LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Epinastie und Geotropismus.

Von

Felix Rawitscher.

Mit 3 Abbildungen im Text und Tafel I.

I. Theoretischer Teil.

Diejenigen Pflanzen oder Pflanzenteile, die sich unter der Einwirkung der Schwerkraft parallel dem Erdradius einstellen, und die man als positiv oder negativ, aber jedenfalls orthotrop geotropisch bezeichnet, sind hinsichtlich der geotropischen Richtkräfte, die bei einer Abweichung aus der Ruhelage auf sie einwirken, seit Fittings (6) Untersuchungen gut bekannt. Hier erzeugt jede Abweichung aus der Ruhelage einen dem Sinus des Ablenkungswinkels von der Vertikalen proportionalen Reiz; — ob dies »Sinusgesetz« auch in der Vertikalen genäherten Lagen ganz genau zum Ausdruck kommt, wird noch bestritten (s. Riss [21], Zollikofer [28]) — und nachdem wir die Größe der in den einzelnen Lagen einwirkenden Richtkräfte kennen, ist es auch möglich, die Resultante aus mehreren verschiedenen solchen Richtkräften, wie man sie am stetig oder intermittierend rotierenden Klinostaten, oder mit Zuhilfenahme der Zentrifugalkraft einwirken lassen kann, vorauszusagen.

Nicht so einfach liegen die Verhältnisse bei solchen Pflanzenteilen, welche unter Einwirkung der Schwerkraft eine Ruhelage anstreben, die nicht mit der Richtung des Erdradius zusammenfällt, sondern irgendeinen Winkel mit diesem bildet, und die man als plagiogeotropisch bezeichnet.

Hierher gehören vor allen Dingen Seitenorgane, wie Nebenwurzeln, Seitenzweige, Blatt- und Blütenstiele; aber auch Hauptachsen können eine zur Schwerkraft geneigte oder senkrechte Lage anstreben, wie dies für viele Rhizome und andere kriechende Sprosse bekannt ist. Nach ihrem Bau kann man solche plagio-

MAR 12 1923

geotropische Pflanzenteile wieder in morphologisch radiäre und dorsiventrale einteilen.

Schon frühzeitig zeigte sich, daß plagiogeotropische Organe, wenn sie aus ihrer Ruhelage entfernt werden, sich in wichtigen Punkten anders verhalten als orthogeotropische. Weder liegt ihrer stabilen Ruhelage die labile Gleichgewichtslage um 180° gegenüber, wie es bei diesen der Fall ist, noch bleiben sie, wenigstens, was dorsiventrale Organe anbetrifft, ungekrümmt, wenn sie um die horizontale Klinostatenachse gedreht werden. Horizontal gelegt, krümmen sich die letzteren mit verschiedener Stärke auf, je nachdem, ob die Dorsal- oder die Ventralseite sich unten befindet; und wenn die Versuchsobjekte so orientiert werden, daß eine der beiden anderen Seiten, der »Flanken«, die sich in ihrem geotropischen Verhalten nicht unterscheiden, unten resp. oben liegt (Dorsal- und Ventralseite also seitlich liegen), so treten außer der normalen geotropischen Aufkrümmung noch dorsal- oder ventralkonvexe Krümmungen hinzu, die epinastischen (resp. hyponastischen) Krümmungen, wie sie de Vries (25) in diesem »Flankenstellungsversuch« erstmalig demonstrierte.

All diese sonderbaren Reaktionen sind nun besonders gegen Ende des vergangenen Jahrhunderts zum Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gemacht worden, von denen nur hier noch die Arbeiten von Frank (7, 8), Czapek (3, 4), Sachs (22), Noll (17, 18, 19) und Baranetzky (2) hervorgehoben seien. Welche Beobachtungen und welche Ansichten in dieser älteren Literatur zur Sprache kamen, darüber berichtet uns ausführlich Kniep (11). Der Raum- und Zeitersparnis wegen sei hier nur auf die von diesem Autor gegebene klare und übersichtliche Darstellung verwiesen.

Erst nachdem Fitting (6) unsere Kenntnisse über die Größe der geotropischen Reize, die in verschiedenen Reizlagen auf orthotrope Pflanzenteile einwirken, auf eine gesunde Grundlage gestellt hatte, und nachdem im intermittierenden Klinostaten ein exaktes Werkzeug zum Vergleich solcher Reizlagen gefunden war, durften auch in der Erforschung des Plagiogeotropismus gesicherte Ergebnisse erwartet werden. So zeigt denn die Kniepsche Arbeit, die sich hauptsächlich mit der

Stellung der Blätter von Lophospermum scandens beschäftigt, recht wertvolle Fortschritte. Diese bestehen vor allem darin, daß nun ein Weg gezeigt wurde, die Epinastie rein zum Ausdruck zu bringen und größenmäßig zu erfassen.

Mit Epinastie bezeichnet man seit de Vries die bei dorsiventralen Pflanzenteilen beobachtete Erscheinung, daß die morphologische Oberseite (Dorsalseite) eine stärkere Wachstumstendenz besitzt — oder erhält — als die Unterseite. Sie äußert sich in dorsalkonvexen Krümmungen im Gegensatz zur Hyponastie, die eine stärkere Wachstumstendenz der Unterseite bedeutet (Kniep a. a. O. S. 4).

Mit dem Worte Epinastie — Schimper (23) führte es unter einer anderen Bedeutung in die Botanik ein — ist also nur die Erscheinung der überwiegenden Wachstumstendenz der Dorsalseite gekennzeichnet. Die Ursachen und Umstände, die dieser »Tendenz« erlauben, sich in epinastischen Krümmungen auszuwirken, können ganz verschiedener Natur sein. Man kann sich vorstellen, daß ein solches einseitiges Wachstumsbestreben immer in dem betreffenden Pflanzenteil vorhanden (autonom) ist, aber durch anderweitige Einflüsse — Geo- oder Heliotropismus — am Hervortreten verhindert wird, bei deren Fortfall also erst zum Ausdruck gelangt. Man muß aber auch die Möglichkeit ins Auge fassen, daß eine solche Wachstumstendenz nicht von vornherein in dem Pflanzenteil besteht, sondern durch ebensolche Außeneinflüsse, wie Licht, Wärme, Schwerkraft erst hervorgerufen wird. In diesem Falle wäre es also umgekehrt der Eintritt solcher Bedingungen, der epinastische Krümmungen hervorrufen würde. Ebenso wie die Dorsiventralität selber autonomer oder aitionomer Entstehung sein kann, so hat man auch zwischen autonomer und aitionomer Epinastie — wenn auch zunächst nur begrifflich — zu unterscheiden, und je nach dem Reiz, der die Epinastie hervorruft, hat es dann einen Sinn, von Photo-, Thermo- oder Geoepinastie zu reden usw. (s. auch S. 97).

Das Bestehen einer solchen epinastischen Wachstumstendenz kommt im de Vriesschen Flankenstellungsversuch nicht rein zum Ausdruck. Denn in der Flankenlage[1] führt die Epinastie

[1]) Die Bezeichnungen sind die von Kniep (11) vorgeschlagenen. Siehe auch S. 69 dieser Arbeit.

einerseits zu einer dorsalkonvexen Krümmung in der Horizontalebene, aber zugleich wird durch den Geotropismus auch eine der beiden Flanken zu einer Konvexkrümmung in der Vertikalen veranlaßt, so daß, als Resultat beider, eine Krümmung in zur Schwerkraft geneigter Ebene entsteht. Kniep hat nun gezeigt, daß man am intermittierenden Klinostaten die epinastischen Krümmungen ganz rein hervorrufen kann, wenn man beide Flankenlagen so kombiniert, daß geotropische Reaktionen der Flanken unterbleiben. Das ist natürlich nur dann zu erreichen, wenn jede Flanke gleichlang in der oberen und in der unteren Reizlage verharrt. Unter solchen Bedingungen sind rein dorsalkonvexe Krümmungen in großer Stärke zu erzielen.

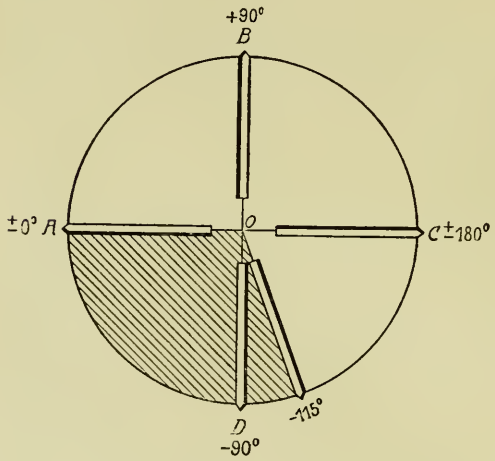

Abb. 1 a.

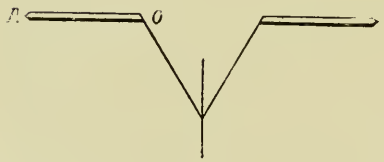

Abb. 1 b.

Nachdem so eine Kombination von Reizlagen gefunden war, in der die Epinastie allein zur Wirkung gelangt, war auch die Möglichkeit gegeben, mit diesen Reizlagen weitere Reizlagen zu kombinieren, in denen, wenn sie allein zur Geltung kommen, entgegengesetzte, also dorsalkonkave Krümmungen ausgeführt werden. Es war somit ein Weg gefunden, über die Größe der Epinastie selbst Aufschluß zu erhalten.

In welchen Stellungen die Lophospermumblätter dorsalkonkave Krümmungen ausführen, zeigt uns die nach Knieps Angaben angefertigte Abb. 1 a. Abb. 1 b stellt uns eine junge Lophospermumpflanze mit einem Blattpaar im medianen Längs-

schnitt dar, in der normalen Ruhelage. Hier wie in Abb. 3 ist die Unterseite (Ventralseite) durch eine stark ausgezogene Linie kenntlich gemacht. Abb. 1a gibt uns nun einige der Stellungen an, die wir erhalten, wenn wir das Blatt um seine Basis O drehen. Da nach Kniep das Maßgebende bei den Reaktionen nicht die Stiele, die die Bewegungen ausführen, sondern die Blattspreiten sind, so sind nur die letzteren auf Abb. 1a abgebildet. AO stellt uns in dieser Abbildung daher wiederum eine Blattspreite in ihrer normalen Ruhelage im medianen Längsschnitt dar, die Basis befindet sich bei O. Dies ist die Lage 0^0 (Kniep). Drehen wir das Blatt nun in der Richtung des Uhrzeigers, die Dorsalseite also voran, um seine Basis, so durchläuft es zunächst alle Lagen zwischen 0^0 und $+90^0$. Die letztere heißt obere Vertikallage. Drehen wir weiter, so erreichen wir nach einer Drehung von insgesamt 180^0 die inverse Horizontallage OC, in der die Ventralseite oben liegt. OD ist die untere Vertikallage oder Lage -90^0. In all diesen Lagen ist die Blattfläche senkrecht zur Papierebene der Abb. 1 anzunehmen. Drehen wir aber ein Blatt, das sich in seiner normalen Ruhelage befindet, nicht um seine Basis, sondern um seinen Mittelnerv, also um OA, bis die Blattfläche mit der Papierebene zusammenfällt, so erhalten wir eine der beiden möglichen Flankenlagen, bei denen der Mittelnerv horizontal, die Spreite aber senkrecht steht.

