

# Studien über Geotropismus.

## II. Die Veränderung der geotropischen Reaktion durch Schleuderkraft.

Von

L. Jost und R. Stoppel.

Mit 2 Textfiguren.

Im ersten Teil dieser Studien sind die Versuche erwähnt worden, die Haberlandt im Anschluß an Wiesner mit dekapitierten Wurzeln auf der Zentrifuge ausgeführt hat, um nachzuweisen, daß auch die Wachstumszone geotropisch ist. Er schleuderte Faba-Wurzeln, denen  $1\frac{1}{2}$ —2 mm der Spitze genommen waren, mit 12—42 g und fand, daß von 22 Wurzeln nach 5—6 Stunden 16 nach außen gekrümmt waren, während 6 gerade blieben. Ein entsprechender Versuch mit Lupinus berichtet von 6 Pflanzen, die nach Dekapitation von 1,5 mm mit 12 oder 20 g geschleudert wurden. 4 krümmten sich in 6 Stunden nach außen, 2 blieben gerade. Sämtliche Versuche wurden im Dunkeln, im feuchten Raum, bei Zimmertemperatur ausgeführt; die Rotationsachse stand senkrecht, die Keimlinge ebenso.

In viel größerem Umfang hat neuerdings Newcombe derartige Versuche ausgeführt. Er hat die Größe der Fliehkraft wenig variiert, dagegen die Größe des abgeschnittenen Endes, das zwischen 2 und 4 mm in den einzelnen Versuchen schwankte. Die Pflanzen rotierten an einer horizontalen Achse im feuchten Raum bei einer Temperatur von  $20$ — $24^{\circ}$  C. Wir geben zunächst einen Überblick über die Ergebnisse dieser Versuche in Tabellenform (S. 207):

Aus diesen Versuchen läßt sich folgendes schließen: Fast überall tritt deutlich hervor, daß die 2 oder 2,5 mm dekapitierten Exemplare besser, d. h. in größerer Anzahl sich gekrümmt

## Ergebnisse Newcombes:

Dekapitation in mm	g-Größe	Rotations- dauer in h	Reaktion				Gesamt- zahl der Wurzeln	Prozent- satz der nach außen ge- krümmten Wurzeln
			außen	innen	gerad	schief		
Zea Mais								
2,0	8	8	20	1	7	1	29	68
2,5	8	8	4	—	9	—	13	30,7
Pisum sativum								
2,0	7—8	14	10	1	2	2	15	66,6
2,5	8	8	13	—	26	3	42	30,9
3,0	8	19	4	1	—	—	5	80
Lupinus albus								
2,0	8	6	13	—	20	4	37	35
2,5	8	7	10	—	22	2	34	29,3
Phaseolus multiflorus								
2,0	7	6	2	—	—	—	8	25
2,5	7—8	7,30	13	3	29	—	45	28,8
Ricinus communis								
—	8	6—8	—	—	42	—	52	0
Vicia Faba								
2,5	8	7	8	1	5	—	14	57
3,0	8	7	34	1	6	—	41	82,9
3,5	8	7	26	1	10	3	40	65
4,0	8	6—7	16	—	19	—	35	45,7
Cucurbita Pepo								
2,5	8	7	24	—	—	—	24	100
3,0	4	5,30	10	—	2	—	12	83,3
3,5	8	6	23	—	3	—	26	88,4
4,0	8	6	9	—	3	—	12	75

haben, als die mit starker Dekapitation. Im einzelnen ist aber der Prozentsatz der Gekrümmten bei den verschiedenen Versuchspflanzen recht verschieden. Er ist hoch bei Cucurbita, wo sich unter Umständen alle Exemplare nach außen wandten, er beträgt noch mehr als 50% bei Zea, Pisum, Vicia faba, er sinkt unter 50% bei Lupinus und Phaseolus, während schließlich Ricinus überhaupt keine Reaktion gab. Es zeigte sich ferner, daß die Zahl der Gekrümmten fast überall proportional mit der Größe des dekapitierten Stückes abnimmt.

