

# Studien über Geotropismus.

## I. Die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzelspitze.

Von

L. Jost.

Mit 15 Textfiguren.

### 1. Die Ergebnisse Haberlandts.

Über die Frage nach der Lokalisation der Geoperzeption in der Wurzelspitze liegt eine ungewöhnlich große Zahl von Arbeiten vor. Daß die ältere Literatur bis 1894 nicht zu sicheren Resultaten gekommen ist, hat Rotherth in seiner kritischen Studie gezeigt. Seitdem sind wieder zahlreiche Untersuchungen auf diesem Gebiet erschienen, die zu bekannt sind, als daß wir sie hier aufzählen müßten. Wenn es trotzdem auch heute noch an der wünschenswerten Präzision der Resultate fehlt, so hat das recht verschiedene Gründe. So liegen z. B. Bedenken gegen die Methode bei allen den älteren Dekapitationsversuchen und auch bei den Czapekschen (1895) Abbiegungsversuchen vor. Bei der Arbeit Piccards (1904), die uns mit einer neuen und anscheinend einwandfreien Methode bekannt gemacht hat, läßt die Versuchsanstellung zu wünschen übrig, und bei den Studien Haberlandts (1908b) scheinen uns die Schlußfolgerungen nicht ganz einwandfrei zu sein.

An diese Arbeit Haberlandts, als an die neuste<sup>1</sup> auf dem fraglichen Gebiet, ist hier anzuknüpfen. Haberlandt hat nach der Methode Piccards Wurzeln derart auf der Zentrifuge befestigt, daß sie mit der horizontalstehenden Rotationsachse einen Winkel von  $45^{\circ}$  bildeten und daß ihre Spitze mehr oder minder

<sup>1</sup>) Inzwischen ist eine Arbeit von Guttenberg erschienen (Jahrb. f. wiss. Bot. 50, 289), die indes an den nachfolgenden Ausführungen nichts ändert. (Anm. bei der Korrektur.)

weit über das Rotationszentrum hervorragte. So war erreicht, daß die Zentrifugalkraft auf die vorstehende Spitze in entgegengesetzter Richtung einwirkte wie auf den Wurzelkörper. Wir wollen mit Haberlandt ein für alle Male den vorstehenden Teil der Wurzel als »Spitze«, den Rest als »Körper« bezeichnen.

Haberlandt findet bei seinen Versuchen folgendes:

Bei derartiger Reizung macht die Wurzel stets nur eine einzige Krümmung und diese erfolgt:

a) wenn die »Spitze« 1 mm lang ist, genau so, wie wenn der »Wurzelkörper« allein geotropisch gereizt worden wäre;

b) wenn die »Spitze«  $1\frac{1}{2}$  mm oder mehr lang ist, wie wenn diese Spitze allein geotropisch gereizt worden wäre.

Haberlandt zieht aus seinen Versuchen folgende Schlüsse:

1. Die Tatsache, daß die Reizung einer  $1\frac{1}{2}$ —2 mm großen Spitze genügt, die entgegengesetzte Induktion des Wurzelkörpers zu überwinden, beweist, daß der Körper entweder ganz unempfindlich gegen Schwerereiz ist oder wenigstens beträchtlich unempfindlicher als die Spitze; sie beweist ferner, daß eine Reizleitung von der Spitze in den Körper existiert.

2. Die andere konstatierte Tatsache, daß nämlich die Reizung einer 1 mm langen Spitze nicht mehr genügt, die entgegengesetzte Induktion in der Basis zu überwinden, läßt zwei Erklärungen zu:

a) Die geotropische Sensibilität ist auf eine ganz kurze Strecke beschränkt, die 1 mm hinter dem Wurzelende beginnt und bei 1,5 mm endet. Diese Zone wäre dann bei einer Spitzenlänge von  $1\frac{1}{2}$  mm oder mehr auf der einen Seite der Achse, bei einer Spitzenlänge von 1 mm oder weniger auf der anderen Seite. Sie würde also in diesen beiden Fällen in verschiedener Richtung gereizt; es käme in allen Fällen nur zu einer einheitlichen Reizung, die dann basalwärts weiter geleitet würde.

b) Die Sensibilität ist in der Spitze maximal und nimmt von da aus nach der Wachstumszone hin ab.

Nun wird versucht, die Möglichkeit a zu widerlegen. Es wird gezeigt, daß dekapitierte Wurzeln ( $1\frac{1}{2}$ —2 mm) noch geotropisch reagieren (freilich nur wenn man stärkere Schleuderkräfte zuhelfe nimmt). Also muß auch die Wachstumszone geotropisch empfindlich sein. — Damit gilt dann die Möglichkeit b für erwiesen.

Ob wirklich durch diese Argumentation der Nachweis erbracht ist, daß die Wachstumszone »geotropische« Reize aufzunehmen vermag, das soll uns später (S. 166) eingehend beschäftigen. Hier betrachten wir zunächst eine andere Frage. Haberlandts Beweisführung ist eine indirekte. Ihre Richtigkeit hängt also vor allem davon ab, ob außer den beiden erörterten Möglichkeiten keine anderen existieren. Und da liegt nun der Fehler in Haberlandts Folgerungen, denn tatsächlich werden seine Versuchsergebnisse nicht nur durch die zwei Möglichkeiten erklärt, sondern es gibt eine Menge von Annahmen, die mit diesen Resultaten in bester Harmonie stehen. Wir wollen einige solche Annahmen erörtern.

Wir gehen dabei von Überlegungen aus, die Haberlandt (l. c. S. 594) über die Größe der Fliehkraft in den verschiedenen Teilen der Wurzel beim Piccardschen Versuch anstellt. Er rechnet aus, daß bei einer Spitzenlänge von  $1\frac{1}{2}$  mm die Fliehkraft in der Zone maximalen Wachstums etwa 2,5mal so groß ist als im Statolithenorgankomplex. Da aber in diesem Falle die Spitze dominiert, so wäre zu schließen, daß diese mehr als 2,5mal empfindlicher ist als die Zone maximalen Wachstums. Andererseits ist bei einer Spitze von 1 mm Länge die Fliehkraft in der Zone maximalen Wachstums 5mal so groß als in den Statolithen; dieses Mal dominiert aber der Wurzelkörper, folglich wird man sagen dürfen, daß die Empfindlichkeit der Spitze mehr als 2,5 und weniger als 5mal so groß ist als die der Wachstumszone. — Entsprechende Rechnungen hat Haberlandt außerdem auch für den Fall ausgeführt, daß die maximale Empfindlichkeit ihren Sitz nicht in den Statolithen, sondern im Transversalmeristem der Wurzel haben sollte. Wir gehen auf die erhaltenen Werte nicht ein, weil uns in der ganzen Rechnung ein prinzipieller Fehler zu stecken scheint. Es handelt sich doch beim Piccardschen Versuch offenbar nicht um den Widerstreit der Erregung in zwei Punkten der Wurzel, sondern es muß die Summe aller Erregungen in der Spitze verglichen werden mit der Summe aller Erregungen im Körper. In jeder Partialzone der Wurzel hängt aber die Reizgröße ab 1. von der uns unbekanntem spezifischen Sensibilität, 2. von der genau bekannten Größe der Schleuderkraft. Wir denken uns nun die Wurzel in

Zonen von je  $\frac{1}{2}$  mm eingeteilt und berechnen die Fliehkraftgröße in der Mitte jedes halben Millimeters. Diese Größen multiplizieren wir dann mit willkürlich gewählten Werten, die uns ein Maß für die relative Sensibilität des betreffenden Punktes geben sollen. Wenn wir dann die sämtlichen so erhaltenen Zahlen einerseits in der Spitze, andererseits in dem Wurzelkörper addieren, so muß sich zeigen, ob an ersterem oder an letzterem Ort die größere Reizung erfolgt ist, ob also die schließliche Krümmung im Sinne der Spitzenreizung oder der Körperreizung erfolgen wird. Diese ganze Rechnung hat durchaus den Charakter einer provisorischen Überlegung, die zwar besser ist als die Haberlandtsche, die aber im einzelnen noch sehr viele Fehler enthalten kann.

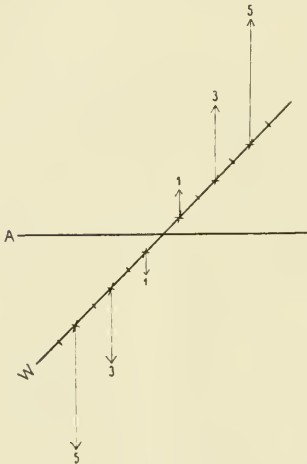


Fig. 1.

Wenn A in Fig. 1 die Achse der Zentrifuge bedeutet und W die Wurzel, so deuten die Striche auf letzterer die halben Millimeter an, die Kreuze (X) zwischen ihnen also sind die Mitten der halben Millimeter. Ist dann die Schleuderkraft in der Mitte des ersten Halbmillimeters zunächst der Achse = 1 g, so muß sie in der Mitte der folgenden Zonen gleich 3 g, 5 g, 7 g usw. sein. Somit ergibt sich für die zwei zu betrachtenden Fälle folgende

Verteilung der Schleuderkraft:

	Spitze = $1\frac{1}{2}$ mm	Spitze = 1 mm
Es wirken im Sinn der Spitze:	$5g + 3g + g$	$3g + g$
Es wirken im Sinn des Körpers:	$g + 3g + 5g + \dots$	$g + 3g + 5g + \dots$

Wir wollen nun eine Reihe von Annahmen über die spezifische Verteilung der Sensibilität suchen, die der Bedingung genügen, daß bei einer Spitze von  $1\frac{1}{2}$  mm die Spitze, bei einer Spitze von 1 mm der Wurzelkörper dominiert.

A. Die spezifische Sensibilität sei in der ersten Halbmillimeterzone sehr viel größer als in den folgenden Zonen; in diesen allen unter sich gleich groß.

1. Die spezifische Sensibilität sei im ersten Halbmillimeter 10mal so groß wie in allen übrigen.

$$\text{Spitze} = 1\frac{1}{2} \text{ mm}$$

$$\text{Spitze} = 1 \text{ mm}$$

Im Sinn der Spitze wirken:

$$g(50 + 3 + 1) = 54g$$

$$g(30 + 1) = 31g$$

Im Sinn des Körpers wirken:

$$g(1 + 3 + 5 + 7 + 9 + 11 + 13) = 49g \quad g(1 + 3 + 5 + 7 + 9 + 11 + 13 + 15) = 64g$$

Die Sensibilität der  $1\frac{1}{2}$  mm langen Spitze würde also noch überwiegen, wenn die geotropische Reizbarkeit in der Wurzel die Strecke von 5 mm vom Wurzelende ab gerechnet nicht überschreitet. Unter den gleichen Umständen würde aber die einen Millimeter lange Spitze die Induktion in der Basis nicht mehr überwältigen.

2. Die spezifische Sensibilität sei im ersten Halbmillimeter nur 5mal so groß wie im zweiten und allen folgenden:

$$\text{Spitze} = 1\frac{1}{2} \text{ mm}$$

$$\text{Spitze} = 1 \text{ mm}$$

$$\text{Im Sinn der Spitze wirken: } 25 + 3 + 1 = 29. \quad 15 + 1 = 16$$

$$\text{Im Sinn des Körpers wirken: } 1 + 3 + 5 + 7 + 9 = 25 \quad 1 + 3 + 5 + 7 + 9 + 11 = 36.$$

In diesem Fall ist also das Überwiegen der Spitze bei  $1\frac{1}{2}$  mm Länge nur möglich, wenn die Sensibilität in der Wurzel schon 4 mm hinter dem Ende erlischt. Es leuchtet ein, daß je geringer die spezifische Sensibilität der Spitze ist, desto weniger weit auch die Ausdehnung der Sensibilität basalwärts gehen muß. Leider haben wir bisher kein Mittel, die Ausdehnung der geotropischen Sensibilität basalwärts zu bestimmen.

B. Die spezifische Sensibilität sei in dem ersten Halbmillimeter maximal und nehme von da aus allmählich basalwärts ab. Wir beschränken uns auf einen einzigen Fall, in dem die Verteilung der spezifischen Sensibilität folgende sei:  
10 8 6 5 4 3 2 1 0.

Daß diese Annahme den Bedingungen genügt, zeigt die Berechnung:

$$\text{Spitze} = 1\frac{1}{2} \text{ mm}$$

$$\text{Spitze} = 1 \text{ mm}$$

$$\text{Im Sinn d. Spitze wirken: } 50 + 24 + 6 = 80 \quad 30 + 8 = 38$$

$$\text{Im Sinn d. Körpers wirken: } 5 + 12 + 15 + 14 + 9 = 55 \quad 6 + 15 + 20 + 21 + 18 + 11 = 91$$

C. Zunahme der Sensibilität vom Wurzelende bis zu einer bestimmten Stelle und dann wieder Abnahme;  
z. B.:

Halbmillimeter	1	2	3	4	5	6	7
Spezifische Sensibilität	0	10	8	5	3	1	0
	Spitze = $1\frac{1}{2}$ mm				Spitze = 1 mm		

Im Sinn der Spitze wirken:  $30 + 8 = 38$  10.

Im Sinn des Körpers wirken:  $5 + 9 + 5 = 19$   $8 + 15 + 15 + 7 = 45$ .

Man sieht leicht ein nach diesen Proben, daß eine große Menge von Annahmen über die Verteilung der geotropischen Sensibilität sich mit den experimentellen Befunden Haberlandts wohl vereinen läßt. Fragt man, ob diese alle gleich wahrscheinlich sind, so wird man Haberlandt recht geben, wenn er seine erste Annahme (empfindlich ist nur eine Zone zwischen 1 und  $1\frac{1}{2}$  mm rückwärts vom Ende der Wurzel) unwahrscheinlich nennt; denn diese Zone zeichnet sich morphologisch in keiner Weise aus. Wahrscheinlicher wäre die Annahme II Haberlandts, z. B. in der hier unter A ausgeführten Form. Denn morphologisch würde das heißen, das Statolithenorgan ist Hauptsitz der Geoperzeption. Genau ebensoviel Wahrscheinlichkeit kommt aber auch unserer Annahme C zu, und diese sagt, daß das Transversalmeristem in erster Linie sensibel ist. — Eine Entscheidung zwischen diesen beiden Annahmen A und C wäre im Interesse der Begründung oder Widerlegung der Statolithentheorie sehr erwünscht. Diese Entscheidung ist aber durchaus noch nicht gefallen.

Aus den Versuchen Haberlandts läßt sich demnach unseres Erachtens nur entnehmen, daß die obersten  $1\frac{1}{2}$  mm maximale Sensibilität aufweisen, und daß von hier aus eine Reizleitung basalwärts erfolgt. Ob auch die Wachstumszone den Schwerereiz direkt aufnehmen kann, das wissen wir nicht sicher. Der Beweis, den Haberlandt für die Perzeption in der Wachstumszone gegeben zu haben glaubt, ist ein doppelter. Er weist darauf hin, daß nach Wiesner dekapitierte Wurzeln tatsächlich geotropisch reagieren, wenn nur eine stärkere Schleuderkraft auf sie einwirkt, und er bestätigt dieses Resultat durch eigene neue, kritische Versuche. Es ist uns aber nicht bekannt, wie diese Versuche zu deuten sind. Ob so, daß durch die Dekapitation die Wurzel leidet und deshalb nur noch auf stärkere Reize reagiert, oder ob auch die normale, mit Spitze versehene Wurzel in der Wachstumszone auf die Schwerkraft nicht reagiert. Im letzteren Fall würde also bei einer normalen

geotropischen Reizung tatsächlich die Wachstumszone außer Betracht bleiben, sie wäre nicht »geotropisch« im eigentlichen Sinn des Wortes. — Haberlandt sucht aber weiterhin nachzuweisen, daß die Wachstumszone der intakten Wurzel sogar auf Schleuderkräfte reagiere, die kleiner sind als  $g$ ; er glaubt, dies aus einigen seiner Piccardversuche schließen zu dürfen<sup>1</sup>.

