

# Über die negativ geotropische Reaktion der Wurzeln.

Von

Ludwig Jost und Heinrich Wißmann.

Mit 3 Abbildungen im Text.

L. Jost und R. Stoppel (1912) fanden, daß Wurzeln, besonders von *Lupinus albus*, durch Anwendung stärkerer Schleuderkräfte zu negativer Reaktion — Innenkrümmung — veranlaßt werden können. In vollem Umfange kam die negative Krümmung zum Ausdruck, wenn die Schleuderung nach Dekapitation der Wurzelspitze vorgenommen wurde. Weniger gleichmäßig war die Erscheinung bei intakten Wurzeln. Aber auch bei diesen trat die Innenkrümmung auf, freilich nur an der Basis der Wachstumszone, während die Spitze nach langandauernder Schleuderung eine positive Außenkrümmung zeigte. Auch als Nachwirkung einer kürzeren Schleuderung konnte die negative Krümmung bei dekapitierten Wurzeln erhalten werden, wenn diese nach der Reizung auf dem Klinostaten rotierten; ein ähnlicher Erfolg war bei intakten Wurzeln in un-zweideutiger Weise jedoch nicht zu erkennen. Nach Jost und Stoppel sind die Innenkrümmungen zweifellos geotropischer Natur; es liegt also hier eine »Umschaltung« des positiven in negativen Geotropismus vor. Solche Umschaltungen unter dem Einfluß äußerer Faktoren sind ja bei Reizerscheinungen nicht selten. Eine Umschaltung des Geotropismus durch verschiedene Schleuderkräfte war aber bis dahin nicht bekannt gewesen.

Die Arbeit von Jost und Stoppel hat in der Literatur wenig Beachtung gefunden. H. Fitting (1913, S. 254) kommt auf die Ergebnisse in seiner Bearbeitung der Tropismen unter der Überschrift »Abstumpfung durch starke Reizung« mit den Worten zu sprechen, daß es durch hohe Schleuderkräfte gelinge, »sonst positiv geotropische Wurzeln von *Lupinus*, *Phaseolus*

und Helianthus zu, wie es scheint<sup>1</sup>, negativ geotropische Krümmungen zu zwingen.«

Fitting hat demnach wohl Zweifel an der geotropischen Natur der Krümmung.

Lundegårdh (1917, II, S. 48) hält eine Nachuntersuchung für wünschenswert, um klarzulegen, ob die Jost-Stoppelschen Resultate nicht etwa »auf abnormer Reaktionsweise« beruhen. Bei Hauptwurzeln von Pisum konnte er, auch nach Schleudern mit über 400 Kilodyn<sup>2</sup> keine negative, direkt sichtbare Reaktion, sondern nur eine Schwächung der positiven Reaktion erzielen (ebenda S. 25), die er aber nach seinen Erfahrungen bei Seitenwurzeln ebenfalls auf negativen Geotropismus zurückführt. Er vermutet (1918, S. 66), daß negative Reaktion schon bei niedrigeren Intensitäten auftritt, als Jost und Stoppel gefunden haben, und zwar nach einer Reizung mit 40—50 Kilodyn-Minuten; denn die Hemmung der positiven Reaktion, die nach dieser Reizeinwirkung zu beobachten ist, führt er auf das Einsetzen der negativen Reaktion zurück. Bei stärkerer Reizung dominiert schließlich die negative Reaktion immer mehr über die positive (1918, S. 116). Ferner — schreibt Lundegårdh noch (1918, S. 66) — sollte man die Reaktion als Nachwirkung unter konstanten Bedingungen beobachten und auch Vergleichsreihen mit Schwerkraftreizung machen, um zu sehen, ob nur die Reizmenge, nicht auch die Intensität in Frage kommt.

Bremekamp (1915) hat folgende Auffassung zu begründen versucht: Durch allseitige Beleuchtung werden phototropische Reize ausgelöst, die sich gegenseitig kompensieren; infolge der einseitigen Einwirkung der Schwerkraft aber soll dieses Gleichgewicht gestört werden können. Man kann sich z. B. vorstellen, daß die geotropische Reizung eine Substanz zerstört, die für die phototropische Krümmung nötig ist. Die scheinbare geotropische Krümmung wäre dann in Wirklichkeit phototropischer Natur. »Es ist nicht unmöglich, daß in den Versuchen von Jost und Stoppel eine allseitige Reizung (viel-

<sup>1</sup>) Von uns gesperrt.

<sup>2</sup>) Die Schleuderkraft wird in der Physik in Dynen gemessen. In der physiologischen Literatur dient gewöhnlich die Größe »g« als Maß. Der Einfachheit wegen ist hier 1 g rund gleich 1000 Dynen, also gleich 1 Kilodyn gesetzt.

leicht hydrotropischer Natur) so zu einer Krümmung führt« (l. c. S. 12). Dieselbe Deutung findet sich auch an anderer Stelle bei Bremekamp (1921, S. 424, Anm.) wieder, ohne in- zwischen einen experimentellen Beweis gefunden zu haben.

Hiley (1913) hat die Auffassung von Jost und Stoppel als richtig hingenommen (vgl. aber Ref. von M. Riss in Zeitschr. für Botanik 6, 555).

Blickt man auf diese Literaturübersicht zurück, so zeigt sich bei Fitting ein Zweifel an der Richtigkeit der Jost-Stoppelschen Deutung, bei Lundegårdh eine Nichtbestätigung der experimentellen Erfahrung und bei Bremekamp die Andeutung einer anderen Erklärungsmöglichkeit — im ganzen also offenbar keine gute Aufnahme.

Wir haben das Studium der negativ geotropischen Krümmungen von Keimwurzeln 1921 wieder aufgenommen in Fortsetzung von Versuchen, die Jost unter Mitwirkung von M. Riss in Straßburg etwa 1915 mit einer neuen Zentrifuge ausgeführt hatte, die aber durch Kriegsverhältnisse unvollendet blieben. Es war damals die Frage aufgetreten, ob nicht bei höheren Schleuderkräften vielleicht doch auch die Sprosse umgekehrt wie gewöhnlich, also positiv geotropisch reagieren könnten. Die Experimente, deren Protokolle verloren gegangen sind, ergaben keine Anhaltspunkte für diese Vermutung. Wohl aber fiel es auf, daß Keimsprosse der Sonnenblume bei hohen Schleuderkräften Injektionen der Interzellularen ergaben, und so trat die neue Frage auf, ob auch bei Wurzeln Injektionen vorkommen und ob diese etwa irgendwie zu Krümmungen führen, die negativ geotropische Krümmungen vorgetäuscht hatten.

## 1. Wiederholung der früheren Versuche.

Ein ausführlicher Bericht über die neuen Versuche findet sich in der Dissertation von H. Wißmann, die im botanischen Institut in Heidelberg aufbewahrt wird; hier sollen nur summarisch die Resultate und die Schlußfolgerungen mitgeteilt werden, zu denen wir gekommen sind.

Methode. Es wurde eine elektrische Zentrifuge aus der Werkstätte von F. Runne in Heidelberg-Rohrbach verwendet. Für die meisten Versuche diente eine zylindrische Trommel aus

1 mm dickem Messing, von 15,5 cm Durchmesser und 7,5 cm Höhe. Im Innern der Trommel befindet sich ein Holzeinsatz von 5 cm Höhe, in dem 16 Löcher, 1,5 cm von der Trommelwand entfernt, 4,5 cm tief eingebohrt sind, und zwar nicht senkrecht, sondern unter einem Winkel von  $10^0$  gegen die Vertikale, so daß das untere Ende der Bohrung weiter vom Zentrum entfernt ist als die Eingangsöffnung. Sie dienen zur Aufnahme der Schleudergläschen, die bei 1,5 cm Durchmesser 5 cm lang sind, also nach dem Einsetzen ca. 0,5 cm aus den Löchern herausragen. Zwischen die Trommelwand und den Kreis der Gläser wird ein aus passend zurecht geschnittenen fest aneinander schließenden Korkstücken bestehender Kranz, der mit dem oberen Ende der Trommel abschließt, eingepreßt. Durch ihn werden einmal die Gläschen, die in den Löchern etwas Spielraum haben, festgezwängt, zum andern dient er auch zur Befestigung der zu schleudernden Keimpflanzen, deren Kotyledonen mit Stecknadeln an ihm festgesteckt werden. Ein übergreifender Deckel aus 1 mm dickem Zink schließt die Trommel. Durch die Mitte der Trommel und ihres Holzeinsatzes geht in einem Messingmantel von 4 mm Wandstärke die Umdrehungsachse des Motors. Der Radius von ihrer Mitte bis zur Glaswand, der die Wurzeln beim Schleudern anliegen, beträgt 5,5 cm.

Der Motor war angeschlossen an die Leitung des städtischen elektrischen Werkes. Die Einstellung auf die verschiedenen Geschwindigkeiten erfolgte mittels des Anlaß- und eines in den Strom eingeschalteten Ruhstrat-Widerstandes. Die Spannung war im allgemeinen ziemlich gleichmäßig. Stärkere Schwankungen zeigten sich hauptsächlich zur Zeit der Arbeitspausen der Fabriken und bei Eintritt der Dunkelheit, wenn die allgemeine Beleuchtung aufgenommen oder später wieder abgestellt wurde. Durch häufiges Kontrollieren und Regulieren während des Schleuderns konnte jedoch immer genügende Gleichmäßigkeit erzielt werden. Die Größe der Schleuderkraft wurde nach der Formel  $F = \frac{4,024 \cdot r}{t^2}$  bestimmt, wobei r in Metern zu rechnen ist.

Material: Der Schleuderapparat war zweifellos besser als der von Jost und Stoppel bei ihren Versuchen benutzte.

Leider kann dasselbe nicht auch von dem Samenmaterial gesagt werden. *Lupinus albus*, die sich als geeignetste Versuchspflanze erwiesen hatte, war trotz vieler Bemühungen weder aus dem In- noch aus dem Auslande zu erhalten. *Lupinus angustifolius* und *luteus* reagierten zwar beide gut, hatten jedoch ein sehr ungleichmäßiges Wachstum und wenig völlig gerade Wurzeln. So waren wir auf Keimlinge von *Vicia faba* (*equina*), *Phaseolus multiflorus* und *Helianthus annuus* angewiesen. Von ihnen reagierte das Material der *Faba* im Winter nach der Ernte noch ganz schlecht, während es ein Jahr später sehr gut war; auch *Phaseolus* wuchs so wenig gleichmäßig, daß nahezu 20 kg verbraucht wurden und schließlich überhaupt kein Material käuflich zu haben war. Am besten geeignet fanden wir *Helianthus*.

Die Anzucht der Keimlinge erfolgte in der üblichen Weise. Die Samen wurden 24 Stunden in Wasser eingequellt und dann nach Entfernung der Samenschale in feuchte Sägespäne eingesetzt, wo sie verblieben, bis sie die gewünschte Größe erreicht hatten.

Raum: Die Versuche wurden zum größten Teil in einem Dunkelzimmer des Kellers ausgeführt. Die Heizung erfolgte durch einen Kutscherschen Gas-Ventilationsofen. Die Konstanz der Temperatur war wenigstens in manchen Jahreszeiten durchaus befriedigend. Die Schwankungen im Raum spielten keine Rolle gegenüber der Erwärmung der Trommel durch den Motor, dem sie direkt aufsitzt. Diese konnte bei mehrstündigem Schleudern bis zu 5° C betragen, was sich namentlich den etwaigen Kontroll-exemplaren gegenüber als sehr lästig erwies. Eine Anzahl von Versuchen wurde auch im Zimmer bei nicht ganz konstanter Temperatur ausgeführt.

Die negativen Krümmungen. Jost und Stoppel haben in der Regel die Wurzeln beim Schleudern in feuchter Atmosphäre gehalten; es ergaben sich manche Unzuträglichkeiten und deshalb wurden unsere Wurzeln gewöhnlich in Knopscher Lösung oder in Leitungswasser geschleudert. Um das zu ermöglichen, hatten die Gläschen die schräge Lage bekommen, die so gewählt war, daß die Hälfte der Füllung beim Schleudern erhalten blieb. Der am Korkkranz befestigte Keimling tauchte demnach wenigstens mit dem unteren Teil der Wurzel allseitig in das Wasser ein, während der obere Teil freilich nur auf der

Außenseite von Wasser umgeben blieb. Eine Bedeckung der Kotyledonen mit feuchter Watte fand nicht statt; trotzdem machten sich Welkerscheinungen nirgends geltend. Zum Vergleich wurden auch einzelne Wurzeln in feuchter Luft geschleudert.