An diese Versuche Newcombes knüpften unsere eigenen an, die einen doppelten Zweck verfolgten. Einmal sollte untersucht werden, woher es kommt, daß bei Newcombe in der Regel nur ein Bruchteil aller Versuchspflanzen reagierte, selbst

wenn die Dekapitation gering war. Es lag nahe zu glauben, daß der Wundshock eine gewisse Rolle spiele. Newcombe begann ja mit dem Schleudern sofort nach der Dekapitation; es war denkbar, daß bei Reizung nach Abklingen des Shocks bessere Resultate erhalten worden wären. Der zweite Gesichtspunkt, der uns zu solchen Schleuderversuchen führte, war folgender. Die Statolithentheorie macht für den Erfolg der Schleuderversuche an dekapitierten Wurzeln die Stärkekörner verantwortlich, die sich in der Wachstumszone befinden. Es mußte deshalb versucht werden, diese Stärke zum Verschwinden zu bringen. Über diese Versuche ist schon im ersten Teil dieser Studien berichtet. Und die andere ursprüngliche Fragestellung verlor das Interesse für uns, als eine ganz unerwartete Erscheinung uns fesselte, von der alsbald die Rede sein wird.

Wenn wir von den ersten Versuchen absehen, die keine sicheren Resultate ergaben, wurden alle späteren in der gleichen Weise ausgeführt. Die Rotationsachse stand vertikal, die Keimpflanzen befanden sich in einer niedrigen, mit Deckel verschließbaren Trommel von etwa 3 cm Höhe und 45 cm Durchmesser, die durch zugegebenes Wasser stets möglichst feuchte Luft enthielt. Radial standen in der Trommel, von Metallstreifen festgehalten, 15 Korke von 10 cm Länge und 3 cm Breite. Am äußeren Rand dieser Korke wurden gewöhnlich in einem Abstand von etwa 1 cm zwei Keimpflanzen angebracht, die an den Kotyledonen mit Nadeln befestigt wurden. Demnach konnten in der Regel 30 Versuchspflanzen gleichzeitig geschleudert werden. Meistens, insbesondere bei höheren Schleuderkräften, wurden noch kleine Korkstückchen als Widerlager für die Wurzeln den großen Korken angeheftet. Es war bequem und ohne jede schädliche Nebenwirkung, die Kotyledonen zuvor so zurecht zu schneiden, daß sie mit gerader Basis dem Kork aufsaßen. Zwischen den Versuchspflanzen wurde endlich noch ein Thermometer angebracht. Nicht selten wurde unter der Trommel eine kleine Gasflamme aufgestellt, deren Wärme durch ein übergelegtes Drahtnetz, außerdem durch die Rotation gleichmäßig verteilt wurde. Die ganze Anordnung in ihrer typischen Form läßt sich am besten aus der Photographie Fig. 1 ersehen (S. 216). Es sei ausdrücklich bemerkt, daß die Wurzeln bei der Rotation

horizontal lagen. Da sie auf die gewöhnliche Schwerkraftgröße gar nicht reagieren, so ist es ganz gleichgültig, ob sie horizontal oder vertikal liegen und ob die Rotationsachse vertikal oder horizontal ist.

Wir berichten nun zunächst über einige der ersten Versuche, bei denen ein Wassermotor das Schleudern besorgte.

Vers. 738. 32 Wurzeln von *Vicia Faba* wurden nach einer Dekapitation von  $1\frac{1}{2}$  mm mit 6–8 g geschleudert. Nach 7 Stunden waren 13 nach außen gekrümmt, die übrigen meist gerade. Bei zweien wurde eine Krümmung nach innen notiert. Das Resultat stimmt mit dem Newcombes im wesentlichen überein, doch ist der Prozentsatz der geotropischen geringer als bei ihm, obwohl die Dekapitation weniger stark war.

Vers. 739. 12 Wurzeln von *Lupinus albus* wurden nach einer Dekapitation von  $1\frac{1}{2}$  mm mit 6 g geschleudert. Nach  $5\frac{1}{2}$  Stunden waren 6 nach außen gekrümmt. Das ist ein etwas höherer Prozentsatz als bei Newcombe.

Vers. 741. 22 Lupinen, 1 mm dekapitiert, wurden mit  $7\frac{1}{2}$  g geschleudert. Nach 9 Stunden waren nur wenige nach außen, die meisten nach innen gekrümmt. Die Temperatur war in diesem Versuch hoch, bis zu  $30^{\circ}$ .

