

Zur Frage der horizontalen Nutation

von

Oswald Richter (Wien).

Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der k. k. Universität in Wien.
Nr. 73 der zweiten Folge.

(Mit 2 Tafeln, 1 Tabelle mit 15 und außerdem 4 Textfiguren.)

*Mit Unterstützung der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften aus der
Scholz-Stiftung.*

(Vorgelegt in der Sitzung am 15. Oktober 1914.)

Im Jahre 1911 veröffentlichte D. Neljubow (III.) einen Artikel »Geotropismus in der Laboratoriumsluft«, in dem er im wesentlichen seine (I.) schon 1901 ausgesprochenen Ansichten über die angebliche Umwandlung des negativen in den transversalen Geotropismus bei Keimlingen von Erbse, Wicke und Linse durch Narkotika, wie Azetylen, Äthylen, Leuchtgas, Laboratoriumsluft u. dgl. vertritt. Seine Arbeit (III.) ist nun im wesentlichen die deutsche Übersetzung eines von ihm im Jahre 1910 (II.) veröffentlichten russisch geschriebenen Artikels, der mir vor meiner 1910 (IV.) erschienenen Mitteilung über horizontale Nutation völlig bekannt war und von mir auch eingehend berücksichtigt wurde.

In beiden genannten Arbeiten Neljubow's (II. und III.) wird auch meiner (II.) 1906 veröffentlichten Befunde über die Ausschaltung, beziehungsweise Schwächung des negativen Geotropismus bei den genannten Keimlingen durch Narkotika

¹ Es sei mir gestattet, der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften neuerdings meinen verbindlichsten Dank für die mir gewährte Subvention auszusprechen.

Erwähnung getan, die Richtigkeit meiner Deutung der Ergebnisse bezweifelt und sie geradezu als Illustrationen der eigenen, also Neljubow's Ansicht ausgewertet (108).

Schon in der Sitzung der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien vom 15. Dezember 1910 habe ich (IV.), wie erwähnt, Neljubow 1910 noch unbekanntere weitere Belege für meine Auffassung der »horizontalen Nutation« (Textfig. 1 und 2, p. 977) als echter, d. h. auf inneren Ursachen beruhenden Krümmung vorgebracht. Es sei vor allem eine wichtige Stütze hier nochmals wiedergegeben. Die genannte Krümmung tritt nämlich auch in rL^1 am $Klst^2$ auf, wenn man nur die K^3 klein genug wählt (Textfig. 11 und 12, p. 978), da sie normalerweise bei längere Zeit aufrechtstehenden Pflanzen durch den negativen Geotropismus maskiert wird⁴ (Textfig. 4, 5, 6 und 14, p. 978, 979). Es ist also das Auftreten der Krümmung nicht an die Gegenwart von Narkotika gebunden, sondern kann auch durch die Ausschaltung der einseitigen Schwerkraftwirkung in reinster Luft hervorgerufen werden. Andererseits spricht dieser Befund nun gewiß auch sehr dafür, daß dieselbe Ursache, die Ausschaltung der einseitigen Schwerkraftwirkung in LL und anderen Narkotika bei ruhigem Vertikalstehen der Versuchsgefäße die Ursache des schon seit v. Wiesner (1878, 9) bekannten abnormen Wuchses der Erbsen und Wicken im Laboratorium ist.⁵ Es ist dabei sehr

¹ rL = reine Luft, urL = unreine Luft, LL = Laboratoriumsluft.

² $Klst$ = Klinostat.

³ K = Keimlinge.

⁴ Es ist mir selbstverständlich sehr angenehm, meine Versuchsergebnisse von anderer Seite durchaus bestätigt zu sehen (Sperlich, 1912, 608 9). »Auf eine genaue Schilderung«, sagt Sperlich p. 608, »dieser mit unserer Frage nicht direkt zusammenhängenden Erscheinung kann ich um so mehr verzichten, als O. Richter bei Versuchen unter anderer Fragestellung zu gleichen Resultaten gelangt ist«. Bezüglich der Deutung der Erscheinung enthält er sich aber jedes Urteils (515), ähnlich wie (1913) Knight und Crocker eigentlich der Deutung der horizontalen Nutation aus dem Wege gingen, deren Aussehen sie im Sinne Neljubow's bestätigten. Auch interessierte mich sehr, daß Sperlich das von mir (IV., 1910, [1069], 19) beobachtete Einwachsen von Erbsenepikotylen in die Blumentopferde am $Klst$ auch für Stengelorgane anderer Pflanzen nachgewiesen hat (522).

⁵ Über weitere Literaturangaben vgl. meine Arbeit (IV., 1910, 1).

beachtenswert, daß in rL am $Klst$ die Krümmung nur unter den beschriebenen Umständen in prägnanter Weise auftritt, weil nur in der ersten Jugend die horizontale Nutation vom negativen Geotropismus noch nicht überwunden erscheint, was mit die Ursache gewesen sein mag, daß man die Natur der Krümmung meiner Meinung nach unrichtig auffaßte.

Da ich somit, wie erwähnt, auf Neljubow's Publikation des Jahres 1910 (II.)¹ geantwortet habe, diese aber inhaltlich mit seiner Arbeit (III., 1911) identisch ist, ist also eigentlich meine Arbeit (IV., 1910) über unser Thema gewissermaßen schon eine Entgegnung auf Neljubow's 1911 erschienene Arbeit.

Wenn ich nun nochmals zur Frage der horizontalen Nutation Stellung nehme, so geschieht es hauptsächlich deshalb, weil ich bereits neue Ergebnisse zur Unterstützung meiner Ansicht vorzubringen imstande bin. Auch scheint mir eine neuerliche Stellungnahme in der vorliegenden Frage um so mehr am Platze, als man aus Fitting's Referat (1911) über Neljubow's Arbeit (III.) und meiner Publikation (IV.) zur Meinung kommen könnte, als wäre meine Deutung der Erscheinung die unrichtige gewesen.

Endlich erschien inzwischen eine sehr umfangreiche, in russischer Sprache geschriebene Publikation von Neljubow (IV., 1913/4), in der er auch unter Bezugnahme auf meine heliotropischen Untersuchungen aus dem Jahre 1906 (II.) eine große Anzahl interessanter Versuche beschreibt, die ihn bei seiner alten Anschauung bleiben ließen, die horizontale Nutation sei transversaler Geotropismus.²

Als besonders ausschlaggebend für seine Deutung sieht Neljubow in seinen diversen Publikationen (II. und IV.) den Versuch an, der ihm zeigte, daß in rL in \perp Stellung herangewachsene K am $Klst$ um die horizontale Achse in urL ,

¹ Für die damalige Übersetzung der Arbeit bin ich Herrn Vaskovic und Herrn Dozenten Neljubow für deren Überlassung zu großem Danke verpflichtet.

² Vgl. insbesondere Punkt 6 auf p. 26 im II. Teile von Neljubow's Arbeit. Für die Übersetzung dieser Arbeit bin ich Frau Anna Hennefeld zu großem Danke verpflichtet.

beziehungsweise in Azetylenatmosphäre rotiert, während der Versuchsdauer parallel zu dieser Achse weiterwachsen (Textfig. 10, p. 978).

Daraus, meint er, ergäbe sich, daß die *K*, durch das Narkotikum transversal geotropisch geworden, in der horizontalen Richtung ihre Ruhelage fänden, denn sonst müßten sie sich ja aus der neuen Lage wieder um 90° herausarbeiten und \perp zur Rotationsachse weiterwachsen. Daß diese Überlegung Neljubow's nicht zwingend ist, habe ich schon 1910 (IV.) dargetan.

»Wenn es nun aber auch noch gelänge«, so sagte ich mir, »dieses Ausbiegen auch am *Klst* durch *urL*, z. B. Leuchtgas oder Azetylen u. dgl. zu erzielen, so wäre damit der zwingendste Beweis erbracht, daß die *hN*¹ der Erbsen, Wicken und Linsen kein transversaler Geotropismus, sondern eine spontane Nutation ist und damit meine Deutung endgültig als richtig erwiesen, zumal Belege wie der p. 978 mitgeteilte Versuch über das Verhalten der *K* in *rL* am *Klst* schon vorlagen (Textfig. 11 und 12).

Dies gelingt nun tatsächlich, und zwar durch langandauernde Rotation der Versuchskeimlinge am *Klst* in *urL*² (Textfig. 9; Fig. 2, 6, 7, 3, 4 und 5).

Zu dieser Beweisführung war es allerdings gegenüber meiner früheren Versuchsanstellung (IV., 1910, [1059], 9) nötig, diese in mancher Richtung zu ergänzen. Einen besonders schweren Mangel empfand ich schon seinerzeit äußerst unangenehm, daß ich nämlich außerstande war, gleichzeitig nebeneinander im Laboratorium *K* in *urL* und *rL* am *Klst* zu rotieren.

Guttenberg's Arbeit (1910, 486), in der er eine Methode angibt, wie man am *Klst* *K* im Laboratorium in *rL* rotieren kann, erschien erst, als schon die meisten meiner Versuche durchgeführt waren, auch schien mir seine Methodik der Eingipsung des Schutzglases etwas zu kompliziert. Ich bin nun

¹ *hN* = horizontale Nutation.