Mit *Phaseolus* wurden 91 Versuche mit je durchschnittlich 8 Wurzeln ausgeführt; es sind also rund 720 Wurzeln mit Schleuderkräften, die zwischen 13 und 541 Kilodyn abgestuft waren, behandelt worden. Die Dauer des Schleuderns war von wenigen Minuten bis zu mehreren Stunden. Von *Helianthus*-wurzeln kamen rund 600, von *Vicia equina* rund 350 zur Verwendung. Die Erfahrungen mit diesen etwa 1700 geschleuderten Wurzeln bestätigen die Ergebnisse von Jost und Stoppel durchaus. Obwohl intakte, nicht dekapitierte Wurzeln verwendet wurden, traten reichlich Innenkrümmungen auf; entweder reine Innenkrümmungen, oder solche in Kombination mit Außenkrümmungen der Spitze. Bei genügend langer Schleudwirkung hoher Fliehkräfte fehlten u. U. die Innenkrümmungen an keinem einzigen Versuchsexemplar. Wie zu erwarten, nahm bei Verringerung der Intensität der Schleuderkraft und bei Verkürzung ihrer Einwirkung auch die Zahl der Innenkrümmungen ab.

So betrug z. B. für *Phaseolus* bei Intensitäten von 88 bis 542 Kilodyn der Prozentsatz der Innenkrümmungen 80—90, bei 55 Kilodyn war er 75, bei 21 Kilodyn 24, bei 14 Kilodyn 4, wenn 1—2 Stunden geschleudert war. Wurde nur  $\frac{1}{2}$  Stunde zentrifugiert, so stieg bei 55, 106, 135, 172 Kilodyn die Innenreaktion von 12% auf bzw. 24, 48, 60%. War die Dauer der Einwirkung noch mehr verkürzt, so reagierten bei 20 Minuten Schleudern mit 177 Kilodyn 0%, bei 240 Kilodyn 4%, bei 542 Kilodyn 75%. Bei 542 Kilodyn konnte selbst nach 5 Minuten Schleudern eine weitgehende Innenreaktion festgestellt werden. Wenn also auch im großen und ganzen das Produktgesetz gilt, so trüben doch zahlreiche, nach »Launen« aussehende Abweichungen das zu erwartende Bild sehr.

*Helianthus* weicht von *Phaseolus* insofern ab, als schon bei 10 Kilodyn nach 4 Stunden etwa 30% reagierten und dementsprechend auch das übliche Maximum von 80—90% schon bei 55 Kilodyn erreicht ist. Andererseits konnte hier auch bei

recht kurzer Schleuderung viel regelmäßiger die Innenkrümmung erzielt werden; nach 10 Minuten reagierten z. B. schon bei rund 80 Kilodyn fast 50%, während bei *Phaseolus* nach 20 Minuten erst mehr als 240 Kilodyn solchen Erfolg hatten. Umgekehrt verhielt sich *Vicia faba*, bei der kurze Schleuderzeiten gar nicht versucht wurden, weil schon bei 1 bis 2 stündigem Schleudern mehr als 200 Kilodyn nötig waren, um die Hälfte der Exemplare zu Innenkrümmungen zu veranlassen; freilich zeigten sich hier Launen, indem bei 106 Kilodyn etwa 65%, bei 206 aber nur 30% reagierten.

Durch höhere Schleuderkräfte ließ sich die Exposition bei *Helianthus* sehr herabdrücken; so wurden bei Einwirkung von 200—250 Kilodyn nach 10 Minuten schon bei 4/12, in einem zweiten Versuch bei 8/16, nach 15 Minuten bei 8/8 und 9/16 aller Exemplare Innenkrümmungen beobachtet. Bei rund 550 Kilodyn genügten sogar schon 5 Minuten, um bei 5/11, 7½ Minuten, um bei 8/16 und 10 Minuten, um bei 11/16 der Exemplare Innenkrümmungen zu ergeben. Es ist anzunehmen, daß man auch bei Expositionszeiten von weniger als 5 Minuten noch Krümmungen bekommen könnte. Immerhin ist schon jetzt die Kürze der Reaktionszeit sehr bemerkenswert.

Mit *Zea Mays* wurde nur ein einziger Versuch ausgeführt und zwar bei ganz ungewöhnlich niedriger Temperatur (10°). Nach 2 stündigem Schleudern mit 200 Kilodyn waren noch alle Wurzeln gerade, nach 4 stündigem Schleudern bei allen Exemplaren Innenkrümmungen aufgetreten.

Daß die »Launen« z. T. durch die Länge der verwendeten Wurzeln bedingt werden, fiel uns vor allem bei *Helianthus* auf, wo z. B. bei Schleuderung mit 206 Kilodyn der Prozentsatz der Innenkrümmung kurzer (1,5—3 cm) und langer (4—5 cm) Wurzeln sich verhielt bei

	kurze	lange
15 Minuten	0%	60%
30 „	33%	66%
60 „	60%	100%

Ähnliche Erfahrungen liegen für den Geotropismus der Keimspresse von Bach (1907, S. 67) und für thermotropische Wurzeln von Sierp (1920) vor, während nach Lundegårdh

(1918, S. 112, 117) die geotropischen Erbsenwurzeln sich annähernd umgekehrt verhalten. — Neben dem Alter und unkontrollierbaren inneren Zuständen mögen auch Differenzen in der Versuchsanstellung, z. B. verschieden tiefes Eintauchen der Spitze in die Flüssigkeit in Betracht kommen. Denn zweifellos wirkt eine Wasserbedeckung hemmend auf den Geotropismus. Das hatten Jost und Stoppel schon (S. 219) betont und uns fiel bei *Faba* besonders auf, daß in feuchter Luft die Innenkrümmungen entschieden leichter zu erzielen sind als in flüssigem Wasser.

Krümmungswinkel. — Wir hatten gehofft, daß auch in der Reaktionsgröße das Produkt aus Reizintensität und Reizdauer irgendwie zum Ausdruck käme; aus diesem Grund wurden in allen Versuchen die Krümmungswinkel mit Hilfe des Transporteurs bestimmt. Betrachtet man das Material im ganzen z. B. bei *Helianthus*, so zeigt sich, daß bei rund 2stündiger Einwirkung von 10, 20, 50, 100, 200 und 500 Kilodyn Winkel von 1,3, 16, 15, 38, 28, 38° erzielt wurden. Von der erwarteten Proportionalität zwischen Reizmenge und Reaktionsgröße ist also auf den ersten Blick gar nichts zu bemerken. Das liegt aber zweifellos auch hier an Ungleichheiten des Materials und der Versuchsbedingungen. Der stark herausfallende Wert von 38° bei 100 Kilodyn hängt z. B. zweifellos damit zusammen, daß hier, abweichend von den übrigen Versuchen, in feuchter Luft geschleudert wurde. Vor allem dürfte die Länge der Wurzeln einen großen Einfluß auf die Winkelgröße ausüben. Das geht aus Versuchen hervor, die mit 205 Kilodyn in größerer Zahl bei Variation der Reizezeit angestellt wurden. Die erhaltenen Werte scheinen zunächst auch hier ganz gesetzlos. Trennt man aber die für lange Wurzeln und die für kurze erhaltenen Werte, so ergibt sich folgendes Resultat:

Winkelgröße nach Schleuderung mit 205 Kilodyn.

	lange Wurzeln	kurze Wurzeln
15 Min.	8,1	—
30 „	19,7	4,2
60 „	43	12,5
120 „	—	28,3

Für exakte Versuche wäre also in erster Linie auf gründliche Auswahl der Wurzeln ihrer Größe nach zu achten. Vermutlich würden, wenn das überall geschehen wäre, sehr viel einheitlichere Resultate erhalten worden sein. Allein eine solche Auswahl hätte den Verbrauch an Samenmaterial (vgl. S. 181) ganz außerordentlich gesteigert und war deshalb undurchführbar.

Die Krümmungszone. Wir kommen nun zu einem Punkt von ganz besonderer Wichtigkeit, nämlich zu der Frage, wo die Krümmung lokalisiert ist, bzw. wo sie den höchsten Grad erreicht. Wie schon früher bemerkt, verhält sich die negative Krümmung ganz anders als die positive, indem sie in beträchtlicher Entfernung von der Spitze einsetzt. Bei hoher Schleuderkraft pflegt neben ihr, an der Spitze auch eine positive Krümmung aufzutreten, die fast immer zeitlich der negativen Reaktion folgt. Jost und Stoppel haben das Maximum der negativen Krümmung 5—6 mm hinter dem Ende der dekapitierten Wurzel, also 7 und mehr mm hinter der ursprünglichen Wurzelspitze gefunden. Jetzt interessierte uns mehr, wie weit sich die Krümmung erstreckt; es wurde also die Entfernung ihres basalen Endes von der Spitze gemessen. Es ergaben sich wieder große individuelle Differenzen; stellt man die 370 Messungen an *Helianthus*, 375 an *Phaseolus* und 197 an *Faba* zusammen, ohne Rücksicht auf Intensität und Dauer der Schleuderkraft, die denn auch tatsächlich ohne Bedeutung sind, so ergibt sich jedesmal eine Variationskurve, die bei *Faba* zwischen 6 und 18 mm, mit dem Gipfel auf 10—11 mm, bei *Phaseolus* zwischen 3 und 15 mm, mit dem Gipfel zwischen 7 und 8 mm, endlich bei *Helianthus* zwischen 3 und 14 mm, mit dem Gipfel auf 6—8 mm liegt.

Es krümmt sich also die Mehrzahl der Individuen noch an einer Stelle, die sich ganz am Ende der Wachstumsperiode befindet oder die für eben ausgewachsen gilt, und bei einzelnen Individuen liegt die Krümmung sogar einige Millimeter weit weg vom Ende der »Wachstumszone«; denn für *Vicia faba*, wo diese Zone am größten ist, wird 12 mm für sie angegeben (Popovici 1900), und zwischen 13 und 18 mm kamen immer noch Krümmungen vor. Indes, es fehlt nicht an Angaben, daß auch die positive Krümmung so weit zurückgehen kann. So schreibt Lundegårdh (1918. S. 104): »Bei starker Reizung und schwacher

Gegenreaktion kann die Krümmungsbewegung mehr als zehn Stunden fort dauern (auf dem Klinostaten) und wird nach und nach an der Basis fixiert. Die Erregung greift hier immer neu hinzukommende wachsende Zonen an. Bei starker Reizintensität schreitet die Bewegung sehr intensiv in basaler Richtung fort, was darauf hindeutet, daß sogar die ausgewachsenen Zonen ihre Bewegungsfähigkeit nicht eingebüßt haben.« Die hierzu zitierten Figuren 6, 7 und 8 Lundegårdhs zeigen in der Tat weit basal noch geotropische Krümmungen. Leider ist aber die Vergrößerung der Bilder nicht angegeben, so daß man nicht an ihnen ausmessen kann, wie weit von der Spitze noch Krümmung auftreten kann.

Es wurde deshalb eine Anzahl von Versuchen ausgeführt, um zu sehen, wo positive geotropische Krümmungen enden. Zunächst wurde mit Schwerkraft gereizt. Nach achtstündigem Horizontalliegen von fünf Wurzeln in Sägespänen wurden photographische Schattenbilder der gekrümmten Phaseoluswurzeln gemacht und an diesen festgestellt, daß die Krümmung bis zu 15, 15, 12, 12, 11 mm, im Durchschnitt also bis 13 mm ging. Da aber Kontrollen in dieser Zeit im Durchschnitt 6,4 mm gewachsen waren, so würde die Krümmung nur die ersten sieben ursprünglich vorhandenen Millimeter treffen. In einem zweiten Versuch wurde schon nach 3 Stunden die Krümmung aufgezeichnet. Sie ging bei 2 Exemplaren nur bis 10 mm, bei zwei anderen bis 13 und 14 mm; zieht man den Zuwachswert von Kontrollen = 2,3 mm ab, so bleibt eine Erstreckung der Krümmung bis 10,7 und 11,7 mm.

Andererseits wurde, ähnlich wie bei Lundegårdh, mit einer Schleuderkraft von 100 Kilodyn während 5 Minuten gereizt und die Krümmungen auf dem Klinostaten abgewartet. Sie waren z. T. sehr bedeutend. Nach 5 Stunden wurden Exemplare mit dem Zeichenapparat bei 9facher Vergrößerung aufgezeichnet. Die Krümmung reichte bis 12 mm. Nach Abzug von 3 mm Zuwachs zeigt sich auch hier, daß eine positive Krümmung über 10 mm hinaus nicht nachzuweisen ist. Da aber genaue Angaben über die Wachstumszone von Phaseolus nicht vorliegen, kann die Frage nicht für entschieden gelten, ob die Vorstellungen über die Länge der Wurzelwachstumszone,

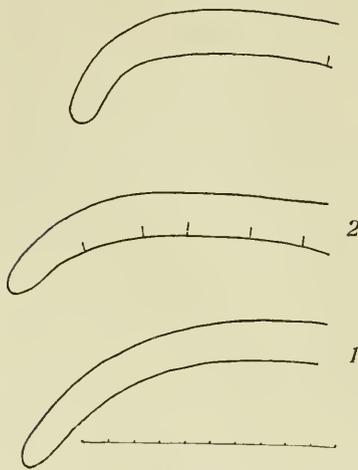
die wir auf Grund von Markierungen erlangt haben, ganz richtig sind.

