prüfung in Erde wurzelnder Keimpflanzen mußte ganz abgesehen werden; im Zeitpunkte, der eine sichere Fixierung der Pflanzen in Erde ermöglicht, reagiert der Hypokotyl nur mehr negativ geotropisch und positiv phototropisch. Bei den Versuchen mit gequollenen Samen in feuchter Kuvette mußte erst eine entsprechende Wasserversorgung

1) N. J. C. Müller, Botanische Untersuchungen, I, 1872. Oltmanns, Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen, Flora, 1892; Über positiven und negativen Heliotropismus, Flora, 1897.

2) K. Linsbauer und Vouk, Zur Kenntnis des Heliotropismus der Wurzeln (Vorl. Mitteil.). Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 27, 1909.

3) Dutrochet, Recherches anatomiques et physiologiques, 1824, S. 92.

und Befestigung der Samen ausprobiert werden. Am zweckmäßigsten erwies sich eine Anordnung, wie sie in Figur 33 beim ersten Keimling dargestellt ist. Hierbei wurden die Samen nach halbstündiger Vorquellung nebeneinander an der Unterseite eines horizontalen Korkstreifens knapp am belichteten Rande mit einer feinen Nadel schief befestigt. Der Wasserzufluß erfolgte durch einen zwischen Kork und Samen liegenden Filtrierpapierstreifen, der an beiden Enden des Korkes in das den unteren Teil der Küvette ausfüllende Wasser tauchte. Im folgenden ist ein solcher Versuch mitgeteilt.

Versuch 41.

Samen von *Sinapis* wurden nach halbstündiger Quellung sofort in feuchten Küvetten in der geschilderten Weise auf Kork fixiert. Beginn der künstlichen Belichtung 23. II. 5 h nachm., 18 Samen.

24. II. 9 h vorm. Das Würzelchen beginnt bei den meisten durchzubrechen; 2 Keimlinge haben schon ein Würzelchen von 2 mm Länge, deren Hypokotyl wächst in vertikaler Richtung ohne Ablenkung nach abwärts.



Fig. 33.

Wirkung kontinuierlicher einseitiger Belichtung in den ersten Streckungsstadien des Hypokotyls von *Sinapis alba* unter gleichzeitiger normaler Schwerkraftswirkung. Keimung und Wachstum in feuchter Küvette.

3 h nachm. Der Hypokotyl der Keimlinge wird sichtbar und ist durchwegs vom Lichte etwas abgewendet.

25. II. 9 h vorm. Unabhängig von der Lage der Kotyledonen zum Lichte sind sämtliche Hypokotyle vom Lichte abgewendet. Nur die zwei Vorläufer zeigen gar keine phototropische Reaktion. Der Zustand der Keimlinge (Haupttypen) ist in Fig. 33 dargestellt.

10 h nachm. Die negativ geotropische Aufkrümmung macht sich allenthalben stark bemerkbar.

Derselbe Effekt wurde auch bei Versuchen im Tageslichte erzielt.

Versuch 42.

Beginn der Belichtung 2. III. 12³⁰ h nachm. 12 Samen.

3. III. 9 h vorm. Aus 2 Samen erscheint das Würzelchen.

7 h nachm. Es keimen noch 2 Samen.

4. III. 11 h vorm. Die zwei Verläufer zeigen keine phototropische Reaktion, die übrigen 6 Keimlinge deutlich negativ phototropisch abgelenkt; 4 Samen keimen nicht.

Die reine negativ phototropische Reaktion trat bei Versuchen auf dem Klinostaten und einseitiger konstanter Belichtung sehr schön zutage. Hierbei mußte mit Rücksicht auf die aus Versuch 29 (Seite 579) hervorgegangene Tatsache, daß im allgemeinen eine sichere Durchbrechung der Samenschale seitens des Würzelchens und Hypokotyls nur unter dem Einflusse der Schwerkraft möglich ist, das erste Erscheinen des Würzelchens abgewartet und erst dann der Klinostat in Tätigkeit gesetzt werden. Da aber dieser Zeitpunkt nicht für alle Samen derselbe ist, wurde bei jedem Versuche nur bei einer bestimmten Anzahl von Keimlingen eine exakt negativ phototropische Reaktion erzielt. Unentschieden bleibt, ob der zu Beginn des Wachstums negativ phototropisch reagierende Keimstengel von *Sinapis* selbst lichtempfindlich ist oder ob wir es mit einer Transmission des Lichtreizes aus der perzipierenden Wurzel zu tun haben. Für den Hypokotyl von *Helianthus* kommt dies in Anbetracht des Verhaltens in Erde wurzelnder Keimpflanzen sicher nicht in Frage.

Vollkommen ergebnislos verliefen die vielen Versuche mit Keimpflanzen von *Ipomoea* und *Cucurbita*. Bei jener vereitelt die während des positiv geotropischen Wachstums mit ziemlicher Plötzlichkeit einsetzende, auch durch die Schwerkraftswirkung nicht unterdrückbare autonome Bewegung (vergl. S. 585) jede sichere Beurteilung, der Keimstengel dieser reagiert in seiner positiv geotropischen Zone (dies gilt für Tageslicht und die verwendete künstliche Beleuchtung) mit aller Gewißheit überhaupt nicht phototropisch.

B. Zusammenfassung.

1. Der Hypokotyl von *Helianthus annuus* ist während seiner positiv geotropischen Wachstumsperiode negativ phototropisch. Gleichzeitig mit der geotropischen Umstimmung vollzieht sich bei gleich bleibenden Außenbedingungen in seinen basalen Teilen der phototropische Stimmungswechsel; unterdessen behalten seine apikalen Teile neben der positiv geotropischen auch die negativ phototropische Reaktionsfähigkeit für einige Zeit (bis zu einem Alter von beiläufig 4 Tagen) bei.

2. Eine Unterdrückung der zu Beginn der Keimung vorhandenen starken autonomen Krümmungstendenz durch den Phototropismus ist unmöglich. Die phototropische Reaktion tritt erst dannzutage, wenn das erste Wachstum unter dem Einflusse der Schwerkraft, die jede Abweichung von ihrer Wirkungsrichtung verhindert, erfolgt ist. Hierzu genügt eine vorausgehende Streckung bis zu einer Hypokotyllänge von nicht ganz 1 mm¹⁾).

3. Auch der Hypokotyl von *Sinapis alba* reagiert während der kurz andauernden Periode positiv geotropischen Wachstums negativ phototropisch. Eine gleichzeitige Anisotropie des Keimstengels läßt sich rücksichtlich des Phototropismus ebenso wenig nachweisen wie rücksichtlich des Geotropismus.

4. Ein sicheres Urteil über den Phototropismus des Keimstengels von *Ipomoea purpurea* während seines positiv geotropischen Wachstums ist wegen der nicht unterdrückbaren und selbst durch den Geotropismus nur schwach beeinflussbaren autonomen Krümmung seiner apikalen Zone unmöglich.

5. Der Keimstengel von *Cucurbita Pepo* reagiert in seinen positiv geotropischen Zonen nicht phototropisch.

6. An der Gipfeleinkrümmung junger, im Tageslichte wachsender Keimpflanzen von *Helianthus* kann bei entsprechenden Beleuchtungsverhältnissen der Phototropismus mitbeteiligt sein.

VIII. Über die Faktoren, von welchen die Ausbildung des Stemmorgans an der Grenze zwischen Hypokotyl und Wurzel abhängig ist.

A. Einleitende Bemerkungen.

Einige Embryonen zeichnen sich durch eine schon im ruhenden Samen vorhandene Anschwellung des Wurzelhalses aus, bei anderen entwickelt sich erst im Verlaufe der Keimung an der Übergangsstelle zwischen Hypokotyl und Wurzel eine Verdickung, die dem wachsenden Keimling bei der Befreiung von der Samenschale be-

1) Ich möchte Versuch 35, eventuell auch Versuch 38 und 40 als Vorlesungsversuche zur Demonstration negativ phototropischen Verhaltens sowohl mit Rücksicht auf die Einfachheit der Anordnung als auch im Hinblick auf die prompte Reaktionsfähigkeit des leicht zu beschaffenden Objektes an Stelle des bisherigen Schulobjektes (*Sinapis*-Wurzel) bestens empfehlen.

hilflich ist. Am bekanntesten ist die Erscheinung bei den Cucurbitaceen, bei welchen sich die erwähnte Verdickung unter normalen Verhältnissen einseitig entwickelt. Schon Forschern der siebziger Jahre des abgelaufenen Jahrhunderts war es aufgefallen, daß die Verdickung nicht in konstanter Abhängigkeit von den morphologischen Verhältnissen des Samens entsteht, vielmehr in ihrer Lokalisation beeinflussbar ist. So soll sich das geburtshelfende Organ nach Tscherning¹⁾ stets im Innern des Biegungswinkels von Hypokotyl und Wurzel durch Auspressung peripherer Rindenschichten bilden, während Flahault²⁾ hierfür die relative Lage des Embryos zur Erdoberfläche verantwortlich macht. Ch. Darwin³⁾, der richtig erkannte, daß das Organ in seinen oberen Teilen aus Elementen des Stengels, in seinen unteren aus Elementen der Wurzel besteht, und die Raschheit seiner Entwicklung festgestellt hat, faßt die Abhängigkeit der Entwicklung von der jeweiligen Konkavseite der Stengel- und Wurzelbiegung als Anpassungserscheinung an die geburtshelfende Funktion der Anschwellung auf. Aus Bemerkungen Fr. Darwins⁴⁾, der bei rotierenden Embryonen eine ringförmige Ausbildung des Wulstes festgestellt hat, geht hervor, daß es sich bei der Entstehung der Anschwellung um eine Reaktion auf den Schwerkraftsreiz handeln könnte. Ausgedehnte Versuche über die Abhängigkeit der Entwicklung des Organs von der Angriffsrichtung der Schwerkraft und von den durch die Krümmung von Hypokotyl und Wurzel geschaffenen inneren Verhältnissen hat Noll⁵⁾ ausgeführt, dem wir überdies Untersuchungen über die anatomischen Verhältnisse im Organe und über die Beeinflussung des Keimungsverlaufes von der Ausgangsstellung der Samen und damit von der Ausbildungsweise des Wulstes verdanken. Von Noll wurde auch die Bezeichnung „Stemmorgan“ geprägt, die in den folgenden Zeilen verwendet ist. Nach Noll ist die Entwicklung des Stemmorgans bei *Cucurbita*-Keimlingen von zwei, in

1) Tscherning, Untersuchungen über die Entwicklung einiger Embryonen bei der Keimung. Tübinger Inauguraldissertation, 1872, Taf. 1, Fig. 1, 2, 3.