² Vgl. meine Vorträge bei den Vers. deutscher Naturf. und Ärzte in Münster und Wien 1912, 13 (V. und VII.).

nach längerem Herumprobieren zu einer denkbar einfachen Versuchsanstellung gekommen, die im folgenden kurz geschildert werden mag.¹

Die Versuchsanstellung dürfte durch die Betrachtung der Fig. 1, 2, 3, 7 ohne weiteres klar werden. Es kamen teils runde Dosen- oder Drogen-gläser, teils Gläser von parallelipedischer Gestalt mit eingeriebenen, gut sitzenden Glasstöpseln in Verwendung. Sie wurden etwa vier Finger hoch mit vorzüglicher Gartenerde (Mistbeeterde) gefüllt und diese dann mit geeigneten Stampfern (siehe Fußnote 1 dieser Seite) bis auf etwa zwei Finger Höhe festgestampft und mit der geeigneten Zahl von Löchern versehen, in die die Keimlinge nach Reinigung der Glaswände von anhaftender Erde entweder mit oder ohne bestimmte Orientierung mit Hilfe einer 30 cm langen Pinzette gesetzt wurden. Für entsprechende Luftzufuhr zu den Wurzeln wurde noch durch sechs in die Erde eingestochene Löcher gesorgt. Diese Manipulationen wurden alle im gut gelüfteten Vorbereitungsraume des Instituts-glashauses durchgeführt. Nachher kamen die offenen Gefäße noch auf einige Minuten ins gut gelüftete Kalthaus und wurden dann verstöpselt, unter Glas- und Blech-Dunkelsturz auf Keimschalen mit Wasserabschluß, von da in die Dunkelkammer² übertragen, wo sie stehen blieben, bis die Keimlinge die gewünschte Länge aufwiesen. Die Kontrolle erfolgte stets mit heliotropisch unwirksamem, monochromatischem roten Lichte.

Behufs Adjustierung des Versuches mußten die Versuchsgefäße einen Moment geöffnet werden, was glücklicherweise infolge der großen Menge Erde, welche die auch in die *rL*-Gefäße eindringenden Spuren gasförmiger Verunreinigungen absorbierte, auf die *K* der *rL* keinen schädigenden Einfluß hatte und für den Endeffekt des Versuches völlig belanglos blieb. Die Öffnung wenigstens des *urL*-Gefäßes war jedenfalls unvermeidlich, da die gasförmigen Verunreinigungen in Form eines gebrauchten Gasschlauches oder durch Einhängen eines Stückchens nasser Watte mit etwas Karbid zwecks Erzeugung einer Azetylenatmosphäre zugegeben wurden.

Ich wählte diese Art der Versuchsanstellung deshalb, weil mich vorgängige Versuche mit für den Zutritt von *LL* teilweise geöffneten Glaswannen belehrt hatten, daß die Bewegung am *Klsl* unter diesen Bedingungen eine recht erhebliche Transpirationsdifferenz zwischen völlig geschlossenen *rL*- und mit Spalt versehenen *urL*-Gefäßen erzeugte, die der Exaktheit des Versuches Eintrag tat.

Die Adjustierung der Experimente erfolgte sowohl in der Art, daß die Keimlinge parallel, als auch so, daß sie senkrecht zur Klinostatennachse rotierten. Im ersten Falle war es möglich, gleich zwei Gefäße nebeneinander an eine

¹ Bezüglich weiterer Details sei auf meine Arbeit (VI, 1912) verwiesen.

² Über einige interessante Ergebnisse an Keimlingen mit einseitiger Beleuchtung vgl. VI, 1912.

Scheibe zu befestigen, was gestattete, gleichzeitig verschieden alte oder *K* verschiedener Pflanzen zu einem Versuche zu verwenden, oder endlich an derselben Scheibe des *Klsl*, also in idealster Weise bei ein und derselben Rotationsgeschwindigkeit Versuchs- (*urL*) und Kontroll- (*rL*) Pflanzen zu halten.

Auch schien es mir nötig, die Erde vor dem Versuchsbeginne nochmals zu befeuchten, da die Experimente ja wiederholt mehrere Tage lang in Gang blieben und ich einer wenn auch bei der gleich zu schildernden Adjustierung nicht sehr wahrscheinlichen Austrocknung vorbeugen wollte.

Es verlangten nun die Grundprinzipien exakter Versuchsanstellung, daß die Befeuchtung der Erde am Versuchsbeginne auch bei den *rL*-Gefäßen nicht unterblieb. So wurde also die geringe Verunreinigung der Luft des *rL*-Gefäßes in Kauf genommen, um größere Fehler zu vermeiden.

Nach der Befeuchtung der Erde, die wie alle noch zu schildernden Handgriffe bei monochromatischem roten Lichte durchgeführt wurde, wurden die Glasstöpsel mit Vaseline eingeschmiert, gut gedichtet eingepaßt und mit nassem Pergamentpapier festgebunden. Dieser Verschuß ist so gut, daß selbst in einer durch Gasausströmenlassen absichtlich fast unatembarm gemachten *LL* die *K* in den Gefäßen mit *rL* völlig tadellos schlank und ohne Zeichen irgendwelcher Schädigung wachsen.

Die so vorbereiteten Gefäße wurden nun, durch Korkstreifchen geschützt, an den Rotationsscheiben der Klinostaten befestigt und der Versuch in Gang gesetzt. Über die Adjustierung des Experimentes vgl. VI., 1912, Textfig. 3. Es wäre nun noch zu erwähnen, daß die beiden Rotationsscheiben, die wohl mit demselben Motor in Verbindung standen, infolge der durch den Raum diktierten Art der Transmissionsübertragungen nicht gleich rasch liefen, indem die Umlaufzeiten sich verhielten wie 5 : 6.

Untersuchungen, die eigens darauf abzielten, den Einfluß dieser ungleichen Umlaufzeiten zu überprüfen, bei denen also das *rL*-Gefäß an die Rotationsscheibe kam, an der sonst das *urL*-Gefäß befestigt war, haben diese Differenzen in der Umdrehungsgeschwindigkeit als belanglos erwiesen: Von der Möglichkeit, *rL*- und *urL*-Gefäß auf derselben Klinostatenscheibe zu befestigen, war oben bereits die Rede.

Die Kontrolle des Versuches erfolgte nach Pausen von 1, 2, 3 und mehr Stunden. Auch die baldige Kontrolle hat sich als sehr bedeutungsvoll erwiesen, wie gleich gezeigt werden soll. Selbstverständlich kam dabei nur monochromatisches Lithiumkarminlicht in Verwendung.

Nach dieser Schilderung meiner Versuchsanstellung kann ich nun unter Hinweis auf die am Schlusse der Arbeit zusammengestellten Protokolle sofort übergehen zur Wiedergabe der

Ergebnisse der vorliegenden Arbeit.

1. Das wichtigste Resultat war der Nachweis, daß Keimlinge der Wicke (*Vicia sativa*), Erbse (*Pisum sativum*) und Linse (*Ervum lens*), also jener Pflanzen, die nach Neljubow's (I., 1901) und meinen Untersuchungen (I., 1903) bei vertikaler Aufstellung in *LL* die sogenannte »horizontale Nutation« zeigen, diese Krümmung auch am *Kl*st in *urL* bei Rotation um die horizontale Achse aufweisen, nachdem sie in *rL* in aufrechter Stellung eine relativ bedeutende Länge erreicht hatten, vorausgesetzt, daß sie genügend lang dem Einfluß beider Faktoren, der Rotation und der *urL* ausgesetzt bleiben (Fig. 2, 6, 7, 3, 4, 5, Protokoll 2, 3, 5, Textfig. 9).

2. Dabei ist die Länge, die die Keimlinge vorher in *rL* erlangt haben, nicht von Belang, die *hN* konnte in gleicher Weise bei 2, 3, 4 und 5 bis 6 *cm* langen *K* hervorgerufen werden, doch ist es nicht vorteilhaft, die *K* länger werden zu lassen, weil die anfangs zu langen *K* bei der horizontalen oder inversen Lage, in die sie gebracht werden, durch das eigene Gewicht herabhängen und infolge des dadurch geweckten Geotropismus Krümmungen ausführen, die die *hN* vortäuschen könnten.

3. Von größter Bedeutung ist der Grad der Verunreinigung der Luft, dem man die *K* aussetzt. Wählt man nämlich bei kürzeren, 2 *cm* langen *K* die Verunreinigung zu stark und läßt nur kurze Zeit rotieren, so tritt die Verdickung der *K* schon so bald und so stark und auf der ganzen Länge des Stengels auf, daß die in zwei Tagen unter diesen Umständen ohnehin noch nicht sehr stark ausgebildete *hN* überhaupt nicht deutlich hervortritt. Man gewinnt dann oft den Eindruck, als wären die *K* parallel zur horizontalen Achse weiter gewachsen, wohl verdickt und gehemmt, aber ungekrümmt. Bei sehr starker Verunreinigung der Luft kann eben auch das Längenwachstum so sehr gehemmt sein, daß die auf Längenwachstum beruhende Krümmung der *hN* überhaupt nicht mehr in Erscheinung tritt (Protokoll 1 und 4, Fig. 1, 8, Textfig. 10).

