

Experimentelle Untersuchungen über das Wesen und die Verbreitung der Kontaktreizbarkeit.

Von

Dr. Peter Stark.

Mit 31 Textfiguren.

Obwohl die Berührungsempfindlichkeit der Pflanzen von jeher die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen hat, so ist die Verbreitung dieser Sensibilität im Pflanzenreich noch nie einer eingehenden Untersuchung gewürdigt worden. Man hat sich — und das ist von einem gewissen Standpunkte aus durchaus begreiflich — fast stets auf die Analyse der Fälle beschränkt, wo die Kontaktreizbarkeit in den Dienst besonderer biologischer Aufgaben getreten ist, und wo die Reaktionen infolge der außerordentlich gesteigerten Sensibilität besonders auffällig zutage treten. Ich erinnere hier nur an die Kontaktkrümmungen der Rankenpflanzen, Blattstielkletterer und mancher Insektivoren. Aber Darwin hebt mit Recht hervor, daß in diesen Fällen die Kontaktreizbarkeit nicht plötzlich und unvermittelt aufgetreten ist, sondern daß wohl eine in gewissem Maße wenigstens auch bei den übrigen Pflanzen vorhandene Eigenschaft weiter entwickelt wurde (11). Dieser Standpunkt wird von verschiedenen Forschern geteilt. So schreibt Leclerc du Sablon: „Presque tous les organes jeunes et en voie d'accroissement sont plus ou moins sensibles au contact. Plusieurs auteurs parmi lesquels je citerai Darwin et Hofmeister avaient déjà fait cette remarque, qu'il est d'ailleurs facile de vérifier. Il va sans dire qu'on a ici affaire à une sensibilité très faible ne se manifestant que par des courbures très lentes“ (30). Leider beschränkt sich Leclerc du Sablon auf diese allgemeinen Andeutungen und auch Darwin gibt keine näheren Angaben. Er beruft sich vielmehr auf die Untersuchungen von Hofmeister und Kerner.

Nun handelt es sich aber sowohl bei Hofmeisters wie auch bei Kerners Experimenten nicht um eigentliche Kontaktkrümmungen, sondern um seimonastische Erscheinungen (23, 27). Hier bleibt also noch eine Lücke auszufüllen. Kommen thigmotropische Reaktionen auch an Pflanzenorganen vor, die nicht zum Greifen und Festhalten bestimmt sind? Besitzt wirklich der Thigmotropismus im Pflanzenreich eine allgemeine Verbreitung? Und wenn dies der Fall ist, stimmt der Krümmungsverlauf mit dem der Ranken überein, sind die Reizbedingungen dieselben? Diese Fragen sind es, die im folgenden beantwortet werden sollen.

Einige Angaben sind freilich schon in der botanischen Literatur vorhanden. Ein Fall ist sogar schon recht lange bekannt. Es ist dies die Kontaktreizbarkeit der Sporangienträger von *Phycomyces nitens*, die von Errera entdeckt und später nochmals von Wortmann und Steyer untersucht wurde (14, 62, 51).

Weitere Daten finden sich in zwei neueren Arbeiten von van der Wolk (60) und Wilschke (59). Van der Wolk konnte feststellen, daß die Keimlinge von *Avena sativa* schöne Krümmungen ausführen, wenn die Koleoptile leicht mit einem Holzstäbchen gestrichen wird; er ermittelte ferner, daß die Reaktionszeit um so kürzer ist, je stärker der Kontaktreiz ist, und daß sie bei intensivem Streichen bis auf 9 Minuten herabsinkt. Am meisten Beachtung verdient aber seine Angabe, daß auch mit feuchter Gelatine Krümmungen erzielt werden können.

Die Untersuchungen van der Wolks wurden von Wilschke auf einige weitere Gramineen ausgedehnt. Er beschäftigte sich hauptsächlich mit der Verteilung der Kontaktempfindlichkeit über die verschiedenen Zonen der Gramineenkeimlinge. Wir werden später noch Gelegenheit haben, auf seine Ergebnisse näher einzugehen¹⁾.

Eine Kontrolle der Versuche van der Wolks brachte mich auf den Gedanken, die ganze Frage von einer breiteren Grundlage aus anzufassen. Es wurde eine große Menge von Monokotyledonen und Dikotyledonen sowohl im Keimlingsstadium als auch im ausgewachsenen Zustand verarbeitet. Kryptogamen wurden, um den Umfang der Arbeit nicht zu sehr zu vergrößern, nur in beschränkter Anzahl herangezogen.

1) Eine Arbeit Figdors (16) über Thigmotropismus bei *Asparagus*-Keimlingen erschien während der Abfassung des Manuskripts und konnte im Text noch berücksichtigt werden.

Meine Experimente erstreckten sich ausschließlich auf Kontaktreizbarkeit (Thigmotropismus), nicht auf Seismonastie. Daß hier die Verhältnisse ähnlich liegen, d. h., daß seismonastische Reaktionen ebenfalls weit verbreitet sind und nur in besonderen Fällen, wie bei *Mimosa*, *Oxalis* und bei Cynareenstaubfäden, zu einem besonderen Grade angewachsen sind, das haben ja schon die oben genannten Versuche von Hofmeister und Kerner ergeben und das ist neuerdings noch von Hansgirg (21) bestätigt worden. Deshalb habe ich auf eine Berücksichtigung dieser Form von mechanischer Reizung von vornherein verzichtet.

Die Untersuchungen wurden im botanischen Institut von Leipzig ausgeführt. Ich möchte an dieser Stelle Herrn Geheimrat Pfeffer und ferner Herrn Privatdozent Buder für die vielen Anregungen und Ratschläge, die sie meiner Arbeit zuteil werden ließen, meinen aufrichtigsten Dank aussprechen¹⁾.

Methodisches.

Die Versuche wurden, soweit sie Keimlinge betrafen, in einem Dunkelzimmer des Leipziger botanischen Institutes angestellt. Die Temperatur in diesem Raume war ziemlich konstant und betrug im Winter 20—22°, im Sommer 23—25° C. Größere Ausschläge kamen nur selten vor, und es wurde stets darauf geachtet, daß bei Vergleichsserien keine Schwankungen auftraten.

Die Luftfeuchtigkeit bewegte sich gewöhnlich um 55 %. Einflüsse der Außenatmosphäre ließen sich nicht ganz ausschalten, und so trat mitunter ein Pendeln bis zu 45 % auf der einen und 65 % auf der andern Seite ein; das waren aber nur ganz seltene Ausnahmen.

Als Lichtquelle diente mir eine rote elektrische Birne, die bei der überwiegenden Mehrzahl der untersuchten Objekte keine phototropischen Reaktionen verursachte. Die empfindlichen Gramineen führten, wie Kontrollversuche zeigten, nach mehr als einstündiger Beleuchtung schwache Krümmungen aus, und deshalb wurden die Töpfe, sobald die Koleoptile die Erde durchbrach, unter schwarzen Pappzylindern aufgestellt. Während der Reizung wurden sie dann senkrecht unter die Lichtquelle gebracht und

1) Eine vorläufige Mitteilung über die Untersuchungen ist in den Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1915, Heft 8 gegeben.

danach wieder zugedeckt. Die Ablesungen, die nur einige Sekunden dauerten, fanden ebenfalls unter der Birne statt. Dieselben Vorsichtsmaßregeln wandte ich zum Überfluß meist auch bei den anderen Keimlingen an. Störungen, die irgendwie auf Phototropismus zurückzuführen wären, traten nie auf.

Die Aufzucht der Keimlinge erfolgte mit allen notwendigen Vorsichtsmaßregeln. Zunächst wurde gleichmäßiges Samenmaterial herausgesucht und dieses 12—24 Stunden eingequollen, falls es sich nicht um Arten handelte, bei denen die Keimung durch Quellung verzögert wird. Das Einquellen erfolgte in Porzellschalen in einer seichten Wasserschicht, welche die Samen gerade eben zudeckte. Das gequollene Material wurde wiederum gesichtet und in fein gesiebte Erde eingesetzt, nur derbere Formen, wie *Lupinus albus*, *Phaseolus multiflorus* usw., kamen mitunter in feuchte Sägespäne. Nach der Aussaat wurden die Töpfe in der Regel sofort in das Dunkelzimmer gebracht, und nun wuchsen die Keimlinge bei konstanter Temperatur heran. Besondere Sorgfalt verwendete ich auf das gleichmäßige Begießen, da ich im Verlaufe meiner Versuche die Wahrnehmung machte, daß Vergleichsserien ganz verschieden ausfallen können, wenn die Erde nicht denselben Feuchtigkeitsgrad besitzt. Trockenheit übt in jeder Hinsicht eine Hemmung auf den Reaktionsverlauf aus.

Ehe die herangewachsenen Pflanzenserien zu Versuchen verwendet wurden, fand eine dritte Auslese statt. Keimlinge, die nicht ganz gerade gewachsen waren, zurückgebliebene oder vorangeeilte Individuen wurden ausgemerzt.

Für jedes Objekt mußte erst besonders festgestellt werden, welcher Zeitpunkt für die Reizung am günstigsten ist, das heißt, es mußte die Phase des maximalen Wachstums ausgenützt werden. Ganz junges Material reagiert gewöhnlich schlecht, ebenso altes, bei dem das Hypokotyl oder Epikotyl nahezu ausgewachsen ist. Auf diesen Umstand muß bei Vergleichsserien besonders geachtet werden. Es empfiehlt sich hier, wenn man nicht mit einem Satz von Keimlingen auskommt, die verschiedenen Serien zu derselben Tageszeit einzuquellen, auszusäen, zu begießen und zu reizen.

Bei *Avena sativa* machte ich die Erfahrung, daß die verschiedenen Handelssorten auch recht verschieden reagieren. Gute Resultate erhielt ich mit „weißem Fahnen“, mit dem auch die Mehrzahl der Versuche ausgeführt wurde.

Der Kontaktreiz wurde, wo es sich nicht um besondere Versuchsanstellungen handelte, mit einem Korkstäbchen von quadratischem Querschnitt ausgeübt, das ziemlich glatte Flächen hatte. Gestrichen wurde mit der Fläche, nicht mit der Kante, und zwar so leicht, daß nur bei dünnen Keimstengeln leichte Überkrümmungen eintraten.

Über die Versuchsanstellung bei Gewächshaus- und Freilandpflanzen ist nichts Besonderes zu sagen. Die Reizung fand an Ort und Stelle statt, das heißt da, wo sich diese Gewächse normalerweise befanden. Bei den Freilandpflanzen, mit denen von Mai bis September experimentiert wurde, war naturgemäß sowohl Temperatur als auch die Luft- und Bodenfeuchtigkeit von Fall zu Fall verschieden. Zusammengehörige Versuchsserien wurden jedoch möglichst unter gleichartigen Verhältnissen vorgenommen.

Die Zeichnungen der Keimlinge wurden in dem Dunkelzimmer selbst beim Lichte der roten Birne mittels der Zeichenkamera hergestellt. Zu diesem Zwecke wurde die Lichtquelle hinter dem Zeichenobjekt aufgestellt, und nun gelangte das Bild durch ein Linsensystem auf einen Spiegel, der unter 45° aufgestellt war und das Bild direkt in die Zeichenebene projizierte. So konnten die Konturen unmittelbar auf Pauspapier nachgezogen werden. Durch mehr oder minder weites Ausziehen der Kamera konnte jede beliebige Bildgröße erzielt werden.

Die Zeichnungen der derberen Freiland- und Gewächshauspflanzen wurden derart angefertigt, daß die in Frage kommenden Organe nach Vollendung der Reaktion abgeschnitten und auf weißen Karton in ihrer natürlichen Lage festgesteckt wurden. Dann wurden mit einem spitzen harten Bleistift die Umrisse auf Papier nachgezogen.

I. Teil. Experimente mit etiolierten Keimlingen.

Die Arbeit gliedert sich nach dem Material in zwei verschiedene Teile. Der erste beschäftigt sich im Anschluß an die Untersuchungen von der Wolks und Wilschkes mit dem Verhalten von etiolierten Keimlingen gegenüber Kontaktreizen, der zweite handelt von den Reaktionen erwachsener Pflanzen, die bei normalen Lichtverhältnissen behandelt wurden.

Wir wenden uns zunächst den Keimlingen zu. Die untersuchten Arten gehörten den verschiedensten Familien an. Von der

Vermutung geleitet, daß ich bei den Keimlingen von Rankenpflanzen am ehesten Aussicht auf Erfolg hätte, begann ich mit Cucurbitaceen und erhielt auch tatsächlich mit *Cucurbita Pepo*, *Cyclanthera exfoliens* und *Sicyos angulata* positive Resultate. Da aber die meisten Cucurbitaceen sehr schlecht keimen, und es mir darauf ankam, immer mit größeren Serien zu arbeiten, so wandte ich mich anderen Familien zu. Vorzügliche Reaktionen erhielt ich außer bei den Gramineen besonders auch bei den Cruciferen und Caryophyllaceen. Aber es verdient hervorgehoben zu werden, daß sich von den 40 untersuchten Pflanzenarten sämtliche als kontakt-empfindlich erwiesen. Nur das Ausmaß der Krümmung war von Fall zu Fall verschieden.

Kap. I. Der allgemeine Verlauf der Reaktion.

Es wird unsere erste Aufgabe sein, den Reaktionsverlauf in seinen allgemeinen Zügen zu verfolgen. Naturgemäß herrscht hierin die größte Mannigfaltigkeit. Gemeinsam ist bei allen Keimlingen nur das, daß nach einer einseitigen Kontaktreizung eine positive nach der Reizquelle gerichtete Krümmung erfolgt, vorausgesetzt natürlich, daß die Reizintensität die Schwelle überschreitet. Wo diese Schwelle liegt, wie lange Zeit verstreicht, bis die Krümmung eintritt, wie stark die Reaktion ausfällt und wie lange sie andauert: das alles hängt von der Beschaffenheit der untersuchten Spezies ab.

Schon hinsichtlich der Reaktionszeiten bestehen weitgehende Verschiedenheiten. Van der Wolk fand für seine Keimlinge von *Avena* 9 Minuten, und er weist darauf hin, wie niedrig dieser Betrag im Vergleich zu anderen Tropismen ist. Ich selbst fand bei starker Reizung mittlere Werte von 10 Minuten bis ca. 1 Stunde. In erster Linie war bei meinen Versuchen für den Eintritt der Reaktion die Dicke des Objekts maßgebend. Das ist eine Erscheinung, die ja bei den verschiedensten Reizkrümmungen zutage tritt, und auf die in neuerer Zeit hauptsächlich Blaauw hingewiesen hat (3). Um eine Vorstellung von der Größenordnung der hier vorliegenden zeitlichen Unterschiede zu geben, sind in der folgenden Tabelle drei zarte und drei derbe Objekte einander gegenübergestellt. Die Reizung war bei allen Keimlingen gleichartig, der Stengel wurde 50 mal gestrichen. Es zeigt sich, daß bei den zarten Arten nach 20 Minuten schon der größte Teil reagiert hat. Bezeichnet man in üblicher Weise als Reaktionszeit die Zeit, bei der

die Hälfte aller überhaupt reagierenden Individuen in die Reaktion eingetreten ist, dann liegt dieser Wert für die drei ersten Arten: *Agrostemma Githago*, *Phalaris canariensis* und *Panicum miliaceum* unter 20 Minuten, bei *Silybum Marianum* und *Ricinus communis* zwischen 40 und 60 Minuten und bei *Lupinus albus*, der dicksten Spezies, etwa bei 1 Stunde. Außerdem zeigt sich, daß bei den dickeren Formen die Kurve der Reaktionszeiten viel breiter auseinander gezogen ist. Die einzelnen Individuen einer Serie zeigen viel größere Schwankungen. Wenn man aber nur lange genug zuwartet, dann erhält man auch hier oft denselben Prozentsatz von Krümmungen, ein Hinweis darauf, daß der Unterschied im Verhalten doch wohl weniger auf die geringere Sensibilität, als auf die geringere Reaktionsfähigkeit zurückzuführen ist.

Tabelle I.

	Versuchspflanze	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach:						
			20'	40'	60'	80'	100'	120'	180'
Zarte Objekte	<i>Agrostemma Githago</i>	27	20	24	25	27	27	27	27
	<i>Phalaris canariensis</i>	18	15	18	18	18	18	18	18
	<i>Panicum miliaceum</i>	28	17	26	26	26	26	26	26
Derbe Objekte	<i>Ricinus communis</i>	15	3	5	10	12	14	14	14
	<i>Silybum Marianum</i>	24	1	7	14	20	21	22	22
	<i>Lupinus albus</i>	28	1	7	11	18	20	22	22

Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, ist bei den empfindlicheren Formen ein Ablesungsintervall von 20 Minuten schon zu groß, um die Reaktionszeiten genauer festzulegen. Deswegen wurde bei einigen Arten in kürzeren Zwischenräumen abgelesen. Ich gebe in Tab. II nur zwei derartige Beispiele wieder. Bei der einen Art, *Brassica Napus*, liegt über die Hälfte der Reaktionen in dem Intervalle von 10 zu 15 Minuten, und als mittlere Reaktionszeit finden wir 13 Minuten. Bei der andern, nämlich *Agrostemma Githago*, ist es sogar das Intervall von 0—5 Minuten, bei dem die meisten Krümmungen eintreten; die Kurve der Reaktionszeiten besitzt links einen halben Gipfel und fällt sehr träge nach rechts ab. Dies hängt damit zusammen, daß bei dem Alter, in dem die Keimlinge hier untersucht wurden — ca. 3—7 cm —, einige Individuen schon anfangen ihre Reaktionsfähigkeit zu verlieren, während sich andere

gerade auf dem Gipfel der Reaktionsfähigkeit befinden, ohne daß sich dafür äußere Kennzeichen geltend machen ließen.

Tabelle II.

Versuchspflanze	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach:									Mittlere Reaktions- zeit
		0'	5'	10'	15'	20'	25'	30'	35'	40'	
<i>Brassica Napus</i> . .	31	1	5	16	6	3	—	—	—	ca. 12 Min.	
<i>Agrostemma Githago</i>	31	11	8	7	1	1	1	0	2	„ 8 „	

Wie man sieht, ist bei *Agrostemma* mit 5 Minuten die untere Grenze der Reaktionszeit noch nicht erreicht. Ich habe in diesem, wie auch in zahlreichen anderen Versuchen vereinzelte Exemplare beobachtet, bei denen die Krümmung schon nach 1 Minute zu erkennen war und nun, wenn man einen dahinter liegenden Punkt fixierte, in makroskopisch erkennbarer Weise fortschritt. Dies waren freilich nur ganz seltene Ausnahmen, aber sie zeigen, daß der graduelle Unterschied zwischen Ranken und Keimlingen gar nicht so groß ist, zudem eine Menge von Ranken existieren, die eine wesentlich längere Reaktionszeit besitzen.

Neben dem Durchmesser spielt bei dem Eintritt der Reaktion auch die Wachstumsgeschwindigkeit und die Länge der Wachstumszone eine hervorragende Rolle. Die für das Zustandekommen der Krümmung unerläßliche Wachstumsdifferenz wird ja um so eher herbeigeführt, je schneller der Stengel wächst, je baldiger also ein genügender Unterschied in der Länge der opponierten Flanken verwirklicht werden kann. Und eine je längere Strecke des Stengels die Wachstumszone in sich begreift, desto früher kann es zu einem sichtbaren Erfolg kommen, weil sich die Wirkungen der einzelnen Teilzonen verstärken und daher eine augenfälligere Entfernung von der Vertikallage zur Folge haben. Und da bei ein und demselben Objekt sowohl die Wachstumsgeschwindigkeit als auch die Länge der Wachstumsregion einem Wandel unterliegt, so ergibt sich damit von selbst ein Zusammenhang zwischen der Reaktionszeit und dem Alter der Keimlinge. Es gibt ein Optimum für den Eintritt der Reaktion, das einer gewissen Altersstufe entspricht, und wenn man nach der einen oder der anderen Seite abweicht, dann erhält man verlängerte Werte. All diese Tatsachen sind so bekannt und selbstverständlich, daß ich darauf verzichten kann, einzelne Beispiele anzuführen.

Dieselben Faktoren nun, die auf die Reaktionszeit einwirken, machen auch ihren Einfluß auf den weiteren Verlauf der Krümmung geltend. Wie stark die Krümmung ausfällt und auf einen wie großen Teil des Keimstengels sie sich erstreckt, das hängt wieder mit der Wachstumsgeschwindigkeit und mit der Verteilung des Wachstums zusammen. Rasch wachsende Arten mit ausgedehnter Wachstumsregion stellen für uns das beste Untersuchungsmaterial dar. Ein solches Objekt ist wiederum *Agrostemma Githago*. Wählt man günstiges Material aus, das heißt solches, das sich in der maximalen Wachstumsphase befindet, dann kann bei starker Reizung der Krümmungsbogen so stark ausfallen, daß die Spitze des Keimlings den Boden berührt und der Stengel einen Halbkreis beschreibt, ja in extremen Fällen kann sich die Spitze sogar nach innen der Basis des Stengels zuwenden. Fig. 1 gibt einen solchen Keimling wieder in dem Stadium, wo er gerade den Boden berührt. Derartig starke Ausschläge habe ich nur noch bei *Sinapis alba* und *Brassica Napus* beobachtet.

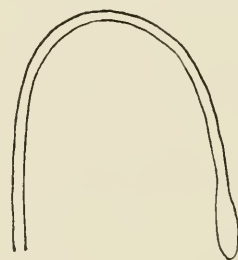


Fig. 1.
Agrostemma-Keimling
20 Minuten nach der
Reizung.

Um eine Vorstellung von der Wachstumsverteilung bei derartigen *Agrostemma*-Keimlingen zu gewinnen, wurden zahlreiche Individuen mit Tuschezonen in einer Distanz von 5 mm markiert. Ich gebe hier in Tab. III nur die Ergebnisse eines Versuches wieder. Die vier Individuen, aus denen die mittleren Werte berechnet wurden, besaßen eine Länge von 4—5 cm. Zone I liegt an der Spitze, daran schließen sich fortlaufend die folgenden Zonen an. Die Zahlenwerte zeigen, daß noch in der VII. Zone ein freilich sehr geringer Zuwachs stattfindet. Im allgemeinen zeigte sich, daß sich Krümmungszone und Wachstumszone ziemlich genau decken.

Tabelle III. *Agrostemma Githago*.

	Länge der Zonen in mm							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Ursprüngliche Länge .	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0
Länge nach 6 Stunden	8,0	7,9	6,8	5,9	5,4	5,2	5,1	5,0
„ „ 24 „	13,3	10,8	8,5	6,8	5,7	5,3	5,1	5,0

Bei manchen untersuchten Pflanzen ist die Wachstumszone noch wesentlich länger, und der Krümmungsbogen kann infolgedessen 1 dm erreichen oder übersteigen. Dies ist z. B. bei *Cucurbita Pepo*, *Helianthus annuus*, *Lupinus albus* und *Ricinus communis* der Fall. Aber bei diesen Formen, die ja alle einen beträchtlichen Stengeldurchmesser besitzen, wird der Krümmungsradius nie so klein wie bei *Agrostemma*, und die Ablenkung der Spitze überschreitet daher nur ausnahmsweise 45° . In Fig. 2 ist ein Keimling von *Ricinus* dargestellt, der 20 cm Höhe besaß. Wie man sieht, reicht die Krümmung beinahe bis zur Basis des Stengels herab.



Fig. 2.
Ricinus-Keimling.

Bei den Dikotyledonenkeimlingen setzt die erste Krümmung stets an der Spitze des Stengels ein, etwa in der Zone, wo der maximale Zuwachs liegt. Von da an schreitet sie mehr und mehr fort und erfaßt immer tiefer gelegene Partien. Anfänglich liegt die maximale Krümmung oben an der Spitze, während der Krümmungsradius, je mehr man sich der Basis nähert, in um so stärkerem Maße anwächst. Im weiteren Verlauf der Reaktion aber wandert die Zone maximaler Krümmung langsam am Stengel herunter, während sich die Stengelspitze wieder geradestreckt. Dieser Prozeß ist sehr schön zu verfolgen bei Fig. 3, die einen Keimling von *Agrostemma Githago* (4 cm Höhe) in den verschiedenen Phasen der Krümmung wiedergibt. Die erste Zeichnung erfolgte nach 10 Minuten, aber die Reaktion war so weit schon fortgeschritten, daß der ganze Stengel leicht gekrümmt erscheint. Nach 20 Minuten ist das oberste Drittel des Stengels schon wieder gerade, während die Krümmung an der Basis verstärkt ist. Nach 50 Minuten erreicht die Reaktion ihren Höhepunkt, die Spitze steht fast horizontal. Und nun erfolgt die rückläufige Bewegung, die nach $3\frac{1}{2}$ Stunden, als der Versuch abgebrochen wurde, noch nicht vollendet ist.

Ähnlich wie *Agrostemma* verhalten sich die meisten Dikotylenkeimlinge. Wenn man wollte, könnte man hier den kleineren Abweichungen entsprechend verschiedene Typen unterscheiden, wie dies Rothert (46) bei den phototropischen Krümmungen getan

hat. So beginnt die Spitze bei manchen Keimlingen sich sehr bald aufzurichten, mitunter schon dann, wenn die Krümmung basalwärts noch verstärkt wird; es kommt dann zur Bildung charakte-

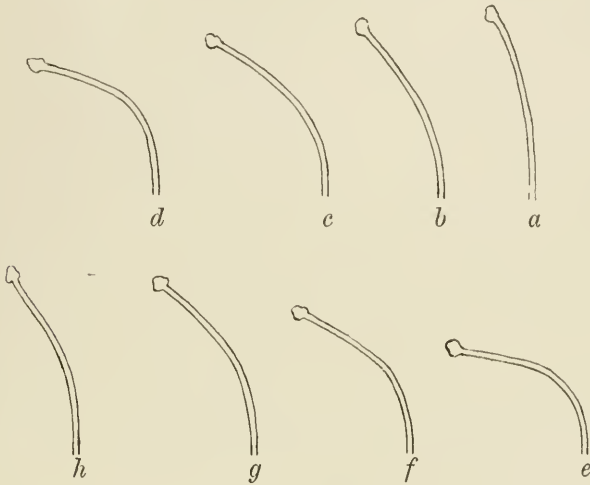


Fig. 3.

Krümmungsverlauf bei *Agrostemma*: a nach 10, b nach 20, c nach 30, d nach 40, e nach 50, f nach 120, g nach 180, h nach 240 Minuten.

ristischer S-Krümmungen, die dem Widerstreit von geotropischen und haptotropischen Tendenzen ihre Entstehung verdanken. Ein solches Stadium stellt Fig. 4 dar.

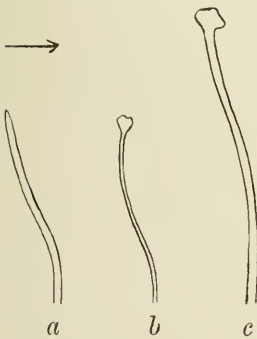


Fig. 4.

a = *Avena*, b = *Brassica*,
c = *Helianthus*.

Ein besonderes Verhalten zeigen ihren veränderten Wachstumsverhältnissen zufolge die Gramineen. *Avena* schließt sich noch am meisten dem Dikotylenotypus an. Die Krümmung erscheint zwar nicht ganz an der Spitze, sondern etwa 1 cm darunter, dort wo der maximale Zuwachs liegt (Fig. 5). Das verdient deshalb hervor-

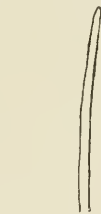


Fig. 5.
Avena-Keimling,
Beginn
der Krümmung.

gehoben zu werden, weil hierin ein Unterschied zu den phototropischen Krümmungen besteht, die ganz oben einsetzen.

Rothert schloß hieraus mit Recht, daß die Lichtempfindlichkeit nicht in der Zone größten Zuwachses, sondern eben in der äußersten Spitze der Koleoptile ihren Höhepunkt besitzt. Für den Haptotropismus hat dies, wie wir später bei den Versuchen mit lokalisierter Reizung sehen werden, keine Gültigkeit.

Noch auffälliger ist das Verhalten von *Panicum*. Reizt man hier den ganzen Keimling, dann macht sich nach sehr kurzer Zeit die Reaktion in dem obersten Teil des Hypokotyls bemerkbar. Von da aus greift sie nach tiefer gelegenen Zonen über, während die Koleoptile meistens vollständig gerade bleibt und rein passiv übergebogen wird (Fig. 6a). Bei manchen Keimlingen — besonders wenn man altes Material verwendet, kann sogar die Krümmung auf einen sehr kleinen Bezirk der Hypokotylspitze beschränkt bleiben, so daß ein ziemlich scharfer Knick entsteht (Fig. 6b).

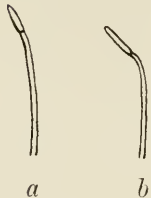


Fig. 6.
Panicum - Keimlinge,
total gestrichen.

All dies stimmt wieder sehr schön damit, daß bei *Panicum* die oberste Zone des Hypokotyls durch sehr rasches Wachstum ausgezeichnet ist, daß aber die Wachstumsgeschwindigkeit in basipetaler Richtung sehr schnell abfällt, und daß die Koleoptile schon recht früh vollständig ausgewachsen ist.

Wieder andere Bilder liefert *Zea Mays*. Hier liegt der maximale Zuwachs ebenfalls im Hypokotyl, aber auch die Koleoptile nimmt noch erheblich an Länge zu. Infolgedessen wird hier die Krümmung zuerst in der Spitze des Hypokotyls bemerkbar, sie schreitet aber von hier aus nicht nur nach unten, sondern auch nach oben fort. Die stärkste Krümmung liegt ziemlich nahe an der Grenze von Hypokotyl und Koleoptile, etwas unter der Ansatzstelle.

Nach alledem scheint die erste Krümmung stets an die Zone des Stengels gebunden zu sein, die das stärkste Wachstum besitzt. Dies gilt auch, wie später dargelegt werden soll, mitunter sogar für die Fälle, wo die Reizung an einer ganz anderen Stelle erfolgt.

Wir müssen zum Schlusse noch etwas ausführlicher auf den Ausgleich der Krümmung eingehen. Ich erwähnte schon, daß die Gegenreaktion bei den verschiedenen Keimlingsarten nicht zu derselben Zeit einsetzt. Der einfachste Fall ist der, daß dann, wenn der maximale Ausschlag erreicht ist, ein langsames, gleichmäßiges Aufrichten erfolgt, bis der Keimling wieder die normale Stellung

einnimmt und in dieser Lage verharret. Ein solches Verhalten ist aber nur selten verwirklicht. Meistens setzt die Gegenreaktion an der Spitze schon ein, wenn die tiefer gelegenen Zonen noch fortfahren sich zu krümmen, und es treten S-Kurven auf, deren Wendepunkt allmählich am Stengel herabwandert. Zuerst erreicht die Spitze die Vertikallage, tiefer gelegene Zonen folgen nach und schließlich werden die alten Verhältnisse wieder hergestellt, wenn die Krümmung nicht so lange andauerte, daß sie zum Teil wenigstens durch Wachstum fixiert wird. Übrigens kommen die beiden hier unterschiedenen Fälle bei ein und demselben Objekt vor, je nachdem der Reiz verschieden stark ist. Bei intensiver Reizung erreicht die Reaktion erst ihre volle Amplitude, und dann setzt die gegenläufige Phase ein. Die Tendenz, die Krümmung auszugleichen, wird hier offenbar durch die nur sehr langsam abklingende Erregung in Schach gehalten. Je schwächer man aber reizt, desto früher gelangt die aufrichtende Komponente, die geotropische Reaktion in Verbindung mit dem Autotropismus zum Durchbruch und stört den normalen Ablauf der Krümmung.

Für viele Keimlinge bedeutet aber die Erreichung der Lotlinie beim Rückgang keineswegs einen Haltepunkt. Es findet vielmehr eine Überkrümmung in der entgegengesetzten Richtung statt, eine Erscheinung, auf die schon Wilschke (59) und Figdor hingewiesen haben. Bei manchen Keimlingen habe ich sogar ein mehrmaliges Pendeln um die normale Ruhelage wahrgenommen. Dafür findet man vor allem bei *Avena sativa* schöne Beispiele. Nicht alle Versuchsserien, die ich mit dem Hafer anstellte, sind in dieser Hinsicht gleichmäßig ausgefallen. Bei manchen Versuchen hielt die Krümmung sehr lange an, und dann kehrten fast alle Keimlinge unmittelbar in die ursprüngliche Lage zurück; meist aber schlug etwa bei der Hälfte die positive Krümmung in eine negative über, aber auch hier zeigten sich von Serie zu Serie ziemlich starke zeitliche Differenzen. Vielleicht sind diese Abweichungen von der Stärke der Reizung abhängig; möglicherweise spielen dabei auch nicht näher kontrollierbare Unregelmäßigkeiten in der Aufzucht eine Rolle. Ich führe hier in Tab. IV nur die Ergebnisse eines Versuchs an. In der ersten Vertikalspalte bedeutet:

- + der Keimling hat eine positive Krümmung vollzogen;
- an die positive Krümmung hat sich eine negative angeschlossen;

+′ der Keimling ist zum 2. Male in die positive Phase eingetreten;
 -′ " " " " " " " " negative " " ;
 +″ " " " " 3. " " " positive " " .

Tabelle IV. *Avena sativa*.

Art der Krümmung	Es haben von 34 Keimlingen reagiert nach:								
	1 h	2 h	3 h	4 h	5 h	6 h	7 h	8 h	9 h
+	31	31	31	31	31	31	31	31	31
-	0	10	13	18	19	19	19	19	19
+′	0	2	5	8	9	10	12	13	13
-′	0	0	0	1	2	2	2	2	2
+″	0	0	0	0	1	1	1	1	1

Aus der Tabelle ist zu ersehen, daß bei manchen Keimlingen sogar ein wiederholtes Pendeln um die Ruhelage stattfindet. Von den 31 Keimlingen, die eine Krümmung ausführten, kehrten 12 direkt in die Vertikalstellung zurück, 19 vollzogen aber negative Krümmungen; davon schlugen $\frac{2}{3}$ nochmals in die positive Krümmungsrichtung über, und ein Keimling vollzog dieses Hin- und Herpendeln sogar zum dritten Male.

In Fig. 7 sind drei *Avena*-Keimlinge dargestellt, die sich in verschiedenen Phasen der ersten negativen Krümmung befinden.

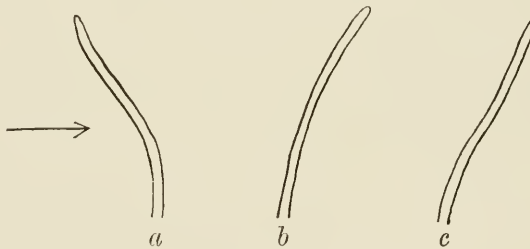


Fig. 7.

Avena-Keimlinge; verschiedene Krümmungsphasen.

Bei *a* ist die Wendung gerade eben angedeutet, bei *b* ist die maximale Amplitude erreicht und bei *c* beginnt sich die negative Reaktion auszugleichen. Wie man sieht, kann die erste negative Reaktion zu einem sehr starken Ausschlag führen, und ich habe Fälle beobachtet, wo sie die positive Krümmung an Stärke übertraf. Das sind aber Ausnahmen. Meistens klingen die Schwingungen

allmählich aus. Dabei kann es vorkommen, daß die negative Phase überhaupt ausfällt. Der Keimling krümmt sich positiv, streckt sich gerade und zeigt nach einiger Zeit wieder eine positive Nachkrümmung.

Negative Überkrümmungen wurden nicht nur bei *Avena* beobachtet. Ich fand sie auch bei *Beta vulgaris*, *Cannabis sativa*, *Hordeum vulgare*, *Lupinus albus*, *Pisum sativum*, *Polygonum Fagopyrum*, *Ranunculus arvensis*, *Sinapis alba* und *Sorghum vulgare*, meist aber nicht in so ausgeprägter Form. Ein derartiges Beispiel ist in Fig. 8 festgehalten. Es handelt sich um einen Keimling von *Ranunculus arvensis*. Auf eine erste positive Krümmung folgte nach 1,5 Stunden eine ebenso ausgeprägte negative, und dann streckte sich der Keimling dauernd gerade.

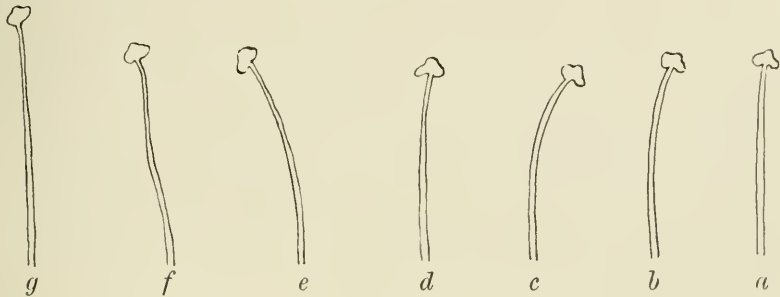


Fig. 8.

Keimlinge von *Ranunculus arvensis*: a nach 10, b nach 20, c nach 40, d nach 60, e nach 100, f nach 200, g nach 300 Minuten.

Wir stehen nun vor der Aufgabe, für das Pendeln eine Erklärung zu finden. Man kann dabei an mehrere Möglichkeiten denken. Zunächst könnten die negativen Krümmungen geotropischer Natur sein. Die Rückkehr in die Vertikallage ist ja sicher ein geotropischer Vorgang, und daß es dabei zu einem Pendeln um die Normalstellung kommen kann, ist ja längst bekannt. Gegen diese Deutung sprechen aber zwei Umstände; einmal, daß die negative Krümmung, wie schon erwähnt wurde, mitunter stärker ausfällt als die positive, und ferner, daß sich die Stengelspitze manchmal bloß bis zur Vertikalstellung emporrichtet und schon dann wieder umkehrt.

Eine zweite Möglichkeit wäre die, für das Pendeln Nutationen verantwortlich zu machen. Damit sucht Rotherth die Schwankungen bei den heliotropischen Reaktionen von *Avena* zu erklären. Er

fand, daß die phototropische Krümmung nicht gleichmäßig fortschreitet, sondern daß Phasen stärkerer Krümmung mit solchen schwächerer Krümmung abwechseln, schon während die Reaktion ihrem Höhepunkt zustrebt. Nimmt man nun an, daß die Nutationen, wie dies tatsächlich häufig der Fall ist, nicht auf die Nutationsebene beschränkt bleiben, sondern am Stengel herumwandern, dann müßte bald eine Schwächung, bald eine Verstärkung der tropistischen Reaktion erfolgen, und bei der Annäherung an die Ausgangslage könnten dann negative Krümmungen vorgetauscht werden. Nach meinen Wahrnehmungen aber läßt sich diese Interpretation auf die geschilderten Erscheinungen nicht anwenden. Die negativen Krümmungen sind bei manchen Objekten zu stark und zu zahlreich, als daß sie durch Nutationen erklärt werden können. Und bei *Avena* speziell macht sich das Gegeneinanderspielen von thigmotropischer Reaktion und Nutation in ganz anderer Weise bemerkbar. Die Keimlinge pendeln nämlich allmählich aus der ursprünglichen Krümmungsebene heraus. Während die erste Krümmung dem Reiz genau zugewendet ist, ist mitunter schon die erste negative Krümmung nicht genau entgegen gerichtet, sondern schon etwas gegen die Nutationsebene verschoben, und bei der zweiten positiven Krümmung wird die Abweichung noch größer, bis schließlich die Nutationen wieder in der normalen Richtung erfolgen.

Drittens könnten die negativen Krümmungen ebenso wie die positiven haptotropischer Natur sein; der Umschlag würde dann einer Stimmungsänderung entsprechen, wie eine solche häufig beim Phototropismus bei langer Belichtung eintritt. Allerdings sind bisher keine sicheren Beispiele für negativen Haptotropismus bekannt. Auch meine Versuche boten keine Anhaltspunkte dafür. Zwar traten bei manchen Keimlingen, z. B. *Vaccaria*, wenn sehr stark gereizt wurde, in vereinzelt Fällen sofort negative Krümmungen ein, aber ich habe diese Vorgänge noch nicht näher analysiert, und es besteht die Möglichkeit, daß hier traumatotrope Reaktionen vorliegen, ähnlich wie bei den Darwinschen Versuchen mit Keimwurzeln.

Schließlich wäre es denkbar, daß der Krümmungsprozeß als solcher — unabhängig davon, daß er gerade durch einen Kontaktreiz ins Leben gerufen wurde — nach Ablauf einer bestimmten Zeit eine gegengerichtete Krümmungstendenz auslöst und daß sich dies mehrfach wiederholt, bis die Erregung abklingt. Auf diese

Weise sucht Baranetzki (2a) verwandte Erscheinungen bei geotropischen, heliotropischen und mechanisch aufgenötigten Krümmungen zu erklären. Nun hat tatsächlich Fitting bei Ranken nachgewiesen, daß bei den Kontaktkrümmungen der Wachstumsbeschleunigung der einen Flanke eine deutlich abgesetzte Phase folgt, wo die gegenüberliegende schneller wächst. Stellen wir uns vor, daß dieser zweite Beschleunigungsprozeß bildlich gesprochen über das Ziel hinausschießt und damit einen dritten entgegengesetzten auslöst, so könnten wir auf diese Weise eine Vorstellung von der Mechanik des Pendelns bekommen. Dazu müßte aber zuerst einmal festgestellt werden, ob bei den Keimlingen, wie zu vermuten ist, die haptotropische Reaktion in derselben Art zustande kommt wie bei den Ranken.

Ich muß mich damit begnügen, auf diese Fragen ganz kurz hingewiesen zu haben, da zu ihrer Beantwortung noch ziemlich weitläufige Versuchsanstellungen erforderlich sind.

Kap. II. Zusammenhang zwischen Reizstärke und Reaktionsverlauf.

Wir haben im vorigen Kapitel den Reaktionsverlauf verfolgt, ohne zunächst einmal auf die Reizstärke Rücksicht zu nehmen. Nun bestehen aber — genau so wie bei anderen Sensibilitäten — auch bei der Berührungsempfindlichkeit ganz bestimmte Beziehungen zwischen Reizstärke und Krümmungsreaktion. Diesem Zusammenhang soll hier nachgegangen werden.

Um einigermaßen vergleichbare Werte zu bekommen, wählte ich ein für allemal eine ganz bestimmte Streichskala. Die Keimlinge wurden 1-, 5-, 10-, 20-, 50- und je nachdem auch 100mal gestrichen. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß bei jeder Versuchsserie alle diese Intensitäten angewandt wurden.