2) Flahault, Sur le talon de la tigelle de quelques Dicotylédones. Bull. de la soc. botan. de France, Bd. XXIV, 1877, S. 200 ff.

3) Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, S. 85, Fig. 62.

4) Fr. Darwin, Hamilton Acton, Practical Physiology of Plants, Cambridge, 1895, S. 192 ff., Fig. 38.

5) Noll, Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen. Landwirtsch. Jahrb., 1901, Erg.-Bd. I, S. 145—165.

ihrer Wirkung korrelativ verbundenen Faktoren abhängig: 1. vom Schwerkraftsreize, 2. von der morphästhetischen Reizwirkung der geotropischen oder autonomen Krümmung von Hypokotyl und Wurzel. Die erste Abhängigkeit leitet der genannte Forscher aus folgenden Versuchsergebnissen ab: Das Stemmorgan entwickelt sich einseitig und stets an der dem Erdboden zugekehrten Seite bei inverser oder horizontaler Ausgangslage der Embryonen und aus schiefer Lage, wenn ein für verschiedene Rassen ungleichwertiger Grenzwinkel nicht überschritten wird. Es wird ringförmig aus vertikaler und schwach geneigter Ausgangslage der Embryonen und bei Rotation auf dem Klinostaten. Durch Drehung horizontal liegender Embryonen, an welchen sich das Stemmorgan einseitig zu entwickeln beginnt, um 180° erhält man an der neuen Unterseite einen in der Folge die primäre Wulstbildung überflügelnden zweiten Wulst.

Über die theoretischen Vorstellungen, die sich Noll von der Schwerkraftwirkung und über die Ausdehnung der Reizfelder in den an der Ausbildung des Wulstes beteiligten Zellen macht, braucht an dieser Stelle nichts bemerkt zu werden¹⁾. Uns genügt festzustellen, daß den Ausführungen Nolls zufolge die Schwerkraft eine radiale und zentrifugale Streckung — um diese handelt es sich zunächst bei der Wulstbildung — in den entsprechenden Zonen von Hypokotyl und Wurzel hervorruft, jedoch nur dann, wenn sie parallel zur Längsachse des normal gestellten Keimlings wirkt oder ihre Richtung mit der Achse einen kleinen Winkel einschließt; bei anderer Ausgangslage aber nur dort, wo ihre Wirkung in Bezug auf die Zentralachse des Individuums zentrifugal gerichtet ist, also in der gegen den Erdboden schauenden Hälfte der Zone. Da nun Noll bekanntlich die Sachs'sche Auffassung von der Geoperzeption auf dem Klinostaten, die allerdings erst später durch die Versuche Fittings²⁾ in exakter und völlig einwandfreier Weise erwiesen wurde, geteilt hat, ist ihm die ringförmige Ausbildung des Stemmorgans bei Keimlingen, die in paralleler Lage zur horizontalen Klinostatenachse rotieren, wobei nacheinander sämtliche Punkte der organbildenden Zone in die Reizlage gelangen, mit ein

1) Die zugrundeliegenden Gedanken finden sich in Noll, *Heterogene Induktion*, Leipzig, 1892 und Noll, *Über Geotropismus*, *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXXIV, S. 457 ff.

2) Fitting, *Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang*. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XLI, 1905, S. 285 ff.

Beweis für die Abhängigkeit der Organentwicklung von der Schwerkraft. Die Tatsache, daß das Stemmorgan bei Pflanzen, die sich zu Beginn der Keimung auf dem Klinostaten autonom krümmen, einseitig und zwar an der Konkavseite zur Entwicklung gelangt, führt Noll auf einen morphästhetischen Reiz zurück, der die Reaktion auf den Schwerkraftsreiz in diesem Falle völlig unterdrückt. Wie die Seitenwurzelbildung durch den Formreiz der gekrümmten Hauptwurzel¹⁾, sei auch die Ausbildung des Stemmorgans durch einen von der Hypokotyl- und Wurzelkrümmung ausgehenden morphästhetischen Reiz veranlaßt. Ebenderselbe Reiz verhindert nach Noll die ringförmige Ausbildung des Stemmorgans bei Keimlingen, deren Hypokotyl und Wurzel sich aus horizontaler Lage geotropisch in die vertikale Lage eingestellt und damit jene Reizlage für den Schwerkraftsreiz erreicht haben, bei welcher zu diesem frühen Zeitpunkte eigentlich noch eine allseitige radial-zentrifugale Zellstreckung der Zone erfolgen sollte. Für das Vorhandensein eines solchen Reizes sprechen schließlich Versuche mit Keimlingen, deren kurzer Hypokotyl zwangsweise nach aufwärts gekrümmt wurde. Derartig behandelte Keimlinge entwickelten zwei Stemmorgane, eines an der Unterseite infolge des Schwerkraftsreizes, eines an der konkaven Oberseite infolge des Körperformreizes²⁾. Allerdings gelang, wie Noll mitteilt, der Versuch nicht immer.

In jüngster Zeit haben W. Crocker, L. J. Knight und E. Roberts Untersuchungen mit *Cucurbita*-Keimpflanzen veröffentlicht³⁾, durch welche die genannten Autoren in bezug auf die Beeinflussbarkeit der Stemmorganentwicklung zu ganz anderen Schlüssen gelangen. Die Versuche wurden mit verschiedenen Kürbissrassen und mit großer Individuenzahl ausgeführt. Als bemerkenswertes Ergebnis ist hervorzuheben, daß sich die verschiedenen Rassen hinsichtlich des Stemmorgans und seiner Entwicklung nicht gleich verhalten. Auf Grund von Rotationsversuchen mit horizontaler und schief stehender Klinostatenachse und auf Grund von Versuchen, in welchen die Schwerkraft durch verschieden stark gewählte Zentrifugalkräfte ersetzt wurde, gelangen die Autoren zum Schlusse, daß sich eine Beeinflussung der Stemmorganentwicklung durch die

1) Noll, Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landwirtsch. Jahrb., 1900, S. 412.

2) Noll, Zur Keimungsphysiologie usw., S. 159, Fig. 3.

3) W. Crocker, L. J. Knight and Edith Roberts, The peg of the *Cucurbitaceae*. Botanical Gazette, Bd. 50, 1910, S. 321—339.

Schwerkraft nicht beweisen lasse. Das Primäre ist bei allen Versuchen, die dahin abzielten, durch entsprechende Massenwirkung eine Trennung des geotropischen Vorganges und der Stemmorganbildung zu erreichen, stets die Krümmung von Hypokotyl und Wurzel, die Stemmorganentwicklung ist das Sekundäre und von der Krümmung der beteiligten Organe abhängig. Nach allem ist das Stemmorgan von *Cucurbita* ein integrierender Bestandteil der Pflanze, der dann, wenn die Krümmung, wie bei Wachstum aus normaler Anfangslage oder bei Rotation um die horizontale Klinostatenachse, ausbleibt, allseitig und gleichmäßig entwickelt wird. Auf die Krümmung von Hypokotyl und Wurzel, die teils durch die Schwerkraft, zum größten Teil aber mechanisch durch die hemmende Wirkung der Samenschalenhälften hervorgerufen wird, ist seine Einseitigkeit zurückzuführen. Welcher Art die Beeinflussung des Stemmorgans durch die Krümmung von Hypokotyl und Wurzel sei, darüber äußern sich die Autoren nicht. Schließlich wird in der genannten Arbeit noch hervorgehoben, daß der Kontakt mit der Samenschale die Weiterentwicklung des Organs begünstigt, eine Tatsache, die auch Noll nicht entgangen war.

Wenn wir versuchen, die Auffassung Nolls und die Auffassung der amerikanischen Autoren kurz zusammenzufassen, so kann gesagt werden: Nach Noll ist die Entwicklung des Stemmorgans von der Schwerkraft und von der Hypokotyl- und Wurzelkrümmung abhängig — nach Crocker, Knight und Roberts von der Krümmung der betreffenden Organe allein; nach Noll wirkt die Krümmung als morphästhetischer Reiz — wie sich die drei amerikanischen Autoren die Einwirkung der Krümmung denken, ist aus ihrer Mitteilung nicht zu entnehmen. Der wesentlichste Unterschied der Auffassungen liegt jedoch in folgendem: Crocker, Knight und Roberts legen in Anbetracht der verschiedenartigen Beeinflussbarkeit des Stemmorgans bei den verschiedenen untersuchten Rassen und unter Hinweis auf jene Typen, bei welchen sich schon im ruhenden Samen eine ähnliche Bildung vorfindet, besonderes Gewicht darauf, hervorzuheben, daß das Stemmorgan durch äußere Faktoren nicht erst hervorgerufen, sondern in seiner Entwicklung bloß beeinflusst werde; aus dem Wortlaut der Noll'schen Mitteilung hingegen gewinnt man den Eindruck, daß Noll die radial-zentrifugale Zellstreckung in der Grenzzone von Hypokotyl und Wurzel direkt als eine spezifische Reaktion auf den Schwerkraftsreiz und auf den Körperformreiz auffaßt. Wie ich vorweg-

nehmen möchte, besteht meines Erachtens in diesem Punkte die Auffassung der amerikanischen Autoren zu Recht.