Werden die Blätter in der Weise aus der normalen Ruhelage abgelenkt, daß sie eine der in Abb. 1a möglichen Lagen annehmen (also durch Drehung um ihre Basis), so erreichen sie ihre normale Ruhelage wieder durch Dorsalkonvexkrümmungen, wenn sie sich in dem Sektor befinden, der in der Abbildung weiß gelassen ist. Nur in dem schraffierten Gebiet zwischen 0^0 und -115^0 treten Konkavkrümmungen der Dorsalseite auf. Der stabilen Ruhelage bei 0^0 liegt eine labile Gleichgewichtslage bei -115^0 gegenüber. Das Gebiet der Dorsalkonkavkrümmungen beträgt 115^0 gegenüber einem mehr als doppelt so großen Gebiet (245^0) von Dorsalkonvexkrümmungen, die zudem auch noch in Lagen auftreten, welche nicht in der Bildebene der Abb. 1 dargestellt sind, wie in den Flankenlagen, und auch bei stetiger Rotation um die horizontale Klinostaten-

achse. Der Kürze halber wollen wir von jetzt ab die Dorsalkonvexkrümmungen als X-Krümmungen, die Dorsalkonkavkrümmungen als V-Krümmungen bezeichnen.

Kniep kombinierte nun am intermittierenden Klinostaten die Lage -45^0 (eine Lage, in der V-Krümmungen auftreten müssen) mit abwechselnd je einer der beiden Flankenlagen so, daß jede der Reizlagen je 5 Minuten lang beibehalten wurde und beobachtete dabei noch eine geringe V-Krümmung. Der V-Reiz in -45^0 übertraf also den X-Reiz der Flankenlagen um ein Geringes. Wurde aber die Lage -45^0 statt mit den Flankenlagen mit der Lage $+135^0$ kombiniert, so traten X-Krümmungen auf. In der letzteren Lage ist also ein stärkerer Reiz zu X-Krümmungen vorhanden, als in den Flankenlagen, woraus Kniep den Schluß zog, daß zur epinastischen auch eine geotropische X-Krümmungskomponente hinzukommen kann. In welcher Weise nun Epinastie und Geotropismus zusammenwirken und z. B. das in Abb. 1a veranschaulichte Verhalten bedingen, ist eine noch unbeantwortete Frage, die sich auch an zusammengesetzten Organen, wie es Blätter mit Stiel und Spreite nun einmal sind, nur schwer in Angriff nehmen lassen dürfte.

Die so aussichtsreichen Ergebnisse Knieps — die den hier mitzuteilenden Beobachtungen an Tradescantiasprossen zur Grundlage dienen — sind durch neuere Arbeiten Lundegårdhs (13, 14) in Frage gestellt worden.

Lundegårdh hält die Existenz einer Epinastie für unerwiesen und ist der Ansicht, die dorsalkonvexen Krümmungen plagiotroper Organe, die am Klinostaten, in der Flankenlage und so weiter, auftreten, seien die Nachwirkung eines positiven Geotropismus, der neben dem negativen Geotropismus und zugleich mit diesem, in den plagiotropen Pflanzenteilen vorhanden sei.

Wie sich Lundegårdh das Zustandekommen der plagiotropen Gleichgewichtslage denkt, sagt er in der Zusammenfassung seiner Arbeit über »das geotropische Verhalten der Seitensprosse« (14):

»IV. Die plagiotrope Gleichgewichtslage wird in ähnlicher Weise wie bei den Nebenwurzeln dadurch bedingt, daß die

basiskope Komponente der Schwerkraft die geonegative (nicht die geopositive) Reaktion hemmt. Da diese Hemmung um so stärker wird, je steiler das Organ steht, resultiert eine konstante klinotrope Lage. Die Existenz dieser Hemmungsreaktion wurde dadurch bewiesen, daß in $+90^0$ die epitrope Konvexkrümmung erheblich schneller einsetzt als auf Klinostat; ferner erfährt der Sproß bei intermittierender Reizung in Gleichgewichtslage und $+90^0$ eine Senkung« (S. 88).

Wenn Verf. den Grund richtig begriffen hat, aus dem Lundegårdh zu einer so komplizierten und schwer verständlichen Erklärung des Plagiogeotropismus greift, so liegt dieser im Abklingen und schließlichen Ausbleiben der dorsalkonvexen Krümmungen, wenn die Versuchspflanzen — es handelt sich hier um Seitensprosse von Coleus, Fuchsia und Lamium — längere Zeit, z. B. 12 Tage, am Klinostaten um die horizontale Achse rotiert wurden. So heißt es a. a. O. S. 16:

»Wäre nun die Konvexkrümmung wirklich geonastisch, so würde sie am Klinostaten niemals zurückgehen, denn die diffuse Schwerkraftreizung ist ja nicht zu umgehen. Nun wird sie aber am Klinostat ausgeglichen, freilich sehr langsam. Die Krümmung hat nach einem bis einigen Tagen ihr Maximum erreicht, der Ausgleich dauert aber mindestens 10 Tage. Die physiologische Dorsiventralität, auf welcher die Konvexkrümmung beruht, ist also sehr wahrscheinlich induziert und klingt ab, wenn der Reiz nicht länger wirkt. Daß der Krümmungsvorgang völlig unabhängig ist von der Schwerkraftrichtung, wird durch meine zahlreichen Versuche mit gewöhnlichem und intermittierendem Klinostat und durch die vorher erwähnten Versuche in $+90^0$ bis $+270^0$ bewiesen. Sowohl bei kontinuierlicher Drehung als bei gleicher intermittierender Reizung in den Flankenlagen oder in $+90^0$ und -90^0 oder in Normallage und 180^0 Normallage, oder bei intermittierender Reizung in zwei oder vier oder sechs beliebig gewählten Lagen tritt die Konvexkrümmung normalgewachsener[1] Sprosse mit untrüglicher Sicherheit auf. Sie kann folglich nicht auf ‚verschiedener Sensibilität auf verschiedenen Seiten' der Sprosse beruhen und wird also etwa nicht erst auf dem Klinostat erzeugt, ist folglich

[1]) D. h. nicht klinostatierter, Anm. d. Verf.s.

nicht geonastisch. Sie muß als eine Nachwirkung angesehen werden.«

Das allmähliche Abklingen der Konvexkrümmungen bei länger dauernder Rotation beweist nun durchaus nicht, daß die Konvexkrümmungen auf Nachwirkung beruhen müssen. Nehmen wir einmal an, der Schluß wäre zwingend, daß sie nicht auf »verschiedene Sensibilität auf verschiedenen Seiten« (so erklärt Noll [17] das Auftreten der Krümmungen an der horizontalen Klinostatenachse) und auch nicht auf Geonastie zurückgeführt werden können, so ist doch eine viel naheliegendere Erklärung für das allmähliche Abklingen der Konvexkrümmungen vorhanden, als daß man diese in einer Nachwirkung des positiven Geotropismus suchen müßte, die für ihr Erlöschen 12 Tage braucht, während der mit ihr zusammen vorhanden gedachte negative Geotropismus nicht einmal einen Tag lang nachwirken soll. Viel ungezwungener läßt sich das allmähliche Abklingen dieser Krümmungen am Klinostaten damit erklären, daß die untersuchten Seitenorgane nach längerer Rotierung an der horizontalen Klinostatenachse aufhören, plagiogeotropische Organe zu sein. Man muß nämlich beachten, daß der Plagiogeotropismus in den von Lundegårdh untersuchten Seitenorganen ja nur auftritt, solange sie sich in normaler Verbindung mit dem senkrecht stehenden Hauptsproß befinden. Die Nebensprosse der meisten Pflanzen — Ausnahmen stellen Araucaria, Phyllanthus u. a. dar — verlieren ihren Plagiogeotropismus sehr bald, wenn sie als Stecklinge benutzt werden, ja sogar, wenn der sie tragende Hauptsproß aus seiner normalen geotropischen Lage entfernt wird, wie dies auch aus Abb. 2 (die im Originaltext bei Goebel etwas anderes illustrieren soll) zu entnehmen ist. Unter diesen Umständen werden die meisten Seitensprosse orthogeotrop. Man findet das Nötige darüber bei Goebel (9, S. 70ff.) oder bei Vöchting (26).

Man hat daher allen Grund anzunehmen, daß auch die 12 Tage lang an der horizontalen Klinostatenachse rotierten Seitenzweige sich in einer ähnlichen Lage befinden und ihren Plagiotropismus verlieren. Wenn Lundegårdh den Klinostaten stillstehen ließ, und dann die Seitenzweige senkrecht nach oben wachsen sah, so ist dies also sehr gut erklärlich, und ebenso

ist es ohne weiteres verständlich, wenn er die Konvexkrümmungen allmählich sich wieder einstellen sah bei solchen Pflanzen, die nach einer Vorbehandlung am Klinostaten in ihre Normallage zurückgebracht wurden[1].

Die Beobachtungen Lundegårdhs sind also sehr gut mit der Annahme zu vereinbaren, daß durch langdauernde Rotation an der horizontalen Klinostatenachse die Epinastie zum Verschwinden gebracht wird; sie bringen keine zwingende Widerlegung der Existenz derselben in den fraglichen Seitenorganen. Die Beteiligung einer solchen epinastischen Komponente an der plagiotropen Ruhelage der Seitensprosse ist daher ebensogut möglich, wie das Vorhandensein des von Lundegårdh angenommenen positiven Geotropismus neben dem negativen. Eine Entscheidung hierüber kann nur durch eine quantitative Untersuchung der Reizgrößen in den verschiedenen Reizlagen getroffen werden.

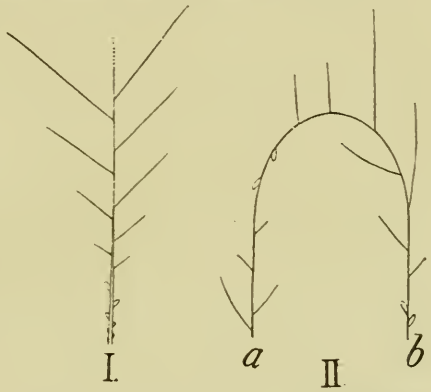

Abb. 2. Schema für die Entwicklung der Seitensprosse eines zweijährigen Zweiges. I = gerade, II = gebogen, a = Spitze, b = Basis.
Aus Goebel: Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen.

Zur quantitativen Untersuchung der Faktoren, die bei der Erzeugung des Plagiogeotropismus beteiligt sind, eignen sich keine Organe, deren Plagiogeotropismus leicht abklingt, oder

[1]) Auch die Versuche Lundegårdhs an Nebenwurzeln (13) können durchaus nicht als beweisend angesehen werden. Denn einmal waren die benutzten Wurzelsysteme am Klinostaten vorbehandelt — und für die Einwirkung der Hauptwurzel, auf die Richtung der Nebenwurzeln gilt wohl dasselbe wie für Sproßsysteme — zweitens aber wurden hier sogar die Wirkungen der zu untersuchenden Reizlagen an der horizontalen rotierenden Klinostatenachse untersucht, in der Annahme, dies sei eine Lage, »in der keine einseitige Reizinduktion stattfindet«. Die bei solchen Klinostatenversuchen auftretenden Krümmungen werden dann als Nachwirkungen der vor der Rotation eingenommenen Reizlage gedeutet, während doch bei plagiogeotropischen Organen mit dem Eintritt von Krümmungen am Klinostaten auf jeden Fall — auch ohne Nachwirkung — gerechnet werden muß.

in weitgehendem Maße veränderlich ist. Man wird daher nach Versuchsobjekten greifen müssen, deren Plagiotropismus nicht von dem geotropischen Zustand irgendeines Hauptsprosses abhängig ist. Neben den Seitensprossen von Araucaria und Phyllanthus kommen hier als besonders geeignet verschiedene Commelinaceen in Betracht, so die Sprosse einer Reihe von Tradescantien, wie die als T. viridis, T. zebrina und Callisia repens in allen Gewächshäusern kultivierten Ampelpflanzen.