Eine bestimmte, nicht zu starke Verunreinigung der Luft läßt die hN in tadelloser Form hervortreten (Fig. 3, 4, 5, 7, Textfig. 9). Bei Wicken z. B. genügt der Geruch, den ein 10 *cm* langer, alter Gasschlauch abgibt, um in einem Gefäße von 1434 *cm*³ Luftraum, in dem sich etwa 90 *cm*³ frischer absorbierender Erde befinden, die Krümmung klar hervortreten zu lassen (Fig. 3—5, Protokoll 2, 3 und 5).

Die Menge Azetylgas, die von einem erbsengroßen Stücke befeuchteten Karbids ausgeht, ruft im gleichen Luft- raume die Krümmungen der K sehr schön hervor.

Sehr lehrreich war auch jener Fall, wo bei einem Erbsen- versuche in den Gefäßen der rL die hN dadurch auftrat, daß sich Schimmelpilze auf der Samenschale festgesetzt und sich üppig entwickelt hatten und nun durch ihren Duft jene Duft- sättigung der Luft bewirkten, die zum Hervorrufen der hN geeignet war (Fig. 8, Protokoll 4, vgl. auch Textfig. 13).

Ist endlich die Verunreinigung der Luft sehr gering, so tritt die hN entweder gar nicht mehr oder nur vorübergehend zutage. Diese Erscheinung beobachtete ich mitunter bei den Gefäßen der rL , wenn beim Öffnen für die letzte Benetzung eine recht gesperrte LL vorhanden war, übrigens eine sprechende Illustration für die fabelhafte Empfindlichkeit der Pflanze, die auch auf die geringen Spuren LL noch reagiert, die bei etwa 2 Minuten langem Öffnen in das enghalsige Versuchsglas eindringen. Man bedenke nur, daß ja die Außen- luft in der in den Gläsern vorhandenen reinen Innenluft, die durch den Flaschenhals vordrängt, auch noch einen sehr bemerkenswerten Widerstand beim Eindringen findet (Proto- koll 2).

4. Von größtem Interesse ist weiter die Zeit des Auf- tretens der hN . Da die Kontrolle in vielen Fällen stündlich durchgeführt wurde, was bisher meines Wissens bei keinem Experimente über die hN geschah, so ließ sich feststellen, daß — die geeignete Verunreinigung der Luft vorausgesetzt — die hN am $Klst$ schon nach 2 Stunden deutlich, nach 4 Stunden (Protokoll 2) ganz ausgesprochen sichtbar sein kann. Sie gibt also in der Raschheit ihres Auftretens

als Wachstumskrümmung der heliotropischen Krümmung nichts nach.

5. Ein zunächst überraschendes Verhalten zeigen wiederholt die orientiert gesetzten K von Wicke in urL am $Klst$, wenn sie vor der Rotation in rL eine Länge von etwa 6 cm erreicht haben. Wie meine älteren Untersuchungen (IV., 1910) gezeigt hatten, weicht der Keimstengel bei der hN stets von den Kotyledonen weg nach rückwärts aus. Bei K von 3 cm Länge ist dies auch noch der Fall wie Fig. 2 und 6, Protokoll 2, zeigen, wo die Kotyledonen in der K -Gruppe nach außen, die K nach innen gesetzt waren. Bei den ganz langen K der Fig. 7, Protokoll 3, sieht man nun aber, daß sich trotz der Lage der K außen, die hN doch nach innen wenden. Die Erklärung mag zum Teil das Anstoßen an der Glaswand geben, die die Entfaltung nach außen unmöglich macht, zum Teil die gewiß vorhandene Möglichkeit, daß die K bei ihrem vorherigen Aufenthalte in rL Zirkumnutationen ausgeführt haben, die sie am Beginne des Versuches mit ihrer nickenden Spitze gerade gegen die Kotyledonen sehen ließen, daß also die Rückseite des K bei dem Gaszusatze abnorm verdreht erscheint. Es ist nach dieser Überlegung nicht mehr schwer, sich die zunächst auffällige Richtung der hN verständlich zu machen. Auch kommen an diesen K interessante Überkrümmungen über die Richtung der hN vor, wenn der Gehalt an gasförmigen Verunreinigungen der Luft durch die Absorptionsfähigkeit der Erde abnimmt (Protokoll 3, Fig. 7).

In exquisiter Weise eignen sich für die einschlägigen Versuche Erbsen, die meist unter rechtem Winkel aus der Horizontalen und stets von den Kotyledonen weg ausbiegen (Fig. 3, 4, 5, Protokoll 5).

6. Pflanzen der rL zeigen, wenn sie in Vertikalstellung in rL die Länge von 1.5 cm überschritten haben, in Übereinstimmung mit meinen Befunden (IV.) aus dem Jahre 1910 und denen von Neljubow¹ (IV., 28) bei Rotation am $Klst$

¹ Wenn Neljubow (IV., 1913, p. 19) in rL niemals eine Abkrümmung von der Horizontalachse sah, so erklärt sich das eben aus der Verwendung zu weit in \perp Stellung herangewachsener K , bei denen der negative Geo-

um die horizontale Achse keine hN mehr. Sie übertreffen bald die K der urL durch ihr rapides Längenwachstum und bleiben unverdickt (Protokoll 2 und 3, Fig. 2, 6, 3, 7, Textfig. 14).

7. Kontrollversuche mit vertikalstehenden Gefäßen, die im übrigen den rotierten glichen und deren K die gleiche Vorbehandlung erfuhren wie die am $Klst$, zeigten, daß bei den vertikalstehenden K in urL die hN rascher und zunächst prägnanter auftrat als bei den $urL-K$ am $Klst$ (Fig. 1_{2, 3}, Protokoll 1, Textfig. 3). Unterbricht man ein Experiment in dem Zeitpunkte, wie dies bei dem der Fig. 1 und 8 geschah, so könnte man zu der irrigen Ansicht gelangen, daß am $Klst$ eine echte hN überhaupt nicht möglich ist.¹ Ein bißchen Geduld, eine länger dauernde Rotation überzeugt jedoch bald vom Gegenteil. Danach kommen wir in Übereinstimmung mit den Angaben von 1910 (IV.) zu dem Schluß, daß das Sichtbarwerden der hN zunächst von drei Faktoren abhängig ist:

1. vom Entwicklungsstadium der K ,
2. von der Ausschaltung der einseitigen Wirkung der Schwerkraft und
3. von dem Vorhandensein von gasförmigen Verunreinigungen in der umgebenden Luft,

und zwar in der Art, daß der negative Geotropismus insbesondere bei längeren K die hN maskiert, daß somit alles,

tropismus die horizontale Nutation beinahe ausgelöscht hatte; denn nach seiner eigenen Angabe war bei seinen Versuchsobjekten entweder das erste Internodium schon oder fast völlig entwickelt. Hätte er K von 1 bis 2 mm Länge verwendet, so hätte er gewiß meine (IV., 1910) beschriebenen Resultate in rL erhalten. Neljubow sagt p. 18, Zeile 1 bis 3, wörtlich: »Die K waren ... eingesetzt worden, bevor noch das erste Internodium ganz ausgebildet war... »Am $Klst$ haben die Stengel eine mehr minder gerade Lage beibehalten« und bei den nächsten Versuchen: »Sie (die K) wurden für den Versuch verwendet, als die Entwicklung des ersten Internodiums beendet war. Am $Klst$ entwickelte sich das zweite und mehr minder das dritte Internodium.«

¹ Vgl. Neljubow (IV., 1913, p. 17): »Dieses Ergebnis unterstützt die Ansicht, daß die am $Klst$ entstehenden Kr und die, die sich an den vertikal stehenden Pflanzen ausbilden, nicht identisch sind.«

was diesen, speziell dessen einseitige Angriffsrichtung, aufhebt, die *hN* hervortreten läßt. Daher zeigen kleine (1 bis 2 bis 5 mm lange) *K* sowohl in *rL*, wie in *urL* am *Klst* die *hN*, ebenso vertikal gestellte *K* der Erbsen, Wicken und Linsen in *LL*.

Folgerichtig zeigen nach den älteren (IV., 1910) und neueren Erfahrungen die *K* in *rL* am *Klst* nach Erreichung von etwa 1·5 cm Länge keine *hN* mehr. Es fragt sich nun, wie sich der neue Befund über das Auftreten der Krümmung am *Klst* in *urL* auch an längeren *K* mit dieser Deutung verträgt. Da muß zunächst konstatiert werden, daß die alte Erklärung nicht mehr ausreicht, daß der Befund vielmehr noch auf einen weiteren, die *hN* maskierenden Faktor hindeutet und der ist offenbar der Autotropismus, dessen Abhängigkeit von der Gegenwart von Narkotika bereits a. o. (VI., 1912 [1205], 23) erwiesen wurde.

Die Art, wie man sich die vier Faktoren: Jugend, negativen Geotropismus, Narkotika und Autotropismus zusammenwirkend denken könnte, um die in meinen Versuchen aufgetretenen Bilder zu erklären, mögen die Figuren der beigegebenen Tabelle illustrieren, zu denen nur bemerkt werden braucht, daß tiefschwarz die horizontale Nutation, weiß der negative Geotropismus und punktiert der Autotropismus dargestellt ist.

Das Alter ist durch die Größenverhältnisse der *K* zum Ausdruck gebracht.

Erklärung der Textfiguren.

(Siehe Einlagstabelle.)

Fig. 1. Junger *K* der Erbse von 1·2 bis 5 mm in *LL* vertikal aufgestellt, wächst horizontal aus.