Mit der Lage der Krümmungszone hängt es zusammen, daß man recht beträchtliche Stücke der Wurzelspitze amputieren kann, ohne die negativen Krümmungen aufzuheben. Nicht nur 1–2 mm (Jost und Stoppel, S. 225), sondern bei Faba 10 mm, konnten abgeschnitten werden und es krümmten sich doch noch von 44 Wurzeln, die 2–3 Stunden mit 542 Kilodyn gereizt wurden, 21 nach innen! Indes zeigen die Messungen, daß in diesem Fall die Basis der Krümmungszone noch weiter zurück verlegt wird als für gewöhnlich (bis zu 18–20 mm hinter die ursprüngliche Spitze).

Krümmung und Wachstum. Schon früher (Jost und Stoppel, 1912, S. 221) wurden wegen der Lage der Krümmungszone Bedenken wach, ob es sich um Wachstumserscheinungen handle. Diese schwanden aber wieder, »weil man die Krümmung erheblich hinter der Wachstumszone erwarten müßte, wenn sie durch Wurzelkontraktion bedingt wäre. Nachdem in den jetzigen Versuchen sich gezeigt hatte, daß die Krümmung tatsächlich erheblich basalwärts schreiten kann, tauchten die Bedenken von neuem auf, ohne daß es gelungen wäre, sie ganz zu zerstreuen. Man kann nur darauf hinweisen, daß die Kontraktion außerordentlich langsam arbeitet, während unsere Innenkrümmungen ja schon nach wenigen Minuten auftraten. So fand Simon bei Faba in 5 Tagen eine Verkürzung von 10%, bei Lupinus von 17% in 3 Tagen als Maximum, während derartige Längenänderungen durch Wachstum in kürzester Frist erzielt sein können.

Eine exakte Lösung der Frage war aber natürlich nur durch Messungen zu erzielen, und diese bedurften zuvor der Anbringung von Marken. Es wurden nun die verschiedensten Methoden der Markierung verwendet: die altbekannten Tuschemarken, Marken mit Tintenstift, mit verschiedenen Farbstoffen, schließlich auch mit eingesteckten Glasnadeln oder Stacheln von Mamillarien. Immer trat eine Schädigung der Wurzel ein, die im Einstellen oder wenigstens Verringerung des Wachstums, häufig auch in späterer Verdickung sich geltend machte. Den Einfluß von Tuschemarken auf die geotropische Krümmung

zeigt Abb. 1. Es sind drei charakteristische Wurzeln ausgewählt, die nach 3stündiger Horizontallage aufgezeichnet wurden. 1 hat keine Marken und zeigt dementsprechend die schönste geotropische Krümmung. 2 hat in Abständen von etwa 2 mm 5 Tuschemarken erhalten: die geotropische Krümmung ist erheblich abgeschwächt. 3 endlich hat nur in etwa 10 mm Entfernung von der Spitze eine Marke erhalten; die Wurzel hat starke Spitzenkrümmung, aber nach hinten flacht sich diese rasch ab. Alle Abbildungen sind mit dem Zeichenapparat bei



Millimeter

Abb. 1.

gleicher Größe aufgezeichnet worden. Es muß dahingestellt bleiben, ob gute feste Tusche, mit Wasser angerieben, eine Wachstumshemmung herbeiführen kann. Sicher aber wirkt in dem Sinne die Eintrocknung, die zur Befestigung der Tuschemarken nötig ist (Sachs 1874). Gewöhnlich erwiesen sich die mit Marken versehenen Wurzeln bei nachträglichem Schleudern als nicht mehr krümmungsfähig. Trat eine Innenkrümmung auf, so war sie gegen die Spitze zu verschoben. Nur wenn die Marken in größeren Abständen gemacht wurden, z. B.

je eine bei 6 und 12 mm hinter der Spitze, dann konnte bei Faba festgestellt werden, daß diese 6 mm sich krümmten und dabei auf der Konkav- wie auf der Konvexseite sich verlängerten. Aber gerade die Krümmungen hinter 10 bis 12 mm nach der Spitze konnten auf ihr Wachstum nicht untersucht werden. Möglich ist es wohl, daß die Wachstumszone der ungeschädigten Wurzel stets größer ist als bisher angenommen wurde, möglich aber auch, daß durch das Schleudern eine Wiederaufnahme des Wachstums erfolgt wie in den Grasknoten nach der Schwerkraftwirkung. Etwas Sicheres wissen wir darüber nicht zu sagen.

Die Erfahrung, daß auch nach weitgehender Dekapitation noch Innenkrümmungen erfolgen, schien doch noch eine

Wachstumsmessung in der gekrümmten Zone zu ermöglichen. Fabawurzeln wurden 10 mm hinter der Spitze dekapitiert; etwa 8 mm hinter dem jetzigen Ende wurde ein Stachel einer *Opuntia* eingestochen. Nachdem sich gezeigt hatte, daß die Störung durch Tuschemarken nicht wesentlich geringer ist als durch solche Stacheln, zogen wir letztere vor, da sie jedenfalls eine viel sicherere Marke bieten als Tuschestriche. Nachdem das Ende der Wurzel bis zur Marke bei 10facher Vergrößerung aufgezeichnet war, begann ein Schleudern mit 600 Kilodyn. Nach 3 Stunden waren mehrere Wurzeln etwas oberhalb des Endes, aber unterhalb der Nadel, nach innen gekrümmt. Messungen ergaben, daß sie einen Zuwachs bis zu 0,7 mm erlangt hatten. Auch an ebenso behandelten aber nicht geschleuderten Wurzeln wurden Zuwächse von einigen Zehntelmillimetern festgestellt. Man könnte gegen diese Versuche einwenden, daß der Zuwachs in den ersten Millimetern nahe dem Ende erfolge, für die schon bekannt ist, daß sie noch wachstumsfähig sind. Wahrscheinlich ist es, daß auch Wachstum an der Krümmungsstelle eintritt, also etwa zwischen 12 und 15 mm. Leider ist die Methode aus dem Grunde wenig brauchbar, weil häufig an den so weit dekapitierten Wurzeln die Krümmungen beim Schleudern ganz ausbleiben.

Der Einfluß der Zentrifugalkraft auf das Längenwachstum der Wurzeln war aus mehreren Gründen von Interesse. In der Achse der Wurzel wirkende Schleuderkraft ist schon recht häufig untersucht worden, ohne daß es gelungen wäre, ganz einheitliche Resultate zu erhalten. Elfving (1880) und Schwarz (1881) fanden für *Pisum* und *Vicia faba* bei Verwendung schwacher Kräfte bis zu 50 Kilodyn keine Wirkung. Mottier gibt für Mais, der mit 1800 Kilodyn geschleudert war, an, daß er 24 Stunden nach der Schleuderung normal wuchs; wie er sich während des Schleuderns verhielt, ist unbekannt. Andrews (1903) hat *Cucurbita*, *Pisum*, *Helianthus* mit 4400 Kilodyn teils in Wasser, teils in feuchter Luft geschleudert. Er fand stets eine beträchtliche Verzögerung, aber nie eine Sistierung des Wachstums; er gibt an, daß die Verzögerung bei manchen Pflanzen im Wasser, bei anderen in feuchter Luft größer gewesen sei. Neuerdings (Andrews

1921) teilt er mit, daß die in Wasser geschleuderten Wurzeln von Cucurbita getötet worden seien («killed by the water pressure»).

Bei unseren Versuchen diente nicht die bisher verwendete Trommel mit dem Holzeinsatz für 16 Gläschen, sondern die gewöhnlich den Zentrifugen beigegebene Trommel mit 4 Metallhülsen, die sich durch das Schleudern automatisch horizontal stellen und zur Aufnahme von Gläsern dienen. Diese Gläser pflegen oben verengt zu sein. Für unsere Zwecke wurde der obere verengte Teil abgeschliffen und so zylindrische, dickwandige Gläser von 75 cm Länge erhalten. Auf ihr oberes Ende wurde ein Kork gesetzt, durch dessen Durchbohrung die Wurzeln ins Innere ragten, wo sie entweder in Wasser oder in feuchte Luft eintauchten. Vielfach wurden die Kotyledonen, die immer dem Kork außen aufsaßen, durch Eingipsen befestigt; in diesem Fall wurde auch bei den Kontrollen die gleiche Eingipsung vorgenommen. Zum Zweck der Messung wurden Tuschemarken entweder in 1 cm Entfernung von der Wurzelspitze oder an der Basis des Hypokotyls angebracht. Die ersteren wirkten so ungünstig auf das Wachstum, daß diese Versuche wenig zu brauchen sind. 24 Stunden nach Beendigung des Schleuderns waren fast immer Verdickungen in der Wachstumszone aufgetreten. Sie sind eine ganz sichere Folge von Tuschemarken, aber sie können auch schon nach einfachem Wechsel des Kulturmediums auftreten. Auch durch das Schleudern allein können sie bedingt sein. Daraus kann man zweifellos den Schluß ziehen, daß das Schleudern eine erhebliche Störung im Längenwachstum bewirkt. Trotzdem zeigen die geschleuderten Exemplare zunächst eine Wachstumsbeschleunigung, die bei Helianthus besonders ansehnlich ausfiel. Wir geben eine Übersicht über die erhaltenen Resultate.

*Vicia faba* 4 Stunden in feuchter Luft geschleudert, Kotyledonen eingegipst, Marke an der Wurzelbasis.

Es wurden 40 Exemplare in 5 Versuchen mit Schleuderkräften von rund 100 bis rund 1100 Kilodyn geschleudert. Ihr Zuwachs betrug in dieser Zeit zwischen 4,0 und 5,8 mm, im Durchschnitt 5,0 mm. Die Temperatur stieg in diesen Versuchen in der Trommel von 22 auf 27° — Kontrollen ergaben bei 22° 3,4 mm (Durchschnitt aus 8 Stück), bei 27° 4,0 mm (Durchschnitt aus 10 Stück) Zuwachs.

In einer zweiten Versuchsserie waren die Wurzeln in Nährlösung 3 Stunden gehalten und die Marke war 1 cm von der Spitze entfernt. Bei Schleuderkräften

von 100 Kilodyn erfolgte ein Zuwachs von 1,2 mm, bei 200 Kilodyn von 0,9, bei 350 von 1,4, bei 1200 von 0,7. 24 Stunden nach dem Schleudern hatten die ersten (100 Kilodyn) noch 14 mm, die zweiten (200 Kilodyn) 3,4, die dritten (350 Kilodyn) 3,9 mm, die vierten keinen Zuwachs. Nur die ersten wuchsen am zunächst folgenden Tag weiter, die anderen stellten das Wachstum so gut wie ganz ein. —

Kontrollen ebenfalls in Nährlösung 3 Stunden mit Marke bei 1 cm, aber einfach normal gestellt, gaben im Durchschnitt einen Zuwachs von 1,1 mm, der also jedenfalls nicht größer ist, als der der schwach geschleuderten, aber sicher größer als der der stark geschleuderten. In den nächsten 24 oder 48 Stunden nahmen diese Wurzeln nur 10 und 22 mm zu.

*Helianthus.*

4 Stunden in feuchter Luft geschleudert. Kotyledonen eingepipst. Marke an der Wurzelbasis.

Rund 800 Kilodyn. 4,5—9,9 mm Zuwachs. D. = 7 mm.

Rund 1100 Kilodyn. 6,8 mm Zuwachs.

Kontrollen, Zuwachs: 4,4.

Die mit 800 Kilodyn geschleuderten zeigten auch am folgenden Tag noch sehr viel ansehnlichere Zuwächse (23 und 36 mm) als die Kontrollen (16 mm).

Mit Schlußfolgerungen wird man vorsichtig sein müssen. Nur an ganz großem Material, also nach recht zeitraubenden Versuchen kann sichergestellt werden, ob die beobachtete Wachstumszunahme eine zufällige oder wirklich durch die Schleuderung bedingte ist. Dagegen ist schon jetzt ganz sicher, daß späterhin die Schleuderung nachteilig wirkt und unter Umständen zum Tod der Wurzel führt! Erwähnt muß werden, daß bei diesen Versuchen die Temperatur in der Schleudertrommel stark stieg und daß deshalb die Kontrollen entweder einer möglichst ähnlichen Steigerung ausgesetzt wurden oder daß gleichzeitig Kontrollversuche in der Anfangstemperatur (22°) und Endtemperatur (27°) ausgeführt wurden.