Die hängende Lage dieser Ampelpflanzen ist man versucht, als lediglich durch ihr Gewicht erzeugtes Überhängen zu erklären, zumal, da die geneigte Lage, die auch ganz junge Stecklinge alsbald einnehmen, bei einem Neigungswinkel von 10^0 bis 20^0 nicht sehr ins Auge fällt. Aber schon die Beobachtung, daß die seit ihrem Entstehen deutlich dorsiventralen Sprosse — es sind ihrer Anlage nach stets Seitensprosse, die zur Vermehrung benutzt werden[1] — immer ihre Oberseite alsbald nach oben kehren, belehrt uns darüber, daß das Gewicht allein diese geneigte Lage nicht hervorgebracht haben kann. Daß solche Sprosse alle Eigenschaften plagiogeotropischer Pflanzenteile besitzen, also am Klinostaten und in der Flankenlage X-Krümmungen ausführen, beobachtete Frl. Schumacher im Freiburger botanischen Institut gelegentlich einer noch unveröffentlichten Untersuchung über das korrelative Verhalten ihrer Knoten. Miehe (16) und auch Kohl (12) hatten solche Pflanzen als orthogeotropisch betrachtet, Luxburg (15) aber äußert bereits Zweifel hieran.

Die Sprosse der genannten Pflanzen behalten als Stecklinge nicht nur ihren Plagiogeotropismus bei, sondern sie erfüllen auch noch andere Bedingungen, die sie zur Untersuchung unserer Frage sehr geeignet machen. So sind sie leicht vermehrbar und lassen sich im Dunkeln wochenlang frisch und reaktionsfähig erhalten. Letzteres gelingt selbst mit abgeschnittenen Sprossen, die in feuchter Luft ein gleiches Verhalten zeigen wie bewurzelte, übrigens auch im Verlauf weniger Tage ein kräftiges Wurzelsystem entwickeln.

Werden solche Sprosse in Fläschchen senkrecht befestigt, so daß die Stengelbasis in Wasser taucht, so stellen sie sich

[1]) Vgl. hierzu Goebel (10, 225).

etwa binnen 12 Stunden in ihre Normallage ein, welche bei Trad. viridis einen Winkel von zirka 20° mit der Vertikalen bildet (s. Taf. I, Fig. 1). Dabei ist überall die Dorsalseite, die durch die Stellung der zweizeilig angeordneten Blätter ohne weiteres erkannt werden kann, nach oben gekehrt. Es ist also eine X-Krümmung, mit der sich die Pflanze aus der Lage + 90° herausbewegt. Jede Entfernung aus der plagiotropischen Normallage führt durch X- oder V-Krümmungen[1] die Pflanzen in die Normallage zurück und zwar erfolgen alle diese Bewegungen im Dunkeln ebenso wie im diffusen Licht.

Die Reaktionen, welche aus der Ruhelage entfernte Tradescantiasprosse ausführen, sind nicht anders, als die anderer plagiogeotropischer Pflanzenteile. So fand Frl. Schumacher[2] starke epinastische Krümmungen nicht nur an der horizontalen Achse des stetig rotierenden Klinostaten, sondern sehr schön stellten sich diese Krümmungen auch am intermittierenden Klinostaten ein, wenn in beiden Flankenlagen abwechselnd gereizt wurde. Auch die labile Gleichgewichtslage lag der stabilen nicht etwa um 180° gegenüber, sondern sie befand sich zwischen — 90° und — 70° bei T. zebrina, deren stabile Ruhelage etwa bei + 80° liegt. Würden wir für diese Pflanze ein Schema zeichnen, ähnlich Abb. 1a für Lophospermumblätter, so ergäbe sich ein Gebiet der V-Krümmungen von 150°—170°, dem ein Gebiet der X-Krümmungen von 190°—210° entspräche.

Bevor nun auf die Einzelheiten der Untersuchung eingegangen werden soll, die mit T. viridis und T. zebrina vorgenommen wurde, seien die hauptsächlichsten Erklärungsmöglichkeiten kurz zusammengestellt, die für das Zustandekommen eines solchen Plagiogeotropismus in Betracht kommen können.

A. Ohne Zuhilfenahme der Epinastie.

1. Die oben genannte Hypothese Lundegårdhs. Es sei hier schon darauf hingewiesen, daß diese Annahme sich für die untersuchten Tradescantiaarten von vornherein ausschließen läßt.

[1]) Die unter Umständen mit Torsionen verbunden sind.

[2]) Deren diesbezügliche Ergebnisse ich mit ihrer Erlaubnis vor Drucklegung ihrer Arbeit veröffentliche.

Hier treten auch nach sehr langer Rotation an der horizontalen Klinostatenachse Konvexkrümmungen auf. Vers. 95, S. 89, belehrt uns sogar darüber, daß auch Knospen, die am Klinostaten erst zu Trieben auswachsen, typische X-Krümmungen an demselben ausführen. Diese können hier also nicht als Nachwirkung eines positiven Geotropismus aufgefaßt werden.

2. Der Plagiogeotropismus ist dem orthotropen Geotropismus analog, nur ist die Ruhelage um die Größe des Ablenkungswinkels verschoben. Dann müßte auch die inverse Ruhelage um denselben Betrag verschoben sein, also der normalen um 180° gegenüberliegen. Das Gebiet, in dem V-Krümmungen erfolgen (Abb. 1, 3), müßte ebenso groß sein, als das der X-Krümmungen. Dieser Fall ist bei den Tradescantien nicht verwirklicht und auch sonst nirgends sicher bekannt.

3. Die geotropische Reizbarkeit ist auf der Dorsalseite größer als auf der Ventralseite, eine Erklärung, der Noll (17) den Vorzug geben möchte. »Ist die Reizbarkeit, oder doch die derselben folgende Reaktion auf einer Organseite größer, so muß der Pflanzenteil auch am Klinostaten noch geotropische (wenn auch schwächere) Bewegungen ausführen« (S. 12). Für den Haptotropismus hat Stark (24) ähnliche Fälle an Clematisblattstielen nachgewiesen, auch für Avenakoleoptilen gezeigt, daß die Reaktionen nicht allseitig mit gleicher Stärke verlaufen. Eine Übertragung solcher Vorstellungen auf den Plagiogeotropismus würde aber erheblichen Schwierigkeiten begegnen. Keinesfalls kann die Nollsche Annahme das Auftreten von X-Krümmungen in den Flankenlagen erklären (Kniep). Will man also nicht annehmen, daß diese X-Krümmungen prinzipiell anderer Natur sind als alle in den geotropischen Reizlagen hervorgerufenen — eine Möglichkeit, die natürlich zu untersuchen ist — so wird man doch immerhin daran denken müssen, daß ungleichseitige Reaktionsfähigkeit und Epinastie zusammenwirken könnten[1], eine Annahme, die unter B genannt werden muß.

B. Epinastie und Geotropismus ergänzen sich:

1. Die Epinastie wirkt in allen Lagen gleich stark und kombiniert sich:

[1]) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 2, 556.

a) mit dem regulären orthotropen negativen Geotropismus (eine Annahme, der schon de Vries [25] zuneigt);

b) mit einem Geotropismus nach Annahme A 2 oder A 3.

2. Die Stärke der Epinastie wechselt mit den verschiedenen Reizlagen (sie sei z. B. eine Funktion der geotropischen Erregungsgröße) und kombiniert sich mit dem Geotropismus wie in B 1 a und B 1 b.

Um die Darstellung des folgenden zu vereinfachen, sei hier schon das Ergebnis der später zu beschreibenden Experimente vorweggenommen: Bei den untersuchten Tradescantiasprossen ist der einfachste Fall des Zusammenwirkens von Epinastie und Geotropismus verwirklicht, nämlich Fall B 1 a.

Die Sprosse verhalten sich wie negativ geotropische orthotrope Sprosse; nur kommt zu der geotropischen Reizung in jeder Reizlage ein seiner Größe nach konstanter Impuls im Sinne einer Dorsalkonvex-Krümmung hinzu, der sich seiner Wirkung nach zum geotropischen Reiz addiert oder von ihm subtrahiert.

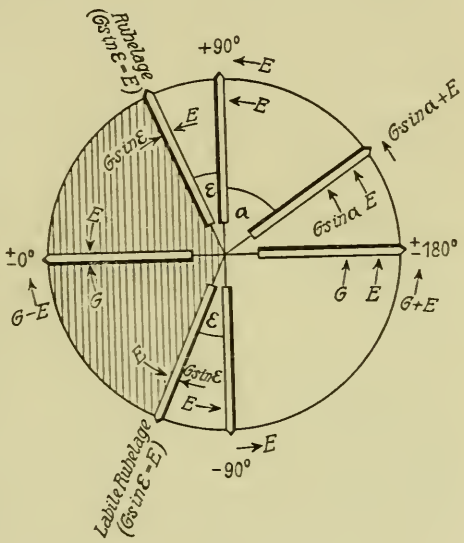

Abb. 3.

Abb. 3 gibt diese Verhältnisse in Form eines Schemas wieder; die Reizlagen der Tradescantiasprosse sind in derselben Weise angeordnet, wie die der Lophospermumblätter auf Abb. 1. Auch hier ist die Ventralseite durch eine stark ausgezogene Kontur angedeutet.

Vor allem fällt bei diesem Schema ins Auge, daß die Gebiete der Konkavkrümmung (schraffiert) und Konvexkrümmung symmetrisch um die optimalen geotropischen Reizlagen, die beiden Horizontallagen, angeordnet sind. In der Lage 0° ist der zur V-Krümmung führende Reiz gleich G — E, wenn G die

Richtkraft des negativen Geotropismus, E die Richtkraft der Epinastie bezeichnet. Drehen wir den Sproß um seine Basis O, die Dorsalseite voran, im Sinne des Uhrzeigers, so wird der jeweils einwirkende zusammengesetzte Reiz gleich G sin α (α = Ablenkungswinkel von der Vertikalen) — E. In der stabilen Ruhelage ist G sin α — E = O oder G sin α = E. Den Ablenkungswinkel der Ruhelage nennen wir ε. Wir brauchen ihn nur, mit Korrektur der durch das Gewicht des Sprosses hervorgerufenen Fehler, zu bestimmen, um die Größe von E angeben zu können. In G ausgedrückt ist E = G sin ε. Sobald wir die stabile Ruhelage überschritten haben, wird E größer als G sin α; bis zur Lage + 90° ist die zusammengesetzte Reizgröße = E — G · sin · α. Zwischen den Lagen + 90° und — 90° wirkt G sin α + E auf die Sprosse, zwischen — 90° und der labilen Ruhelage herrschen die gleichen Verhältnisse wie im entsprechenden Teil des 1. Quadranten usw.

Die Resultate sind natürlich nur im Rahmen gewisser Fehlerquellen experimentell bestätigt.

II. Experimenteller Teil.

Geeignete Versuchspflanzen geben mehrere Arten von Commelinaceen ab, besonders die hängenden Tradescantia- und Callisiaformen. In ihrer Reaktionsfähigkeit verhalten sie sich wohl alle ähnlich wie die von Miehe (16) genauer studierten T. zebrina und T. fluminensis. Die hier wiedergegebenen Versuche wurden mit den in botanischen Gärten als T. zebrina und T. viridis kultivierten Formen ausgeführt, die sich in ihrem Verhalten hauptsächlich dadurch unterscheiden, daß bei T. viridis die Epinastie etwa doppelt so groß ist als bei T. zebrina, ein Verhalten, das mich bewog, gerade diese beiden Formen nebeneinander zu behandeln. Gut feucht und über 18° warm gehalten, führen beide schnelle und deutliche Reaktionen aus, die der Hauptsache nach in den Knoten vor sich gehen.