2. Derselbe *K* wächst unter den gleichen Verhältnissen horizontal weiter.

In beiden Figuren (1 und 2) kommt weder der negative Geotropismus noch der Autotropismus zum Vorschein. Der *K* ist für beide durch die *urL* unempfindlich geworden. Die *hN* kommt daher in der denkbar klarsten Form zur Geltung. Daß die Empfindungsmöglichkeit für den Geotropismus aber immerhin latent vorhanden sein muß, beweist die Tatsache, daß *K* der Erbse etc. nachher, in *rL* gebracht, \perp auswachsen (s. Fig. 15).

Fig. 3. Ein K , der zunächst eine Zeitlang in rL gewachsen war und dann der urL ausgesetzt wurde. Er erscheint zunächst in rL von Geotropismus und hN beherrscht (4), sowie aber die urL zu wirken beginnt, ringt sie dem Geotropismus den Einfluß ab, indem sie den K unempfindlich für ihn macht. Damit behauptet sie auch allein das Feld.

- ▶ 4. 1 bis 2 bis 5 mm lange K der rL in \perp stehendem Gefäße erscheinen von der hN und dem Geotropismus beherrscht, der freilich die Wirkung der hN bedeutend überwiegt.
- ▶ 5 und 6. 2 bis 6 cm lange K in \perp stehendem Gefäße in rL folgen fast nur oder nur mehr dem Geotropismus. Die hN ist bei in (5) dargestellten K bloß latent, bloß als Fähigkeit zur hN vorhanden, was aus der Tatsache hervorgeht, daß die K , auf den $Klst$ in rL gebracht, doch hN zu zeigen vermögen (13). Längere K haben diese Fähigkeit nicht mehr (14).

Was den Autotropismus im besonderen anlangt, so ist er in Fig. 1 und 2 völlig, in 3 oben ausgelöscht, an dem unteren Teile infolge des negativen Geotropismus bloß latent, ebenso in Fig. 4 bis 6, was Fig. 9, 10, 13 und 14 zeigen.

Bei Fig. 7 bis 14 erscheint der negative Geotropismus durch die Rotation am $Klst$ ausgeschaltet. Dafür tritt der Antagonismus zwischen hN und Autotropismus um so klarer hervor.

Fig. 7. Ursprünglich 1 bis 2 mm lange K folgen am $Klst$ in urL nur der hN . Von Autotropismus ist nichts zu bemerken. Das gilt auch bei

- ▶ 8 bei der weiteren Entwicklung dieser K . Auch da bleibt das Empfindungsvermögen für den Autotropismus unterdrückt. Anders in
- ▶ 9 und 10, in denen durch den vorgängigen Aufenthalt in rL in \perp Stellung der Autotropismus vorbereitet war. Kaum setzt nun die hN mit ihrem Bestreben ein, aus der Horizontalen zu kommen, so arbeitet der Autotropismus dagegen (10), kann aber nicht viel ausrichten, da die urL das Empfindungsvermögen für ihn schließlich aufhebt (9). Ist bei K von der Länge wie in Fig. 10 eine sehr starke Verunreinigung wirksam, so tritt die Verdickung so stark und die Hemmung des Längenwachstums so rasch auf, daß der Eindruck hervorgerufen wird, als wäre es überhaupt nicht zur hN gekommen. Auch kann es sein, daß sie als Wachstumskrümmung unter dem Einfluß zu starker Verunreinigung der Luft ganz unterdrückt wird.

Nur wenn die K 1, 2. bis 5 mm lang an den $Klst$ kommen, vermag die hN den Autotropismus auch in rL zu überwinden:

Fig. 11 und 12 geben den Beleg dafür, wie sie die Bewegung am $Klst$ und die Jugend der K dabei unterstützt.

Fig. 13 beweist, wie schwer es ihr der Autotropismus macht, hervorzutreten, wenn die K , schon 1 oder 1·2 cm lang in rL in \perp Stellung geworden, an den Kst kommen.

- » 14 zeigt, daß sich die hN schließlich nur auf die Disposition zur hN beschränken muß, wenn die K in rL in \perp Stellung schon zur Länge von 3 bis 6 cm herangewachsen sind. In diesem Falle kann nur urL die dominierende Wirkung des Autotropismus aufheben (siehe 9).
- » 15 veranschaulicht endlich, wie anfangs in urL horizontal gewachsene und verdickte K , in rL übertragen, die ursprüngliche Wachstumsrichtung verlassen und negativ geotropisch aufwärts wachsen, wobei sie schlank und geschmeidig werden. Es muß sonach die Disposition zum negativen Geotropismus noch in ihnen gesteckt haben (vgl. Fig. 1, weiße Stelle) oder dieser erst geweckt worden sein.

Zur Erklärung der Tabelle sei noch hinzugefügt, daß die schematischen Figuren, für deren Ausführung ich übrigens Herrn Assistenten Josef Gickelhorn zu großem Danke verpflichtet bin, auf der Voraussetzung beruhen, daß die wirkenden Faktoren, wie das geotropische Reizvermögen, der Autotropismus und die horizontale Nutation in den K potentiell erhalten bleiben.

Die Berechtigung zu dieser Annahme wurde eben aus dem Verhalten der K , wie es sich besonders in Fig. 3, 9, 13 und 15 kundtut, abgeleitet. Man könnte aber auch ebenso gut annehmen, daß die genannten Tropismen und die hN jeweilig erst geweckt wurden, ohne daß man gegen diese Auffassung zwingende Gegengründe anführen könnte. Ich sehe bei dem heutigen Stande der Wissenschaft auch nicht, wie man hier experimentell eingreifen sollte. Da übrigens vorläufig durch diese Anschauungen am Wesen der Sache (d. h. der Ergebnisse) nichts geändert wird, so seien eben beide registriert und sei es dem Geschmacke jedes Einzelnen überlassen, sich an die in der Tabelle angewendete oder die andere Deutung zu halten.

In dieser Weise kommen wir also durchwegs mit den der Pflanzenphysiologie völlig geläufigen Kräften aus, um das Auftreten der hN zu erklären. Die horizontale Nutation erscheint uns dabei aber stets als eine durch äußere Faktoren in ihrem Auftreten bloß hemmbare, dagegen

durch keinen Faktor hervorrufbare, den Keimlingen also innewohnende echte Nutation im Sinne v. Wiesner's.

Es fragt sich nun noch, ob diese Deutung die einzig richtige ist, oder ob sie nur eine von verschiedenen Erklärungsmöglichkeiten darstellt. Das eine ist zunächst sicher, sie kommt mit den landläufigen Erkenntnissen völlig aus und postuliert nicht wie die von Neljubow (I. bis IV., 1901 bis 1914) eine Umwandlung des negativen in den transversalen Geotropismus bei parallelotropen Organen durch die Narkotika. Sie verlangt also nicht die Umwandlung zweier so scharf getrennter Wachstumsbewegungen ineinander, wie negativer und transversaler Geotropismus, die einzig in ihrer Art ist und bisher noch nie eine Parallele gefunden hat. Doch dieser Umstand gibt meiner Deutung noch nicht das Übergewicht. Beweisend wird sie erst dann, wenn Tatsachen bekannt werden, die mit Neljubow's Deutung überhaupt nicht erklärt werden können. Ein solches Faktum war schon das Auftreten der Krümmung auch in rL bei ganz jungen K am $Klst$. Ein weiteres Faktum aber, bei dem Neljubow's Deutung völlig versagen muß, ist das, daß sich bis 6 cm in $rL \perp$ gewachsene K am $Klst$ in urL doch von der horizontalen Achse wegwenden, ihre also nach Neljubow geforderte transversal geotropische Ruhelage verlassen.

Mit der Annahme einer den K inhärenten Nutation ist dieses Faktum aber unschwer zu erklären.

Ich komme also zu dem Schlusse:

Die von Neljubow gegebene Erklärung der in urL auftretenden horizontalen Nutation als transversaler Geotropismus reicht gegenüber den in der Frage der horizontalen Nutation gefundenen neuen Tatsachen nicht mehr aus, es ist vielmehr die von mir (IV., 1910) gegebene und in der vorliegenden Arbeit erweiterte Erklärung die richtige, daß die horizontale Nutation eine durch negativen Geotropismus und Autotropismus maskierte autonome Krümmung ist, die überall dort zutage tritt, wo diese hindernden Faktoren ausgeschaltet oder zumindestens gehemmt werden, das ist am Klinostaten und in Laboratoriumsluft und anderen Narkotika.

Und so seien denn noch einige Worte über jene Versuche aus dem Jahre 1910 (IV) gesagt, wie sie in der Fig. 10 III dargestellt worden sind. Diese Experimente über den Einfluß der *LL* auf rund 2 *cm* lange, in *rL* vertikal herangewachsene, nachher am *Klst* in *LL* gehaltene *K* (Textfig. 10 der Einlagstabelle) stimmten nämlich im allgemeinen mit den Schilderungen der Azetylenversuche Neljubow's (II, 1910, III., 1911) mit *Klst-K* so vorzüglich überein, daß ich gar keinen Grund sah, Neljubow's Befunde mit *Klst-Azetylenpflanzen* anders zu interpretieren als meine eigenen damaligen Ergebnisse. Ich deutete sie also damals wie folgt: Da sich bei *K*, die bei \perp Aufstellung in *rL* über 1 *cm* lang geworden waren, bei nachheriger Rotation am *Klst* in *rL* keine *hN* einstellte und nun bei ähnlich vorbehandelten Objekten bei Rotation am *Klst* in *LL* kaum eine Andeutung von Abkrümmung wahrzunehmen war, wäre anzunehmen, daß auch bei ihnen der negative Geotropismus während der Vorbehandlung die horizontale Nutation gewissermaßen erstickte, so daß die 2 *cm* langen Keimlinge der *rL* nachher in *urL* parallel zur *Klst*-Achse weiterwachsen. Von einer Umwandlung des negativen in transversalen Geotropismus braucht dabei keine Rede zu sein.