Er schreibt S. 594: »Da bei 1 mm langer Wurzelspitze die Krümmung im Sinne der Wachstumszone schon dann erfolgt, wenn die Anzahl der Umdrehungen pro Sekunde nur 5—6 beträgt, wenn also die Fliehkräfte, die auf die einzelnen Stellen der Wachstumszone einwirken, kleiner sind als  $g$ , so folgt daraus, daß die Sensibilität der Wachstumszone schon unter normalen Verhältnissen und nicht erst bei Rotationsversuchen, wenn die Fliehkraft viel größer ist als  $g$ , zur Geltung kommt«.

Wir können diesen Versuchen nicht die Bedeutung zuerkennen, die ihnen Haberlandt beilegt. Wie oben dargelegt, können die Ergebnisse der Piccard-Versuche auch verstanden werden, ohne daß in der Wachstumszone (d. h. in der Zone maximalen Wachstums) Geoperzeption besteht. Die Haberlandtschen Versuche könnten also erst dann die Bedeutung haben, uns über die Größe der in der Wachstumszone noch wirksamen Schwerkraft zu belehren, wenn anderwärts nachgewiesen wäre, daß an dieser Stelle Geoperzeption erfolgt. Haberlandt hat außerdem über die Größe der wirksamen Kräfte keine exakten Angaben gemacht, weil er die Fliehkräfte in ihrer vollen Größe ansetzt, während doch nur die senkrecht auf der Wurzel wirksame Komponente in Betracht kommt, und weil er außerdem die Entfernungen von der Achse nicht auf der unter  $45^{\circ}$  geneigten Wurzel gemessen hat. Vor allem aber muß man gegen seine Versuche den Einwand machen, daß sie nur fünfmal ausgeführt worden sind;

<sup>1</sup>) Wenn wirklich die Wachstumszone auch für Schleuderkräfte von  $g$ -Größe (oder noch geringere) empfindlich wäre, dann könnte ein Versuch Czapeks nicht stimmen. Wenn eine nach Czapekscher Glaskäppchenmethode gekrümmte Wurzelspitze senkrecht abwärts gerichtet ist, während die Wachstumszone horizontal liegt, müßte in dieser letzteren dauernd eine Krümmung induziert werden. Erst wenn diese Krümmung eingetreten wäre, könnte sie durch den Einfluß der Spitze wieder ausgeglichen werden.

dabei ergab sich viermal eine Reaktion im Sinn des Körpers, einmal im Sinn der Spitze.

Nachdem nun durch diese kritische Besprechung gezeigt worden ist, wie wenig genau wir noch über die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzel orientiert sind, soll im folgenden versucht werden, diese Frage durch weitere Untersuchungen aufzuhellen.

## 2. Der Piccardsche Versuch.

Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß Haberlandt durch Verbesserung des Apparats und durch genaue Angaben über die Größe der »Spitze« ganz beträchtliche Fortschritte gegenüber Piccard gebracht hat. Ein Mangel kann noch darin erblickt werden, daß die Wurzeln in der Nutationsebene gereizt wurden (wenigstens ist das aus Haberlandts Figur 1 zu schließen) und daß die Zahl der Versuche noch etwas gering ist. Haberlandt berichtet über 31 Versuche an Faba, 10 an Lupinus, 6 an Phaseolus; er sagt aber S. 584: . . . »es kann nicht überraschen, wenn zahlreiche Wurzeln beim Piccardschen Versuch eine bestimmte Antwort verweigern und . . . sich entweder gar nicht krümmen oder was häufiger der Fall ist, unregelmäßige »Nutationen« ausführen . . . Allerdings ist nicht zu vergessen, daß auch eine mangelhafte Einstellung, eine nicht ganz genaue Zentrierung der Wurzel zu scheinbaren Nutationen führen muß. — In den nachfolgenden Tabellen sind nur jene Keimwurzeln aufgenommen worden, die in ganz bestimmter, unzweideutiger Weise reagiert haben«. Es wäre wichtig gewesen zu wissen, wie viele von der Gesamtzahl das taten.

Solche Überlegungen waren es nicht, die mich zur Ausführung Piccardscher Versuche veranlaßten. Nach den Erfahrungen von Pekelharing gilt für den Geotropismus das Reizmengengesetz, das kurz zuvor von Blaauw und Fröschel beim Phototropismus nachgewiesen war. Ich hoffte durch Bestimmung der Präsentationszeiten bei den verschiedenen möglichen Wurzelstellungen im Piccard-Versuch eine Einsicht in die Verteilung der Sensibilität zu gewinnen. Haberlandt hat stets eine halbe Stunde oder länger gereizt; schon meine ersten Versuche zeigten, daß eine so lange Reizdauer jedenfalls nicht immer nötig ist.



Der zu den Versuchen verwendete Apparat war folgender: Ein Siemens-Schuckert-Drehstrommotor von  $\frac{1}{10}$  Pferdekraft machte etwa 23 Umdrehungen in der Sekunde. Durch Schnurlauf wurde seine Bewegung ohne Geschwindigkeitsänderung auf die horizontale Achse des Rezipienten für die Pflanzen übertragen. Es war das ein Behälter aus starkem Zinkblech, 9 cm hoch, 4 cm breit und 10 cm tief. (Vergl. den Längsschnitt Fig. 2.) Die Achse A endete in diesem Rezipienten mit einer Spitze, wie bei Haberlandt. Die nach außen gekehrte Wand D des Rezipienten konnte als Deckel ganz entfernt werden; außerdem konnte eine Wand W zurückgeklappt werden. An den in Fig. 2 sichtbaren Kanten sind zwei Schrauben  $S_1$  und  $S_2$  angebracht, die zusammen mit je 2 Schrauben an den Seitenwänden des Rezipienten (vergl. den Grundriß Fig. 3  $s_1, s_2, s_3, s_4$ ) einen Rahmen tragen, der mit der Achse einen Winkel von  $45^\circ$  bildet. Er wird mit Hilfe der Schrauben nicht nur

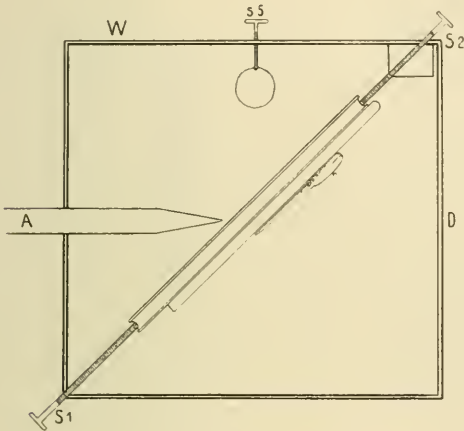


Fig. 2.

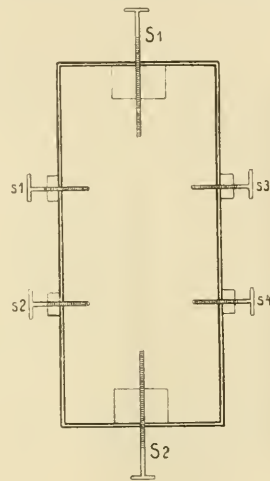


Fig. 3.

gehalten, sondern er kann auch weitgehend verschoben werden. Am Rand trägt dieser aus Aluminium gefertigte Rahmen (Fig. 4) eine Nut, in die die Schraubenden eingreifen, auf seiner Außenseite hat er Führungen für andere kleinere Rähmchen (Fig. 5), die zur Befestigung der Wurzeln dienen. Diese kleinen Rahmen waren in größerer Anzahl vorrätig. Sie enthalten einen Objektträger, dem oben eine Korkplatte ansitzt. Auf dem Kork wurden die Kotyledonen zunächst mit Nadeln derartig angespießt (Fig. 5 a), daß die linke Flanke der Pflanze dem Objektträger anliegt und die gerade gewachsene Wurzel möglichst genau in der Mittellinie des ganzen Rähmchens steht. Darauf werden die Kotyledonen durch Gips unverrückbar an dem Kork befestigt und die so präparierten Pflanzen kommen in senkrechter Stellung in einen sehr feucht gehaltenen Raum, aus dem sie nach Bedarf zu den Versuchen herausgeholt werden. Das Rähmchen mit der Pflanze wird in den größeren Rahmen eingeschoben (vgl. Querschnitt 5 b); eine Feder schnappt ein und hält es fest. Nun kommt der große Rahmen in den Rezipienten und an diesem wird die Oberseite zugeklappt und mit der Schraube

$s_5$  befestigt. Darauf wird mit Hilfe der Schrauben  $s_1$ — $s_4$  die Pflanze genau zentriert und durch  $S_1$ ,  $S_2$  der Spitze die gewünschte Länge gegeben, dann wird auch der Deckel des Rezipienten geschlossen, und die Rotation kann beginnen. Bei der Aufstellung der Pflanzen schienen mir besondere Vorsichtsmaßregeln nötig, einmal um richtig zentrieren zu können, da ja Haberlandt in dieser Hinsicht Schwierigkeiten fand, zweitens um die Länge der Spitze recht genau zu bestimmen. Nachdem die Achse des Rotationsapparats genau horizontal stand, wurde in ihrer Verlängerung auf besonderem Tisch ein Horizontalmikroskop mit  $12\frac{1}{2}$ facher Vergrößerung aufgestellt, das ein für alle Male unverrückt an dieser Stelle blieb. In sein Okular war ein Netzmikrometer (Leitz, No. 129) eingelegt, dessen Teilung zufällig genau einem halben Millimeter des Objektes entspricht (unter  $45^\circ$  gesehen; in Wirklichkeit also 0,7 mm). Die Fig. 6 stellt dieses Netzmikrometer in 25 cm Entfernung vom Okular des Horizontalmikroskops gezeichnet dar; sie zeigt, wie genau hier die Einstellung

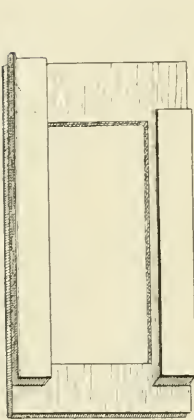


Fig. 4.

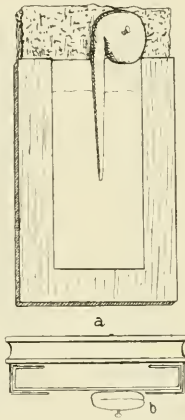


Fig. 5a u. 5b.

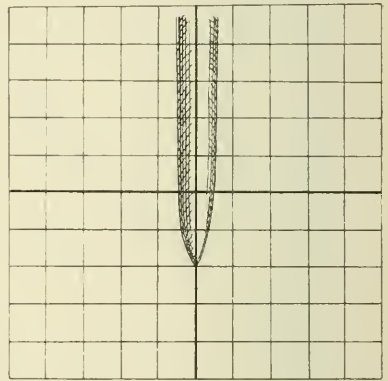


Fig. 6.

der Pflanze geschehen konnte; die dargestellte Wurzel schaut 1 mm über das Rotationszentrum vor. Das Einsetzen und Zentrieren einer Pflanze konnte in sehr kurzer Zeit erfolgen und da zudem die Pflanze während der Einstellung mehrfach gedreht wurde, konnte sie nicht geotropisch induziert werden.

Die Größe der Schleuderkraft wird nach der Formel

$$F = \frac{4,024 \times r}{t^2}$$

berechnet.  $t$  ist nach dem eben gesagten  $= \frac{1}{23}$ ; nehmen wir  $r$  zu 1 mm, also zu 0,001 m, so gibt das  $F = 2,129$ . D. h. die auf einen Punkt in 1 mm Entfernung von der Achse einwirkende Kraft ist rund  $= 2$  g. Da nun aber die Wurzel unter  $45^\circ$  zur

Achse steht, so ist der Punkt, den wir betrachten, nur 0,7 mm von der Achse entfernt. Aber auch die 1,4 g, die auf ihn wirken, kommen nicht voll zur Geltung, da sie unter  $45^{\circ}$  angreifen. In Betracht kommt (sofern das Sinusgesetz auch für Kräfte  $\leq g$  gilt) nur die senkrecht auf der Wurzel angreifende Kraft, und diese ist = 1. Also in einem Punkt der Wurzel, der — auf der Wurzel gemessen! — einen Millimeter von der Achse absteht, herrscht  $F = 1$  g. Mit jedem Millimeter, den wir weiter von der Achse nach außen gehen, steigt dann die Fliehkraft um

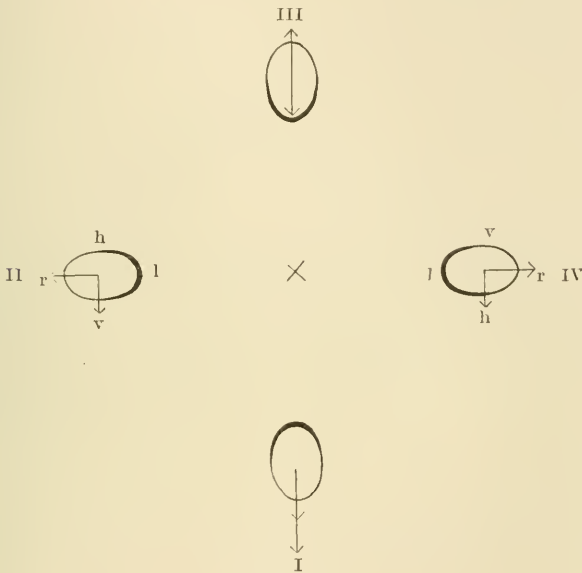


Fig. 7.