Die Untersuchungsmethoden waren natürlich abhängig von den

Fehlerquellen.

Hauptsächlich kommen hier in Betracht:

1. Die Schwierigkeit genauer Ablesung der Neigungslage der Versuchspflanzen, die ja nie vollkommen gerade sind. Man

braucht nur an die allergeradesten Pflanzen ein Lineal anzulegen, um sich von dieser Schwierigkeit zu überzeugen.

2. Der Einfluß des eigenen Gewichts der Pflanzen, der sich besonders bei Feststellung der beiden Gleichgewichtslagen geltend macht. Gegenmittel: Versuche unter Wasser und Wahl ganz junger Sproßspitzen. Abschneiden der Blätter beeinträchtigt die Reaktionsfähigkeit etwas.

3. Der Autotropismus, der bestrebt ist, jede Krümmung auszugleichen und daher in gewissen Lagen (labile Gleichgewichtslage) falsche Reaktionen vortäuschen kann (s. Tabelle 6). Gegenmittel: Benutzung peinlich gerader Versuchspflanzen.

4. Die Fehler bei der Zentrierung des intermittierenden Klinostaten in der Einteilung von Zeit- und Stellungsscheibe usw.

5. Fehler, die durch die Veränderlichkeit der Epinastie bedingt sind.

Der letztgenannte Fehler ist bei weitem der störendste und überwiegt — mit Ausnahme des vermeidbaren Autotropismusfehlers — alle anderen. Die Epinastie wirkt zwar in allen Reizlagen als konstante Größe, wird also durch die geotropische Reizung des Organs nicht verändert, hingegen ist sie sehr stark von der Vorbelichtung der Pflanzen abhängig. Bringt man die Versuchspflanzen in dauernd dunkel gehaltene Räume, so schwindet in diesen im Verlauf einer bis mehrerer Wochen die Epinastie vollkommen. Gänzlich etiolierte Tradescantia- und Zebrinasprosse sind orthotrop, d. h. sie zeigen allerhand Krümmungen und Abweichungen von der Vertikalen, die aber keine Bevorzugung einer bestimmten Seite zeigen.

6. Der Phototropismus. Die phototropische Empfindlichkeit der Versuchspflanzen tritt in normalen Helligkeitsverhältnissen hinter der geotropischen zurück, so daß in einigermaßen diffusem Licht von phototropischen Krümmungen nicht viel wahrzunehmen ist. Mit der Flanke einem hellen Fenster zugekehrt, zeigen sie nur eine geringe träge verlaufende positive Hinneigung zu demselben. Ist die Dorsalseite dem Fenster zugekehrt, so wird bei schwächerer Beleuchtung der Phototropismus so stark, daß er die Epinastie eben überwindet. Solche Pflanzen stehen dann senkrecht. Ist die Ventralseite dem Fenster zugekehrt, so wird

der Neigungswinkel statt dessen entsprechend größer. Werden die Pflanzen hingegen in der labilen Ruhelage einseitig beleuchtet, so ist es überraschend, mit welcher Empfindlichkeit sie sich dem Licht zukehren, auch bei sehr kleinen Lichtmengen.

7. Temperaturschwankungen hatten keinen merklichen Einfluß.

8. Trockenheit der Luft behindert die Reaktionsfähigkeit sehr erheblich.

Die durch die Fehlerquellen bedingten Arbeitsmethoden wurden weiterhin auch durch den Gang der Versuche beeinflußt, deren gemeinsame Schilderung nun folgen soll.

Methoden und Experimente.

1. Die stabile Ruhelage.

Gewöhnliche junge Topfpflanzen von T. zebrina oder T. viridis lassen das Bestehen einer geneigten Ruhelage leicht erkennen. Aber für Messungen des Neigungswinkels sind sie nicht geeignet. Entweder sie sind frisch gesteckt und nicht genügend bewurzelt; dann sind sie in ihrer Reaktionsfähigkeit behindert. Oder sie sind gut bewurzelt, aber mittlerweile auch stark herangewachsen, so daß die Lastkrümmung bereits eine große Rolle spielt. Befestigt man dagegen abgeschnittene junge Triebe, die — der Verringerung ihres Gewichtes wegen — nur einen reaktionsfähigen Knoten mit einem geraden 1—2 cm langen Internodium darüber besitzen, mit Watte in einem mit Wasser gefüllten Fläschchen, so hat man ein sehr reaktionsfähiges Material, das allerdings eine dampfgesättigte Atmosphäre verlangt. Solche Fläschchen wurden meist zu je fünf zwischen 2 Holzleisten so eingespannt, daß die Pflanzen hintereinander — die Flanken seitlich — angeordnet waren. In diesen Leisten, die mit Kork überzogen waren, konnten die Fläschchen in der X-Ebene —, d. h. der Ebene, in der die X-Krümmungen vor sich gehen —, unschwer gedreht werden, so daß jede Orientierung der Pflanzen leicht vor sich geht. Sind die Pflanzen nicht genau dorsiventral angeordnet, so wird ε zu klein abgelesen. Doch gelingt es bald, mit einiger Übung, die Sprosse in den Fläschchen genau senkrecht einzustecken — Andrücken der Watte mittels einer Stricknadel! — und so anzuordnen, daß die Krümmung in einer Ebene parallel den Holzleisten verläuft. Die so zu-

bereiteten Versuchsreihen kamen im Dunkelzimmer in parallelwandige Glaskästen, auf deren Rückseite sich durchscheinendes Millimeterpapier befand, auf dem noch ein System von Geraden mit verschiedenen Neigungslinien zur Vertikalen angebracht war. Mit ihrer Hilfe erhielten die Pflanzen die gewünschten Anfangslagen (in Tab. 1, 2, 3: $+90^0$). Die Endlagen wurden mit einem Transporteur abgelesen, der an die vordere Wand des Glaskastens angelegt wurde, parallel der Ventralseite des Internodiums über dem reagierenden Knoten, und an dem ein Lot die Neigungslage anzeigte. Auf diese Weise wiederholte Ablesungen zeigten selten Abweichungen, die zwei Grad überschritten. [Einstellung und Beobachtung geschah bei rotem Licht.]

Tabelle 1 und 2 gibt die erhaltenen Neigungswinkel für T. viridis an.

Die hierbei benutzten Versuchspflanzen waren alle gleichen Vorbedingungen unterworfen gewesen, sie entstammten einer Tradescantiakultur im Kalthaus des botanischen Gartens. Daher wird man den etwas größeren Wert von ε für den Versuch 71 b dem Einfluß des Gewichts zuschreiben, der in Versuch 71 a, unter Wasser, nicht — oder in ganz geringem, gegenteiligen Sinne — einwirken wird. Nach 24 Stunden etwa war die größte Abweichung von der Vertikalen erreicht. Ihre Abnahme bei den späteren Beobachtungen kann bereits von der Abnahme der Epinastie, die im Dunkeln eintritt, verursacht, es können aber bei den größten Abweichungen von der Vertikalen auch Überkrümmungen beteiligt sein. Die beiden Versuche geben uns also noch keinen genügend sicheren Wert von ε. Vor allem aber nimmt ε andere Werte an, wenn die Versuchspflanzen einer anderen Vorbeleuchtung ausgesetzt waren. Versuch 81 (Tabelle 3), der uns das allmähliche Schwächerwerden der Epinastie im Dunkeln vor Augen führt, ist mit Pflanzen ausgeführt, die derselben Kultur entstammen, aber nachdem diese, bei mehrtägigem sehr trübem Regenwetter, im Kalthaus einer geringeren Beleuchtung ausgesetzt gewesen waren, als die normal vorbelichteten von Tabelle 1 und 2. Wir erhalten einen Wert von ε, der unter 20^0 bleibt. Pflanzen, die bei sehr hellem Wetter, mittags, abgeschnitten waren, zeigten umgekehrt zunächst

Tabelle 1. T. viridis. Unter Wasser (Vers. 71 a).

Datum		Temperatur	Abweichung von der Senkrechten in °										
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	%
25. 8.	10^{30} a. m.	19,5°	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	4^{20} p. m.	20,0°	15	15	15	14	?	19	15	17,5	20	20	16,72
26. 8.	9^{40} a. m.	19,2°	16	22	20	23	20	34	16	21	26	20	21,8
	1 p. m.	19,4°	14	20	20	20	21	33	15	19	25	20	20,7
27. 8.	11 a. m.	19,6°	14	20	20	16	17	30	17,5	20	25	15	19,45

Tabelle 2. T. viridis. In Luft (Vers. 71 b).

Datum		Temperatur	Abweichung von der Senkrechten in °										
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	%
25. 8.	11 a. m.	19,5°	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	4^{35} p. m.	19,6°	10	5	9	20	0	8	10	15	15	15	10,6
26. 8.	10 a. m.	19,2°	26	26	27	25	25	24	23	27	22	16	24,1
	1 p. m.	19,4°	25	29	20	21	20	20	25	25	21	15	22,1
27. 8.	11 a. m.	19,6°	25	30	15	22	20	17	20	25	17	16	20,7

Tabelle 3. T. viridis. Unter Wasser (Vers. 81).

Datum		Temperatur	Abweichung von der Senkrechten in °										
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	%
15. 9.	11 a. m.	19,5°	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16. 9.	10 a. m.	22,3°	16	22	13	23	16	17	21	19	17,5	17	18,15
17. 9.	6 p. m.	19,0°	10	11	9	14	17	16	16	19	16	10	13,8
18. 9.	5^{30} p. m.	21,4°	10	8	6	11	13	10	13	14,5	14	9	10,85
19. 9.	5^{30} p. m.	22,7°	9	8	6	9	12	8	13	15	14	9	10,3
20. 9.	6 p. m.	21,8°	7	8	4	7	11	8	12,5	11	12	8	8,85

bedeutend größere Winkel (Durchschnittswert 27,3° unter Wasser). Der sehr interessanten Frage der Abhängigkeit von ε von den Außenfaktoren[1], sollte nun nicht näher getreten werden, es war aber für den Ausfall der Versuche erforderlich, ein möglichst gleichartiges Versuchsmaterial zu erhalten. Ganz gleichmäßige Außenbedingungen zu erzielen, ist besonders wegen der Beleuchtungsfrage bei den Schwankungen und dem häufigen Aus-

[1]) Angaben hierüber sind in der zitierten Literatur verstreut. Vgl. besonders Detmer (5).

bleiben des elektrischen Stromes, sehr erschwert. Dagegen gelang es auf folgendem Wege, ein recht einheitliches Versuchsmaterial zu bekommen.

Der Ausgangspunkt war die schon genannte einheitliche Kultur, ein Tradescantiarasen auf dem Boden des Kalthauses, der von Tradescantia viridis und T. zebrina gebildet wurde. Von dort wurden möglichst gleiche, gerade Triebspitzen von T. viridis entnommen, meist gegen 11 Uhr morgens im Dunkelzimmer in Fläschchen bei einer Neigungslage von 20° aufgestellt. Bis 6 Uhr abends hatte ein großer Teil der Versuchspflanzen durch geringe V- oder X-Krümmungen seine Lage verändert. Ein anderer Teil aber verhielt sich wie die Pflanzen Nr. 2, 3, 8, 10 in Tabelle 1.

Nur solche Pflanzen, die bei 20° ungekrümmt geblieben waren, wurden zu den im folgenden geschilderten Versuchen verwendet. Sie ergaben recht gut übereinstimmende Werte.

Geringe Abweichungen von 20° können natürlich nicht mehr genau abgelesen werden, doch sind alle Versuche mit einer größeren Zahl von Pflanzen zugleich gemacht, so daß kleine Fehler sich aufheben.