Es ergaben sich folgende Gesetzmäßigkeiten:

1. Je stärker der Reiz ist, desto größer ist die Anzahl der reagierenden Keimlinge. Das hat natürlich seine obere Grenze, nämlich dann, wenn alle Individuen, oder sagen wir besser nahezu alle sich krümmen. Es stellte sich nämlich heraus, daß fast stets bei einer größeren Serie einzelne Individuen sind, die sich durch mangelnde Reaktionsfähigkeit auszeichnen. Infolgedessen wurden nicht immer 100 % Reaktionen erreicht, sondern der maximale

Erfolg blieb bei 90—95 % stehen. Mit einmaligem Streichen war bei den meisten Arten die Reizschwelle schon erheblich überschritten. Das ist aus der folgenden Tab. V erkennbar. Um eine Vorstellung von der Sensibilität der einzelnen Arten zu geben, sind hier für die verschiedenen Intensitätsstufen die Prozentsätze der Reaktionen wiedergegeben. Um die Tabelle nicht zu sehr zu überlasten, habe ich nicht bei jedem Einzelversuch die Zahl der gereizten und der sich krümmenden Individuen beigefügt, sondern nur in der letzten Spalte die Gesamtzahl der bei allen Serien insgesamt verwendeten Keimlinge. Ich beschränke mich hier auf den Hinweis, daß jeder Versuch mit ca. 10—30 Individuen angestellt wurde. Nähere Belege finden sich für viele Serien im Anhang (Tab. XLVIII—LVIII).

Ein Blick auf die Tabelle zeigt, daß die verschiedenen Arten nur um wenig gegeneinander verschobene Reaktionsbilder ergeben. Bei den hochempfindlichen Formen reagiert bei der Streichzahl 1 schon der allergrößte Teil, drei Viertel oder noch mehr, und dann findet mit zunehmender Streichzahl nur noch eine geringe Vermehrung der Zahl der Krümmungen statt; dies gilt z. B. für *Agrostemma*, *Brassica*, *Panicum* und *Sinapis*. Im Gegensatz dazu stehen andere, stets derber gebaute Formen, bei denen die Reaktion erst bei größerer Streichzahl (5 oder 10) anhebt, und bei denen die Krümmungsprozente in viel langsamerem Rhythmus ansteigen; dafür liefern *Ervum*, *Phaseolus* und *Pisum* schöne Belege; bei ihnen ist offenbar auch bei hundertmaligem Streichen der maximale Erfolg noch nicht erreicht, während bei den erstgenannten Objekten oft schon bei mehr als zehnmaligem Streichen kein weiterer Zuwachs an Reagierenden mehr stattfindet.

Es ist übrigens nicht bei allen Formen so einfach, die untere Grenze der Empfindlichkeit nachzuweisen, besonders bei Arten, die zu Nutationen neigen. Nähert man sich nämlich der Schwelle, dann fallen, wie wir später sehen werden, die Krümmungen viel schwächer aus, und wenn nun gleichzeitig der Prozentsatz der Reaktionen auf 10 % und weniger herabsinkt, dann ist man nie sicher, ob es sich nicht um Nutationen handelt, die sich ja nie ganz ausschalten lassen, und die sich nicht immer vorschriftsmäßig an die „Nutationsebene“ halten. Deswegen muß man bei solchen Versuchen ein größeres Material anwenden und gleichzeitig Kontrollversuche anstellen. Wo es mir nicht gelang, absolute Sicherheit zu erhalten, da sind die Zahlen in Klammer beigefügt.

Tabelle V.

Zusammenhang zwischen Streichzahl und Krümmungsprozenten.

Versuchspflanze	Prozentsatz der Krümmungen bei den Streichzahlen						Zahl der Individuen
	1	5	10	20	50	100	
<i>Agrostemma Githago</i>	70	76	97	100	100	100	209
<i>Avena sativa</i>	44	100	—	100	—	—	100
<i>Beta vulgaris</i>	68	—	90	100	—	—	55
<i>Bidens tripartita</i>	19	70	—	92	—	—	55
<i>Brassica Napus</i>	85	95	100	100	100	—	75
<i>Cannabis sativa</i>	58	—	100	100	—	—	43
<i>Erum Lens</i>	—	—	—	11	23	63	48
<i>Helianthus annuus</i>	(unsieher, Nutat!)	—	—	86	94	100	36
<i>Hordeum vulgare</i>	50	—	—	76	—	—	82
<i>Linum usitatissimum</i>	60	69	95	100	—	—	75
<i>Lupinus albus</i>	(29)	—	—	84	79	96	100
<i>Panicum miliaceum</i>	78	92	90	100	90	—	170
<i>Papaver somniferum</i>	40	52	84	91	—	—	133
<i>Phaseolus multiflorus</i>	0	—	—	85	90	100	55
„ <i>vulgaris</i>	0	0	17	41	69	89	119
<i>Pisum sativum</i>	0	0	(7)	50	100	—	67
<i>Ranunculus arvensis</i>	67	100	100	100	100	—	42
<i>Ricinus communis</i>	29	—	53	100	93	100	85
<i>Secale cereale</i>	27	—	69	83	—	—	126
<i>Silene dichotoma</i>	31	60	—	—	—	—	79
<i>Silybum Marianum</i>	0	41	—	79	92	100	112
<i>Sinapis alba</i>	70	95	94	100	100	—	75
<i>Sorghum vulgare</i>	50	—	—	100	—	—	50
<i>Triticum vulgare</i>	55	—	73	94	—	—	124
<i>Vaccaria parviflora</i>	44	67	72	88	100	—	104
<i>Vicia Faba</i>	(13)	38	57	80	95	—	118
„ <i>sativa</i>	—	45	61	—	83	93	72
<i>Zea Mays</i>	33	—	—	93	100	—	47

Es verdient noch hervorgehoben zu werden, daß auch einige dickere Arten schon bei einmaligem Streichen reagieren, aber der Ausfall der Versuche ist hier in stärkerem Maße als bei den empfindlicheren Formen von der Altersphase abhängig. Stellt man beispielsweise die Experimente mit ca. 5 cm hohen Keimlingen von *Lupinus albus* oder *Ricinus communis* an, dann erhält man nur ausnahmsweise Krümmungen; dagegen gibt *Lupinus* bei 8 cm Länge und *Ricinus* bei einer solchen von 1 dm einwandfreie Resultate, und zwar deshalb, weil hier die Wachstumszone sehr weit auseinandergezogen ist. Gerade bei diesen Spezies können Serien von verschiedenem Alter in keiner Weise miteinander verglichen werden. Die Reaktionen eines Satzes zeigen an zwei aufeinander folgenden Tagen sehr große Verschiedenheiten.

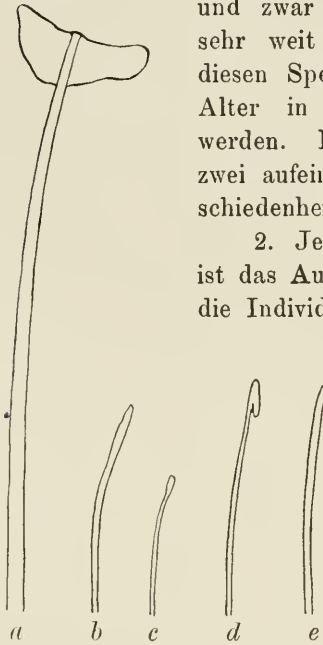


Fig. 9.

Reaktion nach einmaligem Streichen:
 a = *Ricinus*, b = *Hordeum*, c =
Vaccaria, d = *Agrostemma*, e =
Triticum.

2. Je stärker der Reiz ist, desto erheblicher ist das Ausmaß der Krümmung. Allerdings zeigen die Individuen einer Serie, namentlich dann, wenn hinsichtlich der Größe keine genaue Übereinstimmung besteht, kein durchaus einheitliches Verhalten. Vielmehr schwanken, wie das ja nicht anders zu erwarten ist, die Ausschläge um einen bestimmten mittleren Wert, und dieser Mittelwert ist es, der sich mit zunehmender Streichzahl ändert; fieleich ebenfalls wieder nur bis zu einer gewissen oberen Grenze. Wir haben hier einen deutlichen Hinweis auf die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes.

Bei einmaligem Streichen besteht die Reaktion mitunter bloß in leichteren Deformationen in der Nähe des

Vegetationspunktes. Das ist vor allem bei derberen Objekten, wie *Lupinus albus*, *Vicia Faba* usw., der Fall; aber auch hier kann es zu ganz auffälligen Krümmungen kommen, wofern nur die Wachstumszone eine große Länge besitzt. Das gilt z. B. für *Ricinus communis* (a in Fig. 9). Fig. 9 enthält einige Keimlinge verschiedener Pflanzenarten, die auf einmaliges Streichen reagiert haben. Wie man sieht, ist die Ablenkung nirgends sehr groß. Steigt man

nun zu höheren Streichzahlen empor, dann nimmt die Krümmung im allgemeinen erst ziemlich rasch, dann langsamer zu. Gleichzeitig nehmen immer tiefer gelegene Partien in auffälliger Weise an der Krümmung teil. Einen Beleg hierfür liefert Fig. 10. Keimling *a*, *b* und *c* geben das durchschnittliche Verhalten von drei Serien mit *Brassica Napus* wieder. Es wurde 1-, 5- und 100mal gerieben. Eine dazwischen liegende Serie mit der Streichzahl 50 wich von der mit 100 in kaum merkbarer Weise ab. Das Material in diesen Versuchen war ziemlich jung (2 cm), sonst wären die Ausschläge überall größer ausgefallen.

Wo die Grenze der Überreizung liegt, das hängt naturgemäß wieder von der Beschaffenheit des Objekts ab. Sie wird bei empfindlicheren Formen früher erreicht, als bei träge reagierenden Arten, die häufig noch einen Krümmungszuwachs zeigen, wenn man die Streichzahl von 50 auf 100 erhöht.

3. Je stärker der Reiz ist, desto kürzer ist die Reaktionszeit. Diese Gesetzmäßigkeit, die beim Photo- und Geotropismus schon seit längerer Zeit bekannt ist, gilt auch für die Kontaktreizbarkeit, jedoch mit derselben Einschränkung, die auch bei den beiden anderen Tropismen gemacht werden muß. Je stärker der Kontaktreiz wird, desto geringer fällt die Verminderung

der Reaktionszeit aus, und schließlich nähert man sich bei sehr intensiver Reizung einem Grenzwert, der bei weiterem Reizzuwachs keine Änderung mehr erfährt. Diese minimale Reaktionszeit entspricht in zeitlicher Hinsicht dem, was in räumlicher Hinsicht der maximale Ausschlag bedeutet.

Es lag nicht in meiner Absicht, diese Verhältnisse in exakter Weise zu verfolgen, und genaue Mittelwerte für die Reaktionszeiten bei verschiedenen Reizungsstufen zu berechnen. Das würde viel zu sehr in die Breite führen. Ich will mich daher bloß darauf beschränken, hier ein paar Versuchsprotokolle anzuführen, die das Gesagte wenigstens einigermaßen illustrieren (Tab. VI—VIII). Am ausgesprochensten sind die Unterschiede bei *Vicia Faba*. Die Reaktionszeit — im oben definierten Sinn — liegt bei einmaligem Streichen etwa bei 80 Minuten, bei fünfmaligem Streichen bei

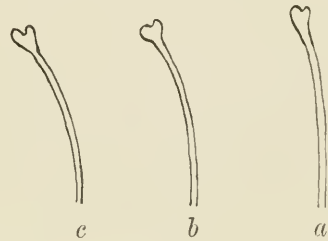


Fig. 10.

Brassica - Keimlinge: *a* = 1 mal, *b* = 5 mal, *c* = 100 mal gerieben.

40 Minuten, bei zwanzigmaligem Streichen endlich bei etwa 20 Minuten. Entsprechend liegen die Verhältnisse bei *Papaver*, nur läßt sich dies aus der Tabelle nicht so leicht erkennen, weil die erste Ablesung schon in eine Zeit fällt, wo bei drei Serien schon die Reaktionszeit überschritten ist. Ich habe die Übersicht auch aus einem anderen Grunde hier beigefügt, nämlich deshalb, weil sie sehr schön zeigt, wie mit Abnahme der Reizstärke die Zahl der Nachzügler immer mehr anschwillt und dadurch die Reaktionszeitenkurve sehr breit auseinander gezogen wird. Es ist dies eine Erscheinung, die mir bei den meisten Versuchsobjekten begegnet ist.

Tabelle VI. *Papaver somniferum*.

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				
		20'	40'	60'	80'	100'
20	20	75 %	91 %	91 %	91 %	91 %
10	38	58 "	82 "	84 "	84 "	84 "
5	35	28 "	46 "	52 "	52 "	52 "
1	40	20 "	28 "	35 "	38 "	40 "

Tabelle VII. *Agrostemma Githago*.

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				
		20'	40'	60'	80'	100'
100	37	73 %	89 %	95 %	100 %	100 %
50	27	74 "	89 "	93 "	100 "	100 "
20	30	70 "	93 "	93 "	100 "	100 "
10	33	36 "	79 "	93 "	97 "	97 "
1	40	25 "	60 "	70 "	70 "	70 "

Tabelle VIII. *Vicia Faba*.

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
		20'	40'	60'	80'	100'	120'	180'
20	20	40 %	75 %	80 %	80 %	80 %	80 %	80 %
5	16	13 "	19 "	25 "	38 "	38 "	38 "	38 "
1	31	0 "	3 "	3 "	6 "	10 "	13 "	13 "

Ein etwas verändertes Bild liefert *Agrostemma*. Beim Anstieg von 1—20maliger Reizung liegen die Verhältnisse normal. Dagegen ist der Reaktionsverlauf bei 20-, 50- und 100maliger Reizung nahezu identisch; mit der Streichzahl 20 ist etwa der maximale Erfolg erreicht; weitere Reizung ist wirkungslos. Bei manchen hochempfindlichen Arten wird dieser Zustand schon früher erreicht. So hatte bei manchen Haferseerien (vgl. Tab. III Anh.) sogar die Streichzahl 5 den höchsten Wirkungsgrad. Allerdings ist zu all diesen Versuchen zu bemerken, daß sie bloß Annäherungswerte geben sollen; wenn man in kleineren Intervallen abliest und mit größeren Versuchsserien arbeitet, dann wird man ganz zweifellos noch feinere Abstufungen erhalten.

Die drei angeführten Beispiele sind beliebig herausgegriffen. Alle in Tab. V enthaltenen Objekte zeigten mehr oder minder scharf ausgeprägt dieselben Erscheinungen. Darüber geben einige Tabellen im Anhang Auskunft.

Zum Schlusse nur noch ein paar Worte über die Frage, wie sich Keimlinge bei Dauerreizung verhalten. Versuche hierüber wurden nur flüchtig und nebenbei angestellt, so daß ich noch kein abgeschlossenes Urteil zu geben vermag. Die Methode war folgende: An den Keimstengel wurde etwa 1 cm unterhalb der Spitze die Kante eines Korkbügels angelegt, der bifilar an einem Stativ aufgehängt war. Der Topf mit der Versuchspflanze mitsamt dem Stativ wurde auf den Tisch eines Klinostaten gebracht, der einen sehr unruhigen, stoßweisen Gang besaß und dadurch den Bügel ständig in eine leise zitternde Bewegung versetzte. Als Versuchsobjekte verwendete ich Keimlinge von *Agrostemma Githago*. Wurden die Pflänzchen nur eine Minute auf dem Klinostaten belassen, dann traten etwa bei der Hälfte meistens nach Ablauf von ca. 40 Minuten leichte Krümmungen ein. Wurde dagegen die Reizung kontinuierlich fortgesetzt, dann erfolgten nur bei vereinzelt Individuen schwache Reaktionen, die indessen bald wieder zurückgingen. Die Keimlinge wuchsen dann vollständig aufrecht weiter. Das sind Tatsachen, die durchaus für eine Gewöhnung an den Reiz sprechen und an das Verhalten von *Mimosa pudica* bei Dauerreizung erinnern. Aber die angewandte Methode hat einen Nachteil. Die Reizung ist so schwach und so stark lokalisiert, daß man, wie sehr man auch die Dauer der Reizung variiert, nie so starke Ausschläge erhält, wie bei dem

Streichverfahren¹⁾. Deshalb wandte ich noch ein anderes Verfahren an. Die Keimlinge wurden mit einer elektrischen Klingel gereizt, deren Glocke entfernt war. An dem Klopfer wurde vermittlels Siegellack ein Korkstäbchen von quadratischem Querschnitt befestigt. Um Verletzungen auszuschließen, wurde die vordere Fläche des Korkes mit einem feinen Wattepolster überzogen. Wurde nun durch Stromschluß der Klopfer in Schwingung versetzt, so schlug nur die lockere Oberfläche des Wattebelegs an den Keimling an. Die Resultate dieser Versuche sind den vorhergehenden ganz ähnlich. Wurden die Keimlinge bloß 10 Minuten exponiert, dann erfolgten bei der Mehrzahl schon nach kurzer Zeit schöne Krümmungen, die mitunter sowohl nach oben als auch nach unten über die Perzeptionszone hinausgriffen. Wurden dagegen die Pflanzen kontinuierlich gereizt, dann verhielten sich die einzelnen Individuen verschieden. Ein Teil reagierte überhaupt nicht. Da die Reizung in diesem Fall sehr stark ist, so muß dies eine Folge der Überreizung sein. Ein weiterer Teil krümmte sich zwar, machte aber nach einiger Zeit, wie wir annehmen dürfen, aus demselben Grunde die Krümmung wieder rückgängig. Der Rest endlich reagierte ebenfalls, blieb aber, so lange der Versuch dauerte, nach Erreichung des maximalen Ausschlages in diesem Stadium stehen. Auch diese Experimente sprechen dafür, daß bei Dauerreizung eine Gewöhnung und ein Emporrücken der Reizschwelle statthat.

Kap. III. Reizung alternierender Flanken.

Wir sind schon im vorigen Kapitel einer Erscheinung begegnet, die für die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes spricht. Es ist dies die Tatsache, daß bei zunehmender Reizung von einem gewissen Punkte an kaum mehr eine Änderung in der Reaktionsweise zu verzeichnen ist, und daß bei einem raschen Anwachsen der Streichzahl meist eine immer geringere Erhöhung des Prozentsatzes der reagierenden Individuen erzielt wird. Tatsächlich ist die Vermutung, daß die Kontaktkrümmungen dem Weberschen Gesetz folgen, keineswegs neu. Sie ist schon in der grundlegenden Arbeit

1) Bei *Avena sativa*, *Brassica Napus*, *Linum usitatissimum* und *Sinapis alba* konnten sowohl bei andauernder wie auch bei vorübergehender Reizung durch den Korkbügel nur äußerst geringfügige, z. T. zweifelhafte Reaktionen erzielt werden.

von Pfeffer über die Reizbarkeit der Ranken (42) ausgesprochen. Dort heißt es: „Nach dem allgemeinen Eindruck scheint durch absolut gleichen Reizzuwachs eine Einkrümmung um so weniger vermehrt zu werden, je weiter diese fortgeschritten ist.“

Aber es gibt noch einen anderen Weg, das Webersche Gesetz auf seine Gültigkeit zu prüfen, nämlich die Reizung alternierender Flanken. Solche Versuche hat Fitting (17) bei Ranken angestellt. Er sagt darüber: „Für den Erfolg ist es völlig gleichgültig, ob die Reizung auf beiden Seiten gleichzeitig oder ob sie zuerst auf der einen, sodann gleich darauf auf der anderen Seite erfolgt. Ist sie auf der einen etwas stärker ausgefallen, so tritt eine gewisse Krümmung ein, in dem Maße, wie eben der Kontakt auf der einen Seite größer war. Nach meinen Beobachtungen ist es denkbar, daß das Webersche Gesetz dabei gültig ist; jedoch gelang es mir nicht, dies exakt zu erweisen“; und an anderer Stelle: „Durch gleich starken Kontakt auf antagonistischen Seiten wird auch die Reaktion, die auf eine Reizung einer rechtwinklig zu beiden gelegenen Seite erfolgt, entweder ganz oder fast ganz gehemmt, vorausgesetzt nur, daß die Intensität dieses Kontaktes hinter der jener Kontakte zurücksteht. Ist sie aber größer, so tritt eine Reaktion ein, die aber kleiner ist als ohne Reizung der antagonistischen Seiten. Auch hier scheint nach meinen Beobachtungen das Webersche Gesetz Gültigkeit zu besitzen.“

Es schien mir wichtig zu sein, diese Verhältnisse an einem Objekt wenigstens möglichst exakt nachzuprüfen, und dazu sind gerade Keimlinge besonders geeignet, weil sie sich von den meisten Ranken durch ihren schönen geraden Wuchs auszeichnen. Versuche mit alternierender Reizung wurden zwar schon von Wilschke bei Gramineenkeimlingen und von Figdor (16) bei solchen von *Asparagus*-Arten angestellt, aber nur, um zu beweisen, daß bei gleichstarker gegensinniger Reizung keine Krümmung stattfindet. Unsere Fragestellung wurde dabei nicht berührt.

Es handelte sich zunächst darum, eine geeignete Versuchspflanze zu finden, die möglichst wenig zu stärkeren Nutationen neigt. Denn hier, wo es auf quantitative Exaktheit ankam, mußten störende Krümmungen mehr wie in anderen Experimenten, die mehr das qualitative Verhalten im großen und ganzen festlegen sollten, vermieden werden. Als geeignetes Objekt stellte sich *Panicum miliaceum* heraus. Diese Pflanze hat auch den weiteren Vorzug, daß die entsprechenden Versuchsserien stets gleichmäßig ausfallen.

Ich muß in dieser Hinsicht Rothert widersprechen, der bei seinen phototropischen Experimenten bemerkt, daß bei derselben Reizung von Serie zu Serie recht auffallende Unterschiede in der Reaktionsweise zutage träten. Dies muß entweder am Samenmaterial oder an der Art der Aufzucht gelegen haben (46).

Aber mit der Wahl der Versuchspflanze waren die Schwierigkeiten nicht erschöpft. Als weitere Notwendigkeit erschien es, eine möglichst genaue Dosierung vorzunehmen. Das ist bei der Kontaktreizung nicht so einfach wie beispielsweise beim Photo- oder Geotropismus, wo man die zugeführte Energie in einen mathematischen Ausdruck zusammenfassen kann. Deshalb war ich ursprünglich darauf bedacht, einen Apparat zusammenzustellen, der es gestattet, auf die Keimlinge eine ganz bestimmte Reizmenge einwirken zu lassen, etwa durch einen Kolben, der durch einen elektrischen Strom in Schwingung versetzt wird. Aber nach verschiedenem Herumtasten ergab sich, daß die Fehlerquellen zu groß sind, und daß die Genauigkeit nur scheinbar wird. Und deshalb blieb ich bei dem Streichen mit der Hand. Wenn man sich durch lange Übung daran gewöhnt hat, Keimlinge zu streichen, dann stellt sich von selbst ein bestimmter Rhythmus ein, der mit gleicher Stärke und gleicher Geschwindigkeit abläuft; und da zu jedem Versuch eine größere Serie von Keimlingen verwendet wurde, so glichen sich Unregelmäßigkeiten, falls solche vorkommen sollten, aus. Eine gewisse Kontrolle für die Sicherheit der Methode liegt darin, daß Krümmungen nur in ganz vereinzelt Fällen auftreten, wenn zwei entgegengesetzte Flanken mit „gleicher“ Intensität gereizt werden, d. h. gleich oft gestrichen werden.

Die Reizung alternierender Seiten birgt noch die weitere Mißlichkeit, daß es schwer ist, die einander entgegengesetzten Reize gleichzeitig einwirken zu lassen. Fitting half sich dadurch, daß er die Ranken zwischen zwei Pinseln hindurchzog. Aber er fand, daß die Resultate keine Änderung erleiden, wenn statt dessen erst die eine und dann die andere Flanke gestrichen wird. Bei den Ranken mit ihrer oft nur wenige Sekunden betragenden Reaktionszeit könnte man daran denken, daß, wenn die zweite Reizung beginnt, die Reaktion schon eingeleitet sein könnte und sich nicht mehr aufhalten ließe. Dieses Bedenken fällt jedoch bei den Keimlingen mit ihren wesentlich längeren Reaktionszeiten weg. Dafür sprechen auch die erwähnten Experimente mit gleichhäufigem Streichen beider Flanken. Erst wurde die eine Seite von *Panicum-*

Keimlingen 10mal gerieben und dann erst, also nach Erteilung der vollen Dosis, die entgegengesetzte; und nie sprach der Erfolg für eine stärkere Wirkung der ersten Reizung. Das könnte sich ja ändern, wenn größere Streichzahlen angewendet werden, was in den folgenden Versuchen häufig der Fall war. Deshalb wurde in solchen Versuchen intermittierend bald die eine, bald die andere Flanke gereizt. Sollte z. B. ein Keimling im Verhältnis 50 : 40 gestrichen werden, dann wurde erst die eine Flanke 25mal gerieben, dann wurde, damit ich die Stellung der Hand nicht zu verändern brauchte, der Topf um 180° gedreht, und die andere Seite wurde 20mal gerieben, dann erfolgte wieder eine Drehung und 25maliges Streichen u. s. f. So wurde vermieden, daß große Streichzahlen mit einem Mal verabreicht wurden und zwischen den beiden entgegengesetzten Reizungen zu viel Zeit verstrich.

Alle Bedenken, die man gegen die Methode einwenden könnte, verschwanden für mich, als ich die Versuchsergebnisse zusammenstellte und die erhaltenen Zahlen miteinander verglich.

Die Experimente zerfallen ihrer Natur nach in zwei größere Serien. Bei der einen wurde der absolute Unterschied der Streichzahlen gleich gewählt, bei der anderen der relative. Darüber geben die folgenden Tabellen Auskunft.

I. Absolute Differenz gleich.

Tabelle IX. Absol. Diff. = 1.

Streichzahl	Zahl der Individ.	Es reagierten	Das-selbe in %
1 : 0	40	31	78
2 : 1	20	11	55
5 : 4	44	15	34
10 : 9	67	21	31
20 : 19	14	0	0

Tabelle X. Absol. Diff. = 5.

Streichzahl	Zahl der Individ.	Es reagierten	Das-selbe in %
5 : 0	37	34	92
10 : 5	30	16	53
20 : 15	16	5	31
50 : 45	16	1?	(6)
100 : 95	16	0	0

Tabelle XI. Absol. Diff. = 10.

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es reagierten	Dasselbe in %
10 : 0	48	43	90
20 : 10	17	10	59
50 : 40	15	5	33
100 : 90	17	0	0

Tabelle XII.
Absol. Diff. = 25.

Streich- zahl	Zahl der Indiv.	Es rea- gierten	Das- selbe in %
25 : 0	15	14	93
50 : 25	14	8	57

Tabelle XIII.
Absol. Diff. = 50.

Streich- zahl	Zahl der Indiv.	Es rea- gierten	Das- selbe in %
50 : 0	28	26	93
100 : 50	15	3	20

Aus diesen Tabellen folgt mit unverkennbarer Deutlichkeit, daß es bei dem Eintritt der Reaktionen nicht auf den absoluten Reizunterschied ankommt. Derselbe absolute Reizunterschied wird um so wirkungsloser, je stärker die Reizintensität ist, und bei den kleineren Differenzen macht sich schon innerhalb unserer Tabellen eine Grenze bemerkbar, wo die Unterschiedsempfindlichkeit nicht mehr ausreicht, um zu Krümmungen zu führen. So reagieren bei der Streichzahl 1 : 0 etwa $\frac{3}{4}$ aller Individuen, bei 2 : 1 noch etwa die Hälfte, bei 5 : 4 ein Drittel und sogar bei 10 : 9 treten noch bei 31 % Krümmungen auf. Diese hohe Unterschiedsempfindlichkeit erschien mir so auffallend, daß ich absichtlich sehr zahlreiche Keimlinge untersuchte, aber auch in jeder Einzelerie war der Erfolg derselbe. Übrigens ist die Krümmungszahl von 31 % die einzige, die sich nicht ganz schön in die Stufenfolge einfügt, denn der Unterschied gegen die obere Zeile ist nur gering. Bei 20 : 19 endlich treten keine Reaktionen mehr auf. Wir befinden uns an der Grenze der Empfindlichkeit. In den Tabellen X u. XI liegt diese bei 50 : 45 und 100 : 90, in den beiden letzten (XII u. XIII) ist sie mit den angewendeten Streichzahlen nicht erreicht.

II. Relativer Unterschied gleich.

Tabelle XIV.
Relat. Unterschied = 5 : 4.

Streich- zahl	Zahl der Indiv.	Es rea- gierten	Das- selbe in %
5 : 4	44	15	34
10 : 8	17	5	30
20 : 16	28	8	29
50 : 40	15	5	33
100 : 80	15	1?	(7)

Tabelle XV.
Relat. Unterschied = 2 : 1.

Streich- zahl	Zahl der Indiv.	Es rea- gierten	Das- selbe in %
2 : 1	20	11	55
10 : 5	30	15	50
20 : 10	17	10	59
50 : 25	14	8	57
100 : 50	15	3	20

Tabelle XVI. Relat. Unterschied = 5 : 1.

Streich- zahl	Zahl der Individuen	Es reagierten	Dasselbe in %
5 : 1	15	12	80
10 : 2	28	20	71
20 : 4	27	20	74
50 : 10	14	10	81
100 : 20	13	11	85

Wenn man die Zahlen dieser Tabellen überblickt, dann fällt auf, wie gleichmäßig der Prozentsatz der Krümmungen ist, wenn das relative Verhältnis der Streichzahlen konstant gehalten wird. Wir können daher feststellen, daß das Webersche Gesetz bei dem Thigmotropismus in sehr schöner Weise verwirklicht ist. Eine Ausnahme machen bloß die Fälle, wo beide Flanken mit sehr hoher Intensität gereizt werden. Das darf uns aber nicht wundernehmen, denn diese Erscheinung wurde schon bei den verschiedensten Sensibilitäten beobachtet. Wenn die eine Flanke 100mal und die andere 80mal gestrichen wird, dann befindet sich der Keimstengel im Zustande der Überreizung, und dadurch wird die Unterschiedempfindlichkeit in hohem Maße herabgesetzt; es finden keine Reaktionen mehr statt. Aber auch schon bei dem Verhältnis 100 : 50 beobachten wir einen deutlichen Rückgang, während bei 100 : 20 noch der normale Prozentsatz Krümmungen vollzieht.

Außer bei *Panicum* wurden auch mit *Vaccaria* und *Agrostemma* Versuche mit Reizung alternierender Flanken ausgeführt, wengleich in geringerer Anzahl; hierüber geben zwei Tabellen im Anhang Auskunft. Diese Objekte sind nicht so günstig, weil häufiger störende Nutationen auftreten und die Prozentzahlen unsicher machen. Trotzdem genügen die Experimente, um zu zeigen, daß auch hier dieselben Gesetzmäßigkeiten obwalten (Tab. LIX, LX).

Kap. IV.

Lokalisierte Reizung bei Dikotyledonenkeimlingen.

Die Kontaktreizung ist wie keine andere geeignet zu lokaler Beschränkung. Während beim Phototropismus und in verstärktem Maße beim Geotropismus besondere Versuchsanordnungen erforderlich sind, ist es hier sehr einfach, die Reizung auf eine bestimmte,

eng umschriebene Stelle zu beschränken. Und deshalb ist es eine ganz besonders dankbare Aufgabe, gerade beim Haptotropismus den Fragen der Reizleitungsprozesse und der Verteilung der Empfindlichkeit nachzugehen. Allerdings waren die bisherigen Erfahrungen auf diesem Gebiete keineswegs vielversprechend. Die Untersuchungen Pfeffers und später die von Fitting (17) haben ergeben, daß bei den Ranken die Leitung des haptotropischen Reizes sehr unbedeutend ist, und daß sich bei diesen Organen trotz ihrer hervorragenden Berührungsempfindlichkeit die Krümmung im besten Falle über eine Strecke von 1 cm nach beiden Seiten ausbreitet. Deshalb sind die Ergebnisse mit etiolierten Keimlingen um so auffallender.

Die lokale Reizung wurde meistens mit freier Hand ausgeführt. Dazu diente ein fein zugeschnittenes Korkstäbchen, das eine glatte Fläche von 2 mm Breite besaß. Dieses Stäbchen wurde bei der Reizung horizontal gehalten, und dann fuhr ich — indem ich leicht an den Keimling andrückte — mit der Hand hin und her. Natürlich ist es dabei nicht möglich, genau dieselbe Höhe einzuhalten, aber es gelingt leicht, die Ausschläge nach oben und unten auf 1 mm zu beschränken. Bei derberen Keimlingen, z. B. solchen von *Lupinus albus*, wurde eine Strecke von 1 cm durch Auf- und Abstreichen gereizt.

Es kamen aber auch Fälle vor, wo eine feinere Einstellung notwendig wurde, so wenn die äußerste Koleoptilespitze bei Gramineen gereizt werden sollte. Hier half ich mir mit einem eigens dazu hergestellten Apparate. Die Kontaktreizung wurde hier mit einem Objektträger ausgeführt, der auf einer glatten Glasplatte hin- und herlief. Auf der Unterseite des Objektträgers war senkrecht zur Längsrichtung und dem einen Ende genähert eine schmale Glasleiste festgekittet, die als Führung diente und bei der Reizung an der scharfen Vorderkante der Glasplatte unter leichter Anpressung entlang geschoben wurde. Die über den Rand der Unterlage hinausreichende Kante des Objektträgers war zur Dämpfung der Reibung mit einem weißen Leinwandstreifen überzogen. Während des Experiments wurde der Keimling so an den Apparat herangestellt, daß die Objektträgerkante der zu untersuchenden Zone ganz leicht anlag. Die Glasplatte, die dem Objektträger als Unterlage diente, und die mit Klebwachs auf dem in vertikaler Richtung verstellbaren Tisch eines Stativs befestigt war, konnte dabei je nach der Höhe des Blumentopfs und des Keimlings in jede beliebige Lage gebracht werden.

Da die Dikotyledonenkeimlinge und die der Gramineen sich bei lokaler Reizung zum Teil recht verschieden verhielten, so sind die beiden Gruppen im folgenden gesondert behandelt worden. Wir beginnen zunächst mit den Dikotyledonen, die ihren Wachstumsverhältnissen entsprechend ein einheitlicheres Verhalten zeigten. Die Mehrzahl der Versuche erfolgte mit *Agrostemma* und *Vaccaria*, die sich in allen wesentlichen Punkten gleich verhielten.

Werden Keimlinge von *Agrostemma* in der Zone maximalen Wachstums, die identisch ist mit der Zone der maximalen Empfindlichkeit, lokal gereizt, dann beginnt die Krümmung nach derselben Zeit einzusetzen, wie wenn der ganze Keimstengel gerieben worden wäre. Und auch im weiteren Verlauf ist der Unterschied nicht sehr groß. Die Reaktion breitet sich nämlich über die gereizte Strecke hinaus fort und wandert an dem Stengel hinunter, mitunter sogar bis zur Basis, wenn die Keimlinge noch nicht zu sehr herangewachsen sind (2—3 cm). In der Tab. XVII ist der Ausfall von drei Versuchsserien wiedergegeben. Bei Serie I wurden die oberen 8 mm, bei Serie II die oberen 5 mm mit Kork gestrichen. Bei Serie III wurde eine Zone von 2 mm Breite, die ca. 6—8 mm von der Spitze entfernt lag, 20mal mit dem Objektträger hin- und hergerieben. In der Tabelle geben die arabischen Ziffern die Zahl der Keimlinge wieder, bei denen die Reaktion im wesentlichen an die gereizte Zone gebunden bleibt, während römische Ziffern die Individuen bezeichnen, bei denen die Krümmung ganz oder fast ganz bis an die Basis herabreicht, also die ganze Wachstumszone ergreift. Und da die Versuchspflanzen etwa eine Länge von 2—4 cm hatten, so entspricht dies einer Leitung von 1—3 cm.

 Tabelle XVII. *Agrostemma Githago*.

Serie	Streichzahl	Zahl der Individ.	Es haben reagiert nach:							Es haben reagiert	Total gekrümmt
			20'	40'	60'	80'	100'	120'	180'		
I	20	13	4	9	III, 9	V, 7	VII, 5	VII, 5	VII, 5	92 %	54 %
II	20	17	4	VI, 4	VII, 7	IX, 5	IX, 5	IX, 5	IX, 5	82 "	53 "
III	20 × 2	22	18	II, 19	III, 18	IV, 17	IV, 17	VI, 15	VIII, 13	95 "	36 "

Weniger einheitlich ist das Reaktionsbild, wenn die Basis lokal gereizt wird. Bloß bei einem ganz kleinen Teil entsteht die erste Krümmung da, wo man sie erwarten sollte, nämlich in der Per-

zeptionszone. Es bildet sich dann nahe der Basis ein leichter Knick, während der darüber gelegene Stengelteil zunächst gerade bleibt (*a* in Fig. 11). Dieser Knick wird aber sehr rasch dadurch ausgeglichen, daß die Krümmung sich spitzwärts ausbreitet. Bei einer zweiten Partie (*c* in Fig. 11) erscheint nach einer gewissen Zeit der ganze Stengel sehr leicht diffus gekrümmt, so daß sich die Krümmung nicht genau lokalisieren läßt. Im weiteren Verlauf wird dann die Reaktion allenthalben verstärkt, und es erscheint ein Krümmungsmaximum nicht weit unterhalb der Spitze, das in üblicher Weise basalwärts wandert. Bei der Hauptmasse endlich spielt sich die Reaktion so ab, als ob die Spitze gereizt worden wäre, d. h. die Krümmung setzt an der Spitze ein und schreitet nach unten fort, also auf dem umgekehrten Wege, den die Reizleitung eingeschlagen hat (*b* in Fig. 11). So befremdend diese

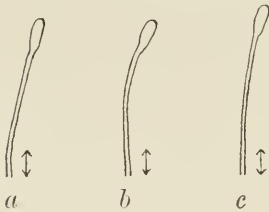


Fig. 11.

Agrostemma-Keimlinge, lokal gereizt (Pfeil!).

Verhältnisse auf den ersten Augenblick scheinen müssen, so läßt sich doch eine Erklärung dafür finden, wir müssen nur voraussetzen, daß die Reizleitungsgeschwindigkeit von Individuum zu Individuum verschieden ist. Wie aus dem Krümmungsverlauf hervorgeht, ist die Reaktionszeit für die einzelnen Zonen des Stengels nicht gleich groß. Reize ich nämlich den Keimling auf ganzer Länge, dann setzt, wie wir im ersten Abschnitt sahen, die Reaktion

nicht gleichmäßig ein, sondern sie beginnt bei den meisten Keimlingen an der Spitze, und je tiefer eine Zone liegt, desto länger dauert es, bis sie an der Reaktion teilnimmt oder, wie wir auch sagen können, desto länger ist ihre Reaktionszeit, und der höchste Wert kommt der Basis zu. Nehmen wir nun an, daß ein Keimling sich durch ein sehr hohes Reaktionsvermögen auszeichne, dann wird die Reizleitungszeit bis zur Spitze + Reaktionszeit der Spitze kleiner sein als die Reaktionszeit der Basis, d. h. die Krümmung muß an der Spitze beginnen. Ist dagegen das Leitungsvermögen nur gering, dann werden die beiden Werte addiert eine Summe von Zeit liefern, die größer ist als die Reaktionszeit der Basis, und in dem Falle muß die Krümmung unten zuerst erscheinen. Und es ist nun leicht, sich die Bedingungen auszudenken, unter denen der ganze Stengel gleichzeitig in Reaktion tritt, unter denen also der zweite der genannten Fälle verwirklicht wird. Dies wird

nämlich dann eintreten, wenn die Leitungszeit bis zu einem gewissen Punkt des Stengels + der Reaktionszeit an diesem Punkt für alle Zonen des Keimlings eine gleiche konstante Summe ergeben. Natürlich finden zwischen den hier unterschiedenen Typen alle denkbaren Übergänge statt.

Die Versuche mit basaler Reizung wurden bei *Agrostemma*-Keimlingen in der verschiedensten Weise variiert und führten in den wesentlichen Punkten immer zu demselben Ergebnis. Ist das Material noch ziemlich jung (2—3 cm), dann ist die Zahl der auftretenden Reaktionen im Durchschnitt nur wenig geringer als bei Spitzenreizung, jedoch erscheinen zahlreiche Reaktionen ziemlich spät, oft erst innerhalb der zweiten Stunde, eine Erscheinung, die offenbar damit zusammenhängt, daß sich zwischen Reizung und Reaktion erst noch Leitungsprozesse einschalten. Wählt man zu den Versuchen älteres Material, dann geht die Zahl der Krümmungen zurück, und außerdem tritt dann sehr häufig der Fall ein, daß die Perzeptionszone überhaupt nicht mehr an der Reaktion teilnimmt, weil die Basis ganz oder nahezu ganz ausgewachsen ist. Daraus ist zu ersehen, daß unter diesen Umständen der Reiz trotz mangelnden Reaktionsvermögens noch perzipiert werden kann. Ginge aber unserem Objekt die Fähigkeit, den Reiz weiterzuleiten, ab, dann wäre diese Tatsache vollständig verborgen geblieben. Man kann sich daher nie genug davor hüten, aus dem Ausbleiben einer Reaktion auf mangelnde Perzeption zu schließen. Leider fehlt uns aber bis jetzt immer noch ein Mittel, die Aufnahme des Reizes in irgendwelcher anderer Weise, also z. B. durch chemische Änderungen im Zellinnern nachzuweisen.

In Tab. XVIII ist eine Auswahl der Versuche wiedergegeben. Hierbei bedeuten wie oben römische Ziffern die totalen Krümmungen, arabische Ziffern besagen, daß die Reaktion etwa in der Perzeptionszone liegt (Basis), arabische Ziffern mit Strich dagegen, daß an der Krümmung bloß die Spitzenregion teilnimmt. Natürlich gehen solche partiellen Krümmungen im Verlaufe des Versuchs häufig in totale über; das ist aus der Tabelle mit Leichtigkeit zu erkennen. Nebenher angestellte blinde Kontrollversuche ergeben, daß Nutationen das allgemeine Verhalten nur in sehr geringem Maße zu beeinflussen vermögen. Ganz ausschalten lassen sie sich ja nie.

Tabelle XVIII.