1 g. Für die beiden Stellungen, die uns besonders interessieren, Spitze = 1 mm und 1,5 mm, ergibt sich demnach folgende Verteilung der Fliehkraftwirkung:

	Spitze = 1 mm	Spitze = 1 1/2 mm
	Größe der Fliehkraft	Größe der Fliehkraft
Bei Punkt o (Ende)	1 nach links	1 1/2 nach links
„ „ 1 mm	o	1/2 „ „
„ „ 1 1/2 „	o	o
„ „ 2 „	1 nach rechts	1/2 nach rechts
„ „ 3 „	2 „ „	1 1/2 „ „
„ „ 4 „	3 „ „	2 1/2 „ „

Es bleibt noch zu untersuchen, ob beim Piccardschen Versuch wirklich nur die Fliehkraft einwirkt, oder ob man auch die Schwerkraft mit berücksichtigen muß. Bei dieser Überlegung wird es gestattet sein, die kontinuierliche Rotationsdrehung auf der Zentrifuge sich durch eine intermittierende Reizung ersetzt zu denken, bei der die Wurzel in folgenden Lagen gleich lange verweilt:

- Lage I in der Vertikalebene Spitze nach oben  
 „ II „ „ Horizontalebene „ „ rechts  
 „ III „ „ Vertikalebene „ „ unten  
 „ IV „ „ Horizontalebene „ „ links

Die Fig. 7 stellt diese vier Lagen im Querschnitt dar; die Wurzeln sind als Ellipsen gezeichnet, da sie ja unter  $45^\circ$  geschnitten sind. Es ist angenommen, daß

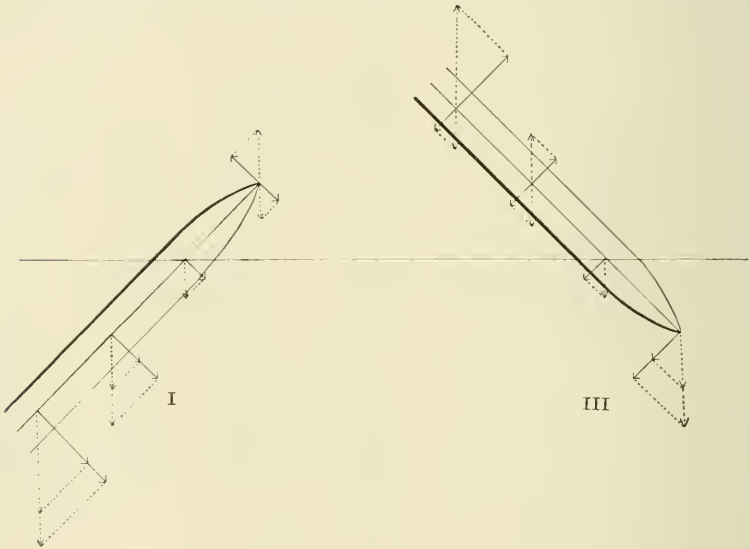


Fig. 8.

die Wurzeln in der Wachstumszone durchschnitten sind und daß die stärker ausgezogene Flanke die linke sei.

Betrachten wir zunächst die antagonistischen Lagen II und IV. Die Fliehkraft wirkt radial nach außen, die Schwerkraft nach unten. Da demnach in Lage II die Schwerkraft nach der Vorderseite der Wurzel (*v*), in der Lage IV dagegen nach der Hinterseite gerichtet ist, so heben sich diese Wirkungen auf und es bleiben nur die Fliehkräfte übrig. — In den Lagen I und III dagegen wirken Fliehkraft und Schwerkraft in derselben Ebene ein, jedoch so, daß sie sich in I addieren, in III subtrahieren. Demnach muß in Lage III stets eine schwächere Wirkung nach außen erfolgen als in Lage I und wenn die Fliehkraft kleiner ist als die Schwerkraft, wird sich in Lage III statt der nach außen gerichteten Kraft eine nach innen gerichtete ergeben. Um die Einzelheiten voll zu verstehen, benutzen wir den Längsschnitt Fig. 8, in dem wieder die linke Flanke stärker ausgezogen ist.

Dann ergibt sich für die in unseren Versuchen verwendete Fliehkraft, deren senkrechte Komponente pro Millimeter Wurzel vom Zentrum aus jeweils um 1 g zunimmt, wenn man bedenkt, daß auch von der Schwerkraft immer nur die senkrechte Komponente = 0,7 g wirkt, folgendes:

	Spitze der Wurzel = 1 mm	
	Größe der wirksamen Kraft	
	in Lage I	in Lage III
am Wurzelende	1 - 0,7 = 0,3 nach links	1 + 0,7 = 1,7 nach links
bei 1 mm (Achse)	0,7 „ rechts	0,7 „ „
„ 2 „	1 + 0,7 = 1,7 „ „	1 - 0,7 = 0,3 „ rechts
„ 3 „	2 + 0,7 = 2,7 „ „	2 - 0,7 = 1,3 „ „
„ 4 „	3 + 0,7 = 3,7 „ „	3 - 0,7 = 2,3 „ „

Es besteht also tatsächlich in den beiden Lagen eine verschiedene Reizung. Fast alle betrachteten Punkte werden in den beiden Lagen gleichsinnig (d. h. der Reiz trifft die gleiche Flanke) aber ungleich stark gereizt. Nur am Achsenpunkt sind die Reizungen ungleichsinnig; da sie aber hier gleich stark sind, so heben sie sich auf. Es ist aber klar, daß beim Übergang vom Wurzelende mit Reizwirkung nach links zu den Zonen, in denen Reizwirkung nach rechts erfolgt, auch solche Punkte liegen müssen, die ungleichsinnig und ungleich stark gereizt werden<sup>1</sup>. Bei näherer Überlegung ergibt sich dann, daß alle diese ungleichen Reizungen in den antagonistischen Lagern genau den gleichen Erfolg haben müssen, wie wenn der Mittelwert aus den beiden Reizgrößen in jeder von ihnen wirkte.

Nimmt man nun die Mittelwerte der jeweils an einem bestimmten Punkt in den beiden Lagen wirksamen Kraft, so ergibt sich folgendes:

am Wurzelende	1 g nach links
bei 1 mm	0 g
„ 2 „	1 g „ rechts
„ 3 „	2 g „ „
„ 4 „	3 g „ „

Da diese Werte mit den oben (S. 171) erhaltenen übereinstimmen, kommen wir zu dem Resultat, daß die Schwerkraft außer Betracht bleiben kann.

Während des Schleuderns befindet sich der Keimling in feuchter Luft; der Rezipient wird mit Filtrierpapier ausgelegt, das unmittelbar vor Beginn des Versuches kräftig begossen wird. Ich habe keinerlei Anzeichen bemerkt, daß die Wurzeln unter Trockenheit gelitten hätten. Nach Beendigung des Schleuderns kamen die Pflanzen wieder in den feuchten Raum auf den Klinostaten. Dort wurden nach 1—1<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunden die eingetretenen Krümmungen beobachtet. Bei der im Versuchsraum

<sup>1</sup>) Je schwächer die Fliehkraft ist, desto größer wird diese Zone der Wurzel, in der die antagonistischen Seiten in entgegengesetzter Richtung aber ungleich stark gereizt werden.

herrschenden Temperatur von 18—19° C trat die normale geotropische Krümmung in einer Stunde ein.

Es war nun also zu untersuchen, wie kurz man die Piccardsche Reizung einwirken lassen kann, ohne daß die Krümmung ausbleibt. Als ich diese Versuche begann, war zunächst die Präsentationszeit bei normaler geotropischer Reizung an Lupinenwurzeln bestimmt worden. Dem Vorgang Bachs entsprechend leider an einer relativ kleinen Anzahl von Exemplaren. Es ergab sich der Wert 6—7 Minuten (bei 19°). Später stiegen mir viele Bedenken gegen diese Bestimmung auf, weil ich bei gelegentlichen Neuprüfungen auch niedrigere Werte erhielt. Es wurde dann unter möglichst konstanten äußeren Verhältnissen eine größere Anzahl von Pflanzen zur Untersuchung verwendet. Folgende Werte wurden erhalten:

Dauer der Präsentation bei 18—19° C in Min.	9	8	7	6	5	4	3	2
Anzahl der Wurzeln	30	31	86	100	37	140	110	20
Anzahl der geotropischen Krümmungen	28	13	58	64	30	59	36	2
Prozentsatz der geotropischen Krümmungen	93	42	67	64	81	42	33	10

Man bemerkt sofort die weitgehende Variation. Sie erfolgt aber nicht in stetiger Weise. Vielmehr fallen die Werte für 8' und 5' stark aus der Reihe heraus; beide sind an einer geringen Anzahl von Pflanzen gewonnen. Berücksichtigt man nur die Werte, die an mehr als 100 Exemplaren gewonnen sind, so ergibt sich: 7' 67% — 6' 64% — 4' 42% geotropisch.

Man wird also die Präsentationszeit (PZ) auf 5' zu setzen haben, aber sich doch klar darüber sein, daß ein solcher Mittelwert für den Einzelfall ohne große Bedeutung ist. Bei der einzelnen Wurzel weiß man nach obiger Tabelle nicht, ob sie schon nach einer Präsentation von 2' oder erst nach 9' reagiert. Und dabei zeigten weitere Versuche, die von Fräulein Dr. Stoppel ausgeführt wurden, daß auch die oben angeführten Mittelwerte noch an einem viel zu kleinen Material gewonnen sind und deshalb recht unzuverlässig erscheinen. Fräulein Stoppel fand:

Dauer der Expos. bei (18°)	15'	12'	10'	7'	6'	5'	4'	2'
Anzahl	25	69	129	188	120	29	103	40
Geotropisch	21	53	79	127	76	17	65	18
Prozente der geotr.	84	77	61	67	63	59	63	45

Die Werte dieser Tabelle geben noch weniger als die obigen

eine gute Variationskurve. Die Anzahl der Exemplare, die nach 4, 6, 7, 10' reagiert haben, ist fast ganz die gleiche<sup>1)</sup>

Die mitgeteilten Erfahrungen lassen die Bestimmung der PZ als eine recht unsichere erscheinen und geben vielleicht den Forschern recht, die überhaupt den Begriff PZ streichen möchten. Bei der großen Wichtigkeit, den die PZ aber beim Reizmengengesetz gewonnen hat, möchten wir nicht so radikal vorgehen und lieber eingehendere Untersuchungen abwarten. Soviel ist aber klar, daß eine exakte PZ-Bestimmung im Piccardschen Versuch und eine Vergleichung der dort gewonnenen Werte mit den bei Normalreizung erzielten ganz unmöglich ist. Ehe ich indes zu dieser Erkenntnis kam, hatte ich eine ganze Anzahl von Piccard-Versuchen angestellt, deren Ergebnisse durchaus mit der jetzigen Erkenntnis harmonieren, insofern als sich zeigte, daß eine PZ-Bestimmung nicht durchführbar ist. Es kam außerordentlich häufig vor, daß bei einer Versuchsreihe die ersten 10 Exemplare zu 60 oder mehr Prozent eine bestimmte Krümmung gaben, während ein zweites Mal wieder 10 Exemplare bei gleicher Reizdauer und gleicher Spitzenlänge überhaupt nicht reagierten. Deshalb mußte ich die ursprüngliche Absicht ganz aufgeben und will nur über die Richtung der Krümmung bei den verschiedenen Stellungen Mitteilung machen. Meine Versuche ergeben gegenüber Haberlandt nichts Neues.

Das Lupinenmaterial wurde im Raum für konstante Temperatur nach Entfernung der Samenschale in Sägespänen ausgesät und erreichte in 2 Tagen die für den Versuch passende Länge der Wurzel von etwa 1—2 cm. Die Wurzeln wuchsen so gerade, daß nur ganz ausnahmsweise ein Exemplar nicht verwendet werden konnte. Da die Schleuderversuche oft nur

<sup>1)</sup> Überblickt man die Präsentationszeitbestimmungen Bachs, die eingehendsten, die bis jetzt vorliegen, so wird man an ihrer Exaktheit zweifeln müssen, da sie an einer geringen Anzahl von Exemplaren gewonnen sind. Es müßten denn die Epikotyle, mit denen Bach in erster Linie gearbeitet hat, gleichmäßiger reagieren als die Wurzeln. Betrachten wir ein Beispiel Bachs: Tab. 2, S. 7 gibt an, die PZ des Phaseolusepikotylen sei 3—4'. Bei 3 Min. sind nur 4 Exemplare untersucht, von denen zwei reagierten. Wer kann wissen, wie der Prozentsatz der reagierenden bei 3' ausgefallen wäre, wenn B. 100 anstatt 4 untersucht hätte. In ähnlicher Weise findet man sehr häufig bei Bach den Zeitwert, der kleiner sein soll als die PZ an einer außerordentlich geringen Anzahl von Exemplaren bestimmt.

3—10', ausnahmsweise auch 15 und 20' dauerten, so blieben viele Exemplare hinterher auf dem Klinostaten völlig gerade. Sie sind dann für uns ganz ohne Interesse. Sehr selten habe ich unregelmäßige Krümmungen zur Seite beobachtet, die Haberlandt gestört haben, wohl deshalb, weil ich ausschließlich mit der weißen Lupine arbeitete, die ein außerordentlich günstiges Objekt für solche Versuche ist.

Da die Wurzeln immer in der gleichen Weise in den Apparat eingeführt wurden, so daß die linke Flanke nach der Achse zu schaute, so mußte, wie ein Blick auf Fig. 2 zeigt, bei überwiegender Schleuderkraftwirkung in der Spitze Krümmung nach rechts, bei überwiegender Schleuderkraftwirkung im Körper Krümmung nach links eintreten. Die folgende Tabelle gibt Aufschluß über die gewonnenen Ergebnisse:

Länge der Spitze	Anzahl d. Vers.	nach links	gerade	nach rechts
0 mm	43	22	20	1
1/2 „	32	19	9	4
1 „	26	6	18	2
1 1/2 „	13	1	5	7
2 „	42		16	26
2 1/2 „	29		13	16

Das Ergebnis stimmt also ungefähr mit dem Haberlandts; im Sinn der Spitze reagieren die Wurzeln, wenn 1 1/2 mm über die Achse vorsteht, im Sinn der Basis, wenn 1 mm vorsteht. Allein das Resultat ist nicht ganz so glatt wie bei Haberlandt; namentlich bei einer 1 mm langen Spitze haben schon mehrere Wurzeln im Sinn der Spitze reagiert.

Über die Dauer der Expositionszeiten soll zum Schluß nur kurz folgendes mitgeteilt werden:

Länge der Spitze	Anzahl der Exemplare	Es reagieren	
		im Sinn der Spitze	nach Exposition von Min.
2 mm	8	8	4
„ „	10	10	6
„ „	10	7	7
„ „	8	7	10
1 1/2 „	10	6	15



Länge der Spitze	Anzahl der Exemplare	Es reagieren	
		im Sinn der Basis	nach Exposition von Min.
1 mm	11	1	5—12
„ „	26	12	15 u. 20
1/2 „	20	13	7 u. 8
0 „	20	4	2 u. 3
„ „	20	16	4 u. 5

Man bemerkt, daß bei den kritischen Stellungen, Spitze = 1 und 1 1/2 mm, hohe Expositionen nötig sind, während in den anderen Fällen schon Expositionen von 4—8 Minuten genügen, also etwa Zeiten, die der normalen Präsentationszeit entsprechen.