Neben der Einwirkung der Zentrifugalkraft in der Längsrichtung wurde selbstverständlich auch der Einfluß einer senkrecht zur Längsachse angreifenden Schleuderkraft auf das Wachstum studiert. Hier wurde bei kleinen Schleuderkraften bis 200 Kilodyn gefunden, daß das Wachstum der geschleuderten dem der Kontrollen annähernd gleichkam. Da aber die Geschleuderten im allgemeinen einer höheren Temperatur ausgesetzt waren, hätte man eine stärkere Verlängerung bei ihnen voraussetzen sollen. Die Resultate sprechen also hier eher für eine Verzögerung, als für eine Beschleunigung des Wachstums

bei den geschleuderten. Im übrigen haftet diesen Versuchen die gleiche Unsicherheit an wie den soeben besprochenen.

Auch kurze Schleuderung in Querrichtung ergibt schon eine Wachstumshemmung als Nachwirkung. Das zeigt die folgende Tabelle für Phaseolus:

Intensität der Schleuderkraft	Dauer	Zuwachs 48 Std. nach Schleuderung
100 Kilodyn	1 Std.	50 mm
	2 „	48 „
180 „	2 „	48 „
240 „	2 „	24 „
350 „	1 „	35 „
425 „	2 „	16 „
550 „	1 „	39 „

Hohe Kräfte und lange Schleuderung machen das Wachstum unregelmäßig und führen schließlich zu seiner Einstellung. Ganz besonders die injizierten Exemplare stellen ihr Wachstum rasch ein und lassen dafür die Seitenwurzeln vorzeitig sich entwickeln.

Seitenwurzeln zeigen die gleichen Innenkrümmungen, wie sie die Hauptwurzeln ausführen. Eine von Sachs gegebene Abbildung (1882, S. 834) gibt eine Vorstellung vom Verhalten stark zentrifugierter Seitenwurzeln, wenn man nur die Richtung der Pfeile um 180° verändert.

Nachwirkung. Jost und Stoppel hatten eine Nachwirkung der Schleuderkraft nur an dekapitierten Wurzeln wahrnehmen können. Jetzt, wo wir so viel stärkere Schleuderkräfte anwenden konnten, war sie auch an intakten Wurzeln leicht nachzuweisen, sie machte sich in der Krümmung von Exemplaren geltend, die nach Abschluß der Schleuderung noch gerade waren, oder in nachträglicher Vergrößerung des Krümmungswinkels. Die Wurzeln kamen nach der Zentrifugenbehandlung in ähnliche kleine Gläschen, die halb mit Wasser, halb mit Luft gefüllt und zugekorkt waren auf den Klinostaten. Durch ein Loch im Kork tauchte die Wurzel ein. Bei Phaseolus waren nach Schleuderung mit 70 Kilodyn während 5, 10 und 15 Minuten nur positive Krümmungen als Nachwirkung zu bemerken. Bei 135 Kilodyn traten die ersten Innenkrüm-

mungen als Nachwirkung auf: bei 10 Minuten Schleuderung zeigten bloß  $9/24$  Exemplare diese Reaktion. Nach 15 Minuten und nach 20 Minuten  $\times 177$  Kilodyn waren mehr als die Hälfte nach innen gekrümmt. Bei 200 Kilodyn blieben die Innenkrümmungen wieder aus, bei 240 und mehr Kilodyn aber waren sie stets reichlich da. Die Unregelmäßigkeiten sind also auch hier recht groß.

Eine zuverlässige Bestimmung einer Präsentationszeit ist zur Zeit kaum möglich, weil die Zahl der Versuche viel zu gering ist. Sie würde für Phaseolus zu 4000 bis 6000 Kilodyn-Minuten<sup>1</sup> anzugeben sein. Helianthus zeigt schon bei sehr viel geringerer Schleuderkraft Innenkrümmungen durch Nachwirkung. Z. B. bei 54 Kilodyn (15 Minuten) und 68 Kilodyn (5 Minuten). Hier lägen also auch die Präsentationszeiten erheblich niedriger: 350 Kilodyn-Minuten. 750 Kilodyn-Minuten. 1912 war für die Lupine, freilich nach Dekapitation, 4650 Kilodyn-Minuten gefunden, also ein ähnlicher Wert wie jetzt für Phaseolus.

Injektion. Werden Wurzeln in der Längsrichtung geschleudert, so zeigt sich eine Injektion der Interzellularen, die wieder mit der Größe der Kraft und ihrer Einwirkungsdauer zunimmt und schließlich zu einem völligen Durchsichtigwerden der Objekte führt. In feuchter Luft haben wir diese Injektionen nicht beobachtet, nur im Wasser. Es ist also offenbar das umgebende Wasser, das die Luft der Interzellularen verdrängt und nicht etwa Zellsaft, der aus Zellen austretend, die Lufträume erfüllt. Andrews beobachtete eine solche Injektion nach der Wirkung von 4400 Kilodyn; wir fanden sie bei Phaseolus, Vicia, Lupinus besonders an der Wurzelspitze auch schon bei sehr viel geringeren Intensitäten.

Bei einer 3stündigen horizontalen Schleuderung von 16 Stück 5,0—6,2 cm langer Wurzeln von Vicia equina mit 95 Kilodyn trat bei keinem Exemplar Injektion ein; 3stündige Schleuderung von 8 Wurzeln (6,1—6,7 cm), die 5 cm eintauchten, mit 203 Kilodyn hatte bei allen Injektion auf einer Strecke von 1,7—2,8 cm zur Folge. 4stündige Reizung mit 277 Kilodyn bewirkte bei allen acht behandelten 4—4,5 cm langen Wurzeln die gleiche Spitzeninjektion; 3stündige

<sup>1</sup>) Im Extrem 2000—13000 Kilodyn-Minuten. Ob das Reizmengengesetz gilt, läßt sich nicht sicher sagen. Bei 135 Kilodyn war die Reizmenge 2000—4000; bei 177 3500—5000; bei 200 4000—6000; bei 425 12000; bei 550 5000. Die Zahlen sprechen jedenfalls nicht gegen das Reizmengengesetz.

mit 350 Kilodyn bei acht 4,8—5,1 cm langen, 4 cm eintauchenden Wurzeln eine solche von 1,8—2,5 cm. Eine 3stündige Einwirkung von 1180 Kilodyn ergab die nahezu vollständige Injizierung der 6,5 cm eintauchenden 7,1—7,7 cm langen 8 Wurzeln; die injizierte Region war 5,7—6,4 cm lang.

Bei *Phaseolus* war nach 1stündigem Schleudern mit 371 Kilodyn an allen 8 Versuchswurzeln (Länge 4,0—4,8 cm) Injektion vorhanden; sie zeigte sich auch bei 16 Wurzeln von *Lupinus angustifolius* (3,5 cm lang), die 4 Stunden mit 277 Kilodyn geschleudert wurden. 4stündiges Schleudern mit 8, 32 und 128 Kilodyn war hier ohne Erfolg bez. der Injektion (Länge der Wurzeln 3,5—4,5 cm). Bei *Lupinus luteus* (3,3—4,0 cm) waren von 8 nach 4 Stunden bei 350 Kilodyn nur zwei schwach injiziert; eine andere Serie von 13 Stück (5,3—6,9 cm), die eine Stunde mit 430 Kilodyn geschleudert wurden, hatte danach nichtinjizierte nicht mehr aufzuweisen, während sieben kurze Wurzeln (2,8—3,5 cm) bei 315 Kilodyn weder durch 2-, noch durch 4stündiges Schleudern injiziert werden konnten.

Neben der Größe der Schleuderkraft zeigte sich das Alter der Wurzeln von Bedeutung. Wurzeln von 3—3,6 cm Länge zeigten nach 4stündigem Schleudern mit 300 Kilodyn noch keine Injektion, während 6—6,7 cm lange Wurzeln von *Vicia equina* durch 3stündiges Schleudern mit 200 Kilodyn injiziert wurden.

Bei diesen in Längsrichtung geschleuderten Wurzeln traten teils an einzelnen Exemplaren, teils an allen einer ganzen Versuchsserie Krümmungen auf, die, was die Lage am Ende der Wachstumszone und die Größe betrifft, sehr an die Innenkrümmungen erinnerten, die wir bei starker Schleuderung senkrecht zur Längsachse bekamen und die wir als negativ geotropische bezeichnen. Auch Andrews hat solche unbestimmt gerichtete Krümmungen bei hohen Schleuderkraften gefunden. Demnach lag der Verdacht nahe, diese Krümmungen bei hoher Schleuderkraft könnten durch ungleiche Injektion bedingt sein. Eine solche war freilich äußerlich an der Wurzel nicht wahrzunehmen.

Auch beim Schleudern vertikal angeordneter Wurzeln trat Injektion auf, wenn auch bei weitem nicht in dem Umfange, wie bei der horizontalen Schleuderung.

Von *Vicia equina* waren bei vertikaler Schleuderung mit 200 Kilodyn nach 2 Stunden von 7 Wurzeln (4—5 cm) eine und nach 3 Stunden von 12 (3,5—4 cm) ebenfalls eine und nach 4 Stunden von 19 (4—5 cm) 3 Wurzeln injiziert. Bei *Phaseolus multiflorus* waren es bei 350 Kilodyn nach einer Stunde von 8 (3,6—5,2 cm) 3, bei 42 Kilodyn nach einer Stunde von 8 (4,3—4,9 cm) 2, nach 2 Stunden von 8 (4,1—5,0 cm) 4; bei 540 Kilodyn nach 15' von 8 (4,0—5,4 cm) 2 deutlich und 4 schwach, nach 20' von 8 (3,9—5,5 cm) 2, nach einer Stunde von 29 (3,4—5,2 cm) 2, nach 3 Stunden noch eine weitere; nach 6 Stunden von 8 (3,5—5,0 cm) 4. Anderseits war nach 16stündigem Schleudern bei 205 Kilodyn von 8 Wurzeln (4,0—5,5 cm) keine einzige injiziert. Bei *Helianthus* zeigten bei

205 Kilodyn nach 1 Stunde von 6 (1,5—2,3 cm) 2 Injektionen, nach 2 Stunden 3; bei 540 Kilodyn waren nach 5' von 11 (3,1—3,7 cm) eine, nach 7 $\frac{1}{2}$ ' von 16 (3,0—4,2 cm) eine injiziert, während bei den Versuchen mit 10' (16 Stück 2,9 bis 4,5 cm), 15' (16 Stück 3,1—4,4 cm) und 2 Stunden Reizdauer (12 Stück 3,0 bis 4,8 cm) Injektion nicht festgestellt werden konnte. Bei *Lupinus angustifolius*: 205 Kilodyn nach 2 Stunden von 23 Stück (3,5—5 cm) 1, während bei einer anderen Serie von 16 Stück (3,5 cm), die 4 Stunden geschleudert wurden, keine Injektion auftrat. Bei Schleuderkräften unter 205 Kilodyn kam bei den sämtlichen Versuchswurzeln Injektion nicht vor.

Da manchmal gerade an Exemplaren, die frühzeitig Innenkrümmung aufwiesen, Injektion zu sehen war, tauchte der Gedanke auf, daß durch das Zentrifugieren eine einseitige Injektion eingetreten sei und dann als deren Folge die Krümmung. Diese Ansicht muß aber entschieden verworfen werden. Die Injektion setzt nämlich schnell das Wachstum der Hauptwurzel herab<sup>1</sup>, wodurch dann die Seitenwurzeln gefördert werden; es könnte also eine relative Verlängerung der Außenseite nicht wohl durch Injektion zustande kommen. Außerdem sind nicht ganz selten auch früh injizierte Wurzeln gerade geblieben. So war bei nur an der Spitze injizierten Wurzeln von *Phaseolus* nach 4stündigem Schleudern mit 200 Kilodyn noch nicht ganz die Hälfte nach innen gekrümmt und in ganzer Ausdehnung stark injizierte hatten selbst nach 16stündiger Schleuderung mit derselben Kraft nur zum kleinsten Teil (2/9) Innenkrümmungen aufzuweisen. Ferner aber, und das ist schließlich ein durchschlagender Grund, blieben in feuchter Luft die Injektionen sowohl bei Längs- wie bei Querschleuderung aus, auch bei sehr hohen Schleuderkräften (1300 Kilodyn längs bei *Phaseolus*, 1000 Kilodyn längs bei *Helianthus*), und doch kamen in Luft die negativ geotropischen Krümmungen eher besser zustande als in Flüssigkeit. Endlich muß noch darauf hingewiesen werden, daß künstlich injizierte (unter der Luftpumpe) und dann geschleuderte Wurzeln ganz schlecht geotropisch reagierten und auch schon in ihrem Wachstumsvermögen stark beeinträchtigt waren.

Es wurde nun versucht, durch Wägung von Längshälften der Wurzel und Trockengewichtsbestimmung festzustellen, ob wirklich eine stärkere Injizierung der Außenflanke erfolgt sei.