Agrostemma

Reizmittel	Streich- zahl	Länge der gereizten Zone	Länge der Keimlinge	Zahl der Individuen	20'
Korkstäbchen . . .	50	ca. 5 mm	2—3 cm	42	I, 11'
Pinsel	50	"	2—3 "	12	0
Glasstab	40	"	3—4 "	17	2'
Korkstäbchen . . .	50	"	3—5 "	21	5'

Weiter als 3—4 cm lassen sich die Reizleitungen bei *Agrostemma* nicht treiben. Will man solche erhalten, dann muß man sich einem größeren Objekt zuwenden. Ich erhielt schöne Resultate mit *Helianthus annuus*. Bei einer Versuchsserie wurden 32 Keimlinge, die eine Länge von 3—7 cm besaßen, an der Basis (1 cm) 50mal gestrichen. Im Verlaufe von 3 Stunden halten sich 13 nahezu auf ganzer Länge, 10 in der Spitzenregion gekrümmt. Fig. 12 stellt einen solchen Keimling, der 7 cm hoch war, dar. Serien mit noch längeren *Helianthus*-Keimlingen fielen zweifelhaft aus; zwar erscheinen immer noch einige Krümmungen, da aber *Helianthus* sehr stark — und zwar nach allen Richtungen — nutiert, so ergab sich kein genügender Unterschied zu den Kontrollversuchen. Dagegen gelang es mir, bei *Ricinus communis* basipetale Reizleitungen zu erhalten, die 5—10 cm betrugten. Die Keimlinge sind noch sehr reaktionsfähig, wenn sie 20 cm hoch sind, und sie sind dabei meistens sehr schön gerade. Einen ziemlich extremen Fall stellt Fig. 13 dar. Der Keimling wurde unmittelbar unter den Kotyledonen 50mal gerieben und zeigte nach einer Stunde das in der Zeichnung wiedergegebene Verhalten.



Fig. 12.
Helianthus-
Keimling,
lokal gereizt
(Pfeil!).

Es würde zu weit führen, alle mit anderen Keimlingen ange-
stellten Versuche hier im einzelnen zu schildern. Einige Experi-
mente sind im Anhang beigelegt. Basipetale Fortpflanzung des
Kontaktreizes wurde noch beobachtet bei *Beta vulgaris*, *Linum*
usitatissimum, *Lupinus albus*, *Phaseolus multiflorus* und *Vaccaria*
parviflora, akropetale bei *Lupinus albus* und *Vaccaria parviflora*.

Githago.

Tabelle XVIII.

Es haben reagiert nach:					Insgesamt reagiert
40'	60'	80'	100'	120'	
III, 2, 14'	XI, 1, 13'	XV, 11'	XVIII, 2, 13'	XX, 2, 13'	83 %
1'	4'	II, 6'	III, 6'	V, 5	83 "
I, 5'	IV, 5'	V, 6'	VIII, 3'	XI, 1'	71 "
6'	I, 8'	II, 10'	IV, 8	VI, 7'	62 "

Nur bei einem Objekte müssen wir hier noch einen Augenblick verweilen. Es ist dies *Brassica Napus*, eine Pflanze, die trotz ihrer hohen Sensibilität durch sehr geringes Reizleitungsvermögen auffällt. Wird der Stengel an einer beliebigen Stelle lokal gereizt, dann entsteht hier mitunter ein ziemlich auffallender Knick, während das darunter oder darüber gelegene Stück meist gerade bleibt. In Fig. 14 sind zwei solche Keimlinge wiedergegeben: Der Keimling *a* wurde an der Spitze, Keimling *b* an der Basis lokal gereizt, und bei beiden ist die Reaktion in kaum merkbarer Weise über die Perzeptionszone fortgeschritten.

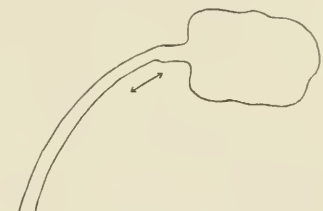


Fig. 13.
Ricinus - Keimling, lokal gereizt (Pfeil!).

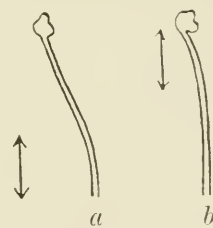


Fig. 14.
Brassica - Keimling, lokal gereizt (Pfeil!).

Kap. V.

Lokalisierte Reizung bei Gramineen-Keimlingen.

Versuche mit lokalisierter Reizung hat schon Wilschke vorgenommen; er experimentierte mit *Avena sativa*, *Phalaris canariensis*, *Panicum miliaceum*, *Lolium perenne* und *Phleum pratense*. Er gelangte dabei zu folgenden Ergebnissen (59): Wird bei den

genannten Keimlingen eine Spitzenzone von 3—4 mm 1—50 mal gerieben, so tritt keine Reaktion ein. Dreimal wurde ein kleines Stück tiefer eine Krümmung beobachtet, was Wilschke darauf zurückführt, daß vielleicht beim Streichen die Zone nicht ganz eingehalten wurde. Reizt man dagegen 3—4 mm der maximalen Wachstumszone, dann treten schon nach geringer Streichzahl bei der Mehrzahl der Objekte schöne Reaktionen auf; eine Ausnahme macht nur *Panicum*. Die Krümmung bleibt im wesentlichen auf die Kontaktzone beschränkt. Bei *Avena* findet ein merklicher Abfall der Empfindlichkeit nach der Koleoptilenbasis statt. Streicht man schließlich eine entsprechend lange Zone des Hypokotyls, dann bedarf es bei *Avena*, *Phalaris*, *Lolium* und *Phleum* schon einer beträchtlichen Reizintensität — 20—30maliges Streichen —, um Krümmungen zu erhalten, während *Panicum* hier äußerst sensibel ist und nur 5 mal gerieben werden braucht.

Meine eigenen Befunde stimmen in den wesentlichen Punkten mit denen von Wilschke überein. Wo sich Unterschiede ergaben, da wird im folgenden darauf hingewiesen werden.

Schon aus den Angaben von Wilschke läßt sich erkennen, daß man hinsichtlich der Reaktionsweise zwei Typen unterscheiden kann, den *Avena*-Typus und den *Panicum*-Typus.

Der *Avena*-Typus ist dadurch charakterisiert, daß die Koleoptile sich durch eine sehr hohe Kontaktempfindlichkeit auszeichnet, während das Hypokotyl, falls ein solches überhaupt gebildet wird, nur wenig sensibel oder, sagen wir vorsichtiger, minder reaktionsfähig ist. Beim *Panicum*-Typus liegen die Verhältnisse umgekehrt. Indessen verwischen sich die Grenzen, wenn man eine größere Reihe von Gattungen in den Kreis der Betrachtung zieht. Wenden wir uns nun zunächst dem *Avena*-Typus zu. In Tab. XIX sind drei Versuchsserien mit *Avena sativa* wiedergegeben. Bei der ersten wurde der Keimling total gestrichen, bei der zweiten die Koleoptile total und bei der dritten das Hypokotyl total. Wie man sieht, fallen Versuch I und II ganz ähnlich aus, während bei Versuch III viel weniger Krümmungen auftreten. Wir können dieses Verhalten so interpretieren, daß die Koleoptile eine größere Sensibilität besitzt als das Hypokotyl. Allerdings sind die Werte nicht ganz vergleichbar, weil die gereizten Zonen eine verschiedene Länge besitzen. Deshalb wurde in einer weiteren Versuchsfolge allenthalben die Länge der gereizten Zone gleich gewählt, möglichst genau 4 mm. Ferner wurden drei verschiedene Regionen

der Koleoptile gerieben, 4 mm der Spitze, 4 mm der maximalen Wachstumsregion (ca. 8—12 mm unterhalb der Spitze) und 4 mm unmittelbar an der Koleoptilenbasis. Die Ergebnisse dieser Versuche, die mit Keimlingen von etwa 3—4 cm Länge angestellt wurden, sind in Tab. XX niedergelegt. Wir gelangen danach zu folgenden Schlüssen: Die Kontaktempfindlichkeit ist am geringsten an der Spitze; sie nimmt dann sehr rasch zu bis zur maximalen Wachstumsregion und bleibt dann etwa bis zur Koleoptilenbasis auf derselben Höhe. Bei manchen Experimenten, z. B. denen, die in der vorläufigen Mitteilung (50, Tab. V) angeführt wurden, findet sogar ein leichter Anstieg nach der Basis statt. Das liegt wohl daran, daß dort mit etwas jüngerem Material gearbeitet wurde. Das Hypokotyl endlich verfügt wieder über eine geringere Sensibilität.

 Tabelle XIX. *Avena sativa* (Streichzahl 20).

Gereizte Region	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					Zahl der Reaktionen
		20'	40'	60'	80'	100'	
Keimling, total .	33	30	33	33	33	33	100 %
Koleoptile „ .	32	18	27	29	29	29	91 „
Hypokotyl „ .	27	2	9	14	16	17	63 „

 Tabelle XX. *Avena sativa* (Streichzahl 20).

Gereizte Region (4 mm)	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					Zahl der Reaktionen
		20'	40'	60'	80'	100'	
Spitze d. Koleoptile	33	0	4	5	5	5	15 %
1 cm von der Spitze	54	11	28	31	32	32	59 „
Basis d. Koleoptile	39	10	18	22	22	22	56 „
Spitze d. Hypokotyls	31	7	10	13	13	13	42 „

Wie man sieht, decken sich die Resultate nicht ganz mit denen von Wilschke. Auch die Koleoptilenspitze erwies sich — wenn auch in geringem Maße — als kontaktempfindlich. Ich habe die Versuche mehrfach wiederholt und erhielt stets dieselben Ergebnisse, auch dann, wenn die Reizung ganz streng lokalisiert wurde. Allerdings sind die Krümmungen sehr geringfügig und beschränken sich mitunter lediglich auf Deformationen des Vegetationspunktes. Manchmal aber breitet sich der Reiz ein wenig

basalwärts aus, die Krümmung erreicht die maximale Wachstumszone, und es kommt zu stärkeren Ausschlägen. Ich möchte fast annehmen, daß sich auch die Reaktionen, die Wilschke bei Spitzenreizung erhielt, so erklären lassen. Engt man die Reizzone noch mehr ein, etwa so, daß nur die zwei obersten Millimeter der Koleoptile gerieben werden, dann werden die Krümmungen noch unauffälliger und vereinzelter.

Ein weiterer kleinerer Unterschied gegenüber Wilschke ist der, daß die haptotropische Empfindlichkeit im unteren Teil der Koleoptile ziemlich gleichmäßig verteilt zu sein scheint. Vielleicht erklären sich diese Gegensätze durch das Altersstadium, in dem gereizt wurde, vielleicht aber auch dadurch, daß die Handelssorte nicht dieselbe war. Ich möchte gerade zu den Experimenten mit Hafer bemerken, daß die verschiedenen Versuchsserien, wenn die Behandlung nicht ganz gleich war, oft recht abweichend ausfielen; die Stärke der Reaktion, die Reaktionszeit, die Leitungsfähigkeit usw. schwankten innerhalb sehr weiter Grenzen; aber es kommt ja bloß auf die relativen und nicht auf die absoluten Werte an.

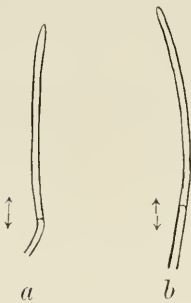


Fig. 15. *Avena*-Keimlinge, Hypokotylspitze lokal gereizt; *a* = keine Leitung, *b* = starke Leitung und Krümmung an der Basis ausgeglichen.

Es müssen hier noch einige Worte über den Reaktionsverlauf angeschlossen werden. Wie die Krümmung sich bei Spitzenreizung gestaltet, wurde schon erwähnt. Streicht man die maximale Wachstumszone oder die Basis der Koleoptile, dann breitet sich der Reiz meistens nur sehr wenig über die Perzeptionsstelle aus, und dies gilt in verstärktem Maße für die lokalisierte Reizung des Hypokotyls. Fig. 15 *a* stellt einen Haferkeimling dar, bei dem die durch den Pfeil bezeichnete Zone 50mal gestrichen wurde. Die Reaktion pflanzte sich nicht in die Koleoptile fort, und nach drei Stunden zeigte der Keimling das wiedergegebene Bild. Aber der Vorgang kann sich auch anders gestalten. Ein solches Beispiel zeigt Fig. 15 *b*, das einer Serie, die sich durch eine auffallende Reizleitungsfähigkeit auszeichnete, entnommen ist. Das Bild erinnert durchaus an den Typus von *Agrostemma*, aber es ist anders zustande gekommen. Es sieht nach der Zeichnung so aus, als ob das Hypokotyl gar nicht an der Reaktion beteiligt gewesen wäre.

Das liegt daran, daß sich die Krümmung der Basis nach 2 Stunden wieder ausgeglichen hatte, während anfänglich der ganze Keimling daran teilnahm. Die auffällige Erscheinung, der wir bei manchen Dikotyledonenkeimlingen begegnet sind, daß nämlich bei basaler Reizung die Spitze zuerst oder überhaupt bloß die Spitze reagiert, scheint bei den Gramineen nicht vorzukommen, und das stimmt ganz gut mit der dort aufgestellten Hypothese. Während nämlich bei den Dikotylen die Reaktionsfähigkeit von der Spitze nach der Basis rasch abnimmt, trifft dies, wie wir gesehen haben, bei *Avena* und auch bei den anderen Vertretern des *Avena*-Typus nicht zu. Wandert die Erregung daher das kurze Stück von der Hypokotylspitze nach der Koleoptilenbasis, dann stößt sie schon hier auf eine Region hoher Sensibilität, und deshalb schreitet die Krümmung, falls sie überhaupt über die Perzeptionszone hinausgreift, gewöhnlich akropetal fort und klingt oft schon aus, nachdem sie die untere Hälfte der Koleoptile umfaßt hat. Der Keimling in Fig. 15b stellt daher nur einen extremen Fall dar.

Manchmal ist der Krümmungsbogen im Hypokotyl selbst sehr unbedeutend, da aber die ganze darüberstehende Koleoptile passiv übergeneigt wird, so wird der geringe Ausschlag wie durch einen Zeiger vergrößert.

An den *Avena*-Typus lassen sich *Triticum vulgare*, *Hordeum vulgare* und *Secale cereale* anschließen. Zwar entwickeln sie, wie dies ja auch sehr häufig bei *Avena sativa* der Fall ist, über der Erde kein Hypokotyl, aber die hohe Sensibilität der Koleoptile und die Art, wie diese Sensibilität verteilt ist, rückt sie doch dem Hafer am nächsten. Darüber gibt Tab. XXI Aufschluß, die sich zwar in den absoluten Prozentwerten von der entsprechenden Tabelle (V) in der vorläufigen Mitteilung etwas entfernt, aber in allen wesentlichen Punkten genügend übereinstimmt. Die neue Tabelle ist auf Grund eines größeren Materials aufgestellt.

Tabelle XXI (Streichzahl 20).

Versuchspflanze	Es haben insgesamt reagiert:				Gesamtzahl der untersuchten Individuen
	Koleoptile total	Spitze der Koleoptile (4 mm)	1 cm von der Spitze (4 mm)	Basis der Koleoptile (4 mm)	
<i>Avena sativa</i> . . .	91 %	15 %	59 %	56 %	158
<i>Triticum vulgare</i> . . .	94 "	16 "	70 "	89 "	107
<i>Secale cereale</i> . . .	83 "	28 "	81 "	73 "	130
<i>Hordeum vulgare</i> . . .	76 "	33 "	48 "	65 "	250

Die Keimlinge besaßen eine Höhe von ca. 3 cm. Wie man erkennt, ist bei allen vier Arten die Koleoptilenspitze ziemlich unempfindlich. Im besten Fall (*Hordeum*) reagiert ein Drittel aller Keimlinge. Basalwärts nimmt dann die Sensibilität sehr rasch zu, und sie erreicht bei *Triticum* und *Hordeum* erst an der Basis ihren höchsten Wert. Bei *Triticum* ist die Zahl der auftretenden Krümmungen fast dieselbe, wenn die Koleoptile total oder wenn nur die vier untersten Millimeter gerieben werden.

Um eine Vorstellung von den Reizleitungsvorgängen bei lokalem Streichen zu geben, sind in Tab. XXII die Versuche mit *Hordeum* noch einmal in anderer Form wiedergegeben. Es bedeutet arabische Ziffer: Krümmung etwa in der Perzeptionszone, römische Ziffer: Krümmung die Perzeptionszone wesentlich überschreitend (nach oben, unten oder in beiden Richtungen).

Tabelle XXII. *Hordeum vulgare* (Streichzahl 20).

Gereizte Zone	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						Es haben reagiert	Reiz geleitet bei	
		20'	40'	60'	80'	100'	120'			180'
Koleoptile, total	42	15	25	29	32	32	32	32	76 %	—
„ , Spitze	63	I, 4	I, 7	V, 10	VI, 11	VII, 12	VIII, 12	IX, 12	33 „	14 %
„ , 1 cm v. d. Spitze	48	2	5	I, 13	II, 16	VI, 13	IX, 13	XI, 13	50 „	23 „
„ , Basis	72	4	10	III, 18	III, 27	XI, 26	XX, 25	XXII, 25	65 „	31 „

Wie man erkennt, wird der Reiz, gleichgültig auf welche Region der Koleoptile er beschränkt wird, stets von einem Teil der Keimlinge weiter geleitet, und zwar stimmen alle drei Versuchsreihen darin überein, daß etwa bei der Hälfte der überhaupt reagierenden Individuen die Krümmung über die Perzeptionszone hinausgreift. Eine Bevorzugung basipetaler Leitungsprozesse findet also nicht statt, die Tatsachen sprechen eher für das umgekehrte Verhalten. Fig. 16 stellt 2 *Hordeum*-Keimlinge dar, die beide lokal gereizt wurden, der eine oben, der andere an der Basis. Bei beiden wurde der Reiz über die ganze Koleoptile geleitet, bei Keimling *a* aber hat sich die Spitze schon wieder aufgerichtet, als die Krümmung die Basis erreichte.



Fig. 16.

Hordeum-Keimlinge, lokal gereizt (Pfeil!); bei beiden Reizleitung.

Hier bleibt die Reaktionsfähigkeit sehr lange erhalten; Versuche mit 1,5—4 cm langen Keimlingen fallen ganz gleich aus. Dagegen erlischt das Krümmungsvermögen in der Basis sehr rasch. Ob das auch von der Sensibilität gilt, ist schwer zu entscheiden, da Reizleitungsvorgänge in akropetaler Richtung wenigstens nur selten auftreten. Basipetale Leitung von der Hypokotylspitze $\frac{1}{2}$ cm abwärts wurde häufiger beobachtet, und auch bei der lokalen Reizung der Koleoptile sind wir ja solchen Fällen begegnet.

An den *Panicum*-Typus lassen sich wiederum einige andere Gramineen anfügen. Hierüber gibt Tab. XXIV Auskunft. Auch hier liegen, wie bei Tab. XXI, kleinere Unterschiede vor zu der entsprechenden Zusammenstellung in der vorläufigen Mitteilung, doch sind die Werte hier sicherer, weil sie sich auf ein größeres Material stützen. Im allgemeinen kann betont werden, daß die Gegensätze zum *Avena*-Typus durch die neueren Versuche in noch stärkerem Maße hervorgetreten sind. Das gilt vor allem von den Arten, die sich ursprünglich nicht ganz in das Schema fügten, *Sorghum* und *Zea*.

Bei *Setaria* ist das Verhalten noch extremer wie bei *Panicum*. Die Reizung der Koleoptile führte nie zu haptotropischen Krümmungen. Sie muß entweder vollständig unempfindlich sein, oder aber es geht ihr das Vermögen ab, den Reiz in das äußerst reaktionsfähige Hypokotyl weiterzuleiten. Anders liegen die Verhältnisse bei den drei übrigen Arten. Hier ist die Sensibilität der Koleoptile wesentlich größer als bei *Panicum*, und sie erreicht das Maximum bei *Zea*, wo 28 % reagieren. Lehrreich ist ein Vergleich der Zahlen, die angeben, wieviel Prozent bei totaler Reizung des Hypokotyls und wieviel bei lokaler Spitzenreizung sich krümmen.

Tabelle XXIV

(Streichzahl bei *Panicum*, *Setaria* und *Phalaris* 50, sonst 20).

Versuchspflanze	Es haben insgesamt reagiert:					Zahl der Individuen
	Keimling total	Koleoptile total	Hypokotyl total	Spitze des Hypokotyls	Basis des Hypokotyls	
<i>Panicum miliaceum</i>	93 %	12 %	90 %	92 %	26 %	167
<i>Setaria italica</i>	100 "	0 "	86 "	61 "	0 "	97
<i>Phalaris canariensis</i>	100 "	22 "	88 "	81 "		94
<i>Sorghum vulgare</i>	100 "	22 "	96 "	96 "	24 "	171
<i>Zea Mays</i>	93 "	28 "	73 "	78 "		71

Die Werte sind nahezu identisch, d. h. die obersten 2—3 mm sind für den Ausfall der Reaktionen maßgebend. Basalwärts dagegen nimmt die Empfindlichkeit bei den Arten, die daraufhin untersucht wurden, ab.

Es wäre nur noch einiges zu sagen über die Art und Weise, wie die Krümmungen erfolgen. Bei der totalen Reizung des Hypokotyls gestaltet sich der Reaktionsvorgang genau so, wie wenn der ganze Keimling gestrichen worden wäre, mit Ausnahme von *Phalaris* und *Zea*. Hier nimmt nämlich bei der Reizung von Hypokotyl + Koleoptile auch die letztere in merkbarer Weise an der Reaktion teil, während sie bei *Panicum*, *Setaria* und *Sorghum* gewöhnlich gerade bleibt oder sich nur andeutungsweise krümmt. Solche angedeuteten Deformationen sind es auch, die bei totaler Reizung der Koleoptile auftreten und die häufig dadurch wesentlich merkbarer werden, daß sie sich auch in das Hypokotyl fortsetzen und dort zu größeren Ausschlägen führen. Mitunter gelangen die Reaktionen überhaupt bloß im Hypokotyl zum Ausdruck. Im Hypokotyl selbst wurden bei *Sorghum*, sowohl wenn die Basis als auch wenn die Spitze gereizt wurde, Leitungsvorgänge beobachtet, die zur Folge hatten, daß nach einiger Zeit das ganze Hypokotyl gekrümmt erschien (vgl. Anh. Tab. LXVIII).

Besondere Aufmerksamkeit wurde diesen Reizleitungsvorgängen bei *Zea Mays* zugewandt, und zwar arbeitete ich hier mit der Methode der Reizung alternierender Flanken. Durch Vorversuche war festgestellt worden, daß sowohl bei Reizung des Hypokotyls, besonders aber bei einer solchen der Koleoptile, eine Leitung über die Grenze von Hypokotyl und Koleoptile stattfindet. Das ist aus den beiden obersten Rubriken der Tab. XXV zu ersehen. Mitunter tritt sogar beim Streichen der Koleoptile die Reaktion bloß im Hypokotyl zutage. Es war nun die Frage zu beantworten: wie gestalten sich die Vorgänge, wenn zugeleitete und direkte Reizung miteinander interferieren. Darüber geben die Versuche in den beiden letzten Rubriken Auskunft. Bei dem ersten Versuch wurden Hypokotyl und Koleoptile gleich oft, aber gegensinnig gereizt. Es zeigte sich, daß die Reizung der Koleoptile die Reaktionen im Hypokotyl nicht zu dämpfen vermag. Es treten ebensoviele Krümmungen ein, wie wenn bloß das Hypokotyl einseitig gestrichen wird. Dagegen werden die Reaktionen, die in der Koleoptile, falls keine Leitung vom Hypokotyl aus stattfände, zu erwarten wären, nicht bloß zum größten Teil unterdrückt, sondern es finden sogar drei

entgegengesetzte Krümmungen statt, die der Reizung des Hypokotyls entsprechen. Bei diesen Individuen trägt also die zugeleitete Reizung in der Koleoptile den Sieg über die direkte davon. Dies führt uns zu dem Schluß, daß der verschiedene Reizerfolg, der bei lokaler Reizung der Koleoptile und des Hypokotyls zutage tritt, nicht bloß auf der geringeren Reaktionsfähigkeit, sondern auch auf der geringeren Sensibilität der Koleoptile beruht. Allerdings bestehen in dieser Hinsicht noch einige ungelöste Schwierigkeiten. Man sollte nämlich vermuten, daß in der Versuchsserie der zweiten Rubrik — bloß das Hypokotyl total gereizt — bei mehr Individuen die Krümmung auf die Koleoptile übergreift, und daß der Reizerfolg in der Koleoptile größer ist, als wenn man diese mit derselben Streichzahl reizt, wie dies im Experiment der ersten Rubrik getan wurde.

Tabelle XXV. *Zea Mays*.

Art der Reizung	Zahl der Individuen	Erfolg nach 2 Stunden
Koleoptile total, 20 mal.	37	6 Individuen: Koleoptile gekrümmt. 4 " : Hypokotyl " " 1 Individuum: total "
Hypokotyl total, 20 mal.	37	23 Individuen: Hypokotyl gekrümmt. 2 " : Koleoptile " " 3 " : total "
Hypokotyl: 20 mal, Koleoptile: an der entgegengesetzten Seite ebenfalls 20 mal.	34	21 Individuen: Hypokotyl gekrümmt } im Sinne der 3 " : total " } Hypokotyl- 1 Individuum: Koleoptile " } reizung. 2 Individuen: S-förmig " , i. S. d. Koleop- " " , entsprechend der } tiler reizung. " " , entsprechend der } gegensinnigen Reizung.
Hypokotyl: 10 mal, Koleoptile: an der entgegengesetzten Seite 50 mal.	31	13 Individuen: Hypokotyl gekrümmt } im Sinne der 1 Individuum: total " } Hypokotyl- 5 Individuen: Koleoptile " } reizung. 2 " : S-förmig " , i. S. d. Koleop- " " , entsprechend der } tiler reizung. " " , entsprechend der } gegensinnigen Reizung.

Ändert man das Verhältnis der Streichzahlen derart, daß die Reizung der Koleoptile verstärkt wird, dann treten die zu erwartenden Verschiebungen ein. Darüber gibt Rubrik IV Auskunft. Hier wurde das Hypokotyl 10mal, die Koleoptile auf der gegenüber-

liegenden Flanke 50mal gestrichen. Nun sinkt die Zahl der Reaktionen, die im Sinne der Reizung des Hypokotyls verlaufen, fast auf die Hälfte herunter, und nur eine vermag noch in die Region der Koleoptile hinüberzugreifen; dagegen nehmen die der Reizung der Koleoptile entsprechenden Reaktionen zu, bleiben aber auch hier streng auf die Koleoptile beschränkt und sind nicht so zahlreich, wie wenn bloß die Koleoptile ohne Gegenreizung des Hypokotyls 20mal gestrichen wurde. Es tritt also auch hier noch, obwohl die Koleoptile 5mal so oft gestrichen wurde, eine Dämpfung ein, die sich in doppelter Weise kundgibt: einmal durch ein Minus an Reaktionen und zweitens durch deren Beschränkung auf die Perzeptionszone (s. Fig. 17), während sonst bei Reizung der Koleoptile in ca. 50 % der Fälle die Krümmung in das Hypokotyl hinübergriff.

Eine weitere Ausarbeitung derartiger Versuche wäre vielleicht geeignet, festere Anhaltspunkte für die Verteilung der Kontaktempfindlichkeit zu liefern.

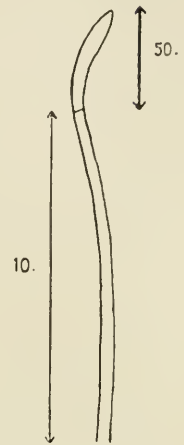


Fig. 17.
Zea-Keimling.
Hypokotyl und Koleoptile gegenseitig gereizt (10 : 50).

Kap. VI. Reizung mit Gelatinestäbchen und Wasserstrahl.

Schon van der Wolk berichtet, daß die Keimlinge von *Avena* Krümmungen auch dann ausführen, wenn sie mit Gelatinestäbchen gereizt werden. Ich habe diese Versuche nachgemacht und gelangte zu demselben Ergebnis. Um zu erkennen, ob es sich hier um eine vereinzelte Ausnahme gegenüber unseren bisherigen Erfahrungen über Kontaktreizbarkeit handle, wurden noch eine Reihe von anderen Arten derselben Prüfung unterzogen, und überall erhielt ich deutliche Krümmungen.

Anfänglich stellte ich die Experimente mit ungeklärter Gelatine an. Um aber dem Einwande zu entgehen, die Gelatine könne irgendwelche, wenn auch verschwindend kleine, feste Partikelchen enthalten haben, wurde sie im weiteren Verfolg sorgfältig mit Eiweiß geklärt. Außerdem wurde der mit der Gelatine überzogene Glasstab etwa jede halbe Minute in Wasser getaucht, so daß er stets reichlich benetzt blieb, und zu jeder Serie wurde ein frischer, neu hergestellter Stab verwendet. Zu allem Überflusse überzeugte

ich mich immer von Zeit zu Zeit davon, daß Ranken von *Passiflora coerulea*, die mir als Kontrollobjekte dienten, keine Krümmungen gaben. Und trotzdem wurde bei den Keimlingen stets eine Wirkung erzielt. Allerdings waren die Reaktionen viel schwächer als bei einer entsprechenden Reizung mit dem Korkstäbchen. Die Reizschwelle liegt wesentlich höher, und deshalb reagiert immer nur ein kleinerer Prozentsatz. Zu einer Horizontalstellung der Spitze oder gar zu einem bogenförmigen Überhängen kommt es nie. In dieser Hinsicht zeigten alle untersuchten Arten ein gleichmäßiges Verhalten. Ich gebe hier nur einige Daten wieder und verweise im übrigen auf die Tabellen des Anhangs. Zum Vergleich sind immer die entsprechenden Serien mit Korkstäbchenreizung beigefügt.

Tabelle XXVI. Reizung mit Gelatinestäbchen.

Versuchspflanze	Reizmittel	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach Minuten:					Dasselbe in %				
				20'	40'	60'	80'	100'	20'	40'	60'	80'	100'
<i>Agrostemma Githago</i>	Gelatine	1	31	1	3	6	15	16	3	10	19	48	52
" "	Kork	1	40	10	24	28	28	28	25	60	70	70	70
<i>Brassica Napus</i> . .	Gelatine	5	16	1	2	4	4	5	6	13	25	25	31
" " . .	Kork	5	22	20	21	21	21	21	91	95	95	95	95
<i>Papaver somniferum</i>	Gelatine	10	28	0	4	5	6	6	0	14	18	21	21
" "	Kork	10	38	22	31	32	32	32	58	82	84	84	84
<i>Hordeum vulgare</i> .	Gelatine	20	11	0	2	4	5	6	0	18	36	45	54
" " . .	Kork	20	24	4	11	13	16	16	17	46	54	67	67
<i>Vicia Faba</i> . . .	Gelatine	50	16	0	1	3	4	5	0	6	19	25	31
" " . . .	Kork	50	14	3	11	12	13	13	21	79	86	93	93

Die wenigen Beispiele genügen vollständig, um die Unterschiede in dem Wirkungsgrad der beiden Reizarten erkennen zu lassen. Nicht nur tritt, wie aus der letzten Vertikalspalte zu erkennen ist, bei Gelatinereizung stets ein geringerer Prozentsatz in die Reaktion ein, sondern gleichzeitig erscheint auch durchweg die Reaktionszeit verlängert. So ist bei *Papaver somniferum*, *Hordeum vulgare* und *Vicia Faba* nach 20 Minuten überhaupt noch keine Krümmung aufgetreten. Aber es verdient Beachtung, daß bei *Agrostemma* sogar einmaliges Streichen mit Gelatine als überschwelliger Reiz wirkt, und daß selbst ein so derb gebautes Objekt wie *Vicia Faba* noch eine Reaktion ausführt. Außer bei den in

der Tabelle angeführten Arten wurde Empfindlichkeit für Gelatine-reizung noch nachgewiesen bei *Bidens tripartita*, *Beta vulgaris*, *Linum usitatissimum*, *Panicum miliaceum*, *Secale cereale*, *Triticum vulgare* und *Vaccaria parviflora*. Es möge ausdrücklich hervorgehoben werden, daß diese Objekte fast ausnahmslos vollständig frei von Haaren sind und daß ihre Epidermis auch keinerlei papillenartige Auswüchse besitzt. Die Oberfläche ist vielmehr durchaus glatt bis auf die leichten Unebenheiten, die durch die Epidermisaußenwände hervorgerufen werden. Man könnte vielleicht die Vermutung aussprechen, daß sich die Gelatine nicht ganz regelmäßig angelegt habe, sondern daß an der Randzone der Epidermiszellen in dem Winkel zwischen zwei benachbarten Außenwänden da und dort Luft eingeschlossen worden wäre, und daß dadurch trotzdem ein Druckgefälle zustande gekommen wäre. Dies ist aber nicht der Fall. Keimlinge von *Agrostemma* wurden mit einem feinen Gelatinepanzer überzogen und dann unter dem Präpariermikroskop untersucht. Es zeigte sich, daß die Gelatinebedeckung ganz regelmäßig war und daß nirgends Luftblasen eingeschlossen waren. Wurde mit der Präpariernadel ein Stück des Gelatinepanzers abgehoben, dann zeigte dessen Innenfläche die feinsten Einzelheiten der Oberflächenskulptur; er stellte ein richtiges Negativ dar, an dem man die einzelnen Zellenzüge ganz deutlich verfolgen konnte.

Wenn man genügende Sorgfalt anwendet, kann man auch Keimlinge zu Versuchszwecken mit einem solchen Gelatinemantel überziehen, ohne daß durch die Manipulation selbst Krümmungen ausgelöst würden. Man erreicht dies am besten dadurch, daß man auf die Spitze des Keimlings einen Tropfen Gelatine aufsetzt, die gerade so weit abgekühlt ist, daß sie erstarren will. Dann fährt man mit einem Gelatinestab rasch an allen Seiten herunter, um den Tropfen möglichst gleichmäßig über die Oberfläche zu verteilen. Ist die Operation, was am Anfang nicht immer gleich gelingt, gut ausgefallen, dann ist allenthalben eine dünne Gelatineschicht vorhanden. Das läßt sich schon makroskopisch feststellen.

Eine derartige Versuchsserie wurde bei *Avena sativa* durchgeführt. 12 Keimlinge wurden in einen Gelatinemantel eingehüllt, und dann ließ ich einige Zeit verstreichen, um zu sehen, ob nicht durch die Verteilung des Gelatinetropfens eine Reaktion induziert worden wäre. Als aber alle Keimlinge gerade blieben, wurden sie einseitig gereizt und zwar wurden sie 50mal mit einem Gelatinestäbchen gestrichen. Nach 2 Stunden trat die erste Krümmung

auf und im Verlaufe von weiteren anderthalb Stunden folgten fünf andere Keimlinge nach. Es trat also bei der Hälfte aller Keimlinge eine Reaktion ein. Allerdings ist die Reaktionszeit im Vergleich zu allen bisherigen Versuchen sehr stark verlängert, und dies ist darauf zurückzuführen, daß durch den Gelatinepanzer der Reiz in hohem Maße gedämpft wird.

Aus den angeführten Versuchen mit Gelatinereizung kann man schließen, daß auch dann, wenn der Druck ganz gleichmäßig auf die Pflanze einwirkt, wenn alle Momente, die eine verschieden starke Reizung diskreter Punkte herbeiführen könnten, ausgeschaltet werden, daß auch dann eine Kontaktkrümmung eintritt. Diese Annahme wird nun durch das Verhalten der Keimlinge gegen einen einseitig einwirkenden Wasserstrahl bestätigt.

Ich benutzte zu solchen Versuchen einen größeren Wasserbehälter, der unten einen Ausfluß hatte. In diesen Ausfluß wurde vermittels eines Gummistopfens ein Glasrohr eingefügt, das in eine feine Spitze ausgezogen war. Die Weite der Öffnung betrug etwa 0,5 mm. Die Höhe der Wassersäule belief sich auf 10–20 cm. Das Wasser wurde 24 Stunden vor Versuchsbeginn eingefüllt, damit sich die Temperatur an den Versuchsraum anpassen konnte. Die Reizung dauerte in den verschiedenen Versuchen 20 Sekunden bis 2 Minuten. Der Wasserstrahl wurde stets etwa auf die maximale Wachstumsregion gelenkt. Die Ergebnisse meiner Experimente sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt. Zum Vergleich ist immer ein Experiment mit Korkreizung beigefügt, und zwar stets dasjenige, das in bezug auf die Zahl der reagierenden Individuen am besten übereinstimmt. Dabei zeigt sich freilich, daß bei manchen Objekten die Wirkung einmaligen Streichens mit Kork wesentlich größer ist als die des Wasserstrahls. So reagierten bei *Brassica* auf einen Wasserstrahl von 2 Minuten Dauer nur 3 Individuen von 14, während von 13 Keimlingen, die einmal gerieben wurden, 11 eine Krümmung ergaben. Bei *Agrostemma Githago* ist — was die Zahl der Reaktionen anbelangt — der Erfolg bei einmaligem Streichen und einem Wasserstrahl von 20 Sekunden derselbe, aber die Reaktionszeit ist im letzten Fall durchschnittlich mehr als doppelt so groß. Bei *Vaccaria* endlich ist die Zahl der Krümmungen bei einem Wasserstrahl von einer Minute recht groß, so daß als Vergleichsserie die mit 20maligem Streichen herangezogen wurde, aber die Reaktionen waren unvergleichlich schwächer und erschienen im Durchschnitt fast eine Stunde später.

Tabelle XXVII. Reizung mit Wasserstrahl.

Versuchspflanze	Art der Reizung	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
			20'	40'	60'	80'	100'	120'	180'
<i>Cannabis sativa</i> . . .	Wasserstrahl 20''	22	2	4	10	12	14	14	14
" " . . .	Kork 1 mal	12	0	6	7	7	7	7	7
<i>Agrostemma Githago</i> . .	Wasserstrahl 20''	36	1	6	11	16	20	25	26
" " . . .	Kork 1 mal	40	10	24	28	28	28	28	28
<i>Linum usitatissimum</i> . .	Wasserstrahl 1'	6	0	3	3	3	3	3	3
" " . . .	Kork 1 mal	30	10	15	16	17	17	17	17
<i>Brassica Napus</i> . . .	Wasserstrahl 2'	14	0	1	2	3	3	3	3
" " . . .	Kork 1 mal	13	8	11	11	11	11	11	11
<i>Vaccaria parviflora</i> . .	Wasserstrahl 1'	7	0	0	2	4	6	6	6
" " . . .	Kork 20 mal	16	3	9	12	13	13	14	14

In den meisten Versuchen blieben nun die Reaktionen nicht auf die Stelle beschränkt, die von dem Wasserstrahl getroffen war, sondern die Krümmung wanderte sowohl den Stengel herauf als herunter, so daß schließlich die ganze Wachstumszone daran teilnahm. Wir haben hier also wieder einen schönen Fall von Reizleitung. Ein Beispiel dafür liefert uns die Fig. 18, die einen Keimling, der eine Minute vom Wasserstrahl getroffen wurde, anderthalb Stunden nach der Reizung darstellt. Der Pfeil deutet die gereizte Zone an.

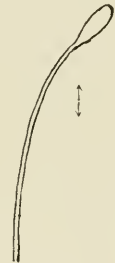


Fig 18. *Linum*-Keimling mit Wasserstrahl 1 Minute gereizt; nach 1,5 Stunden.

Es muß schließlich noch bemerkt werden, daß nicht alle Experimente mit Wasserstrahl zu einem positiven Ergebnis führten. So konnten bei *Helianthus annuus*, *Panicum miliaceum* und *Sorghum vulgare* keine Krümmungen erzielt werden. Dies verdient deshalb Beachtung, weil sowohl *Panicum* als auch *Sorghum* sonst zu den empfindlichsten Objekten gehörten. Man muß sich aber hier vor voreiligen Schlüssen hüten. Die Gramineen zeichnen sich bekanntlich durch einen sehr hohen positiven Geotropismus aus, der ständig den Kontaktkrümmungen entgegenwirkt. Es wäre daher denkbar, daß bei schwacher haptotropischer Reizung — und ein Wasserstrahl wirkt ja nach dem bisherigen immer nur als schwacher Reiz — die Krümmung schon im Keime erstickt wird. Versuche am Klinostaten könnten darüber Aufschluß bringen. Allerdings müßte dabei zuerst untersucht werden,

ob durch das Verbringen auf den Klinostaten die haptotropischen Krümmungen keine Störung erleiden. Figdor berichtet (16), daß die von ihm untersuchten *Asparagus*-Keimlinge unter diesen Bedingungen keine Kontaktreaktionen ausführten. Ich selbst habe in dieser Beziehung nur zwei Arten untersucht, *Agrostemma Githago* und *Papaver somniferum*, und erhielt bei diesen Pflanzen keine übereinstimmenden Resultate. *Agrostemma* reagierte am Klinostaten eher etwas besser als schlechter. Bei *Papaver* zeigte sich dagegen, wenn die Keimlinge 24 Stunden vor Ausübung des Reizes auf den Klinostaten verbracht worden, eine sehr auffallende Dämpfung der Krümmungen. Wurden die Versuchspflanzen darauf 24 Stunden senkrecht gestellt, dann reagierten sie wieder fast wie zuvor. Diese Verhältnisse bedürfen noch einer Klärung.

Unsere Versuche mit Gelatine und Wasserstrahl haben ein großes theoretisches Interesse. Sie zeigen nämlich, daß sich die etiolierten Keimlinge durchaus anders verhalten als die Ranken, bei denen nur durch einen irgendwie rauhen Gegenstand eine Reizung ausgelöst werden kann. Aus der Tatsache, daß hier Gelatine und Wasserstrahl wirkungslos sind, leitete Pfeffer mit Recht den Schluß ab, daß es nicht auf den Druck als solchen ankommt, sondern auf ein Druckgefälle derart, daß nahe beieinander gelegene Punkte verschieden stark gereizt werden. In dieser allgemeinen Form läßt sich die Regel auf unsere Keimlinge nicht übertragen. Wie wir gesehen haben, findet auch dann eine Reaktion statt, wenn der Druck, der auf die Pflanzenzelle ausgeübt wird, vollständig gleichmäßig ist. Allerdings ist der Wirkungsgrad eines derartigen Druckes wesentlich geringer. Wenn ich einen Keimling einmal mit einem Korkstäbchen und einmal mit einem Gelatinestäbchen reize, so wende ich beide Mal dieselbe Energie an. Und doch ist die erste Reizung von einem viel größeren Erfolg begleitet als die zweite. In verstärktem Maße gilt dies beim Wasserstrahl. *Brassica* gab bei einmaliger Korkreizung viermal soviel Krümmungen, als wenn ein 2 Minuten andauernder Wasserstrahl angewendet wurde. Es besteht also keinerlei Proportionalität zwischen dem ausgeübten Druck und der Zahl und Größe der Reaktionen. Auch hier ist die Sensibilität offenbar auf typische „Kitzelreize“ eingestellt. Es wäre übrigens denkbar, daß die Wirksamkeit von Gelatine und Wasserstrahl darauf beruht, daß in dem pflanzlichen Gewebe selbst durch irgendwelche anatomische Strukturen erst sekundär ein Druckgefälle hergestellt würde.