Da nun Neljubow Azetylen, den wirksamsten Bestandteil der *LL*, verwendete, ließ sich per analogiam die Schlußfolgerung ziehen, daß auch bei seinen Experimenten in Azetylenatmosphäre mit *Klst*-Pflanzen, die eine gleiche Vorbehandlung durchmachten, einfach die *hN* auch durch den negativen Geotropismus beim Vertikalstehen in *rL* ausgelöscht worden war, so daß die Versuche nichts für den transversalen Geotropismus bewiesen.

Meine neuen Experimente haben mich nun zu einer anderen Deutung jener mit denen Neljubow's gleichartig ausgefallenen Versuche geführt. Ich möchte diese nämlich mit den in Fig. 1 und 8, Protokoll 1, eventuell 4, Textfig. 10, dargestellten neuen Experimenten in eine Parallele und mit den in Fig. 2, 6, 7, 3, 4, 5, Protokoll 2, 3, 5, Textfig. 9, wiedergegebenen in Gegensatz stellen und sagen: Weder Neljubow noch ich haben bei diesen Versuchen unsere Keimlinge lange

genug rotieren lassen oder wir haben damals beide mit zu starken Verunreinigungen gearbeitet, oder beide Fehler gleichzeitig gemacht. Ich verweise diesbezüglich auf Punkt 3 der Zusammenfassung meiner Ergebnisse und auf Textfig. 9 mit der zugehörigen Erläuterung, aus denen unmittelbar die Ansicht hervorgeht, zu der ich heute bezüglich unserer angeführten älteren Versuchsergebnisse gelangt bin.

Im Anschluß an die vorliegende Arbeit sei noch auf eine Tatsache hingewiesen, die nicht direkt mit unserem Thema zusammenhängt, durch einige Protokolle (3 u. a. nicht veröffentlichte) aber eine vorzügliche Illustration findet und deshalb nicht verschwiegen werden soll: die Beeinflussung der Nutation durch die *urL*.

Auf diese Erscheinung wurde bereits 1903 (I, 191) aufmerksam gemacht, wo sich bei vertikal stehenden Keimlingen von *Helianthus annuus* im Dunkeln in *urL* Nutationen von 140° , 180° , ja 270° konstatieren ließen, während die in *rL* etwa 45 bis 60° , in Ausnahmefällen 120° betragen.

Ähnliche Erfahrungen ließen sich (III, 1909, 493/5) später an vertikalstehenden, einseitig beleuchteten *K* von *Vicia sativa* und *villosa* machen.

Diese Beobachtungen sind übrigens inzwischen durch Sperlich (1912, 547) auf Grund von Ätherversuchen mit *Helianthus*-Keimlingen im Licht und im Dunkeln durchaus bestätigt worden (Protokoll 3).

Hier zeigt es sich nun, daß auch bei *Klst-K* von Wicken analoge Differenzen der Nutationskrümmungswinkel in *rL* und *urL* feststellbar sind.

Protokolle.

Erklärung der in den Protokollen gebrauchten Abkürzungen.

K a. V.-B. = Keimlinge am Versuchsbeginn.

Gz = Gaszusatz.

Gd = Gasdurchleitung.

rG = runde Gläser.

G = Gefäße mit planparallelen Wänden.

Ko-V. = Kontrollversuch.

*Kl*st-V. = Klinostatenversuch.

hN = horizontale Nutation.

L. d. *K* = Länge der Keimlinge (angegeben in Zentimetern).

DL = Durchschnittslänge (angegeben in Zentimetern).

DD = Durchschnittsdicke (angegeben in Millimetern).

u. = unten.

m. = in der Mitte.

o. = oben.

St. = Stengel.

Bl. = Blatt.

Z. d. *K* = Zahl der Keimlinge.

Rot.-B. = Rotationsbeginn.

h = Uhr.

m = Minute.

s = Sekunde.

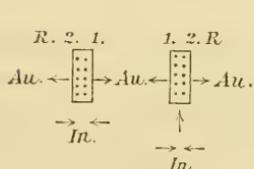
Au. = Außen

In. = Innen

} beziehen sich auf die Gefäße.

a. m. = Vormittag.

p. m. = Nachmittag.



Diese Skizze soll zur Erläuterung der in den Protokollen gebrauchten Ausdrucksweise dienen.

R. = Reihe.

Kr. = Krümmung.

Kr. \angle = Krümmungswinkel.

v. d. V. = von der Vertikalen (bezogen auf die nach dem Versuche aufrecht gestellten *K*).

1. Versuch vom 7. Oktober 1911 mit *Vicia sativa*.

Fig. 1.

1. *K* a. V.-B. 2 bis 3 *cm*.
2. Z. d. *K* 8 pro Gefäß.
3. *Gz* durch 10 *cm* alten Gasschlauch.
4. *rG*.
5. \perp stehender *Ko*-V.
6. Die Orientierung der *Kl*st-Gefäße \perp zur horizontalen Achse.

Der Versuch dauerte vom 7. bis 10. Oktober. Die Kontrolle erfolgte täglich. Die in der Tabelle geschilderten Erscheinungen traten bei jeder Kontrolle graduell stärker hervor.

Kl _{st} -V.										
<i>rL</i>					<i>urL</i>					
Die <i>K</i> überholten alsbald die in <i>urL</i> , sie blieben schlank und gerade.					Bloß 2 <i>K</i> zeigten die typische <i>hN</i> , die anderen <i>K</i> sind fast gerade, im Längenwachstum bedeutend zurückgeblieben, stark verdickt.					
Der Versuch wurde photographiert (Fig. 1).										
Messungsergebnis am 10. Oktober 1912.										
<i>DL</i>		<i>DD</i>			<i>DL</i>			<i>DD</i>		
St.	Bl.	u.	m.	o.	St. bis <i>hN</i>	<i>hN</i>	Bl.	u.	m.	o.
13·75	0·98	1	1	1	2·51	0·55	0·72	1·5	2	2·2

\perp <i>Ko</i> -V.										
<i>rL</i>					<i>urL</i>					
Die <i>K</i> überholten alsbald die in <i>urL</i> ; sie blieben schlank und gerade.					Typische <i>hN</i> , typische Hemmung des Längenwachstums. <i>K</i> stark verdickt.					
<i>DL</i>		<i>DD</i>			<i>DL</i>			<i>DD</i>		
St.	Bl.	u.	m.	o.	St. bis <i>hN</i>	<i>hN</i>	Bl.	u.	m.	o.
11·24	0·98	1	1	1	2·26	0·6	0·66	1·5	2	3

Folgerungen aus dem Versuch vom 7. Oktober 1911.

Der Versuch erscheint im wesentlichen als eine Bestätigung Neljubow's und meiner älteren Versuche. Er läßt erkennen, daß die *rL*-Pflanzen, wenn sie 2 bis 3 *cm* lang zum Versuch verwendet werden, weder in *rL* noch in *urL* *hN* zeigen, und scheint zu beweisen, daß die *hN* in *rL* 2 bis 3 *cm* lang gewordener *K* am *Klst* nicht oder geschwächt auftritt, während sie bei \perp belassenen *K* in *urL* ungemein deutlich sichtbar wird.

Möglicher Einwand: Der Versuch wurde zu rasch unterbrochen.

Der Ausfall der späteren Experimente gibt den Beleg, daß dieser Einwand völlig berechtigt war.

2. Versuch vom 12. Juni 1912 mit *Vicia sativa*. Temp. 24°.

Fig. 2 und 6.

1. *K* a. V.-B. 2 *cm*; *K* waren sehr schön gewachsen.
2. Z. d. *K* 14 pro Gefäß.
3. *Gd* $\frac{1}{2}$ Stunde.
4. $\parallel G$
5. 0 \perp *Ko-V*.
6. Rot.-B. 9^h 30^m.
7. Gefäßorientierung \perp zur *Klst*-Achse.
8. Bemerkung. Die *K* wurden in 2 Reihen mit den Kotyledonen nach Au. gesetzt.
Am V.-B. waren im *rL*-Gefäß alle *K* tadellos gewachsen.
Am V.-B. waren im *urL*-Gefäß 1 *K* der 1. Reihe und 1 *K* der 2. Reihe nach Au. geneigt.

Beobachtung		<i>rL</i>	<i>urL</i>
Tag	Zeit		
12. VI.	11 ^h 30 ^m a. m.	3 <i>K</i> der 1. R. nach In. geneigt, die anderen <i>K</i> der 1. R. gerade. Alle <i>K</i> der 2. R. im \sphericalangle von etwa 10° gegen In. geneigt (vielleicht <i>hN</i> infolge beim Begießen eingedrungener Spuren <i>urL</i> ; vielleicht auch Zirkumnutationsbewegungen).	Mit Ausnahme 1 <i>K</i> , der nach Au. vorprallt, alle <i>K</i> der 1. R. nach rückwärts gegen In. geneigt. Alle <i>K</i> der 2. R. nach In. geneigt. Dadurch scheinen beide <i>K</i> -R. eine oben schließende Allee zu bilden. Kr. \sphericalangle v. d. V. 20°.
	1 ^h p. m.	Kr. \sphericalangle v. d. V. etwa 10°	\sphericalangle v. d. V. etwa 30 bis 40°.
	4 ^h p. m.	Wie am Vormittage.	detto, sonst wie Vormittag.