B. Versuche mit *Cucurbita*, *Cucumis*, *Cyclanthera* und *Scabiosa*.

Die Untersuchung über die Abhängigkeit der Krümmungen des Keimstengels von äußeren Faktoren führte mich auch zur Beachtung der Stemmorganentwicklung und veranlaßte mich, eigene Versuche durchzuführen, um eine Vorstellung von den Abhängigkeitsverhältnissen in der Entwicklung dieses Organs zu gewinnen. Ich experimentierte mit Samen eines gewöhnlichen Speisekürbisses, dessen Rassenzugehörigkeit sich nicht eruieren ließ, mit Samen von *Cucumis sativus*, *Cyclanthera explodens* und mit Früchten von *Scabiosa prolifera*. Das Arbeiten mit Vertretern verschiedener Gattungen und mit einem Typus aus einem anderen Verwandtschaftskreise sollte eine mehr generelle Auffassung der Verhältnisse ermöglichen. Zunächst galt es festzustellen, welche Veränderungen in der Gestaltung des bereits angelegten Stemmorgans an einem und demselben Individuum während der Keimlingsentwicklung vor sich gehen unter gleichzeitiger Beachtung der Bedingungen, unter welchen die Entwicklung erfolgt. Es ist dies ein Moment, das bei den früheren Versuchen nicht genügend beachtet wurde. Aus dem Folgenden wird hervorgehen, daß Größe und Gestalt des Organs sich im Laufe der individuellen Entwicklung bedeutend verändern und, da sich in jeder Versuchsreihe überdies ungleich wachsende Individuen vorfinden, ist es klar, daß bei Anwendung rein statistischer Protokollführung Fehler unterlaufen können.

Die Vorversuche mit Samen von *Cucurbita* zielten dahin ab, aus Samen, die in normaler, inverser und horizontaler Stellung in feuchten dunkeln Kammern fixiert wurden, erwachsende Keimpflanzen in bezug auf ihr Stemmorgan so oft als möglich zu beobachten. Die Keimlinge aus horizontalen Samen zeigten das allbekannte Verhalten. Die invers gestellten Hypokotyle und Wurzeln krümmten sich bald in der Ebene der Kotyledonen, bald darauf senkrecht, auch schiefe Lagen kamen vor. Während sich das Stemmorgan bei Krümmungen senkrecht zur Keimblatt- (Samen-)ebene in kräftiger Weise ausschließlich an der Konkavseite entwickelte, wiesen in der Kotyledonarebene gekrümmte Hypokotyle ein zweiseitiges, allerdings nach der Konkavseite hin stärker entwickeltes Stemmorgan

auf — vergl. Fig. 34. Die breiten Flanken des im Querschnitte elliptischen Hypokotyls neigen somit bei der verwendeten Rasse mehr zur Ausbildung der wulstförmigen Verdickung als die Schmal-

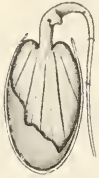


Fig. 34.

Aus invers fixiertem Samen erwachsener Keimling von *Cucurbita Pepo*, 3 Tage nach Keimungsbeginn.

gegegengesetzten Falle mußte sich der einseitig fixierte Hypokotyl zwangsweise krümmen, wonach je nach der Schalenbeschaffenheit am Fixierungspunkte entweder ein Abrutschen erfolgte (Fig. 35 B) oder bei fortgesetzter Fixierung die Hypokotylkrümmung verstärkt wurde (Fig. 35 C). Das in der Anlage bei allen Individuen

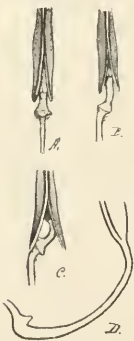


Fig. 35.

A, B, C aus wurzelrecht fixierten Samen in feuchtem dunklem Raume erwachs. Keiml. v. *Cucurbita Pepo*, 3 Tage nach Keimungsbeginn. D ein Keimling der Versuchsreihe nach weiteren 3 Tagen.

deutlich ringförmige oder zweiseitige Stemmorgan veränderte aber in der Folge, je nachdem es an der Samenschale Rückhalt gefunden oder nicht, seine Gestalt. Im ersten Falle war im Verlaufe der Entwicklung eine allmähliche Ausgleichung des Wulstes an der freien Hälfte des Organs zu beobachten, die nach endlicher Befreiung des Stützpunktes von der Samenschale zu dem in Fig. 35 D

dargestellten Zustande führte; im zweiten Falle erfolgte die allmähliche Ausgleichung allseitig und erzielte in gleicher Zeit einen Zustand, der bald vollkommen bald annähernd dem in Fig. 36 A dargestellten Bilde entsprach. Wenn wir von der ersten Entstehung des Stemmorgans zunächst absehen, so ergibt der Versuch, daß die fernere Entwicklung des Organs

jedenfalls von den Vorgängen des Wachstums im Hypokotyl abhängig ist und daß sich die Zellen des Wulstes an der Längsstreckung des Keimstengels beteiligen. Dadurch kann ein in der Anlage ringförmiges Stemm-

organ in der Folge einseitig werden. Zur Feststellung der Wulstentwicklung bei ungehemmtem Wachstum und des Einflusses des Samenschalenkontaktes auf die fernere Gestaltung des Organs dienten die folgenden Versuche mit entschälten Embryonen, die stets von Parallelversuchen mit vorgequollenen Samen begleitet waren.

Versuch 43.

Nach Quellung entschälte Embryonen von *Cucurbita Pepo* mittels Nadeln am 17. XII. in wurzelrechter Stellung in feuchten zylindrischen Glasgefäßen auf Kork fixiert.

18. XII. 7 h nachm. Die Wurzeln strecken sich.
19. XII. Auch der Hypokotyl hat sich gestreckt, teils vertikal nach abwärts, teils ist er schwach in der Kotyledonarebene oder senkrecht darauf gekrümmt.
20. XII. Das Stemmorgan ist deutlich erkennbar, durchwegs in der Anlage ringförmig. Die gestrigen schwachen Krümmungen des Hypokotyls sind ausgeglichen.
21. XII. Das Stemmorgan ist beiläufig bei der Hälfte der Keimlinge sehr kräftig entwickelt, bei der anderen Hälfte hat es sich seit gestern nicht weiter entwickelt.
22. XII. In den basalen Partien des Hypokotyls beginnt die negativ geotropische Aufkrümmung. Bei 20 % der Keimlinge ist durch diese Krümmung das Stemmorgan an der Konvexseite verschwunden. An den Keimlingen, deren Hypokotyle ein schwaches Stemmorgan entwickelt hatten, ist es heute eben noch wahrnehmbar (Fig. 36 B).



Fig. 36.

A Keimling A der vorhergehenden Figur vor der negativ geotrop. Aufkrümm. B Hypokotylbasis eines 5 Tage alten, in dunklem feuchtem Raume gewachs. Keiml. von *Cucurbita Pepo*; der ruhende Embryo war ohne Samenschale wurzelrecht fixiert.

Versuch 44.

Samen nach Quellung entschält und die Embryonen in horizontaler Flachstellung am 17. XII. in feuchten Kammern fixiert.

18. XII. Die Wurzel wächst positiv geotropisch.
19. XII. Auch der Hypokotyl hat sich gestreckt, ist positiv geotropisch gekrümmt, an seiner Konkavseite ist das Stemmorgan als kleiner Wulst schon sehr deutlich erkennbar.
20. XII. In den basalen Partien des Hypokotyls beginnt die negativ geotropische Aufkrümmung, das Stemmorgan hat sich seit gestern vergrößert, durchwegs einseitig.
21. XII. Hypokotyle gleichmäßig s-förmig gekrümmt.
22. XII. Das Stemmorgan hebt sich nur mehr wenig ab.
23. XII. Bei 25 % der Keimlinge ist die wulstförmige Verdickung verschwunden, bei den übrigen schwach angedeutet.

Versuch 45.

Samen nach Quellung entschält und die Embryonen am 17. XII. in horizontaler Kantenstellung auf Kork in feuchten Kammern befestigt.

18. XII. Wurzel wächst positiv geotropisch.

19. XII. Der Hypokotyl hat sich gestreckt und ist bei der Mehrzahl der Keimlinge positiv geotropisch gekrümmt, bei einigen Keimlingen gesellt sich zur geotropischen Abwärtskrümmung eine schwache Krümmung in der zu den Keimblattflächen normalen Ebene. Das Stemmorgan ist in seiner Anlage an den beiden seitlichen Flanken und im konkaven Bogen erkennbar (vgl. Fig. 37).

20. XII. Das Stemmorgan hat sich kräftig entwickelt, am stärksten an den beiden Seitenflanken und im ganzen in der Richtung gegen die konkave Seite, bei einigen Keimlingen deutlich zweiteilig (vgl. Fig. 37; bei *a* ist die Querschnittsansicht des betreffenden Organs wiedergegeben).

Gegen Abend beginnt in den basalen Partien des Hypokotyls die negativ geotropische Aufkrümmung.

21. XII. Hypokotyle *s*-förmig gekrümmt (vgl. Fig. 37).

22. XII. Das Stemmorgan hebt sich nicht mehr kräftig ab (vgl. Fig. 37).

23. XII. Das Stemmorgan ist bei 20 % der Keimlinge nicht mehr erkennbar; bei den übrigen ist es bloß an der Konkavseite der negativ geotropischen Krümmung verschwunden, doch auch an den Flanken etwas weniger deutlich.