Diese Vorbereitung des Materials hat den Vorzug, daß in allen Versuchen nur Pflanzen mit ganz geraden Knoten verwendet wurden, die nicht in irgendeinem Sinn vorgereizt waren. Ferner war in allen Fällen der Faktor, der in der allmählichen Abnahme, der Epinastie im Dunkeln besteht, gleich.

Die Bestimmung von ε bei T. zebrina bietet etwas weniger Schwierigkeit. Einmal ist diese Form biegungsfester, dann aber ist auch das statische Moment des Eigengewichts in der Ruhelage nur halb so groß, als bei der vorigen Form, weil hier ε etwa 10° beträgt. Da ein Versenken unter Wasser nicht sehr gut vertragen wurde, mußte ε in feuchter Luft bestimmt werden. Als Mittelwerte von 20 Ablesungen ergab sich einmal $\varepsilon = 12{,}025^0$, ein anderes Mal $\varepsilon = 10{,}975^0$. Auch hier wird durch das Eigengewicht ε etwas zu groß erscheinen. Es wurden nun abgeschnittene Sprosse im Dunkeln in verschiedenen Neigungslagen aufgestellt. Der Prozentsatz der geradegebliebenen Sprosse betrug 75% bei einer Neigungslage von 10°.

Das Ausgangsmaterial für alle nun zu schildernden Versuche bildeten also Pflanzen von Tradescantia viridis mit einer Gleichgewichtslage von annähernd 20^0 Neigung zur Vertikalen und von T. zebrina mit einer solchen von etwa 10^0.

Für einen Gleichgewichtswinkel $\varepsilon = 20^0$ berechnet sich:

$$E = G \sin \varepsilon = 0{,}34\ G$$

während für $\varepsilon = 10^0$ [1]

$$E = 0{,}17\ G$$

wird.

Die im folgenden mitgeteilten Versuche verlaufen so, als ob E bei T. viridis zwischen 0,33 und 0,35 G, bei T. zebrina zwischen 0,14 und 0,17 G betrüge; Werte, die einem ε von 19^0—$20^1/_2{}^0$, resp. 8^0—10^0 entsprechen. Diese Abweichungen liegen innerhalb der Beobachtungsgrenzen. Es genügt anzunehmen, daß die erste Form eine Epinastie von $^1/_3$ G, die zweite von etwas weniger als $^1/_6$ G besitzt.

Die labile Gleichgewichtslage.

Die Bestimmung erfolgte durch Umkehrversuche, wie sie Tabelle 4 und 5 angeben.

Ein X oder V gibt an, daß die Krümmung im bezeichneten Sinn vollständig — bis zur Aufrichtung — durchgeführt wurde, ein (V) oder (X) bezeichnet Reaktionen, die sich nur in Verschiebungen der Sproßspitzen äußerten. Das Zeichen $\sim$ gilt für Ausbleiben jeglicher Reaktion. Genauere Ergebnisse konnte man von diesen Versuchen nicht erwarten. Die Zahl der Fälle, wo Krümmungen in der Inverslage ausblieben, war nur deshalb so hoch, weil mit größter Sorgfalt jede Vor-Reizung vermieden war und das genaue Orientieren der Pflanze in sehr kurzer Zeit erfolgen konnte. Was man nicht ausschließen kann, sind autonome Wachstumsschwankungen, Nutationen, die besonders bei T. viridis stets in der Normallage beobachtet werden können. Diese führen in vielen Fällen auch in der labilen Gleichgewichtslage zur Aufrichtung. T. zebrina hat geradere Internodien, die Ablesung und Einstellung noch auf 5^0 genau erlauben. Bei T. viridis mußten Intervalle von 10^0 genügen.

[1]) Da beim Ausgangsmaterial von T. zebrina das Eigengewicht nicht ausgeschaltet war, sind E und ε eher etwas kleiner.

Tabelle 4. Labile Gleichgewichtslage.

Datum		Temperatur		T. viridis (Vers. 75).												
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
27. 8.	3 p. m.	21,8°	Anfangslage	— 80°	— 80°	— 80°	— 80°	— 80°	— 80°	— 80°	— 80°	— 70°	— 70°	— 70°	— 70°	— 70°
28. 8.	10 a. m.	19,8°	Reaktion	x	x	x	x	x	(x)	x	x	~	(x)	~	(x)	v

Tabelle 4 (Fortsetzung).

Datum		Temperatur		T. viridis (Vers. 75).												
				14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
27. 8.	3 p. m.	21,8°	Anfangslage	— 70°	— 70°	— 70°	— 60°	— 60°	— 60°	— 60°	— 60°	— 60°	— 60°	— 60°	— 60°	— 60°
28. 8.	10 a. m.	19,8°	Reaktion	~	~	x	v	(v)	v	(v)	v	(v)	v	v	v	~

Tabelle 5. Labile Gleichgewichtslage.

Datum		Temperatur		T. zebrina (Vers. 94).														
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
4. 10.	6 p. m.	22,3°	Anfangslage	— 85°	— 85°	— 85°	— 85°	— 85°	— 80°	— 80°	— 80°	— 80°	— 80°	— 75°	— 75°	— 75°	— 75°	— 5
5. 10.	10 a. m.	23,6°	Reaktion	v	x	x	x	~	(v)	(v)	x	~	v	v	v	v	~	~

Für T. viridis ergibt Tabelle 4, daß der Umkehrpunkt ziemlich genau bei — 70° liegt. Entsprechend traten bei — 60° nur V-Krümmungen und ein Krümmungsausfall ein, während bei — 80° alle Pflanzen mit X-Krümmungen antworteten. Für T. zebrina dagegen erweist sich die Lage — 80° schon als ein wenig in den V-Bereich hineingeraten, wie die überwiegenden, wenn auch geringen, V-Krümmungen verraten. Das gleiche ergeben die Klinostatenversuche, die ein ε größer als 8° aber kleiner als 10° ergeben. — 85° gehört jedenfalls schon in den Bereich der X-Krümmungen. Alle hier angegebenen Versuche wurden mit gleichem Erfolg mehrmals wiederholt.

Tabelle 6. T. viridis. Verschiebung der Gleichgewichtslage durch Autotropismus (Vers. 83).

Datum		Temperatur		Vorkrümmung: 30° x				Vorkrümmung: 30° v			
				1	2	3	4	5	6	7	8
16. 9.	10 a. m.	22,3°	Anfangslage[1]	— 90°	— 90°	— 90°	— 90°	— 70°	— 70°	— 70°	— 70°
	12^{15} p. m.	22,2°	Reaktion	(v)	(v)	(v)	(v)	(x)	~	(x)	(x)
17. 9.	5^{30} p. m.	20,0°	„	v	v	v	v	x	x	x	x

Tabelle 6 schließlich zeigt uns an Beispielen von T. viridis, wie sehr der Autotropismus imstande ist, die Reaktionen zu verschieben. Hier wurden Pflanzen benutzt, die vorher zu einer X-Krümmung (1—4) oder zu einer V-Krümmung (5—8) von etwa 30° veranlaßt waren. Sie zeigten, daß der Autotropismus sehr deutlich eindeutige Krümmungen selbst gegen die Richtung der sonst erfolgenden Reaktionen durchzusetzen vermag.

Klinostatenversuche.

Zur Ermittlung der Größe der in den anderen Reizlagen wirksamen Richtkräfte, ist der Vergleich derselben durch Kompensation am intermittierenden Klinostaten notwendig. Es handelt sich also darum, solche Lagen miteinander zu kombinieren, die, alleine wirkend, entgegengesetzte Krümmungen hervorrufen würden, deren Kombination aber so gewählt wird, daß beide Krümmungsimpulse einander aufheben, die Pflanzen mithin ungekrümmt bleiben.

[1]) Gemeint ist die Anfangslage des apikalen Teils.

Der dazu verwendete Apparat war ein starker Pfefferscher Klinostat, mit einer Vorrichtung zur intermittierenden Reizung — Auslösung auf elektromagnetischem Wege —, dessen genaue Beschreibung hier übergangen sei, nachdem solche Apparate schon mehrfach geschildert worden sind (Kniep [11], Lundegårdh [13]). Reizdauer und Reizlage konnten beliebig gewählt werden; die Rotation ging nur in einer Richtung vor sich. Da ein Umlauf in 70 Sekunden erfolgte und die Reizzeiten so lange gewählt wurden, daß der Klinostat in einer Stunde nie mehr als zwei ganze Umdrehungen machen mußte, so ist der hierdurch entstehende Fehler — er vergrößert E — klein.

Zu den Versuchen wurden stets 4—5 Pflanzen verwendet, die durch Holzleisten gehalten und der Angabe auf S. 83 entsprechend vorbehandelt waren. Da hier das Ausbleiben von Krümmungen festgestellt werden sollte, so enthielt jede Versuchsreihe eine Kontrollpflanze, deren Stellung meist so gewählt war, daß ihre Dorsalseite nach derselben Seite gewandt war, wie die Ventralseite der Versuchspflanzen, mithin eine X-Krümmung erfolgen mußte, wie dies auch aus Tafel I, Fig. 3, 4 zu ersehen ist.

Die Einspannvorrichtungen konnten mittels Klemmschrauben ohne Mühe an der Achse des Klinostaten befestigt werden. Mittels einer dahinter aufgestellten Tafel konnte jede Pflanze durch Drehen des Fläschchens in der X-Ebene der Pflanze genau eingestellt werden[1]. Da der Klinostat zwei Versuchsreihen tragen konnte, wurden stets zwei Versuche zugleich ausgeführt. Bei allen Versuchen reagierten also im ganzen zwei Kontrollpflanzen und von diesen Reaktionen ist keine einzige ausgeblieben. Der Apparat befand sich in einem gut heizbaren Dunkelzimmer, in dem alle Operationen bei rotem Licht vorgenommen wurden. Die Temperatur schwankte während des Sommers im Versuchsraum zwischen 18,5 und 21,5°. Im Herbst, als geheizt werden mußte, traten größere Schwankungen (17,8°—25,0°) auf, die die Ergebnisse nicht beeinträchtigten. Wichtig war die Feuchthaltung der Luft. Hierzu diente eine Tonne, in welche die Klinostatenachse eingeführt war; Wasserschalen auf dem Boden derselben und ein berieselter Vorhang,

[1]) Das alles kann und muß rasch geschehen, um eine Vorreizung zu vermeiden.

der zu beiden Seiten der Klinostatenachse herabfiel, sorgten für die nötige Feuchtigkeit. Die Versuchsdauer betrug 8—20 Stunden, eine längere Dauer verschiebt die Resultate im Sinne einer Verkleinerung von E, wie es beim Fehlen der Beleuchtung zu erwarten ist. In den zahlreichen Versuchen, wo die Reize einander nicht ganz aufheben (Tabelle 7, 8, 10), reagierten die Versuchspflanzen stets schon nach 5—6 Stunden deutlich.

Die zahlreichen Versuche stimmten alle mit der S. 77 geschilderten Annahme überein, sie wurden mit geneigter und mit horizontaler Klinostatenachse unternommen. Hier sei nur eine kleine Auswahl von ihnen wiedergegeben, um die wesentlichsten Beobachtungen zu illustrieren. [Über die Genauigkeit der Methode vgl. Versuche 88, 90, 92, S. 94.]

Vorversuche.