Beobachtung		<i>rL</i>	<i>urL</i>
Tag	Zeit		
13. VI.	8 ^h 30 ^m a. m.	<i>K</i> durchwegs aufgerichtet und gestreckt; fast alle gerade; schwach, schlank (vielleicht hatte, wenn die oben angeführte erste Vermutung richtig war, die Erde die Spuren <i>urL</i> absorbiert und es so dem Autotropismus ermöglicht, die <i>K</i> aufzurichten).	Nicht weiter gewachsen. Beginn der Verdickung.

9^h 30^m a. m. }
 11^h 30^m a. m. } Das Bild des Versuches nicht wesentlich verändert.
 5^h 30^m p. m. }

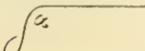
Schluß d. V. 5^h 30^m p. m.

Der Versuch wurde um 5^h 45^m p. m. photographiert (Fig. 2 und 6).

Messungsergebnis um 6^h 45^m p. m.

<i>rL</i>									
1. R.					2. R.				
<i>DL</i>		<i>DD</i>			<i>DL</i>		<i>DD</i>		
St.	Bl.	u.	m.	o.	St.	Bl.	u.	m.	o.
8·41	0·8	1	1	1	8·08	0·74	1	1	0·8

<i>urL</i>											
1. R.					2. R.						
<i>DL</i>		<i>DD</i>			<i>DL</i>			<i>DD</i>			
St.		Bl.	u.	m.	o.	St.		Bl.	u.	m.	o.
bis <i>hN</i>	<i>hN</i>					bis <i>hN</i>	<i>hN</i>				
2·51	0·7	0·7	0·98	1·2	1·88	2·61	0·71	0·72	1	1·24	1·9

\angle d. hN


1. R.		2. R.	
1	155°	8	125°
2	140	9	180 (0°)
3	160	10	120
4	120	11	160
5	180 (0°)	12	138
6	108	13	150
7	152	14	175

Folgerungen aus dem Versuche vom 12. Juni 1912.

1. Die verwendete Menge der gasförmigen Verunreinigungen hat in den urL -Gefäßen die hN auch schon in einem Tage hervortreten lassen. Die hN ist bei den $Klst$ - K schon unzweideutig ausgebildet.

2. Die hN beginnt anscheinend bereits nach 2 Stunden einzusetzen.

3. Die Spuren urL , die beim Öffnen in die rL -Gefäße gelangten, scheinen auch bei einigen der rL - K eine vorübergehende hN hervorzurufen, die aber mit der durch die Gasabsorption durch die Erde fortschreitenden Reinigung der Gefäßluft völlig schwindet.

4. Am zweiten Tage setzen die starken Verdickungen der K in urL ein und die Längenunterschiede zwischen rL - und urL - K werden auffallend.

Einwand: Die Unterschiede würden vielleicht noch prägnanter, wenn die K noch länger rotiert worden wären.

Forderung: Durch Lüftung der Dunkelkammer soll der in Punkt 3 bemerkte Übelstand behoben werden.

3. Versuch vom 17. Juni 1912 mit *Vicia sativa*.

Fig. 7.

1. L. d. K a. V.-B. im rL -Gef. der längsten K 6·7 cm, der kürzesten 5·6 cm. L. d. K a. V.-B. im urL -Gef. durchaus rund 7·3 cm.
2. Z. d. K 14 pro Gefäß.
3. Gd $\frac{1}{2}$ Stunde.
4. WG
5. 0 \perp Ko -V.
6. Rot.-B. 9^h 30^m.
7. Gefäßorientierung \perp zur $Klst$ -Achse.

8. Bemerkung. Die *K* wurden in 2 R. mit den Kolyledonon nach In., und zwar wegen der späteren Einführung des Gasschlauches, der einen Gefäßwand näher gesetzt. Sie waren sehr schön gewachsen.

Am Tage vor dem V. war die Dunkelkammer tagsüber gelüftet worden, um die Gefahr einer stärkeren Verunreinigung bei der 1 bis 2 Minuten langen Öffnung d. Gef. zum Befeuchten der Erde möglichst zu verringern.

Beobachtungs-		<i>rL</i>	<i>urL</i>
Tag	Zeit		
17. VI.	3 ^h 30 ^m p. m.	2 <i>K</i> in schwachem Bogen nach Au. gekrümmt.	} 9 <i>K</i> schon stark nach Au. gekrümmt (<i>hN</i>).
	6 ^h p. m.	Bloß 1 <i>K</i> in schwachem Bogen nach Au. gekr. (Zirkumnutation?)	
18. VI.	8 ^h 15 ^m a. m.	6 <i>K</i> nach Au. gekrümmt (Zirkumnutation?) Nutationen: 1 aufgelöst, sonst meist 90°.	4 <i>K</i> typische <i>hN</i> . Nutationen: 1 aufgelöst. 4 60° 1 90 3 275 alle übrigen 180
19. VI.	8 ^h 30 ^m a. m.	Alle <i>K</i> schön schlank weitergewachsen, von d. Horizontalen schwach abgebogen.	<i>K</i> kurz, verdickt, typische <i>hN</i> . Viele <i>hN</i> nach In.
20. bis 22. VI.	8 ^h 30 ^m a. m.	Nichts wesentlich Neues, nur sind die Unterschiede zwischen <i>rL</i> - und <i>urL</i> -Pflanzen viel prägnanter. <i>rL</i> - <i>K</i> stoßen oben an die Gef. an.	<i>urL</i> - <i>K</i> typische <i>hN</i> noch prägnanter; viele <i>hN</i> nach In.

Schluß des Versuches am 22. Juni, 12^h 30^m p. m.

Der Versuch wurde photographiert (Fig. 7).

Messungsergebnisse 2^h 45^m p. m.

<i>rL</i>					<i>urL</i>					
<i>DL</i>		<i>DD</i>			<i>DL</i>		<i>DD</i>			
St.	Bl.	u.	m.	o.	St. bis <i>hN</i>	<i>hN</i>	Bl.	u.	m.	o.
22·4	0·7	1	1	1	6·01	2·58	0·77	1	2·4	1·53

Die \sphericalangle^1 d. hN :

- | | |
|---|---|
| 1. $\alpha = 90^\circ$, | 8. $\alpha = 142^\circ$, $\beta = 141^\circ$ |
| 2. $\alpha = 50^\circ$, | 9. $\alpha = 150^\circ$, $\beta = 92^\circ$ |
| 3. $\alpha = 110^\circ$, $\beta = 130^\circ$ | 10. $\alpha = 134^\circ$, $\beta = 145^\circ$ |
| 4. $\alpha = 47^\circ$, | 11. $\alpha = 158^\circ$, $\gamma = 135^\circ$ |
| 5. $\alpha = 150^\circ$, $\beta = 133^\circ$ | 12. $\alpha = 165^\circ$, $\gamma = 130^\circ$ |
| 6. $\alpha = 123^\circ$, $\beta = 120^\circ$ | 13. $\alpha = 142^\circ$, $\gamma = 127^\circ$ |
| 7. $\alpha = 90^\circ$, | 14. $\alpha = 156^\circ$. |

Folgerungen aus dem Versuche vom 17. Juni 1912.

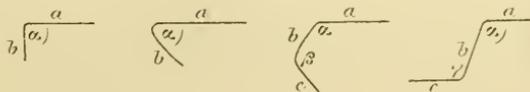
1. Der Versuch zeigt zweifellos, daß auch am *KlSt* in *urL* die hN aufzutreten vermag. Dieser Effekt wurde vornehmlich durch die längere Rotation am *KlSt* erzielt.

2. In *rL* unterbleibt jede Krümmung, die als hN gedeutet werden könnte, wenn durch Lüftung der Dunkelkammer am Tage vor dem V.-B. für entsprechende Reinheit der Dunkelkammerluft gesorgt wurde.

3. Sehr auffallend sind die auch durch verschiedene \sphericalangle ausgezeichneten Überkrümmungen aus der Richtung der hN , die entweder zu einer weiteren Eindrehung des *K* führt oder die *K*-Spitze sich wieder in die ursprüngliche Richtung des *K*-Stengels einstellen läßt. Diese Wachstumserscheinungen hängen mit der zunehmenden Reinigung der Luft durch Gasabsorption seitens der Erde zusammen. Auffallend sind weiter die häufig vorkommenden Wendungen der hN nach In., d. h. nach vorne zu den Kötyledonen, die teils durch das Anstoßen ans Glas, teils durch Zirkumnutationsbewegungen bei dem vorgängigen Aufenthalt in *rL* erklärt werden können.

4. Von großem Interesse ist endlich das Verhalten der Nutationen, die in Übereinstimmung mit älteren Erfahrungen bei $\perp K$ von *Helianthus* (l., 1903, 191) in *urL* stärker ausgebildet sind als in *rL*.