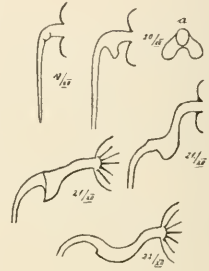


Fig. 37.

Entwicklungsstadien von in dunklem feuchtem Raume wach. *Cucurbita*-Keiml., die in ruhendem Zustande an den Kotyledonen horizontal hochkant fixiert worden waren.

Aus den geschilderten, nach den Weihnachtstagen noch zweimal wiederholten Versuchen ergibt sich, daß die fernere Entwicklung des Stemmorgans auch unabhängig von Hemmungskrümmungen des Hypokotyls durch die geotropischen Wachstumsvorgänge im Stengel beeinflußt wird. Insbesondere geht aus den Versuchen hervor, daß sich die Zellen des Wulstes an dem nach erfolgter geotropischer Umstimmung in der basalen Zone mit erneuter Stärke einsetzenden, negativ geotropischen Wachstum des Hypokotyls beteiligen. Der Vergleich von der Samenschale künstlich befreiter Embryonen mit solchen, die innerhalb der Samenschale gekeimt hatten, zeigt, daß die geschilderten Veränderungen im Stemmorgane dort nicht eintreten, wo es, an einer Schalenhälfte verklemmt, durch den wachsenden Hypokotyl immer stärker gegen diese Schalenhälfte gepreßt wird. Dadurch in seiner Entwicklung begünstigt, verliert es die Fähigkeit, sich an der Längsstreckung des Stengels zu beteiligen und ist noch an sehr weit vorgeschrittenen Keim-

pflanzen ganz deutlich erkennbar. Wahrscheinlich ließen sich bei diesen, unter Druck wachsenden Organen auch anatomische Veränderungen nachweisen. Hervorgehoben muß aber werden, daß der Samenschalenkontakt nur an der ferneren Ausgestaltung des Stemmorgans, nicht aber an seiner ersten Entwicklung mitbeteiligt ist. Fig. 37 zeigt wohl mit hinreichender Deutlichkeit, zu welcher ansehnlicher Größe das Organ auch ohne Samenschale in kürzester Zeit heranwächst.

Über die Abhängigkeit der ersten Entwicklung des Stemmorgans sagen die bisherigen Versuche nicht mehr aus, als daß es unbeeinflußt von der Samenschale bei geradem Wachstum des Keimstengels und der Wurzel ringförmig und bei positiv geotropischer Krümmung der genannten Organe einseitig und zwar an der Konkavseite des Bogens zur Ausbildung gelangt. Hierbei macht sich die Tatsache bemerkbar, daß die Breitseiten des im Querschnitte elliptischen Hypokotyls mehr zur Wulstbildung neigen als die Schmalseiten. Anschließend wurden Versuche auf dem Klinostaten durchgeführt. Eine Anzahl feuchter, zylindrischer Gefäße mit entschälten Embryonen kam auf den Klinostaten im Dunkeln, eine Anzahl auf den Klinostaten im Tageslichte und unter jeder Gruppe befanden sich solche, in denen die Embryonen um eine zu ihrer Längsachse parallele Achse rotierten und solche, in welchen die Längsachse der Embryonen auf die Klinostatenachse senkrecht orientiert war. Ein Unterschied in dem Verhalten der verschieden orientierten Keimpflanzen machte sich nicht bemerkbar.

Versuch 46 a.

Samen nach Quellung entschält und die Embryonen am 31. XII. mittels Nadeln auf Kork in feuchten Zylindern befestigt. Die Zylinder kamen gleich darauf auf den Dunkelklinostaten.

1. I. Wurzeln strecken sich. Gegen Abend sind verschiedene, meist schwache Krümmungen, an denen der unterdessen ebenfalls gewachsene Hypokotyl mitbeteiligt ist, zu beobachten.
2. I. Hypokotyle größtenteils gerade oder fast gerade, einige in der Kotyledonarebene oder senkrecht darauf gekrümmt. Stemmorgan überall deutlich entwickelt, an den geraden Hypokotylen ringförmig oder mehr zweiseitig, an den gekrümmten einseitig, in der konkaven Flanke.
3. I. Die Krümmung der Hypokotyle ist bei der Mehrzahl der Keimlinge teils ausgeglichen, teils apikalwärts vorgeschritten. Das gestern noch einseitige Stemmorgan hat sich auch bei diesen ringförmig entwickelt, wobei die schon gestern entwickelte Flanke gefördert erscheint. Bei vier Keimlingen ist die Krümmung des Hypokotyls an der ursprünglichen Stelle verblieben, das Stemmorgan einseitig.

Versuch 46 b.

Samen nach Quellung entschält und die Embryonen am 3. I. in feuchten Zylindern befestigt. Die Zylinder kamen gleich darauf auf den Klinostaten im Lichte.

4. I. Keine Veränderung.
5. I. Hypokotyl und Wurzel haben sich gestreckt und sind durchwegs bald schwächer, bald stärker gekrümmt. Stemmorgan noch nicht wahrnehmbar.
6. I. Bei einigen Keimlingen ist eine Schwellung an der Grenze zwischen Hypokotyl und Wurzel zu sehen.
7. I. Stemmorgan deutlich bei allen Keimlingen erkennbar. Es ist bei der Mehrzahl der Keimlinge der Krümmung entsprechend entwickelt, bei 20% der Keimlinge, deren Hypokotyl nahezu gerade ist, ringförmig oder zweiseitig.
8. I. Wie das Stemmorgan bei Keimpflanzen, deren Hypokotyl und Wurzel sich autonom gekrümmt hatten, weiter entwickelt wurde, ist aus Fig. 38 zu ersehen. Verharrt die zunehmende Hauptkrümmung genau in der organbildenden Zone, so bleibt es einseitig und zwar unabhängig von der relativen Lage der Krümmungsebene zur Kotyledonarfläche (Fig. 38 c u. e); liegt die Krümmungsregion außerhalb der organbildenden Zone, entweder im Hypokotyle (Fig. 38 a) oder in der Wurzel (Fig. 38 b u. d), so wird es ringförmig.

Die Versuche bestätigen die Abhängigkeit der Stemmorganentwicklung von der Wachstumsrichtung von Hypokotyl und Wurzel. Sie zeigen, daß auch autonome Krümmungen die einseitige Entwicklung des Organs an der Konkavseite veranlassen



Fig. 38.

Auf dem Klinostaten im Tageslichte erwachs. Embryonen von *Cucurbita Pepo*, 4 Tage nach Beginn der Streckung. Krümmung bei a, b, c senkrecht auf die Kotyledonarebene, bei d, e in der Ebene der Kotyledonen.

und daß beim Ausbleiben dieser ebenso wie bei senkrechtem Wachstum aus wurzelrecht fixiertem Samen das Stemmorgan ringförmig ausgebildet wird. Beachtenswert ist das Verhalten jener Keimlinge, bei welchen die autonome Krümmung nicht in der organbildenden Zone, sondern in angrenzenden Partien des Hypokotyls oder der Wurzel ausgeführt wurde, oder bei welchen mit fortschreitendem Wachstum die Krümmungszone aus der organbildenden Region herausrückte: sie entwickelten ebenfalls ein ringförmiges Stemmorgan, an welchem nicht selten die eine Hälfte entsprechend der Primärkrümmung gefördert erschien. Auf Grund der Rotations-

versuche, die als Nebenresultat die Unabhängigkeit der Organbildung vom diffusen Einflusse des Lichtes ergeben haben, läßt sich somit sagen: Das Stemmorgan wird stets dann allseitig oder bei Bevorzugung der zwei Längsseiten des Querschnitts zweiseitig entwickelt, wenn die für die Bildung des Or-

gans in Betracht kommenden Zellen in der Grenzzone zwischen Hypokotyl und Wurzel nicht für ein zur Stengel- und Wurzelkrümmung führendes einseitig verstärktes Wachstum, mag nun ein solches autonom oder als Reaktion auf den Schwerkraftsreiz erfolgen, herangezogen werden.

Zur Erklärung der geschilderten Abhängigkeit der Wulstbildung von der Krümmung in der kritischen Zone bedarf es der Heranziehung eines eigenen Körperformreizes nicht. Sehen wir von der Frage ab, ob bei dem Krümmungswachstum der in Betracht kommenden Organe eine Veränderung der Geschwindigkeit in der neutralen Achse gegenüber dem geradlinigen Wachstum eintritt oder nicht, so ist doch sicher, daß sich die Zellen der konvex werdenden Seite zur Erzielung der Krümmung in longitudinaler Richtung bedeutend stärker strecken müssen als die der gegenüberliegenden Seite und der Flanken. Bedenkt man nun, daß es dieselben Elemente sind, die im frühesten Entwicklungsstadium des Keimlings durch radiale Streckung die Wulstbildung und durch longitudinale Streckung die geotropische oder autonome Krümmung hervorrufen sollen, so ist wohl klar, daß beides zugleich nicht möglich ist. Viel ungezwungener als mit Hilfe eines die Lokalisation des Organs bestimmenden Körperformreizes läßt sich die Abhängigkeit der Organentwicklung von der Krümmung durch die geschilderte Verhinderung an der radialen Streckung erklären. Es darf auch nicht außer acht gelassen werden, daß die Elemente des Stemmorgans nichts Abgeschlossenes darstellen, daß sie vielmehr, sofern sie nicht durch Pressung an die Samenschale verändert wurden, an dem ferneren Wachstum des Hypokotyls mitbeteiligt sind. Die Versuche 44 und 45 haben gezeigt, wie sich die Gestalt des Stemmorgans nach Beginn des negativ geotropischen Wachstums in der Hypokotylbasis verändern kann und wie sich der Wulst bei der geotropischen Aufkrümmung des Hypokotyls an der konvexen Seite des Bogens zuerst auszugleichen beginnt. Ebenso liegen die Verhältnisse nach dem Früheren zu Beginn des Wachstums von Hypokotyl und Wurzel, das aus horizontaler Ausgangslage gleichsinnig zu einer positiv geotropischen Krümmung führt und hierdurch die gleichzeitige Entwicklung des Stemmorgans durch entsprechende Inanspruchnahme der zu seiner Bildung bestimmten Elemente beeinflusst.