Vers. 743. An 30 Lupinen waren zum Zweck der Stärkeentfernung (vgl. S. 187) aus der Wachstumszone der Wurzel die Kotyledonen zu etwa  $\frac{3}{4}$  abgeschnitten worden; die Wurzeln wuchsen 24 Stunden lang in Wasser von  $28^{\circ}$ . Nach Dekapitation von 1 mm wurden sie  $7\frac{1}{2}$  Stunden mit  $7\frac{1}{2}$  g geschleudert. Es fanden sich 6 nach außen, 6 nach innen, der Rest grad.

War man anfangs geneigt, die Krümmungen nach innen für zufällige, vermutlich traumatotropische zu halten, so schienen sie nach den letzten Versuchen doch möglicherweise negativ geotropische zu sein. Freilich standen dieser Annahme zunächst noch mancherlei Bedenken entgegen. Die Versuche waren bei hoher Temperatur ausgeführt, z. T. auch an Material, das stark vorgewärmt war. Es war zu prüfen, ob auch bei niedriger Temperatur der gleiche Effekt eintritt, insbesondere, wenn die Schleuderkraft verstärkt wurde. Zweitens war daran zu denken, daß die Feuchtigkeit in dem Kulturbedeälter vielleicht doch nicht ganz gleichförmig und genügend ist. Eine solche Störung in der Luftfeuchtigkeit könnte in verschiedener Weise eine Krümmung herbeiführen.

Daß die hohe Temperatur während des Versuches ohne Bedeutung ist, wird sich später zur Genüge erweisen; daß die Vorerwärmung an sich nicht die Ursache der Innenkrümmungen ist, zeigt folgender Versuch:

Vers. 746. 20 Lupinen ohne Vorerwärmung bei 20° kultiviert. Nach Dekapitation von 1 mm mit 16 g geschleudert bei 27° C. Nach 4½ Stunden sind 14 nach innen gekrümmt, 4 nach außen, und 2 blieben grad.

Vers. 745. Nach Vorerwärmung und Abschneiden eines größeren Teils der Kotletonen wird 1 mm dekapitiert und bei 24—26° mit 22 g geschleudert. Nach 5 Stunden sind 17 von 30 Wurzeln nach innen, 1 nach außen gekrümmt, der Rest ist grad.

Zugleich zeigen diese Versuche, daß die Innenkrümmungen durch stärkere Fliehkräfte entschieden begünstigt werden. Ehe wir von dieser Erfahrung weitere Anwendung machen, soll noch die event. Bedeutung einer ungleichen Verteilung der Feuchtigkeit untersucht werden.

Es ist natürlich ganz unmöglich, die Rotationstrommel im Innern gleichförmig feucht zu erhalten. Immer wird in kürzester Zeit alles flüssige Wasser nach der Peripherie geschleudert werden und nur dort wird die Luft wasserdampfgesättigt sein können. Demnach wird auch an der einzelnen Wurzel die nach innen gekehrte Seite an eine weniger feuchte Luftschicht grenzen als die Außenseite. Sind unter solchen Bedingungen hydrotropische Krümmungen möglich? Es müßten offenbar negativ hydrotropische Krümmungen sein, die die Innenkrümmungen veranlassen könnten, und solche sind für Wurzeln und Sprosse in der Literatur unseres Wissens überhaupt nicht erwähnt<sup>1</sup>. Außerdem wird ja bei der positiv hydrotropischen Krümmung der Wurzelspitze allein die Perzeptionsfähigkeit zugesprochen. (Molisch. 1883. Pfeffer. 1894.) Demnach sollte man also glauben, daß eine dekapitierte Wurzel überhaupt keine hydrotropischen Krümmungen ausführen könne. Es wurden nun in einem Glasgefäß, das oben offen mit der Luft kommunizierte, 18 dekapitierte Lupinenwurzeln in einem Abstand von wenigen Millimetern von einer in der Mitte aufgestellten, mit feuchtem Filtrierpapier überzogenen senkrechten Glasplatte angebracht. Im Laufe von einigen Stunden waren 13 von ihnen nach der feuchten Wand zu gekrümmt. Das zeigt, daß die Lehre von der alleinigen Perzeption in der Spitze vielleicht dahin abgeändert werden muß, daß man der Spitze nur die stärkste hydrotropische Reizbarkeit zuerkennt. (Man vergleiche übrigens mehrere Experimente bei Darwin, die in diesem Sinn

<sup>1</sup>) Wohl aber für *Phycomyces*!

zu deuten wären, und die kritischen Bemerkungen Rotherts.) Wenn demnach neue Versuche über Hydrotropismus nötig erscheinen, so ist doch bis jetzt schlechterdings nicht einzusehen, daß bei irgendeiner ungleichen Verteilung der Feuchtigkeit negativ hydrotropische Krümmungen erfolgen.