### 3. Operative Eingriffe.

Durch den Piccardschen Versuch, so wie er von Haberlandt ausgeführt wurde und hier bestätigt werden konnte, ist bewiesen, daß die oberste Spitze der Wurzel geotropisch stark sensibel ist und basalwärts Reize aussenden kann. Ob auch die Wachstumszone G-Reize aufnimmt, darüber sagt der Piccardsche Versuch direkt nichts. Man kann nur mit Haberlandt auf die Versuche an dekapitierten Exemplaren hinweisen und sagen, daß diese auf größere Schleuderkräfte reagieren. Da wir aber von anderen Objekten wissen, daß man eine größere Schleuderkraft stets durch eine kleinere von entsprechend längerer Dauer ersetzen kann, so bleibt die tagelange Reaktionslosigkeit geköpfter Wurzeln unter der Einwirkung der Schwerkraft unverständlich, und man kann es füglich bezweifeln, daß die Wurzel wirklich »Geotropismus« in der Wachstumszone besitzt. Auch über die Größe der sensiblen Spitze läßt sich nichts ganz Genaues aus dem Piccardschen Versuch schließen. So hat denn dieser Versuch zwar die alte, von Darwin angeregte Frage zweifellos zugunsten Darwins entschieden, aber er hat keine Antwort gegeben auf die neuerdings hinzugekommene Frage: ist es der Statolithenapparat der Haube, dem die maximale Perzeptionsbefähigung zukommt, oder findet sich diese etwa an anderer Stelle? Haberlandt konstatiert S. 600, daß die Statolithentheorie befriedigend mit dem Piccardschen Versuch übereinstimme, und S. 597 sagt er:

»Der größeren Empfindlichkeit der Wurzelspitze entspricht der vollkommeneren Statolithenapparat der Wurzelhaube; die geringere Empfindlichkeit der Wachstumszone hat ihren Sitz im Periblem des Wurzelkörpers, das bei allen zu den Versuchen verwendeten Pflanzen mehr oder minder reich ist an Stärkekörnern. In den ersten Millimeterzonen ist die Stärke bei *Vicia Faba* sehr feinkörnig und gleichmäßig in den Zellen verteilt. In der Zone schnellsten Wachstums sind die Stärkeköerner weit größer und in 1—2 cm langen Wurzeln auch umlagerungsfähig. . . . Bei *Lupinus albus* ist die im Periblem des Wurzelkörpers auftretende Stärke im ganzen recht feinkörnig und nur in der geotropischen Krümmungszone etwas grobkörniger. . . . Eine schwache Neigung, dem Zuge der Schwere zu folgen, ist nicht zu verkennen. . . . Übrigens ist von Němec sowohl wie von mir schon wiederholt betont worden, daß die Umlagerungsfähigkeit keine *conditio sine qua non* für die Statolithenfunktion der Stärkeköerner bildet.« Und S. 599 steht: »Es muß wohl auch eine verschieden große Empfindlichkeit der reizbaren Hautschichten der Protoplasten in Haube und Wachstumszone angenommen werden.«

Die kritischen Ausführungen im ersten Abschnitt sollen hier nicht wiederholt werden; es genügt zu sagen, daß diese Darlegungen Haberlandts nicht frei sind von willkürlichen Deutungen. Zweifellos wäre es für die Statolithentheorie angenehmer gewesen, wenn sich die Behauptung Němecs hätte beweisen lassen, daß nur die Haube und in dieser nur die *Columella* geotropisch reizbar ist.

Bei dieser Lage der Dinge nahm ich meine Zuflucht zu Resektionsversuchen. In der ersten Periode der Forschung auf diesem Gebiet wurden operative Eingriffe ohne alle Kritik verwendet und weitgehende Schlüsse aus dem Verhalten operierter Pflanzen gezogen. Später erschien dann jeder solcher Eingriff bedenklich und man wollte mit verstümmelten Pflanzen lieber gar nicht experimentieren. Fitting hat aber neuerdings gezeigt, daß man mit der nötigen Vorsicht sehr wohl Schlüsse aus dem Verhalten eingeschnittener Pflanzen ziehen kann.

Da fast alle meine Resektionsversuche an der weißen Lupine ausgeführt wurden, so empfehlen sich einige Vorbemerkungen

über den Bau und das Wachstum der Wurzel dieser Pflanze. Der Bau des Wurzelvegetationspunktes ist an Freihandschnitten besser als an Mikrotompräparaten zu studieren. Es hebt sich nämlich an jenen das Plerom sehr scharf vom Periblem ab, weil ersteres an seinem abgerundeten Ende frei von Interzellularen ist, während im Periblem schwarze Linien erscheinen, die von luftgefüllten Spalten herrühren. Die Fig. 9 zeigt, daß diese Interzellularen auch durch das Transversalmeristem hindurchgehen und auch in den peripherischen Teilen der Haube ver-

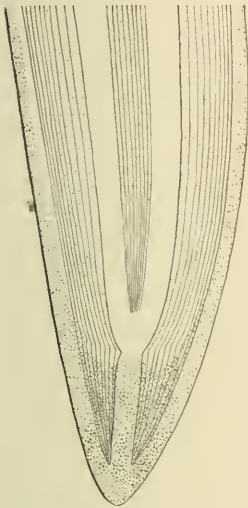


Fig. 9. *Lupinus albus*. Wurzelspitze längs. Vergrößerung 25.

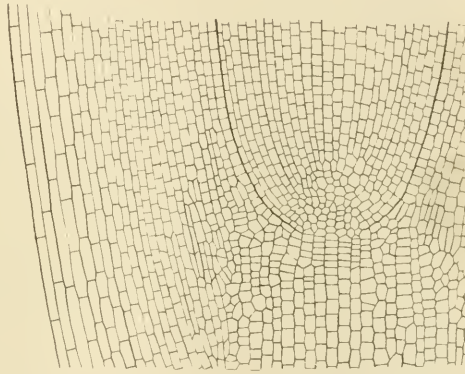


Fig. 10. *Lupinus albus*. Wurzelspitze Stück aus einem Längsschnitt durch die Pleromabwölbung und das Transversalmeristem. Vergrößerung 140.

laufen. Die zentralen Teile der Haube, die Columella, sind frei von Interzellularen. Die Fig. 10 stellt bei stärkerer Vergrößerung das Meristem der Wurzelspitze dar. Man sieht das Plerom sich abwölben; diese Stelle soll Pleromabwölbung genannt werden; sie zeichnet sich schon bei schwacher Vergrößerung sehr deutlich ab, so daß sie eine bequeme Marke bei Messungen abgibt.

Die Columella, gemessen vom Wurzelende bis zur Pleromabwölbung, war bei meinen Exemplaren von *Lupinus albus* im Durchschnitt 1 mm lang. Dabei ist zu bemerken, daß ausgesuchte Samen verwendet wurden; alle kleineren wurden ausge-

schlossen. Die Abweichungen von diesem Mittelwert betragen nach oben und unten je 0,12 mm. Diese Größenangaben beziehen sich auf Keimpflanzen, die bei 18—20° C 48 Stunden nach der Aussaat benutzt wurden. Wie es scheint, nimmt die Länge der Columella allmählich ab. Denn bei 20 gleichzeitig gesäten Pflanzen fand sich an 4 aufeinanderfolgenden Tagen als Mittelwert aus je 5 Exemplaren folgende Länge der Columella:

nach 2 Tagen	Länge der Wurzel	13 mm,	der Columella	1,12 mm
„ 3 „	„ „	40 „	„ „	0,98 „
„ 4 „	„ „	68 „	„ „	0,90 „
„ 5 „	„ „	100 „	„ „	0,77 „

Dabei wird wohl die Columella immerzu wachsen; die verminderte Größe rührt wohl von verstärkter Abstoßung der Endzellen her. Unter diesen Umständen ist es aber sehr schwierig, Angaben über die Wachstumsgeschwindigkeit der Columella zu machen. Bei mehreren Wurzeln wurde ein Teil der Spitze abgeschnitten und gemessen. 24 Stunden später wurde die Columella gemessen, die um 0,2 mm länger war, als nach der Größe des Abschnitts erwartet wurde. Somit dürfte der Zuwachs der Columella etwa 0,2 mm pro Tag betragen. Dieser Wert ist aber recht unsicher.

Über das Wachstum der Wurzel selbst sagen obige Messungen schon, daß es 27—32 mm pro 24 Stunden bei etwa 20° C betragen kann. Ähnliche Werte wurden auch sonst erzielt, wenn die Wurzeln sich in feuchten Sägespänen hinter einer Glasscheibe befanden. Im feuchten Raum war aber das Wachstum etwa um 20% geringer.

Über die Verteilung des Wachstums an der Wurzel ist es nicht so leicht, sichere Angaben zu machen. Das Anbringen von Tuschemarken schädigt immer das Gesamtwachstum. Zweifellos durch die Austrocknung, die ja zur Befestigung der Tusche unvermeidlich ist. Es wurden einmal Tuschemarken in Millimeterabstand angebracht und nach 9 Stunden mit dem Maßstab gemessen, ein zweites Mal wurden in beliebigen Abständen angebrachte Marken in Abständen von einigen Stunden mit dem Schraubenokularmikrometer gemessen. Die Resultate wurden graphisch aufgezeichnet und aus dieser Darstellung konnte dann leicht auch der Zuwachs der Millimeterzonen festgestellt werden.

## Zuwachs der mm-Zonen in 9 Stunden.

	Nach Methode I	Nach Methode II	
	Mittel aus 4 Exemplaren	Mittel aus 5 Exemplaren	Mittel aus 3 dekapi- tierten Exemplaren (1 $\frac{1}{2}$ mm)
9. mm	0,15	—	—
8. „	0,22	—	—
7. „	0,25	0,15	0,10
6. „	0,70	0,23	0,40
5. „	1,35	0,41	0,57
4. „	1,27	0,34	0,28
3. „	0,70	0,14	0,17
2. „	0,1	0,09	0,055 ( $\frac{1}{2}$ mm)
1. „ Spitze	0,0	0,09	—

Ist der Gesamtzuwachs bei der ersten Methode etwa auf die Hälfte des normalen gesunken, so erreicht er bei den anderen Messungen noch viel geringere Werte. Davon abgesehen aber zeigt sich, daß überall der maximale Zuwachs im 5. mm ist, dem der 4. fast gleichkommt. Auch die dekapierten Exemplare verhalten sich in dieser Hinsicht nicht anders<sup>1</sup>.

Nach diesen Vorbemerkungen können wir uns zu der Besprechung der einzelnen Operationen wenden. Es handelte sich um Dekapitationen in kleinem oder größerem Umfang, um Einschnitte von einer oder von 2 Seiten her, um Längsspaltungen und schließlich um Einstiche. Alle diese Versuche sind auch schon von anderen Autoren ausgeführt worden. Ich habe sie nochmals gemacht, um mir ein eigenes Urteil zu bilden. Ich kann nicht daran denken, alle meine Versuchsprotokolle hier mitzuteilen; denn sehr häufig geben diese wegen der individuellen Differenzen ein sehr unklares Bild.

## a) Entfernung eines Teils der Haube.

Die abgeschnittenen Spitzen wurden der Kante eines geschliffenen Objektträgers aufgesetzt und mit dem Okularmikrometer gemessen. Aus zahlreichen Versuchen wählen wir folgende aus:

<sup>1</sup>) Haberlandt hat beobachtet, daß nach Dekapitation die Zone maximalen Zuwachses sich verschiebt. Das bedarf nach diesen Erfahrungen noch durchaus der Bestätigung. H. teilt nur eine einzige Messung mit. l. c. S. 593.

Vers. 527. 10 Exemplare werden sofort nach der Dekapitation horizontal gelegt. Nach 5 Stunden sind alle geotropisch gekrümmt mit Ausnahme von No. 8 und 10. Die abgeschnittenen Spitzen messen:

1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9. 10.  
0,55 0,68 0,66 0,80 0,56 0,75 0,67 1,00 0,72 0,75 mm

Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß in allen außer No. 8 ein Stück Columella erhalten blieb. Man wird also schließen, daß eine mäßige Dekapitation bis zu 0,80 mm die Aufnahme geotropischer Reize nicht hindert, wenn auch die Reaktionszeit sehr erheblich verlängert wird gegenüber der normalen von etwa 1 Stunde bei 20° C.

Vers. 525. 16 Exemplare dekapiert und sofort horizontal gelegt.

No.	Länge der dekapierten Spitze	Erfolg nach Stunden						
		2	4	9	24	36	48	72
1	0,72 mm							grad
2	0,80 „							„
3	0,89 „							„
4	0,77 „				abwärts	abwärts	abwärts	abwärts
5	0,80 „					„	„	„
6	0,70 „					„	„	„
7	0,79 „							„
8	0,74 „							„
9	0,92 „							grad
10	0,89 „							„
11	0,30 „	Spur abw.	abwärts	} nicht weiter beobachtet				
12	0,53 „		„					
13	0,53 „	Spur abw.	„					
14	0,70 „		„					
15	0,56 „		„					
16	0,50 „		„					

In Übereinstimmung mit dem vorhergehenden Versuch zeigen auch hier die schwach dekapierten Exemplare (11—16) ein relativ rasches Eintreten des Geotropismus, doch bleiben schon bei Dekapitationen von 0,7 mm an die Krümmungen am ersten Tag ganz aus und treten erst am zweiten Tag oder noch später auf. Dabei ist sicher, daß diesen spät sich krümmenden Exemplaren das ganze Meristem und ein Teil der Columella erhalten blieb.

Vers. 528. 15 Lupinen werden in der unten angegebenen Länge dekapiert und erst 4 Stunden nach der Operation geotropisch gereizt. Schon  $1\frac{3}{4}$  Stunden nach Beginn der Reizung sind 12 von ihnen geotropisch:

	No. 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Länge der Spitze	0,84	0,75	?	?	0,80	0,66	0,46	0,30	0,63	0,58	0,58
$1\frac{3}{4}$ h nach Reizung	grad	aufw.	schwach abw.	schwach abw.	grad			stark abw.			
$2\frac{3}{4}$ h	„	„	„	„	„			„	„		
				No. 12	13	14	15				
Länge der Spitze				0,72	0,60	0,77	0,69				
$1\frac{3}{4}$ h nach Reizung				seitl.		abwärts					
$2\frac{3}{4}$ h				„		„					

Vers. 548. 20 Lupinen werden 0,4—0,5 mm dekapitiert und 5<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunden nach der Operation geotropisch gereizt. Gleichzeitig werden 10 intakte Exemplare zur Kontrolle horizontal gelegt.

Nach 1<sup>h</sup> 10' sind 8 Kontroll Exemplare und 15 Versuchsexemplare geotropisch.

„ 1<sup>h</sup> 30' „ alle „ „ alle „ „

Vers. 561. Bestimmung der Präsentationszeit dekapitierter Wurzeln. Die PZ normaler Exemplare war zur Zeit der Ausführung dieses Versuches zu 7' angenommen (vergl. S. 174).

20 Exemplare werden dekapitiert:

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
mm	0,70	0,75	0,85	0,75	0,70	0,60	0,70	0,60	0,55	0,50
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
mm	0,60	0,75	0,60	0,70	0,70	0,80	0,60	0,70	0,70	0,70

5<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunden später werden sie auf 7' horizontal gelegt im feuchten Raum. Darauf werden sie rasch um 180 gedreht und beginnen auf dem Klinostaten zu rotieren. Schon die geotropische Reizung fand auf dem (stillstehenden) Klinostaten statt. Nach einer Rotation von 1<sup>h</sup> 10' ergibt sich folgendes Resultat (g = geotropisch):

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
g	g	g	g	o	g	g	?	o	?	g	o	o	g	g	g	g	g	g	g

Es sind also mindestens 14 von den 20 geotropisch.