Es mag hier noch darauf hingewiesen werden, daß ein Wasserstrahl auch dann seine Wirkung nicht einbüßte, wenn der Keimling, um stärkere Erschütterungen zu verhindern, während der Reizung an den Kotyledonen festgehalten wurde.

Kap. VII. Versuche über Rheotropismus von Keimspossen.

Der Ausfall der Versuche mit Wasserstrahl ist deshalb von allgemeiner Bedeutung, weil er vielleicht die Möglichkeit bietet, eine Brücke zwischen Rheotropismus und Thigmotropismus zu schlagen. Das Wesen des Rheotropismus ist ja noch in keiner Weise geklärt. Es bestehen in dieser Hinsicht zwei Theorien; nach der einen ist es — um mit Juel zu reden (26) — das Wasser als Stoff, nach der anderen der Druck des Stromes, was die Krümmungen verursacht. Das Wasser als Stoff könnte dadurch wirksam werden, daß es auf der dem Strome zugewendeten Flanke unter einem bestimmten Druck in die Gewebe eindringt und so in dem pflanzlichen Organ eine Turgordifferenz schafft. Ist dagegen der Druck des Stromes das auslösende Agens, dann muß der Rheotropismus mit der Kontaktreizbarkeit in eine Linie gestellt werden.

Wäre die erste Lösung richtig, dann würde, worauf auch Pfeffer hindeutet (43), der Rheotropismus an den Hydrotropismus anzuschließen sein. Gegen diesen Standpunkt macht aber Juel zweierlei geltend: 1. „daß die Wurzeln auch gegen äußerst langsame Ströme reagieren“ und 2. daß beim Hydrotropismus nur die Wurzelspitze, beim Rheotropismus aber auch die Wachstumszone empfindlich ist. In dieser Hinsicht gliedert sich der Rheotropismus viel besser an die Kontaktreizbarkeit an.

Zu diesen Argumenten hat dann Newcombe noch ein weiteres hinzugefügt. Er konnte den Nachweis erbringen, daß die Wurzeln auch dann noch rheotropische Krümmungen ausführen, wenn sie mit Kollodiumsäckchen überzogen sind, die dem Durchfiltrieren von Wasser einen erheblichen Widerstand entgegensetzen (38).

Diesen Tatsachen wurde aber immer gegenübergehalten, daß „die thigmotropisch empfindlichen Objekte durch einen Wasserstrahl nicht gereizt werden“ (Pfeffer). Das ist nach den neueren Feststellungen nicht mehr zutreffend. Newcombe hat durch sehr eingehende Versuche, auf die wir noch später zu sprechen kommen werden, ermittelt, daß auch die Wurzeln berührungsempfindlich sind, und es waren gerade die stark rheotropischen Pflanzenarten, die

auch gute Kontaktkrümmungen ergaben. Die Untersuchungen des letzten Kapitels haben weiteres sehr bemerkenswertes Material geliefert. Allerdings wäre nach einer Richtung hin eine Ergänzung wünschenswert. Die Versuchsbedingungen entsprechen nicht ganz denen, wie sie normalerweise bei der Demonstration des Rheotropismus der Wurzeln hergestellt werden. Zwar hat auch Newcombe in seiner früheren Arbeit über Rheotropismus (37), um den Reiz zu lokalisieren, einen feinen Wasserstrahl auf die Wurzeln einwirken lassen und gefunden, daß dadurch die Vorgänge nicht geändert werden, aber gewöhnlich setzt man die Wurzeln einem ziemlich trägen Wasserstrom aus, der sie mehrere Stunden von derselben Seite bestreicht. Kommen auch bei einer derartigen Versuchsanordnung bei unseren Keimspussen Krümmungen zustande?

Ich möchte hierüber im folgenden einige Beobachtungen mitteilen, bemerke aber dazu, daß meine Experimente noch nicht spruchreif sind, und daß ich die Absicht habe, dieser Frage weiter nachzugehen.

Ehe ich mich den eigentlichen Versuchen mit untergetauchten Keimlingen zuwandte, mußte zuerst die Frage entschieden werden, ob der Aufenthalt unter Wasser nicht die Reaktionsfähigkeit beeinflußt. Keimlinge von *Agrostemma Githago* und *Cannabis sativa* wurden in niederen Tonzylindern herangezogen und dann in einer hohen Kristallisierschale unter Wasser gesetzt. Ein Teil jeder Serie wurde dann sofort gereizt, der Rest verblieb erst 24 Stunden im Wasser und erst dann wurde die Kontaktreizung vorgenommen. Die Ergebnisse dieser Experimente sind in den beiden folgenden Tabellen zusammengestellt.

Tabelle XXVIII.

Keimlinge sofort unter Wasser gereizt.

Versuchspflanze	Art der Reizung	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					
				20'	40'	60'	80'	100'	120'
<i>Cannabis sativa</i> . . .	unter Wasser	20	8	3	6	6	7	7	7
" " . . .	normal	20	18	15	18	18	18	18	18
<i>Agrostemma Githago</i> . .	unter Wasser	10	13	1	3	6	8	10	11
" " . . .	normal	10	33	12	26	31	32	32	32

Tabelle XXIX.

Keimlinge 24 Stunden unter Wasser; dann gereizt.

Versuchspflanze	Art der Reizung	Streich-zahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				
				20'	40'	60'	80'	100'
<i>Cannabis sativa</i> . . .	unter Wasser	50	16	3	8	10	11	11
" " . . .	normal	20	18	15	18	18	18	18
<i>Agrostemma Githago</i> . .	unter Wasser	20	15	1	1	2	3	3
" " . . .	normal	20	30	21	28	28	30	30

Aus den Daten der beiden Tabellen ist zu ersehen, daß Kontaktkrümmungen auch beim Aufenthalt unter Wasser vollzogen werden. Freilich erfolgt unter diesen abnormen Verhältnissen eine Dämpfung der Krümmungen, und auch die Zahl der Reagierenden wird teilweise beeinträchtigt. Das macht sich noch nicht so sehr bemerkbar, wenn die Reizung unter Wasser sofort erfolgt, tritt aber bei längerem Verweilen in diesem Medium sehr klar zutage. Aber uns genügt die Tatsache, daß die Krümmungsfähigkeit anfänglich nicht unterdrückt, sondern bloß herabgesetzt wird.

Wenden wir uns nach diesen Vorbemerkungen nun den rheotropischen Versuchen selbst zu. In der üblichen Weise wurde eine mit Wasser gefüllte zylindrische Glasschale auf dem Pfefferschen Klinostaten in Drehung versetzt. Das Gefäß besaß einen Durchmesser von 27 cm und eine Höhe von 1 dm. Der Wasserspiegel befand sich 1,5 cm unter dem Rand. Die Keimlinge wurden an einem horizontalen Holzstäbchen aufgehängt, das an einem Stativ befestigt war und in einer Distanz von 0,5 cm über dem Gefäß hinweggeführt wurde. Die Aufhängung der Keimlinge geschah in folgender Weise. Die Versuchspflanzen wurden vor dem Experiment mit einer Pinzette vorsichtig aus der Erde genommen. Da sie von beiden Seiten gleichzeitig gepackt wurden und da die Festhaltung ganz an der Basis bei der Austrittsstelle des Keimlings aus dem Samen erfolgte, so konnte keine Kontaktkrümmung induziert werden. Die Keimlinge wurden nun mit Watte in einem beiderseits offenen, ca. 8 mm weiten Glasröhrchen befestigt und diese Röhrchen wurden mit feinem Silberdraht an dem Holzstäbchen aufgehängt. Die Aufhängung erfolgte derart, daß die Pflänzchen bei der Krümmung nicht mit dem Draht in Berührung kommen konnten. Die Röhrchen wurden so tief eingetaucht, daß

meistens die ganze Keimpflanze unter dem Wasserspiegel sich befand; manche Versuche wurden aber derartig ausgeführt, daß 5 bis 10 mm emporschauten.

Nachdem einige orientierende Versuche mit einer Umdrehungsgeschwindigkeit von 5—20 Minuten negativ ausgefallen waren, wandte ich kürzere Umlaufzeiten an. Schon durch Herausnehmen der beiden Windflügel konnte ein Umlauf auf $1\frac{1}{3}$ Minute herabgesetzt werden, und beim Entfernen des gesamten Windflügelapparates wurde dieser Wert noch auf 15—20 Sekunden verringert; damit war aber die untere Grenze gegeben, die ich mit dem Klinostaten erzielen konnte. Die Beobachtungszeit dauerte bei den Experimenten mit $1\frac{1}{3}$ Minuten Rotationsgeschwindigkeit 24 Stunden, bei denen mit 20 Sekunden ca. 12 Stunden. Die Ergebnisse meiner Experimente sind aus der nebenstehenden Tabelle zu ersehen. Die meisten Versuchsserien sind negativ ausgefallen. Zum Teil traten gar keine Krümmungen ein, zum Teil erschienen neben den positiven gleichzeitig negative. Offenbar handelt es sich in diesem Fall um Nutationen (*Linum*). Aber auch dort, wo nur positive Reaktionen auftraten, waren sie vielfach so schwach¹⁾ (*Triticum*) oder so in der Minderzahl (*Agrostemma*, *Cannabis*, *Sinapis*, *Zea*), daß ihnen Beweiskraft nicht zuerkannt werden kann. Die einzigen überzeugenden Versuche sind die mit *Vaccaria parviflora*, die einzigen gleichzeitig, bei denen ein größeres Keimlingsmaterial verarbeitet wurde. Von 68 Individuen, die einem Wasserstrom von $1\frac{1}{3}$ Minuten Umlaufzeit ausgesetzt wurden, krümmten sich 17, das ist ein Viertel im positiven Sinn, 4 Krümmungen waren entgegengesetzt oder standen senkrecht zur Richtung des Reizes. Bei einer Steigerung der Geschwindigkeit auf 15—20 Sekunden erhöhte sich die Zahl der positiven Reaktionen auf 50 %. Die Krümmungen waren allerdings nicht sehr bedeutend und betrug im besten Fall 25—30°. Zu einer Einstellung in die Richtung des Stromes — einem Stadium, das bei den Wurzeln häufig erreicht wird — ist es also nicht gekommen. Die Reaktionszeit ist im Vergleich zur Korkreizung außerordentlich lang, stimmt dagegen mit der rheotropischen Reaktionszeit mancher Wurzeln gut überein. Die ersten Krümmungen erschienen nach ca. 4 Stunden, bei zahlreichen Keimlingen dauerte es aber wesentlich länger, so daß bei manchen Nachzüglern die Reaktion erst am nächsten Morgen beobachtet werden konnte.

1) Die schwachen Krümmungen sind in Klammer gesetzt.

Tabelle XXX. Rheotropismus von Keimsprossen.

Versuchspflanze	Umdrehungszeit $1\frac{1}{3}$ Minuten		Umdrehungszeit 15—20 Sek.	
	Zahl der Individ.	Aufgetretene Krümmungen	Zahl der Individ.	Aufgetretene Krümmungen
<i>Agrostemma Githago</i>	8	0	11	(1)
<i>Anoda hastata</i>			12	0
<i>Avena sativa</i>	8	0		
<i>Brassica Napus</i>	12	2 —	16	1 +, 3 —
<i>Bidens tripartita</i>	8	1 +	8	1 +, 1 —
<i>Cannabis sativa</i>	5	1 +	8	0
<i>Helianthus annuus</i>	8	1 +, 2 —		
<i>Hordeum vulgare</i>	15	0	4	0
<i>Linum usitatissimum</i>	4	2 —	15	7 +, 5 —
<i>Panicum miliaceum</i>	8	1 +, 1 —, 2 ⊥		
<i>Secale cereale</i>	24	0		
<i>Sinapis alba</i>	4	0	4	(2) +
<i>Triticum vulgare</i>	16	(6) +		
<i>Vaccaria parviflora</i>	68	13 (4) +, 2 —, 2 ⊥	12	5 (1) +
<i>Zea Mays</i>	23	2 (2) +		

Die geschilderten Beobachtungen — so spärlich sie auch noch sind — geben uns wenigstens nach einer Richtung einen deutlichen Fingerzeig: der Rheotropismus ist bei den Keimsprossen sicher geringer als bei den Keimwurzeln; denn die Geschwindigkeiten, die in unseren Versuchen angewendet wurden (ca. 1—5 cm/Sek.) liegen weit über der Empfindlichkeitsgrenze, die Juel für Wurzeln fand (26). Aber das Verhalten von *Vaccaria* legt die Vermutung nahe, daß bei noch geringerer Umdrehungszeit, die allerdings mit dem Klinostaten nicht mehr zu erreichen ist, positive Resultate erzielt werden können. Dafür sprechen ja unsere Erfahrungen über die Wirksamkeit eines Wasserstrahls. Allerdings war hierbei der Anprall des Wassers viel größer. Offenbar liegen die Verhältnisse so, daß die Wirkung eines kurz andauernden, aber intensiven Wasserdrucks nicht einfach durch einen zwar lange währenden, aber sehr langsamen Wasserstrom ersetzt werden kann; dies wird dann zur Unmöglichkeit, wenn die Geschwindigkeit unter einen bestimmten, von der Schwelle abhängigen Betrag herabsinkt. Bei *Vaccaria* liegt dieser Schwellenwert wahrscheinlich etwas höher als bei den übrigen Objekten, und damit steht die Tatsache im Einklang, daß *Vaccaria*

auch die zahlreichsten Krümmungen mit einem Wasserstrahl ergab. Weitere Versuche müssen darüber Klarheit bringen.

Kap VIII. Versuche mit dekapitierten Keimlingen.

Die Versuche mit dekapitierten Keimlingen zerfallen in zwei Kategorien. Bei der einen wurde zuerst die Spitze der Keimpflanze entfernt und dann der übrig bleibende Stumpf total gereizt, bei der andern wurde erst die Spitze lokal gereizt und dann nach kurzer Zeit — lange bevor die Reaktion einsetzte — abgeschnitten.

Versuche der ersten Art hat schon Rotherth (46) für den Phototropismus angestellt und dabei gefunden, daß die Dekapitation bei Gramineen eine zeitweilige vollständige Aufhebung der Lichtempfindlichkeit zur Folge hat, während bei *Brassica Napus* die Sensibilität zum mindesten stark herabgesetzt wird.

Meine Experimente mit haptotropischer Reizung dekapitierter Keimlinge ergaben nun, daß zwischen Phototropismus und Haptotropismus in dieser Hinsicht scharfe Unterschiede bestehen. Ich erhielt nämlich bei allen Versuchsobjekten deutliche Krümmungen, wobei allerdings sehr bald starke Differenzen zwischen Dikotyledonen und Gramineen zutage traten.

Bei den Dikotyledonenkeimlingen wurde durch die vorhergehende Entfernung der Spitze — je nach der Größe 5—20 mm — der Reizerfolg meistens beträchtlich vermindert, wie dies ja auch bei *Brassica* in Rotherths Versuchen der Fall war. Die folgende Tabelle gibt einen Teil der angestellten Experimente wieder, weitere Daten finden sich im Anhang (Tab. LXXIX). Wie man sieht, erstreckt sich die Dämpfung nicht bloß auf die Zahl der Reaktionen, sondern mitunter auch auf die Reaktionszeit. Dies ist besonders bei *Lupinus albus* deutlich. Außerdem sind die Krümmungen meistens schwächer, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, daß ja die Spitze, die den größten Ausschlag gibt, fehlt. Die Versuche, die der Tabelle zugrunde liegen, wurden sofort angestellt, nachdem die Dekapitation erfolgt war. Zum Vergleich wurden auch einige Serien von *Agrostemma Githago*, *Cannabis sativa* und *Helianthus annuus* erst 24 Stunden nach Entfernung der Spitze der Kontaktreizung unterzogen. Dabei wurden nur ganz vereinzelt, zweifelhafte Krümmungen beobachtet. Wahrscheinlich hatte in der Zwischenzeit der Stumpf sein Wachstum eingestellt; doch ich habe

hierüber wie überhaupt über die Wachstumsverhältnisse dekapitierter Keimlinge keine näheren Untersuchungen angestellt. Einige Angaben finden sich indessen bei Rothert.

Tabelle XXXI.

Versuchspflanze	Art	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
				20'	40'	60'	80'	100'	120'	180'
<i>Agrostemma Githago</i>	dekapitiert	1	30	5	10	12	12	12	12	12
" "	nicht dek.	1	40	10	24	28	28	28	28	28
<i>Bidens tripartita</i>	dekapitiert	5	14	0	1	3	3	3	3	3
" "	nicht dek.	5	17	6	11	12	12	12	12	12
<i>Cannabis sativa</i>	dekapitiert	10	19	3	10	13	14	14	15	15
" "	nicht dek.	10	13	9	13	13	13	13	13	13
<i>Helianthus annuus</i>	dekapitiert	50	33	2	9	13	15	16	16	16
" "	nicht dek.	50	16	7	10	13	15	15	15	15
<i>Lupinus albus</i>	dekapitiert	50	14	0	0	1	1	2	3	5
" "	nicht dek.	50	23	1	5	9	16	16	18	20

Ich bemerke noch, daß nicht alle Experimente mit Dikotylenkeimlingen in dem geschilderten Sinne verlaufen sind. Bei

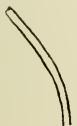


Fig. 19.
Brassica-
Keimling,
dekapitiert,
20 mal
gestrichen.

Brassica sowohl wie bei *Vaccaria* (s. Anh. Tab. LXXIX) begegneten mir Fälle, wo die dekapitierten Serien numerisch etwa dieselben Resultate gaben, und zwar trat dieses auffallende Verhalten beide Male bei niedriger Streichzahl ein. Da aber die Versuche mit niedriger und hoher Streichzahl in diesem Fall nicht mit Keimlingen derselben Aussaat vollzogen wurden, so sind die Resultate nicht direkt vergleichbar, und es wäre denkbar, daß besondere Wachstumsbedingungen dabei eine Rolle spielen (s. Fig. 19).

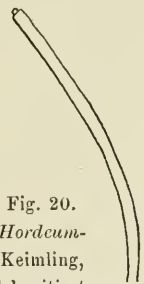


Fig. 20.
Hordeum-
Keimling,
dekapitiert,
1 mal gestrichen.

Wie dem auch sei, jedenfalls leiten diese Ausnahmen hinüber zu dem Verhalten der Gramineen, für die es gerade charakteristisch ist, daß durch die Dekapitation die Reaktionen kaum gehemmt, meistens sogar gefördert werden (s. Fig. 20). Vergleicht man die Tabelle XXXII mit der vorhergehenden, so fällt dieses sofort in die Augen.

Tabelle XXXII (dekapitiert 0,5—1 cm).

Versuchspflanze	Art der Reizung	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					
				20'	40'	60'	80'	100'	120'
<i>Triticum vulgare</i> . . .	total	1	67	21 0/0	37 0/0	49 0/0	52 0/0	54 0/0	55 0/0
" " . . .	dekapitiert	1	46	15 "	26 "	33 "	48 "	54 "	54 "
<i>Secale cereale</i> . . .	total	10	31	36 "	55 "	58 "	61 "	61 "	61 "
" " . . .	dekapitiert	10	42	33 "	55 "	67 "	71 "	71 "	71 "
<i>Avena sativa</i> . . .	total	1	41	15 "	37 "	44 "	44 "	44 "	44 "
" " . . .	dekapitiert	1	30	40 "	50 "	50 "	50 "	53 "	53 "
" " . . .	total	10	60	50 "	80 "	82 "	82 "	82 "	82 "
" " . . .	dekapitiert	10	68	62 "	87 "	91 "	91 "	91 "	91 "
<i>Hordeum vulgare</i> . . .	total	1	40	3 "	18 "	30 "	38 "	40 "	45 "
" " . . .	dekapitiert	1	41	15 "	29 "	38 "	43 "	45 "	45 "
" " . . .	total	20	42	36 "	60 "	69 "	76 "	76 "	76 "
" " . . .	dekapitiert	20	35	20 "	43 "	57 "	66 "	71 "	74 "

Die Tabelle enthält aber bloß die Vertreter des *Avena*-Typus; die des *Panicum*-Typus erheischen eine besondere Behandlung. Entfernt man bei *Panicum* oder *Sorghum* eine entsprechende Spitzenzone, so fällt dieser Operation meistens die ganze Koleoptile zum Opfer. Da nun, wie früher gezeigt wurde, dieses Organ gegen Kontaktreizung fast unempfindlich ist, so könnte man meinen, daß die Reaktionen durch das Abschneiden der Koleoptile nicht schädlich beeinflußt würden. Dies ist aber nicht zutreffend, wenigstens bei *Panicum* und *Zea*. Hier macht sich eine starke Dämpfung bemerkbar, die indessen auch bei *Sorghum* durch Verlängerung der Reaktionszeit angedeutet ist. Offenbar ist der Eingriff so gewaltsam, daß er die Reaktionsfähigkeit herabsetzt. Entfernt man dagegen bei *Panicum* und *Sorghum* bloß die halbe Koleoptile, dann spielen sich die Krümmungsprozesse in ganz normaler Weise ab; auch die Größe des Ausschlags ist keineswegs beeinflußt.

Etwas abweichend verhält sich *Zea* insofern, als hier auch dann ein Minus von Reaktionen eintritt, wenn bloß die Hälfte der Koleoptile abgeschnitten wird (s. Tab. XXXIII).

Es wäre hier nun näher zu diskutieren, worauf das Verhalten der Keimlinge bei Dekapitierung beruht. Die Hemmung der Reaktionen, die bei den Dikotylen zu verzeichnen ist, könnte zweierlei Ursachen haben. Entweder wird durch die Entfernung der Spitze die Reaktions- oder die Perzeptionsfähigkeit vermindert. Es tritt ja, wie schon für viele Fälle nachgewiesen wurde, als Folge der

Dekapitation eine deutliche Wachstumshemmung ein, und dadurch wird das Krümmungsvermögen in hohem Maße herabgesetzt.

Tabelle XXXIII (Streichzahl bei *Zea* 1, sonst 20).

Versuchspflanze	Art der Reizung	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				
			20'	40'	60'	80'	100'
<i>Zea Mays</i>	nicht dekapitiert	18	6 0/0	6 0/0	17 0/0	28 0/0	28 0/0
" "	Koleopt. halb dekap.	30	7 "	10 "	10 "	13 "	13 "
" "	" ganz "	30	3 "	7 "	7 "	7 "	7 "
<i>Panicum miliaceum</i> .	nicht dekapitiert	21	81 "	95 "	100 "	100 "	100 "
" "	Koleopt. halb dekap.	17	94 "	94 "	94 "	94 "	94 "
" "	" ganz "	13	15 "	23 "	31 "	31 "	31 "
<i>Sorghum vulgare</i> .	nicht dekapitiert	26	96 "	100 "	100 "	100 "	100 "
" "	Koleopt. halb dekap.	13	100 "	100 "	100 "	100 "	100 "
" "	" ganz "	20	60 "	95 "	100 "	100 "	100 "

Nun hat aber Rothert bei *Avena*-Keimlingen gefunden, daß die Reaktionen, wenn die Belichtung vor der Dekapitation erfolgt, sich nachher trotz verminderten Wachstums ungestört abspielen, und er schließt daraus, daß das Abschneiden der Spitze direkt auf die phototropische Empfindlichkeit wirkt. Ich habe einen solchen Kontrollversuch nur für *Agrostemma* durchgeführt, aber das Resultat war durchaus eindeutig. Wie Tab. XXXIV zeigt, ist das Krümmungsbild genau dasselbe, wenn die Reizung vor oder nach der Dekapitation erfolgt. Um vergleichbare Werte zu erhalten, wurde in der Serie, die erst nachträglich dekapitiert wurde, das Spitzentstück, das ich nachher — nach Ablauf einer Minute — entfernte, von der Reizung ausgeschlossen. Die Zahl der Reaktionen ist in beiden Versuchen dieselbe, und auch in bezug auf die Ausschläge war kein merkbarer Unterschied vorhanden. Danach scheint mir die Deutung die richtigere zu sein, daß von der Dekapitation weniger die Sensibilität als das Reaktionsvermögen getroffen wird.

Tabelle XXXIV. *Agrostemma Githago*.

Art der Reizung	Streichzahl	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach:						Reagiert in 0/0
			20'	40'	60'	80'	100'	120'	
Gereizt, dann dekap.	5	45	9	24	28	30	33	34	76 0/0
Dekap., dann gereizt	5	58	13	23	32	37	44	45	78 "

Damit steht ja auch im Einklang, daß durch den Schnitt ein Teil der maximalen Wachstumszone, die bei lokaler Reizung die besten Reaktionserfolge gibt, mit entfernt wird. Diese Vermutung wird durch das Verhalten der Gramineen bestätigt. Wie wir gesehen haben, ist beim *Avena*-Typus, wenn wir von der Koleoptilenspitze absehen, die Empfindlichkeit ziemlich gleichmäßig über die ganze Koleoptile verteilt. Würde nun die Sensibilität durch das Dekapitieren beeinflußt, dann sollten wir zum mindesten einen starken Rückgang in der Zahl der Reaktionen erwarten. Tatsächlich ist aber häufig das Gegenteil der Fall. Trotz des gewaltsamen Eingriffs, der zweifellos die Wachstumsgeschwindigkeit herabdrückt, finden ebenso zahlreiche und zumeist auch ebenso ausgiebige Krümmungen statt, wie wenn die Keimlinge intakt geblieben wären. Berücksichtigt man dabei noch die durch den Eingriff bedingte Wachstumshemmung, so ist dieser Erfolg noch bemerkenswerter und meiner Meinung nach bloß dadurch zu erklären, daß durch die Beseitigung der Spitze die geotropische Gegenreaktion in hohem Maße vermindert wird. Dieselben Gesichtspunkte lassen sich auch für den *Panicum*-Typus geltend machen.

Es ist leicht einzusehen, daß sich diese Erfahrungen durch weitere Versuchsanstellungen vertiefen lassen. Man kann Versuche am Klinostaten anstellen, man kann die Keimlinge an der Basis abschneiden und das Spitzenstück haptotropisch reizen und man kann schließlich Verwundungen beibringen, ohne dabei die Spitze zu entfernen. Ich will aber auf diese Möglichkeiten bloß hindeuten.

Wir wenden uns nun der zweiten Versuchsreihe zu, bei der ein kleines Spitzenstück unterhalb der Kotyledonen (ca. 5 mm) lokal 50mal gestrichen und dann der Keimling nach Ablauf einer Minute derart dekapiert wurde, daß zwischen der Perzeptionszone noch ein Zwischenstück von 1—2 cm lag. Die Höhe der Keimlinge betrug in den Versuchen mit *Agrostemma*, *Cannabis*, *Sinapis* und *Vaccaria* 4—6 cm, bei *Helianthus* ca. 8 cm. Die Ergebnisse sind in Tab. XXXV dargestellt. Wie man sieht, vermag bei *Agrostemma*, *Cannabis* und *Vaccaria* die Entfernung einer 1 cm langen Zwischenzone den Eintritt von Reaktionen nicht ganz zu hemmen. Zwar krümmt sich nur ein gewisser Prozentsatz, doch ist dabei zu bedenken, daß auch dann, wenn bei derselben lokalisierten Reizungsweise die Spitze nicht entfernt wird, bloß bei einem Teil der Keimlinge die Reaktion in die basaleren Regionen fortzuschreiten pflegt (s. Kap. IV). Jedenfalls zeigen die Versuche, daß die Zeit von

einer Minute genügt, um den Reiz bei einem Teil der Individuen über die abgeschnittene Strecke hinwegzuleiten. Die Reaktion erscheint dann allerdings mit ziemlicher Verspätung; dafür ist wahrscheinlich die durch die Dekapitation bewirkte Wachstumshemmung verantwortlich zu machen. Legt man bei den genannten drei Arten den Schnitt tiefer, dann erscheinen nur noch vereinzelte schwache Krümmungen. *Sinapis* gibt auch bei kürzerem Zwischenstück nur schlechte Resultate, und das gilt in erhöhtem Maße von *Helianthus*.

Tabelle XXXV.

Versuchspflanze	Länge des Zwischenstücks	Zahl der Individ.	Es haben reagiert nach:							Krümmungen in %
			20'	40'	60'	80'	100'	120'	180'	
<i>Agrostemma Githago</i>	0,5—1 cm	34	0	2	4	7	9	11	11	32
" "	1,5—2 "	42	2	2	3	5	5	5	5	12
<i>Vaccaria parviflora</i> .	1,5—2 "	17	1	1	2	3	3	3	3	18
" "	0,5—1 "	27	0	4	4	5	5	7	7	26
<i>Cannabis sativa</i> . .	0,5—1 "	23	2	4	6	6	6	6	6	26
" " . .	1,5 "	12	0	1	1	1	1	1	1	8
<i>Sinapis alba</i> . . .	0,5—1 "	59	0	3	5	6	6	6	7	12
" " . . .	1,5—2 "	22	1	1	1	1	1	1	1	5
<i>Helianthus annuus</i> .	1,5 "	47	0	1	1	2	2	2	2	4

Dies verdient deshalb Beachtung, weil *Helianthus* eines der besten Objekte für Reizleitungsvorgänge war, und weil bei direkter Reizung des Stumpfes noch 50 % einer Serie reagierten. Vielleicht wirkt hier der Wundchock direkt auf das Leistungsvermögen ein.

Die von positivem Erfolg begleiteten Experimente zeigen ferner, daß für den Eintritt der Krümmung das Vorhandensein der Perzeptionszone nicht erforderlich ist.

Kap. IX. Versuche mit älterem Keimlingsmaterial.

Bei manchen Pflanzenarten, besonders Papilionaceen, gelingt es, im Dunkeln Keimlinge zu züchten, die zwei bis mehrere Internodien lang werden, ohne besondere Zeichen der Entkräftung zu zeigen. Auch mit solchem Material wurden Versuche angestellt, um zu ermitteln, ob die Kontaktreizbarkeit in den folgenden Internodien erhalten bleibt und ob eine Reizleitung auch über die Internodiengrenzen stattfindet.

Was die erste Frage anbelangt, so erhielt ich positive Ergebnisse mit *Pisum sativum*, *Phaseolus vulgaris*, *Ph. multiflorus* und

Vicia Faba. Nur die Versuche mit der letzten Pflanze seien hier im einzelnen angeführt. Die Reizung wurde an ein und demselben Satz von Keimlingen in verschiedenen aufeinander folgenden Altersphasen vollzogen. Im Verlaufe des Experiments, das über eine Woche in Anspruch nahm, schieden einzelne Individuen infolge schlechten Wachstums aus; daher der Rückgang in der Zahl der Versuchspflanzen. Nach der Erreichung des vierten Internodiums hielt das Wachstum der meisten Individuen an, nur manche kamen über das 5. Internodium andeutungsweise hinaus, waren aber schwächlich und fingen an zu welken, so daß sie für die Reizung nicht mehr in Betracht kamen. Ein Blick auf die Tab. XXXVI zeigt, daß die Zahl der Reaktionen vom ersten bis zum vierten Internodium kaum zurückgeht, während die Reaktionszeit zunehmend verlängert wird. Erst mit der Erreichung des 5. Internodiums tritt ein stärkerer Abfall ein, der jedoch offenbar damit im Zusammenhang steht, daß jetzt die Keimlinge allmählich anfangen abzusterben. Das Trägerwerden der Reaktionen von Serie I—V ist jedenfalls durch die stetige Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit bedingt.

Tabelle XXXVI. *Vicia Faba* (Streichzahl 100).

Nr. des Internodiums	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				
		1 h	2 h	3 h	4 h	8 h
I	44	77 %	95 %	95 %	—	—
II	43	72 „	81 „	81 „	—	—
III	43	42 „	67 „	72 „	74 %	—
IV	39	28 „	62 „	69 „	74 „	82 %
V	10	20 „	40 „	40 „	—	50 „

Entsprechende Resultate erhielt ich mit *Pisum sativum* und *Phaseolus multiflorus* (s. Anhang Tab. LXXXI). Bei *Phaseolus multiflorus* ist das 3. Internodium — hier, wie immer, vom Boden an gerechnet — fast ebenso reaktionsfähig, wie das erste (das Epikotyl). Bei *Pisum sativum* gaben sogar noch die 6. Internodien schöne Krümmungen. Als kontaktreizbar erwiesen sich ferner, wenn auch in schwächerem Maße, die 2. Internodien (Epikotyle) von *Phaseolus vulgaris*, *Mirabilis Julapa* und *Helianthus annuus*, während die Versuche mit *Lupinus albus* negativ ausfielen.

Schon bei den soeben geschilderten Experimenten beobachtete ich gelegentlich, daß die Krümmung mitunter über die Perzeptions-

zone hinausgreift. Eingehender untersucht wurden diese Verhältnisse bei *Vicia Faba* und *Phaseolus multiflorus*. Die Ergebnisse mit *Phaseolus* sind in Tab. XXXVII zusammengestellt. Die Keimpflanzen besaßen 2—3 Internodien. Bei der einen Versuchsserie wurde das oberste Internodium gereizt, um basipetale Leitung festzustellen, bei der anderen erstreckte sich die Reizung auf das zweitoberste Internodium, und es sollte ermittelt werden, ob die Fortpflanzung des Reizes auch in akropetaler Richtung erfolgt. In der Tabelle bedeutet:

- arabische Ziffer: gereiztes Internodium gekrümmt,
- römische Ziffer: die beiden oberen Internodien gekrümmt,
- arabische Ziffer mit Strich: nicht das gereizte, sondern das darüberstehende Internodium gekrümmt (der reziproke Fall wurde nicht beobachtet).

Tabelle XXXVII. *Phaseolus multiflorus* (Streichzahl 100).

Gereizte Zone	Zahl der Individ.	Es haben reagiert nach:						
		20'	40'	60'	80'	100'	120'	180'
Oberstes Internodium	46	I, 7	II, 18	V, 21	V, 33	V, 34	V, 34	V, 35
Nächstes " "	37	2, 1'	3, 3'	3, 7'	I, 2, 7'	I, 2, 9'	I, 2, 9'	I, 2, 9'

Aus der Zusammenstellung geht hervor, daß die Reaktion gewöhnlich auf die gereizte Zone beschränkt bleibt, wenn das oberste Internodium gestrichen wird. Nur bei $\frac{1}{3}$ der reagierenden Individuen pflanzt sich die Krümmung in tiefer liegende Regionen fort. Anders liegen die Verhältnisse bei lokaler Reizung des zweitobersten Internodiums. Zunächst einmal ist der Prozentsatz der Krümmungen wesentlich geringer; ferner nimmt in der Mehrzahl der Fälle die Perzeptionszone gar nicht an der Reaktion teil, der Reiz wird vielmehr nach oben geleitet und veranlaßt eine Krümmung in der Spitzenzone, die meistens an der Basis des obersten Internodiums ausklingt. Wir haben hier also ähnliche Verhältnisse wie bei *Agrostemma*. Der Ausfall der Serie II scheint es mir wahrscheinlich zu machen, daß die geringe Anzahl der Reaktionen nicht auf mangelnder Perzeptionsfähigkeit beruht, sondern daß infolge des mehr oder minder erloschenen Wachstums das Reaktionsvermögen verloren gegangen ist. Nur bei den Individuen, die imstande sind, den Reiz fortzupflanzen — und das ist nach allem Bisherigen immer

nur der kleine Teil einer Serie —, nur bei denen erfolgt eine Reaktion an einer entfernt liegenden Stelle, nämlich dort, wo noch normales Wachstum herrscht. Bei den anderen — so dürfen wir vermuten — werden die Zellen zwar durch den Kontaktreiz in den Zustand der Erregung versetzt, aber diese Erregung klingt aus, ohne von einem äußeren Erfolg begleitet gewesen zu sein.

Gegenüber *Phaseolus multiflorus* zeigt *Vicia Faba* (s. Anhang Tab. LXXXII) einige kleine Unterschiede. Reizfortpflanzung ist viel seltener, dagegen bewahrt das zweitoberste Internodium viel länger seine Reaktionsfähigkeit und gibt daher in über 50 % der Fälle bei lokalisierter Reizung deutliche Krümmungen. Wie sehr der Krümmungsverlauf von den Wachstumsverhältnissen abhängig ist, das erkennt man bei *Vicia Faba* sehr schön, wenn infolge eines Leitungsvorgangs zwei Internodien gleichzeitig an der Reaktion teilnehmen. Die Krümmung ist dann nicht einheitlich, sondern an der Internodiengrenze ist ein kleines, gerades Stück eingeschaltet.

Negativ fielen die Versuche über Reizleitungsvorgänge bei *Mirabilis Jalapa*, *Helianthus annuus* und *Phaseolus vulgaris* aus.

Kap. X. Kontaktempfindlichkeit von Blattorganen.

Die bisherigen Untersuchungen beschränkten sich — wenn man von den Experimenten mit der Gräserkoleoptile absieht — ausschließlich auf Keimstengel. Hier sollen nun ganz kurz einige Versuche über Blattorgane angeschlossen werden. Wir beginnen mit dem Blattstiel. Die Kotletonen der bisher behandelten Keimlinge stellen kein günstiges Material dar, da sie fast durchweg sitzend sind. Eine Ausnahme macht *Mirabilis Jalapa*, die ziemlich langgestielte Keimblätter entwickelt. 20 Blattstiele von dieser Pflanze wurden 50mal gerieben, es erfolgte aber nur eine nicht sehr ausgeprägte Krümmung. Bessere Resultate erhielt ich mit den Blattstielen der ersten Laubblätter. Die entsprechenden Experimente sind in Tab. XXXVIII zusammengestellt. *Pisum sativum* erwies sich als nahezu unempfindlich. Auch bei 100maligem Streichen konnten keine sicheren Reaktionen erzielt werden. Aber auch bei *Phaseolus multiflorus* und *Lupinus albus* reagieren nach 50maligem Streichen bloß die Hälfte der Individuen. Erst mit der Streichzahl 100 wird bei fast allen Keimlingen die Schwelle erreicht. Auffallend ist, besonders bei *Phaseolus*, wie spät die Krümmungen erfolgen, und wie flach und breit die Reaktionskurve verläuft. Das

gilt aber auch für *Lupinus*, wenn man, wie wir dies bisher getan haben, ein Ablesungsintervall von 20 Minuten wählt. In dem ersten Intervall liegen dann fast gar keine Reaktionen. Dies hängt offenbar damit zusammen, daß der Blattstiel beim Etiolieren nicht in derselben Weise von der Wachstumsbeschleunigung betroffen wird, wie der Keimstengel. Das ist besonders bei *Pisum* der Fall, wo die Blätter deutliche Zeichen der Verkümmernng zeigen.

Tabelle XXXVIII.

Versuchspflanzen	Streich- zahl	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach:					Zahl der Reaktionen
			1 h	2 h	3 h	4 h	5 h	
<i>Pisum sativum</i> . .	50	27	0	0	0	0	—	0 %
" " . .	100	9	(2)	(3)	(3)	—	—	(33 %)
<i>Phaseolus multiflorus</i>	50	35	4	9	15	18	—	51 %
" " . .	100	14	2	6	10	12	13	93 %
<i>Lupinus albus</i> . .	50	25	10	14	14	—	—	56 %
" " . .	100	16	12	14	14	—	—	88 %

Die Blattstiele sind im Gegensatz zu den Keimstengeln dorsiventrale Organe, und es wäre deshalb noch näher zu untersuchen, ob das Reaktionsbild gleich ist, wenn man die Flanken oder die Rücken- und Bauchseite reizt. Den Versuchen der Tabelle liegt stets Flankenreizung zugrunde.

Ausführlichere Beobachtungen über den Haptotropismus der Blattstiele bringt der zweite Teil.

Versuche über das Verhalten der Blattlamina gegen mechanische Reize hat schon Darwin (10) angestellt. Er fand, daß die Kotyledonen von *Cassia tora* sich rasch aufwärts bewegen, wenn man sie streicht, schlägt oder einem stärkeren Luftstrom aussetzt. Entsprechend verhielten sich *Smithia sensitiva*, *Mimosa pudica*, *Oxalis sensitiva* und *Neptunia oleracea*. Wie man sieht, handelt es sich hier um seismonastische Objekte, und tatsächlich waren die Reaktionen auch nicht haptotropischer Natur, sondern sie gehören ihrem gesamten Charakter nach in das Gebiet der Erschütterungsreizbarkeit. Es wäre aber von Wert, zu ermitteln, ob daneben nicht auch bei Kotyledonen und ebenso bei der Lamina der Folgeblätter richtige Kontaktreizbarkeit vorkommt. Dies ist ja deshalb auch theoretisch von Interesse, als verschiedene Ranken von Blattspreiten abgeleitet werden können und als auch mitunter die Lamina,

ohne morphologisch umgestaltet zu sein, als Greiforgan funktioniert (*Fumaria*). Untersucht wurden nach dieser Richtung die Kotyledonen von *Lupinus albus*, ferner die Laubblätter von *Zea Mays* und *Allium Cepa*.

Die Experimente mit *Lupinus* fielen negativ aus. Gerieben wurde z. T. die Oberseite, z. T. die Unterseite beider einander gegenüberstehender Kotyledonen, aber niemals trat eine Aufrichtung oder eine Senkung auf. Auch die Versuche mit jungen Blättern von *Zea Mays* verliefen ergebnislos, sowohl wenn die Bauch- als auch wenn die Rückenseite der Lamina häufig gestrichen wurde. Besseren Erfolg hatte ich mit *Allium Cepa*. Die Versuchspflanzen — die übrigens nicht aus Samen, sondern aus Zwiebeln gezogen wurden — gaben deutliche Reaktionen, sofern die Flanke der Lamina 50mal mit einem Korkstäbchen gerieben wurde. Aber wie bei der Reizung der Blattstiele stellten sich auch hier die Krümmungen erst spät — nach 1–2 Stunden — und nur bei dem kleineren Teil einer Serie ein. Sehr hoch scheint danach die Sensibilität nicht zu sein, zumal die Blätter im Dunkelzimmer sehr rasch wachsen und damit — wie auch die phototropischen Versuche von Rothert zeigen — die Bedingungen für ein gutes Reaktionsvermögen gegeben sind.