1



Als \sphericalangle der hN α) bezeichne ich den von dem abgebogenen Stengelstück *b* mit dem am *KlSt* horizontal gestellten Stengelteile (*a*). Dazu kommt öfters ein zweiter β), da sich das Stück *b* wiederholt nochmals umbiegt (*c*). Es kommt endlich noch vor, daß sich das Stengelstück *c* parallel zur Richtung von *a* umbiegt. Der entstehende \sphericalangle heißt γ .

4. Versuch mit *Pisum sativum* vom 28. Juni 1912.

Fig. 8.

1. *K* am V.-B. 3 bis 4 *cm*.
2. Z. d. *K* 5.
3. *Gd* $\frac{3}{4}$ Stunde.
4. // *G*
5. 0 \perp *Ko-V*.
6. Rot.-B. 10^h a. m.
7. Gefäßorientierung \perp zur *Kl*-Achse.
8. Bemerkung. Auf einem der *rL-K* kamen alsbald Schimmelpilze auf, die stark dufteten.

Die Kontrolle erfolgte am 30. Juni, 1. Juli und 2. Juli.

<i>rL</i>	<i>urL</i>
2 <i>K</i> zeigen mehr minder deutliche <i>hN</i> , und zwar infolge des von den aufgekommenen Schimmelpilzen erzeugten Duftes; die <i>K</i> steigen von Grund aus schief auf.	<i>hN</i> mangelhaft. Da zuviel Gas zugesetzt worden war, hatte die Verdickung sofort von Grund aus eingesetzt und das Längenwachstum so sehr gehemmt, daß die <i>hN</i> entweder nicht zur Geltung kam oder ganz unterdrückt wurde.

Trotz der angeführten Mängel oder eigentlich gerade ihretwegen, speziell wegen der durch die Pilzdüfte hervorgerufenen *hN*, wurde der Versuch photographiert (Fig. 8).

Messungsergebnis am 3. Juli 1912.

<i>rL</i>					<i>urL</i>					
<i>DL</i>		<i>DD</i>			<i>DL</i>		<i>DD</i>			
St.	Bl.	u.	m.	o.	St.		Bl.	u.	m.	o.
					bis <i>hN</i>	<i>hN</i>				
7·9	0·7	3	3	3	3·18	1·12	0·7	4	6	5 ¹
		4	4	4				4	6	6

¹ Die zwei Ziffern beziehen sich auf die Durchmesser des elliptischen Querschnittes.

Folgerungen aus dem Versuche vom 28. Juni 1912.

1. Auch Erbsen können bei genügend langer Rotation am *KlSt* in *urL* die *hN* zeigen.
2. Zu ihrer Hervorrufung genügt der Duft von Schimmelpilzen.
3. Zu starke Gasdosen hemmen oder unterdrücken sie.

Forderungen:

1. Herabminderung der Gasdosis.
2. Entschälen der Samen, um dem Verschimmeln vorzubeugen.

5. Versuch vom 11. November 1912 mit Erbsen, *Pisum sativum*.

Fig. 3—5.

1. *K* am V.-B. in beiden Gefäßen rund 2 bis 5 *cm*.
2. Z. d. *K* 8 pro Gefäß.
3. a) Kleiner Wattebausch mit konzentriertem Äther, nach $\frac{1}{2}$ Stunde entfernt.
- b) Gasschlauch, stark riechend.
- c) Nasser Wattebausch mit Karbidstückchen, zugegeben am 11. und 12. November $\frac{1}{2}$ 2^h p. m. und 9^h a. m.; die erzeugte Azetylenatmosphäre, anfangs konzentrierter, wird durch die Absorption der Erde verdünnt.
4. 4 \parallel *G* auf 2 *KlSt*-Scheiben.
5. Das *rL*- und das Azetylengefäß nebeneinander an derselben *KlSt*-Scheibe.
6. 0 \perp *Ko*-V.
7. Gefäßorientierung \parallel zur *KlSt*-Achse.
8. Rot.-B. $\frac{1}{2}$ 2^h p. m.
9. Bemerkung. Trotz der kurzen Einwirkung hatte der Äther die *K* so geschädigt, daß am 12. November, 9^h a. m., alle Versuchspflanzen abgestorben waren.

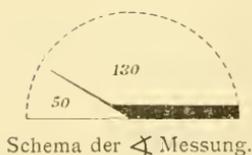
Am 12. November, um 9^h a. m., begann die Krümmung nach außen in den Gefäßen mit dem Gasschlauch. In der Folge blieben sie kurz und wurden sehr dick, wie die *K* links in Fig. 8. Die Verunreinigungen waren zu stark.

Um die gleichmäßige Belastung nicht zu stören, wurde auch der wertlos gewordene Ätherversuch von der *KlSt*-Scheibe nicht abgenommen und bis zum Versuchsschlusse weiter laufen gelassen. Während der Zeit war am Gasversuche nichts besonderes, nur eine fortschreitende Verdickung zu sehen.

Tag der Beob.	rL	Azetylenatmosphäre
12. XI., 9 ^h a. m.	1 bis 2 Pflanzen biegen sich in ihrer ganzen Länge von der Horizontalachse etwas schwach ab. Alle K lang und schwächlich.	
13. XI., 3 ^h / ₄ 9 ^h a. m.	Alle K lang und schwächlich. Der Zuwachs springt deutlich ins Auge.	Vielleicht das erste Einsetzen der hN . Ausgesprochene Wachstums- hemmung und beginnende Verdickung. Karbonid neuerdings zugesetzt.
14. XI., 9 ^h a. m.	In den folgenden Tagen ver- stärkt sich der Eindruck des am 12. November gewonne- nen Bildes nur, ohne etwas Besonderes zu bieten.	Wie gestern. Karbonid wird fortan nicht mehr zugesetzt. Erst am 5. bis 6. Versuchs- tage hebt neues deutliches Wachstum an, das aus der Horizontalen heraus, in eine den Kotyledonen entgegen- gesetzte Richtung führt und unzweifelhaft der hN ent- spricht.

Schluß des Versuches am 21. November 1912, 12¹/₂^h p. m.
Die K wurden photographiert. Fig. 3 bis 5.

Die \sphericalangle der hN :



bei Nr. 1	130°
> > 2	90
> > 3	90
> > 4	140
> > 5	130
> > 6	100
> > 7	110
> > 8	140

Die hN sind um rund 90° von der Rückseite der Kotyledonen
abgebogen.

Messungsergebnis.

<i>rL</i>						
Nr.	St.	Bl.	D			Bemerkung
			u.	m.	o.	
1	9	1	2·5	2·5	2·5	Die Seitenwurzeln waren 3·6 cm lang.
2	10	1	2	2·5	2	
3	12	1	2·5	2·5	2	
4	12	1·2	2	2	2	
5	14·7	1·4	2	2·5	2·5	
6	18·2	0·9	2	2	2	
7	9·5	1·2	2·5	2·5	2·5	
8	13·2	1·2	2	2·5	2·5	

Azetylenatmosphäre							
Nr.	St.		Bl.	D			Bemerkung
	⊥ gew. Teil	hN		u.	Bug	o.	
1	3·8	3·7	1	3	7	3	Seitenwurzeln bis 3·5 cm lang.
2	3·5	2·8	1	3	5	3	
3	5	3·6	0·7	2	4	3	
4	5	3·7	1·2	3	5	3	
5	2·6	3	1	3	6	3	
6	5	3·2	1	2·5	4	4	
7	3	3	0·7	2	5·4	3	
8	2	3	0·9	2	5·5	3	

Messung des Gasschlauchversuches.

Nr.	St.		Bl.	D			∠ der hN
	⊥ gew. Teil	hN		u.	m.	o.	
1		4·7	1	2·5	3·5	4	130° 145° 140°
2		5·5	0·7	2·5	2·5	4	
3	5	1	1	2·5	2·5	4	
4		4	0·7	2	3	5	
5		5·2	1·2	2·5	3	5	
6	2	1·3	1	3	4	4	
7	3·5	0·7	0·7	2·5	3	4	
8	tot	—	—	—	—	—	

Folgerungen aus dem Versuche vom 11. November 1912.

Der Versuch zeigt, daß Azetylenkonzentrationen erzielt werden können, die vorgängig in rL negativ geotropisch gewordene K von Erbsen veranlassen, am $KlsI$ // zur Horizontachse orientiert, nicht // zur $KlsI$ -Achse weiterzuwachsen, wie dies nach Neljubow's Auffassung erwartet werden müßte, sondern unter den Symptomen der Längenwachstumshemmung und der Förderung des Dickenwachstums unter rechtem Winkel aus der Horizontalen auszubiegen.

Damit ist bewiesen, daß die hN eine auf inneren Ursachen beruhende Krümmung ist.

Die Kontrollkeimlinge zeigen in rL , weil sie in rL in \perp Stellung schon weit über 2 cm lang geworden waren, keine Abkrümmung.

Fehler:

Der Gasschlauch im Gasversuch verunreinigte die Luft zu sehr, so daß nur Hemmung des Längen- und Förderung des Dickenwachstums, aber fast keine hN zu sehen war.

Noch schädlicher war die verwendete Ätherkonzentration.

Einige Erfahrungen bei anderen Versuchen.

Auch der Duft von festem Chloralhydrat tötet die Versuchskeimlinge, ehe sie reagieren können.

Ein gewässerter Gasschlauch bietet zu wenig Verunreinigungen für den Versuch.