Nach Festellung der stabilen nnd labilen Ruhelagen interessieren zunächst die Versuche, durch welche die Gültigkeit der Lundegårdhschen Annahme (S. 71) für den vorliegenden Fall widerlegt wird. Zu diesem Zweck wurden kräftige Topfpflanzen von T. viridis sämtlicher Sproßspitzen beraubt und auf dem kontinuierlich rotierenden Klinostaten mit horizontaler Achse befestigt. Es kamen nun die in den Knoten vorhandenen Knospenanlagen zum Austreiben und entwickelten sich im Laufe einiger Wochen trotz andauernder Rotation zu stattlichen Trieben. Dies geschah jedoch nur im Licht. All diese Triebe zeigten starke X-Krümmungen, die bis zur Einrollung der Sprosse führen konnten (s. Tafel I, Fig. 5). Dieser Versuch beweist nur, daß die X-Krümmungen nicht durch nachwirkenden positiven Geotropismus herbeigeführt sind. Die Wirkung des Lichtes ließ sich leider nicht ausschalten, da etioliert entwickelte Sprosse keinen Plagiotropismus zeigen. Daß diffuses Licht auf die Richtung solcher Krümmungen kaum einen Einfluß haben kann, ist schon S. 79 erwähnt worden. Um allen Einwänden zu begegnen, wurde der Versuch in einigen Fällen so angestellt, daß die Hauptmenge des einfallenden Lichtes in der den zu erwartenden X-Krümmungen entgegengesetzten Richtung auftraf. In anderen Fällen wurde

Seitenlicht oder Verdunklung nach anfänglicher Beleuchtung verwendet; immer mit dem gleichen Erfolg.

Von mehreren solchen Versuchen sei nur Versuch 95 mit T. viridis genannt. Am 30. September 1922 kam ein Topf mit kräftigen, ihrer reaktionsfähigen Spitzen beraubten, Exemplaren im Gewächshaus an die horizontale Achse des Klinostaten. Da das Licht nicht völlig diffus war, der Blumentopf selbst die ihm zugewandten Seiten der Sprosse auch beschattet, so wurde die Aufstellung so gewählt, daß die größere Menge der Lichtstrahlen die Dorsalseiten der zur Entwicklung gelangenden Triebe bestrahlte. Bei natürlicher Stellung der Muttersprosse ist auch am Klinostaten die Ventralseite der jungen Seitentriebe stets der Erdoberfläche mehr oder weniger zugewandt. Wird die Achse des Klinostaten mit dem an ihrer Spitze befindlichen Blumentopfe dem Lichte zugekehrt, so trifft dieses also zunächst die Dorsalseite der Sprosse, wird also, wenn überhaupt, Konkavkrümmungen derselben hervorrufen. Trotzdem traten an sämtlichen austreibenden Trieben sehr deutliche X-Krümmungen auf (s. Tafel I, Fig. 5, aufgenommen am 25. 11. 1922).

Taf. I, Fig. 2, zeigt einen anderen, quantitativen, Vorversuch mit nur einer Versuchs- (rechts) und einer Kontrollpflanze, die mitsamt ihren Töpfen in einem größeren Behälter in der durch die Nadeln bezeichneten Lage eingegipst waren. (Versuchsanordnung wie Versuch 72a, Tabelle 7, S. 90.)

Quantitative Versuche.

1. Tradescantia viridis.

Ist unser Schema S. 77 zutreffend, so muß eine V-Lage — so nennen wir der Kürze halber eine Lage, die eine V-Krümmung hervorruft — die den X-Reiz aus den beiden Flankenlagen kompensiert, auch den X-Reiz aus einer der beiden Lagen $+90^0$ oder -90^0 oder einer Kombination beider kompensieren. Bei T. viridis ist die Lage 0^0 eine V-Lage, die halb so lang einwirken muß, als die beiden Flankenlagen zusammen, oder als jede andere geotropisch reizlose Stellung. Versuch 72, Tabelle 7 enthält zwei Reihen. In Reihe a waren die Versuchspflanzen parallel der Klinostatenachse angebracht,

in der V-Lage waren sie wagrecht (0°) angeordnet; eine Drehung des Klinostaten um 90° brachte sie in die 1. Flankenlage, eine Drehung um weitere 180° stellte sie in die 2. Flankenlage ein. Reihe b war senkrecht zur Klinostatenachse angebracht und zwar so, daß ihre Pflanzen zugleich mit Reihe a in horizontaler V-Lage standen. Die Drehungen der Klinostatenachse brachten sie in die Lage + 90° und — 90°. Jede Lage wurde 20 Minuten eingehalten, die beiden X-Lagen zusammen wirkten doppelt so lang ein, als die V-Lage. Die Reaktionen wurden zu Ende des Versuches in der V-Lage in einer Weise abgelesen, die der S. 81 geschilderten entsprach. Die angegebenen Winkel sind Annäherungswerte.

Tabelle 7. T. viridis (Vers. 72).

Datum		Temperatur	V-Lage	a					b				
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
28. 8.	6 p. m.	21,6°	zu Anfang	± 180°	0°	0°	0°	0°	± 180°	0°	0°	0°	0°
29. 8.	9 a. m.	20,5°	zu Ende	+ 108°	+ 4°	— 2°	+ 6°	— 8°	+ 137°	0°	— 11°	— 3°	+ 9°
			Reaktion	x 72°	v 4°	x 2°	v 6°	x 8°	x 43°	~	x 11°	x 3°	v 9°

Die Kontrollpflanzen 1 und 6 haben deutlich reagiert. Die geringen Abweichungen der Versuchspflanzen sind nach beiden Seiten erfolgt und werden in solchen Gleichgewichtslagen stets erfolgen. Selbst eine Krümmung von 10° ist so gering, daß sie noch kaum auffällt. [Vgl. das Photogramm des Versuchs 85, Tabelle 10, Tafel I, Fig. 3.]

Im Versuch 72 befinden sich die Pflanzen in einem »halblabilen« Gleichgewicht. Jede geringe Wachstumsschwankung, die zu einer Verschiebung im V-Sinne führt, also die Pflanze hebt, verringert nach dem Sinusgesetz den V-Reiz; der X-Reiz, der durch diese Verschiebung nicht verändert wird, wird also überhandnehmen und die Pflanze zurückdirigieren. Verläßt sie aber die Gleichgewichtslage nach der anderen Seite, so wird mit wachsender Verschiebung das Übergewicht des X-Reizes immer größer werden, und die eingeleitete X-Krümmung verstärken. Könnte ein solcher Versuch unter gleichen Bedingungen lange genug fortgesetzt werden, so müßten schließlich bei allen Pflanzen X-Krümmungen eintreten.

Das Ergebnis des Versuches ist ein doppeltes. 1. lehrt es uns die Übereinstimmung der Größe der X-Reize aus den Flankenlagen und den Lagen $+90^0$ und -90^0 kennen, 2. bestätigt es die Berechnung unseres Schemas S. 77.

V-Reiz: G — E, für E = $^1/_3$ also $^2/_3$ G, d. h. doppelt so groß als der X-Reiz (E).

Versuch 74 und 76 ist zur Prüfung der V-Lagen: $+30^0$, $+45^0$, $+60^0$ unternommen; die V-Lage wurde 30′ innegehalten, die beiden Flankenlagen je 15′. Sonst wie Versuch 72a.

Tabelle 8. T. viridis (Vers. 76).

Datum	Temperatur	V-Lage	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2. 9. 9^{20} a. m.	19,8°	am Anfang	+ 135°	+ 45°	+ 45°	+ 45°	+ 45°	+ 120°	+ 60°	+ 60°	+ 60°	+ 60°
6 p. m.	19,9°	am Ende	+ 105°	+ 45°	+ 45°	+ 45°	+ 43°	+ 95°	+ 45°	+ 43°	+ 53°	+ 45°
		Reaktion	x 30°	~	~	~	x 2°	x 25°	x 15°	x 17°	x 7°	x 15°

Tabelle 9. T. viridis (Vers. 74a).

Datum		Temperatur	V-Lage	1	2	3	4	5
1. 9.	5 p. m.	21,2°	am Anfang	± 180°	+ 30°	+ 30°	+ 30°	+ 30°
2. 9.	9 a. m.	19,2°	am Ende	+ 120°	+ 46°	+ 45°	+ 53°	+ 46°
			Reaktion	x 60°	v 10°	v 15°	v 23°	v 16°

Aus der V-Lage $+45^0$ sind keine Reaktionen erfolgt; in der Lage $+60^0$ waren bereits X-Krümmungen, in der Lage $+30^0$ V-Krümmungen bei allen Pflanzen deutlich erkennbar. Nach unserer Annahme sind die zur Geltung gelangenden V-Reizmengen

$$\text{bei } +45^0\text{: } G \sin 45^0 - E = 0{,}374\ G$$
$$\text{bei } +30^0\text{: } G \sin 60^0 - E = 0{,}533\ G$$
$$\text{bei } +60^0\text{: } G \sin 30^0 - E = 0{,}117\ G$$

denen ein X-Reiz von etwa 0,333 G gegenübersteht. Bei $+45^0$ wäre also eine schwache V-Reaktion zu erwarten gewesen, denn die Gleichgewichtslage berechnet sich auf 48^0. Tatsächlich ergaben aber in diesen Versuchen alle Lagen zwischen $+45^0$ und $+50^0$ keine merklichen Reaktionen, was indes weniger

der mangelnden Empfindlichkeit als der Ungenauigkeit der Methoden zugeschrieben werden muß (s. dazu Versuch 88, 90, 92, S. 94).

Bemerkenswert ist auch, daß aus den beiden anderen V-Lagen ein ziemlich genaues Aufsuchen der Gleichgewichtslage erfolgte. Ein ebensolcher Versuch, wo aber die V-Lage der Lage + 46° möglichst genau angeglichen war, ist in Tabelle 10, Reihe a und Tafel I, Fig. 3, wiedergegeben. Reihe b war hier wieder senkrecht zur Achse angebracht, statt der Flankenlagen wirkten als X-Lagen die beiden um 180° entgegengesetzten geotropischen Reizlagen + 136° und — 44°, in denen, unserer Annahme nach, die reine geotropische Reizung sich aufhebt, so daß nur der epinastische X-Impuls übrigbleibt.

Tabelle 10. Tradescantia viridis (Vers. 85).

Datum		Temperatur	V-Lage	a					b				
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
20. 9.	6 p.m.	22,9°	am Anfang	+ 136°	+ 46°	+ 46°	+ 46°	+ 46°	+ 136°	+ 46°	+ 46°	+ 46°	+ 46°
21. 9.	10 a.m.	23,8°	am Ende	+ 85°	+ 52°	+ 46°	+ 39°	+ 46°	+ 80°	+ 40°	+ 46°	+ 41°	+ 46°
			Reaktion	x 51°	v 6°	~	x 7°	~	x 56°	x 6°	~	x 5°	~

Sind die Gradablesungen auch nur Annäherungswerte, so zeigt ein Blick auf die Photographie doch die Größe der Abweichungen, um die es sich hier handelt. Tabelle 10, Reihe a, ist kein besonders günstiges, sondern ein typisches Beispiel für solche Gleichgewichtslagen.

Unter der Horizontalen ist die Wirkung der Winkellagen die gleiche wie über der Horizontalen, mit der Abweichung, daß alle Gleichgewichtslagen mit — Vorzeichen labil, die mit + Vorzeichen aber stabil sind [s. S. 90]. Versuch 79: V-Lage — 45° (30′) gegen beide Flankenlagen (je 15′) hatte folgendes Ergebnis:

Nr. 1. (Kontrollpflanze, Anfangslage — 135°) X-Kr. 53°
Nr. 2. Anfangslage: — 45° X-Kr. 7°
Nr. 3. „ — 45° V-Kr. 7°
Nr. 4. „ — 45° ~
Nr. 5. „ — 45° X-Kr. 13°

Weiterhin wurden zwei Lagen: $\pm 0^0$ und $\pm 180^0$ verglichen, in denen ein V-Reiz = G — E = $^2/_3$ G und ein X-Reiz = G + E = $^4/_3$ G einander entgegenwirken. Dementsprechend war die Reizdauer in der V-Lage 20′, in der X-Lage 10′. Nach $14^1/_2$stündiger Einwirkung zeigten die zwei Kontrollpflanzen (dieselben Lagen aber umgekehrte Reizdauer) Krümmungen von 50^0 und 35^0. Von den acht Versuchspflanzen waren fünf ungekrümmt, die andern zeigten X-Krümmungen von 4^0, 10^0 und 13^0.