<sup>1</sup>) In drei Serien von Versuchen wurde an mit der Pumpe injizierten *Phaseolus*-wurzeln in 24 Stunden Zuwachse von bloß 2, 3 und 4 mm im Durchschnitt erhalten.

Die Versuche ergaben durchaus keinen Anhalt für die Vermutung; die Differenzen fielen in die Fehlergrenze. Somit muß die Vermutung abgelehnt werden. Andererseits wurde versucht, die eine Längshälfte der Wurzel zu injizieren; es gelang nicht, auch wenn mancherlei Verwundungen das Eindringen von Wasser einseitig erleichterten.

Der Einwand Bremekamps. Wie einleitend schon bemerkt wurde, hat Bremekamp eine Deutung unserer Versuche gegeben, die kurz etwa so lautet:

Eine allseitige Reizung (vielleicht hydrotropischer Natur) soll durch den Einfluß der Schwerkraft in eine einseitige Reizung umgewandelt werden können. —

Während bei Jost und Stoppel nur einzelne Versuche in Wasser ausgeführt wurden, die Mehrzahl aber in feuchter Luft, sind bei den neuen Versuchen fast immer die Wurzeln in Wasser gehalten worden, wobei ein allseitiger hydrotropischer Reiz, d. h. also ein allseitiger Wassermangel, völlig ausgeschlossen war. Es könnte sich aber vielleicht um einen anderen allseitigen Reiz, z. B. Lichtreiz, handeln, der durch die Schwerkraft in einen einseitigen verwandelt wird. In der Tat wurde bei den Versuchen auf gelegentlichen Lichteinfall nicht geachtet: alle Vorbereitungen bis zum Beginn des Schleuderns fanden bei Lichtzutritt statt. Jetzt wurde ein Kontrollversuch ausgeführt, bei dem nur rotes Licht zur Verwendung kam, ohne daß sich im Erfolg irgend etwas geändert hätte. — Damit scheint uns die Bremekampsche Deutung erledigt.

Zusammenfassung. Wir haben mit verbesserter Apparatur die gleichen Resultate wie Jost und Stoppel 1912 erhalten. Auch bei intakten Wurzeln lassen sich von einer gewissen Reizmenge ab durch Schleuderkraft Innenkrümmungen erzielen. Sie werden bei *Helianthus* durch die geringste, bei *Phaseolus* durch eine größere, bei *Faba* durch eine beträchtlich größere Reizmenge ausgelöst. Trotz vieler individueller Abweichungen tritt deutlich hervor, daß der Beginn der Krümmung und die Größe der Krümmung von dem Produkt aus Reizgröße und Reizdauer abhängt, ohne daß man sicher sagen könnte, daß das »Reizmengengesetz« streng gilt. Sehr auffallend ist, daß diese Innenkrümmung unter Umständen eine sehr geringe

Reaktionszeit hat (5 Minuten Helianthus), die erheblich hinter der für die geotropische Außenkrümmung zurückbleibt und daß sie ganz anders verläuft als die positiv geotropische Bewegung. Beginnt letztere mit einem Asymmetrischwerden der Spitze und schreitet dann in die Zone maximalen Wachstums fort, um sich schließlich am basalen Ende der Wachstumszone zu lokalisieren, so sehen wir bei der Innenkrümmung den Beginn in Entfernung von 5 bis 10 mm von der Spitze und ein Fortschreiten über die sogenannte Wachstumszone hinaus. Tatsächlich sind es aber immer Wachstumsdifferenzen, die auch hier zur Krümmung führen und es muß dahingestellt bleiben, ob in so weit rückwärts gelegenen Zonen immer Wachstum vorhanden ist, oder ob es durch die Schleuderkraft neu induziert wird. Die Lage der Krümmungszone bringt es mit sich, daß Innenkrümmungen nicht nur nach Dekapitation von 1—2 mm wie bei Jost-Stoppel, sondern auch von erheblich größeren Strecken noch möglich sind.

Diese Innenkrümmungen müssen als geotropische betrachtet werden; irgendeinen Grund, der dagegen spräche, kennen wir nicht. Die allgemeinen Zweifel Fittings sind ebenso unberechtigt wie die speziellen Bremekamps. Auch unsere eigene Vermutung, die mehrfach im Laufe der Arbeit immer wieder geprüft wurde, daß vielleicht sekundäre Einflüsse des Schleuderns, wie Injektion der Interzellularen, die Ursache der Krümmung seien, hat sich durchaus nicht bewährt.

Auch die früher vielfach vermißte Nachwirkung konnte jetzt mit Sicherheit nachgewiesen werden, ohne daß es nötig gewesen wäre, die Spitze zu entfernen. Aber freilich diese Nachwirkungen unterscheiden sich von positiv geotropischen Nachwirkungen dadurch, daß sie nicht so lange fortschreiten. Man wird vermuten dürfen, daß die Ursache der Krümmung, der physikalische Effekt hoher Schleuderkraft, rascher rückgängig gemacht wird, als der Erfolg der Schwerkraft oder kleiner Schleuderkräfte.

Mehr als früher möchten wir heute betonen, daß das bisher Gesagte nur für die älteren Teile der Wachstumszone gilt und daß die Wurzelspitze sich ganz anders verhält. Mit keiner der uns zur Verfügung stehenden Schleuderkräfte ist es gelungen, die Spitze zu einer negativ geotropischen Krümmung

zu veranlassen. Wenn 5 Minuten die Präsentationszeit der Wurzel ist, also 300 Kilodyn-Sekunden genügen, eine geotropische Krümmung zu induzieren, so müßte bei einer Schleuderkraft von 600 Kilodyn die Präsentationszeit  $\frac{1}{2}$  Sekunde betragen. So kurz kann man diese Kraft gar nicht einwirken lassen. Zweifellos wird sie aber auch bei längerer Einwirkung zunächst eine positive Krümmung induzieren, allein diese wird bald wieder ausgelöscht und nach sehr erheblichen einseitigen Schleuderwirkungen bleibt die Spitze völlig gerade. Erst bei höheren Kräften und längerer Dauer treten wieder positive Krümmungen an der Spitze auf.

Die einfachste Deutung aller beobachteten Erscheinungen, die auch Lundegårdh benutzt hat, ist die, daß negative und positive geotropische Tendenzen gleichzeitig in der Wurzel wirken, daß diese aber in ungleicher Weise von Außenfaktoren abhängen. — An der Spitze kann die negative Tendenz die positive nur dämpfen, in der Wachstumszone aber kann sie so überwiegen, daß von der positiven Tendenz nichts mehr übrigbleibt (vgl. S. 210).

## 2. Vergleich zwischen Wurzel und Sproß.

Schon 1912 haben Jost und Stoppel versucht, eine Veränderung der geotropischen Reaktionsweise durch hohe Schleuderkräfte auch in Sprossen zu erzielen. Es wurden Schleuderkräfte bis zu 150 Kilodyn, vereinzelt auch bis zu 350 Kilodyn angewandt. Die letzteren waren aber bei der Primitivität der verwendeten Apparatur für den Experimentator schon lebensgefährlich und machten deshalb ein weiteres Fortschreiten in dieser Richtung unmöglich. — Mit dem neuen Straßburger Zentrifugalapparat konnte man erheblich weitergehen. Einzelheiten sind freilich nicht mehr festzustellen. Die Heidelberger Zentrifuge erlaubte mit Leichtigkeit Schleuderwirkungen bis zu 1300 Kilodyn, ohne bei den Versuchspflanzen (Hypokotyle von *Helianthus*, *Lupinus luteus*, Epikotyl von *Vicia faba*) je etwas anderes als negative Krümmungen zu ergeben. Weitaus am günstigsten schien uns *Helianthus* und demnach wurde mit dieser Pflanze eine größere Versuchsserie durchgeführt, der als

Vergleich eine ähnliche Serie von Versuchen an Wurzeln von *Phaseolus* diene.

Den Ausgangspunkt dieser Versuche lieferte folgende Erfahrung bei *Phaseolus*wurzeln. Diese wurden einerseits in den gleichen, halb mit Wasser gefüllten Gläschen, die auch zur Schleuderung dienten, je 5, 10, 15 und 30 Minuten horizontal gelegt und dann auf den Klinostaten gebracht, andererseits wurden sie ebensolange mit 70 bis 200 Kilodyn geschleudert und dann auf dem Klinostaten rotiert.

Infolge der individuellen Variation erbrachte der Versuch kein ganz klares Resultat. Er gab aber immerhin eine Andeutung in der Richtung, daß eine 5, 10 und 15 Minuten dauernde Schleuderung mit 70 Kilodyn gegenüber der gleichlangen Schwerewirkung eine Vergrößerung des Krümmungseffektes herbeiführt, daß dagegen bei 30 Minuten Schleuderung mit 70 Kilodyn und bei 10 bis 30 Minuten Schleuderung mit 135 bis 200 Kilodyn einen geringeren Krümmungseffekt hat als eine gleichlange Schwerereizung. Da also der Krümmungseffekt keinen Maßstab für die Reizgröße liefert — auf die Abnahme der Krümmungsgröße folgt ja schließlich sogar eine Umkehr der Richtung — sollte versucht werden, einen solchen Maßstab auf folgende Weise zu finden: Es wurde festgestellt, wie groß ein antagonistischer Schwerereiz sein muß, um eine Reizung durch die Schleuderkraft zu überwinden. Zum Vergleich wurde dann vielfach neben dem antagonistischen geotropischen Reiz auch ein gleichsinniger in Fortsetzung des Schleuderreizes ausgeübt. Die Ergebnisse lassen sich am besten tabellarisch wiedergeben. (Tab. I.)

Da die Versuche nicht bei gleicher Temperatur ausgeführt wurden, so sind ihre Ergebnisse nicht alle untereinander vergleichbar, sondern nur die des einzelnen Versuches. Da außerdem bei dem bloß orientierenden Charakter, den die Versuche haben, nur eine begrenzte Zahl von Exemplaren zur Verwendung kam, so kann man keine genauen Reaktionszeitbestimmungen erwarten.

Betrachten wir zunächst die Ergebnisse der Versuche I, also die 20 Minuten lang geschleuderten, die sodann weiter gleichsinnig geotropisch gereizt wurden. Sie unterscheiden

Tabelle I. Schleuderversuche mit Phaseoluswurzeln.

	Größe der Schleuderkraft		
	10 Kilodyn	20 Kilodyn	100 Kilodyn
I. 20' geschlender. Dann gleichsinnig geotropisch gereizt.	Vers. 21: 55' Beginn der Krümmung 80' starke geotropische Krümmung Vers. 26: 55' alle geotropisch	Vers. 22: 60' Mehrzahl geotropisch	Vers. 23: 70' gute geotropische Krümmung
II. 20' geschlender. Dann antagonistisch geotropisch gereizt.	Vers. 21: 55' Beginn der Zentrifugalkrümmung 80' } wieder grad 125' } 155' geotropische Krümmung (135' nach Beginn der Reizung)	Vers. 22: 60' und 90' Krümmungen im Sinne der Zentrifugalkraft 105' geotropische Krümmungen	Vers. 23: 70' Krümmung im Sinne der Zentrifugalkraft 90' wieder grad 120' geotropisch
IIa. 5' geschlender und antagonistisch geotropisch gereizt.			Vers. 24: 65' Innenkrümmung 90' geotropische Spitzenkrümmung Vers. 27: 60' Innenkrümmung 72' geotropische Spitzenkrümmung Vers. 70: 65' Anfang der geotropischen Krümmung 80' mehr als die Hälfte geotropisch
IIb. 5' geschlender und antagonistisch geotropisch gereizt.			Vers. 24: 100' Anfang der geotropischen Krümmung 130' mehr als die Hälfte geotropisch 145' alle geotropisch
III. 20' geotropisch gereizt, dann gleichsinnig geotropisch weiter.	Vers. 21: 45' alles grad 70' alle geotropisch Vers. 26: 55' geotropisch	Vers. 22: 100' mehr als die Hälfte geotropisch	Vers. 24: 85' geotropisch Vers. 27: 72' <sup>1</sup> / <sub>5</sub> geotropisch Vers. 70: 75' Anfänge der geotropischen Krümmung 90' mehr als die Hälfte geotropisch Vers. 72: 70' Beginn der geotropischen Krümmung 85' mehr als die Hälfte geotropisch

sich von den Kontrollen III dadurch, daß sie in den ersten 20 Minuten eine größere Reizmenge zugeführt erhielten.

Bei 10 Kilodyn zeigt sich wenigstens in einem Versuch (21) eine deutliche Verkürzung der Reaktionszeit bei der größeren Reizmenge<sup>1</sup>. Darin drückt sich eine stärkere Reizwirkung der Schleuderkraft aus. Bei 20 Kilodyn dasselbe (Versuch 22).