Kap. XI. Kontaktreizung von Keimwurzeln.

Die Kontaktreizbarkeit der Keimwurzeln bildet eines der ältesten, aber auch eines der unangenehmsten Kapitel des Haptotropismus. Die Beweise, die Darwin für einen negativen Haptotropismus anführt und die in der botanischen Literatur lange Zeit eine so große Rolle spielten, sind auf alle Fälle unzulänglich. Dies ist aus der Flut von Kontroversen für und wieder, die an die Darwinschen Experimente anknüpften (Detlefsen, Bürgerstein, Kirchner usw.), als gesichertes Resultat hervorgegangen. Die negativen Krümmungen, die der englische Forscher erhielt, waren zweifellos traumatischer Natur (8, 10, 12, 53, 58).

Nun hat aber in neuerer Zeit Newcombe (38) in einer sehr eingehenden Arbeit den Beweis für positive Kontaktkrümmungen bei einer Reihe von Keimwurzeln erbracht und damit die alte Sachs'sche Anschauung (47) bestätigt. Allerdings erforderte es sehr mühsame Versuchsanstellungen, und es mußten eine ganze Reihe von Fehlerquellen ausgeschaltet werden. Die Reizung, die

Newcombe anwendete, bestand darin, daß der Wurzel ein oder mehrere Reiterchen angelegt wurden, die aus verschiedenen, nicht-schädigenden Stoffen bestanden. Auf diese Weise wurden bei einer Reihe von Objekten schon dann Krümmungen erzielt, wenn sie sich in normaler vertikaler Lage befanden, wenn also die Schwerkraft den Krümmungen entgegenarbeitete. Viel besser fielen die Reaktionen am Klinostaten aus, und diese Versuche sind es auch, denen Beweiskraft zuerkannt werden muß. Das gilt zum mindesten von den Serien mit *Zea Mays*, *Tropaeolum majus*, *Fugopyrum esculentum*, *Helianthus annuus*, *Pisum sativum*, *Lupinus albus*, *Brassica oleracea* und *Raphanus sativus*.

Das Wesentliche bei den Newcombeschen Experimenten besteht darin, daß durch Anlegen eines festen Gegenstandes dauernder Kontakt hergestellt wurde. Ein richtiger Kitzelreiz wurde nicht ausgeübt, es sei denn, daß die leichten Erschütterungen des Klinostaten nach dieser Richtung wirkten. Nun haben aber unsere Versuche mit *Agrostemma*-Keimstengeln gezeigt, daß selbst bei hochempfindlichen Objekten ein solcher zwar kontinuierlich wirkender, aber sehr leichter Kitzelreiz keine stärkeren Krümmungen auszulösen vermag. Es lag daher nahe, zu untersuchen, ob die Wurzeln bessere Reaktionen ergeben, wenn sie nach Art der Keimlinge durch wiederholtes Streichen gereizt werden.

Die Reizung fand z. T. unter Wasser statt, z. T. wurden die Keimlinge nach dem Streichen in die feuchte Kammer — ein Glas, das unten mit Wasser gefüllt und dessen Wände mit Filtrierpapier überzogen waren — verbracht. In diesem letzteren Fall wurde die Wurzel — um Austrocknen zu verhindern — vor der Reizung genügend angefeuchtet. Als Reizmittel dienten Korkstäbchen, Glasstäbchen und Pinsel. Die Versuche erstreckten sich auf Keimwurzeln von *Brassica Napus*, *Helianthus annuus*, *Lupinus albus*, *Phaseolus multiflorus*, *Pisum sativum* und *Vicia Faba*. Da alle Experimente negativ ausgefallen sind, so verlohnt es sich nicht, sie hier im einzelnen anzuführen. Es erschienen zwar fast stets vereinzelte positive Reaktionen, denen aber meistens negative Krümmungen das Gleichgewicht hielten. Es könnten ja die haptotropischen Reizerfolge durch den starken positiven Geotropismus verhindert werden, und deshalb müßten auch hier Versuche am Klinostaten in Gang gesetzt werden. Ein Dekapitieren der Wurzelspitze, das ja nach derselben Richtung wirkt, führte bei *Vicia Faba*, *Phaseolus multiflorus* und *Lupinus albus* zu keiner Änderung der Ergebnisse.

Zum Vergleich wurden noch einige andere Objekte herangezogen: die Wurzeln von auskeimenden Zwiebeln von *Allium Cepa* und *Gladiolus sp.*, ferner Luftwurzeln von *Salix alba*, die im dampfgesättigten Raum gezüchtet wurden. Aber auch hier wurden keine Krümmungen erzielt.

Durch Zufall wurde ich auf eine weitere Versuchsanordnung gebracht. Wenn man Keimlinge in feuchten Sägespänen kultiviert, dann treten häufig über dem Boden parallel zur Oberfläche verlaufende Seitenwurzeln auf, die ein sehr gesundes und normales Aussehen besitzen. Stülpt man über den Topf eine umgekehrte, mit Filtrierpapier ausgelegte Kristallisierschale, dann können sie längere Zeit in diesem Zustand gehalten werden. Ein Vorversuch mit solchen Objekten führte zu günstigen Resultaten, und deshalb verfolgte ich diese Verhältnisse weiter. Samen von *Phaseolus multiflorus* wurden absichtlich bloß so tief eingesetzt, daß sie mit der Hälfte über die Sägespäne emporschauten. Die schützende Kristallisierschale wurde nur während der Reizung abgenommen, und zu aller Vorsicht wurden die Nebenwurzeln vor dem Streichen mit der Brause befeuchtet. Ich gebe im folgenden ganz kurz die Resultate wieder.

Zunächst wurden 13 Wurzeln mit Kork 50mal gestrichen. Es erschienen 4 positive und 6 negative Krümmungen; aber auch die positiven Reaktionen schlugen nach einiger Zeit in die entgegengesetzte Richtung um. Ich kam auf die Vermutung, die negativen Krümmungen könnten traumatotropischer Natur sein und setzte die Streichzahl herab. Der Erfolg entsprach den Erwartungen. Von 31 Keimlingen, die 10–20mal gerieben wurden, gaben 13 positive Krümmungen; negative Reaktionen blieben aus.

Da die Wurzeln bei häufigem Streichen mit Kork offenbar geschädigt werden, so empfahl es sich überhaupt, mit einem anderen Reizmittel zu arbeiten. Ich stellte daher eine Vergleichsserie an, bei der ein feiner Marderpinsel verwendet wurde. Gerieben wurde 50mal. Von 18 Individuen reagierten 8, also beinahe die Hälfte. Reizung mit Gelatine war bei 7 Wurzeln von keinem Erfolg begleitet.

In den Seitenwurzeln von *Phaseolus multiflorus* haben wir also Organe kennen gelernt, die zweifellos auf Kontakt reagieren. Diese Tatsache spricht dafür, daß auch bei den Keimwurzeln ein gewisses Maß von haptotropischer Sensibilität vorhanden ist, und daß es vielleicht zum Teil an den Versuchsbedingungen liegt, wenn diese

nicht zum Ausdruck kommt. Es ist ja bekannt, wie vorsichtig man mit Wurzeln bei physiologischen Versuchen arbeiten muß, und wie leicht der Erfolg durch äußere Faktoren gehemmt werden kann. Immerhin aber ist soviel sicher, daß sie sich hinsichtlich ihrer Kontaktempfindlichkeit nicht mit den Keimsporen vergleichen lassen.

Kap. XII. Allgemeine Betrachtungen zum ersten Teil.

Nachdem in den vorstehenden Kapiteln der Reizvorgang nach den verschiedensten Richtungen analysiert worden ist, dürfte es sich empfehlen, hier zusammenfassend einige allgemeinere Gesichtspunkte hervorzuheben, strittige Probleme zu erörtern und auf verschiedene noch erklärungsbedürftige Fragen hinzuweisen.

1. Allgemeiner Krümmungsverlauf.

Hinsichtlich des allgemeinen Krümmungsverlaufs zeigen die haptotropischen Reaktionen der Keimlinge anderen Tropismen gegenüber keine besonderen Abweichungen. Bemerkenswert ist nur die kurze Reaktionszeit, doch stimmen ja in dieser Hinsicht die Ranken mit den Keimlingen überein. Der Krümmungsvorgang steht im engsten Zusammenhang mit der Wachstumsverteilung. Wird der Keimling total gereizt, dann setzt die erste Krümmung stets in der maximalen Wachstumszone ein, und greift von da aus auf die übrigen wachsenden Partien über, die sich in dem Maße an der Reaktion beteiligen, als sie noch streckungsfähig sind. Während die Krümmung anfänglich positiv, d. h. der Reizrichtung zugewendet ist, führt die Gegenreaktion häufig zu negativen Überkrümmungen, deren Wesen, wie am Schluß des Kap. I auseinandergesetzt wurde, noch nicht geklärt ist.

2. Das Webersche Gesetz.

Schon die Versuche, in denen Vergleichsserien mit verschiedener Streichzahl (1, 5, 10, 20, 50 und 100) gereizt wurden, gaben einen Hinweis auf die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes (Kap. II). Es zeigte sich, daß ein weiterer Reizzuwachs um so weniger Wirksamkeit besitzt, je höher die Streichzahl ist. Die Experimente litten aber — abgesehen von der ungenauen Dosierung — an dem Übelstande, daß sich die Individuen einer einzelnen Serie selbst

verschieden verhalten, und daß daher die mittleren Ausschläge miteinander verglichen werden mußten. Schönere und klarere Resultate gab die Methode der alternierenden Reizung, in denen die Unterschiedsempfindlichkeit als Maßstab benutzt wurde. Wird ein Keimling auf beiden Flanken gleich oft gestrichen, so bleibt eine Reaktion aus. Ändert man nun das Verhältnis der Streichzahlen stufenweise, dann tritt von einem gewissen Punkte an eine Reaktion ein, die im Sinne der stärkeren Streichzahl gerichtet ist. Natürlich war es, wie bei den vorhergehenden Versuchen, auch hier notwendig, die individuellen Schwankungen auszuschalten und mit größeren Serien zu arbeiten. Als Maß für die Unterschiedsempfindlichkeit wurde die Menge der Individuen gewählt, die eine Reaktion ergaben. Wesentlich ist nun und beweisend für die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes, daß diese Menge (in Prozent) gleich ist, wenn der relative Unterschied der Streichzahlen konstant gehalten wird, oder daß — was auf dasselbe hinausläuft — die Empfindlichkeit für absolut gleiche Unterschiede um so geringer wird, je höher die Streichzahlen ansteigen. Wir haben hier also ganz ähnliche Verhältnisse wie beim menschlichen Tastsinn. Auch hier ist der relative Reizzuwachs für den Erfolg entscheidend; das Übergewicht z. B., das gerade eine deutliche Unterschiedsempfindung auslösen soll, muß zu dem bereits vorhandenen in einem konstanten Verhältnis stehen (1:30 bei sehr empfindlichen Personen, sonst etwa 1:3). Bei unserem pflanzlichen Versuchsobjekt erfolgten noch bei einem Reizzuwachs von 1:10 bei einem Teile der Individuen deutliche Reaktionen.

Schon auf dem Gebiet der menschlichen Physiologie hat sich gezeigt, daß das Webersche Gesetz bei intensiver Reizung nicht mehr zutrifft, weil dann Abstumpfung eintritt und die Empfindlichkeit herabgesetzt wird. Dieselbe Erscheinung wurde auch beim pflanzlichen Phototropismus beobachtet, und sie tritt auch, wie unsere Versuche ergeben haben, beim Haptotropismus zutage.

3. Die Verteilung der Empfindlichkeit und die Reizleitungsvorgänge.

Die Versuche mit lokalisierter Reizung führten zu der Erkenntnis, daß alle Zonen des Keimstengels — und dasselbe gilt auch von der Koleoptile der Gräser —, soweit sie noch wachstumsfähig sind, den Reiz zu perzipieren vermögen. Aber selbst bei

ausgewachsenen Partien konnte, sofern ihnen Reizleitungsvermögen zukam, Sensibilität nachgewiesen werden. Die Tatsache berechtigt uns zu dem Schluß, daß aus dem Nichteintreten von Krümmungen nie auf mangelnde Perzeptionsfähigkeit geschlossen werden kann. Wir stoßen hier auf dieselben Schwierigkeiten wie bei der Aufgabe, für die Höhe der Empfindlichkeit in verschiedenen Stengelzonen ein Maß zu finden. Denn als wesentliche Handhabe für die Beurteilung dient uns der Ausfall der Reaktion, der Reizerfolg, und dieser ist nicht nur vom Perzeptions-, sondern auch vom Reaktionsvermögen abhängig. Dieses letztere ist aber im wesentlichen eine Funktion der Wachstumsgeschwindigkeit. Bloß dann, wenn die lokale Reizung einer langsam wachsenden Zone wirksamer ist, als die der Region des maximalen Zuwachses, oder wenn bei totaler Reizung die erste Krümmung an einer weniger reaktionsfähigen Zone zutage tritt, bloß dann können wir mit Sicherheit auf erhöhte Sensibilität schließen. Solchermaßen aber verhalten sich die Gramineen bei geotropischer oder heliotropischer Reizung. In unseren Experimenten dagegen sind derartige Erscheinungen kaum zutage getreten, es sei denn beim *Avena*-Typus, wo die Zahl der Reaktionen mit dem Fortschreiten nach der Koleoptilenbasis mitunter zunahm. Sonst ergab sich stets die Beziehung, daß lokale Reizung einen um so größeren Erfolg hatte, je enger sie an die maximale Wachstumszone gekettet war. Deswegen ist es auch nicht ganz einwandfrei und durch weitere Versuche — wenn dies möglich ist — erst näher zu erweisen, wenn wir z. B. beim *Panicum*-Typus sagten, daß die Empfindlichkeit von der Koleoptilenspitze bis zur Hypokotylspitze zu- und von da an wieder abnimmt.

Soviel läßt sich aber doch aus den Experimenten folgern, daß die Empfindlichkeit für Kontaktreize bei unseren Keimlingen weiter und gleichmäßiger über den Stengel verbreitet ist, als bei anderen Tropismen; und ich möchte die Vermutung aussprechen, daß wir hier das primitivere Verhalten vor uns haben. Denn zumeist hat dort, wo eine strenge Lokalisierung der Sensibilität nachweisbar ist, diese Erscheinung den Charakter einer Anpassung. So ist es vom Zweckmäßigkeitsstandpunkte aus durchaus zu verstehen, wenn bei *Panicum* bloß die Koleoptile für Licht empfindlich ist oder bei Wurzeln die hydrotropische Sensibilität in die Wurzelspitze verlegt wurde. Auch für die Kontaktreizbarkeit sind schon solche Fälle von Lokalisation bekannt geworden. Ich erinnere nur an die Tentakeln von *Drosera*, während bei den nur einseits aufroll-

baren Ranken bloß das Reaktionsvermögen verloren gegangen ist (18).

Weiterhin boten uns die Experimente mit lokalisierter Reizung Anlaß, die Reizleitungsvorgänge näher zu studieren. Wir fanden, daß bei vielen Keimlingen die Erregung sowohl von der Spitze nach unten als auch in umgekehrter Richtung fortgeleitet wird. Eine Bevorzugung basipetaler Fortpflanzung findet also nicht statt. Auch hierin unterscheidet sich der Haptotropismus der Keimlinge von anderen Tropismen. Rothert hat in seiner bekannten Arbeit über Phototropismus keine akropetale Leitung feststellen können. Dagegen hat neuerdings v. Guttenberg (19) aus Versuchen, bei denen Haferkeimlinge an der Spitze und der Basis gegensinnig gereizt wurden, auf eine Übertragung der Lichtreizung in akropetaler Richtung geschlossen. Das ist aber für den Phototropismus der einzige Fall, und man könnte versucht sein, auch hier wieder eine biologische Deutung heranzuziehen. Die Aufgabe des Phototropismus ist es, die Spitze des Keimlings in die günstigste Lichtlage zu bringen, und deswegen sind im allgemeinen zwar basipetale, nicht aber akropetale Leitungsvorgänge angebracht. Auch hier haben wir offenbar eine Anpassung vor uns, und das Verhalten der Keimlinge gegen Kontaktreize würde danach die primitivere Stufe darstellen.

Eine Erscheinung ist allerdings recht seltsam, daß nämlich die Reizleitungen bei unseren Objekten über beträchtlichere Strecken erfolgen als bei den Ranken. Hierfür werden wir im zweiten Teil noch auffallendere Beispiele finden. Bei manchen Ranken entsteht bei lokaler Reizung eine ziemlich auffallende Ecke (17), im günstigsten Falle schreitet die Krümmung ca. 1 cm nach beiden Seiten fort. Bei unseren Keimlingen dagegen sind Leitungen von mehreren Zentimetern keine Seltenheit, und bei manchen Freilandpflanzen kommen sogar solche von 1 dm vor. Das sind Erscheinungen, wie sie für Tropismen nur selten nachgewiesen worden sind; hierher gehören z. B. die phototropischen Leitungen bei *Brodiaea congesta* (14). Größere Strecken noch treten freilich beim Wundreiz und bei der Seismonastie auf (18).

Die Reizleitungsvorgänge ermöglichen es, daß die Reizung einer nicht mehr reaktionsfähigen Stengelzone von Erfolg begleitet sein kann. Es kommt hier also zu einer Trennung von Reaktionszone und Perzeptionszone. Diese Scheidung beruht aber in dem Falle nicht etwa auf einer funktionellen Anpassung wie bei manchen

phototropischen Keimlingen (*Panicum*), sondern sie ist lediglich eine Folge davon, daß tiefer liegende Stengelregionen infolge der Sistierung des Wachstums ihre Reaktionsfähigkeit verloren haben, ohne daß gleichzeitig die Sensibilität erloschen ist. Vielleicht wird eine eingehende Analyse anderer Tropismen ähnliche Erscheinungen zutage fördern. Ein Beispiel derart ist schon bekannt; Newcombe hat nämlich nachgewiesen, daß manche Wurzeln auch dann rheotropische Krümmungen in der Wachstumszone ausführen, wenn eine darüber befindliche schon ausgewachsene Region der Wurzel gereizt wird.

Nicht näher untersucht wurde die Reizleitungsgeschwindigkeit. Eine untere Grenze dafür bietet das allmähliche Hinausgreifen der Reaktion über die Perzeptionszone. Bei einem Keimling von *Ricinus* kann nach 40 Minuten die Krümmung 5 cm unter die geriebene Zone hinabgewandert sein. In Wirklichkeit ist natürlich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit wesentlich kürzer, da sich nach Zuleitung der Erregung noch innere Prozesse abspielen, ehe es zu einem äußeren Reizerfolg kommt. Anhaltspunkte dafür boten uns die Versuche mit dekapitierten Keimlingen. Wird ein *Agrostemma*-Keimling an der Spitze lokal gereizt und dann derartig dekapitiert, daß ein 1 cm langes Stück unterhalb der Perzeptionszone entfernt wird, so tritt bei zahlreichen Keimlingen noch eine Reaktion ein, wenn zwischen der Reizung und der Dekapitierung eine Zeit von 1 Minute verstrichen ist. Es muß also der Reiz in 1 Minute 1 cm geleitet worden sein. Aber wir haben vorläufig noch keine Gewähr dafür, wie weit dieser Wert der Wirklichkeit nahekommt; er könnte in Wahrheit noch weit tiefer liegen. Trotzdem ist er im Vergleich zu anderen Tropismen recht gering. Die Werte, die Fitting (17, 18) für Ranken gewonnen hat, lassen sich damit nicht vergleichen, da sie sich auf Querleitung beziehen.

4. Das Wesen des Kontaktreizes.

Die Versuche mit Gelatinestäbchen und Wasserstrahl haben zu prinzipiell wichtigen Feststellungen geführt. Es hat sich nämlich gezeigt, daß die Reizbedingungen, die Pfeffer (42) für die Ranken ermittelte, für die Keimlinge nicht in gleicher Weise zutreffen. Hier werden auch dann Krümmungen ausgelöst, wenn die Herstellung eines steilen Druckgefälles durch die Anwendung eines flüssigen Mediums oder feuchter Gelatine, die sich in dieser Be-

ziehung gleich verhält, vermieden wird. Damit ist aber eine weitere Schranke zwischen Erschütterungs- und Kontaktreizbarkeit gefallen. So leicht sich die extremen Typen, etwa *Mimosa* und Ranken, voneinander abgrenzen lassen, so sehr verwischt sich die Schärfe der Gegensätze, wenn man die Bindeglieder bei der Betrachtung berücksichtigt. Darüber finden sich vor allem bei Jost (25) zahlreiche Angaben zusammengestellt. Wir wollen hier in aller Kürze auf die wichtigsten Punkte eingehen, und zu dem Zweck zunächst einmal den *Mimosa*-Typus dem Rankentypus in einer Tabelle gegenüberstellen.

<i>Mimosa</i> -Typus.	Rankentypus.
1. Die Reaktion ist nastisch.	Die Reaktion ist tropistisch.
2. Die Reaktion erfolgt durch Turgoränderung.	Die Reaktion erfolgt durch Wachstum.
3. Einmaliger Stoß genügt und führt zur vollen Amplitude.	Oft mehrmalige Reizung erforderlich; bei verschiedener häufiger Streichung abgestufte Reaktionsbilder.
4. Gelatine und Wasserstrahl wirksam.	Gelatine und Wasserstrahl nicht wirksam.

Hierzu ist folgendes zu bemerken:

Ad 1. Daß die Reaktion in einem Fall nastisch, im anderen tropistisch ist, berührt die Sensibilität an sich nicht. Außerdem gibt es verschiedene Übergangsstufen. Manche erschütterungsreizbare Staubfäden reagieren tropistisch; die Drüsenhaare von *Drosera* bei direkter Reizung nastisch, bei zugeleiteter tropistisch.

Ad 2. Auch die Art, wie die Reaktion erfolgt, die Krümmungsmechanik, hat mit den sensorischen Prozessen direkt nichts zu tun. Ferner fügen sich auch nicht alle Objekte diesem Schema (z. B. *Dionaea*).

Ad 3. Schon bei *Mimosa* kann unter bestimmten Bedingungen, bei jungen Blättern und bei narkotisierten Pflanzen eine abgestufte Reaktion erfolgen derart, daß wiederholte Stöße zu einer Steigerung des Ausschlags führen. Diese Reaktionsweise ist für manche, weniger stark seimonastische Arten sogar charakteristisch. Es wäre eine dankbare Aufgabe, diese Frage von breiterer Basis aus zu untersuchen und zu ermitteln, ob es allgemein bei hochgradig erschütterungsreizbaren Objekten möglich ist, durch Veränderung der Außenbedingungen (Herabsetzung der Temperatur, Narkose usw.)

dieselben Erscheinungen zu erzielen, denen wir bei unseren Keimlingen begegnet sind.

Ad 4. Der letzte Punkt ist der wichtigste und zugleich derjenige, der den Unterschied zwischen Seismonastie und Haptotropismus am treffendsten kennzeichnet; er galt auch ohne Einschränkung, bis van der Wolk zeigte, daß *Avena*-Keimlinge auch mit Gelatinestäbchen zu Krümmungen veranlaßt werden können. Daß dies aber keineswegs eine vereinzeltete Ausnahme ist, haben unsere Experimente mit Deutlichkeit ergeben, wobei allerdings sofort hinzuzufügen ist, daß der Reaktionserfolg immer ganz beträchtlich geringer war, als wenn mit einem rauhen Gegenstand gereizt wurde. Also auch hier ein Verwischen der Gegensätze! Die Keimlinge zeigen gleichzeitig die Erscheinungen des Haptotropismus und der Kontaktreizbarkeit. Man könnte hier freilich einen Einwand machen. Man könnte die Ansicht verfechten, daß es sich um eine zufällige Koinzidenz handelte, daß die Reaktionen, die auf Streichen mit Korkstäbchen eintreten, als Folgen des Haptotropismus, die bei Reizung mit Gelatinestäbchen und Wasserstrahl erfolgenden Krümmungen als Ausfluß der Erschütterungsreizbarkeit zu betrachten seien; sie wären dann aber nicht seismonastisch, sondern seismotropistisch; das bildete aber an sich keine Schwierigkeit, weil es ja an den inneren Strukturen, an den „Systembedingungen“ liegt, ob der Reaktionserfolg sich in einer Nastie oder einem Tropismus äußert. Es dürfte in Wirklichkeit schwer fallen, hierüber Sicherheit zu erlangen. Wenn es gelänge, durch Änderung der äußeren Bedingungen (Narkose usw.) den einen Vorgang zu unterdrücken, während der andere bestehen bleibt, oder wenn es möglich wäre, unterschwellige seismische und tropistische Reize zu summieren, dann kämen wir einen Schritt weiter in dieser Frage. Vorläufig möchte ich aber an dem Standpunkte festhalten, daß es sich bei den Keimlingen um dieselbe Sensibilität handelt. So sehr es ja vom Gesichtspunkte der Klarheit aus verständlich ist, wenn man danach trachtet, Prozesse fein säuberlich zu unterscheiden und in ein Schema zu bringen, so sehr ist es vom phylogenetischen Standpunkte aus zu begrüßen, wenn man gegenseitige Beziehungen und Übergänge aufdeckt. Und so darf man denn auch nicht daran Anstoß nehmen, wenn sich die Keimlinge dem Rankentypus nicht fügen; dann stellt sich allerdings sofort die Aufgabe ein, für das verschiedene Verhalten einleuchtende Ursachen zu finden. Man könnte daran denken, daß bei den Ranken vielleicht bloß die

Epidermis empfindlich ist, während bei den Keimlingen auch die inneren Gewebeschichten sensibel sind. Es ist ja begreiflich, daß einem Wasserstrahl, der mit ziemlicher Heftigkeit anprallt, eine größere Tiefenwirkung zukommt, als dem leichten Streichen. Dagegen sprechen aber die Versuche mit Gelatinestäbchen, denn wir haben gesehen, daß bei *Agrostemma* schon einmaliges leichtes Streichen bei zahlreichen Individuen deutliche Reaktionen bedingt, und offenbar ist hier die Deformation geringer, als wenn Korkstäbchen angewendet werden. Es wäre auch möglich, daß bei den Keimlingen erst indirekt durch innere Strukturen ein Druckgefälle hergestellt wird, daß irgendwelche Vorrichtungen vorhanden sind, welche die Deformation nach einer bestimmten Richtung leiten. Diesem Zwecke dienen bei den Ranken bekanntlich die Fühlbügel. Solche Bildungen sind bei Keimlingen bisher nicht beobachtet worden und, da sie offenbar eine Anpassungserscheinung darstellen, eigentlich auch nicht zu erwarten. Doch könnten möglicherweise andere Strukturen, ohne besonders dafür geschaffen zu sein, nach derselben Richtung wirken. Merkwürdig wäre dann freilich, daß sie allgemein bei den Ranken fehlen sollten. Sie müßten hier aus biologischen Gründen verloren gegangen sein. Wir stehen hier noch vor lauter Rätseln.

Ebenso wie zwischen Haptotropismus und Seismonastie ergeben sich aus unseren Versuchen auch Beziehungen zwischen Hapto- und Rheotropismus. Darüber ist schon in Kap. VII einiges gesagt worden. Es wurde darauf hingedeutet, daß über das wirksame Agens beim Rheotropismus noch keine einheitliche Auffassung besteht. Juel läßt die Frage unentschieden; er sagt (26): „Weil also in diesem Fall (bei den Ranken) der Druck einer Flüssigkeit und derjenige eines festen Körpers gar nicht dieselbe Wirkung haben, so dürfen wir nicht ohne weiteres annehmen, daß bei der rheotropischen Krümmung die Reizursache der Druck des Wasserstromes ist. Jedoch ist daran zu erinnern, daß der Thigmotropismus der Ranken nicht auf eine allgemeine Zelleigenschaft, sondern auf eine spezifische Eigentümlichkeit dieser Organe zurückzuführen ist. Die Wachstumszone der Wurzel besitzt zwar, wie die Ranken, thigmotropische Reizbarkeit, aber es ist nicht a priori sicher, daß diese ganz denselben Gesetzen folgt, wie diejenige der Ranken.“ Newcombe gelangte dann auf Grund der in Kap. VII erwähnten Experimente zu der Überzeugung, daß der Wasserdruck als solcher beim Rheotropismus das maßgebende ist und daß Rheo- und

Haptotropismus eng zusammengehören. Bedeutungsvoll für uns ist, daß die Wurzeln auch dann rheotropische Krümmungen ergaben, wenn sie nach Art unserer Keimlinge mit einem feinen Wasserstrahl lokal gereizt wurden. Das reziproke Experiment, nämlich Keimlinge mit der gewöhnlich beim Rheotropismus angewendeten Versuchsanordnung zu Reaktionen zu veranlassen, ist bisher nur bei Keimsprossen von *Vaccaria* geglückt, vielleicht bloß deshalb, weil die angewendete Strömungsgeschwindigkeit zu gering war. Aber die Versuche mit Wasserstrahl sind bei fast allen Objekten positiv ausgefallen. Wir können danach hinsichtlich des Verhaltens drei Stufen unterscheiden:

1. Hoch empfindlich gegen Wasserstrom, wenig empfindlich gegen „Kitzelreize“: Wurzeln.
2. Wenig empfindlich gegen Wasserstrom, hoch empfindlich gegen Kitzelreize: Keimspresse.
3. Unempfindlich gegen Wasserstrom, sehr hoch empfindlich gegen Kitzelreize: Ranken.

Wir sehen also, die Empfindlichkeit für einen Wasserstrom und für Kitzelreize gehen einander nicht proportional; daraus folgt aber nicht ohne weiteres, daß die Sensibilitäten wesentlich verschieden sind, es könnte sich auch lediglich um sekundär eingetretene Modifikationen handeln, wie solche in der tierischen Physiologie, besonders beim Gesichtssinn, reichlich bekannt geworden sind. Ja man könnte sogar — ebenso wie bei der Seismonastie — die Ansicht verfechten, daß bloß der reizperzipierende Apparat verschieden konstruiert ist, und daß dadurch verschiedene Sinnesqualitäten vorgetäuscht werden. Das Gemeinsame aller drei Erscheinungsgebiete läge dann darin, daß irgendwie ein Druck auf die pflanzlichen Gewebe ausgeübt wird, der im Innern zu Zerrungen und Deformationen führt. Bei den typischen Fällen der Seismonastie ist es gleichgültig, welcher Art dieser Druck ist und von welcher Richtung er kommt. Beim Rheotropismus ist gleichmäßiger Druck, der von der einen Seite geboten wird und lange andauert, am wirksamsten. Bei den typischen Fällen von Kontaktreizbarkeit (Haptotropismus) endlich ist das Druckgefälle an benachbarten Punkten das Entscheidende. Alle drei Kategorien sind aber durch Übergangsglieder verbunden und stellen wohl bloß die Endpunkte bestimmter Entwicklungslinien dar.

II. Teil.

Experimente mit älteren Gewächshaus- und Freilandpflanzen.

Wir haben im ersten Teil die Erscheinungen der Kontaktreizbarkeit nach verschiedenen Richtungen analysiert und gehen nun dazu über, die Verbreitung dieser Sensibilität über das Pflanzenreich festzustellen.

Als Untersuchungsmaterial diente mir der Bestand des Leipziger botanischen Gartens und der Gewächshäuser. Leider war der Sommer 1915 für meine Untersuchungen nicht günstig. Infolge der großen Trockenheit blieb ein großer Teil der einjährigen Gewächse überhaupt aus, und viele Pflanzen zeigten nur ein kümmerliches Gedeihen. Ich zweifle daher nicht daran, daß unter günstigeren Bedingungen noch weit bessere Erfolge hätten erzielt werden können.

Die Reizung erfolgte, wo nichts anderes angegeben ist, derart, daß das betreffende Pflanzenorgan mit einem etwas rauhen Holzstäbchen 50mal hin- und hergerieben wurde. Daneben kamen, wie im ersten Teil, Gelatinestäbchen und Wasserstrahl zur Verwendung. Die Ablesung erfolgte während 24 Stunden, gewöhnlich nach 3 h, 6 h, 9 h, 12 h und 24 h.

Die Experimente erstreckten sich zum größten Teil auf Phanerogamen, Kryptogamen wurden nur nebenbei zur Ergänzung herangezogen. Die Phanerogamen sind im folgenden nicht in systematische, sondern in ökologische Gruppen gegliedert: nichtkletternde Pflanzen, Schlingpflanzen, Rankenpflanzen usw. Denn für uns handelt es sich besonders darum, festzustellen, ob sich die Kontaktreizbarkeit durch Anpassung an bestimmte Lebensaufgaben gewandelt hat.

Zu dem Zwecke war es natürlich erforderlich, möglichst viele Pflanzenarten zu untersuchen, d. h. in die Breite zu arbeiten. Es kann aber hier nicht unsere Aufgabe sein, das Ergebnis jedes Einzelversuches zu berichten, sondern es soll bloß ein zusammenfassender Überblick über die Resultate gegeben werden. Die Aufgaben des zweiten Teiles stützen sich, wie übrigens auch die des ersten, auf gegen 800 Einzelerien. Wo es nötig erschien, wurden Kontrollserien angestellt. Die Zahl der Objekte betrug in jedem Experimente etwa 10.

Die Artangaben stützen sich auf die Etiketten des botanischen Gartens. Bei der großen Zahl der behandelten Spezies war es mir natürlich nicht möglich, die Bestimmungen nachzukontrollieren.

Kap. XIII. Nichtkletternde Blütenpflanzen (exkl. Insektivoren).

An erster Stelle seien hier die nichtkletternden Blütenpflanzen behandelt, also die, welche nicht darauf angewiesen sind, sich in irgendwelcher Weise an der Stütze festzuhalten. Ausgeschlossen sind dabei die Insektivoren, die aus anderen Gründen Greiforgane gebildet haben.

Untersucht wurden hauptsächlich Blattstiele, Laubsproß- und Infloreszenzachsen und Blütenstiele. Die Experimente erstreckten sich auf weit über 100 Arten, die nur für eventuelle Nachprüfungen im Anhang namhaft gemacht werden. Die Versuchsobjekte wurden mit Absicht aus den verschiedensten Pflanzenfamilien herausgegriffen.

Wie bei den etiolierten Keimlingen, so ergaben sich auch hier deutliche Beziehungen zwischen der Beschaffenheit der gereizten Organe und dem Ausfall der Reaktionen. Raschwüchsige, nicht zu derb gebaute Arten lieferten die besten Ergebnisse. Natürlich gilt das nur allgemein. Neben der morphologischen Struktur kommt ja immer als wesentliches Moment die Sensibilität in Betracht, und diese beiden Faktoren sind ja keineswegs immer korrelativ miteinander verknüpft, besonders dann nicht, wenn eine Fähigkeit, wie dies hier der Fall ist, noch gar nicht ökologisch ausgewertet wird.

Am auffälligsten waren die Beziehungen zwischen der Behaarung und dem Reaktionsvermögen. Die meisten negativen Resultate gaben ganz allgemein, welches Organ auch gereizt wurde, glatte Arten. Das ist aus Tab. XXXIX zu ersehen, in der die Versuche übersichtlich zusammengestellt sind. Das Verhältnis der glatten Arten zu den behaarten ist im nichtreagierenden Anteil 51 : 66, im reagierenden 8 : 43, also eine ganz gewaltige Verschiebung. Glatte Laubsproßachsen und Blütenstiele gaben nie haptotropische Reaktionen. Wohl aber kamen solche Fälle bei den Blattstielen und Infloreszenzachsen vor, und das bemerkenswerteste Beispiel derart sind die Köpfchenstiele von *Silphium Hornemanni*. Obwohl diese nämlich ziemlich dick sind, so reagierte doch über

die Hälfte; die Krümmungen waren ziemlich stark und blieben auch dann nicht aus, wenn Gelatinestäbchen angewendet wurden.

Auf die reizverstärkende Wirkung der Haare wurde schon von der verschiedensten Seite hingewiesen (vgl. vor allem 20). Brown und Sharp fanden (6), daß bei *Dionaea* die Schließbewegung durch einen Wasserstrom bloß dann veranlaßt werden kann, wenn eines von den großen Haaren getroffen wird. Erwähnung verdient, daß für den menschlichen Tastsinn genau dieselben Gesichtspunkte gelten. So schreibt Thunberg (52): „Die Haare wirken . . . in zweifacher Weise erniedrigend auf die Schwelle. Wenn ein Gewicht auf die Hand niedergesetzt wird, bewirken die Haare eine Verminderung der Fläche, mit welcher das Gewicht die Haut berührt; wodurch der Druck des Gewichts pro Flächeneinheit also vergrößert wird. Andererseits müssen sie auch, da sie meistens schief stehen, gegenüber aufgelegten Gewichten wie Hebel wirken. Nach dem Rasieren werden die Schwellen ausnahmslos höher.“ Hierzu kommt dann noch, daß durch die Behaarung ein gleichmäßiger Druck in ein von Punkt zu Punkt wechselndes Druckgefälle umgesetzt und dadurch die „Kitzelwirkung“ verstärkt wird.

Tabelle XXXIX.

Gereiztes Organ	Zahl der untersuchten Spezies	Es haben nicht reagiert			Es haben reagiert			
		glatte Spezies	behaarte Spezies	insgesamt	glatte Spezies	behaarte Spezies	insgesamt	das-selbe in %
Blattstiel	66	19	26	45	3	18	21	32
Laubspießachse	32	7	15	22	0	10	10	31
Infloreszenzachse . . .	34	12	9	21	5	8	13	38
Blütenstiel	36	13	16	29	0	7	7	19
	168	51	66	117	8	43	51	30

Die letzte Spalte unserer Tabelle zeigt nun, daß im Mittel etwa $\frac{1}{3}$ aller Versuche von Erfolg begleitet gewesen ist; das ist ein Prozentsatz, den man im voraus wohl nicht erwartet hätte. Allerdings fand bei der Wahl der Objekte eine bestimmte Auslese statt. Verholzte Organe und solche, die über 5 mm Durchmesser besaßen, wurden zu Versuchen nicht verwendet. Vielmehr wurden solche Arten ausgewählt, die auf Grund ihrer äußeren Merkmale einen günstigen Erfolg versprachen. Diese Einschränkung betrifft

aber nur die Reaktionsfähigkeit, nicht die Sensibilität selbst. Wenn also bei einem planlosen Herausgreifen der Versuchsobjekte der Erfolg geringer gewesen wäre, dann würde dies für die Verbreitung der Sensibilität nichts beweisen.

Betrachten wir uns nun den Reaktionsvorgang etwas näher. Naturgemäß war die Wirkung der haptotropischen Reizung lange nicht so bedeutend, wie bei den etiolierten Keimlingen. Dies äußert sich zunächst einmal darin, daß meist nur der kleinere Teil aller gereizten Organe reagiert. 50—100 % einer Serie krümmten sich bloß bei den Blattstielen von *Apium graveolens*, *Heuchera caulescens* und *Oxalis latifolia*, bei den Laubspossen von *Achimenes longiflora*, *Isoloma hirsutum*, *Plectranthus glaucocalyx*, *Sinningia tubiflora* und *Syringa vulgaris*, bei den Infloreszenzen von *Armeria vulgaris*, *Oxalis valdiviensis* und *Silphium Hornemanni* und bei den Blütenstielen von *Isoloma hirsutum* und *Pelargonium zonale*. Das sind mit zwei Ausnahmen mehr oder minder stark behaarte Organe.

Ferner erschien den Keimlingen gegenüber die Reaktionszeit erheblich verlängert. Hier nur einige Werte:

ca. 2 Stunden:	<i>Oxalis latifolia</i> (Blattstiele);
„ 3 „	: <i>Heuchera caulescens</i> (Blattstiele), <i>Oxalis valdiviensis</i> (Infloreszenzen), <i>Syringa vulgaris</i> (Sproß, junge Schößlinge!);
„ 4 „	: <i>Apium graveolens</i> (Blattstiele), <i>Achimenes longiflora</i> (Sproß);
„ 5 „	: <i>Silphium Hornemanni</i> (Infloreszenzen), <i>Pelargonium zonale</i> (Blütenstiele);
„ 6 „	: <i>Isoloma hirsutum</i> (Blütenstiele);
mehr als 6 „	: <i>Isoloma hirsutum</i> (Sproß), <i>Plectranthus glaucocalyx</i> (Sproß), <i>Armeria vulgaris</i> (Infloreszenzen).

Bei den weniger empfindlichen Objekten erschienen zahlreiche Krümmungen erst am nächsten Tage.

Das Ausmaß der Krümmungen war nicht sehr groß. Die Ablenkungen betragen meist nur 5—10°, waren aber gewöhnlich, da eine längere Zone an der Reaktion teilnahm, deutlich kenntlich. Nur in den günstigsten Fällen, z. B. bei den Blattstielen von *Heuchera caulescens*, wurden Neigungen von 20—30° beobachtet. Nicht immer waren die Arten, welche die größte Zahl der Reaktionen aufwiesen, auch diejenigen, welche die besten Krümmungen lieferten.

So reagierten zwar alle gereizten Blattstiele von *Apium graveolens*, aber nur sehr schwach, während *Isoloma hirsutum* mit einer hohen Reaktionsziffer ein beträchtliches Krümmungsvermögen verband, obwohl die Sprosse dieser Pflanze zu den dicksten gehören, die überhaupt untersucht wurden. Einige Krümmungsstadien sind in Fig. 21—23 wiedergegeben. Zu Fig. 21 ist zu bemerken, daß der Blattstiel in der ungünstigsten Jahreszeit (Januar) in einem kalten Raume (10° C) gereizt wurde.



Fig. 21.

Plectranthus - Blatt.



Fig. 22.

Zwei Blütenstiele von
Isoloma hirsutum
haptotropisch gekrümmt.



Fig. 23.

Sproß von *Isoloma*
hirsutum, haptotro-
pisch gekrümmt.
(Blätter in der Zeich-
nung weggelassen.)

In der Mehrzahl der Fälle greift die Reaktion nicht über die gereizte Stelle hinaus. Wird beispielsweise der untere, fiederfreie Teil des Blattstieles von *Apium graveolens* gerieben, dann bleibt die obere Region gerade und wird bloß durch die Krümmung der Basis übergebogen. Bei manchen Sprossen jedoch (*Achimenes longiflora*, *Plectranthus glaucocalyx* und *Syringa vulgaris*) treten Reizleitungen auf, die auch an den Internodiengrenzen nicht halt machen und die basipetale Richtung deutlich bevorzugen. Die Fortpflanzung des Reizes kann 3 cm erreichen.