Endlich gaben Experimente mit tief gesetzten, abgeschälten Erbsen deshalb keine Resultate, weil die emporwachsenden Erbsen die Erde völlig aufwühlten.

Literatur.

- Fitting H.: Referat über Richter O., Die horizontale Nutation, und Neljubow D., Geotropismus in der Laboratoriumsluft. Zeitschrift für Bot., 3. Jahrg., Jena 1911, p. 498.
- Guttenberg H. R. v.: Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus und die tropistische Empfindlichkeit in reiner und unreiner Luft. Jahrb. für wiss. Bot., Bd. XLVII, 1910. p. 462.
- Knight J. and Crocker Wm.: Toxicity of Smoke (Giftigkeit des Rauches). The botanical Gazette 1913, Vol. 55, p. 337 bis 371.
- Neljubow D. I.: Über die horizontale Nutation der Stengel von *Pisum sativum* und einiger anderen Pflanzen (vorl. Mitt.). Bot. Zentrabl., Beiheft. Bd. X, H. 3, 1901, p. 128.
- II.: Bulletin de l'Académie impériale des Sciences de St. Pétersbourg. 1910, p. 1443 (russisch).
 - III.: Geotropismus in der Laboratoriumsluft. Ber. der Deutschen bot. Ges., Jahrg. 1911, Bd. 29, H. 3, p. 97.
 - IV.: Über die Eigentümlichkeiten der Veränderung des Geotropismus (russisch). Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VIII. Série, classe physico-mathématique. Vol. XXXI, Nr. 4, u. vol. XXXII, Nr. 3, I. u. II. T. 1913/14.
- Richter Oswald. I.: Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft. Ber. der Deutschen bot. Ges., 1903, Jahrg. XXI, H. 3, p. 180.
- II.: Über den Einfluß verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. der Kaiserl. Akad. der Wiss. in Wien, math.-naturw. Kl., Bd. CXV, Abt. I, März 1906, p. [265] 1.
 - III.: Über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 46, 1909, H. 4, p. 481.
 - IV.: Die horizontale Nutation. Ebenda, Bd. CXIX, Abt. I, Dezember 1910, p. [1051] 1.
 - V.: Über die Steigerung der heliotropischen Empfindlichkeit von Keimlingen durch Narkotika. Verh. der Ges. deutscher Naturforscher und Ärzte. 84. Vers. zu Münster i. W., 1912, 15. bis 21. Sept. Leipzig 1913. II. Teil, 1. Hälfte, p. 241.
 - VI.: Über die Steigerung der heliotropischen Empfindlichkeit von Keimlingen durch Narkotika. Sitzungsber. der Kaiserl. Akad. der Wiss. math.-naturw. Kl., Bd. CXXI, Abt. I, Dez. 1912, p. [1183] 1.
 - VII.: Neue Untersuchungen über horizontale Nutation. Verh. der Ges. deutscher Naturforscher und Ärzte, 85. Vers. zu Wien, 1913, 21. bis 28. Sept. Leipzig 1914, II. Teil, 1. Hälfte, p. 649.
- Sperlich A.: Über Krümmungsursachen bei Keimstengeln und beim Monokotylenkeimblatte etc. Jahrb. für wiss. Bot., Bd. L, 1912, p. 502.
- Wiesner J. v.: Die undulierende Nutation der Internodien. LXXVII. Bd. der Sitzungsber. der Kaiserl. Akad. der Wiss. in Wien. Abt. I, Jännerheft, Jahrg. 1878, p. 1.

Figurenerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. (Protokoll 1 und p. 969, 970, 971, 973, 976, 978, 981). Versuch mit *Vicia sativa* vom 7. bis 10. Oktober 1911. Die zwei Gefäße (1 und 2) links stellen den vertikalen Kontroll-, die rechts den zugehörigen Klinostatenversuch dar. 1 und 4 zeigen die Pflanzen der reinen, 2 und 3 die Keimlinge, die in den Gefäßen herangewachsen waren, deren Luft durch einen Gasschlauch verunreinigt worden war.

Der Versuch scheint für Neljubow's Ansicht zu sprechen, indem in 2 die horizontale Nutation stärker auftritt als in 3.

Fig. 2. (Protokoll 2 und p. 971, 973, 975, 976, 981). Versuchsanstellung mit Gefäßen mit »planparallelen«, außen geschliffenen, innen gegossenen Glaswänden. Die eingeriebenen Stöpsel wurden mit Vaseline gedichtet und überdies mit Pergamentpapier festgehalten. Die Keimlinge wurden mit 30 cm langer Pinzette so gesetzt, daß die Kotyledonen gegen die parallelen Glaswände zu liegen kamen.

Das Bild zeigt im verkleinerten Maßstabe den Effekt des Klinostatenversuches 2 vom 12. Juni 1912 mit *Vicia sativa*.

Tafel II.

Fig. 6. (Protokoll 2 und p. 973, 975, 976, 981). Versuchseffekt des Wickenversuches vom 12. Juni 1912. Links das Gefäß mit dem Gasschlauch, den man in der Photographie angedeutet sieht.

Die horizontale Nutation hat eingesetzt, die Keimlinge bilden auf diese Art gewissermaßen eine Allee, da die Krümmungen von den Kotyledonen weg nach innen gehen (Gefäß links).

Das Gefäß rechts zeigt die parallel zur horizontalen Klinostatenachse gewachsenen Kontrollpflanzen. Schon etwas schwer geworden, hängen sie bereits nach einer Seite etwas über.

Fig. 7. (Protokoll 3 und p. 974, 975, 976, 981). Klinostatenversuch vom 17. Juni 1912 mit *Vicia sativa*. Links Pflanzen in durch einen Gasschlauch verunreinigter Atmosphäre, rechts die in reiner Luft.

Die Keimlinge waren alle 6·7 bis 7·3 cm lang in Vertikalstellung in reiner Luft gewachsen, ehe sie an den Klinostaten kamen.

Die Pflanzen der reinen Luft wuchsen parallel zur Klinostatenachse, bis sie oben anstießen, und, umbiegend, sind sie am Versuchsschluß am 22. Juni mit ihren Spitzen schon an der Erde angelangt.

Die Pflanzen der unreinen Luft zeigen die horizontale Nutation, wobei es auffällt, daß sich diese auch gegen das Glasinnere wendet, trotzdem die Pflanzen nach außen gesetzt sind. Der Grund mag im Anstoßen der horizontal nutierenden Keimlinge an die Glaswand wie in Zirkumnutationsbewegungen beim vorgängigen Aufenthalte in der rL zu suchen sein. Über die dabei öfters entstehenden zwei Winkel vgl. das Protokoll 3.

Fig. 8. (Protokoll 4 und p. 973, 974, 976, 981). Effekt des Erbsenversuches vom 28. Juni 1912, bei dem es verabsäumt wurde, die Kotyledonen von der Testa zu befreien. So kam auf einer der Erbsen im Gefäß für reine Luft ein Pilzmyzel auf, dessen Geruch ausreichte, in den Kontrollpflanzen die typische horizontale Nutation auszulösen.

Daß diese im Versuchsgefäß fast unterblieb, hing mit der zu starken Verunreinigung von dessen Luft mit Gas aus dem Gas Schlauch zusammen. Die enorme Verdickung und das gänzliche Sitzenbleiben der Pflanzen belehrt darüber hinlänglich.

Fig. 3 bis 5. (Protokoll 5 und p. 974, 975, 976, 981). Versuch mit geschälten, etwa 3 bis 5 *cm* langen, in reiner Luft vertikal gewachsenen Erbsen am Klinostaten vom 11. November 1912.

Fig. 3. Versuchseffekt mit Gesamtdarstellung der Versuchsgläser; Fig. 4 und 5 das Azetylengefäß mit seinem Inhalt, Fig. 4 von der Breitseite, Fig. 5 von der Schmalseite aufgenommen, um die Art der Krümmungen recht deutlich zu veranschaulichen.

In Fig. 3 zeigen die Keimlinge links, im Azetylengefäß, die typische horizontale Nutation, die im Gefäß mit reiner Luft (rechts) keine Spur der genannten Krümmung. Die Abbiegung der längsten Pflanzen ist einfach durch das Anstoßen am oberen Gefäßrand bedingt.

Die Gefäße waren parallel zur Klinostatenachse rotiert worden.



Fig 2

Fig. 1



1 2 3 4

Autor fec.

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.

Fig. 3



Fig. 8



Fig. 7



Aut. fecit.

Fig. 4



Fig. 5

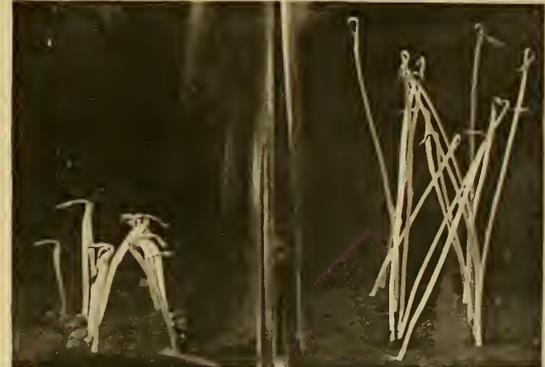


Fig. 6

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [123](#)

Autor(en)/Author(s): Richter Oswald

Artikel/Article: [Zur Frage der horizontalen Nutation 967-997](#)