Bei 600 Kilodyn tritt bei den 20 Minuten geschleuderten meistens nach einer Stunde eine Krümmung in Entfernung von 5—10 mm von der Spitze auf, die nach oben geht und demnach nur als eine durch Nachwirkung der Schleuderkraft bedingte Innenkrümmung betrachtet werden darf. Die geotropische Krümmung an der Spitze ist in Versuch 24 und 27 nach 90' bzw. 72' Minuten zu erkennen; in den Kontrollen, die bloß geotropisch gereizt sind, ist sie zu gleicher Zeit aufgetreten: die  $600 \times 20 = 12\,000$  Kilodyn-Minuten haben also keine sichtbare Reizwirkung gehabt. In Versuch 70 ist ebenfalls kein wesentlicher Unterschied zwischen den Kontrollen und den Versuchswurzeln; doch ist hier keine Innenkrümmung notiert.

Die zweite Reihe der Versuche (II) im Vergleich mit III bringt interessantere Resultate.

Hier wurde nach der Zentrifugalreizung von 20 Minuten die geotropische Reizung antagonistisch gesetzt.

Bei 10 Kilodyn Schleuderkraft tritt nach 55 Minuten die Zentrifugalkraft-Krümmung ein (nach oben also), nach 80 Minuten und 125 Minuten sind die Wurzeln wieder grad und erst nach 155 Minuten geotropisch. Vom Beginn der geotropischen Reizung bis zur Reaktion verlaufen also 135 Minuten, während die Kontrollen III zum Teil schon nach 70 Minuten zu reagieren beginnen. Es muß also die Schwerkraft erst die antagonistische Zentrifugalkraftwirkung aufheben und dazu ist eine ziemliche Zeit nötig. Entsprechendes gilt bei 20 Kilodyn. Bei 100 Kilodyn erfolgt zwar auch noch zuerst eine Krümmung

<sup>1</sup>) Im allgemeinen wird ja angenommen, daß schon bei einer Reizung von Präsentationszeitgröße mit 1 Kilodyn die geringste Reaktionszeit gegeben sei. Aber Lundegårdh (1918) hat schon bei Wurzeln eine Abnahme der Reaktionszeit mit Zunahme der Schleuderkraft festgestellt. Wieweit bei Phaseoluswurzeln das obige Resultat allgemein zutrifft, kann nur an größerem Material geprüft werden.

im Sinne der Zentrifugalkraft, aber nach erheblich kürzerer Zeit, 100 Minuten nach Beginn der geotropischen Reizung ist schon die geotropische Krümmung eingetreten. Das beweist, daß die größere Reizmenge hier einen geringeren Reizeffekt hat als bei 10 und 20 Kilodyn. Und daß dieser bei 600 Kilodyn noch geringer ist, ersieht man daraus, daß jetzt die Krümmungen nach oben ganz fehlen (Versuch 24 und 70) und zum Teil schon 100 Minuten nach Beginn der geotropischen Reizung die Krümmungen nach unten da sind. Im Versuch 72 waren nach 70 Minuten, als an den Kontrollen eben die geotropischen Krümmungen deutlich wurden, an den geschleuderten negative Schleuderkrümmungen zu sehen, die bald sehr stark wurden. Zu Spitzenkrümmungen kam es hier überhaupt nicht. Der positive Geotropismus baute die durch die Zentrifugalkraft bedingten negativen Basalkrümmungen weiter. Wurde (II a) die Schleuderkraft von 600 Kilodyn nur während 5 Minuten zur Einwirkung gebracht, so traten die geotropischen Krümmungen gegenüber den Kontrollen um etwa 40 Minuten verspätet auf.

Als Hauptresultat aller dieser Versuche ergibt sich: Zunahme der Reizgröße bewirkt zum mindesten keine Zunahme der geotropischen Reizung. Nach höherer Reizmenge hat es die Schwerkraft leichter, den Reizeffekt aufzuheben, als nach niederer Reizmenge.

Die Vergleichserien mit Hypokotylen von *Helianthus* wurden so ausgeführt, daß nicht nur während 20 Minuten, sondern auch während 5 Minuten mit den verschiedenen Zentrifugalkräften gereizt wurde<sup>1</sup>. Nach der Reizung kamen die Pflanzen auf den Klinostaten oder sie wurden derart geotropisch gereizt, daß die Schwerkraft mit der vorhergehenden Zentrifugalkraft gleichsinnig wirkt. (Tab. II.)

Die Versuche mit 10 Kilodyn zeigen, daß eine Steigerung vom Dauerreiz der Schwerkraft zu 5 Minuten  $\times$  10 Kilodyn und zu 20 Minuten  $\times$  10 Kilodyn im Sinne einer Kürzung der

<sup>1</sup>) Die Pflanzen waren nicht völlig vor Lichteinfluß geschützt, da die Versuche im Zimmer ausgeführt wurden. Bei der geringen phototropischen Empfindlichkeit von *Helianthus* ist aber eine Täuschung durch phototropische Krümmungen ausgeschlossen.

Tabelle II.

	Größe der Schleuderkraft			
	10 Kilodyn	100 Kilodyn	600 Kilodyn	800 Kilodyn
5 Minuten ge- schleudert, dann dauernd gleich- sinnig geotropisch gereizt (wenn nichts anderes angegeben)	Vers. 30: 60' Spur geotropisch 90' alle geotropisch Vers. 53 (nach Schlen- dem Klimostat) 90' gerade 160' $\frac{4}{8}$ geotropisch	Vers. 39 (nach Schlen- dem Klimostat) 45' $\frac{5}{8}$ geotropisch 60' $\frac{7}{8}$ „ 75' $\frac{8}{8}$ „ Vers. 50 (nach Schlen- dem Klimostat) 45' und 60' gerade 75' $\frac{4}{8}$ geotropisch	Vers. 31 45' u. 70' alle geotropisch Vers. 33 (nach Schlen- dem Klimostat) 55' alle geotropisch Vers. 36 (Klimostat) 65' $\frac{2}{8}$ geotropisch, 80' $\frac{7}{8}$ geotropisch Vers. 47: 90' $\frac{4}{8}$ geo- tropisch 120' $\frac{7}{8}$ geotropisch	Vers. 37 <sup>3</sup> : 60' $\frac{8}{8}$ geotropisch 80' alle geotropisch  Vers. 69 (Klimostat) 60' $\frac{4}{8}$ geotropisch 80' $\frac{5}{8}$ „
20 Minuten ge- schleudert, dann dauernd gleich- sinnig geotropisch gereizt (wenn nichts anderes angegeben)	Vers. 30: 70' $\frac{5}{8}$ geotropisch 100' alle geotropisch Vers. 53 (nach Schleudern Kli- mostat) 90' $\frac{6}{8}$ geotropisch 160' ebenso	Vers. 39 (nach Schlen- dem Klimostat) 45' $\frac{6}{8}$ geotropisch 60' $\frac{8}{8}$ geotropisch stär- ker als oben bei 5 Mi- nuten Schleudering 75' alle stark geo- tropisch Vers. 50 (nach Schlen- dem Klimostat) 45' $\frac{3}{8}$ geotropisch 60' $\frac{7}{8}$ „ 75' $\frac{8}{8}$ „	Vers. 31: 45' meist gerade 70' alle geotropisch Vers. 33 <sup>1</sup> (Klimostat) 55' alle geotropisch Vers. 36 <sup>2</sup> (Klimostat) 65' gerade, 80' alle geotropisch Vers. 47: 60' $\frac{4}{8}$ stark gebäumt 90' alle geotropisch	Vers. 37 <sup>3</sup> : 60' $\frac{7}{8}$ stark geotropisch 80' alle stärker geo- tropisch als nach 5' Schleudering  Vers. 69 (Klimostat) 20' (bei Abnahme von der Schleuder!) $\frac{5}{7}$ geotropisch 40' ebenso 60' alle geotropisch, die Hälfte sehr stark
Dauernd ge- otropisch ge- reizt	Vers. 30: 60' alle gerade 90' $\frac{7}{8}$ geotropisch	Vers. 39 (5 Minuten geo- tropisch gereizt, dann Klimostat) 45' gerade 75' $\frac{7}{8}$ schwach geo- tropisch	Vers. 31: 45' meist gerade 70' alle geotropisch Vers. 36: 65' gerade 80' $\frac{5}{8}$ geotropisch	Vers. 37 (dauernd bori- zontal, dann klinostat) 60' gerade 80' $\frac{6}{8}$ geotropisch  Vers. 69: 25' horizon- tal, dann klinostat 60' $\frac{5}{7}$ geotropisch

1) Nur die ersten 5' mit 600 geschleudert, weitere 15 mit 250 Kilodyn.

2) 30 Minuten mit 600 Kilodyn.

3) Nach dem Schleudern zur Hälfte vertikal, zur Hälfte Klimostat, ohne Unterschied zu ergeben.

Reaktionszeit wirkt. Offenbar ist 20 Minuten  $\times$  10 Kilodyn der stärkste Reiz. Ebenso wenn die Sprosse nach Schleudern auf den Klinostaten gebracht werden: 20 Minuten  $\times$  10 Kilodyn ist ein größerer Reiz als 5 Minuten  $\times$  10 Kilodyn.

Bei 100 Kilodyn ist das Resultat nicht anders. 100 Kilodyn  $\times$  20 Minuten gibt früher, mehr und stärkere Krümmungen als 100 Kilodyn  $\times$  5 Minuten und als der Dauerreiz von 1 Kilodyn. Das gleiche Resultat ergibt der Versuch mit 100 Kilodyn und Klinostat.

Bei 600 Kilodyn ist zum Teil ein Unterschied zwischen 5 Minuten und 20 Minuten nicht zu erkennen; in 47 a reagieren die 20 Minuten geschleuderten früher und zahlreicher.

Bei 800 Kilodyn sind wiederum die 20 Minuten geschleuderten entschieden stärker gekrümmt als die 5 Minuten gereizten. Die stärkste verwendete Schleuderkraft betrug 1200 Kilodyn. Die 20' geschleuderten zeigten schon bei der Abnahme von der Schleuder negativ geotropische Krümmungen.

Es wurde schon betont, daß diese Versuche einen nur orientierenden Charakter haben. Sie geben aber ein ziemlich einheitliches Bild. Während bei der Wurzel steigende Reizmengen die zu positiver Reaktion führende Reizgröße zuerst ansteigen, dann aber wieder fallen lassen, so daß eine gewisse Reizmenge trotz einseitigen Angreifens überhaupt keinen tropistischen Effekt hat und bei noch weiterem Reizzuwachs die negative Krümmung kommt, verhält sich der Sproß ganz anders. Hier wurde auch bei den stärksten Reizen, wenn sie bis zu 20 Minuten wirkten, nie ein Abnehmen, vielmehr eine, wenn auch allmählich schwächer werdende Zunahme der negativ geotropischen Reizung gefunden. Dementsprechend haben wir die kürzeste Reaktionszeit bei stärkster Schleuderkraft gefunden. Es besteht also keine Aussicht, durch noch höhere Schleuderkräfte eine Umschaltung des negativen Geotropismus des Sprosses zu finden.

### 3. Theoretisches.

In den ersten Dezennien der intensiveren Erforschung der pflanzlichen Reizbarkeit, die wir mit Pfeffers berühmtem Vortrage datieren können, hat man sich begnügt festzustellen,

daß die Schwerkraft beim Geotropismus eine Gewichtswirkung, einen Druck in der Zelle ausüben muß. Man sagte, das sensible Plasma ist empfindlich für diesen Druck, es reagiert auf ihn. Hypothesen, in welcher Weise das Protoplasma auf Druck reagiert, sind unseres Wissens erst in neuester Zeit versucht worden. Dabei hat man wohl in der Regel angenommen, daß diese primäre Wirkung der Schwerkraft bei positiv und negativ geotropischen Organen gleich sei. Sehr deutlich tritt diese Anschauung hervor, wenn man irgendeine Statolithentheorie gelten läßt, am deutlichsten bei der Némec-Haberlandtschen Stärke-Statolithentheorie. Man hat dann offenbar angenommen, daß der Druck zu chemischen Veränderungen führe, und sich vorgestellt, daß diese in der Wurzel anders seien als im Sproß. Die von Gr. Kraus inaugurierten Versuche, solche Unterschiede im Gehalt an Wasser, Zucker, Säure der oberen und unteren Hälfte eines horizontal gelegten Organs nachzuweisen, haben bisher nicht zum Ziel geführt. Die letzten Studien haben nur gezeigt, wie unsicher alles bisher Behauptete ist (Phillips 1920, Schley 1920, Fitting 1921).