Wie schon erwähnt wurde, erscheinen bei *Silphium Horne-manni* Krümmungen auch dann, wenn mit Gelatinestäbchen gerieben wird. Das ist auch bei den behaarten Blattstielen von *Heuchera erulescens* und *Lupinus albus* der Fall. Um zu vermeiden, daß an den Haaren kleine Gelatinepartikelchen hängen blieben, wurde nach dem Reiben mit lauwarmem Wasser nachgespült, aber der Erfolg war derselbe.

Es wäre von Interesse gewesen festzustellen, ob, wenn ein Organ einer bestimmten Pflanzenart kontaktempfindlich ist, auch den übrigen Organen in der Regel dieselbe Eigenschaft zukommt, ob also eine Korrelation zwischen den verschiedenen Pflanzenteilen besteht. Da aber bei den Blütenteilen, Laubsprossen usw. meistens verschiedene Spezies untersucht wurden, so konnte diese Frage nicht in allgemeiner Weise entschieden werden. Fällen, wie *Pelargonium zonale*, wo sowohl die Blattstiele wie auch Infloreszenzen und Blütenstiele empfindlich sind, stehen solche gegenüber, wo bald bei dem einen, bald bei dem anderen Organ die Krümmungen ausbleiben. Dies kann allerdings an den Wachstumsverhältnissen und an dem morphologisch-anatomischen Aufbau der einzelnen Teile liegen. So scheint bei den Blütenstielen, wie aus dem geringen Prozentsatz der positiven Serien hervorgeht, eine besondere Erschwerung der haptotropischen Reaktionen vorhanden zu sein. Denn es ist nicht ohne weiteres einzusehen, warum diesen Gebilden eine geringere Sensibilität zukommen sollte, wo doch manche rankenartige Organe zweifellos aus Blütenstielen hervorgegangen sind.

Wie bei den Keimlingen, so verliefen auch bei den älteren Pflanzen die meisten Experimente mit Blattspreiten ergebnislos. Dies gilt sowohl von der flachen Lamina von *Melianthus maior* als auch von den walzenförmigen Blättern von *Scirpus prolifer* und *Allium Schoenoprasum*. Dagegen zeigten die im Querschnitt unregelmäßig prismatischen Primordialblätter von *Sarracenia flava* schwache haptotropische Reaktionen, ein Hinweis darauf, daß hier keine prinzipiellen Unterschiede bestehen. Und so wäre auch zweifellos bei Staubfäden und Griffeln, wenn ich mit ihnen experimentiert hätte, Haptotropismus zutage getreten. Dies ist um so eher zu erwarten, als die so überaus häufigen Reizbewegungen der Antheren (20) keineswegs alle rein seismonastischer Natur zu sein scheinen, sondern bemerkenswerte Übergänge zur Kontaktreizbarkeit zeigen. Aber ich mußte mir in dieser Beziehung Beschränkung auferlegen.

Auf eine Frage müssen wir hier aber wenigstens mit ein paar Worten noch näher eingehen. Zeigen die stark seimonastischen Arten den anderen gegenüber eine verstärkte Kontaktempfindlichkeit? Die Auseinandersetzungen des Kap. XII zeigen, warum gerade eine Entscheidung hierüber von besonderer Bedeutung wäre. Deswegen wurden auch bei den nichtkletternden Pflanzen eine große Menge typisch seimonastischer Arten mit herangezogen (s. Anhang). Die meisten Experimente bezogen sich auf Blattstiele. Von 16 Arten reagierten 5, das ist 31 %. Diese Zahl entspricht aber genau dem Durchschnitt der übrigen, und auch hinsichtlich der Krümmungsgröße war kein auffälliger Unterschied zu verzeichnen. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei den Infloreszenzachsen und Blütenstielen. Von 9 Arten, die gerieben wurden, gaben nicht weniger als 6 positive Ergebnisse¹⁾. Aber die Experimente sind doch noch nicht zahlreich genug, als daß man gleich Verallgemeinerungen ziehen dürfte. Sollte es sich aber erweisen, daß hier kein Zufall vorliegt, dann würde damit ein weiterer Beleg für die engen Beziehungen zwischen Seimonastie und Haptotropismus gegeben sein.

Kap. XIV. Schlingpflanzen.

Die Frage nach der Kontaktreizbarkeit der Schlingpflanzen spielt in der Botanik seit langer Zeit eine große Rolle. Sie wird schon aufgegriffen in den beiden fast gleichzeitig erschienenen Arbeiten von Palm und von Hugo v. Mohl und ist seither bis in die neuere Zeit der Gegenstand lebhafter Diskussionen gewesen. Palm sprach bekanntlich den Schlingpflanzen die Empfindlichkeit für Berührungsreize ab, während v. Mohl gerade durch Kontaktreizbarkeit das Zustandekommen der Windungen zu erklären suchte. Mohls Beweisführung ist nicht gerade überzeugend, und so ist es begrifflich, wenn sich im weiteren Verlaufe eine Reihe von Forschern auf die Seite Palms stellten. Es waren dies zunächst Dutrochet, Darwin, de Vries, Schwendener und Baranetzki (11, 35, 40, 56, 49).

Darwin kam zu seiner ablehnenden Stellung auf Grund von zwei Versuchsreihen. Bei der einen wurden die windenden Sprosse mit einem Holzstäbchen gestrichen. „Ich rieb viele Schößlinge

1) Diese Versuche sind in der vorläufigen Mitteilung noch nicht berücksichtigt.

viel derber als notwendig ist, um in irgend einer Ranke oder im Blattstiel irgend eines Blattkletterers Bewegung anzuregen, aber ohne irgendwelche Wirkung“ (11). Die zweite Versuchsanordnung war die, daß Darwin dem Sprosse seitlich eine Holzgabel anlegte in der Erwartung, daß dieser sich nun nach der Flanke, von wo aus die Gabel eingeführt wurde, hinkrümmte. Aber auch hier blieb ein Erfolg aus. „Ich komme daher zu dem Schluß, daß windende Stämme nicht reizbar sind, und es ist allerdings auch nicht wahrscheinlich, daß sie es sein sollten, da die Natur überall mit ihren Mitteln haushält und Irritabilität überflüssig gewesen wäre.“

De Vries erweiterte diese Versuche dadurch, daß er vermittels einer besonderen Vorrichtung (Drehwage) dauernden Kontakt herstellte, aber im Gegensatz zu Darwin derart, daß die Stütze ständig der bei der Nutation hinten liegenden Flanke anlag. Wäre nun Reizbarkeit vorhanden, dann müßte, so folgert de Vries, ein Umschlingen in umgekehrter Richtung eintreten; davon war aber nichts zu bemerken. Diese Experimente wurden von Schwendener mit demselben Erfolge nachgemacht.

In einer ausführlichen Arbeit, die eine Literaturübersicht bis 1884 enthält, wendet sich nun Kohl gegen die negativen Resultate von Darwin und de Vries. Zusammenfassend sagt er (29): „Darwin rieb nutierende Sproßgipfel und band an andere eine leichte Holzgabel, ohne Windungen oder Krümmungen zu erhalten. Der erste Versuch entzieht sich unserer Beurteilung, weil wir nirgends erfahren, wo und wie Darwin die Pflanzen gerieben hat; der zweite Versuch konnte kein Resultat geben, weil zwei entgegengesetzte Flanken gleichzeitig gereizt wurden. Auch der Drehwagenversuch von de Vries und später Schwendener beweist nichts, weil 1. nicht konstant dieselbe Stelle gereizt wurde, 2. weil Schwendener unentwickelte Internodien reizte.“

Um nun der alten Auffassung von Mohl wieder zum Durchbruch zu verhelfen, führt Kohl die Ergebnisse von drei Experimenten an, die nach seiner Überzeugung eindeutig beweisend sind. Die beiden ersten sind schon von Ambronn wohl mit Recht als unzulänglich bezeichnet worden (1), und wir können sie daher hier übergehen. Das dritte dagegen verdient nähere Beachtung. Kohl sagt: „Auch durch anhaltendes leises Reiben oder Streichen einer Konvexseite, welches man z. B. von Sekunde zu Sekunde wiederholen kann, wandelt sich dieselbe stets und allmählich in eine konkave um; das gleiche gelingt durch Aufsetzen kleiner

Reiter von Glas oder Platindraht; im letzten Fall sah ich immer kleine, sattelförmige Einbiegungen im Stengel, und an der Stelle der größten Konkavität befanden sich die drückenden Gewichtchen, die, da sie meist nur Bruchteile von Milligramm betrugten, ausschließlich durch Berührung als Reiz und nicht mechanisch drückend oder biegend wirkten.“

Auch gegen diesen dritten Beweis wendet sich Ambronn. Er äußert sich darüber folgendermaßen: „Auch durch anhaltendes leises Reiben oder Streichen der Konvexseite soll dieselbe so gereizt werden, daß sie zur konkaven wird. Das letztere tritt jedenfalls im Verlaufe eines Nutationsumlaufes einmal ein, wenn keine störenden Einflüsse mitwirken; dies ist aber eine Folge der Nutation und nicht des Reibens oder Streichens Jedenfalls müßte, wenn überhaupt eine Reizbarkeit vorhanden wäre, bei Berührung eines Papierstreifens von ca. 10 mm Länge während einer Zeit von 24 Stunden ganz sicher eine Krümmung auftreten; es zeigt sich aber, daß eine solche niemals auftrat.“ Die Versuche mit Reiterchen bezeichnet Ambronn als unverständlich.

An die Ambronnische Kritik schloß sich später auch Wortmann an (61). Und von nun an blieb die Frage auf demselben Standpunkt stehen; die Berührungsempfindlichkeit gilt für widerlegt; die Palmsche Auffassung hatte gesiegt. Wenn auch noch über das Zustandekommen der Windungen die verschiedensten Ansichten bestehen, so scheidet doch die Kontaktreizbarkeit bei den Erklärungsversuchen aus. Das ist auch die Stellung, die Pfeffer (43) und Jost (25) in ihrer Physiologie einnehmen. Seit dem Erscheinen der Arbeit von Kohl sind, soweit ich die Literatur übersehe, keine Versuche mehr zugunsten des Haptotropismus der Schlingpflanzen angestellt worden¹⁾, dagegen führte in jüngster Zeit Miede (33) neuerdings negative Daten an.

Nach diesem kurzen Überblick müssen wir uns die Frage stellen: Ist die Mohlsche Hypothese tatsächlich widerlegt, ist die Ambronnische Kritik in allen Punkten zwingend, und sind die negativ verlaufenen Experimente von de Vries und anderen streng beweisend? Es ist nicht leicht, sich über diese Punkte Klarheit zu verschaffen. Auffallend ist, daß die Versuche von Kohl denen

1) Nachträglich kam mir eine Arbeit W. Brenners (Verh. d. naturf. Ges. Basel, XXIII, 1912) zu Gesicht, worin Kontaktreizbarkeit für *Tamus communis* nachgewiesen wird. Vgl. ferner die Angaben Figdors über *Asparagus*-Keimlinge. Anm. während der Drucklegung.

von Darwin gerade zuwiderlaufen. Und doch drücken sich beide Autoren ganz bestimmt aus, keineswegs einschränkend. Ambronn stellt sich auf die Seite Darwins, indem er behauptet, das, was Kohl als haptotropische Krümmungen bezeichnete, seien bloß Nutationen gewesen. Beweisen kann Ambronn seinen Einwand nicht, aber ebensowenig läßt er sich widerlegen, da die Angaben, die Kohl macht, tatsächlich viel zu knapp sind. Er sagt nichts darüber, wann die Krümmungen aufgetreten sind, wie stark sie waren und ob Kontrollversuche angestellt wurden, um Verwechslungen mit Nutationen auszuschließen. Trotzdem möchte ich auf Grund meiner eigenen Versuche annehmen, daß die Krümmungen, die Kohl beobachtete, mindestens zum Teil wirklich haptotropische Reaktionen waren. Es muß dann aber der Widerspruch zwischen Darwin und Kohl aufgeklärt werden. Vielleicht liegt die Lösung darin, daß Darwin und Kohl mit verschiedenen Arten gearbeitet haben. Leider ist weder aus den Angaben Darwins noch aus denen Kohls klar zu ersehen, auf welche Formen sich ihre Versuche erstreckten. Auch über das Alter der gereizten Internodien werden keine näheren Mitteilungen gemacht. Vielleicht hat Darwin auch nicht lange genug beobachtet und sich durch die Störungen, die vielfach durch die Nutationen hervorgerufen werden, zu seinem skeptischen Standpunkt verleiten lassen. Nimmt man an, daß eine Art sehr stark nutiert, und daß sich die Umläufe in ziemlich kurzer Zeit — 3—6 Stunden — abspielen, dann werden die Kontaktkrümmungen nie rein zum Ausdruck kommen können. Ist zudem die haptotropische Sensibilität gering, dann wird man — je nachdem man die konkave oder die konvexe Seite des Nutationsbogens reibt — höchstens eine Verstärkung oder eine Schwächung der Krümmung erzielen können. Eine solche Art ist z. B. *Akebia quinata*, auf die Mische seine negativen Aussagen stützt. Diese Betrachtung gilt in gleicher Weise für vorübergehendes Reiben als auch für Versuche mit dauerndem Kontakt. Infolgedessen kann man auch aus den Versuchen mit der Holzgabel — wenn wir von dem Kohlschen Einwande ganz absehen — und aus denen mit der Drehwage höchstens schließen, daß die Kontaktreizbarkeit zu gering ist, um die entgegenstrebenden Tendenzen der Zirkumnutationen zu überwinden.

Daraus würde dann freilich zu folgern sein, daß der Haptotropismus keinen wesentlichen, sondern höchstens einen ergänzenden Faktor beim Winden darstellt. Wir kämen damit zum Ergebnis,

daß die Wahrheit in der Mitte liegt. Wie so oft, hat sich die Debatte zu sehr nach den Extremen zugespitzt. Entweder — so schlossen die meisten — sind die Windepflanzen nicht berührungsempfindlich, oder aber diese Empfindlichkeit ist vorhanden und bedingt das Umklammern der Stütze. Die dritte Möglichkeit, daß zwar das Winden ohne Zuhilfenahme des Haptotropismus ausreichend erklärt werden kann, daß aber ein geringes Maß von Sensibilität vorhanden ist und sich in seiner Wirkung zu den übrigen maßgebenden Komponenten summiert, wurde nirgends ausführlich diskutiert. Das ist ja auch begreiflich, weil es zunächst darauf ankam, die wesentlichen Bestandteile des Windephänomens herauszuarbeiten und ein solcher ist — das kann man ruhig zugeben — der Haptotropismus bei den typischen Windepflanzen nicht. Auf die Ausnahmen werden wir später noch zu sprechen kommen.

Von dieser neuen Basis aus verschwinden auch eine Reihe von Bedenken, die man immer der Kontakttheorie entgegengehalten hat, daß nämlich die Schlingpflanzen stets in derselben Richtung winden und die Windungen sich auch über die Stütze hinaus fortsetzen, ein Verhalten, das Kohl dazu führte, haptotropische Reizleitung anzunehmen, und daß schließlich horizontale Stützen im allgemeinen nicht umwunden werden¹⁾.

Nach diesen allgemeinen Erörterungen wende ich mich den eigenen Versuchen zu. Schon nach dem, was wir bei den nicht-kletternden Pflanzen kennen gelernt haben, wäre es verwunderlich, wenn Kontaktreizbarkeit bei den Schlingpflanzen fehlen sollte, um so mehr, als sie sich, wie die Kletterpflanzen überhaupt, durch schnelles Wachstum und meist auch durch stärkere Behaarung auszeichnen. Man müßte dann ja folgern, daß sekundär ein Rückgang der Empfindlichkeit eingetreten wäre. Tatsächlich sind nun aber unsere Versuche in sehr zahlreichen Fällen von Erfolg begleitet gewesen.

Die Kontaktempfindlichkeit der Sprosse steht naturgemäß im Vordergrund des Interesses. Aber gerade hier ist besondere Vorsicht notwendig, weil die Nutationskrümmungen, wie ja aus dem Obenstehenden genugsam hervorgeht, die Beurteilung der Verhältnisse ganz wesentlich erschweren. Aber es gibt zahlreiche Mittel, um trotzdem zum Ziel zu gelangen. Diese sind:

1. Vergleichsserien; wenn in der Versuchsserie stets ein beträchtlicher Überschuß von positiven Krümmungen vorliegt, dann kann man mit Sicherheit auf Haptotropismus schließen.

1) Mische hat neuerdings entgegengesetzte Fälle nachgewiesen (33).

2. Beobachtung des Krümmungsverlaufs; es gibt Merkmale, die eine Nutationskrümmung von einer haptotropischen unterscheiden. Die Nutationen erfolgen, wie aus den Darwinschen Angaben (11) zu ersehen ist, meist nach einem ganz bestimmten Rhythmus. Stellen sich die Krümmungen in einem Experiment wesentlich früher ein, als die halbe Umlaufszeit einer Nutation beträgt, und bleibt dann die Reaktion längere Zeit, womöglich einen Tag, in derselben Ebene stehen, so ist damit wiederum der Beweis für haptotropische Sensibilität erbracht.

3. Reizung der Rückenflanke; unter normalen Umständen windet der Sproß ganz regelmäßig immer in demselben Sinne um die Stütze herum. Es kommt nicht vor, daß er sich plötzlich unvermittelt von dem Stabe ablöst und die Sproßspitze einen entgegengesetzten Haken bildet. Wird ein solches Verhalten durch Streichen der Rückenfläche erreicht, dann kann dies nur eine Folge von Haptotropismus sein.

4. Benutzung jungen Materials; wie schon Darwin hervorhebt, fangen die ausgesprochenen Nutationen erst mit einem gewissen Alter an. Verwendet man Pflanzen, die erst 2–4 Internodien besitzen, dann kommen die Kontaktkrümmungen deutlich zum Aus-
trag. Auf diesem Wege hat Figdor haptotropische Reaktionen bei jungen *Asparagus*-Sprossen windender Arten nachgewiesen.

5. Herstellung fixierter Krümmungen durch starke Reizung; wenn es gelingt, den Sproß nicht nur zu einer vorübergehenden, sondern auch zu einer dauernden, wenn auch lokal beschränkten Ablenkung von der Stütze zu veranlassen, so ist damit nicht nur das Vorhandensein von Kontaktempfindlichkeit gewährleistet, sondern gleichzeitig auch dargetan, daß diese unter besonderen Umständen — bei starker Reizung und Verwendung sehr sensibler Arten — dem Entgegenarbeiten der Nutationen so lange zu widerstehen vermag, bis das Wachstum eingestellt ist.

All diese Bedingungen wurden in meinen Versuchen, bald nur vereinzelt, bald in mehrfacher Kombination verwirklicht. Ich kann mich darauf beschränken, hier nur einzelne Belege dafür anzuführen.

Besonders günstig verliefen die Versuche mit *Humulus Lupulus*. 14 Sprosse, von denen etwa die Hälfte schon über 1 cm an der Stütze emporgeklettert war, während die übrigen sich noch selbständig aufrichteten, wurden 50mal kräftig gerieben. Schon nach einer Stunde waren 7 gekrümmt, 3 allerdings nur sehr schwach.

Nach 3 Stunden waren die Krümmungen auf 12 vermehrt, bei 3 Sprossen war eine sehr starke Überneigung vorhanden. Am nächsten Tag waren alle Sprosse gekrümmt, aber die Krümmung war bei der Mehrzahl abgeschwächt. Bei einem Sproß freilich war sie in vollem Umfange erhalten geblieben. Er hatte sich ein beträchtliches Stück von der Stütze abgelenkt. Offenbar war die Krümmung im unteren Teil fixiert. Die Spitze fing aber wieder an, normal zu nutieren und wandte sich dadurch der Stütze zu. Hätte es sich in diesem Fall um Nutationskrümmungen gehandelt, dann hätten die Krümmungen, da die Umlaufzeit 2–4 Stunden beträgt, nicht einen ganzen Tag anhalten können (s. Fig. 24).

Ähnlich verlief eine Serie mit *Lyonsia straminea*. Von 12 Sprossen hatten nach 2 Stunden 8 reagiert und bei 6 war die Krümmung noch am darauffolgenden Tag deutlich zu erkennen.

Junges, noch wenig nutierendes Material wurde zu den Versuchen mit *Menispermum canadense*, *Phaseolus multiflorus* und *Dioscorea villosa* verwendet. Alle Experimente waren erfolgreich. Bei *Menispermum* reagierten von 10 Sprossen 8, und sie bewahrten ihre Krümmung bis zum nächsten Morgen. Noch auffälliger waren die Resultate bei *Phaseolus multiflorus*. Die Pflänzchen besaßen etwa eine Höhe von 3 dm und wuchsen noch ohne Stütze. 3 Stunden nach der Reizung waren von 10 Individuen die Hälfte gekrümmt. Über Nacht kamen

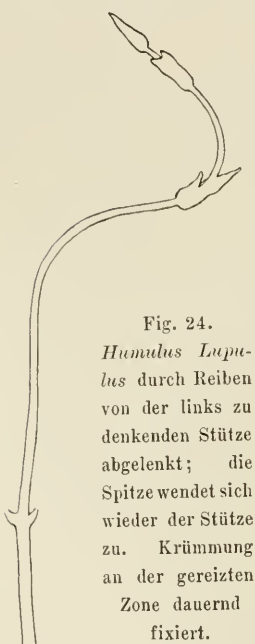


Fig. 24.
Humulus Lupulus durch Reiben von der links zu denkenden Stütze abgelenkt; die Spitze wendet sich wieder der Stütze zu. Krümmung an der gereizten Zone dauernd fixiert.

noch 3 weitere Reaktionen dazu, die, wie auch die übrigen, noch am dritten Ablesungstage vorhanden waren. Zufällig bekam ich nach 8 Tagen die Versuchspflanzen wieder zu Gesicht, und ich beobachtete nun, daß 4 Krümmungen dauernd fixiert waren. An der gereizten Zone war noch eine deutliche S-Kurve vorhanden, während sich die Spitze, die inzwischen kräftig gewachsen war, geotropisch emporgewandt hatte.

In derselben Weise wurde Haptotropismus noch bei einer ganzen Reihe weiterer Arten festgestellt; dazu gesellte sich aber eine größere Anzahl von Serien, die ergebnislos verliefen. Dies

lag zum Teil daran, daß Krümmungen ausblieben oder aber, daß die Sproßspitzen so lebhaft nutierten, daß ein sicheres Urteil nicht zu erlangen war (s. Anhang). Auch innerhalb der einzelnen Gattungen traten Verschiedenheiten auf. So gab *Asparagus Cooperi* deutliche Reaktionen (Fig. 25), während sowohl bei *A. plumosus* wie auch bei *A. crispus* Krümmungen ausblieben. Allerdings handelte es sich bei *A. plumosus* um eine gärtnerische Form, die kein schnelles Wachstum zeigte und auch keine Windungen ausführte.

Insgesamt hielten die empfindlichen Arten den unempfindlichen das Gleichgewicht, so daß den nichtkletternden Pflanzen gegenüber ein erheblicher Fortschritt zu verzeichnen ist. Dies trat bei den Experimenten mit Blattstielen in noch klarerer Weise zutage. Der Prozentsatz der haptotropischen Arten steigt hier auf 69 % an. Krümmungen traten auch bei Formen auf, bei denen eine Reizung der Sprosse wirkungslos war (*Akebia quinata*, *Wistoria polystachya*, *Ipomoea purpurea*, *Aristolochia elegans*).

Blütenstandsachsen wurden nur bei drei verschiedenen Arten gereizt; es sind dies *Ipomoea purpurea*, *Phaseolus multiflorus* und *Solanum dulcamara*. Bei allen erfolgten vereinzelt schwache Reaktionen.

Wie bei den nichtkletternden Pflanzen ergab sich auch bei den Windern keine feste Beziehung zwischen der Kontaktreizbarkeit der Blätter und der Sprosse. Bei *Dioscorea villosa*, *Humulus Lupulus*, *Menispermum canadense*, *Phaseolus multiflorus* und *Solanum dulcamara* sind sowohl die Blattstiele als auch die Laubsprosse reizempfindlich, bei *Celastrus scandens* geben beiderlei Organe keine Reaktionen. Diesen 6 Arten stehen aber ebensoviele gegenüber, die ein ungleichsinniges Verhalten zeigen.

Im allgemeinen läßt sich aus den Versuchen mit Windepflanzen folgern, daß hier die Berührungsempfindlichkeit eine größere Rolle spielt als bei den Nichtkletterern. Ob aber der Haptotropismus hier wirklich ökologisch ausgewertet wird, das ist eine ganz andere Frage. Im Durchschnitt sind die Reaktionen zu schwach und zu vereinzelt, als daß man annehmen könnte, daß sie beim Winden besonders mitwirkten. Einzelne Arten mögen sich in dieser Richtung verschieden verhalten, und es ist nicht von der Hand zu weisen, daß bei empfindlicheren Formen, wie etwa bei *Humulus*,

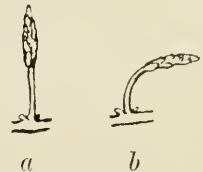


Fig. 25.

Asparagus-Ast;

a = vor, *b* = nach dem Streichen.

das Anlegen an die Stütze durch Haptotropismus gefördert und verstärkt wird.

Ich möchte gerade in diesem Zusammenhang auf eine Erscheinung hinweisen, die mir vielfach bei etiolierten Keimlingen begegnet ist und auf die auch schon frühere Autoren hingewiesen haben. Ich führe hier eine Stelle aus Schenck (48) an: „Für die phylogenetische Entstehung der Windepflanzen sind Versuche von F. Noll von hohem Interesse. Noll experimentierte mit etiolierten Keimlingen von *Polygonum Fagopyrum*, *Tropaeolum maius* und

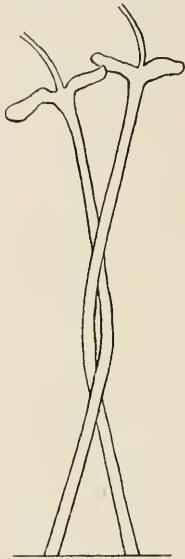


Fig. 26.

Lupinus - Keimlinge,
infolge der Berüh-
rung einander um-
schlingend.

Brassica Napus, veranlaßt durch eine Bemerkung von Sachs, daß etiolierte Keimstengel sehr deutliche Torsionen zeigen und sich um benachbarte gleiche Objekte herumwinden. In der Tat konstatierte Noll an einer Anzahl von Versuchspflanzen, daß rotierende Nutation in der typischsten Form auftritt, gerade wie bei schlingenden Sprossen dann, wenn die langen, schwankenden Stengel sich nicht mehr aufrecht zu erhalten vermochten und seitwärts überneigten. Dargebotene Stützen, Holzstäbe, wurden von *Tropaeolum*- und *Fagopyrum*-Keimlingen umschlungen, *Brassica* zeigte sich zum Winden weniger befähigt.“ Auch Richter (45) erwähnt bei seinen Versuchen mit *Helianthus annuus* „das gegenseitige Sichumfassen, Sichineinanderschlingen, das zopfförmige Sichumwinden der Versuchspflanzen“ und führt es ebenfalls auf rotierende Nutation zurück. Die Tatsachen sind zweifellos richtig, doch über die Deutung läßt sich streiten. Daß man, ehe man die hohe Berührungsempfindlichkeit etiolierter Keimlinge kannte,

zunächst an Zirkumnutationen dachte, ist verständlich. Nun beobachtete ich aber ganz die entsprechenden Erscheinungen nicht nur bei dem stark zu Nutationen neigenden *Helianthus*, sondern auch bei *Lupinus albus*, einer Pflanze, die meistens sehr schön gerade wächst. Die starken Krümmungen erfolgten auch erst dann, wenn die Keimlinge sich infolge der erreichten Länge überneigten und gegenseitig miteinander in Berührung kamen. Dann krümmten sie sich aufeinander zu und brachten es im besten Fall zu einer vollen Windung. Künstlich kann dieser Vorgang dadurch

hervorgehoben werden, daß man Keimlinge mit einer Bastschlinge kreuzweis aneinander bindet. Einem solchen Versuch entstammt Fig. 26. Offenbar handelt es sich hier um die Folge des Berührungszweizes, wobei allerdings der Prozeß bei bestimmten Formen ganz wesentlich durch Nutationen gefördert werden kann.

Diese Fälle leiten uns hinüber zu jener zweiten Gruppe von Windepflanzen besonderer Art, bei denen die Windungen durch Haptotropismus vermittelt werden. Es sind dies *Cuscuta* und *Lophospermum*, vielleicht gehört aber auch das Umwinden von Pilzhyphen und Moosrhizoiden hierher. Darüber soll aber später noch gesprochen werden.

Da nun zweifellos bei manchen Arten das Winden bloß durch Kontaktreizbarkeit erreicht wird, so ist nicht einzusehen, warum nicht auch bei manchen Windepflanzen im engeren Sinn unter bestimmten Umständen, nämlich dann, wenn ein höheres Maß von Sensibilität vorhanden ist, neben den anderen maßgebenden Faktoren auch Berührungsempfindlichkeit mit im Spiele sein soll.

Kap. XV. Blattstielkletterer.

Nach dem Verhalten der Schlingpflanzen dürfen wir erwarten, daß bei den anderen Gruppen der Kletterpflanzen, die über besondere Greiforgane verfügen, erst recht in dem übrigen Organismus eine erhöhte Kontaktreizbarkeit vorhanden ist. Tatsächlich haben die Experimente diese Annahme bei den Blattstielkletterern in weitgehendem Maße bestätigt. Allerdings muß darauf hingewiesen werden, daß schon Darwin zwei derartige Fälle festgestellt hat. Er fand, daß die Sprosse von *Lophospermum scandens* schon nach 2–3 maligem Reiben deutliche Krümmungen ausführen, die nach 2–3 Stunden einsetzen. „Es bietet diese Pflanze einen von mir bei keinem Blattkletterer und keiner Windepflanze beobachteten Fall dar, nämlich daß die jungen Internodien des Stammes für eine Berührung empfindlich sind.“ Und über das andere Versuchsobjekt sagt derselbe Autor: „Die Blütenstiele des Blattkletterers *Maurandia semperflorens* sind kontaktempfindlich, obwohl sie nicht als Ranken funktionieren. Sie krümmen sich nach der geriebenen Seite und noch 0,82–1,64 Gran Belastung wirkt als Reiz“ (11).

Aus diesen Angaben geht hervor, daß Darwin die Kontaktreizbarkeit der *Clematis*-Sprosse und -Blütenstiele entgangen sein muß. Das ist deswegen sehr verwunderlich, weil meine Versuche

gerade bei dieser Gattung samt und sonders positiven Erfolg hatten. Zwar waren es fast durchweg andere Arten als die, mit denen Darwin arbeitete, aber es ist kaum anzunehmen, daß sich seine Spezies verschieden verhalten haben sollten, zumal es sich in meinen Experimenten keineswegs um zweifelhafte Reaktionen handelte, sondern um die auffälligsten, die mir bei älterem Material überhaupt begegnet sind.

Die Versuchsobjekte, die mir zu Gebote standen, im ganzen 15 verschiedene Formen, gehörten zu den Gattungen *Clematis*, *Lophospermum*, *Solanum* und *Tropaeolum*.

1. Blattstiele.

Über die Blattstiele der Blattstielkletterer hat schon Darwin eingehende Beobachtungen angestellt. Er arbeitete hauptsächlich mit *Clematis*- und *Tropaeolum*-Arten. Darwin fand, daß bei empfindlichen *Clematis*-Formen 1—2maliges Streichen genügt, um Krümmungen auszulösen. Derselbe Erfolg wird erzielt durch Auflegen eines feinen Fadenschleifchens, das je nach der Sensibilität der Art 4—100 mg wiegen muß. Darwin hat auch das haptotropische Verhalten der Nebenstiele untersucht und sagt zusammenfassend darüber: „Die abgestufte Verschiedenheit in der Verbreitung der Empfindlichkeit in den Blattstielen der oben beschriebenen Spezies verdient Beachtung. Bei *Cl. montana* ist sie auf den Hauptblattstiel beschränkt und hat sich nicht auf die sekundären Stielchen der Blättchen verbreitet; dasselbe ist bei jungen Pflanzen von *Cl. calycina* der Fall; bei älteren verbreitet sie sich aber auf die drei Stielchen. Bei *Cl. viticella* hat sich die Empfindlichkeit auf die Stielchen der 7. Blättchen und auf die Unterabteilungen der in der Nähe der Basis stehenden seitlichen Nebenstielchen erstreckt. Aber bei dieser letzteren Art ist sie im basalen Teile des Hauptstiels vermindert worden, in welchem sie bei *Cl. montana* allein ihren Sitz hat; wogegen sie in dem plötzlich abwärts gebogenen Endstückchen verstärkt ist.“

Bei der Gattung *Tropaeolum* ergab sich eine deutliche Stufenleiter von Arten, die wie *Tr. tricolorum* äußerst sensibel sind und sich schon nach 3 Minuten krümmen, bis zu solchen, die nur geringe Empfindlichkeit besitzen und erst nach $\frac{1}{2}$ Stunde reagieren wie *Tr. tuberosum*. Am Endpunkte der Linie nach Darwinscher Interpretierung, in Wirklichkeit wohl am Anfang steht *Tr. minus*, das auch bei starkem Reiben keine Krümmungen zeigte.

Ich habe den Darwinschen Versuchen nur wenig hinzuzufügen. Meine eigenen Experimente betrafen hauptsächlich die Frage der Reizleitung und der Wirksamkeit von Gelatine und Wasserstrahl.

Wenden wir uns zunächst dem ersten Punkte zu. Es sollte ermittelt werden, ob sich der Reiz auch im Blattstiel in beiden Richtungen fortzupflanzen vermag. Bei der einen Versuchsreihe wurde die Spitze des Blattstiels vom Endfiederchen bis zum ersten Seitenfiederpaar gereizt, bei der zweiten von da an abwärts. Als Versuchsobjekte dienten *Clematis*-Arten; einen Überblick über die Resultate gibt Tabelle XL. Darin bedeutet:

- römische Ziffer: nahezu der ganze Blattstiel gekrümmt;
- arabische Ziffer: nur Perzeptionszone gekrümmt;
- arabische Ziffer mit Strich: Krümmung außerhalb der Reaktionszone. Dieser Fall wurde indessen bloß einmal beobachtet bei *Cl. tubulosa*, wo das gereizte Spitzenstück gerade blieb und der untere Teil des Blattstiels eine Reaktion ausführte. Dies steht im Einklang mit der Tatsache, daß sich auch bei anderen Versuchen mit dieser Art die Stielbasis als der reaktionsfähigere Teil erwiesen hat.

Tabelle XL. *Clematis* (Streichzahl 50).

Versuchspflanze	Gereizt: Spitze des Blattstiels		Gereizt: Blattstiel unterhalb der ersten Seitenfiedern	
	Zahl d. Individ.	es reagierten	Zahl d. Individ.	es reagierten
<i>Clematis vitalba</i>	11	II, 7		
„ <i>Jackmanni</i>			8	II, 2
„ <i>viticella kermesina</i>			8	I, 5
„ <i>tubulosa</i>	18	III, 1, 1'	8	I, 4

Allgemein können wir feststellen, daß die Reaktion in der Mehrzahl der Fälle auf die Perzeptionszone beschränkt bleibt, dann und wann aber nach beiden Richtungen über die gereizte Zone hinausgreift.

Auch die Versuche mit Gelatine und Wasserstrahl waren von Erfolg gekrönt. Darüber gibt Tab. XLI Auskunft. Wie man sieht, reagierten bei Reizung mit einem Holzstäbchen mit Ausnahme von den beiden *Tropaeolum*-Arten stets alle Individuen einer Serie, bei Anwendung von Gelatine und Wasserstrahl nur ein Bruchteil. Das ist aber nicht der einzige Unterschied; die

Krümmungen erschienen im letzten Fall auch deutlich verspätet. So waren, um nur ein Beispiel herauszugreifen, in dem Experiment *Cl. hybr. Lucie Lemoine* nach Ablauf 1 Stunde alle Individuen gekrümmt, die mit einem Holzstäbchen gerieben waren, während die ersten Krümmungen auf einen Wasserstrahl erst nach 2 Stunden einsetzen. Auch hinsichtlich des Krümmungsbetrages bestehen scharfe Differenzen. Es mag noch darauf hingewiesen werden, daß bloß die behaarten *Lophospermum*- und *Clematis*-Arten günstige Resultate gaben. Bei den beiden glatten *Tropaeolum*-Spezies waren die Erfolge zweifelhaft. *Tr. Lobbianum* gab mit Wasserstrahl überhaupt keine Krümmungen. Bei *Tr. aduncum* erschienen zwar sowohl bei Reizung mit einem Gelatinestäbchen, wie auch bei einer solchen mit Wasserstrahl schwache Krümmungen, im ersten Fall aber so vereinzelt, daß ihnen keine Beweiskraft zuerkannt werden kann, zumal *Tr. aduncum* ausgeprägt nutiert. Zu den meisten Versuchen der Tabelle wurden, um Irrtümer zu vermeiden, blinde Kontrollversuche angestellt.

Tabelle XLI.

Versuchspflanze	Holzstäbchen			Gelatinestäbchen			Wasserstrahl		
	Streichzahl	Zahl der Individuen	es reagierten	Streichzahl	Zahl der Individuen	es reagierten	Dauer der Reizung	Zahl der Individuen	es reagierten
<i>Clematis lanuginosa</i> . . .	10	11	11	50	9	8			
„ <i>Lucie Lemoine</i> . . .	10	10	10	50	10	7	1 Min.	10	5
„ <i>paniculata</i> . . .				20	12	4	1 „	11	4
„ <i>tubulosa</i> . . .	50	10	10	20	12	9			
„ <i>italba</i> . . .	50	10	10	20	12	8			
<i>Lophospermum scandens</i> .	20	10	10	30	18	12	2 „	13	5
<i>Tropaeolum aduncum</i> .	10	10	3	50	40	(3)	1—2 „	26	(10)
„ <i>Lobbianum</i> .	20	13	10				1—2 „	10	0

2. Laubsprosse und Blütenstiele.

Wie schon eingangs erwähnt, besitzen auch die Laubsprosse der Blattstielkletterer ein hohes Maß von Kontaktempfindlichkeit, und da das Wachstum äußerst schnell ist und oft eine bedeutende Zone des Stengels umfaßt, so sind die Krümmungen vielfach weit auffälliger als bei entsprechender Reizung des Blattstiels. Es wurden Ablenkungen bis zu 90° beobachtet. Fig. 27 stellt einen

Sproß von *Clematis Jackmanni* dar, der 50mal gerieben wurde und seine Spitze fast horizontal gestellt hat. Fig. 28 zeigt den Erfolg von 10maligem Streichen bei *Cl. tubulosa*. Beide Male handelt es sich keineswegs um besonders extreme Fälle.

In Tab. XLII sind einige Versuche zusammengestellt. Die fetten Zahlen bedeuten starke Reaktionen (Ablenkung über 45°). Wie man erkennt, krümmen sich bei der Gattung *Clematis* nach 50maligem Streichen alle gereizten Sprosse¹⁾.

Tabelle XLII. Laubsproß.

Versuchspflanze	Streichzahl 50		Streichzahl 10		Streichzahl 5	
	Zahl der Individuen	es haben reagiert	Zahl der Individuen	es haben reagiert	Zahl der Individuen	es haben reagiert
<i>Clematis Jackmanni</i> .	7	6, 1	7	4		
„ <i>lanuginosa</i> .	10	8, 2				
„ <i>hybr. Lasurstern</i>			5	4, 1		
„ „ <i>Lucie Lemoine</i>	11	9, 2	16	2, 11		
„ <i>tubulosa</i> . .	6	5			14	9
<i>Lophospermum scandens</i>	10	4				
<i>Solanum jasminoides</i> .	13	4				
<i>Tropaeolum aduncum</i> .	10	2?				
„ <i>Lobbianum</i>	10	4				

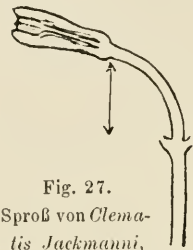


Fig. 27. Sproß von *Clematis Jackmanni*, 50 mal gerieben.



Fig. 28. Sproß von *Clematis tubulosa*, 10 mal gerieben.

Das gilt nicht nur von den in der Tabelle angeführten Arten, sondern in derselben Weise von *Cl. viticella kermesina*, *Cl. paniculata*, *Cl. hybr. Ville de Paris* und *Cl. vitulba*. Die Reaktionszeit beträgt mindestens eine halbe bis eine Stunde. Eine geringere Empfindlichkeit zeigten *Tropaeolum Lobbianum*, *Solanum jasminoides* und auffallenderweise auch *Lophospermum scandens*. Bei *Tropaeolum aduncum* konnten sichere Kontaktkrümmungen überhaupt nicht nachgewiesen werden. Wird die Streichzahl bei *Clematis* herabgesetzt, dann werden die Reaktionen schwächer und weniger zahlreich. Aber noch 5maliges Streichen liegt über der Schwelle.

1) Bloß bei *Cl. tubulosa* bleibt eine Reaktion aus.

Bei den Blütenstielen ist die Sensibilität etwas geringer als bei den Laubsprossen. Immerhin werden auch hier bei den empfindlicheren Formen, wie *Cl. hybr. Duke of Edinbourg* und *Cl. hybr. Ville de Paris*, Ablenkungen von 30–40° erzielt. Bei *Tr. aduncum* sind die Reaktionen zweifelhaft, bei *Solanum jasminoides* bleiben solche überhaupt aus¹⁾. Tab. XLIII gibt eine Übersicht über die Experimente.

Tabelle XLIII. Blütenstiele.