Die nachträgliche Beeinflussung des Stemmorgans durch das Wachstum des Hypokotyls — die in der Spitzenregion wachsende Wurzel beteiligt sich nicht mehr daran — geht auch aus dem Vergleiche der im Lichte und im Dunkeln rotierenden Keimlinge hervor. Jene erreichten in 6 Tagen eine Länge von 2,2—3 cm, diese eine Länge von 9—16 cm. In Fig. 39 ist *A* ein 6 Tage alter Lichtkeimling, *C* die Hypokotylbasis eines gleichaltrigen Dunkelkeimlings. Das Stemmorgan beider Keimlinge zeigte 3 Tage nach Keimungsbeginn das bei *B* dargestellte Größenverhältnis. Auch abgesehen vom ausgleichenden Dickenwachstum ist die nachträgliche Verflachung des Wulstes bei gesteigertem Längenwachstum im Dunkeln deutlich erkennbar.



Fig. 39.

Auf dem Klinostaten erwachsene Keiml. von *Cucurbita Pepo*; *A* im Tageslichte, 6 Tage alt; *B* im Dunkeln, 3 Tage nach Streckungsbeginn; *C* Hypokotylbasis des Keimlings *B* nach weiteren 3 Tagen.

Über das Vorhandensein einer direkten Abhängigkeit der Stemmorganentwicklung vom Schwerkräftsreize sagen die mitgeteilten Versuche nichts. Eine solche Abhängigkeit könnte nur dann sicher konstatiert werden, wenn es gelänge, eine der Schwerkräftsrichtung entsprechende Verschiebung der Organentwicklung ohne gleichzeitige Krümmung von Hypokotyl und Wurzel zu erzielen. Wir kommen bei Besprechung der Versuche mit anderen Objekten darauf zurück. Es sei hier noch ein Versuch beigefügt, der die Entwicklung des Stemmorgans von Keimlingen zeigen soll, die auf dem Klinostaten rotierend aus vorgequollenen Samen gekeimt hatten.

Versuch 47.

Samen nach 3-tägiger Quellung am 31. XII. in feuchten Zylindern befestigt. Diese kamen gleich darauf teils auf den Dunkelklinostaten, teils auf den Klinostaten im Lichte.

Die Würzelchen erschienen sehr ungleichmäßig, im Lichte zwischen 2. I. und 5. I., im Dunkeln zwischen 3. I. und 7. I.

Das Stemmorgan wurde 2 Tage nach dem Erscheinen der Wurzel zwischen den klaffenden Schalenhälften sichtbar.

Die Weiterentwicklung ergab 3 Typen, die in Fig. 40 *A*, *B* und *C* aus der Versuchsreihe im Lichte wiedergegeben sind. Die Dunkelkeimlinge waren entsprechend länger. Aus der herangezogenen Figur ist folgendes zu sehen: Entweder führt der gerade wachsende Hypokotyl das ringförmige Stemmorgan, das sich in der Folge nicht weiter verstärkt, aus der Samenschale ungehindert heraus (*A*); oder das Stemmorgan wird durch eine gleich zu Beginn der Keimung auftretende Krümmung einseitig, verklemt sich der Krümmungsebene entsprechend in der Schale, wird hierdurch verstärkt und kann sich

in Fällen, wo die Krümmung parallel zu den Schalenhälften erfolgt ist, frei machen (*C*); oder der ursprünglich gerade, mit ringförmigem Stemmorgan versehene Hypokotyl findet vor dem Verlassen der Schale an einer Seite Widerstand und wird bei seinem weiteren Wachstum zu einer Krümmung mechanisch gezwungen (*B*).

Die Ausgestaltung des Stemmorgans der Keimlinge vom Typus *B* ist beachtenswert. Es wird, wie die Figur zeigt, durch die Pressung auf die Samenschale nicht nur die direkt gedrückte Seite des Stemmorgans in ihrer Größenentwicklung begünstigt, sondern es macht sich der Einfluß des Druckes auch in der freien Seite des Organs, die gleichfalls stark gefördert ist, bemerkbar.

Eine derartige Entwicklung ist bei Wachstum unter normalen Bedingungen ausgeschlossen, da entweder unter dem wachstumsrichtenden Einflusse der Schwerkraft durch die primäre positiv geotropische Krümmung von Hypokotyl und Wurzel das Stemmorgan stets zu einseitiger Entwicklung gelangt oder bei geradlinigem geotropischen Wachstum aus wurzelrechter Ausgangslage des Samens die konstante Pressung einer Flanke des ringförmigen oder zweiseitigen Organs entfällt (vgl. Fig. 35 *B* und *C*). Schließlich sei bemerkt, daß die Weiterentwicklung des Stemm-

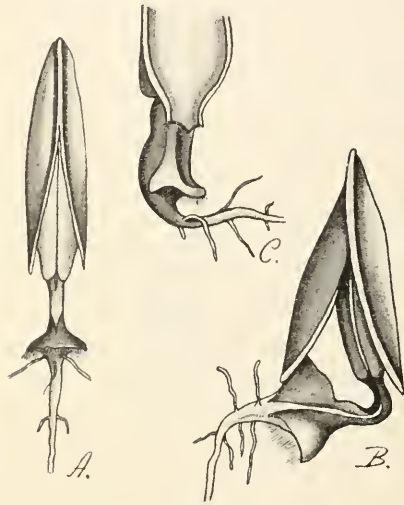


Fig. 40.

Auf dem Klinostaten im Tageslichte keimende Samen von *Cucurbita Pepo*, 5 Tage nach Keimungsbeginn. *A* der Hypokotyl hat sich nicht gekrümmt, *B* der Hypokotyl ist infolge mechanischer Hemmung stark gekrümmt, *C* Hypokotyl und Wurzel sind in der Kotedonarebene gekrümmt.

organs nicht nur durch den Samenschalenkontakt beeinflusst wird, sondern auch durch das Wurzelwachstum und die Wasserversorgung. Bei Keimpflanzen, deren Hauptwurzel sich im feuchten Raume schlecht entwickelt oder durch ungünstige Stellung nicht genügend Wasser aufnehmen kann, erscheint das Stemmorgan in seinem Wachstum stark unterdrückt; seine Gestalt ist besonders in solchen Fällen sehr unregelmäßig, wo nach Beschädigung der Hauptwurzel die aus der Stemmorganregion erwachsenden Nebenwurzeln korrelativ zu stärkerer Entwicklung veranlaßt werden.

Die Abhängigkeit der ersten Entwicklung des Stemmorgans von der geotropischen oder autonomen Krümmung von Hypokotyl und Wurzel und die nachträgliche Verstärkung des Organs bei Pressung auf die Samenschale geht auch aus den folgenden Versuchen mit *Cucumis sativus* hervor.

Versuch 48.

Samen von *Cucumis* gelangten nach 3-stündiger Quellung teils mit, teils ohne Samenschale am 11. I. in feuchte Glaszylinder, diese gleich darauf zum Teil auf den Dunkelklinostaten, zum Teil auf den Klinostaten im Lichte. Im Verlaufe des Versuches ergab sich kein Unterschied gegenüber dem Verhalten im Dunkeln.



Fig. 41.

Auf dem Klinostaten im Dunkeln keimende Samen von *Cucumis sativus*, 2 Tage nach Keimungsbeginn.

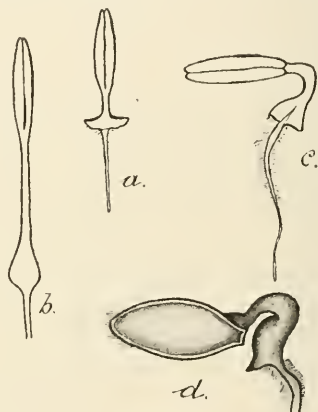


Fig. 42.

Cucumis sativus. *a* in feuchtem, dunklem Raume wurzelrecht fixierter Embryo, 24 Stunden nach Beginn der Streckung, *b* nach weiteren 24 Stunden. *c* auf dem Klinostaten im Dunkeln erwachs. Keiml., 2 Tage nach Streckungsbeginn. *d* aus hochkant horizontal fixiertem Samen erwachsener Keiml., 4 Tage alt; das Stemmorgan hat an dem Korke Rückhalt gefunden.

12. I. Die entschälten Embryonen zeigen Streckung von Hypokotyl und Wurzel.
13. I. Der Hypokotyl ist bei allen schalenlosen Keimlingen stark eingekrümmt, zu meist in der Ebene senkrecht auf die Keimblattfläche. Das Stemmorgan entsprechend der Krümmung an der Konkavseite deutlich entwickelt, durchwegs einseitig. — Aus den rotierenden Samen erscheint das Würzelchen.
14. I. Die Keimpflanzen, die ohne Schale gekeimt hatten, zeigen das in Fig. 11 auf S. 567 dargestellte Bild. Auf das eigentümliche, bei Ausschluß sämtlicher äußerer wachstumsrichtender Faktoren nur inneren Ursachen entspringende Wachstum, das die Verhältnisse der normalen Keimung so sicher nachahmt, wurde schon dort hingewiesen. Auch die Entwicklung des Stemmorgans geht dementsprechend vor sich.