Aus den mitgeteilten Versuchen läßt sich folgendes schließen:

Durch die Entfernung eines Spitzenstückes, dessen Länge bis zu 0,7 und 0,8 mm gehen kann, wird die geotropische Reaktion nur verspätet, nicht verhindert. Es beruht die Verzögerung zweifellos auf einer Shockwirkung der Wunde, denn wenn man einige Stunden (etwa 4—5) nach der Operation vergehen läßt und reizt dann, so tritt nicht nur die Reaktion ungefähr mit der gleichen Geschwindigkeit ein wie an intakten Exemplaren, sondern es zeigen auch die dekapitierten eine sehr große Empfindlichkeit, da 14 von 20 schon nach einer Reizung von 7' reagieren. Man kann bei der jetzigen Sachlage bezüglich der Präsentationszeit (S. 174) nicht behaupten, daß eine derartige Dekapitation von 0,55—0,80 mm, wie sie in Vers. 561 ausgeführt wurde, die PZ gar nicht herabsetzt. Wohl aber kann man sagen, daß sie das nicht wesentlich tut. Somit kommen wir zum Schluß, daß mehr als die Hälfte der Haube vollkommen entfernt werden kann, ohne daß darum — von der momentanen Shockwirkung abgesehen — die geotropischen Eigenschaften der Wurzel irgendwie nachweisbar leiden.

Auf der anderen Seite zeigt Vers. 525, daß eine stärkere Dekapitation, auch wenn sie noch lange nicht die ganze Colu-

mella entfernt und wenn sie auch das Transversalmeristem beläßt, doch für mehrere Tage den Geotropismus vernichtet.

Wenn die Statolithentheorie richtig wäre, sollte man eigentlich erwarten, daß die Entfernung von  $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$  der Haube die geotropische Sensibilität der Wurzel erheblich herabsetzt. Immerhin bleibt aber ihren Verteidigern die Möglichkeit, zu sagen, daß offenbar die Zellen nahe am Vegetationspunkt, da sie die jüngsten Statolithen enthalten, die wichtigsten seien; die anderen gehen ja doch bald zugrunde und müssen früher oder später ihre Bedeutung für die Pflanze verlieren. Wir kommen S. 196 auf dieses Argument zurück und bemerken hier nur, daß Haberlandt l. c. S. 582 den äußersten 0,3 mm der Haube bei *Vicia* keine perzeptorische Bedeutung beilegt: zweifellos wird er bei *Lupinus* ein noch größeres Stück preisgeben.

#### b) Weitergehende Dekapitation.

Da die jüngsten Zellen der Haube, die schon Statolithenstärke führen, nicht vom Meristem getrennt werden können, so ist es prinzipiell unmöglich, durch einen Schnitt die Gesamtheit der Statolithen von der Wurzel zu entfernen, ohne das Meristem zu verletzen. Auch kann es nur durch Zufall gelingen, einen Schnitt gerade am Ende der Statolithenzone zu führen. Vor allem aber kann erst die mikroskopische Untersuchung sicher sagen, wo der Schnitt geführt war, und wenn sie ausgeführt ist, kann mit dem betr. Objekt nicht mehr experimentiert werden.

Němec (1904) nimmt an, daß die Wiederkehr des Geotropismus bei weitgehend dekapitierten Wurzeln mit dem Auftreten von neuen Statolithen zusammenfalle. Speziell für die Lupine gibt er an, daß bei Dekapitation von 1 mm schon nach 20 Stunden bewegliche Stärke und Geotropismus wiedergekehrt sei. Die Wurzel, die er abbildet, zeigt deutlich, daß hier das Meristem nicht entfernt worden war, ja daß wahrscheinlich auch Statolithen nach der Operation übrig geblieben waren. Jedenfalls hat hier nicht erst eine völlige Neubildung des Vegetationspunktes stattfinden müssen. Es liegt mir fern, leugnen zu wollen, daß eine derartige Wurzel nach 20 Stunden geotropisch sein könne. Aber ich möchte doch sehr betonen, daß viel weniger weit dekapiti-



tierte Wurzeln sehr oft viel länger als 20 Stunden reaktionslos bleiben. Es sei an den schon oben angeführten Vers. 525 erinnert, in dem an 10 Wurzeln weniger als 1 mm abgeschnitten war; trotzdem reagierte nach 24 Stunden nur eine von ihnen, die 0,77 mm verloren hatte; nach 36 Stunden waren drei weitere geotropisch, denen 0,70, 0,74 und 0,80 mm genommen war. Am dritten Tage waren immer noch fünf Exemplare, denen 0,72 bis 0,92 mm fehlte, gerade geblieben. Dabei zeigten sie auch am 3. Tag noch Wachstum. Solche Erfahrungen machte ich mehrfach. Die Mitteilung von weiteren Tatsachen böte aber nichts Neues. Die Erfahrungen, die wir aus solchen Versuchen entnehmen, lehren uns, daß stärkere Dekapitationen, auch wenn sie noch Statolithen übrig lassen, doch eine langdauernde Aufhebung des Geotropismus mit sich bringen.

Wenn schon bei Dekapitationen von weniger als 1 mm und mehr als etwa 0,7—0,8 mm trotz vorhandener Statolithenstärke keine geotropische Reaktion eintritt, so hat es wenig Sinn, solche Wurzeln zu studieren, die das ganze Meristem verloren haben. Übrigens habe ich gerade bei der Lupine sehr früh an so dekapitierten Wurzeln unmittelbar an der Wunde Stärke auftreten sehen, lange ehe Geotropismus sich zeigte. Ob freilich diese Stärke beweglich war, habe ich nicht untersucht; ist doch die Belanglosigkeit der Beweglichkeit immer mehr von den Vertretern der Statolithentheorie hervorgehoben worden.

Dekapitationen von mehr als einem Millimeter sind aber von einem anderen Gesichtspunkt aus interessant. Es fehlt ja in so behandelten Wurzeln nicht an Stärkekörnern; die Wachstumszone der meisten Wurzeln enthält solche in großer Menge. Bei *Vicia faba* gibt Haberlandt an, daß sie wenigstens zeitweise beweglich sind, bei *Lupinus* sollen sie nur eine Neigung haben, dem Zug der Schwere zu folgen. Warum reagieren dann solche Wurzeln nicht geotropisch? Haberlandt hat im Anschluß an Versuche von Wiesner gezeigt, daß die Wachstumszone in der dekapitierten Wurzel in der Tat Schwerereize aufzunehmen vermag, wenn diese nur die richtige Intensität haben, etwa 12—42 g. Er glaubt aber weiter aus gewissen Piccardschen Versuchen schließen zu dürfen, daß bei Gegenwart der Spitze auch in der Wachstumszone Reize von der Größe g oder noch geringer perzipiert

werden. Wenn das richtig wäre, müßte man annehmen, daß die Entfernung der Spitze die Sensibilität in der Wachstumszone herabsetzte<sup>1</sup>. Wir haben aber oben konstatiert (S. 167), daß diese Piccard-Versuche nicht ganz richtig gedeutet worden sind. —

Auch Němec (1901. S. 189) hat eine Deutung der Wiesnerschen Versuche gegeben. Er nimmt an, daß die Stärke in der Wachstumszone von einer größeren Fliehkraft in Bewegung gesetzt werden könne, von der Schwerkraft aber nicht. Dementsprechend sollen dekapitierte Wurzeln nur auf Kräfte  $> g$  reagieren.

Es war nun zu untersuchen, ob, wie Němec glaubt, eine geotropische Krümmung der dekapitierten Wurzeln auf dem Schleuderapparat wirklich in dem Moment eintritt, wo auch die einseitige Stärkeanlagerung beginnt. Mit solchen Schleuderversuchen beschäftigt sich die zweite unserer Studien. Wir entnehmen aus ihr, daß dekapitierte Lupinenwurzeln schon auf eine Fliehkraft von 2,6 g gute positiv geotropische Bewegungen ausführen. Mikroskopische Untersuchung solcher Wurzeln ergab uns keinerlei Andeutung einer ungleichmäßigen Stärkeverteilung in der Wachstumszone.

Es wurde dann weiter versucht, die Stärke aus der Wachstumszone zu entfernen. Da die Lupine viel weniger Stärke an dieser Stelle enthält, als andere Wurzeln, z. B. Faba oder Cucur-

<sup>1</sup>) Manche Forscher, z. B. auch Haberlandt (1908. S. 596), halten die Abwärtskrümmungen, die an einzelnen völlig dekapitierten und horizontal gelegten Wurzeln auftreten, für geotropische. Sie nehmen wohl an, daß diese individuell weniger unter dem Wundreiz leiden als die anderen (oder vielleicht auch, daß sie beweglichere Stärke führen?). Wir halten diese Krümmungen für ganz zufällige und bemerken, daß gut dekapitierte Lupinen- und auch Zea Mays-Wurzeln sehr schön geradlinig weiterwachsen.

An der angeführten Stelle behauptet Haberlandt auch, daß der Wundshock nicht nur basalwärts sich ausbreitet, sondern auch apikalwärts. Er stützt sich dabei auf die Tatsache, daß abgeschnittene Wurzeln sehr langsam geotropisch reagieren; das soll die Folge des mit dem Abtrennen vom Hypokotyl verbundenen Wundshocks sein. Ob aber diese Wurzeln ebenso schnell wachsen wie normale, hat er nicht untersucht; er begnügt sich mit der Angabe, daß sie doch Reserven genug führen. Tatsächlich wachsen sie aber viel langsamer und kann deshalb die langsamere geotropische Krümmung einfach eine Hemmung in der Reaktion sein, ohne daß der Perzeptionsprozeß irgendwie berührt wird. Bei dekapitierten Wurzeln ist bekanntlich das Wachstum nicht wesentlich geändert.

bita, so schien es wohl möglich, dieses Ziel zu erreichen, wenn man für raschen Verbrauch der Stärke an der betreffenden Stelle sorgte und zugleich eine starke Nachfuhr verhinderte. Zu dem Zweck wurden die Kotyledonen stark zurückgeschnitten und die Keimlinge für 24 Stunden bei hoher Temperatur gehalten ( $30-34^{\circ}\text{C}$ ). Allein wenn es auch gelang, die Stärke oft ganz zum Verschwinden zu bringen, so führte das Verfahren doch nicht zum gewünschten Ziel — denn alle diese weitgehend ent-stärkten Wurzeln waren auch in ihrem Wachstum stark gehemmt.

### c) Zwei Einschnitte hinter der Spitze.

Wenn das Ausbleiben einer geotropischen Reaktion nach Resektion einer Spitze von  $1-1\frac{1}{2}$  mm Länge die Folge eines Wundshockes wäre, so sollte man denken (vgl. Němec. 1901. S. 98), der gleiche Shock müßte sich auch durch zwei hinter der Spitze geführte Quereinschnitte erzielen lassen, deren jeder bis mindestens zur Mitte des Pleroms führt. Denn auf diese Weise wird ja eine Wunde von gleichem Querschnitt geschaffen, wie durch Dekapitation. Von diesem Gesichtspunkt aus wurden zahlreiche Versuche mit *Lupinus* und *Vicia faba* (minor) ausgeführt, bei denen in der Regel ein Quereinschnitt in Entfernung von  $1\frac{1}{2}$ , der zweite bei  $2\frac{1}{2}$  mm angebracht war. Wie Fitting gezeigt hat, machen so verwundete Wurzeln keine nennenswerten traumatischen Krümmungen.

#### Versuche mit *Lupinus*.

Vers. 570. 10 Lupinen mit Einschnitten bei  $1\frac{1}{2}$  und  $2\frac{1}{2}$  mm, 10 weitere mit solchen bei 2 und 3 mm werden sofort nach der Operation horizontal gelegt. Nach 2 Stunden keine Reaktion, nach 5 Stunden 13, nach 7 Stunden 16 geotropisch.

Vers. 570. 11 Exemplare wie eben. Nach  $4^{\text{h}}$  sind 2, nach  $5^{\text{h}}$  7, nach  $7^{\text{h}}$  sind 8 geotropisch.

#### Versuche mit *Vicia Faba*. Einschnitte bei $1\frac{1}{2}$ und $2\frac{1}{2}$ mm.

Vers. 594	Vers. 598	Vers. 600
nach $2^{\text{h}}$ alle grad.	nach $3^{\text{h}}$ grad	nach $5^{\text{h}}$ sind 9 von 21
nach $3\frac{1}{2}^{\text{h}}$ sind 8 von	„ $6^{\text{h}}$ sind 12 von 20 geotr.	geotr.
10 geotr.	„ $8^{\text{h}}$ „ 14 „ 20 „	nach $9^{\text{h}}$ sind 12 von 21
	Mikroskopische Untersuchung	geotr.
	zeigt, daß die Einschnitte bis	
	über die Plerommitte reichen.	

Vers. 603. Von 20 Wurzeln sind 14 Stunden nach der Operation 13 geotropisch. Sie werden jetzt umgedreht und von der anderen Flanke gereizt. In 9 Stunden

haben nur 6 reagiert. Die mikroskopische Untersuchung einiger ausgewählter Exemplare ergibt, daß zwischen geotropischen und nichtgeotropischen kein Unterschied wahrzunehmen ist. Die Einschnitte sind meist bis über die Plerommitte geführt und es ist überall noch reichlich bewegliche Stärke in den Hauben vorhanden. Auch Wachstum hat stattgefunden. Der Rest der Exemplare (13 Stück) zeigt nach weiteren 15 Stunden keine geotropische Krümmungsfähigkeit mehr.

In der Folge macht sich dann überall eine Wachstumssthemmung oder ein Stillstand geltend. 5 Tage nach der Operation ist bei den tiefer eingeschnittenen Exemplaren die ursprüngliche Spitze stärkeleer und von einer Seitenwurzel verdrängt. Bei anderen aber hat die ursprüngliche Spitze das Wachstum wieder aufgenommen; sie führt reichlich Statolithen.

Vers. 604. 12 Stunden nach der Operation sind alle 12 Exemplare geotropisch. Sie werden jetzt invers gestellt, zeigen darauf noch lebhaftes Wachstum; es tritt auch eine Abflachung der Krümmung ein, doch kommt es nicht mehr zu einer neuen Abwärtskrümmung. 5 Tage nach der Operation finden sich neben gut geotropisch reagierenden Wurzeln auch solche, die bei gutem Wachstum und wohl entwickelten Statolithen völlig desordoniert sind, nach beliebigen Richtungen wachsen.

Das Ergebnis dieser Versuche läßt sich mit wenig Worten sagen: auf die Verwundung folgt zunächst ein Shock, es dauert mehrere Stunden, bis eine geotropische Krümmung sich bemerkbar macht. Später aber, nach etwa 24 Stunden hört die geotropische Reaktionsfähigkeit wieder auf, obwohl Wachstum und Statolithenstärke noch vorhanden sind. Entweder geht dann die Spitze zugrunde, oder sie erholt sich wieder und wird schließlich auch wieder geotropisch. Nicht so einfach ist es, die richtigen Schlüsse aus diesen Ergebnissen zu ziehen. Zunächst ist klar, daß die Einschnitte eine total andere Wirkung haben als eine Dekapitation, die das ganze Meristem wegnimmt; denn bei letzterer dauert es ja mehrere Tage, bis sich wieder Geotropismus zeigt, während er hier schon nach wenigen Stunden wiederkehrt. Wodurch ist dieser Unterschied im Erfolg bedingt? Es ist möglich, daß bei unseren Versuchen die Wurzelspitze den Reiz aufnimmt und daß er über die Einschnittstelle hinweggeleitet wird. Nach den Erfahrungen Fittings über Leitung heliotropischer und traumatotropischer Reize muß das für recht wahrscheinlich gelten<sup>1</sup>. Zu beweisen wäre diese Annahme vielleicht durch Piccard-Versuche, die ich einstweilen

<sup>1</sup>) Wir gehen auf die Resultate Boysen-Jensens nicht ein. Es wäre zu wünschen, daß sie von anderer Seite eine Nachprüfung erfahren. [Das ist inzwischen durch van der Wolk geschehen. (Akad. Amsterdam. Proceedings. 28. Okt. 1911.) Es hat sich ergeben, daß Boysens Einwände gegen Fitting nicht zutreffen.]

noch nicht ausgeführt habe. So muß man zurzeit jedenfalls auch mit der anderen Möglichkeit rechnen, daß bei den Einschnittversuchen nur die Perzeption oberhalb der Wunden in Betracht kommt. Dann muß man aber der Spitze doch eine gewisse Bedeutung zuerkennen. Sie würde zwar nichts mit der Perzeption zu tun haben, sie könnte aber doch tonisch wirken. Wir kommen auf diese Frage im nächsten Abschnitt zurück.

d) Ein einziger Einschnitt hinter der Spitze.