Doch könnten solche Krümmungen vielleicht in anderer Weise, gewissermaßen rein mechanisch zustande kommen. Sachs hat beobachtet, daß etwas angewelkte Wurzeln, auf eine feuchte Unterlage gebracht, sich alsbald von dieser wegkrümmen, weil die Wasseraufnahme zunächst nur einseitig, eben von der Unterlage aus erfolgt. Es ist nicht daran zu zweifeln, daß bei genügender Lufttrockenheit auch eine ursprünglich turgeszente Wurzel sich von einem feuchten Substrat in rein mechanischer Weise abkrümmen könnte. Man darf vielleicht auch daran denken, daß durch höhere Schleuderkräfte eine ungleiche Wasserverteilung in den Geweben der Wurzel geschaffen wird, deren Folge eine direkt oder nach Reiz eintretende Krümmung sein könnte. Alle solche Gedanken müssen vollkommen beiseite gelegt werden, wenn es sich darum handelt, die Innenkrümmungen der Lupinenwurzeln auf dem Schleuderapparat zu erklären, denn es gelingt leicht, solche auch dann zu erhalten, wenn die Wurzeln bestimmt allseitig gleichmäßig feucht sein müssen, weil sie in flüssiges Wasser eintauchen.

Vers. 747. An den Korken der Zentrifuge werden unter einem Winkel von  $45^{\circ}$  kleine Reagenzgläschen von 5 cm Länge und 0,8 cm Durchmesser befestigt und mit Wasser gefüllt. 15 Lupinen,  $1\frac{1}{2}$  mm dekapitiert, werden mit Wattepföpfchen sehr fest in diese kleinen Gefäße eingedichtet. Dann beginnt das Schleudern mit 18 g. Von diesen 18 g wirken aber senkrecht zur Achse der Wurzeln nur 12,6 g ein. — Die Temperatur stieg unbeabsichtigt bis  $32^{\circ}$ . Schon nach 2 Stunden waren 2 nach innen, 6 nach außen gekrümmt, nach 6 Stunden sind 10 nach innen, 5 grad; es haben sich also auch anfangs nach außen gekrümmte Wurzeln wieder gradgestreckt oder gar nach innen gekrümmt.

In einem ganz ähnlichen Versuch krümmten sich bei einer wirksamen Schleuderkraft von 16 g bei  $32^{\circ}$  in  $3\frac{1}{2}$  Stunden sämtliche 12 Wurzeln in Wasser nach innen. Bei einem weiteren Versuch krümmten sich bei  $27^{\circ}$  und 12,6 g in zwei Stunden 9 von 15 Wurzeln nach innen.

Nach solchen Ergebnissen konnte kein Zweifel mehr bestehen, daß die Ursache der Innenkrümmung nur in der langen Einwirkung bezw. großen Intensität der Fliehkraft gesucht werden könne, daß also die positive Re-

aktion der Wurzel sehr leicht in die negative übergeführt werden kann. Auffallenderweise befand sich das Maximum der Innenkrümmung ganz am Ende der Wachstumszone, also etwa 6 mm von dem durch die Dekapitation erzeugten Ende entfernt.