Versuchspflanze	Streichzahl 50		Streichzahl 10		Streichzahl 5	
	Zahl d. Individuen	es haben reagiert	Zahl d. Individuen	es haben reagiert	Zahl d. Individuen	es haben reagiert
<i>Clematis coccinea</i>					18	6
„ <i>hybr. Duke of Edinbourg</i>	6	6	14	8	10	0
„ „ <i>Lucie Lemoine</i>			7	3		
„ „ <i>Ville de Paris</i>	6	6				
<i>Lophospermum scandens</i>	19	3				
<i>Solanum jasminoides</i>	11	0				
<i>Tropaeolum aduncum</i>	10	3?				
„ <i>Lobbianum</i>	10	6				

Mit der hohen Kontaktempfindlichkeit geht bei den *Clematis*-Arten ein ausgedehntes Reizleitungsvermögen Hand in Hand, jedoch nicht bei allen Arten in gleicher Weise. So greift (s. Tab. XLIV) bei *Cl. paniculata* und *Cl. Jackmanni* die Reaktion bei Reizung des jüngsten Internodiums in der Mehrzahl der Fälle auch auf das nächstfolgende Internodium über (römische Ziffern!); bei *Cl. hybr. Ville de Paris* erfolgt dies bloß bei einer Minderheit und bei *Cl. vitalba* endlich in unserem Versuch überhaupt nicht. Wie weit diese Leitung erfolgen kann, davon gibt Fig. 29 eine Vorstellung. Das zweite Internodium besaß hier eine Länge von 13 cm und krümmte sich noch bis zur Basis. Bei *Cl. Jackmanni* betrug die Leitung etwa 5–10 cm. Das sind Beträge, die nach den bisherigen Erfahrungen über Haptotropismus außerordentlich hoch sind und nur bei anderen Tropismen ihre Analoga finden.

Seltsamerweise wurde eine Fortpflanzung des Reizes in umgekehrter Richtung bloß in einem Fall beobachtet, und zwar bei

1) Bei beiden Arten sind die Blütenstiele unbehaart!

Cl. hybr. Ville de Paris. Offenbar wird also basipetale Leitung bevorzugt.

Tabelle XLIV.

Versuchspflanze	Gereizt : jüngstes Internodium		Gereizt : nächstfolgendes Internodium	
	Zahl der Individuen	es haben reagiert	Zahl der Individuen	es haben reagiert
<i>Clematis Jackmanni</i>	8	V, 2		
„ <i>paniculata</i>	9	V, 4	8	8
„ <i>vitalba</i>	8	8		
„ <i>hybr. Ville de Paris</i>	7	II, 4	8	I, 7

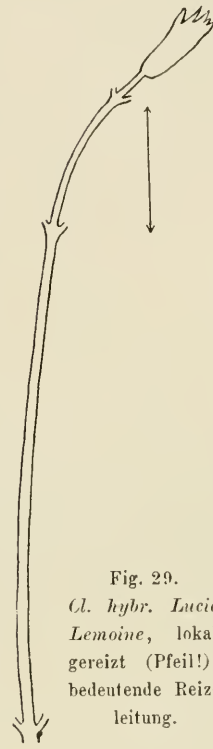


Fig. 29.
Cl. hybr. Lucie Lemoine, lokal gereizt (Pfeil!); bedeutende Reizleitung.

Schließlich wurde, wie auch bei den Blattstielen, der Wirkungsgrad von Gelatine und Wasserstrahl untersucht (s. Tab. XLV). Positiv fielen die Experimente mit *Cl. paniculata* und *Cl. vitalba* aus. Bei beiden reagiert nach 10—20 maligem Streichen mit Gelatinestäbchen etwa die Hälfte der Versuchsobjekte. Bei Anwendung eines 1—2 Minuten andauernden Wasserstrahls sinkt dieser Anteil auf $\frac{1}{3}$ herab, das ist ein Prozentsatz, der die Nutationskrümmungen in den Kontrollversuchen noch um das Doppelte übersteigt.

Tabelle XLV.

Versuchspflanze	Gelatinestäbchen			Wasserstrahl		
	Streichzahl	Zahl der Individuen	es haben reagiert	Zeit der Einwirkung	Zahl der Individuen	es haben reagiert
<i>Clematis paniculata</i>	20	11	5	1,5—2'	40	17
„ <i>tubulosa</i>				1'	10	0
„ <i>vitalba</i>	10—20	21	12	1—1,5'	41	13

Außerdem erschienen die Kontaktreaktionen früher und erreichten ein stärkeres Ausmaß. Mitunter wurden sogar sehr auffällige Reaktionen erzielt. Ein solches Beispiel zeigt Fig. 30, die einen Sproß von *Cl. paniculata* darstellt, der an der bezeichneten Stelle von einem Wasserstrahl getroffen wurde. Die Ablenkung der Spitze übersteigt hier dadurch, daß noch das übernächste Internodium an der Krümmung teilnimmt und der Reiz über 1 dm geleitet wird, 90°.

Mit Blütenstielen wurde nur ein Versuch angestellt, und zwar bei *Cl. coccinea*. Von 9 Stielen, die 1,5 Minuten dem Anprall eines Wasserstrahls ausgesetzt waren, krümmten sich 3, aber nur unbedeutend.

Anhangsweise mag bemerkt werden, daß die Experimente über Kontaktempfindlichkeit der Blattlamina bis jetzt negativ ausfielen. 9 Laubblattspreiten von *Cl. hybr. Lucie Lemoine* und 38 Kronblätter von *Cl. hybr. Ville de Paris*, die z. T. auf der Oberseite, z. T. auf der Unterseite gerieben wurden, zeigten keine Formänderung. Doch wären zahlreichere Versuche hierüber erwünscht.

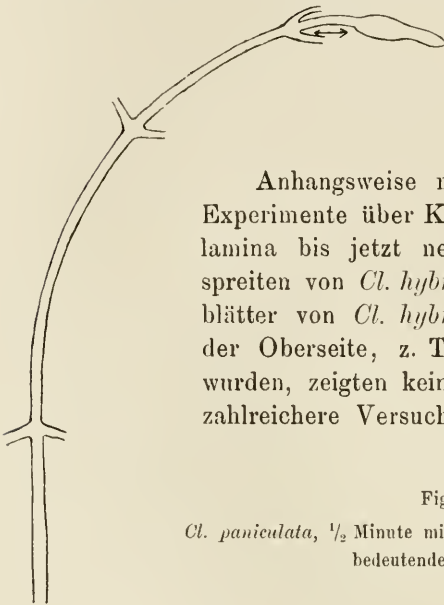


Fig. 30.

Cl. paniculata, $\frac{1}{2}$ Minute mit Wasserstrahl gereizt (Pfeil!);
bedeutende Reizleitung.

Kap. XVI. Rankenpflanzen.

Über die Rankenpflanzen ist nicht viel Besonderes zu sagen. Man hätte vielleicht hier erwarten können, daß die Reizbarkeit der sonstigen Organe bei der hohen Sensibilität der Ranken ebenfalls sehr stark entwickelt wäre. Dies ist aber in nicht sehr ausgeprägter Weise der Fall. Zwar ist im Vergleich zu den nichtkletternden Pflanzen eine bedeutende Zunahme der Kontaktempfindlichkeit zu verzeichnen. Bei etwa der Hälfte der untersuchten Arten reagierten Sprosse und Blattstiele und bei mehr als der Hälfte die Infloreszenzachsen. Aber die Krümmungen waren lange nicht so ausgeprägt wie bei den Blattstielkletterern. Wenn auch in zahlreichen

Experimenten der größere Teil der Serie reagierte¹⁾, so erschienen die Reaktionen doch erst nach zwei bis mehreren Stunden. Die Reaktionszeiten liegen im allgemeinen zwischen denen der Blattstielkletterer und der nichtkletternden Pflanzen. Die Krümmung bleibt meistens auf die gereizte Zone beschränkt. Eine Ausnahme stellt Fig. 31 dar. Hier wurde bei einer nicht näher bestimmten exotischen *Lathyrus*-Art die blütenfreie Basis der Infloreszenzachse gerieben, die Reaktion erschien aber in der Spitze.

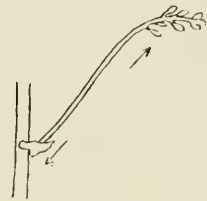


Fig. 31.
Lathyrus sp., haptotropisch gekrümmt (Reizleitung!)

Einen Überblick über die hauptsächlichsten Versuche gibt Tab. XLVI. Hierin bedeutet:

- + = es traten haptotropische Reaktionen auf;
- 0 = es traten keine haptotropischen Reaktionen auf;
- ! = es reagierte über die Hälfte einer Serie.

Tabelle XLVI.

Versuchspflanze	Blattstiel	Laubsproßachse	Infloreszenzachse	Blütenstiel
<i>Actinostemma paniculatum</i>	+!	+		
<i>Ampelopsis heterophylla</i>	0		0	
„ <i>quinquefolia</i>	+!	+!	+!	+ (?)
<i>Bryonia dioica</i>	0	+!	+	
„ <i>alba</i>	+	+!	+	
<i>Cissus antarcticus</i>	0	0		
<i>Cucurbita Pepo</i>	0	0		0
<i>Cyclanthera explodens</i>	+	0		
„ <i>pedata</i>	+	+!	+	
<i>Eceremocarpus scaber</i>	+	+		
<i>Momordica Charantia</i> ²⁾	+	+!		0
<i>Passiflora gracilis</i>	0	0		
„ <i>coerulea</i>	0	0		
„ <i>princeps</i>	0	0		
<i>Pilogyne suavis</i>	0	0		
<i>Sicyos angulata</i>	+	+		
<i>Thladianthe dubia</i>	0	0		
<i>Vitis Labrusca</i>	+	+	0	
„ <i>pterophora</i>	0	0		

1) Die Zahl der auftretenden Krümmungen war im Durchschnitt deutlich größer als bei den nichtkletternden Pflanzen.

2) Die Bestimmung dieser Art verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Gießler (Leipzig).

Im Gegensatz zu den nichtkletternden Pflanzen und den Windern ergaben sich hinsichtlich der Verbreitung der Kontaktempfindlichkeit deutliche Gesetzmäßigkeiten. Die Reaktionen fielen nämlich bei den einzelnen Arten mit nur ganz wenigen Ausnahmen (*Bryonia dioica*, *Cyclanthera explodens*, *Vitis Labrusca*) durchaus gleichsinnig aus. Entweder traten gar keine Krümmungen auf oder sie erschienen bei allen untersuchten Organen. Dies ist aus der Tabelle klar zu ersehen.

Eine Beziehung zwischen der Empfindlichkeit der Ranken und jener der übrigen Organe besteht aber offenbar nicht. So gaben die *Passiflora*-Arten mit ihren äußerst sensibeln Ranken bei einer Reizung von Blattstielen und Laubsprossen keine Reaktionen, während die entsprechenden Versuche mit *Ampelopsis quinquefolia*, deren Ranken sich nur träge krümmen, positiv ausfielen. Und dies ist um so auffälliger, als wir es hier mit einer ganz glatten Spezies zu tun haben. Im einzelnen waren die Daten für den wilden Wein folgende:

Blattstiele (10) nach 3 Std. 4 Kr.; nach 24 Std. 7 Kr.;

Laubsprosse (13) „ 3 „ 3 „ „ 24 „ 7 „

Inflores-

zenzen (13) „ 3 „ 10 „ „ 24 „ 10 „ (2 stark!)

Aus diesen Angaben folgt, daß die Organe, die den Ranken den Ursprung gegeben haben, die höchste Empfindlichkeit besitzen. Auch quantitativ waren die Krümmungen der Blütenstandsachsen die stärksten. Bei *Vitis Labrusca* verliefen die Experimente mit Infloreszenzen zwar ergebnislos, aber hier waren die Blütenstände zur Zeit, als die Versuche stattfanden, schon recht alt.

Besondere Aufmerksamkeit verdiente bei den Rankenpflanzen die Frage, ob hier ebenfalls, wie bei den Keimlingen, in den nicht-rankenden Organen mit Gelatine und Wasserstrahl Krümmungen verursacht werden können. Wäre dies der Fall, dann hätten wir hier eine deutliche Spaltung gegen verschiedenartige mechanische Reize. Versuche wurden aber bloß mit Blütenstielen von *Ampelopsis quinquefolia* und Sprossen von *Bryonia alba*, *Br. dioica* und *Cyclanthera pedata* dargestellt, und zwar mit je 10 Organen. Bei *Ampelopsis* und *Cyclanthera* erschienen je zwei schwache Reaktionen, bei *Bryonia alba* eine. Aber die Krümmungen waren unsicher, und es sind weitere Experimente erforderlich. Bei der Wichtigkeit der Frage wäre es erwünscht, zur Verstärkung der Ausschläge etioliertes Material heranzuziehen.

Kap. XVII. Sonstige Kletterpflanzen.

Nur ganz kurz seien hier die Spreizklimmer und die Wurzelkletterer behandelt. Das Material war hier nicht reichhaltig genug, um ausgedehntere Versuche in Gang zu setzen.

Die Spreizklimmer stehen auf der niedersten Stufe des Kletterns. Organe, die dem aktiven Zugreifen angepaßt wären, fehlen ihnen in derselben Weise wie den Windepflanzen. Aber wie dort, so sind auch hier die Bedingungen für den Eintritt von Kontaktkrümmungen günstig; sie wachsen rasch, und der Reiz wird häufig durch Behaarung verstärkt.

Positive Resultate erhielt ich bei den glatten Sprossen von *Asparagus Sprengeri* und, wie später bei den Kryptogamen vermerkt werden wird, bei denen von *Selaginella Willdenowii*, ferner bei den behaarten Sprossen von *Cucubalus baccifer*; außerdem ist hier *Solanum dulcamara* zu erwähnen, ein fakultativer Winder, der schon bei den Schlingpflanzen behandelt wurde und sowohl mit seinen Laub- und Blühsprossen als auch mit den Blättern deutliche Kontaktreaktionen ausführte. Ergebnislos dagegen verliefen die Versuche mit *Rubus moluccanus* und *Rubia tinctorum*, die beide behaart sind.

Eine besondere Gruppe von Spreizklimmern stellen die derb gebauten, stark verholzten Formen dar, die sich mit massiven Dornen mechanisch an der Stütze festhaken. Bei ihnen waren haptotropische Krümmungen von vornherein nicht sehr wahrscheinlich, und tatsächlich sind auch die Versuche mit kletternden Rosen und *Rubus australis* negativ ausgefallen.

Die Wurzelkletterer stellen eine selbständige Klasse der Kletterpflanzen dar, die sich nach Schenck wohl unabhängig von den Schling- und Rankenpflanzen entwickelt haben. Das Festhalten erfolgt hier durch die Wurzeln, die sich bei den primitiveren Formen einfach in die Ritzen einzwängen. Dazu gesellt sich aber bei ihnen, wie auch bei verschiedenen Epiphyten, die sich nicht immer scharf von den Wurzelkletterern trennen lassen, ein gewisses Maß von Haptotropismus, das die Wurzeln befähigt, sich um feste Körper herumzulegen, so daß man bei manchen Arten von Wurzelranken reden kann (Czapek, Ewart, Treub, Went). Sehr groß scheint aber die Empfindlichkeit, nach der Trägheit der Reaktionen zu urteilen, nicht zu sein, und Newcombe hat auf Grund der Tat-

sache, daß in seinen Versuchen die Krümmungen unter Wasser ausblieben, geschlossen, daß bei dem Vorgange vielleicht der Hydrotropismus die maßgebende Rolle spielte. Wenn, wie bei den Experimenten der genannten Autoren, dauernder Kontakt hergestellt ist, dann wendet sich die Wurzel ja stets der weniger der Transpiration ausgesetzten Seite zu. Um diese Fehlerquelle auszuschalten, wandte ich die Methode der vorübergehenden Kitzelreizung an. Vertreter der Gattungen *Aglauonema*, *Anthurium*, *Ficus*, *Hedera*, *Oncidium*, *Pothos*, *Philodendron* und *Vanda* wurden 50-mal gerieben, aber nur bei einer Art, *Philodendron Imbe*, wurden Krümmungen erzielt¹⁾. Hier zeigten von 10 Wurzeln nach einigen Stunden 4 schwache Reaktionen. Hieraus könnte man schließen, daß bei den Wurzeln der Haptotropismus sehr gering ist oder fehlt. Dabei ist aber zu berücksichtigen, daß die genannten Autoren in der Heimat der Wurzelkletterer, also bei normalen Verhältnissen arbeiteten, während bei uns in den Gewächshäusern zweifellos ungünstigere Bedingungen herrschen. Deswegen wurden zur Ergänzung auch Versuche mit Sprossen und Blattstielen angestellt. Die Experimente mit Sprossen (5 Arten) verliefen bis auf eines ergebnislos. *Pothos argyrea* erwies sich als schwach empfindlich. Auf das Verhalten der Blattstiele wurden 14 verschiedene Formen untersucht. Hiervon reagierten 5, also 36 %, haptotropisch. Es waren dies *Anthurium Kellermanni*, *A. regale*, *Hedera helix*, *Hedera helix f. sagittifolia*²⁾ und *Philodendron lacerum*. Bei *Hedera helix* und *Anthurium Kellermanni* krümmten sich etwa die Hälfte der gereizten Blätter. Die Reaktionen von *Anthurium Kellermanni* waren recht bedeutend, obwohl die Blattstiele wie auch bei *Anthurium regale* einen sehr starken Durchmesser besitzen. Dies wird aber durch die weit auseinander gezogene Wachstumzone ausgeglichen. Bei einem Blatt erstreckte sich die Krümmung auf eine Zone von mehr als 1 dm.

Insgesamt betrachtet gaben auch diese Versuche keine Anhaltspunkte für verstärkte Kontaktreizbarkeit. Vielleicht wirkt dabei mit, daß die meisten Objekte vollständig glatte Oberfläche besaßen, ziemlich derb gebaut waren und nicht immer einen sehr reaktionsfähigen Eindruck machten. Möglich ist aber auch, daß hier wirklich ein Unterschied zu den übrigen Kletterpflanzen besteht.

1) Unter den gereizten Arten befanden sich zum Vergleich auch einige Epiphyten.

2) Reagiert auch auf Gelatine.

Kap. XVIII. Insektenfressende Pflanzen.

Es wäre eine dankenswerte Aufgabe gewesen, zu untersuchen, ob sich bei den Insektivoren eine ähnliche Erhöhung der Kontakt-empfindlichkeit im gesamten Organismus nachweisen läßt wie bei vielen Kletterpflanzen. Allerdings kämen für eine derartige Fragestellung nur diejenigen Insektenfresser in Betracht, die tatsächlich auch haptotropische Greifbewegungen ausführen, nicht aber solche, bei denen der Fang rein mechanisch ausgeführt wird (*Utricularia* usw.). Leider standen mir für diese Untersuchung nur zwei *Drosera*-Arten zur Verfügung: *Dr. binata* und *Dr. rotundifolia*.

Die Blattstiele von *Dr. rotundifolia* scheinen nicht berührungsempfindlich zu sein; 11 Stiele, die auf der einen Flanke 50mal gestrichen wurden, blieben alle gerade. Dagegen erfolgten bei der entsprechenden Reizung von 20 Blütenstandsachsen 4 leichte Krümmungen. Bei *Dr. binata* wurden bloß die Blattstiele untersucht; im Gegensatz zu *Dr. rotundifolia* erfolgten hier schon nach verhältnismäßig kurzer Zeit (2 Stunden) zahlreiche Reaktionen, die bei 6 Blättern (von 20) ein recht erhebliches Ausmaß erreichten und zu einer Ablenkung von etwa 20° führten. Indessen sind diese Befunde zu vereinzelt, um allgemeine Folgerungen zu rechtfertigen.

Kap. XIX. Der Haptotropismus bei Kryptogamen.

Kryptogamen sind, wie schon erwähnt, nur nebenbei untersucht worden, da sonst der Stoff zu sehr angeschwollen wäre. Aber es ist ja nicht zu erwarten, daß sie sich anders verhalten sollten, zumal ja schon einige Fälle von Haptotropismus bekannt geworden sind. Um wenigstens ein einigermaßen abgerundetes Bild zu geben, sind gleichzeitig die zerstreuten Literaturangaben mit einbezogen.

1. Algen.

Hofmeister erwähnt (24), daß Fäden von *Spirogyra* sehr häufig einander umschlingen, und er führt dies Verhalten, ohne aber darüber nähere Versuche angestellt zu haben, auf Kontaktreizbarkeit zurück. Seltsam ist, daß der Vorgang nur dann eintritt, wenn die Fäden sich in feuchter Luft befinden; dies legt die Vermutung nahe, daß an der Reaktion vielleicht Hydrotropismus beteiligt sein könnte.

Sicher dagegen ist Haptotropismus vorhanden bei einer Reihe von Meeresalgen, die typische Rankenorgane zum Festklammern besitzen. Es handelt sich dabei um lauter Florideen, die aber den verschiedensten Familien angehören (39).

Ich selbst untersuchte die Hauptachsen einer *Chara*-Art auf Kontaktkrümmungen, aber ohne jeden Erfolg.

Nebenbei sei bemerkt, daß bei einer Reihe von einzelligen Algen und bei den Spermatozoiden von *Fucus Thigmotaxis* nachgewiesen worden ist (4, 44).

2. Pilze.

Reichhaltiger sind die Angaben über Kontaktreizbarkeit bei den Pilzen. Eine eingehendere experimentelle Bearbeitung haben aber erst die Sporangienträger von *Phycomyces nitens* erfahren. Errera, der die Sensibilität entdeckte, machte folgende interessante Beobachtung: „In der wachsenden Region selbst erfolgt die Krümmung nicht notwendigerweise an dem Punkte, der mit Tusche markiert wurde (— es wurde vom Autor Berührung mit einem Tuschepinsel als Reizmittel verwendet —), sondern immer an der Stelle der größten Wachstumsgeschwindigkeit; bis zu dieser wird der Reiz jedesmal weiter geleitet.“ Nach Wortmann dagegen setzt die Krümmung immer an der Kontaktzone ein und wird allerdings in der Zone stärksten Wachstums maximal (14, 62). Wahrscheinlich handelt es sich hier um individuelle Verschiedenheiten, wie sie uns auch bei *Agrostemma*-Keimlingen genau in derselben Weise begegnet sind. Wortmann stellte dann weiterhin fest, daß für die Sporangienträger dieselben Reizbedingungen gelten wie für die Ranken, daß also Reizung mit Gelatine, Mandelöl, Wasser und Quecksilber wirkungslos ist. Diese Angaben wurden von Trzebinski bestätigt (54). Interessant ist dann weiterhin, daß Wortmann gegenseitiges Umschlingen beobachtete. „Gelingen, was in dichten Kulturen nicht selten geschieht, zwei Fruchträger in der beiderseitigen wachsenden Region miteinander in Berührung, so erfolgt gegenseitige Reizung und Zukrümmung. Auch findet man nicht selten einen kleinen Faden in einigen Schraubenwindungen um einen größeren gewunden. Die horizontale, spiralgige Komponente bei dem Zustandekommen der Schraubenwindungen ist in diesem Falle die längere Zeit vor sich gehende Kontaktkrümmung, die vertikale ist der negative Geotropismus.“ Ich führe diese Stelle hauptsächlich deshalb an, weil sie die weitgehende Übereinstimmung zwischen

unseren Keimlingen und den Sporangienträgern zeigt. Steyer stellte fest (51), daß das Mycel selbst unempfindlich ist, und Trzebinski fand, daß die einseitige Wachstumsbeschleunigung, welche die Krümmung veranlaßt, schon nach 6 Minuten wahrnehmbar wird. Schon Steyer hatte innerhalb des Sporangienträgers selbst Reizleitungen ermittelt. Trzebinski ergänzte diese Befunde dahin, daß auch das Sporangium reizempfindlich ist und daß durch Fortpflanzung der Erregung eine Krümmung im Stiel erzielt werden kann. Der Fall von *Phycomyces* ist deshalb bemerkenswert, weil er zeigt, daß auch bei den Kryptogamen Haptotropismus vorhanden sein kann, ohne ökologisch ausgewertet zu werden.

Weitere Beispiele für Kontaktreizbarkeit führen Büsgen und Ludwig bei verschiedenen Mucorineen, Peronosporeen und Uredineen an (7, 31). Der Reizvorgang ist hier indessen nicht näher analysiert, und da mit dem Sichhinwenden und Anschmiegen gewöhnlich morphologische Veränderungen, Bildung von Haftwarzen usw. Hand in Hand gehen, so lassen sich diese Fälle wohl am besten der Gattung *Cuscuta* unter den höheren Pflanzen an die Seite stellen. Die von Büsgen beobachteten Reaktionen stellten sich nicht nur bei Pilzkeimlingen, sondern auch an den ganzen Mycelien und den Fruchträgern ein.

Während sich diese Angaben alle auf einfache Pilzfäden beziehen, gelang es mir, bei den Fruchtkörperstielen einer nicht näher bestimmten *Coprinus*-Art, die auf dem Holzkübel einer *Nepenthes* im Gewächshaus wuchs, ebenfalls haptotropische Reaktionen zu erhalten¹⁾. Wie bei den Seitenwurzeln von *Phascolus multiflorus* erfolgten hier bei starker Reizung mit Holzstäbchen negative Reaktionen, vielleicht infolge von Wundreiz. Wurde aber die mechanische Wirkung durch Anwendung eines feinen Pinsels abgeschwächt, dann waren die Krümmungen der gereizten Seite zugekehrt. Das Verhalten dieser *Coprinus*-Form verdient deshalb Beachtung, weil daraus hervorgeht, daß auch bei dem Fadengeflecht von Pilzen eine Fortleitung des Kontaktreizes quer durch den Stiel stattfindet, vorausgesetzt natürlich, daß der Krümmungsprozeß dem Schema der Ranken folgt und nicht einfach durch einseitige Wachstums- hemmung bedingt ist.

1) Inzwischen gelang es mir, bei verschiedenen auf Pferdemit kultivierten *Coprinus*-Arten sehr ausgiebige Reaktionen zu erzielen, die zu halbkreisförmigem Überneigen führten.

3. Moose.

Kontaktkrümmungen bei Moosen sind bisher in einwandfreier Weise noch nicht nachgewiesen worden. Denn ob die Umschlingungen, welche die Rhizoiden mancher *Polytrichum*-Arten ausführen, haptotropischer Natur sind, ist noch nicht sichergestellt (24).

Meine eigenen Versuche, die freilich recht spärlich waren, sind alle negativ ausgefallen. Ich experimentierte mit der jungen Seta von *Polytrichum commune*, *Funaria hygrometrica* und einer *Barbula*-Art, ferner mit den Stielen der Archegonienstände von *Marchantia polymorpha*; nirgends traten Krümmungen auf.

4. Pteridophyten.

Bei den Pteridophyten sind Greiforgane bisher nirgends festgestellt worden. Die einzigen Formen von Kletterpflanzen, die auftreten, sind Wurzelkletterer, Spreizklimmer und Winder. Das bekannteste Beispiel ist *Lygodium volubile*, das mit seiner Spindel Stützen umschlingt. Darwin erwähnt ausdrücklich, daß die Art nicht kontaktreizbar sei. Meine eigenen Versuche fielen im entgegengesetzten Sinne aus. Von 15 Spindeln, die in der Spitzenregion gereizt wurden, gaben 7 deutliche Reaktionen.

Weitere Untersuchungen zeigten aber bald, daß *Lygodium* keineswegs einen besonderen alleinstehenden Fall darstellt. Auch die Spindeln der meisten nichtkletternden Farne sind haptotropisch, wengleich die Reaktionen häufig hinter denen von *Lygodium* zurückbleiben. Von 17 Arten gaben nicht weniger als 12, das ist über $\frac{2}{3}$ positive Resultate. Es sind dies: *Adiantum formosum*, *A. cuneatum*, *Allosurus falcatus*, *Aneimia phyllitides*, *Aspidium decompositum*, *Asplenium obliquum*, *Doodya media*, *Hypolepis repens*, *Neurogramme calomelanos*, *N. tartareum*, *Nipholobus sp.*, *Polystichum capense* und *Pteris serrulata*. Ergebnislos war die Reizung bei *Asplenium fragrans*, *Diplazium ceylanicum*, *Polyppodium Karwinckianum*, *Polystichum falcatum* und *Pteris flabellata*. Wie man erkennt, kommt Kontaktreizbarkeit bei den verschiedensten Gattungen vor, aber innerhalb derselben Gattung können sensible und nichtempfindliche Formen nebeneinander stehen.

Man könnte die Frage aufwerfen, warum gerade die Farnspindeln so zahlreiche Fälle von Haptotropismus liefern. Ich möchte zwei Umstände dafür verantwortlich machen; die Wedelspitze zeichnet sich durch ein außerordentlich schnelles Wachstum aus; dazu

gesellt sich dann die Wirkung der rauhen Oberfläche. Die Farnspindeln sind ja gewöhnlich im Besitz von Haaren und Spreuschuppen.

Mit anderen Pteridophyten wurden nur wenige Versuche angestellt. Blattstiele von *Marsilea quadrifolia*, *M. Drummondii* und *Marsilea hirsuta* blieben gerade, während die Wurzelträger von *Selaginella Martensii* und die Laubsproßachsen von *S. Willdenowii* deutliche Krümmungen ausführten. Hierzu mag bemerkt werden, daß *Selaginella Willdenowii* ein typischer Spreizklimmer ist, der sehr rasch wächst und mehrere Meter an der Stütze emporklettert. Infolgedessen war ein günstiger Ausfall des Versuchs von vornherein zu erwarten.

Kap. XX. Allgemeine Betrachtungen zum zweiten Teil.

Es war das Ziel der Untersuchungen dieses II. Teils, zu ermitteln, ob wirklich, wie Darwin vermutet, die Berührungsempfindlichkeit eine allgemein verbreitete Eigenschaft pflanzlicher Organe ist, und unsere Resultate haben diese Annahme bestätigt. Bei den nichtkletternden Pflanzen ist etwa $\frac{1}{3}$ aller Versuche positiv ausgefallen. Die Reaktionen waren nicht immer sehr auffällig, aber immerhin, sie waren vorhanden. Und wir sind auch Tatsachen begegnet, die uns davor warnen, aus dem Ausbleiben von Krümmungen sofort auf mangelnde Sensibilität zu schließen. Die pflanzlichen Gebilde, die im zweiten Teil die Grundlage für die Experimente bildeten, zeichnen sich vielfach durch schlechte Reaktionsfähigkeit aus, besonders infolge des langsamen Wachstums. Nun haben aber die Versuche des ersten Teils ergeben, daß es durch Beeinflussung des Wachstums, durch Etiolement möglich ist, haptotropische Krümmungen bei sämtlichen untersuchten Arten zu erzielen. Ferner haben wir Beispiele dafür kennen gelernt, daß auch ausgewachsene, nicht mehr reaktionsfähige Organteile den Reiz noch zu perzipieren vermögen. Infolgedessen mag die Kontaktempfindlichkeit in Wirklichkeit noch viel größere Verbreitung besitzen, als wir mit unseren Versuchsmethoden zu ermitteln vermögen. Doch wäre es müßig, hierüber länger zu diskutieren. Uns genügt vielmehr die Feststellung, daß sehr viele Pflanzenarten haptotropisch reagieren, ohne offenbar aus dieser Fähigkeit irgend einen Nutzen zu ziehen. Auf diese Art wird einem logischem Bedürfnis Genüge geleistet. Denn es ist ja schwer einzusehen, wie ein Vermögen

gerade dann aufgetaucht sein soll, wenn es notwendig wurde. Die ganze Verfeinerung, die anatomische und morphologische Ausgestaltung, all das kann man aus dem Gebrauche erklären, nicht aber die erste Anlage selbst. Setzt man aber voraus, daß die Berührungsempfindlichkeit wirklich eine allgemeine Zelleigenschaft ist, dann wird es verständlich, wie sie bei den fernstehenden systematischen Gruppen in den Dienst der verschiedensten Aufgaben gestellt werden konnte.

Schon bei den Einzelligen begegnet man Erscheinungen, die sich den haptotropischen Reaktionen an die Seite stellen lassen, und die unter dem Namen Thigmotaxis zusammengefaßt worden sind. Solche Thigmotaxis kommt auch noch den freibeweglichen einzelligen Zuständen höherer Pflanzen — und wie nebenbei bemerkt sein mag — auch höherer Tiere zu. So ist sie von Bourdet (4) für *Fucus*-Spermatozoiden, von Massart (32) für die Spermatozoiden vom Frosch nachgewiesen worden. Auch ist es noch nicht ausgemacht, ob sie nicht auch bei den Pollenschläuchen der Phanerogamen vorhanden ist, obwohl Mioshi ebenso wie Kny in dieser Beziehung einen ablehnenden Standpunkt einnehmen (28, 34).

Dazu gesellt sich vor allem bei Fadenalgen und Pilzen eine weitere Form von Reizbarkeit, die dem Haptotropismus nahesteht. Es ist dies das Vermögen, auf einen Kontakt mit festen Körpern durch Produktion von Haft- oder Saugorganen zu reagieren. Auch bei höheren Pflanzen kommt ein solches Verhalten vor, und es kann, wie bei *Cuscuta*, mit richtigem Haptotropismus vergesellschaftet sein¹⁾.

Daneben liefern aber ebenfalls schon Algen und Pilze typische Beispiele für haptotropische Sensibilität, und diese läßt sich dann durch das ganze Pflanzenreich bis in die höchsten Gruppen verfolgen. Es ist wohl bloß ein Zufall, wenn die Moose bis jetzt in dieser Hinsicht eine Lücke darstellen.

Unsere Untersuchungen betrafen hauptsächlich die Angiospermen, und auf diese wollen wir hier zusammenfassend etwas näher eingehen. Für uns ist von besonderer Bedeutung, daß auch bei den nichtkletternden Arten die verschiedensten Organe haptotropische

1) Auf die Beziehungen zwischen Seismonastie und Haptotropismus wurde schon in Kap. XII des ersten Teils ausführlich hingewiesen.

Sensibilität besitzen können; sie tritt ebensowohl bei Blattstielen, Laubspossen, Infloreszenzachsen und Blütenstielen auf. Diese Tatsache macht es begreiflich, wie jedes dieser Organe sich zu einem Greiforgan entwickeln konnte. Wie unsere Experimente nun weiterhin ergeben haben, ist es bald der Blattstiel, bald der Sproß, der eine größere Sensibilität besitzt, und man kann sich leicht vorstellen, wie solche individuellen Verschiedenheiten den Gang der phylogenetischen Entwicklung bestimmen konnten. Im einen Fall werden, wenn wir gleich die höchsten Phasen herausgreifen wollen, Phyllo-, im andern Kaulomranker entstehen. Dazwischen liegt aber ein weiter Weg der Umbildung und Ausgestaltung. Aus der ungemein formenreichen Gruppe der Kletterpflanzen lassen sich die einzelnen Etappen der Entwicklung noch deutlich herauschälen. Wesentlich ist, daß vielfach die Funktion vorhanden ist, ohne daß dies morphologisch irgendwie zum Ausdruck kommt. So besitzen die Zweige vieler Zweigklimmer durchaus normales Aussehen und normale Beblätterung, die rankenden Blütenstiele von *Vitis serjaniucifolia* tragen Blüten, und auch die Blätter der Blattstielkletterer zeigen, wenn man von einigen Besonderheiten des Gefäßbündelverlaufs absieht, keine augenfälligen Merkmale ihrer biologischen Aufgabe. Erst im weiteren Verlauf setzt dann die Umgestaltung ein, und schließlich entsteht gleichzeitig auf verschiedenen unabhängigen Entwicklungslinien die Ranke, ein Gebilde, dem man seine Herkunft nicht mehr ansieht. Darüber findet sich eine reiche Fülle von Beobachtungsmaterial bei Schenck (48) in seiner umfassenden Arbeit über Lianen. Gerade die deszendenztheoretisch bedeutsamen Gesichtspunkte sind in diesem Werke besonders scharf hervorgehoben.

Schenck nimmt nun an, daß bei der Entstehung der Lianen (im weitesten Sinn) der Lichtmangel eine entscheidende Rolle gespielt habe. Er stützt sich dabei auf die Tatsache, daß Pflanzen, wenn sie aus dem Licht in den Waldesschatten versetzt werden, ihre Internodien bedeutend strecken und in eine Phase beschleunigten Wachstums eintreten. „Von den Exemplaren werden nach Versetzung in den Wald diejenigen blühen und fruchten, welche am höchsten, bis in die Kronen der Stützbäume hinein, gelangt sind, mithin am besten sich zu kletternder Lebensweise erprobt haben, und diese werden die für das Klettern günstigen Eigenschaften auf die Nachkommen vererben und infolge der Selektion verstärken.“

Auf Grund unserer Feststellungen können wir nun noch einen Schritt weiter gehen. Die durch das Waldesdunkel hervorgerufene Wachstumsbeschleunigung muß ihren Einfluß auch nach anderer Richtung geltend machen. Wie wir gesehen haben, gaben bei totaler Verdunkelung die Keimlinge sämtlicher untersuchten Pflanzenarten haptotropische Krümmungen. In derselben Weise, wenn auch nicht so ausgeprägt, wird der Waldesschatten, wo die Lianen ja zu Hause sind, wirken. Etiolement und haptotropisches Reaktionsvermögen sind Eigenschaften, die einander proportional sind. Dazu kommt aber noch ein weiterer Umstand. Bei ausgeprägten Kletterpflanzen ist der Stengel meistens sehr schlaff und darauf angewiesen, sich an eine Stütze anzuschmiegen. Wo noch keine besonderen Greiforgane ausgebildet sind, da bedarf es anderer Mittel, um ein Abgleiten zu vermeiden. Dieser Aufgabe dienen besonders bei den primitivsten Lianen, den Spreizklimmern, Haare, die oft in sehr zweckentsprechender Weise gebaut sind (Reusenhaare). Nun haben vor allem die Versuche des XIII. Kap. ergeben, daß gerade behaarte Pflanzenarten in auffallendem Maße zu haptotropischen Krümmungen neigen und in dieser Beziehung glatten Objekten weitaus überlegen sind.

So stellen schnelles Wachstum und starke Behaarung zwei Merkmale dar, die bei der Mehrzahl der primitiven Lianen zweifellos vorhanden und einer Entwicklung von Greiforganen besonders günstig sind. Leider war die Zahl der mir zur Verfügung stehenden Spreizklimmer zu gering, um den sicheren Nachweis zu erbringen, daß hier allgemein die Kontaktreizbarkeit gegenüber den nichtkletternden Pflanzen erhöht ist. Sichere Anhaltspunkte dafür boten sich aber bei den andern untersuchten Gruppen von Kletterpflanzen, bei denen durchweg auch in den nicht zum Festhalten bestimmten Organen eine erhöhte Sensibilität zutage trat; die entsprechenden Daten sind in Tab. XLVII zusammengestellt. Es zeigt sich, daß schon bei den Schlingpflanzen ein deutlicher Fortschritt gegenüber der ersten Gruppe zu verzeichnen ist. Die Zahl der Arten, die mit ihren Blattstielen und Sprossen haptotropische Krümmungen ausführen, ist etwa doppelt so groß. Hätte Darwin (11) recht, daß die Schlingpflanzen die Ausgangsformen für Blattstielkletterer und Rankenpflanzen darstellen, eine Annahme, die er dadurch stützt, daß manche Blattstielkletterer winden, und daß es Gattungen gibt, die gleichzeitig Blattstielkletterer, Schling- und Rankenpflanzen enthalten, hätte Darwin in diesem Punkte recht, dann würde unser Nachweis der erhöhten Kontaktreizbarkeit als

weiteres Argument angeführt werden können. Aber Schenck betont mit Recht, daß die von Darwin herbeigezogenen Fälle bloß Ausnahmen sind, und daß Winden und Ranken Eigenschaften darstellen, die sich im allgemeinen ausschließen und deshalb gerade so selten miteinander vereint vorkommen. Schlingpflanzen und Rankenpflanzen stellen demnach zwei selbständige Entwicklungslinien dar, die ihr ausgeprägtes haptotropisches Reaktionsvermögen von ihren mutmaßlichen Vorfahren, den Spreizklimmern, überkommen haben. Bei den Schlingpflanzen wurde diese Fähigkeit nicht weiter ausgewertet, da das Winden um die Stütze ausreichend schon allein durch Geotropismus und Zirkumnutation ermöglicht wird, und die Kontaktreizbarkeit infolgedessen höchstens eine ergänzende Rolle spielt. Bei den Rankenpflanzen und ihren Vorläufern war es aber gerade der Haptotropismus, der mehr und mehr gesteigert wurde und so die Handhabe für die kletternde Lebensweise bot.

 Tabelle XLVII¹⁾.

Versuchspflanze	Blattstiele			Laubspresse			Infloreszenzachse			Blütenstiele		
	Zahl d. untersuchten Arten	Zahl der reagierend. Arten	dasselbe in o/o	Zahl d. untersuchten Arten	Zahl der reagierend. Arten	dasselbe in o/o	Zahl d. untersuchten Arten	Zahl der reagierend. Arten	dasselbe in o/o	Zahl d. untersuchten Arten	Zahl der reagierend. Arten	dasselbe in o/o
Nichtklett. Pflanzen .	66	21	32	32	10	31	34	13	38	36	7	19
Schlingpflanzen . .	13	9	69	24	12	50						
Blattstielkletterer .	16	16	100	13	12	92				8	6	75
Rankenpflanzen . .	19	9	47	19	10	53	8	5	63			

Vielleicht liegt der Fall gerade umgekehrt, als Darwin meint. Es ist möglich, daß die Blattstielkletterer, die gleichzeitig winden, diese Fähigkeit erst nachträglich erworben haben, eben infolge ihrer Kontaktreizbarkeit, die, wie unsere Tabelle zeigt, in hohem Maße auch dem Laubspriß zu eigen ist. Es sind einige Merkmale vorhanden, welche die Windungsart der typischen Schlingpflanzen von derjenigen der Blattstielkletterer unterscheiden. Während bei jenen die Windungen ungemein regelmäßig ausgebildet sind, weisen sie bei diesen große Unregelmäßigkeiten auf, gerade Strecken sind eingeschaltet und, was besonders wichtig ist, die Winderichtung ist nicht konstant, sondern wechselt von Zeit zu Zeit. Das gilt von

1) Gegen Tab. III der vorläufigen Mitteilung erweitert.

Lophospermum, das gilt von den hier in Betracht kommenden *Clematis*-Arten, das gilt aber auch, wie hier anschließend bemerkt sein mag, von *Cuscuta*, für die Berührungsempfindlichkeit schon lange nachgewiesen worden ist (41, 43). Und gerade bei dieser Pflanze hat sich gezeigt, daß sie auch horizontale Stützen zu umwinden vermag, eben weil das Winden hier vom Geotropismus unabhängig ist.

Daß auch bei *Lophospermum* das Winden eine Folge der Kontaktreizbarkeit ist, geht aus einer Angabe Darwins hervor, wonach der Sproß eine dargebotene Stütze ergreift und ähnlich wie eine Ranke umklammert.