Versuche mit einem einzigen Einschnitt hinter der Spitze, teils quer, teils schräg von unten her geführt, hat Němec (1905) mehrfach an *Vicia faba* ausgeführt. Und da er ihnen eine sehr große Bedeutung für die Begründung der Statolithentheorie beilegt, wollen wir diese Versuche in möglichst übersichtlicher Form zunächst einmal zusammenstellen. Es handelt sich um Vers. 13 und 14 Němecs.

Vers. 13a. 1 cm lange Wurzeln wurden durch einen etwas über die Mitte des Pleroms geführten Quereinschnitt verwundet und bei 12—16° C weiterkultiviert.

1. Nach 24<sup>h</sup> werden 7 Stück geotropisch gereizt. Eine Reaktion tritt nach 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub><sup>h</sup> bei 4, nach 5<sup>1</sup>/<sub>2</sub><sup>h</sup> bei allen 7 ein.

2. Nach 48<sup>h</sup> werden 8 Stück gereizt. Nach 8<sup>h</sup> haben sich nur 5 gekrümmt, 3 bleiben grad.

3. Nach 72<sup>h</sup> werden 10 Stück gereizt. Nach 3<sup>h</sup> schon sind 7, nach 5<sup>1</sup>/<sub>2</sub><sup>h</sup> alle geotropisch.

Vers. 13b. Quereinschnitt wie in 13a.

1. Nach 48<sup>h</sup> wird die alte Spitze entfernt und die Wurzel geotropisch gereizt.

8 Stück zeigen nach 4<sup>1</sup>/<sub>2</sub> und 7<sup>1</sup>/<sub>2</sub><sup>h</sup> noch keine Reaktion; erst nach 19<sup>1</sup>/<sub>2</sub><sup>h</sup> sind alle geotropisch.

2. Nach 48<sup>h</sup> wird die neue Spitze, die sich oberhalb des Einschnittes bildet, entfernt und die Wurzel geotropisch gereizt.

Nach 4<sup>1</sup>/<sub>2</sub><sup>h</sup> ist 1 von 8, nach 7<sup>1</sup>/<sub>2</sub><sup>h</sup> sind alle geotropisch.

Vers. 14a. Die Verwundung besteht in einem schräg von unten geführten Einschnitt.

1. Nach 24<sup>h</sup> werden 10 Stück gereizt. Nach 6<sup>h</sup> sind alle geotropisch.

2. Nach 48<sup>h</sup> werden 10 Stück geotropisch gereizt, nach 4<sup>1</sup>/<sub>4</sub><sup>h</sup> sind 5, nach 7<sup>1</sup>/<sub>2</sub> alle 10 geotropisch.

Vers. 14b. Schrägeinschnitt wie in 14a.

1. Nach 48<sup>h</sup> wird die alte Spitze entfernt und die Wurzel geotropisch gereizt.

5 Stück sind nach 7<sup>h</sup> alle geotropisch.

2. Nach 48<sup>h</sup> wird die neue Spitze, die sich oberhalb des Einschnittes bildet, entfernt und die Wurzel geotropisch gereizt.

Nach 4<sup>1</sup>/<sub>2</sub><sup>h</sup> 1, nach 7<sup>h</sup> alle 5 geotropisch.

Aus Versuch 13a schließt Nĕmec, daß nach einer derartigen Verwundung durch einen Quereinschnitt vier einander folgende Stadien im Geotropismus der Wurzel unterschieden werden müssen:

Stadium I. Alle Wurzeln sind ageotropisch infolge des Wundshocks. Dieser ist spätestens nach 24 Stunden vorüber.

Stadium II. Alle Wurzeln sind geotropisch. So nach 24 Stunden.

Stadium III. Einige Wurzeln ageotropisch andere geotropisch. So nach 48 Stunden.

Stadium IV. Alle Wurzeln wieder geotropisch. So nach 72 Stunden.

Die zweite Verminderung oder Aufhebung des Geotropismus nach 48 Stunden erklärt Nĕmec durch folgende Beobachtung: Die 5 geotropischen Exemplare des Versuchs 13a,2 hatten in der Haube noch Statolithenstärke, im Callus über der Wunde unbewegliche Stärke; von den drei ageotropen waren zwei ganz frei von Statolithenstärke.

Nĕmec legt nun ein ganz besonderes Gewicht auf das Verhalten der schrägeingeschnittenen Wurzeln (Versuch 14a) 48 Stunden nach der Operation. Während die quer eingeschnittenen jetzt im Stadium des Ageotropismus sich befinden, reagieren die schräggesechnittenen gut geotropisch. Der Grund für dieses so verschiedene Verhalten liegt nach Nĕmec darin, daß bei Schrägschnitt nach 48 Stunden im Callus über der Wunde bereits Statolithen sich finden, die eben beim Quereinschnitt noch fehlen. Eine entsprechende Erklärung finden dann auch die Versuche 13b und 14b. Bei Schrägeinschnitt kann man nach 48 Stunden die alte oder die neu sich bildende Spitze entfernen ohne den Geotropismus zu treffen; es sind eben in beiden Spitzen Statolithen vorhanden; es bleiben also auch immer welche übrig, wenn die eine Spitze weggenommen wird. Anders bei Quereinschnitt. Hier fehlen ja nach 48 Stunden der neuen Spitze noch die Statolithen und deshalb wird nach ihrer Entfernung der Geotropismus aufgehoben.

Für Nĕmec sind die Ergebnisse dieser Versuche »nicht anders als mit Hilfe der Statolithentheorie zu erklären« (S. 341). Ehe wir zu dieser Behauptung Stellung nehmen, wollen wir

untersuchen, ob denn die Versuche selbst einigermaßen sicher sind. Da fällt auf, daß Němec keinerlei Mitteilungen macht, wie oft er die Versuche gemacht hat. Denn es ist doch klar, daß man auf Grund von Erfahrungen an 5—10 Wurzeln die Behauptung von den 4 verschiedenen Stadien nicht aufstellen darf. Mit Überraschung bemerkt man unter dem mitgeteilten Versuch 13a auf der gleichen Seite (374) noch einen »ähnlichen«, der indes ein wesentlich anderes Resultat ergibt. Hier wurden 48 Stunden nach dem Anbringen des seitlichen Quereinschnittes 8 Wurzeln horizontal gelegt; sie krümmten sich alle schon nach  $4\frac{1}{2}$  Stunden. Also zu der Zeit, wo das Stadium III den Geotropismus völlig zum Schwinden bringen soll, tritt hier eine schnellere Reaktion ein als im Stadium II in 13a! Wenn Němec nicht alle Versuche mitteilt, die er gemacht hat, so doch sicher die besten. Und wenn diese so wenig übereinstimmen, dann wird man die ganze Lehre von den 4 Stadien als unbegründet verwerfen müssen. Eigene Erfahrungen mit zwei und einem Einschnitt zeigten mir freilich, daß Němec das erste und zweite Stadium richtig erkannt hat, auch folgt darauf zweifellos ein drittes mit vermindertem Geotropismus, und es kann ein viertes mit vermehrtem folgen. Wann aber die Grenzen zwischen diesen Stadien anzusetzen sind, darüber bekam ich kein Urteil. Die einzelnen Wurzeln verhielten sich eben sehr verschieden. Jedenfalls ist es nicht erlaubt, zu behaupten, daß allgemein der prinzipielle Unterschied zwischen schräg und quer eingeschnittenen Wurzeln besteht, bevor nicht an einem recht großen Material dies einwandfrei nachgewiesen ist.

Gesetzt den Fall, das wäre geschehen, beweisen dann diese Erfahrungen wirklich die Statolithentheorie? — Němec selbst hat in Erwägung gezogen, daß doch auch ein tonischer Einfluß des Vegetationspunktes von Bedeutung sein könnte. Man erinnert sich der Erfahrungen Miches (1902), der zeigen konnte, daß *Tradescantiasprosse* ungleich besser geotropisch reagieren, wenn sie einen Vegetationspunkt besitzen als ohne ihn; dabei ist in seinen Versuchen dieser Vegetationspunkt durchaus nicht perzeptorisch tätig. Könnte das nicht auch für die Wurzel zutreffen? Wir würden dann ebenso gut wie mit Hilfe der Stato-

lithentheorie verstehen, daß die Entfernung der ganzen Spitze den Geotropismus so lange unmöglich macht bis eben ein Ersatz des Vegetationspunktes da ist. Und wir würden umgekehrt auch verstehen, daß ein Vegetationspunkt, der z. B. durch einen seitlichen Einschnitt allmählich außer Kurs gesetzt wird, seine Bedeutung für den Geotropismus schon verloren hat, wenn er auch noch wohl funktionierende Statolithen enthält. Gegen diese Auffassung macht Némec geltend (S. 337) daß bei Quer- und Schrägeinschnitt »die Geschwindigkeit der Differenzierung einer neuen Spitze und der Ausschaltung der alten in beiden Fällen im gleichen Zeitverhältnis steht« . . . . »Die innere Differenzierung der neuen Wurzelspitzen ist bei derlei Wurzeln ungefähr dieselbe.« . . . S. 339: »Und doch kann es sich bei dem tonischen Einfluß der Spitze nur um den Einfluß eines Organs handeln, bei dem es auf die Struktur ankommt, denn nur diese charakterisiert es als solches. Ohne diese charakteristische Struktur ist eben die Wurzelspitze keine Spitze mehr. Nun hat es sich herausgestellt, daß bei den schräg von unten angeschnittenen Wurzeln die neue Spitze schon 48 Stunden nach der Verwundung die geotropische Reaktionsfähigkeit ermöglicht, obzwar zu dieser Zeit in dem Seitenlappen eigentlich noch keine einzige Teilung zu einer neuen Spitze in einer direkten Beziehung stände. . . . Bei quer angeschnittenen Wurzeln ermöglicht eine ebenso differenzierte Anlage einer neuen Spitze keine geotropische Reaktionsfähigkeit. Es ist nicht denkbar, daß zwei gleichstrukturierte, durch ähnliche Faktoren hervorgerufene und gleiches weitere Schicksal aufweisende Organe einen so differenten tonischen Einfluß ausüben könnten. Daher bin ich der Meinung, daß sich die Resultate unseres Versuchs auf diese Weise nicht erklären lassen. Der tonische Einfluß der Spitze auf die Reizvorgänge in der Wurzel soll dadurch nicht verkannt werden, es kommt ihm jedoch eine ziemlich geringe Bedeutung zu.«

Wir haben diese Ausführungen in extenso hierher gesetzt, weil uns kaum sonstwo in der Literatur eine krassere Betonung der rein formalen Auffassung eines Organes bekannt ist. Die Zellteilungen machen ein Organ; nicht an seiner Funktion wird es erkannt! Und dabei existiert noch ein



mikroskopisch nachweisbarer Unterschied zwischen den beiden in Neubildung begriffenen Spitzen: in der einen sind Statolithen, in der anderen nicht. Ja spricht denn die frühere Ausbildung der Statolithen nicht dafür, daß eben diese regenerierende Spitze der anderen vorausseilt? Müssen es wirklich grade Zellteilungen sein, die ein Organ ausmachen? Unserer Meinung nach sind in der Tat, wie Nĕmec es fordert, die beiden Spitzen sogar in rein morphologischem Sinn ungleich differenziert.

Übrigens scheint uns Nĕmec seine Auffassung nicht ganz konsequent festzuhalten, denn S. 344 sagt er: »Sollte es sich (Vers. 14) bloß um die Wirkung der Entfernung der Statolithenzone bei der Dekapitation handeln, so müßte die Folge des Abschneidens der alten Spitze dieselbe sein, wie des Abschneidens bloß ihrer Haube. Und doch ist dem nicht so, das Abschneiden der ganzen Spitze wirkt stärker. Es ist wohl möglich, daß dieser Einfluß der Wurzelspitze, wir wollen ihn als tonisch bezeichnen, eine ganz selbständige Erscheinung ist neben dem Einfluß des Statolithenapparats, und daß ohne denselben keine normale Reizkette möglich ist<sup>1</sup>.«

Nach diesen Auseinandersetzungen können wir sagen, daß der Annahme einer tonischen Bedeutung der Wurzelspitze mindestens die gleiche Wahrscheinlichkeit zukommt wie der Statolithenlehre.

#### e) Längseinschnitt in die Haube.

Es wurden mit Lupinen eine größere Anzahl von Versuchen in der Weise ausgeführt, daß die Spitze in einer Ausdehnung von  $1-1\frac{1}{2}$  mm längsgespalten wurde oder mediane Spaltungen hinter der Spitze vorgenommen wurden.

a) Sofort gereizt. Vers. 707. Einschnitt  $1\frac{1}{2}$  mm.

4<sup>h</sup> nach Reizung noch keine Reaktion.  $5\frac{1}{2}$ <sup>h</sup> 7 Stück,  
6<sup>1</sup>/<sub>2</sub><sup>h</sup> 10 von 20 geotropisch.

b) Reizung erst 4<sup>h</sup> nach dem Einschnitten.

Vers. 704. Einschnitt  $\frac{1}{2}$  mm. Schon nach  $1\frac{1}{2}$ <sup>h</sup> nach Reizung 21 von 28 geotropisch.

Vers. 705. Einschnitt  $1\frac{1}{2}$  mm. Nach  $1\frac{1}{2}$ <sup>h</sup> 0, nach  $2\frac{1}{2}$ <sup>h</sup> 8, nach 6<sup>h</sup> 21 von 30 geotropisch.

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

Vers. 703. Einschnitt 4 mm. Nach 7<sup>h</sup> schwache Krümmungen, nach 9<sup>h</sup> 39 von 40 geotropisch, jedoch nur die Spitzen gekrümmt.