Ehe wir daran gingen, unsere Resultate durch eine größere Anzahl von Versuchen zu befestigen und im einzelnen zu bestimmen, wie groß die Fliehkraft sein und wie lange sie wirken muß, wurde noch versucht, ob auch die intakte, nicht dekapierte Pflanze negative Krümmungen ergeben kann. Von vornherein war man auf stärkere Fliehkkräfte angewiesen, denn bei schwachen muß ja die intakte Wurzel so rasch positive Krümmungen ausführen, daß die meistempfindliche Spitze sehr bald in die Richtung der Schleuderkraft eingestellt ist und damit der geotropischen Einwirkung entzogen ist. So ließen wir den Wassermotor mit voller Kraft laufen, bemerkten aber bald, daß die anfangs erzielte Geschwindigkeit, die etwa 50 g ergab, über Mittag ganz außerordentlich nachließ. Trotzdem genügte der Versuch für die erste Orientierung: schon nach zwei Stunden waren bei 21° C. von 16 Wurzeln 7 nach innen, 3 nach außen gerichtet und 6 waren gerade geblieben. Nach 4<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunden wurden trotz des Nachlassens der Geschwindigkeit 13 von 15 Wurzeln gefunden, die zwar mit der Spitze nach außen zeigten, die aber in einiger Entfernung von der Spitze deutlich nach innen gerichtet waren.

Nun wurde der Elektromotor verwendet, von dem schon S. 169 die Rede war, und der einen sehr viel gleichförmigeren Gang hatte als die Turbine. Unterhalb von der Trommel waren an der vertikal stehenden Achse eine Anzahl von Scheiben verschiedener Größe angebracht, auf die die Motordrehung übertragen wurde. Da außerdem noch eine weitere Serie von Übertragungsscheiben zwischen den Motor und die Trommel eingeschaltet und die Wurzeln auch in verschiedener Entfernung vom Zentrum der Rotation angebracht werden konnten<sup>1</sup>, war die

<sup>1</sup>) Eine Verkleinerung der Fliehkraft durch geringeren Radius haben wir meist nur unter Benutzung einer kleineren Trommel vorgenommen, weil nur in der Peripherie der Trommeln die Luftfeuchtigkeit genügend hoch gehalten werden kann. In den wenigen Fällen, wo wir die Keimlinge entfernt vom Rand der Trommel befestigten,

Zentrifugalkraft innerhalb recht weiter Grenzen modifizierbar. So stand uns zwischen 1,9 und 350 g eine große Anzahl von Schleuderkraftgrößen zur Verfügung. Wir geben zunächst einmal die Resultate dieser Versuche, die, wenn nichts anderes bemerkt ist, immer in feuchter Luft mit Wurzeln der Lupine ausgeführt sind. Wir bringen sie in möglichst abgekürzter Tabellenform (S. 214, 215):

Überblicken wir diese Tabelle, in der fast alle<sup>1</sup> Versuche mitgeteilt sind, die mit dem definitiven Apparat in dieser Frage angestellt wurden, so zeigt sich eine sehr große Gesetzmäßigkeit. Nur einzelne wenige Serien haben z. T. aus bekannten, teils auch aus unbekanntem Gründen anders, meist langsamer reagiert, als erwartet wurde. Betrachten wir zuerst

#### Die dekapitierten

und zwar die 1½ mm dekapitierten, so zeigt sich, daß sie in folgender Weise reagieren:

bei 1,9 g bleiben sie gerade;

bei 2,6 g reagieren sie positiv geotropisch und viel zahlreicher als in Newcombes Versuchen, so daß wir schon jetzt schließen dürfen, die geringen Erfolge in jenen Versuchen gerade mit der Lupine rühren von der zu großen Intensität der verwendeten Schleuderkraft her;

bei 7,2 g tritt zunächst positive, später negative Reaktion ein; aber selbst nach vielen Stunden findet man noch immer einzelne positive Exemplare;

bei 14 g bemerkt man keinen Unterschied gegenüber 7 g;

bei 18 g sind ebenfalls nach vielen Stunden die Außenkrümmungen nicht verschwunden. Andererseits läßt sich mit Sicherheit konstatieren, daß ein bestimmtes Exemplar zuerst eine deutliche Außenkrümmung beginnt, dann sich gerade streckt und schließlich zur Innenkrümmung übergeht;

blieb die Trommel unbedeckt und die Keimlinge wurden kontinuierlich mit Wasser versehen; sie waren mit Filtrierpapier bedeckt, auf das ständig Wasser tropfte. Diese Methode gibt aber nur bei ganz schwachen Schleuderkraften gute Erfolge.

<sup>1</sup>) Es sind nicht aufgenommen in der Tabelle: Eine Versuchsserie, weil im Protokoll die g-Größe nicht notiert war. Zwei Versuchsserien, weil die Keimlinge durch starke Vorerwärmung kaum noch reaktionsfähig waren. Zwei Versuchsserien, weil viele Wurzeln welk geworden waren. (Schleudern in offener Scheibe mit Berieselung.)