Wir hätten demnach zwei Arten von Winden zu unterscheiden:

1. solches, das im wesentlichen durch Zusammenwirken von Zirkumnutation und Geotropismus bedingt ist und zu ideal ausgebildeten Spiralen führt; hierher gehören die eigentlichen Schlingpflanzen;
2. solches, das der Kontaktreizbarkeit seine Entstehung verdankt und durch unregelmäßige, stellenweise unterbrochene, der Richtung nach wechselnde Umläufe charakterisiert ist; hierher ist außer den schon genannten Fällen vielleicht auch zu rechnen das gegenseitige Sichumschlingen von etiolierten Keimlingen, ferner das Umwinden von Algenfäden, Pilzhyphen und Moosrhizoiden.

Während also die Schlingpflanzen eine selbständige Stellung einnehmen, sind die Zweigklimmer und die Blattstielkletterer als die Übergangsglieder von den Spreizklimmern zu den Rankenpflanzen anzusehen. Dafür gibt es zweifelloso Belege, auf die Schenck hinweist. Wir können uns vorstellen, daß Kontaktkrümmungen, die ursprünglich wohl mehr zufälligerweise entstanden, durch Anpassungsvorgänge immer weiter ausgebildet wurden. Dieser Prozeß braucht sich aber nicht so schematisch abgespielt zu haben, daß auf der einen Seite bloß die Sensibilität der Blattstiele, auf der anderen diejenige bestimmter Achsenorgane verstärkt wurde, vielmehr nahm wohl in der Mehrzahl der Fälle die Empfindlichkeit im gesamten Organismus zu. Darauf deutet das Verhalten der Blattstielkletterer hin (s. Tab. XLVII). Fast bei sämtlichen untersuchten Arten sind auch die Laubsprosse und die Blütenstiele berührungsempfindlich und zwar in solchem Grade, daß z. T. schon nach 5 maligem Streichen deutliche Reaktionen eintreten, und daß

bei stärkerer Reizung eine Ablenkung von 90° erzielt werden kann. Darwin, der schon zwei Fälle derart kannte (Sprosse von *Lophospermum scandens* und Blütenstiele von *Maurandia semperflorens*), spricht die Vermutung aus, daß sich die Berührungsempfindlichkeit erst sekundär von dem Greiforgan auf die anderen Pflanzenteile verbreitet habe. „Wir dürfen vermuten, daß infolge des Prinzips der Korrelation das Bewegungsvermögen von jungen Internodien auf die Blütenstiele und die Empfindlichkeit von den Blattstielen auf die Blütenstiele übertragen worden“ (11).

Man kann in dieser Frage aber auch anderer Ansicht sein, und unsere Ergebnisse sprechen eher für die Deutung, daß bei dem Übergang zur kletternden Lebensweise die haptotropische Sensibilität im ganzen Organismus gleichzeitig gesteigert wurde, aber nicht gleichmäßig, sondern derart, daß die Blätter allmählich einen immer weiteren Vorsprung erlangten. Die Blattstielkletterer stellen in dieser Hinsicht den primitiveren Typus dar. Bei ihnen ist der Unterschied der Empfindlichkeit zwischen Blattstielen und übrigen Organen noch nicht so ausgeprägt. Bei den Rankenpflanzen dagegen ist die Abstufung viel weiter fortgeschritten, einmal deswegen, weil in den Ranken selbst die Sensibilität eine außerordentliche Höhe erreicht hat, dann aber auch deshalb, weil die anderen Teile, wie aus der Tab. XLVII zu ersehen ist, nicht in derselben Weise Schritt gehalten haben, wie bei den Blattstielkletterern. Immerhin ist auch hier gegenüber den nichtkletternden Pflanzen ein deutlicher Fortschritt vorhanden.

Aber die Rankenpflanzen erweisen sich noch in anderer Hinsicht als die höher stehende Gruppe; denn ihre weitergehende Differenzierung gibt sich auch darin zu erkennen, daß die Sensibilität selbst ihren Charakter geändert hat. Denn in derselben Weise wie die etiolierten Keimlinge reagieren die Blattstielkletterer — sowohl Blattstiele als auch Sprosse — vielfach auch dann, wenn sie mit Gelatinestäbchen und Wasserstrahl gereizt werden. Dieses Vermögen geht den Ranken trotz ihrer hohen Empfindlichkeit für anders geartete Reizung ab. Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir dieser Tatsache eine biologische Interpretierung geben. Wäre die Sensibilität für gleichmäßigen Druck in demselben Maße gesteigert worden, wie die für verschieden starke Beanspruchung diskreter Punkte, dann müßten die Ranken sich bei jedem Regenfall einrollen. Ihre Verhaltensweise ist also durchaus zweckmäßig, wenngleich wir noch nicht einsehen, auf welchem Wege diese Anpassung erreicht wurde.

Zusammenfassung der Resultate.

Die theoretischen Folgerungen aus unseren Experimenten sind in Kap. XII und XX gegeben. Hier sollen nur die unmittelbaren Versuchsergebnisse ganz kurz zusammengestellt werden.

I. Versuche mit etiolierten Keimlingen.

1. Haptotropische Krümmungen treten bei allen Arten auf; sie sind um so auffälliger, je raschwüchsiger und zarter das Objekt ist. Bei *Agrostemma Githago* kann im besten Fall die Reaktion schon nach einer Minute einsetzen und so weit fortschreiten, daß die Kotyledonen den Boden berühren. Der Krümmungsvorgang setzt in der maximalen Wachstumszone ein und breitet sich von da aus auf die benachbarten noch streckungsfähigen Zonen aus. Die erste positive Krümmung geht häufig in eine negative über.

2. Je stärker die Reizung ist, desto größer ist die Zahl der reagierenden Individuen, desto größer ist der Ablenkungswinkel und desto geringer ist die Reaktionszeit. Die beiden letzten Punkte haben aber nur Gültigkeit bis zu einer gewissen oberen Grenze, von der ab Überreizung eintritt. Bei kontinuierlicher Reizung scheint ähnlich wie bei *Mimosa* Gewöhnung stattzufinden.

3. Bei der Reizung alternierender Flanken hat sich das Webersche Gesetz als gültig erwiesen. Die Zahl der eintretenden Reaktionen ist abhängig von dem relativen Verhältnis der Streichzahlen. Dieselbe absolute Reizdifferenz ist um so wirkungsloser, je höher die Streichzahl ist. Ein Maß für die Unterschiedsempfindlichkeit liefert die Tatsache, daß ein Reizverhältnis von 10:9 noch bei fast $\frac{1}{3}$ der Individuen zu Krümmungen im Sinne der stärkeren Reizung führt.

4. Versuche mit lokalisierter Reizung ergaben, daß die Sensibilität bei den Dikotyledonenkeimlingen über den ganzen Keimstengel verbreitet ist. Meistens findet eine Reizleitung in akropetaler und basipetaler Richtung statt, die oft mehrere Zentimeter erreicht. Manche Keimlinge reagieren auch dann, wenn eine ausgewachsene Zone der Stengelbasis gerieben wird; die Krümmungen erscheinen dann außerhalb der Perzeptionszone.

5. Die Gramineen zeigen ihrem abweichenden Bau entsprechend besondere Verhältnisse. Beim *Avena*-Typus ist die ganze Koleoptile ausschließlich einer nahezu empfindungslosen Spitzenzone etwa gleich sensibel, während das Hypokotyl, falls es entwickelt wird

erheblich zurücksteht. Der *Panicum*-Typus zeigt umgekehrtes Verhalten. Das Hypokotyl ist maximal, die Koleoptile schwach empfindlich. Auch bei den Gramineen kommen Reizleitungen vor, die nach beiden Richtungen über die Grenze von Koleoptile und Hypokotyl fortschreiten können.

6. Reaktionen erfolgen fast durchweg auch dann, wenn die Keimlinge mit Gelatinestäbchen und Wasserstrahl gereizt werden; doch sind die Krümmungen schwächer. Bei *Vaccaria parviflora* wurde ein freilich unbedeutender Erfolg selbst dann erzielt, wenn die Keimstengel mit der rheotropischen Versuchsanordnung einem laugsamen Wasserstrom ausgesetzt wurden.

7. Werden die Keimlinge vor der haptotropischen Reizung dekapitiert, dann erscheinen bei den Dikotyledonen die Reaktionen meistens stark gedämpft, während bei den Gramineen eine solche Hemmung fast stets ausbleibt. Reizt man die Spitze lokal und dekapitiert dann nach einer Minute den Keimling 1 cm unterhalb der Perzeptionszone, dann führt mitunter der Stumpf ungeachtet der Operation eine Kontaktkrümmung aus.

8. Haptotropische Sensibilität läßt sich auch bei älteren Keimlingen nachweisen, die schon mehrere Internodien besitzen. Die Reizleitung kann hier über die Internodiengrenzen fortschreiten.

9.- Positiver Haptotropismus zeigte sich ferner bei den Seitenwurzeln von *Phaseolus multiflorus*, den Blattstielen von *Lupinus albus* und *Phaseolus multiflorus* und der Lamina von *Allium Cepa*.

II. Versuche mit älterem, nichttetioliertem Material (Gewächshaus- und Freilandpflanzen).

10. Reizt man die Blattstiele, Laubsprosse, Infloreszenzachsen und Blütenstiele von Phanerogamen durch häufiges Streichen, so erhält man etwa bei $\frac{1}{3}$ der Arten positive Reaktionen. Die Krümmungen sind naturgemäß schwächer als bei Keimlingen, die Reaktionszeit ist länger. Behaarte Objekte besitzen meist eine erhöhte Empfindlichkeit. Auch Reizleitungsvorgänge treten auf, die über die Internodiengrenzen hinübergreifen und 5 cm umfassen können. Gelatinereizung ist in vereinzeltten Fällen erfolgreich.

11. Gegenüber den nichtkletternden Pflanzen besitzen die Windpflanzen ein erhöhtes Maß von Kontaktreizbarkeit sowohl in Blattstielen als auch Sprossen. Bei *Humulus lupulus* konnte durch gegen-

sinnige Reizung ein Ablösen von der Stütze erzielt werden. Für das Windephänomen ist die Sensibilität jedoch wohl nur von sehr nebensächlicher Bedeutung.

12. Bei den Blattstielkletterern ist die Kontaktempfindlichkeit keineswegs auf die Blattstiele beschränkt, sondern fast ausnahmslos geben auch Laubsprosse und Blütenstiele auffallende haptotropische Reaktionen. Ablenkungen von 90° sind keineswegs selten; die Reaktionszeit ist im Vergleich zu den nichtkletternden Pflanzen stark verkürzt. Bei *Clematis*-Arten kann der Reiz bis zu 1 dm geleitet werden. Bei den behaarten Formen ist auch Reizung mit Gelatine und Wasserstrahl wirksam.

13. Bei den Rankenpflanzen ist die Berührungsempfindlichkeit in dem übrigen Organismus nicht so stark erhöht wie bei den Blattstielkletterern. Immerhin zeigen sie, wie die beiden vorstehenden Gruppen, vor den Nichtkletterern einen deutlichen Vorsprung. Eine Proportionalität zwischen der Empfindlichkeit der Ranken und jener der Blattstiele und Laubsprosse besteht nicht.

14. Ob auch bei den Spreizklimmern, Wurzelkletterern und Insektivoren die Kontaktreizbarkeit in Blatt- und Achsenorganen allgemein erhöht ist, müßte erst durch ausgedehntere Versuche entschieden werden. Die Zahl der untersuchten Arten ist zu gering, um sichere Schlüsse zuzulassen. Bei den seimonastischen Pflanzen ist wenigstens in den in reicherm Maße herangezogenen Blattstielen keine Steigerung der Sensibilität nachweisbar.

15. Auch bei den Kryptogamen besitzt der Haptotropismus, soweit dies untersucht ist, anscheinend weite Verbreitung, ohne indes in allen Stämmen zu biologischer Ausbeutung geführt zu haben. Besonders günstige Objekte stellen die Spindeln der meisten Farnarten dar.

Anhang.

Zu Kap. II. Zusammenhang zwischen Reizstärke und Reaktionsverlauf.

Tabelle XLVIII. *Avena sativa*.

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:			Dasselbe in Prozent:		
		20'	40'	60'	20'	40'	60'
20	33	30	33	33	91	100	100
5	26	23	26	26	88	100	100
1	41	6	15	18	15	37	44

Tabelle XLIX. *Bidens tripartita*.

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				Dasselbe in Prozent:			
		20'	40'	60'	80'	20'	40'	60'	80'
20	12	7	10	11	11	58	82	92	92
5	17	6	11	12	12	35	65	70	70
1	26	1	5	5	5	4	19	19	19

Tabelle L. *Helianthus annuus*.

Streichzahl	Zahl d. Individuen	Es haben reagiert nach:							Dasselbe in Prozent:						
		20'	40'	60'	80'	100'	120'	180'	20'	40'	60'	80'	100'	120'	180'
100	6	3	5	6	6	6	6	6	50	83	100	100	100	100	100
50	16	7	10	13	15	15	15	15	44	63	81	94	94	94	94
20	14	1	3	6	8	10	11	12	7	21	43	57	71	79	86

Tabelle LI. *Hordeum vulgare*.

Streichzahl	Zahl d. Individuen	Es haben reagiert nach:							Dasselbe in Prozent:						
		20'	40'	60'	80'	100'	120'	180'	20'	40'	60'	80'	100'	120'	180'
20	42	15	25	29	32	32	32	32	36	60	69	76	76	76	76
1	40	1	7	12	15	17	20	20	3	18	33	38	43	50	50

20*

Tabelle LII. *Linum usitatissimum.*

Streich- zahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				Dasselbe in Prozent:			
		20'	40'	60'	80'	20'	40'	60'	80'
20	11	9	11	11	11	82	100	100	100
10	21	17	19	19	19	81	90	90	90
1	30	10	15	17	18	33	50	57	60

Tabelle LIII. *Panicum miliaceum.*

Streich- zahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					Dasselbe in Prozent:				
		20'	40'	60'	80'	100'	20'	40'	60'	80'	100'
20	21	17	20	21	21	21	81	95	100	100	100
10	24	18	22	22	22	23	75	92	92	92	96
5	24	12	21	22	23	23	50	88	92	96	96
1	26	10	15	16	19	20	38	58	67	79	83

Tabelle LIV. *Ricinus communis.*

Streich- zahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						Dasselbe in Prozent:					
		20'	40'	60'	80'	100'	180'	20'	40'	60'	80'	100'	180'
100	8	1	2	4	7	8	8	13	25	50	88	100	100
10	17	0	1	2	5	7	10	0	6	12	29	41	58

Tabelle LV. *Secale cereale.*

Streich- zahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				Dasselbe in Prozent:			
		20'	40'	60'	80'	20'	40'	60'	80'
20	47	25	38	39	39	53	81	83	83
10	31	11	17	18	19	35	55	58	61

Tabelle LVI. *Silybum Marianum.*

Streich- zahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						Dasselbe in Prozent:					
		20'	40'	60'	80'	100'	120'	20'	40'	60'	80'	100'	120'
20	24	6	11	17	19	19	19	25	46	71	79	79	79
10	32	1	2	9	12	12	15	3	6	28	38	38	47
5	32	0	0	6	7	8	13	0	0	19	22	25	41

Tabelle LVII. *Triticum vulgare.*

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					Dasselbe in Prozent:				
		20'	40'	60'	80'	120'	20'	40'	60'	80'	120'
20	31	25	29	29	29	29	81	94	94	94	94
10	26	8	16	19	19	19	31	62	73	73	73
1	67	14	25	33	35	37	21	37	49	54	55

Tabelle LVIII. *Zea Mays.*

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						Dasselbe in Prozent:					
		20'	40'	60'	80'	100'	180'	20'	40'	60'	80'	100'	180'
50	14	5	12	14	14	14	14	36	86	100	100	100	100
10	6	1	3	6	6	6	6	17	50	100	100	100	100
1	18	1	1	3	5	5	6	6	6	16	28	28	33

Zu Kap. III. Reizung alternierender Flanken.

Tabelle LIX. *Agrostemma Githago.*

Verhältnis der Streichzahlen	Zahl der Individuen	Es haben reagiert in Prozent
1 : 0	40	70
5 : 4	37	57
10 : 9	58	29

Tabelle LX. *Vaccaria parviflora.*

Verhältnis der Streichzahlen	Zahl der Individuen	Es haben reagiert (in %)	Verhältnis der Streichzahlen	Zahl der Individuen	Es haben reagiert (in %)	Verhältnis der Streichzahlen	Zahl der Individuen	Es haben reagiert (in %)
1 : 0	17	29	5 : 0	18	67	10 : 0	18	72
5 : 4	32	19	10 : 5	23	52	20 : 10	16	50

Zu Kap. IV. Lokalisierte Reizung bei Dikotyledonen.

Bei den Serien mit lokaler Reizung bedeutet:

arabische Ziffer: Perzeptionszone gekrümmt;

" " mit Strich: nicht Perzeptionszone, sondern maximale Wachstumszone gekrümmt;

römische " ganzer Keimling gekrümmt.

Tabelle LXI. *Brassica Napus* (schlechte Leitung!).

Art der Reizung	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					
			20'	40'	60'	80'	100'	120'
Total	50	8	6	8	8	8	8	8
Spitze (4 mm) . .	50	30	4	8	11	II, 10	II, 11	II, 12
Basis (4 mm) . . .	50	19	0	7	11	12	13	13

Tabelle LXII. *Helianthus annuus* (6–10 cm hoch).

(Günstige Serie; sonst im Kontrollversuch [ungereizt] gewöhnlich mehr Nutationskrümmungen.)

Art der Reizung	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
			20'	40'	60'	80'	100'	120'	180'
Total	50	16	7	10	13	15	15	15	15
Spitze d. Keiml. (1 cm)	50	18	2	5	8	9	II, 10	V, 7	VI, 6
Basis " " "	50	25	0	0	5'	11'	I, 12'	I, 13'	VII, 7'
Kontrolle (ungereizt)	0	19	0	0	1	2	2	2	3

Tabelle LXIII. *Lupinus albus* (6–8 cm).

Art der Reizung	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:			
			1 h	2 h	3 h	4 h
Keimling total . .	50	23	9	18	20	20
Spitze d. Keiml. (1 cm)	50	17	0	8	IV, 7	VI, 8
Basis " " "	50	23	1	3, I, 1'	9, I, 3'	8, II, 3'

Tabelle LXIV. *Vaccaria parviflora*.

Art der Reizung	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
			20'	40'	60'	80'	100'	120'	180'
Keimling total . . .	50	13	5	11	13	13	13	13	13
Spitzed. Keiml. (4 mm)	50	13	1	II, 1	III, 1	III, 6	III, 6	IV, 5	VII, 2
Basis " " "	50	14	1	II, 2	II, 3	II, 3, 1'	III, 3, 1'	IV, 3	IV, 3

Tabelle LXV. Spitze des Keimlings total gereizt (4—10 mm).

Versuchspflanze	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
			20'	40'	60'	80'	100'	120'	180'
<i>Beta vulgaris</i> . . .	20	18	1	I, 6	VI, 7	VII, 7	VII, 7	VII, 7	VII, 7
<i>Bidens tripartita</i> . .	50	23	3	5	II, 4	II, 5	II, 5	II, 5	II, 5
<i>Linum usitatissimum</i>	50	15	2	I, 2	I, 6	III, 4	V, 2	V, 2	V, 2
<i>Phaseolus multiflorus</i>	50	30	I, 4	II, 4	II, 9	III, 15	VIII, 18	X, 17	XI, 18
<i>Ricinus communis</i> . .	50	25	5	II, 6	IV, 7	VIII, 7	VIII, 8	VIII, 9	VIII, 12

Zu Kap. V. Lokalisierte Reizung bei Gramineen.

Tabelle LXVI. *Secale cereale* (gereizte Zone 4 mm).

Art der Reizung	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
			20'	40'	60'	80'	100'	120'	180'
Koleoptile, total . . .	20	47	25	38	39	39	39	39	39
Spitze d. Koleopt.	20	25	II, 2	IV, 1	V, 1	VI, 1	VI, 1	VI, 1	VI, 1
1 cm von d. Spitze	20	32	I, 9	III, 15	III, 23	III, 23	III, 23	III, 23	III, 23
Basis d. Koleopt.	20	26	2	I, 6	I, 14	III, 14, 1'	IV, 14, 1'	V, 14	V, 14

Tabelle LXVII. *Triticum vulgare* (gereizte Zone 4 mm).

Art der Reizung	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					
			20'	40'	60'	80'	100'	120'
Koleoptile, total . . .	20	31	25	29	29	29	29	29
1 cm von der Spitze	20	11	2	5	I, 6	I, 6	I, 6	II, 5
Basis der Koleoptile	20	10	2	III, 5	IV, 4	IV, 4	IV, 4	IV, 4

Tabelle LXVIII. *Sorghum vulgare*.

Art der Reizung	Streichzahl	Zahl d. Individuen	Reaktionsbild nach 2 Stunden
Keimling, total	20	26	Alle 26 Keimlinge haben sich gekrümmt. Koleoptile nur dann und wann an der Reaktion beteiligt.
Koleoptile, total	20	18	12 Keimlinge: Krümmung in der Perzeptionszone; 2 „ : Koleoptile + Hypokotyl gekrümmt; 2 „ : bloß Hypokotyl (Spitze) gekrümmt.
Koleoptile, Spitze	20	22	Bei 2 Keimlingen Krümmung in der Perzeptionszone; sonst keine Reaktionen.
Hypokotyl, total	20	23	22 Keimlinge haben sich gekrümmt; Koleoptile fast ausnahmslos gerade.
Hypokotyl, Spitze	20	15	Bei 4 Keimlingen die Perzeptionszone, bei 9 Keimlingen das ganze Hypokotyl gekrümmt.
Hypokotyl, Basis	20	11	Bei 2 Keimlingen das ganze Hypokotyl gekrümmt.

Zu Kap. VI. Reizung mit Gelatine und Wasserstrahl.

Tabelle LXIX. *Bidens tripartita*.

Reizmittel	Streichzahl	Zahl d. Individuen	Es haben reagiert nach:				Dasselbe in Prozent:			
			20'	40'	60'	80'	20'	40'	60'	80'
Gelatinestab	5	14	0	0	1	1	0	0	7	7
„	10	19	2	3	3	3	11	16	16	16
„	20	19	3	5	5	5	16	26	26	26
„	50	12	2	3	4	4	17	25	33	33

Tabelle LXX. *Agrostemma Githago*.

Reizmittel	Streichzahl	Zahl d. Individuen	Es haben reagiert nach:					Dasselbe in Prozent:				
			20'	40'	60'	80'	100'	20'	40'	60'	80'	100'
Gelatine . .	1	31	1	3	6	15	16	3	10	19	48	52
Kork . . .	1	40	10	24	28	28	28	25	60	70	70	70
Gelatine . .	10	21	6	11	14	15	15	29	52	67	71	71
Kork . . .	10	33	12	26	31	32	32	36	79	93	97	97

Tabelle LXXI. *Beta vulgaris.*

Reizmittel	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				Dasselbe in Prozent:			
			20'	40'	60'	80'	20'	40'	60'	80'
Gelatine	20	10	3	5	8	8	30	50	80	80
Kork	20	14	7	13	14	14	50	93	100	100

Tabelle LXXII. *Brassica Napus.*

Reizmittel	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					Dasselbe in Prozent:				
			20'	40'	60'	80'	100'	20'	40'	60'	80'	100'
Gelatine	5	16	1	2	4	4	5	6	13	25	25	31
Kork	5	22	20	21	21	21	21	91	95	95	95	95
Gelatine	10	14	4	8	8	8	8	29	57	57	57	57
Kork	10	18	14	18	18	18	18	78	100	100	100	100

Tabelle LXXIII. *Linum usitatissimum.*

Reizmittel	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						Dasselbe in Prozent:					
			20'	40'	60'	80'	100'	120'	20'	40'	60'	80'	100'	120'
Gelatine	10	5	0	0	0	1	1	1	0	0	0	20	20	20
Kork	10	21	12	19	20	20	20	20	57	90	95	95	95	95
Gelatine	20	13	0	1	3	4	4	5	0	8	23	31	31	38
Kork	20	11	9	11	11	11	11	11	82	100	100	100	100	100

Tabelle LXXIV. *Panicum miliaceum.*

Reizmittel	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					Dasselbe in Prozent:				
			20'	40'	60'	80'	100'	20'	40'	60'	80'	100'
Gelatine	20	19	6	8	8	9	9	32	42	42	47	47
Kork	20	21	17	20	21	21	21	81	95	100	100	100

Tabelle LXXV. *Secale cereale*.

Reiz- mittel	Streich- zahl	Zahl d. Indi- viduen	Es haben reagiert nach:					Dasselbe in Prozent:				
			20'	40'	60'	80'	100'	20'	40'	60'	80'	100'
Gelatine . .	10	14	0	0	2	3	4	0	0	14	21	29
Kork . . .	10	57	22	36	39	40	40	39	63	68	70	70
Gelatine . .	20	13	3	5	5	7	7	23	38	38	54	54
Kork . . .	20	47	25	38	39	39	39	53	81	83	83	83

Tabelle LXXVI. *Triticum vulgare*.

Reiz- mittel	Streich- zahl	Zahl d. Indi- viduen	Es haben reagiert nach:					Dasselbe in Prozent:				
			20'	40'	60'	80'	100'	20'	40'	60'	80'	100'
Gelatine . .	10	11	1	3	4	5	5	9	27	36	45	45
Kork . . .	10	22	8	12	15	15	15	36	55	68	68	68
Gelatine . .	20	12	5	7	9	9	9	42	58	75	75	75
Kork . . .	20	22	17	20	20	20	20	77	91	91	91	91

Tabelle LXXVII. *Vaccaria parviflora*.

Reiz- mittel	Streich- zahl	Zahl d. Indi- viduen	Es haben reagiert nach:					Dasselbe in Prozent:				
			20'	40'	60'	80'	100'	20'	40'	60'	80'	100'
Gelatine . .	20	20	1	3	4	4	4	5	15	20	20	20
Kork . . .	20	16	3	9	12	13	13	19	56	75	81	81
Gelatine . .	50	15	2	4	6	7	7	13	27	40	47	47
Kork . . .	50	13	5	11	13	13	13	39	85	100	100	100

Tabelle LXXVIII. *Vicia Faba*.

Reiz- mittel	Streich- zahl	Zahl d. Indi- viduen	Es haben reagiert nach:					Dasselbe in Prozent:				
			20'	40'	60'	80'	100'	20'	40'	60'	80'	100'
Gelatine . .	20	16	1	1	1	2	2	6	6	6	13	13
Kork . . .	20	20	8	9	16	16	16	40	45	80	80	80
Gelatine . .	50	16	0	1	3	4	5	0	6	19	25	31
Kork . . .	50	14	3	11	12	13	13	21	79	93	93	93

Zu Kap. VIII. Versuche mit dekapitierten Keimlingen.

Tabelle LXXIX
(5—8 mm dekapitiert; dann Stumpf [total] gereizt).

Versuchspflanze	Art der Reizung	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				
				20'	40'	60'	80'	100'
<i>Sinapis alba</i> . . .	dekapitiert	50	28	5	7	8	8	8
" " . . .	nicht dekapit.	50	8	6	8	8	8	8
<i>Brassica Napus</i> . . .	dekapitiert	10	13	12	13	13	13	13
" " . . .	nicht dekapit.	10	18	14	18	18	18	18
" " . . .	dekapitiert	20	15	1	2	2	3	3
" " . . .	nicht dekapit.	20	14	12	14	14	14	14
<i>Vaccaria parviflora</i> . . .	dekapitiert	1	32	2	7	12	15	16
" " . . .	nicht dekapit.	1	39	6	13	15	16	17
" " . . .	dekapitiert	50	14	0	2	5	9	10
" " . . .	nicht dekapit.	50	13	5	11	13	13	13

Zu Kap. IX. Versuche mit älterem Keimlingsmaterial.

Tabelle LXXX. *Phaseolus multiflorus* (Streichzahl 100).

Zahl der entwickelten Internodien	Gereizte Zone	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
			20'	40'	60'	80'	100'	120'	180'
1 (Epikotyl) . . .	Epikotyl	14	9	11	13	14	14	14	14
2 . . .	oberstes Internodium	13	4	8	10	13	13	13	13
3 . . .	desgl.	15	4	9	11	13	14	14	15

Tabelle LXXXI. *Pisum sativum* (Streichzahl 100).

Zahl der entwickelten Internodien	Gereizte Zone	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
			20'	40'	60'	80'	100'	120'	180'
1 (Epikotyl) . . .	Epikotyl	9	4	5	6	7	7	8	8
2 . . .	oberstes Internodium	11	5	6	6	6	6	7	7
5—6 . . .	desgl.	18	7	11	12	12	12	12	12

Tabelle LXXXII. *Vicia Faba*.

(Zahl der entwickelten Internodien 2—3; Streichzahl 100. Bedeutung der Ziffern wie in Kap. IV, Anhang).

Gereizte Zone	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
		20'	40'	60'	80'	100'	120'	180'
Oberstes Internodium	27	I	I, 5	I, 7	I, 9	I, 11	II, 10	II, 10
Zweitoberstes Internodium	33	I, 8	I, 12, 1'	II, 13, 1'	II, 15, 1'	III, 14, 1'	III, 16, 1'	III, 16, 1

Zu Kap. XIII. Nichtkletternde Blütenpflanzen.

Wo in einer Serie die Hälfte oder mehr reagierten, ist dies durch vorangestelltes ! gekennzeichnet. Stärker seimonastische Objekte sind fett gedruckt.

1. Blattstiele.

- a) Es reagierten: *Acer platanoides*, !*Apium gravecolens*, *Circaea lutetiana*, *Dahlia pinnata*, !*Heuchera caulescens*, *Laburnum vulgare*, *Lupinus albus*, ***Oxalis acetosella***, ***O. arborea***, ***O. caprina***, ***O. lasiandra***, ***O. latifolia***, *Pelargonium zonale*, *Petroselinum sativum*, *Primula sinensis*, *Potentilla thuringiaca*, *Ranunculus repens*, *Salvia officinalis*, *Soja hispida*, *Solanum Lycopersicum*, *Viola odorata*.
- b) Es reagierten nicht: *Acanthopanax spinosa*, *Abutilon Susswitzer Ruhm*, *Aegopodium Podagraria*, *Aesculus hippocastanum*, *Althaea narbonensis*, *Ariopsis peltata*, *Asarum europaeum*, *Atriplex hortensis*, *Begonia hirtella*, *Bidens grandiflora*, *Brassica Napus*, *Calla Devoniensis*, *Cannabis sativa*, *Chenopodium opulifolium*, ***Desmodium gyrans***, *Dicentra spectabilis*, *Epilobium roseum*, *Fagopyrum esculentum*, *Galinsoga parviflora*, *Heteranthera reniformis*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Hydrolea spinosa*, *Leucophaë candidissima*, *Malva mauritiana*, *Mercurialis annua*, ***Mimosa pudica***, ***Oxalis carnosa***, ***O. corniculata***, ***O. crassicaulis***, ***O. incarnata***, ***O. purpurea***, ***O. stricta***, ***O. tetraphylla***, ***O. valdiviensis***, ***O. variabilis***, *Ribes Grossularia*, *Robinia viscosa*, *Rubus*

idaeus, *Rumex scutatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sambucus nigra*, *Sinapis arvensis*, *Sida Napaea*, *Syringa vulgaris*, *Xanthium Strumarium*.

2. Laubsprosse.

- a) Es reagierten: *Achimenes longiflora*, *Epilobium roseum*, *Galinsoga parviflora*, ! *Isoloma hirsutum*, *I. pictum*, ! *Plectranthus glaucocalyx*, *Ranunculus repens*, ! *Sinningia tubiflora*, *Stellaria media*, ! *Syringa vulgaris*.
- b) Es reagierten nicht: *Babbiana villosa*, *Baptisia australis*, *Ceratophyllum demersum*, *Circaea lutetiana*, *Epilobium hirsutum*, *Eucadonia tumida*, *Eucalyptus globulus*, *Euphorbia helioscopia*, *Isoloma giganteum*, *Lanimum longiflorum*, *Ludovica Müllertii*, *L. palustris*, *Mirabilis Jalapa*, *Portulaca oleracea*, *Russelia juncea*, *Salvia officinalis*, *Sonerila margaritacea*, *Tetragonolobus purpureus*, *Tradescantia fluminensis*, *Tr. lanceolata*, *Trevirania purpurea*, *Urtica dioica*.

3. Infloreszenzachsen.

- a) Es reagierten: *Armeria vulgaris*, *Chelidonium majus*, *Dahlia pinnata*, *Impatiens parviflora*, ***Oxalis lasianдра***, ***O. floribunda***, ***O. tetraphylla***, ! ***O. valdiviensis***, ***O. versicolor***, *Pelargonium zonale*, *Rudbeckia laciniata*!, *Silphium Hornemannii*, *Tetranema mexicana*.
- b) Es reagierten nicht: *Acacia armata*, *Barbarea vulgaris*, ***Biophytum sensitivum***, *Calendula officinalis*, *Cyperus fertilis*, *Commelina coelestis*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Foeniculum vulgare*, *Gypsophila perfoliata*, *Hieracium speciosum*, *Mercurialis annua*, *Ononis rotundifolia*, ***Oxalis macrostylis***, ***O. stricta***, *Pinellia tuberifera*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sida Napaea*, *Sinapis arvensis*, *Sonchus palustris*, *Tagetes patula*, *Trinia glauca*.

4. Blütenstiele.

- a) Es reagierten: *Abitilon striatum*, ! *Isoloma giganteum*, ! *Oenothera biennis*, ***Oxalis stricta***, ! *Pelargonium zonale*, *Primula sinensis*, *Viola tricolor*.
- b) Es reagierten nicht: *Agapanthus umbellatus*, *Alstroemeria aurantiaca*, *Begonia nelumbifolia*, *Bryophyllum crenatum*, *Choirya ternata*, *Circaea lutetiana*, *Convolvulus tricolor*, *Echeveria globosa*, *Epilobium Dodonaei*, *E. roseum*, *Eschscholtzia*

californica, *Euphorbia splendens*, *Fuchsia alpestris*, *Gesnera cardinalis*, *Geum album*, *Hydrocleis nymphaeoides*, ***Oxalis carnosa***, *Malva Alcea*, *Melandrium album*, *Mimulus cardinalis*, *Papaver somniferum*, *Potentilla reptans*, *Primula elatior*, *Rheo crassula*, *Sida Napaea*, *Solanum Lycopersicum*, *Stellaria media*, *Tradescantia fluminensis*.

Zu Kap. XIV. Schlingpflanzen.

1. Laubsprosse.

- a) Es reagierten: *Adhadota cydoniaefolia*, !*Apios tuberosa*, !*Asparagus Cooperi*, *Convolvulus pubescens*, *Dioscorea villosa*, *Hoya carnosu*, !*Humulus Lupulus*, *Lonicera sempervirens*, !*Lyonisia straminea*, !*Menispermum canadense*, !*Phaseolus multiflorus*, *Solanum dulcamara*.
- b) Es reagierten nicht: *Alkebia quinata*, *Allamanda Hendersonii*, *Aristolochia elegans*, *Asparagus crispus*, *A. plumosus*, *Callypttrion excelsum*, *Celastrus scandens*, *Ceropegia africana*, *Ipomoea purpurea*, *Periploca graeca*, *Tecoma jasminoides*, *Wistoria polystachya*.

2. Blattstiele.

- a) Es reagierten: *Akebia quinata*, *Aristolochia elegans*, *Dioscorea villosa*, !*Humulus Lupulus*, *Ipomoea purpurea*, *Menispermum canadense*, *Phaseolus multiflorus*, !*Solanum dulcamera*, *Wistoria polystachya*.
- b) Es reagierten nicht: *Apios tuberosa*, *Celastrus scandens*, *Convolvulus pubescens*, *Micania scandens*.

Literatur-Verzeichnis.

1. Ambronn: Zur Mechanik des Windens. Ber. über d. Verh. d. k. sächs. Ges. d. Wiss., 36, 1884.
2. Baranetzki: Die kreisförmigen Nutationen und das Winden der Pflanzen. Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersb., 31, 1883.
- 2a. — —: Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste, der Baum- und Straucharten bedingen. Flora, 89, 1901.
3. Blaauw: Licht und Wachstum. II. Zeitschr. f. Bot. VII. 1915.
4. Bordet: Contribution à l'étude de l'irritabilité des spermatozoïdes chez les Fucales. Bull. d. l'acad. roy. de Belg., 3. sér., Bd. 27, 1894.
5. Boudier: Sur une nouvelle observation de présence de vrilles ou filaments cirroides préhenseurs chez les champignons. Bull. de la soc. bot. de France, 41, 1894.

6. Brown und Sharp: The closing response in *Dionaea*. Bot. Gaz., 49, 1910.
7. Büsigen: Über einige Eigenschaften der Keimlinge parasitischer Pilze. Bot. Ztg., 51, 1893.
8. Burgerstein, A.: Über das Empfindungsvermögen der Wurzelspitze mit Rücksicht auf die Untersuchungen von Darwin. (Nach Ref. im Bot. Zentralbl., XIII, 1883.)
9. Czapek: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der epiphytischen Orchideen Indiens. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, 118, 1909.
10. Darwin: Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übers. von Carus. Stuttgart 1881.
11. — —: Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. Übers. von Carus. Stuttgart 1876.
12. Detlefsen: Über die von Darwin behauptete Gehirnfunktion der Wurzelspitze. Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg, 2, 1882.
13. Dietz: Beiträge zur Kenntnis der Substratrichtung. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, 2, 1886/7.
14. Errera: Die große Wachstumsperiode bei den Fruchträgern von Phycomyces. Bot. Ztg., 42, 1884.
15. Ewart: On contact irritability. Ann. d. jard. bot. d. Buit., 15, 1898.
16. Figdor: Über die thigmotropische Empfindlichkeit der *Asparagus*-Sprosse. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, mathem.-nat. Kl., 124, 1895.
17. Fitting: Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jahrb. f. wiss. Bot., 38, 1902.
18. — —: Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Ergebn. d. Physiol., 4 u. 5, 1905 u. 1906.
19. v. Guttenberg: Über akropetale heliotropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Bot., 52, 1913.
20. Haberlandt: Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig 1901.
21. Hansgirg: Physiologische und phykophytologische Untersuchungen. Prag 1893.
22. — —: Über die Verbreitung der reizbaren Staubfäden und Narben usw. Bot. Zentralbl., 43, 1890.
23. Hofmeister: Über die Bewegungen saftreicher Pflanzenteile nach Erschütterung. Jahrb. f. wiss. Bot., 2, 1860.
24. — —: Über die Bewegungen der Fäden der *Spirogyra princeps*. Jahrb. d. Ver. f. nat. Naturk. in Württemberg, 30, 1874.
25. Jost: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl. Jena 1913.
26. Juel: Untersuchungen über Rheotropismus der Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot., 34, 1900.
27. Kerner von Marilaun: Pflanzenleben. Leipzig 1888/91.
28. Kny: Über den Einfluß äußerer Kräfte auf die Anlegung von Sprossungen thallöser Gebilde und deren Längenwachstum. Verh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenb., 23, 1881.
29. Kohl: Beitrag zur Kenntnis des Windens der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 15, 1884.
30. Leclerc du Sablon: Recherches sur l'enroulement des vrilles. Ann. de sc. nat., 7. sér., 5, 1887. Botan.
31. Ludwig: Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1895.
32. Massart: Sur l'irritabilité des spermatozoïdes de la grenouille. Bull. de l'acad. roy. de Belg., 3. sér., 15, 1888.
33. Mische: Beiträge zum Windeproblem. Jahrb. f. wiss. Bot., 56, 1915.

34. Mioshi: Über Reizbewegungen der Pollenschläuche. *Flora*, 78, 1894.
35. v. Mohl: Über den Bau und das Winden der Ranken- und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.
36. Nemőc: Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 36, 1901.
37. Newcombe: The rheotropism of roots. *Bot. Gaz.*, 33, 1902.
38. — —: Thigmotropism of terrestrial roots. *Beih. z. bot. Zentral.*, 17, 1904.
39. Nordhansen: Zur Anatomie und Physiologie einiger rankentragender Meeresalgen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 34, 1900.
40. Palm: Über das Winden der Pflanzen. Tübingen 1827.
41. Peirce: A contribution to the physiologie of the genus *Cuscuta*. *Ann. of Bot.*, 8, 1894.
42. Pfeffer: Zur Kenntnis der Kontaktreize. *Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen*, 1, 1881/5.
43. — —: Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. 2. Leipzig 1904.
44. Pütter: Studien über Thigmotaxis bei Protisten. *Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt.*, 1900.
45. Richter: Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, 21, 1903.
46. Rotherth: Über Heliotropismus. *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen*, 7, 1894.
47. Sachs, Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. *Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg*, 1, 1874.
48. Schenck: Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. *Bot. Mitt. a. d. Tropen*, H. 4, 1892.
49. Schwendener: Über das Winden der Pflanzen. *Monatsber. d. k. preuß. Akad. d. Wiss.* Berlin 1881.
50. Stark: Untersuchungen über Kontaktreizbarkeit. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, 33, 1915.
51. Steyer: Reizkrümmungen bei *Phycomyces nitens*. *Diss.*, Pegau 1901.
52. Thunberg: Physiologie der Druck-, Temperatur- und Wärmeempfindungen. *Nagel, Phys. d. Menschen*, Bd. III.
53. Tomasehek: Zu Darwins Bewegungsvermögen der Pflanzen. *Ref. in Bot. Zentralbl.*, 13, 1883.
54. Trzebinski: Über den Einfluß verschiedener Reize auf das Wachstum von *Phycomyces nitens*. *Bull. intern. de l'acad. de sc. d. Cracov., math.-naturw. Kl.*, 1902.
55. Verworn: Psychophysiologische Protistenstudien. Jena 1889.
56. de Vries: Zur Mechanik der Bewegungen von Schlingpflanzen. *Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg*, 1, 1874.
57. Went: Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. *Ann. d. jard. bot. d. Brit.*, 12, 1894.
58. Wiesner: Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881.
59. Wilschke: Über die Verteilung der phototropischen Sensibilität in Gramineenkeimlingen und deren Empfindlichkeit für Kontaktreize. *Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl.*, 122, 1913.
60. van der Wolk: Investigation of the transmission of light stimuli in the seedlings of *Avena*. *Kon. Akad. van Wetensch. te Amst.*, 1911.
61. Wortmann: Theorie des Windens. *Bot. Ztg*, 44, 1886.
62. — —: Zur Kenntnis der Reizbewegungen. *Bot. Ztg.*, 45, 1887.