Die »Gedanken zur chemischen und physikalischen Analyse der Reizvorgänge« von Grafe 1919 haben zum erstenmal die Kolloidchemie herangezogen. Grafe geht von der Grundtatsache aus, daß das Protoplasma wegen seines reichen Gehaltes an Kolloiden durch Quellung leicht in den mehr flüssigen, durch Entquellung in den mehr festen Zustand übergehen könne, und er betont, daß schon leichter Druck genügt, um die »Solphase« in die »Gelpphase« übergehen zu lassen. Er hat sich dann in seinen Einzelausführungen ganz überwiegend an die Lichtwirkungen gehalten und eine weitere Abhandlung über den Geotropismus in Aussicht gestellt (S. 7). Soviel uns bekannt, ist diese nicht erschienen. Er deutet aber an, daß er auch die Wirkung der Schwerkraft als quellend oder entquellend sich vorstellt<sup>1</sup>.

<sup>1</sup>) Das Beispiel, das S. 7 für die Erklärung des Geotropismus als Phänomen der Quellung und Entquellung angeführt wird, ist freilich ganz unglücklich gewählt, weil es mit Geotropismus nichts zu tun hat und weil auch mehr Turgeszenz als Quellung eine Rolle spielt.

In neuerer Zeit ist mehrfach versucht worden, elektrische Vorgänge als Folgen der Druckwirkung und als Vorboten der Krümmung zu betrachten. In diesem Sinne haben sich Small (1917—1920), Stoppel (1920), Bose (1920), Zollikofer (1921) und Cholodnyi (1922) geäußert. Ohne auf Vollständigkeit Anspruch zu machen, wollen wir einiges aus den Gedanken-gängen dieser Autoren wiedergeben.

Stoppel schreibt (S. 571): »Wird ein Organ geotropisch gereizt, so werden alle im Zellplasma suspendierten Teilchen ihre Lage gegeneinander und gegenüber der Membran verändern und dabei elektrische Energie verschieben. Es ist gleichgültig, welcher Art diese Einschlüsse sind, ob Stärkekörner, Zellkern, Kristalle oder sonst irgendwelche geformte Bestandteile. Die Ionenverschiebungen werden sich zunächst an den Stellen bemerkbar machen, die durch die Umlagerung am meisten betroffen sind. Sie werden sich aber schnell der ganzen Zelle mitteilen und dadurch zu Stoffverschiebungen führen, die entweder in Turgorveränderung oder sogar in Wachstumserscheinungen zum Ausdruck kommen.«

An die Ausführungen Stoppels knüpft dann Zollikofer an. Sie fragt sich, ob die Verschiebung der meisten geformten Teile des Protoplasmas unter dem Einfluß der Schwerkraft groß genug sei, um die elektrostatischen Kräfte zwischen den »Doppelschichten« zu überwinden, und sie meint, daß das bei den verlagerungsfähigen Stärkekörnern zweifellos der Fall sei. »Die Bedeutung der Statolithenstärke läge dann darin, daß ihre Umlagerung Veranlassung zur Entstehung elektrischer Ströme gäbe«, welche letzteren dann einen Einfluß auf das Wachstum ausüben würden. Eine nähere Angabe über die Art dieses Einflusses, eine Präzisierung der Bedingungen der positiven und der negativen Krümmung findet sich bei Zollikofer nicht.

Cholodnyi nimmt an, daß die Mikrosomen des Protoplasmas unter dem Einfluß der Schwerkraft sich in ähnlicher Weise in der Zelle anordnen, wie die kleinen Teilchen von Mastix oder Gummigut in den Versuchen Perrins, das heißt so, daß ihre Zahl in jeder horizontalen Schicht einer Zelle nach unten hin in geometrischer Proportion zunimmt, bei arithme-

tischer Zunahme der Tiefe. Da die Teilchengröße in den Versuchen Perrins mit der Mikrosomengröße übereinstimmt und da auch die von ihm verwendeten Kammern Dimensionen haben, die bei pflanzlichen Zellen vorkommen, so kann man keinen Einwand gegen diese Vorstellung machen, es sei denn, daß in der Viskosität der Perrinschen Versuchsflüssigkeit und des Protoplasmas grundlegende Unterschiede wären, wovon indes nichts bekannt ist.

Die Mikrosomen sollen nun eine negative elektrische Ladung führen und demnach muß bei ihrer ungleichen Verteilung in der Zelle eine elektromotorische Kraft in Richtung von der geringeren zur stärkeren Konzentration, also von oben nach unten auftreten. Das so entstandene elektrische Feld aber stört die bisher gleichmäßige Verteilung der Metallionen, die sich in der Richtung der elektromotorischen Kraft verschieben müssen, und zwar die einwertigen mit größerer Geschwindigkeit als die zweiwertigen. Somit muß oben in der Zelle das Verhältnis der ein- zu den zweiwertigen Ionen kleiner sein als unten. Von diesem Verhältnis aber hängen die physikalisch-chemischen Zustände des Protoplasmas ab. Nehmen die einwertigen Ionen zu, so tritt eine Vergrößerung der Quellung des Protoplasmas ein und diese soll eine vermehrte Wachstumstätigkeit zur Folge haben: die Zelle krümmt sich also, bis sie in die Vertikallinie eingerückt ist, wo dann die Seitenwände — auf die allein es ankommt — bezüglich der Ionenverteilung gleich werden.

Wenn so eine negativ geotropische Krümmung zustande kommt, so könnte nach Cholodnyi das Eintreten einer positiven in zweierlei Weise vorgestellt werden:

1. Es finden sich in den positiv geotropischen Organen Mikrosomen, deren spezifisches Gewicht geringer ist als das der umgebenden Flüssigkeit und die demnach unter dem Einfluß der Schwerkraft nicht nach unten, sondern nach oben sich bewegen; dann müßte die elektromotorische Kraft die umgekehrte Richtung haben wie bisher, also auch die Zelle auf der Oberseite stärker wachsen.
2. Es wäre auch möglich, daß die Mikrosomen nicht, wie bisher stillschweigend angenommen wurde, alle gleich groß sind, sondern daß sie verschiedene Dimensionen

aufweisen. Dann müssen sie sich unter dem Einfluß der Schwerkraft sortieren, und zwar müssen die größten unten, die kleinsten oben liegen. Auch jetzt kann unter bestimmten Bedingungen eine nach oben gerichtete elektromotorische Kraft auftreten.

Cholodnyi hat seine Hypothese als Arbeitshypothese bezeichnet. Er macht selbst auf gewisse Schwierigkeiten aufmerksam, die ihr entgegen stehen, z. B. die Spitzenperzeption und Reizleitung bei der Wurzel. Davon abgesehen wird man betonen müssen, daß die Hypothese auf äußerst schmaler empirischer Basis aufgebaut ist und daß überall die experimentelle Grundlage fehlt. Auch hat Cholodnyi nicht versucht, seine Deutung auf ein vielzelliges Organ zu übertragen. Die geotropische Reaktion eines solchen wird ja nicht aus der Einzelreaktion seiner Komponenten verständlich.

Aber auch bei einzelligen Organen fehlt es nicht an Schwierigkeiten. Denken wir uns solche von makroskopischen Dimensionen, z. B. eine Zelle von *Nitella*, so muß doch schon in Normallage eine praktisch restlose Ansammlung der Mikrosomen an der unteren Querswand der Zelle eintreten, und bei kurz dauerndem Horizontallegen kann nicht ihre von der Theorie geforderte Verteilung erfolgen.

Neben Cholodnyi hat auch Small eine elektrische Theorie des Geotropismus veröffentlicht. Leider ist sie uns ebenso wie die an sie anschließende englische Literatur polemischen und zustimmenden Inhaltes nur aus der Besprechung Cholodnyis bekannt. Demnach sollen kolloidale Eiweißpartikel unter dem Einfluß der Schwerkraft aufwärts schwimmen und sich im oberen Teil der Zelle ansammeln. Statt Mikrosomen bei Cholodnyi hier also kleinere Massenteilchen. Diese Partikel sind elektrisch geladen und somit muß auch hier eine bestimmt gerichtete elektromotorische Kraft entstehen. Da die Ladung im Stammplasma negativ, in der Wurzel positiv sein soll, muß die Richtung der Kraft in beiden Fällen verschieden sein. Small hat auch versucht, durch Umladung der Teilchen den geotropischen Charakter der Organe zu verändern. Cholodnyi zeigt, daß diese Experimente einer wissenschaftlichen Kritik nicht standhalten. — Da dieselben Bedenken wie gegen

Cholodnyis Theorie auch gegen die von Small bestehen, so haben wir keinen Grund, auf letztere näher einzugehen.

Blicken wir auf diese Ausführungen zurück, so müssen wir sagen, daß Stoppel die umfassendste Hypothese ausgesprochen hat, weil sie jeden geformten Körper in der Zelle als Träger von Elektrizität zugleich zum Erreger von Geotropismus macht; die anderen Autoren haben viel speziellere Annahmen gemacht, Zollikofer sieht nur in der Stärke den Träger der Elektrizität und sichert so den Anschluß an die Statolithentheorie; Cholodnyi und Small gehen über die Mikrosomen zu den unsichtbaren Eiweißmolekülen.

Fragen wir nun, was diese verschiedenen Gedanken erstens für das Verständnis des Geotropismus überhaupt und zweitens für unser Problem der geotropischen Umstimmung leisten!

Es ist klar, daß man sich nicht vorstellen kann, daß durch den Druck z. B. der Stärkekörner auf das Plasma in Wurzel und Sproß die verschiedenen chemischen Veränderungen vor sich gehen, die zu positiven bzw. negativen Krümmungen führen. Auch wenn man zunächst den „Quellungszustand“ des Protoplasmas beeinflusst denkt, gilt das gleiche. Demgegenüber bieten alle elektrischen Theorien den Vorzug, daß sie die Differenz zwischen positiven und negativen Organen eher verständlich machen können; z. B. so, wie wir das von Cholodnyi gehört haben. Alle aber haben auch die ebenfalls schon besprochene Schwierigkeit, daß sie zwar polare Gegensätze in der Einzelzelle konstruieren, aber zur Entstehung solcher in einem Gewebe weitere Annahmen machen müssen. Nun wird man freilich kaum daran zweifeln, daß gleichorientierte elektrische Spannungen der Einzelzellen in einem Gewebe sich addieren können, so daß eine Potentialdifferenz zwischen der Ober- und Unterseite eines horizontal gelegten Organs entsteht. Was für weitere Folgen diese dann haben wird, insbesondere, wie sie das Wachstum beeinflussen mag, das kann man nicht wissen. Immerhin muß man betonen, daß die Hauptschwierigkeit für die Erklärung des Geotropismus bisher darin lag, daß nicht einzusehen war, wie ein polarer Gegensatz des Gesamtorgans aus der gleichartigen Reizung der Einzelzellen entstehen kann. Diese Schwierigkeit können also vielleicht die elektrischen

Hypothesen beheben, die damit den Geotropismus auf eine ähnliche Basis stellen würden, wie die Blaauwsche Theorie den Phototropismus.

Auch für die Umstimmung des Geotropismus in der Wurzel bieten die elektrischen Hypothesen, oder ihre Grundlage: die Annahme von Stoffverschiebungen durch die Schwerkraft große Vorzüge. Es wurde oben schon betont, daß wir die ganzen Verhältnisse in der Wurzel am einfachsten erklären durch gleichzeitigen positiven und negativen Geotropismus. Beide müßten in ungleicher Weise von Außenfaktoren, besonders von der Reizmenge oder Intensität der Schleuderkraft

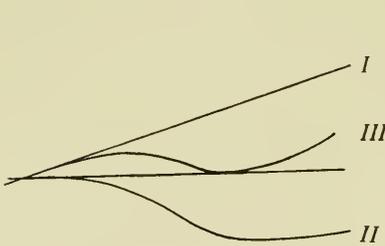


Abb. 2. Schema der positiven (I) und der negativen (II) Reaktion in der Wurzelspitze. III Resultante.

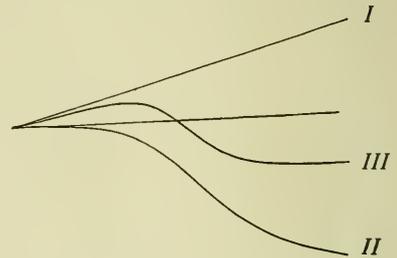


Abb. 3. Schema der positiven (I) und der negativen (II) Reaktion in der Wachstumszone. III Resultante.

abhängen. Wäre bei positivem Geotropismus die Reizwirkung z. B. der Reizmenge direkt proportional, während die negativ geotropische Wirkung anfangs langsam, dann rasch, dann wieder langsam mit der Reizmenge wüchse, so könnten wir ebenso wohl die tatsächlich beobachteten Verhältnisse in der Wurzelspitze wie in der Wachstumszone verstehen. Ein Blick auf die beiden Kurven zeigt, wie durch Summation der +- und der --Kurven einmal (Abb. 2) eine Kurve resultiert, die nach bloßer Abschwächung des positiven Geotropismus erneut positiv wird (Wurzelspitze), während andererseits (Abb. 3) in der Wachstumszone eine zuerst positive, später negative Kurve resultiert. Die Kurven sind absichtlich ganz schematisch gehalten, da das Verhalten der Wurzelspitze gegen verschiedene Reizmengen noch zu wenig untersucht ist.