Von großer Wichtigkeit sind weiterhin die zahlreichen Versuche, in denen die Reizmengen sich nicht aufhoben. Hier traten stets die erwarteten Krümmungen ein. Auf die Wiedergabe sei verzichtet.

2. Tradescantia zebrina.

Obwohl hier E nur etwa $^1/_6$ G beträgt, ist ein genaueres Experimentieren durch den strafferen Wuchs der Pflanze möglich. In Versuch 88, Tabelle 11, wurden folgende Lagen verglichen:

Reihe a.			Reihe b.		
V-Lage: 0^0		10′	V-Lage: 0^0		10′
1. Flankenlage .	25′	50′	X-Lage: $+90^0$. .	25′	50′
2. Flankenlage .	25′		X-Lage: -90^0. .	25′	

Versuch 88 enthält eine »halblabile« Kombination zugunsten der X-Krümmung. Trotzdem treten die V-Krümmungen stärker hervor. Das Gleichgewicht ist fast erreicht, mit einem geringen Übergewicht der V-Reize.

Versuch 92 ist mit denselben Reizzeiten angestellt, doch ist die V-Lage nach $+20^0$ verschoben. In 92a ist sie nach wie vor mit den Flankenlagen kombiniert, — die X-Ebene ist parallell der Klinostatenachse, — in 92b dagegen, wo die X-Ebene senkrecht zur Klinostatenachse steht, sind auch die beiden X-Lagen um 20^0 verschoben und betragen jetzt $+110^0$ und -70^0. Die Kombination der Reizlagen erzeugt ein »stabiles« Gleichgewicht. Die Reaktionen — Versuch 92a ist auf Tafel 1, Fig. 4, wiedergegeben — zeigen an, daß V- und X-Reiz einander die Wage halten.

Tabelle 11. Tradescantia zebrina.

Tag	Stunde	Temperatur	V-Lage	Versuch 88									
				a					b				
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
25. 9.	5 p. m.	21,2°	am Anfang	180°	0°	0°	0°	0°	180°	0°	0°	0°	0°
26. 9.	9 a. m.	19,0°	am Ende	158°	0°	0°	+ 4°	+ 6°	140°	0°	+ 6°	— 2°	+ 7°
			Reaktion	x 22°	~	~	v 4°	v 6°	x 40°	~	v 6°	x 2°	v 7°

				Versuch 92									
				a					b				
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1. 10.	6 p. m.	22,1°	am Anfang	+ 160°	+ 20°	+ 20°	+ 20°	+ 20°	+ 160°	+ 20°	+ 20°	+ 20°	+ 20°
2. 10.	10³⁰ a. m.	22,2°	am Ende	+ 87°	+ 23°	+ 15°	+ 24°	+ 20°	+ 132°	+ 17°	+ 22°	+ 20°	+ 20
			Reaktion	x 73°	v 3°	x 5°	v 4°	~	x 28°	x 3°	v 2°	~	~

				Versuch 90									
				a					b				
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
26. 9.	6 p. m.	24,0°	am Anfang	+ 150°	+ 30°	+ 30°	+ 30°	+ 30°	— 150°	— 30°	— 30°	— 30°	— 3
27. 9.	9 a. m.	22,9°	am Ende	+ 125°	+ 30°	+ 8°	+ 10°	+ 14°	— 198°	— 53°	— 42°	— 28°	— [illegible]
			Reaktion	x 25°	~	x 22°	x 20°	x 16°	x 48°	x 23°	x 12°	v 2°	x 3°

Versuch 90 ist wiederum mit denselben Reizzeiten unternommen, aber die V-Lage ist auf + 30° (a) und — 30° (b) verschoben. Die X-Lagen sind in Reihe a und b die beiden Flankenlagen. In dieser Lage ergibt sich schon ein deutliches Übergewicht der X-Reizung.

Wäre $E = {}^1/_6\ G$, so müßte Versuch 88 den Wendepunkt der Reaktion enthalten. E ist aber etwas kleiner als 0,166 G, andererseits ist es größer als $G\ \frac{\sin 60^0}{6}$, d. h. als 0,144 G (Vers. 90).

Der in Versuch 92 gefundene Wert entspricht:

$$G \sin 70^0 - E = 5\ E$$

$$E = \frac{G \sin 70^0}{6} = 0{,}1566.$$

Das ist ziemlich genau der Sinus von 9°, so daß sich durch den Klinostatenversuch ein genauerer Wert für den Neigungs-

winkel ε ergibt, als durch die — durch den Zug des Eigengewichts getrübte — Ablesung desselben. Doch stimmt der Klinostatenversuch gut mit dem Umkehrversuch auf S. 85 überein.

Schließlich sei noch Versuch 93 erwähnt, in dem nur zwei Lagen miteinander kombiniert wurden, nämlich

V-Lage: $+ 20^0$ . . . . 35′
X-Lage: $- 160^0$ . . . . 25′

also zwei Lagen, die durch Drehung der Klinostatenachse um 180^0 hervorgebracht werden. In zwei solchen Lagen hebt sich bei gleicher Expositionsdauer der geotropische Reiz auf; würden wir jeden Impuls je 25 Minuten einwirken lassen, so würde eine X-Krümmung auftreten, die nur von der Epinastie hervorgerufen ist. Der X-Impuls aus diesen beiden Lagen wäre so groß, wie aus den Flankenlagen. Wir können den Versuch analog Vers. 92 daher auch folgendermaßen auffassen:

V-Lage: $+ 20^0$ . . . . 10′

Lage ohne geotropischen Reiz (Reine Epinastielage) zusammengesetzt aus:

$$\left.\begin{array}{l}\text{Lage } + 20^0 \;.\;.\;.\;.\; 25' \\ \text{Lage } - 160^0 \;.\;.\;.\;.\; 25'\end{array}\right\} \;.\;.\;.\; 50'$$

Nach $15^1/_2$ stündiger Reizung zeigten daher nur die zwei Kontrollpflanzen erhebliche Krümmungen, von den andern acht waren drei nach der X-Seite abgewichen (2^0, 3^0, 2^0) und zwei nach der V-Seite (3^0 und 4^0). Es ist unerheblich, in welchen Lagen die Epinastie zur Wirkung kommt, es ist die gleiche Größe E, mag sie sich nun in den Flankenlagen oder in anderen um 180^0 verschiedenen Lagen äußern. Wir können daraus schließen, daß auch am gleichmäßig-rotierenden Klinostaten die X-Krümmungen durch reine Epinastie hervorgerufen sind.

Die Frage, ob die hier gefundenen Verhältnisse für alle plagiotropischen Organe im Prinzip zutreffen, läßt sich ohne ganz eingehende Untersuchungen schwer beantworten. Wahrscheinlich ist es nicht. Schon die Angaben Knieps über Lophospermumblätter lassen sich unserm Schema nicht einfügen. Denn dieses setzt voraus, daß das Gebiet der V-Krümmungen, wie das der X-Krümmungen, symmetrisch um die Horizontale

gruppiert sei. Wenn allerdings nicht die Blattspreiten, sondern die Stiele für Stärke und Art der Krümmungen verantwortlich wären — durch Knieps Untersuchungen scheint das nicht ganz ausgeschlossen — dann würden sich die dort gefundenen Verhältnisse vielleicht in unserem Sinne deuten lassen. Der Ruhelage des Blattes von 0^0 entspricht eine solche des Stieles von etwa $+ 60^0$. Der Umkehrlage des Blattes ($- 115^0$ nach Kniep) entspricht eine Stellung des Blattstieles von $- 65^0$. Eine Ruhelage von $+ 60^0$ ergäbe für den Blattstiel $E = 0{,}5$ g, was aber wahrscheinlich zu hoch gegriffen wäre, da das Gewicht des Blattes berücksichtigt werden muß. Kniep gibt an, daß eine geringe V-Krümmung des Blattstiels eintrat, wenn das Blatt zu gleichen Zeiten der Lage $- 45^0$ und den beiden Flankenlagen ausgesetzt wurde ($- 45^0$, Rechte Flanke, $- 45^0$, Linke Flanke, usw.). Das würde einer Stiellage von $+ 10$ bis 15^0 entsprechen und einer Reizung von 0,97 bis 0,985 G — E. Nimmt man ε des Stieles statt mit 30^0, nur mit etwa 27^0 an[1], so würde hier bereits ein geringes Übergewicht des V-Reizes entstehen. ($E = 0{,}45$, V-Impuls: 0,52 G, X-Impuls 0,45 G.)

Wenn nun aber selbst der Fall der Lophospermumblätter sich unseren Vorstellungen anpassen würde, so gibt es doch noch andere Fälle, wo die Sachlage wohl weniger einfach liegt. Denken wir z. B. an die Organe, deren geotropische Ruhelage bei oder nahe der Horizontalen liegt. Wäre hier $E = G$, so befänden sich labile und stabile Ruhelage am selben Ort, das Gebiet der V-Krümmungen wäre zur Horizontalen zusammengeschrumpft, es gäbe nur X-Krümmungen, die bei der geringsten Verschiebung des Organs nach unten zu einer Drehung um 180^0 führen müßte. So etwas kennt man nicht.

Drängt sich hier die Notwendigkeit systematischer Untersuchungen auf, so ist dies nicht weniger der Fall mit einer zweiten Frage, die wir absichtlich stets beiseite gelassen haben, der Frage der Veränderlichkeit der Epinastie. Auch dieses Phänomen finden wir bei de Vries erwähnt und viele in der Literatur zerstreute Angaben lassen darauf schließen. Oehlkers u. a. sind bei ihren Untersuchungen über Bewegungen der Blütenstiele dieser Erscheinung begegnet, schon bei Frank (7),

[1]) Die Ruhelage also statt $+ 60^0$ mit $+ 63^0$.

später besonders bei Detmer (5) befinden sich zahlreiche Angaben, die darauf schließen lassen, aber Zusammenhängendes darüber wissen wir nicht. Welcher Art ist der Einfluß des Lichtes? Reizphysiologischer oder ernährungsphysiologischer Natur? — Und welchen Reiz übt der Hauptsproß auf die Nebensprosse oder Blätter (Bässler) aus, und wie ist die Transmission dieses Reizes?

Eigenartig ist auch das Verhalten solcher Organe, die morphologisch radiär, aber physiologisch dorsiventral sind — oder werden können — wie Nebenwurzeln und Seitensprosse. Hier kann, unter bestimmten Einflüssen, jede Seite zur Dorsalseite werden. Kann hier die Epinastie »wandern«? Und schließlich ist man versucht zu fragen, ob nicht auch bei Windepflanzen epinastische Erscheinungen eine Rolle spielen?