Die kräftigere Entwicklung des Organs bei Pressung auf die Samenschale ist aus Fig. 41 zu ersehen, welche den heutigen Stand der Pflanzen, die aus rotierenden Samen gekeimt hatten, wiedergibt. Das Stemmorgan des Keimlings a ist im Verlaufe des Hypokotylwachstums von der Schale abgeglitten.

Versuch 49.

Kurz vorgequollene Samen von *Cucumis* teils mit, teils ohne Schale am 17. I. wurzelrecht in feuchten Kammern fixiert. Dunkel.

	Mit Samenschale	Ohne Samenschale
18. I.	Keine Veränderung.	
19. I.	Das Würzelchen erscheint.	Streckung der Wurzel und des Hypokotyls. An der Grenze der zwei Organe ist schon eine schwache Verdickung bemerkbar.
20. I.	Der Hypokotyl ist stark gekrümmt zwischen den spreizenden Schalenhälften verklemmt. Das Stemmorgan durchwegs einseitig u. kräftig an der Konkavseite entwickelt.	Hypokotyle gerade nach abwärts oder schwach gekrümmt. Stemmorgan überall sehr kräftig und ringförmig oder — bei 10% der Keimlinge — zweiseitig (Fig. 42 a).
21. I.	Bei einigen Keimlingen ist das einseitige Stemmorgan von seinem Stützpunkte abgeglitten.	Durch das positiv geotropische und das Dickenwachstum ist der Ringwulst in verschiedenem Grade ausgeglichen (Fig. 42 b). Bei einzelnen Keimlingen ist er fast ganz verschwunden.

Der Versuch zeigt, daß das Stemmorgan bei *Cucumis* außerordentlich frühzeitig zur Entwicklung gelangt und sich bei Ausschluß jeder Krümmung von Hypokotyl und Wurzel allseitig, manchmal auch zweiseitig ausbildet. Wird Hypokotyl und Wurzel aber, wie dies bei Keimung innerhalb der Samenschale erfolgt, am geradlinigen Wachstum durch die fest zusammenschließende Samenschale gehindert, so entsteht der Zwangskrümmung entsprechend ein in der Folge durch den Samenschalenkontakt verstärktes einseitiges Stemmorgan. Hierbei unterscheidet sich *Cucumis* von *Cucurbita*. Bei dieser entwickelte sich aus gleicher Ausgangslage der Samen, wie erinnerlich, stets ein ringförmiges oder zweiseitiges Organ. Der Unterschied kann mit Rücksicht auf das gleiche Verhalten entschälter Embryonen nur in der Schalenstruktur liegen. Jedenfalls leistet die Samenschale von *Cucumis* der Streckung von Hypokotyl und Wurzel mehr Widerstand als die Schale von *Cucur-*

bita. Die Abhängigkeit der Stemmorganentwicklung von der Krümmung der beteiligten Organe in der kritischen Zone zeigte sich überdies deutlich in jenen wenigen Fällen, wo bei rotierend keimenden entschälten Embryonen die autonome Krümmung nicht wie allgemein sofort zu Beginn der Streckung in Aktion trat, sondern etwas später und dann in anderer Zone. Mittlerweile hatte sich das Stemmorgan ringförmig oder zweiseitig entwickeln können; ein solcher Fall ist in Fig. 42 *c* wiedergegeben.

Die Versuche mit Embryonen und Samen in flach und hochkant horizontaler Ausgangsstellung, auf deren Wiedergabe füglich verzichtet werden kann, ergaben die gleichen Resultate wie die entsprechenden Versuche mit *Cucurbita*. Nur auf eines möchte ich hinweisen: Im Gegensatz zu *Cucurbita*, bei der sich eine entschiedene Bevorzugung der Breitseiten des Hypokotyls rücksichtlich der Beteiligung am Aufbau des Stemmorgans feststellen ließ (vgl. Fig. 34 und 37), sind bei den meisten Individuen der zur Verwendung gelangten Gurkenrasse alle Seiten gleich gut befähigt, durch radiale Streckung des entsprechenden Zellenmaterials eine Wulstbildung hervorzurufen. Das ergibt sich übrigens schon aus dem geringen Prozentsatz der zweiseitigen Stemmorgane bei verhinderter Krümmung der beteiligten Hypokotyl- und Wurzelzone. Die exakt einseitige Entwicklung des Stemmorgans bei Keimung aus hochkant fixierten Samen zeigt Fig. 42 *d*, die einen Keimling wiedergibt, dessen einseitiges Stemmorgan durch Pressung auf die Korkunterlage überdies eine bedeutende Förderung erfahren hat.

Wie schon in den einleitenden Worten zu diesem Abschnitte bemerkt wurde, gelang es Noll durch Drehung von horizontal keimenden *Cucurbita*-Embryonen um 180° zu einem Zeitpunkte, da sich das Stemmorgan an der Konkavseite des Bogens der positiv geotropischen Hypokotyl- und Wurzelkrümmung eben zu zeigen begann, Vorwölbung der Gewebe auf der neuen Unterseite zu erreichen, die sich in der Folge stärker entwickelte als die erst-angelegte. Dies Versuchsergebnis ist Noll ein Beweis für die direkte Abhängigkeit der Organentwicklung von der Angriffsrichtung der Schwerkraft. Ich habe den Versuch mit *Cucurbita*-Keimlingen öfter wiederholt, konnte jedoch das Noll'sche Ergebnis immer nur dann erzielen, wenn die Drehung der horizontalen Keimlinge vor Erreichung des geotropischen Krümmungsmaximums (90°) erfolgte. Ein zwingender Beweis für die direkte Abhängigkeit der Stemmorganentwicklung vom Schwerkraftsreize ist nun das Ergebnis meines

Erachtens nicht. Denn es ist ja klar, daß die wulstbildenden Elemente des Hypokotyls und der Wurzel, die sich bei geradlinigem Wachstum der bezeichneten Organe in der kritischen Zeit allseits radial strecken und nur durch gleichzeitige Inanspruchnahme bei der zur Krümmung führenden, stärkeren longitudinalen Streckung an der konvexwerdenden Seite daran gehindert werden, dann, wenn dies Hemmnis, wie nach rechtzeitiger Umdrehung um 180°, in Wegfall kommt, ihre radiale Streckung ausführen, wenn sie zu diesem Zeitpunkte noch hierzu befähigt sind. Diese Abhängigkeit ergibt sich auch aus dem folgenden Versuche mit *Cucumis sativus*.

Versuch 50.

Samen am 18. I. nach kurzer Quellung entschält und die Embryonen in 8 feuchten Zylindern an den Kotyledonen fixiert. Die Gefäße kamen gleich darauf auf den Dunkelklinostaten.

19. I. Streckung von Stengel und Wurzel bemerkbar.

20. I. 9 h vorm. Hypokotyl und Wurzel sämtlicher Keimlinge gekrümmt, bei 20% in der Kotyledonarebene, bei 80% senkrecht darauf. Das Stemmorgan einseitig an der jeweiligen Konkavseite deutlich entwickelt.

2 Keimlinge sind mangelhaft entwickelt und zeigen kein Stemmorgan.

11 h vorm. Es wird den Gefäßen möglichst rasch die Hälfte der Keimlinge entnommen und in bereitgehaltenen feuchten Kammern derart horizontal fixiert, daß das Stemmorgan und die konkave Seite der durchschnittlich 45° betragenden autonomen Hypokotylkrümmung nach oben schauen. Die übrigen Keimlinge rotieren weiter.

7 h nachm. An den Hypokotylen der fixierten Keimlinge keine Veränderung; die Wurzeln haben sich positiv geotropisch gekrümmt.

21. I. 9 h vorm. Die rotierenden Keimlinge haben den in Fig. 11, S. 567 dargestellten Zustand erreicht.

Die Haupttypen der erzielten Veränderung bei den horizontal fixierten Keimlingen sind in Fig. 43 wiedergegeben.

In der herangezogenen Figur ist die während der Rotation auf dem Klinostaten erreichte Hypokotylkrümmung durch die gestrichelte Linie angedeutet, der Zuwachs im Bereiche des Stemmorgans während des Wachstums in horizontaler Lage ist schattiert.

In Anbetracht der langen Zeit (22 Stunden) ist die geotropische Reaktion des Hypokotyls eine sehr geringe. Der Hypokotyl hat sichtlich die erste Periode lebhafteren Wachstums hinter sich und befindet sich im Zustande der Wachstumsdepression vor Beginn des erneuten lebhaften Wachstums in den mittlerweile geotropisch umgestimmten basalen Regionen. Die schwach s-förmige Form der Keimlinge vom Typus *b*, *c* und *e* deutet darauf hin, daß die basalen Teile schon negativ geotropisch reagieren, die Keimlinge vom Typus *d* haben sich schon vollkommen negativ geotropisch aufgekrümmt und verraten dadurch ihren Entwicklungsfortschritt gegenüber ihren Altersgenossen. Dementsprechend auch der Zuwachs im Bereiche des

Stemmorgans: bei Typus *a* und *f*, die keine negativ geotropische Reaktion aufweisen, der stärkste Zuwachs; bei *c* und *e* ein kleiner, entsprechend der negativ geotropischen Krümmung der Hypokotylbasis langgezogener Zuwachs; bei *d* überhaupt kein Zuwachs.