Die Annahme des gleichzeitigen Bestehens von positivem und negativem Geotropismus verliert ihre bisherige innere Unwahrscheinlichkeit, wenn man auf dem Boden der elektrischen Hypothese sich vorstellt, daß verschiedene materielle Träger für den positiven und für den negativen Geotropismus auch in der Wurzel anzunehmen seien. Die Träger der negativen müßten schwerer beweglich sein, sie könnten z. B. kleiner sein als die anderen und deshalb erst durch höhere Schleuderkräfte in Bewegung gesetzt werden, beide aber würden unter dem Einfluß der Schwerkraft sinken<sup>1</sup>. Auch im Sproß wären diese kleineren Teilchen vorhanden neben anderen, die schon auf die Schwerkraft hin sich in Bewegung setzen; hier würden beiderlei Teilchen zu negativer Krümmung führen, die kleinen, die erst mit Zunahme der Schleuderkraft sich in Bewegung setzen, würden die stets eintretende negative Krümmung nur verstärken.

Manche Schwierigkeiten bei der Erklärung des Geotropismus fielen weg, wenn es Körper gäbe, die nicht nur in der Zelle, sondern von Zelle zu Zelle wandern könnten, die also die ganzen Gewebe durchsetzten. Welche Eigenschaften müßten nun die Massenteilchen haben, um für einen Transport durch ein Gewebe geeignet zu sein? Selbstverständlich können die Mikrosomen ebenso wie die Eiweißmoleküle die Zelle nicht verlassen, ebenso alle Stoffe, deren Unfähigkeit die Plasmahautschicht zu durchwandern durch die Plasmolyse dargetan wird. Dementsprechend hat denn auch die plasmolytische Untersuchung von Fabawurzeln, die eine halbe Stunde mit 600 Kilodyn geschleudert worden waren, keinen Unterschied im osmotischen Wert der antagonistischen Seiten ergeben<sup>2</sup>. Somit könnten nur ge-

<sup>1</sup>) Möglich wäre auch die Annahme, daß neben spezifisch schwereren auch spezifisch leichtere Körper eine Rolle spielen (vgl. S. 207).

<sup>2</sup>) In einer Abhandlung von Small (1917) wird ausgeführt, daß unter dem Einfluß der Schwerkraft die Permeabilität der Rindenzellen einer horizontal gelegten Wurzel auf der Unterseite mehr zunähme als auf der Oberseite. Die infolgedessen sich ergebende größere Turgeszenz der Oberseite erkläre die Krümmung. Tatsächliche plasmolytische Befunde aus älterer Zeit stimmen damit gar nicht überein und ganz neuerdings hat Ursprung (Verhandl. Schweiz. Naturf. Gesellschaft, 1923, 35, I, 126) betont, daß die osmotischen Werte auf beiden Seiten einer sich krümmenden Wurzel gleich seien, während in der Saugkraft große Unterschiede auftreten.

wisse Ionen für solche Wanderung durch ein Gewebe in Betracht kommen. Je kleiner sie sind, desto weniger Einfluß auf ihre Verteilung wird die Schwerkraft haben, und gerade aus diesem Grunde hat Cholodnyi seine Zuflucht zu den Mikrosomen genommen.

Von physikalischer Seite liegen eine Anzahl von Versuchen über den Einfluß der Schwerkraft bzw. der Zentrifugalkraft auf die Verteilung der Einzelgase in einem Gasmisch, von gelöster Substanz im Lösungsmittel vor, über die zusammenfassend Freundlich (1912) berichtet hat. Unter den Experimentaluntersuchungen interessieren uns zunächst die von Calcar und Lobry de Bruyn (1903). Sie haben eine Lösung von Rohrzucker in einer Trommel geschleudert, die 40 Umdrehungen in der Sekunde ausführte. An der Trommel waren in vierfach verschiedener Entfernung vom Zentrum Behälter angebracht, aus denen die Lösung entnommen und auf ihre Konzentration geprüft werden konnte. Da der Radius der Trommel zu 6 cm angegeben wird, darf man annehmen, daß die Behälter etwa in 2, 3, 4 und 5 cm Entfernung vom Zentrum standen. Der innerste Behälter blieb leer, der äußerste hatte — offenbar durch Wirbelbildungen — eine niedrigere Konzentration als der dritte. Die Differenz zwischen Behälter 2 und 3 aber war sehr groß. Die ursprünglich 12proz. Zuckerlösung hatte innen ein Drehungsvermögen von  $41^{\circ}$ , außen eines von  $51^{\circ}$  angenommen. Es besteht also ein Verhältnis zwischen außen und innen von etwa 100:80. Und noch größer ist die Differenz in den Versuchen mit Jodkalium. Demnach müßten noch viel größere Unterschiede gefunden werden, wenn es gelänge, einerseits an der Achse, andererseits ganz in der Peripherie die Substanz zu entnehmen und wenn die genannten Wirbel vermieden wären. Auch kann man sagen, daß eine Zentrifugalkraft von der hier benutzten Größe (400 Kilodyn) auch in einem Organ von den Dimensionen einer Wurzel innen und außen zu beträchtlichen Konzentrationsunterschieden führen könnte.

Leider stimmen diese Resultate, wie Berkeley und Burton ausführten, durchaus nicht mit der Theorie. Vielmehr dürften sie beim Rohrzucker statt 20% Unterschied nur 0,7% zwischen Achse und Peripherie also auf 6 cm Entfernung ergeben. In

eigenen Versuchen von Berkeley und Burton wurde mit sehr hohen Schleuderkräften (über 10000 Kilodyn), die tagelang einwirkten, in einer 9,5 cm langen Glasröhre eine hochkonzentrierte Lösung von CsCl zentrifugiert. Am Ende des Versuches betrug die Konzentration innen 51,64 gegen 51,74 außen. Die Rechnung ergab bei gleichem Innenwert außen 51,81.

Weitere Versuche auf diesem Gebiet rühren von Tolman her (1911). Er hat Lösungen von Jodiden geschleudert und hat das Auftreten von elektromotorischen Kräften auf der Außenseite und der Innenseite seiner 25 cm langen Schleudergefäße beobachtet, die ihm bewiesen, daß nicht nur ein Konzentrationsunterschied des Salzes, sondern auch eine Trennung seiner Ionen durch die Schleuderkraft erfolgt.

Prinzipiell stehen also der Annahme von Stoffverschiebungen durch das ganze Gewebe keine Schwierigkeiten entgegen. Da aber die großen Moleküle wegen der Impermeabilität des Plasmas ausgeschlossen sind, blieben nur die Ionen übrig. Nun sind aber die Dimensionen bei der Pflanze ganz andere als im Versuch. Den 25 cm bei Tolman steht 1 mm etwa bei der Wurzel gegenüber. So wird man sagen müssen, daß unter dem Einfluß der Schwerkraft der Unterschied im Ionengehalt der Ober- und der Unterseite einer horizontalgelegten Wurzel derart gering ist, daß man ihm schwerlich eine physiologische Bedeutung wird zuerkennen wollen. Dagegen könnten Schleuderkräfte immerhin auch auf diese geringe Entfernung einen nennenswerten Effekt haben. Dann könnten wenigstens die negativen Krümmungen der Wurzel auf Stoffverschiebungen durch die Gewebe beruhen. Die starken Kräfte könnten Stoffe, die für gewöhnlich im Raume einer Zelle gebannt sind, über diese hinausführen.

Wir möchten wie Cholodnyi betonen, daß die hier entwickelten Gedanken weiter nichts sind als eine Arbeitshypothese. Niemand braucht sich zu bemühen, sie zu widerlegen. Sie wird weggeworfen, wenn sie nichts leistet. Und wir sind uns vollkommen klar darüber, daß diese Hypothese zu wenig realen Boden hat. Immerhin scheint sie uns brauchbarer als andere Annahmen zu sein.

## Zusammenfassung.

Unter Hinweis auf die Zusammenfassung des ersten Teils (S. 196) seien hier in größter Kürze die Resultate zusammengestellt.

1. Durch hohe Schleuderkraft werden die Wurzeln zu Wachstumskrümmungen am äußersten Ende ihrer Wachstumszone veranlaßt, die als negativ geotropisch bezeichnet werden müssen. Die Wurzelspitze bleibt entweder gerade oder sie macht positive Krümmungen.

2. Der Sproß verhält sich ganz anders: bei ihm findet bis zu 1300 Kilodyn (höhere Kräfte sind nicht untersucht)  $\times$  20 Minuten eine Zunahme der Reizgröße statt, eine Umschaltung zu positiven Krümmungen gibt es nicht.

3. Das Verhalten der Wurzel wird durch die Annahme von positivem und negativem Geotropismus erklärt, die gleichzeitig existieren, aber in verschiedener Weise von der Intensität der Reizkraft abhängen. In der Wurzelspitze wird die negative Tendenz nie größer als die positive, sie kann also nur hemmend auf letztere einwirken. In der Wachstumszone aber wird sie größer und so kommt es zu negativen Krümmungen.

Am einfachsten ist es, sich vorzustellen, daß die positiven und die negativen Krümmungen irgendwie an Verschiebung geformter Körper gebunden sind. Für die positiven Krümmungen kämen größere solcher Körper in Betracht, wie die Stärkekörner, für die negativen Krümmungen kleinere, die erst durch starke Schleuderkraft in Bewegung gesetzt werden. Es wird ausgeführt, daß möglicherweise letztere nicht auf die Zelle beschränkt bleiben, sondern durch das ganze Gewebe verschoben werden. Die in Rede stehenden Körper können dann, wie mehrfach in neuerer Zeit betont, als Träger von Elektrizität oder rein chemisch von Bedeutung werden.

---

## Literatur.

- Andrews. 1903. Jahrb. f. wiss. Bot. **38**.  
 —. 1921. Proc. Indiana Acad. of Science. **143**.  
 Bach. 1907. Jahrb. f. wiss. Bot. **44**.  
 Berkeley und Burton. 1909. Proc. Royal Soc. (6). **17**, 606.

- Bremekamp. 1915. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. **17**.  
— 1921. Rec. trav. bot. Néerlandais. **18**.  
Calcar und Lobry de Bruyn. 1903. Verslag Akad. v. Wetensch. Amsterdam.  
Naturk. Afd. **12**, 936.  
Cholodnyi. 1922. Beih. bot. Centralbl. I. **39**, 222.  
Cholodny. 1923. Ber. d. d. bot. Ges. **41**, 300.  
Elfving. 1880. Acta soc. Fennicae. **12**.  
Fitting. 1913. Handwörterbuch der Naturwiss. Jena. **8**, 254.  
— 1921. Ref. über Schley und Phillips in Zeitschr. f. Bot. **13**, 404ff.  
Freundlich. 1912. Mechanochemie in Handwörterbuch d. Naturw. **6**, 786.  
Grafe. 1919. Verhandl. zoolog. bot. Ges. Wien.  
Hiley. 1913. Ann. of bot. **27**, 719.  
Jost und Stoppel. 1912. Zeitschr. f. Bot. **4**, 206.  
Lundegårdh. I. 1917. Lunds Univ. Årsskr. Avd. 2. **13**, No. 6.  
— II. 1917. Ebenda. **15**, No. 1.  
— 1918. Botaniska Notiser. S. 65.  
Mottier. 1899. Ann. of bot. **13**.  
Phillips. 1920. Bot. Gazette. **69**, 168.  
Popovici. 1900. Bot. Centralbl. **81**.  
Sachs. 1874. Arbeiten des botanischen Instituts Würzburg.  
— 1882. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.  
Schley. 1921. Bot. Gazette. 1920. **70**, 69. Ref. Zeitschr. f. Bot. **13**, 408.  
Schwarz. 1881. Unters. bot. Inst. Tübingen.  
Sierp. 1920. Ber. d. d. bot. Ges. **37**.  
Simon. 1912. Jahrb. f. wiss. Bot. **51**, 81.  
Small. 1917. Ann. of bot. **31**, 317.  
— 1920. New Phytologist. **19**, 49 (uns nur durch Cholodnyi, 1923, bekannt).  
Stoppel. 1920. Zeitschr. f. Bot. **12**, 529.  
Tolman. 1911. Journ. Amer. chem. society. **33**, 122.  
Zollikofer. 1921. Rec. trav. bot. Néerlandais. **18**, 237.
- • — • — • —

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [16](#)

Autor(en)/Author(s): Jost Ludwig, Wißmann Heinrich

Artikel/Article: [Über die negativ geotropische Reaktion der Wurzeln.  
177-215](#)