Vers. 701. Einschnitt 1—2 mm. Von 64 sind in 3<sup>1</sup>/<sub>2</sub> h 58 geotropisch. Sie werden jetzt von der anderen Flanke gereizt und reagieren im Verlauf der Nacht fast sämtlich in Richtung des neuen Reizes.

c) Einschnitt von 1<sup>1</sup>/<sub>2</sub> mm in 80 Exemplare, die dann (je 20) zu verschiedenen Zeiten gereizt werden (Vers. 719):

Stunden nach Operation beginnt Reizung	geotropisch sind			Anzahl
	nach 2 <sup>h</sup>	nach 5 <sup>h</sup>	nach 7 <sup>h</sup>	
14	19	19		20
24	0	17	17	20
38	0	18 (schwach)	19	20
48	10 (schwach)	10	20	20

Diese Versuche lassen erkennen, daß auch ein Längseinschnitt, der die Haube ganz durchsetzt und in das Meristem noch ganz wenig eindringt, einen Wundshock erzeugt, der nach einigen, etwa 4 Stunden vorüber ist. Darauf reagieren dann die eingeschnittenen Exemplare ähnlich wie intakte. Besonders rasch die nur einen halben Millimeter eingeschnittenen, langsamer die mit Einschnitt von 1<sup>1</sup>/<sub>2</sub> mm, während bei 4 mm eingeschnittenen späte und zudem unvollkommene Reaktion erfolgt, die auf die Spitze beschränkt ist.

Wie nach Quereinschnitten ist aber auch nach solchen Längseinschnitten eine zweite Abnahme des Geotropismus zu bemerken, die ihren Höhepunkt etwa 24—38 Stunden nach der Verwundung erreicht. Später, nach 24 Stunden scheinen die Wurzeln eher wieder besser zu reagieren. Die Änderungen des Reaktionsvermögens machen sich nicht nur in der Reaktionszeit geltend, sondern auch im Grade der Krümmung, von dem in der obigen Tabelle nicht die Rede ist.

#### f) Einstichversuche.

Einstiche, die den Zweck hatten, zylindrische Gewebemassen aus der Wurzel auszubohren, wurden mit hohlen Glasnadeln oder hohlen Metallnadeln ausgeführt. Die Glasnadeln wurden durch Ausziehen dünnwandiger Glasröhren gewonnen; man erhält so leicht ziemlich scharfe Hohl-nadeln von jedem gewünschten Durchmesser. Die Metallnadeln wurden durch Geradeschleifen und Anschärfen der in der Medizin gebräuchlichen Einstichnadeln erhalten.

Vers. 602. 20 Lupinen werden etwa in  $1\frac{1}{2}$  mm Entfernung vom Ende eingestochen und sofort horizontal gelegt. Die geotropische Krümmung ist nach  $4^h$  nur bei 3, nach  $8\frac{1}{2}^h$  bei 15 zu bemerken. Nun werden sämtliche 20 Exemplare um  $180^\circ$  gedreht, also von der anderen Flanke gereizt. Nach  $2^h$  haben sich schon 5 abwärts gekrümmt und 4 gerade gestreckt. Nach  $16^h$  sind 17 geotropisch. — Bei der nun folgenden mikroskopischen Untersuchung zeigt sich, daß der Einstich ein meist gut zentrales Loch von 0,6—0,7 mm hergestellt hat, das das Plerom vollständig vernichtet und auch noch einige Periblemschichten getroffen hat. Doch besteht immer eine Brücke von lebenden Periblemschichten zwischen der Haube und dem Wurzelkörper. Stalolithen in der Haube gut.

Vers. 609. 20 Lupinen werden bei  $1\frac{1}{2}$  mm vom Ende eingestochen wie in 602. Sie werden teils sofort, teils später geotropisch gereizt.

5 Stück sofort gereizt	5 Stück nach $3^h$	5 Stück nach $5^h$	5 Stück nach $7^h$
nach 3 u. $4^h$ alle grad	horizontal	horizontal	horizontal
„ $7^h$ 3 geotr.	nach $3^h$ 3 geotr.	nach $2^h$ 3 geotr.	nach $2^h$ 3 geotr.
„ $8^h$ 4 „	„ $4^h$ 4 „	„ $3^h$ 4 „	
		„ $4^h$ 5 „	

Vers. 913. Serie a: etwa bei 0,5—0,75 mm mit feiner Glaskapillare eingestochen. Loch 0,25 mm Durchm.

Serie b: Einstich (0,4 mm Durchm.) in Entfernung von etwa 1 mm vom Ende.

Serie c: Einstich (0,4 mm Durchm.) in  $1\frac{1}{2}$  mm vom Ende.

Serie d: bei 2 mm eingestochen. (Einstich 0,4 mm.)

Alle sofort geotropisch gereizt.

a ( $\frac{1}{2}$ mm)	b (1 mm)
6 Stück	12 Stück
$1\frac{1}{2}^h$ alle grad	$2^h$ alle grad
$3\frac{1}{2}^h$ 4 abwärts gekrümmt	$4^h$ 4 abwärts gekrümmt
$5^h$ 5 „ „	$5\frac{1}{2}^h$ 7 abwärts, 3 aufwärts,
$6\frac{1}{2}^h$ 6 „ „	2 grad
nach $6\frac{1}{2}^h$ invers gereizt	nach $7^h$ invers gereizt
$2^h$ 4 abwärts, 2 aufwärts (also Krümmung nicht geändert) bei gutem Wachstum.	$2^h$ 5 abwärts, davon 2 vorher grad!
	$3\frac{1}{2}^h$ ebenso.

Mikr. Unters. der geotropen:

- Einmal hat der Einstich das Plerommeristem zerstört.
- Zweimal beginnt er in Entfernung von etwa 0,18 mm von der Pleromkuppe.
- Einmal hat er das Plerommeristem schief durchbohrt.

Bei den nicht geotropisch gekrümmten Exemplaren etwa dasselbe Bild wie bei b; bei einem ist der Stich sicher gut median geführt.

Mikr. Unters. der 3 sicher geotropen:

- Ein Exemplar hat den Einstich median am oberen Ende der Haube.
- Zwei Exemplare genau im Transversalmeristem durchbohrt. Spitze hängt durch schmale Brücken mit Basis zusammen.

c ( $1\frac{1}{2}$ mm)	d (2 mm)
13 Stück	10 Stück
2 <sup>h</sup> alle grad	1 $\frac{1}{2}$ <sup>h</sup> alle grad
4 <sup>h</sup> 2 abwärts, 1 aufwärts	3 $\frac{1}{2}$ <sup>h</sup> 3 abwärts
5 $\frac{1}{2}$ <sup>h</sup> 8 „ 1 „	5 <sup>h</sup> alle 10 abwärts
nach 7 <sup>h</sup> invers gereizt	nach 7 <sup>h</sup> invers gereizt
2 <sup>h</sup> 3 abwärts	nach 2 <sup>h</sup> 5 abwärts
3 $\frac{1}{2}$ <sup>h</sup> alle abwärts	„ 3 $\frac{1}{2}$ <sup>h</sup> 5 abwärts
Mikr. Unters. zeigt, daß Einstich in beträchtlicher Entfernung vom Meristem häufig gut zentral das Plerom durchsetzt.	Mikr. Unters. zeigt den Einstich in 1—2 mm Entfernung von der Pleromkuppe. Nicht immer ganz median.

Vers. 622. 30 Stück mit Glasnadel im ersten Millimeter eingestochen. Durchm. der Löcher 0,25—0,30. mm

8 Stück erweisen sich 2mal geotropisch. In dreien von diesen 8 ist die Pleromkuppe und die oberste Statolithenzone herausgebohrt.

Vers. 623. Einstich wie in Vers. 622. Von 41 Stück krümmt sich eins sofort traumatropisch nach oben, die übrigen nach unten. Auf eine zweite geotropische Reizung reagieren von diesen 40 Stück 19. 5 von diesen 19 haben die Pleromkuppe und die jüngsten Statolithen verloren, wie das Fig. 11 zeigt. Andere Wurzelspitzen von diesen 19 sind in den Fig. 12—15 dargestellt. Sie zeigen, daß der Einstich die verschiedensten Stellen des Statolithenorgans treffen kann, ohne den Geotropismus aufzuheben.

Die Protokolle lassen erkennen, daß ein Einstich an jeder beliebigen Stelle denselben Wundshock verursacht, wie die anderen, früher studierten Verwundungen. Auch hier ist nach einigen Stunden dieser Shock überwunden. Wir können aber nicht sagen, daß die alte Reaktionszeit oder gar Präsentationszeit wiedergewonnen wird; darüber geben die Versuche keinen Aufschluß. — Da traumatische Krümmungen bei den Einstichen leicht vorkommen, und da sie Geotropismus vortäuschen können, wenn sie zufällig nach abwärts gehen, wurden die Wurzeln nach Eintritt einer Abwärtskrümmung immer um 180° gedreht und so zum zweitenmal gereizt. Nur solche Wurzeln, die zweimal abwärts wuchsen, wurden als zweifellos geotropische betrachtet. Und da ist es dann von besonderem Interesse zu sehen, daß auch nach Entfernung des Plerommeristems und der jüngeren Statolithen eine gute geotropische Reaktionsfähigkeit restiert. Wenn im Anschluß an die Erfolge einer wenig weitgehenden Dekapitation früher gesagt wurde, es wäre möglich, daß gerade die jüngsten Statolithen die allerwichtigsten seien, so muß man jetzt sagen, daß die Einstichversuche diese Ver-

mutung nicht bestätigen. Sie zeigen vielmehr, daß es offenbar ganz gleichgültig ist, ob der Einstich in der Haube, im Meristem oder hinter dem Meristem geführt worden ist.

Einstiche mit feinen Glasnadeln hat schon Němec (1901)

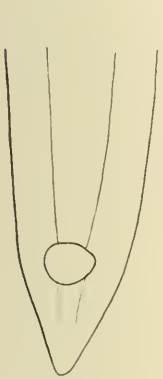


Fig. 11.



Fig. 12.

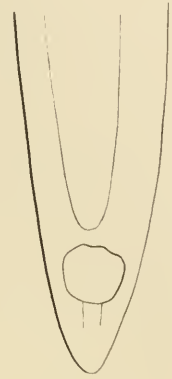


Fig. 13.

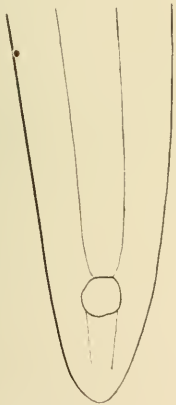


Fig. 14.



Fig. 15.

Fig. 11—15. 5 Wurzeln mit Einstichen (Versuch 623), die zweimal geotropisch reagiert haben. Vergr. 25.

ausgeführt. Er hat in der Nähe des Meristems sowie in der Wachstumszone die Einstiche angebracht, nicht aber in der Haube. Da er stets erst nach längst induzierter Krümmung die Verwundung ausgeführt hat und lediglich deren Einfluß auf die schon im Gang befindliche Krümmung studierte, so be-

stehen keine Beziehungen zwischen seinen Versuchen und den hier mitgeteilten. Was er aus seinen Versuchen schließen will, ist mir nicht ganz klar geworden.

#### 4. Zusammenfassung und Schluß.

Es ist nicht unsere Absicht, hier eine eingehendere Darstellung der Statolithentheorie zu geben. Erst vor kurzem hat einer ihrer Begründer, Haberlandt, in der 4. Auflage seiner physiologischen Anatomie zusammengestellt, was für sie spricht. — Sie gründet sich in erster Linie auf die Tatsache, daß ein gewisser Parallelismus besteht zwischen dem örtlichen und zeitlichen Auftreten der Statolithenstärke einerseits, und der geotropischen Reaktionsfähigkeit andererseits. Daß dieser Parallelismus, der gewiß bemerkenswert wäre, wenn er ein vollkommener wäre, an sich noch keinen Beweis für die Statolithenlehre liefert, das hat Haberlandt von Anfang an zugegeben. So schreibt er (1900. S. 268): »Der Beweis hierfür kann allerdings nur auf experimentellem Wege erbracht werden«. Dementsprechend werden auch in der »physiologischen Anatomie« nach Mitteilung der anatomischen Daten eine Anzahl von Versuchen aufgeführt, die alle für die Lehre sprechen oder wenigstens nicht in Widerspruch mit ihr stehen sollen. Es sind folgende:

1. Resektionsversuche. Haberlandt bemerkt über ihre Bedeutung folgendes (S. 551): »Die Beweiskraft derartiger Resektionsversuche ist allerdings keine große. Denn durch die Verwundung findet jedenfalls eine Beeinflussung der ganzen Reizkette statt, die das Versuchsergebnis trübt. Solche Versuche sind aber deshalb nicht überflüssig, weil sie lehren, daß ihre Ergebnisse nicht gegen die Statolithentheorie sprechen.«

2. Entfernung der Stärke durch experimentelle Eingriffe. Hier werden zuerst die Versuche Némecs erwähnt, der an Wurzeln durch Eingipsen die Stärke zum Verschwinden gebracht hat. Da niemand auf diese Versuche noch Wert legt, können wir es uns ersparen, sie kritisch zu betrachten. Zweitens werden Erfahrungen Némecs an Zwiebelwurzeln angeführt. Es waren ältere Zwiebeln, deren zuerst auftretende Wurzeln ageotropisch und frei von Statolithen waren, während die später erscheinenden geotropisch waren und Statolithen führten. Wie

wenig eine derartige Beobachtung — Experiment kann man sie kaum nennen — leistet, ergibt sich daraus, daß nach meinen Erfahrungen auch an ein Jahr alten Zwiebeln die in Wasserkultur zuerst gebildeten Wurzeln ageotropisch sind, obwohl ich reichlich Statolithenstärke in ihnen fand. — Drittens wird auf die Entstärkungen verwiesen, die Haberlandt durch niedrige Temperatur erzielt hat, bei denen mit der Stärke der Geotropismus schwand bzw. wiederkehrte. Da Darwin (1903) auch durch hohe Temperatur Stärke und Geotropismus zum Verschwinden gebracht hat, aber dann zeigen konnte, daß gleichzeitig auch die heliotropische Reizbarkeit erloschen war, so hätte Haberlandt den Nachweis führen müssen, daß bei seinen Experimenten nur der Geotropismus und nicht die Reizbarkeit im allgemeinen gelitten hat. Solange dieser Nachweis fehlt, kann man aus den Versuchen keinen bestimmten Schluß ziehen.

3. Schüttelversuche. Es liegen gegen die Exaktheit dieser Angaben sehr schwere Bedenken vor. Durch die Erwiderung Haberlandts auf Bach scheinen mir diese nicht aus der Welt geschafft zu sein. (Vgl. auch Fitting. 1908.)

4. Der Budersche Versuch. Zilinski (1911) zeigte, daß er logisch und experimentell völlig unzureichend ist.

5. Endlich wird auf die Stärkeverlagerung bei geringen Schleuderkräften aufmerksam gemacht, eine Tatsache, die keine Beweiskraft für die Statolithenlehre besitzt, die nur ein gegen sie erhobenes Argument schwächt.

Wir glauben uns mit diesen Andeutungen von Kritik hier begnügen zu dürfen, denn das alles ist nicht neu und kann in der Literatur mit eingehenden Diskussionen gefunden werden. — Es bleibt also von den Beweisen für die Statolithenlehre nicht viel übrig. Das eine freilich muß unbedingt zugegeben werden, alle diese Experimente sprechen nicht gegen diese Theorie. Aber auch das nur, weil die Theorie einen Prozeß der Anpassung an neuere Erfahrungen durchgemacht hat. In der Tat ist die Theorie von 1900 wesentlich anders als die von 1909.