Endlich noch ein Wort zur Bezeichnung »Epinastie«. Fassen wir Epinastie auf als Wachstumstendenz, die auf der Oberseite stärker als auf der Unterseite ist, so kann diese Tendenz von vornherein immer oder während gewisser Wachstumsperioden (sich entfaltende Blätter) diesen Organen innewohnen, oder sie kann durch äußere Faktoren, wie Licht oder Wärme, hervorgerufen sein, Unterschiede, die man als autogene und aitiogene Epinastie bezeichnen kann. Bezeichnet das Wort Epinastie nur eine solche Tendenz, so ist klar, daß diese vorhanden sein kann, ohne sich zu äußern, so bald ihr irgendeine andere »Tendenz«, ein geotropischer oder heliotropischer Impuls z. B., das Gleichgewicht hält. Dies Gleichgewicht kann nun durch zweierlei Umstände gestört und die Epinastie zur Äußerung gebracht werden. 1. Durch Aufheben der der Epinastie entgegengesetzten Tendenz. Das ist z. B. am Klinostaten der Fall. 2. Durch Verändern der Größe der Epinastie resp. Hervorrufung derselben, bei gleichbleibenden »Gegentendenzen«. Das ist der Fall z. B. bei Veränderung der Beleuchtung. Nennt man im zweiten Fall eintretende Krümmungen photoepinastisch, so sollte man sie im ersten Fall nicht als geoepinastisch bezeichnen. Bei Tradescantia wirkt die Klinostatendrehung nur als Aufhebung des Gleichgewichts, das zwischen Photoepinastie und Geotropismus bestanden hatte. Dauert die Klinostatendrehung an, so hört die Krümmung nicht eher auf, bis das Wachstum erloschen

ist. Vielleicht wird auf diesem Wege die »kampylotrope« Lage einiger Autoren am Klinostaten erreicht.

Geoepinastie im Sinne der Photo- und Thermoepinastie würde darin bestehen, daß die Schwerewirkung eine, nicht tropistische, Tendenz zu ungleichem Wachstum der Ober- und Unterseite hervorruft.

Zusammenfassung.

1. Die Ruhelage der plagiotropen Sprosse von Tradescantia viridis weist einen Neigungswinkel zur Vertikalen von etwa 20° auf; die der Sprosse von T. zebrina einen solchen von etwa 10°.

2. Der Plagiogeotropismus dieser Formen wird hervorgerufen:

a) durch negativen Geotropismus, welcher wie bei orthotropen Organen nach dem Sinusgesetz zu- und abnimmt.

b) durch die Epinastie, welche im Sinne eines stärkeren Wachstums der Oberseite wirkt.

3. Die Epinastie ist ihrer Größe nach von der geotropischen Reizlage unabhängig, je nach der Richtung der Ablenkung eines Organs aus der Ruhelage addiert sie sich zum geotropischen Reiz, oder subtrahiert sich von ihm oder hebt ihn auf. Ein Schema dieser Verhältnisse findet sich S. 77.

4. Die Epinastie ist abhängig von und veränderlich durch Außenfaktoren (Licht). Eine Analyse der Einwirkung dieser Faktoren steht noch aus.

Für die vorstehenden Untersuchungen standen mir alle Hilfsmittel des botanischen Instituts und des botanischen Gartens in Freiburg i. Br. zur Verfügung. Dafür sei auch hier mein Dank ausgesprochen.

November 1922.

Literaturverzeichnis.

1. Baessler, Über den Einfluß des Dekapitierens auf die Richtung der Blätter an orthotropen Sprossen. Bot. Zeitg. 1909. **67**, 67.
2. Baranetzky, Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora. 1901. **89**, 138.
3. Czapek, Über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und anderer plagiotroper Pflanzenteile. Sitzgsber. Wiener Akad. math.-naturw. Kl. 1895. **104**, 1, 1197.
4. —, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotrop. Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1898. **32**, 175.
5. Detmer, Über Photoepinastie der Blätter. Bot. Zeitg. 1882. **40**, 784.
6. Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. I, II. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905. **41**, 221.
7. Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen und ihre Abhängigkeit vom Lichte und von der Gravitation. Leipzig. 1870.
8. —, Zur Frage über den Transversalgeotropismus und -heliotropismus. Bot. Zeitg. 1873. **31**, 17.
9. Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig und Berlin. 1908.
10. —, Organographie der Pflanzen. I. Teil. 2. Aufl. Jena. 1913.
11. Kniep, Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungen der Laubblätter und die Frage der Epinastie. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910. **48**, 1.
12. Kohl, Die paratonischen Krümmungen der Gelenkpflanzen. Bot. Zeitg. 1900. 58.
13. Lundegårdh, Die Ursachen der Plagiotropie und der Reizbewegungen der Nebenwurzeln. I, II. Lunds Univ. Årsskrift. 1917. N. F. Avd. 2. **13**, Nr. 6 und **15**, Nr. 1.
14. —, Das geotropische Verhalten der Seitensprosse. Ebenda. 1918. **14**, Nr. 27.
15. Luxburg, Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Krümmung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905. **41**, 399.
16. Miehe, Über correlative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Ebenda. 1902. **41**, 527.
17. Noll, Über heterogene Induktion. Leipzig. 1892.
18. —, Eine neue Methode zur Untersuchung auf Epinastie. Flora. 1893. **77**, 357.
19. —, Über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900. **34**, 457.
20. Oehlkers, Die postfloralen Krümmungen des Blütenstieles von Tropaeolum majus und das Problem der Umstimmung. Ebenda. 1922. **61**, 65.
21. Riss, Über den Einfluß allseitig und in der Längsrichtung wirkender Schwerkraft auf Wurzeln. Ebenda. 1913. **53**, 57.
22. Sachs, Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Arb. d. bot. Inst. Würzburg. 1879. **2**, 2, 209.
23. Schimper, Amtl. Bericht der Naturforscherversamml. in Göttingen, zitiert nach Goebel (1913). 1854.
24. Stark, Weitere Untersuchungen über das Resultantengesetz beim Haptotropismus (mit besonderer Berücksichtigung physiologisch nicht radiärer Organe). Jahrb. f. wiss. Bot. 1922. **61**, 126.

25. Vries, de, Über einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzenteile. Arb. d. bot. Inst. Würzburg. 1872. **1**, 2, 223.
26. Vöchting, Über Organbildung im Pflanzenreich. Bonn. 1884.
27. Wiesner, Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Sitzgsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Abt. 1. 1902. **111.**
28. Zollikofer, Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. Rec. trav. bot. Néerlandais. 1922. **18.**

Figurenerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Sprosse von Tradescantia viridis, die in Fläschchen senkrecht gestellt wurden, nach 12 Stunden. Die dahinter sichtbaren Linien haben eine Neigung von 20°.

Fig. 2. Vorversuch 11. Beschreibung S. 89.

Fig. 3. Endstellung der Versuchsreihe 85a. Tabelle 10, S. 92.

Fig. 4. Endstellung der Versuchsreihe 92a. Tabelle 11, S. 94.

Fig. 5. An horizontaler Klinostatenachse erwachsene Sprosse von T. viridis, zwei Monate lang rotiert (Vers. 95, S. 89).

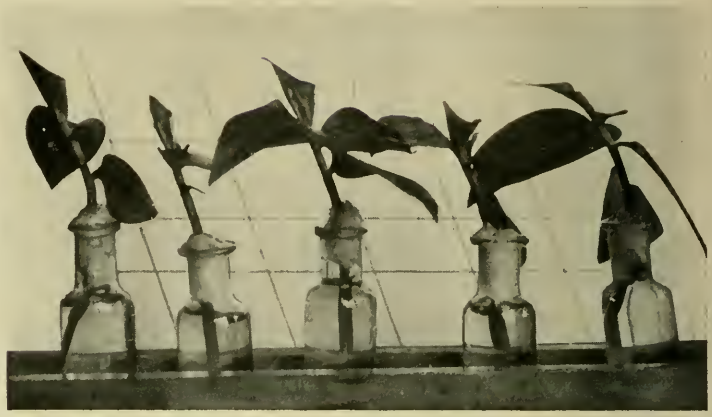

Fig. 1.

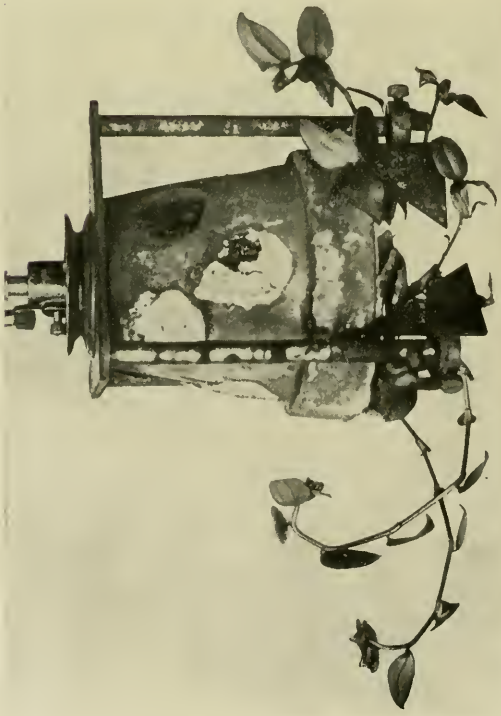

Fig. 5.

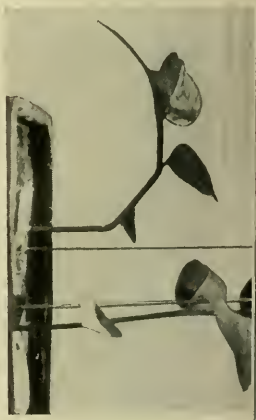

Fig. 2.

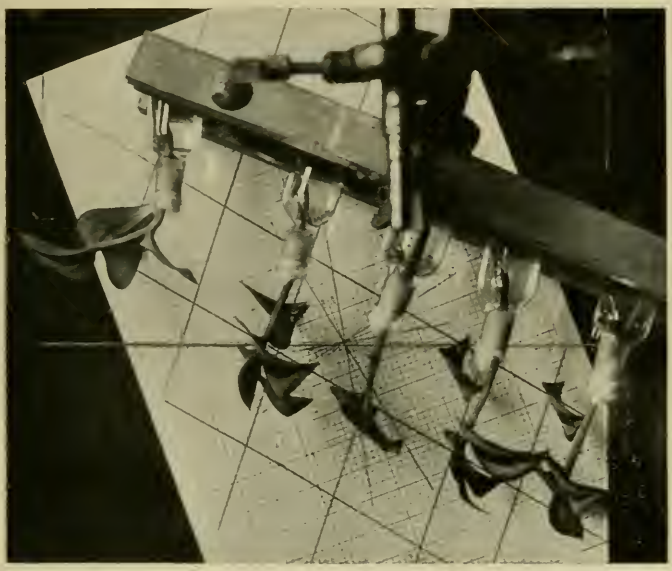

Fig. 4.

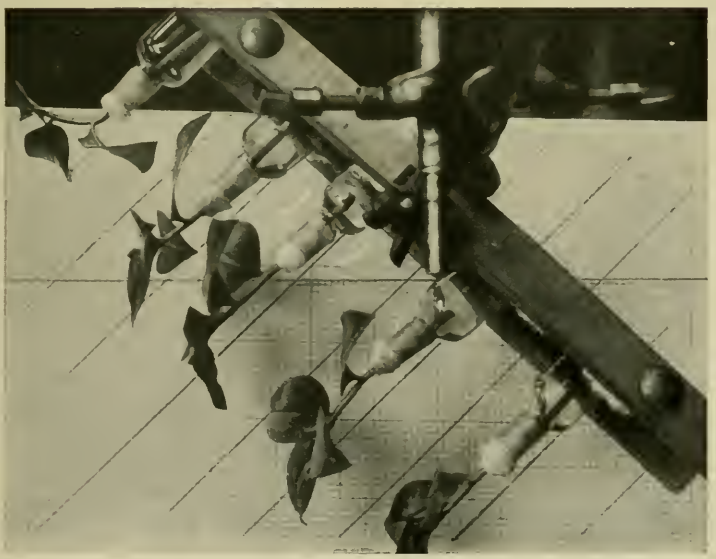

Fig. 3.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 15

Autor(en)/Author(s): Rawitscher Felix Kurt

Artikel/Article: Epinastie und Geotropismus. 65-100