Der Versuch zeigt, daß die Zellen der stemmorganbildenden Zone verhältnismäßig lange die Fähigkeit bewahren, sich radial zu strecken, wenn sie durch eine gleichzeitige intensivere longitudinale Streckung hierin nicht gehemmt werden. Ist die Krümmung der kritischen Zone von Hypokotyl und Wurzel nicht zu weit ge-

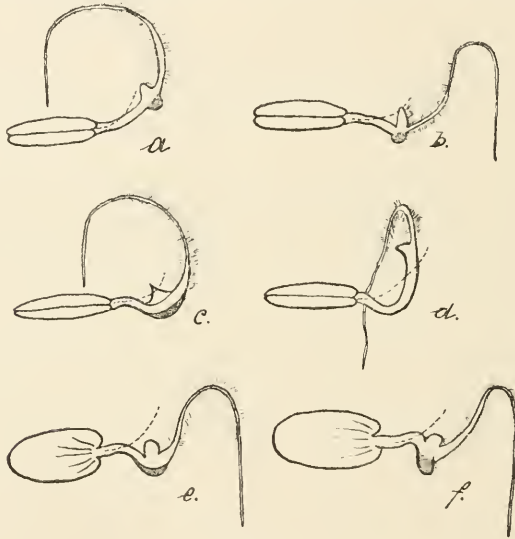


Fig. 43.

Cucumis sativus. Die Keimlinge rotierten 48 Std. auf dem Klinostaten; hierauf wurden sie in dunklem feuchtem Raume so horizontal fixiert, daß die primäre Krümmung nach oben gerichtet war. Resultat nach 24 Std. Die gestrichelte Linie zeigt die Stellung vor der Horizontallegung an, die nach dieser aufgetretenen Neubildungen schattiert.

diehen, so tritt nach Aufhebung der Hemmung, die dadurch erzielt wird, daß die eingeschlagene Krümmungsbewegung, sei sie autonom oder positiv geotropisch, mit Hilfe eines gegenwirkenden Reizes sistiert wird, die radiale Streckungstendenz der in Betracht kommenden Elemente je nach dem Entwicklungszustande bald mehr bald weniger stark in Aktion. Hierbei kann ein mittlerweile neu hinzukommender Faktor, der negative Geotropismus der Hypokotylbasis, neuerdings hemmend eingreifen. Eine Wulstbildung an der konvexen Seite kann auf keine Weise mehr erzielt

werden, wenn die primäre Krümmung in der kritischen Zone, wie bei Wachstum aus horizontaler Ausgangslage, einen Winkel von 90° oder einen noch höheren Grad erreicht hat.

Die gleiche Beziehung zwischen Krümmungswachstum und Wulstbildung und -veränderung und der gleiche Einfluß des Schalendrucks auf die Weiterentwicklung und Konsolidierung des Stemmorgans ergab sich aus Versuchen mit *Cyclanthera explosens* und mit *Scabiosa prolifera*. Über die mit jener durchgeführten Versuche, die ähnliche Resultate ergaben wie die Versuche mit *Cucurbita*, braucht nichts weiter gesagt zu werden; es seien nur an der Hand von Fig. 44 einige Bemerkungen über das weniger bekannte Stemmorgan der *Scabiosa*-Arten beigelegt. Fig. 44 a zeigt die Wirkungsweise des Stemmorgans bei der Keimung von *Scabiosa australis* nach Lubbock¹⁾. Wir sehen, daß die Fixierung des Organs an dem Flugkelche der Frucht erfolgt, wodurch dem aufwärts wachsenden Hypokotyl ein geeigneter Stützpunkt zur Hervorziehung der Kotyledonen aus der Frucht geschaffen wird. Die Abhängigkeit der Wulstbildung von der primären positiv geotropischen Krümmung von Hypokotyl und Wurzel, die ich für *Scabiosa prolifera* bei horizontaler Ausgangslage nachweisen konnte, wobei die relative Lage der Kotyledonarflächen zur Horizontalen eine verschiedene war, ist aus Fig. 44 b ersichtlich. Die der Klebsschen Abhandlung über Keimungsmorphologie und -biologie entnommene Figur²⁾ zeigt

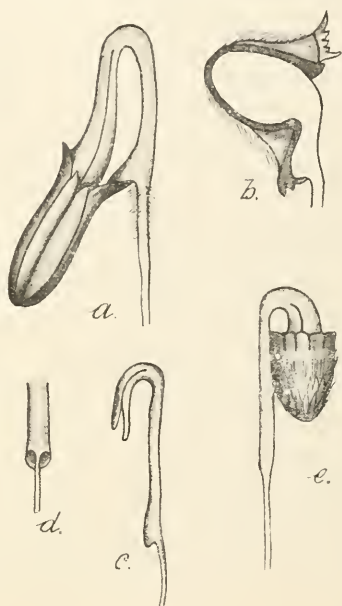


Fig. 44.

a keimender Samen von *Scabiosa australis* nach Lubbock. b Keimung aus einer horizontal liegenden Frucht von *Scabiosa dichotoma* nach Klebs. c normal erwachsener Keimling von *Scabiosa prolifera*, d dessen Hypokotylbasis um 90° gedreht. e auf dem Klinostaten im Tageslichte keimender Samen; der Flugkelch des Fruchtkbens ist abgeschnitten; Keimling 4 Tage alt.

1) Lubbock, A contribution to our knowledge of seedlings, II. Bd., S. 90. Fig. 449.

2) Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung, S. 547, Fig. 4.

die geschilderte Beziehung für *Scabiosa dichotoma*. Wie bedeutungsvoll der Kontaktdruck für die Verstärkung des Stemmorgans und für seine Erhaltung bei der Weiterentwicklung der Keimpflanze ist, zeigt ein vergleichender Blick auf den aus normaler Frucht erwachsenen Keimling in Fig. 44 *c* und auf den viel jüngeren Keimling in Fig. 44 *e*, der aus einer Frucht erwachsen ist, welcher der Flugkelch abgeschnitten worden war. Das anfänglich deutliche Stemmorgan ist fast vollkommen ausgeglichen. Die allseitige, ringförmige Ausbildung des Stemmorgans bei Verhinderung der Krümmung in der kritischen Zone, die durch Rotation auf dem Klinostaten oder bei Keimung aus wurzelrechter Stellung der Frucht erzielt wurde, zeigt Fig. 12 auf Seite 572. Hierbei muß bemerkt werden, daß die starke, in konstanter Ebene auftretende autonome Krümmung während der positiv geotropischen Wachstumsperiode des Hypokotyls nur selten in der kritischen Zone erfolgt. Bei den rotierend keimenden Früchten und Embryonen von *Scabiosa prolifera* (vergl. Versuch 26, Seite 571) erhielt ich beiläufig bei $\frac{3}{4}$ der Keimpflanzen ein ringförmiges, bei $\frac{1}{4}$ ein einseitiges Stemmorgan, bei den aus wurzelrecht fixierter Frucht keimenden Pflanzen (vgl. Versuch 27, Seite 572) fast durchwegs ringförmige Organe. Die autonome Aufkrümmung dieser Keimpflanzen erfolgte erst nach vorausgehender kurzer, exakt positiv geotropischer Streckung und zwar in einer knapp oberhalb der organbildenden Grenzzone zwischen Hypokotyl und Wurzel liegenden Region.

C. Zusammenfassung.

1. Die zu einer wulstförmigen Verdickung führende Radialstreckung von Elementen der Grenzzone zwischen Hypokotyl und Wurzel tritt bei *Cucurbita*, *Cucumis*, *Cyclanthera* und *Scabiosa* sehr bald nach Keimungsbeginn, unabhängig vom Einflusse der Samen- oder Fruchthülle ein und ist stets allseitig (bei elliptischem Querschnitt des Hypokotyls mit Bevorzugung der Breitseiten), wenn das primäre Wachstum von Hypokotyl und Wurzel geradlinig erfolgt.

2. Eine einseitige Entwicklung des Wulstes kommt dann zustande, wenn die an der Wulstbildung beteiligten Elemente bei Ausführung einer Krümmung — sei es eine durch den Schwerkräftsreiz verursachte positiv geotropische, sei es eine durch mechanische Hemmung erzwungene oder eine inneren

Ursachen entspringende — infolge der gleichzeitigen Inanspruchnahme bei der intensiveren Längsstreckung der konvexwerdenden Seite an der Radialstreckung gehindert werden.

3. Die weitere Gestaltung des Wulstes, die bis zu seinem völligen Verschwinden gedeihen kann, ist nicht nur vom Dickenwachstum des Stengels und der Wurzel, sondern auch vom Längenwachstum des Hypokotyls abhängig. Hierbei kann sich die in der Spitzenregion wachsende Wurzel nicht beteiligen. Die Mitwirkung der radial gestreckten Elemente der wulstförmigen Verdickung am Längenwachstum wird nach erfolgter geotropischer Umstimmung in den basalen Teilen des Hypokotyls und ganz besonders bei Ausführung einer negativ geotropischen Krümmung in der bezeichneten Region bemerkbar.

4. Durch den Druck auf die Samenschale oder bei *Scabiosa* auf den Flugkelch der Frucht wird eine Verstärkung der wulstförmigen Bildung erzielt und deren Elemente derart verändert, daß sie sich am ferneren Längenwachstum des Stengels nicht mehr oder nur schwach beteiligen. Selbst an sehr weit vorgeschrittenen Keimpflanzen ist in diesem Falle das Stemmorgan noch deutlich erkennbar.

5. Bei ringförmiger oder zweiseitiger Anlage des Wulstes und darauf folgender einseitiger Pressung können alle Teile des Stemmorgans in ihrer Größenentwicklung gefördert werden, auch solche, die nicht direkt den Druck erleiden.

Schlußbemerkungen.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung finden sich am Schlusse jedes einzelnen Abschnittes zusammengefaßt; demnach kann es sich nur mehr darum handeln, mit einigen Worten rückblickend auf die Hauptmomente der Arbeit, die sich vorzüglich mit der Analyse der unter natürlichen Bedingungen auftretenden Nutationen des Keimlings beschäftigt, zurückzukommen.