Im Jahre 1900 war gerade die leichte Beweglichkeit der Statolithenstärke das wesentliche der Sache. Haberlandt schrieb (1900. S. 265): »So ist der Stärkegehalt als solcher noch

nicht ausreichend, um diese Funktion (eben die Geoperzeption) zu ermöglichen. Es müssen auch Einrichtungen getroffen sein, welche die leichte Beweglichkeit der Stärkekörner sichern.« In derselben Arbeit (S. 270, Anm.) wird die Tatsache, daß das Mark von *Tradescantia* manchmal die Schwerkraft perzipiert, manchmal auch nicht, dadurch erklärt, daß dieses Mark bald mit, bald ohne bewegliche Stärke angetroffen wird; Stärke führt es immer. — Und heute ist die Beweglichkeit der Stärkekörner schon lange keine »*conditio sine qua non*« mehr. Es sind nur die vollkommensten Geoperzeptionsorgane, die Statolithen führen; es gibt aber auch andere, bei denen unbewegliche Stärke genügt. Noch 1903 schreibt Haberlandt (S. 489): »Sind alle Stärkekörner auf den Längswänden (einer horizontal gelegten Statolithenzelle) angesammelt, so ist die Reizung am stärksten, sie hat aber in diesem Zeitpunkt die Reizschwelle für den Reaktionsvorgang noch nicht erreicht. Die Stärkekörner müssen noch eine Zeitlang auf die Plasmahaut drücken resp. in diese einsinken, bis . . . die Reizkrümmung ausgelöst wird.«

1905 konnte Fitting zeigen, daß eine bestimmte Größe der Erregung durch intermittierende Reizung in derselben Zeit erzielt werden kann wie durch kontinuierliche Reizung, obwohl bei der intermittierenden eine einseitige Ansammlung der Stärke ganz unterbleibt. Diese eindeutigen Erfolge sucht Haberlandt umzudeuten, indem er eine Ermüdung bei kontinuierlicher Reizung konstruiert, die durch nichts zu beweisen, aber auch schwer zu widerlegen ist. Doch wie gesagt, die Statocysten mit beweglicher Stärke sind jetzt nur noch die vollkommeneren, es geht aber auch ohne Beweglichkeit!

Eine weitere Wandlung hat die Theorie durch den Ausfall der von Haberlandt wiederholten Piccardschen Versuche erfahren. Jetzt wird zugegeben, daß die Größe und die Umlagerungsfähigkeit der Stärkekörner nicht ausreicht, um den großen Unterschied in der geotropischen Sensibilität zwischen der Wurzelhaube und der Wachstumszone hervorzurufen. »Es muß wohl eine verschieden große Empfindlichkeit der reizbaren Hautschichten der Protoplasten in Haube und Wachstumszone angenommen werden.« Mit dieser Annahme hat sich die Theorie in eine völlig uneinnehmbare Position begeben. Für gewöhn-



lich verweist sie auf den Parallelismus zwischen Statolithen und Geotropismus. Fehlen aber die Statolithen und bleibt der Geotropismus, so sagt sie, Beweglichkeit ist keine Bedingung für Geoperzeption; fehlt dagegen der Geotropismus bei vorhandener Beweglichkeit der Stärke, so fehlt die Sensibilität des Plasmas.

Der Piccardsche Versuch war auch der Ausgangspunkt der vorliegenden Untersuchung. Es wurden, ähnlich wie bei Haberlandt, Wurzeln in feuchtem Raum derartig rotiert, daß sie unter  $45^{\circ}$  zu der horizontalen Rotationsachse standen und daß eine Spitze von bestimmter Länge einseitig über die Achse hervorragte. Beim Schleudern mußte dann in dieser Spitze eine geotropische Induktion eintreten in umgekehrter Richtung wie in der Wachstumszone. Wie bei Haberlandt traten auch bei uns immer einheitliche Krümmungen auf, die im Sinn der Spitzenreizung ausfielen, wenn diese etwa  $1\frac{1}{2}$  mm lang war, dagegen im Sinn der Wachstumszone, wenn die Spitze 1 mm lang war oder weniger. Haberlandt deutet diese Versuche in folgender Weise: er nimmt an, daß in der Haube der Sitz der maximalen geotropischen Empfindlichkeit sei, daß aber auch die anstoßenden Partien, das Meristem und die Wachstumszone, in abnehmendem Grad geotropisch empfindlich seien.

« Diese Deutung ist aber, wie wir zeigten, eine willkürliche. Auch zahlreiche andere Annahmen vertragen sich gut mit den experimentellen Daten. So z. B. auch die Annahme, daß die Haube völlig ohne Bedeutung sei, die maximale geotropische Sensibilität sich im Transversalmeristem finde und außerdem eine geringere in der ganzen Wachstumszone. Diese Annahme wäre aber völlige Preisgabe der Statolithenlehre; denn das Meristem ist wohl bei den meisten Wurzeln sehr stärkearm, und bei der weißen Lupine, mit der wir in erster Linie experimentierten, ist es ganz stärkefrei.

Die eigentliche Aufgabe, die ich mir gestellt hatte, die Präsentationszeit bei den verschiedenen Stellungen das Piccardversuchs zu bestimmen, um aus ihnen eine genauere Vorstellung über die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzel zu gewinnen, führten nicht zum Ziel; ist es doch schon bei gewöhnlicher geotropischer Reizung kaum möglich, eine Präsen-

tationszeit zu bestimmen. Eine genauere Einsicht in die Verteilung der Sensibilität ist also bisher noch nicht erlangt.

Wenn demnach der Piccardversuch ebenso gut für wie gegen die Statolithentheorie sprechen kann, so sollte versucht werden, ob nicht aus den schon so oft ausgeführten Resektionsversuchen bestimmtere Schlüsse gezogen werden könnten. Es kamen neben der Dekapitation auch Längseinschnitte in die Spitze, Quereinschnitte hinter der Spitze und endlich Einstiche mit Hohlnadeln an verschiedenen Stellen zur Ausführung. Bei allen diesen Eingriffen wurde ein Wundshock beobachtet, der in den ersten Stunden nach der Operation eine geotropische Krümmung verhindert, der aber meistens später wieder verschwindet. Nur bei Dekapitation der ganzen Spitze im Meristem oder darüber kehrt die geotropische Reaktion entweder gar nicht mehr oder sehr spät zurück. Im einzelnen ergaben die Versuche folgendes:

1. Wurde bei der Dekapitation  $1/2 - 3/4$  mm entfernt, blieb also das Meristem und einige wenige Statolithen intakt, so zeigte die Wurzel nach einigen Stunden die geotropische Reaktion annähernd mit der gleichen Reaktionszeit und Präsentationszeit wie eine intakte Wurzel.

2. Eine etwas weiter gehende Decapitation brachte den Verlust des Geotropismus für mehrere Tage. Dabei lassen sich im einzelnen die Erfolge nicht einfach aus der Größe des resezierten Stückes bemessen. Besonders wichtig ist, daß nicht selten trotz vorhandener Statolithen der Geotropismus lange ausblieb.

3. Aus den unter 1. und 2. mitgeteilten Erfahrungen würde die Statolithentheorie wohl den Schluß ziehen, daß die obersten, die jüngsten Statolithenzellen die in erster Linie maßgebenden seien. Allein wenn diese sowie ein Teil des Meristems durch den Stich einer Glasnadel ausgebohrt werden, kann der Geotropismus wohl erhalten bleiben. Solche Einstichversuche zeigen, ob sie in der Haube oder dem Meristem oder hinter dem Meristem ausgeführt werden (vgl. Fig. 11—15), überall den gleichen Erfolg: nach einem Wundshock kehrt der Geotropismus wieder.

4. Auch mediane Längseinschnitte durch die Haube lassen nach dem Wundshock den Geotropismus wieder hervortreten,

und doch wird hier grade der zentrale Teil der Columella zerstört.

5. Quereinschnitte, in Zweizahl hinter der Spitze ausgeführt, so daß sie mindestens zur Plerommitte gehen, wirken bei weitem nicht so deletär auf den Geotropismus wie die völlige Dekapitation hinter dem Meristem, obwohl die Wundfläche so groß ist wie dort. Es ist möglich, daß die Spitze in diesem Fall noch perzipiert und den Reiz basalwärts weiter gibt.

6. Ein einzelner Quereinschnitt hinter der Spitze hat ähnlichen Erfolg wie zwei Quereinschnitte. Nachdem der Wundshock vorüber ist, reagieren die Wurzeln wieder gut. Später nimmt ihr Geotropismus wieder ab, vielleicht wird er zeitweise ganz aufgehoben. Noch später aber findet man den Geotropismus wieder verstärkt. Němec hat mit den Quereinschnitten Schrägeinschnitte verglichen und aus gewissen Differenzen zwischen beiden einen Beweis für die Statolithentheorie ableiten wollen. Wir konnten zeigen, daß die Erscheinung selbst nicht genügend sicher konstatiert ist und daß sie außerdem nicht zu den Schlüssen berechtigt, die Němec aus ihr ziehen möchte.

Im ganzen zeigen unsere Erfahrungen, daß der völlige Verlust der Spitze, wie er durch einen Querschnitt im Meristem oder hinter ihm erfolgt, eine geotropische Reaktion viel länger unmöglich macht als alle anderen Operationen. Folgt daraus, daß die Statolithentheorie richtig ist? Keineswegs. Nach der Statolithentheorie sollten alle Eingriffe, die die Columella treffen, den Geotropismus erheblich mehr schwächen, als Verwundungen an anderer Stelle. So etwas konnte durchaus nicht konstatiert werden. Im Gegenteil zeigten z. B. die Einstichversuche, daß alle Teile der Spitze gleich empfindlich gegen Verwundung sind, daß jedes Stück entbehrt werden kann, wenn es nur nicht zu groß ist.

So wenig wie unsere Erfahrungen die Statolithentheorie beweisen, so wenig widerlegen sie sie. Sie sind aber in bester Übereinstimmung mit einer anderen Auffassung, die auch von anderen Gesichtspunkten aus viel für sich hat. Nach dieser ist das Meristem und die unmittelbar daranstoßenden Teile der Haube einerseits, der Wachstumszone andererseits der Sitz der maximalen geotropischen Sensibilität. Eine geotropische Per-

zeption kann aber auch an anderen Stellen erfolgen. Sie führt indes nur dann zu einem Erfolg, wenn die Spitze vorhanden ist. Die Spitze hat also neben der perzeptorischen auch eine tonische Bedeutung, wie das Miede schon beim *Tradescantiasproß* gefunden hat. Diese tonische Funktion wird durch jede Verwundung vorübergehend gestört (Wundshock); sie leidet aber auch durch alle Regenerationsprozesse, wie sie sich nach so vielen Verwundungen geltend machen. Von dieser zweiten Hemmung der tonischen Wirkung rührt das zweite Abnehmen des Geotropismus her, auf das Němec zuerst aufmerksam gemacht hat. Mit der Herstellung einer neuen Spitze ist dann von neuem der Tonus hergestellt. Dabei wirkt aber schon eine gewisse physiologische Differenzierung in dem Callus, die ihren morphologischen Ausdruck in der Bildung der »Ersatzstatolithen« findet, wie die Herstellung der Spitze. Zellteilungen sind ganz überflüssig.

Vielleicht erscheint manchem, der von der Anschaulichkeit der Statolithentheorie geblendet ist, diese Vorstellung von der tonischen Prävalenz der Spitze als eine etwas vage. In der Tat wissen wir ja nicht, was dieser Tonus eigentlich ist. Dafür wissen wir um so bestimmter, daß er nicht nur eine Annahme, sondern eine Tatsache ist. Wie anders als durch den tonischen Einfluß der Spitze könnte man den Ausfall des Piccardschen Versuch bei einer Spitzenlänge von 1 mm deuten? Hier erfolgt ja die Krümmung im Sinne der Reizung des Wurzelkörpers. Die Spitze wird in entgegengesetzter Richtung gereizt; der von ihr basalwärts ausgehende Reiz muß also in der Wachstumszone überwunden werden. Wenn die Spitze bloß perzeptorische Bedeutung hätte, müßte sie also in diesem Fall hemmend wirken. Entfernen wir sie aber, so zeigt sich der Geotropismus erloschen auch nach einer Zeit, wo die Wundshockwirkung längst vorüber sein muß. Denn tatsächlich finden wir ja den Wundshock nach 2 Quereinschnitten, die die gleiche Wundfläche erzeugen wie eine Dekapitation, in einigen Stunden abgeklungen.

Der Umstand, daß dekapitierte Wurzeln auf stärkere g-Reize, wie sie uns die Flichkraft bietet, ansprechen, kann in doppelter Weise erklärt werden. Entweder die Wachstumszone reagiert

auch in der intakten Wurzel nur auf solche Reize oder aber es müssen nach der Dekapitation stärkere Reize wirken, weil ohne die tonische Wirkung der Spitze die Empfindlichkeit stark herabgesetzt ist. Es ist uns nicht gelungen, hier eine Entscheidung zu treffen. Wir konnten nur zeigen, das schon Flichkräfte, die keine einseitige Ansammlung der Stärke bedingen (2,6 g) geotropische Krümmung bedingen. Eine Entstärkung der Wachstumszone ohne Störung der Reaktionsfähigkeit ist uns nicht gelungen.

Wir sind weit entfernt, die Verdienste der Statolithenlehre zu unterschätzen. Sie hat zweifellos in hohem Grad anregend gewirkt. Und wir würden uns nur freuen, wenn sie bewiesen werden könnte. Einstweilen scheinen uns aber, namentlich durch die von Haberlandt ausgeführten Piccardversuche die Beweise für diese Theorie nicht zugenommen zu haben.

## Literatur.

- Bach 1907. Jahrb. f. wiss. Bot. **44**, 57.  
 Blaauw (1909). Die Perzeption des Lichts (Nijmegen).  
 Czapek (1895). Jahrb. f. wiss. Bot. **27**, 243.  
 Darwin, Fr. (1903). Proc. r. soc. London. **71**, 362.  
 Fitting (1905). Jahrb. f. wiss. Bot. **41**, 221.  
 — (1907). Ebenda. **44**, 177.  
 — 1908. Bot. Zeitg. **66**, II. 351.  
 Fröschl (1908). Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. Math. nat. Cl. Abt. I. **117**.  
 Haberlandt 1900. Ber. d. d. bot. Ges. **18**, 261.  
 — 1903. Jahrb. f. wiss. Bot. **38**, 447.  
 — 1908a. Ber. d. d. bot. Ges. **26a**, 22.  
 — 1908b. Jahrb. f. wiss. Bot. **45**, 575.  
 — 1909. Physiolog. Pflanzenanatomie. 4. Aufl. Leipzig.  
 Miede (1902). Jahrb. f. wiss. Bot. **37**, 527.  
 Němec 1901. Fünfstücks Beitr. z. wiss. Bot. **4**, 186.  
 — 1904. Beih. bot. Centralbl. **17**, 45.  
 — 1905. Studien über Regeneration. Berlin.  
 Newcombe 1909. Beih. bot. Centralbl. **24**, I. 96.  
 Piccard (1904). Jahrb. f. wiss. Bot. **40**, 94.  
 Rothert 1894. Flora. **79**, 179.  
 Rutten-Pekelharing (1910). Rec. trav. bot. Néerlandais. **7**.  
 Zilinski 1911. Zeitschr. f. Bot. **3**, 81.

# 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: 1912

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Jost Ludwig

Artikel/Article: [Studien über Geotropismus. I. Die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzelspitze. 161-205](#)