Als Hauptergebnis erscheint die Tatsache, daß der Schwerkraftsreiz sowohl an der Einkrümmung des Hypokotylgipfels als auch an der Kniebildung des Monokotylenkeimblattes beteiligt ist. In der Anlage sind die bezeichneten Krümmungen positiv geotropische Reaktionen; sie werden in der Folge bald mehr

bald weniger selbstregulatorisch verstärkt. Von Fällen, da eine solche Verstärkung ganz ausbleibt (*Lepidium-Sinapis*) bis zu den äußerst energischen Krümmungsbewegungen der Dikotylenkeimlinge aus endospermhaltigen Samen lassen sich verschiedene Grade der autonomen Fortsetzung der ursprünglich positiv geotropischen Krümmung feststellen. Die Krümmungszone wandert dann nicht selten aus dem Hypokotyl in die Stiele der zusammenschließenden Keimblätter, wobei gleichzeitig die Einstellung in eine konstante Krümmungsebene erfolgt.

Auch die positiv geotropische Reaktion selbst kann jedoch durch Krümmungsbestrebungen, die inneren Ursachen entspringen, beeinflußt, ja sogar unterdrückt werden. So dann, wenn Krümmungen angestrebt werden, die sich unter Ausschluß geotropischer Reaktionsmöglichkeit als Folgeerscheinungen des Krümmungszustandes im ruhenden Samen erweisen (*Atriplex*), oder wenn der Hypokotyl nach kurzem positiv geotropischen Wachstum mit ziemlicher Plötzlichkeit in konstanter Ebene eine autonome Bewegung ausführt (*Galium, Ipomoea, Scabiosa*).

Eine besondere Hervorhebung verdienen Fälle, wo ohne Ermöglichung einer geotropischen Reaktion, also bei Keimung auf dem Klinostaten, mehr oder weniger exakt die Bewegung ausgeführt wird, die sich bei normalem Wachstum als von der Schwerkraftsrichtung abhängig erweist: so vom Hypokotyl von *Cucumis* und *Scabiosa*, vom Keimblatte der Monokotylen. Hier liegt eine im Laufe phylogenetischer Entwicklung im Zusammenhange mit den äußeren morphologischen Verhältnissen geschaffene innere plasmatische Struktur vor, die sich unter dem konstanten Einflusse der Erdschwere ausgebildet hat. Sie ist bei *Cucumis* und den Monokotylen labil, bei *Scabiosa* in ihrem Bewegungseffekte schwer beeinflufßbar.

Im Gegensatze hierzu stehen jene Typen, die zu Beginn der Keimung in ihrem Stengel regellose Krümmungen ausführen oder durch ihre Lage im ruhenden Samen zu stark gekrümmtem primären Wachstum veranlaßt werden. In diesen Fällen hängt nicht selten die sichere normale Befreiung des Stengels und der Wurzel aus Frucht- oder Samenhüllen von der Mitwirkung des Schwerkraftsreizes (*Sinapis*) oder von diesem Faktor und von der Ausgangslage des keimenden Samens ab (*Atriplex*).

Ohne die primäre positiv geotropische Reaktion zu verhindern, wird eine starke Krümmung der Gipfelzone des Stengels durch

mangelhafte Wasserversorgung des Wurzelwerkes (*Helianthus*, Cruciferen, Coniferen) und durch frühzeitige Eingriffe traumatischer Natur in die basale Hälfte der Kotyledonen (*Helianthus*) hervorgerufen.

Das Substrat wirkt als mechanischer Faktor vorübergehend krümmungsverstärkend, wenn bei Keimlingen aus endospermlosen Samen der positiv geotropisch oder zudem autonom gekrümmte Gipfel von den negativ geotropischen Teilen des Stengels aufwärts geführt wird; es wirkt krümmungshemmend auf die starken autonomen Bewegungen des Gipfels von Keimlingen, die aus endospermhaltigen Samen erwachsen.

Die Ausgleichung der Krümmung des ruhenden Embryos und der Krümmungen, die sich im Verlauf der Keimlingsentwicklung einstellen, erfolgt selbstregulatorisch.

Das Licht ist rücksichtlich der Krümmungsbewegung des Hypokotylgipfels bei den einzelnen Typen nicht gleich wirksam. Im allgemeinen läßt sich ein hemmender Einfluß auf die Einkrümmung und ein beschleunigender Einfluß auf den Gegenvorgang feststellen. Einzelne Typen können ohne Licht den Gipfel überhaupt nicht geraderichten (*Cyclanthera*, *Galium*). Während das Licht als diffuses Agens die Krümmungsvorgänge in der ersten, positiv geotropischen Wachstumsperiode des Hypokotyls nicht beeinflußt, konnte zu dieser Zeit bei *Helianthus* und *Sinapis* ein tropistischer Einfluß des Faktors nachgewiesen werden: der Keimstengel der genannten Pflanzen reagiert negativ phototropisch. Da dies Reaktionsvermögen bei *Helianthus* auch nach erfolgter geotropischer Umstimmung der basalen Teile des Keimstengels in seiner Gipfelregion durch einige Zeit erhalten bleibt, kann bei entsprechenden Beleuchtungsverhältnissen auch der tropistische Lichtreiz an der Gipfeleinkrümmung mitbeteiligt sein.

Leipzig—Innsbruck, Anfang Dezember 1911.

Literatur-Verzeichnis.

Acton siehe Fr. Darwin.

Baranetzky, Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora, 89, Ergbd. 1901.

Copeland, Positive Geotropism in the hypocotyl or cotyledon. Botanic Gazette, 31, 1901.

- Crocker, Knight a. Roberts, The peg of the *Cucurbitaceae*. Botanic. Gazette, 50, 1910.
- Darwin, Chr., Das Bewegungsvermögen der Pflanzen (Übersetzung von J. V. Carus). Stuttgart 1881.
- Darwin, Fr. a. Acton, Practical Physiology of Plants. Cambridge 1895.
- Detmer, Über Photoepinastie der Blätter. Botan. Zeitung, 1882.
- Dufour, J., Études d'anatomie et de physiologie végétales. Züricher Inauguraldissertation, Lausanne 1882.
- Dutrochet, Recherches anatomiques et physiologiques, 1824.
- Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Bot., XLI, 1905.
- Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Etiolement. Jahrb. f. wiss. Bot., XLV, 1907.
- Flahault, Sur le talon de la tigelle de quelques Dicotylédones. Bullt. de la soc. bot. de France, 24, 1877.
- v. Guttenberg, Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., XLV, 1907.
- Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze. Wien 1877.
- Hering, F., Über Wachstumskorrelationen in Folge mechanischer Hemmung des Wachsens. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXIX, 1896.
- Josing, Der Einfluß der Außenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Lichte. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXVI, 1901.
- Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Untersuch. aus dem bot. Inst. zu Tübingen, 4. Heft, 1885.
- Knight, L. J. siehe Crocker.
- Lidforss, Über den Geotropismus einiger Frühlingspflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXVIII, 1903.
- Linsbauer, K. u. Vouk, Zur Kenntnis des Heliotropismus der Wurzeln (Vorl. Mittg.). Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 27, 1909.
- Lubbock, A contribution to our knowledge of seedlings. London 1892.
- Graf Luxburg, Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Bewegung. Jahrb. f. wiss. Bot., XLI, 1905.
- Molisch, Über den Einfluß des Tabakrauches auf die Pflanze. Sitzungsber. d. Wiener Akademie, 120, Abt. I, 1911.
- Müller, N. J. C., Botanische Untersuchungen, I, 1872.
- Neljubow, Geotropismus in der Laboratoriumsluft. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 29, 1911.
- Neubert, Untersuchungen über die Nutationskrümmungen des Keimblattes von *Allium*. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXVIII, 1903.
- Noll, Heterogene Induktion. Leipzig 1892.
- Über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXIV.
- Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landwirtsch. Jahrb., 1900.
- Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen. Landwirtsch. Jahrb., 1901, Ergbd. I.
- Ohno, Über das Abklingen von geotropischen und heliotropischen Reizvorgängen. Jahrb. f. wiss. Bot., XLV, 1908.
- Oltmanns, Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora, 1892.
- Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora, 1897.
- Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., II. Leipzig 1904.

- Richter, O., Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 21, 1903.
- Über den Einfluß verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. d. Wiener Akademie, 115, Abt I, 1906.
 - Über Anthokyanbildung in ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren. Medizin. Klinik, 1907, Nr. 34.
 - Über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., XLVI, 1909.
 - Die horizontale Nutation. Sitzungsber. der Wiener Akad., 119, Abt. I, 1910.
- Rimmer, Über die Nutationen und Wachstumsrichtungen der Keimpflanzen. Sitzungsber. der Wiener Akad., 89, I Abt., 1884.
- Roberts siehe Crocker.
- Sachs, Über die Keimung von *Allium Cepa*. Botan. Zeitung, 1863.
- Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., Leipzig 1874.
- Schütze, Über das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledons. Jahrb. f. wiss. Bot., XLVIII, 1910.
- Tscherning, Untersuchungen über die Entwicklung einiger Embryonen bei der Keimung. Tübinger Inauguraldissertation 1872.
- Vöchting, Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1882.
- Vouk siehe Linsbauer.
- Wiesner, Die undulierende Nutation der Internodien. Sitzungsber. der Wiener Akad., 77, 1. Abt, 1878.
- Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, eine kritische Studie über das gleichnamige Werk Ch. Darwins nebst neuen Untersuchungen. Wien 1881.
- Wortmann, Studien über die Nutation der Keimpflanze von *Phaseolus multiflorus*. Botan. Zeitung, 1882.
- Wyplel, Beiträge zur näheren Kenntnis der Nutation. Österr. botan. Zeitschr., 1879.
-