## Dekapitierte

G-Größe	Nr. des Versuchs	Temp.	Dekapitation in mm	Exemplare	Reaktion		
					außen	grade	innen
1,9	862	17 <sup>0</sup>	1 <sup>1/2</sup>	10 nach 4 <sup>h</sup> 6 <sup>h</sup> 8 <sup>h</sup>	1? — 2?	8 10 8	1? — —
2,6	862	17 <sup>0</sup>	1 <sup>1/2</sup>	15 nach 4 <sup>h</sup> 6 <sup>h</sup> 8 <sup>h</sup>	7 10 11	7 5 4	1? — —
7,2	849	20 <sup>0</sup>	1 <sup>1/2</sup>	22 nach 2 <sup>h</sup> 3 <sup>h</sup>	6 2	7 7	9 13
	850	19 <sup>0</sup>	1 <sup>1/2</sup>	30 nach 1 <sup>1/2</sup> <sup>h</sup> 2 <sup>1/2</sup> <sup>h</sup> 5 <sup>1/2</sup> <sup>h</sup>	19 7 11	6 16 9	2 4 9
14	808	26 <sup>0</sup>	1 <sup>1/2</sup>	26 nach 2 <sup>h</sup> 4 <sup>h</sup>	7 7	13 8	6 11
	809	25,5 <sup>0</sup>	1 <sup>1/2</sup> — <sup>3/4</sup>	30 nach 2 <sup>h</sup> 4 <sup>h</sup>	6 9	11 9	13 12
	810 <sup>1</sup>	31 <sup>0</sup>	1 <sup>1/2</sup> — <sup>3/4</sup>	30 nach 2 <sup>h</sup>	22	8	—
	871	22 <sup>0</sup>	<sup>3/4</sup>	15 <sup>2</sup> nach 1 <sup>1/2</sup> <sup>h</sup> 3 <sup>h</sup> 15 <sup>4</sup> nach 1 <sup>1/2</sup> <sup>h</sup> 3 <sup>h</sup> 4 <sup>h</sup>	11 14 7 7 11	2 3 7 7 3 <sup>5</sup>	2 — 1 1 1 <sup>5</sup>
18	845 <sup>6</sup>	20 <sup>0</sup>	1 <sup>1/2</sup>	29 nach 1 <sup>h</sup> 3 <sup>h</sup> 5 <sup>h</sup> 9 <sup>h</sup> 11 <sup>h</sup>	8 11 13 7 8	21 18 4 6 6	1 <sup>7</sup> 1 12 16 15
	851	18 <sup>0</sup>	1 <sup>1/2</sup>	29 nach 1 <sup>h</sup> 2 <sup>h</sup> 3 <sup>1/2</sup> <sup>h</sup>	15 11 5	12 15 6	1 <sup>2</sup> 3 18
25	806	24 <sup>0</sup>	1 <sup>1/2</sup> und 2 <sup>1/2</sup>	30 nach 2 <sup>h</sup>	5	9 <sup>8</sup>	14
	807	28 <sup>0</sup> 28 <sup>0</sup>	1 <sup>1/2</sup> 1 <sup>1/2</sup>	13 nach 3 <sup>h</sup> 30 nach 2 <sup>h</sup> 4 <sup>h</sup>	2 6 1	3 15 8	8 9 21
	811	30 <sup>0</sup>	<sup>3/4</sup>	20 <sup>9</sup> nach 1 <sup>h</sup> 2 <sup>h</sup> 17 <sup>10</sup> nach 1 <sup>1/2</sup> <sup>h</sup>	12 16 16	8 2 1	2 <sup>2</sup> — —

1) Schleudern beginnt erst 3—4<sup>h</sup> nach Dekapitation.

2) Sofort geschleudert.

3) Dieses Exemplar zu weit dekapitiert. Ganze Columnella entfernt.

4) 6<sup>h</sup> nach Dekapitation geschleudert.

5) Diese vier Exemplare sind zu weit dekapitiert.

6) Altes Saatgut.

7) Krümmung zweifellos nicht geotropisch.

8) Außerdem 2 welk!

9) Sofort nach Dekapitation geschleudert.

10) 4<sup>h</sup> nach Dekapitation geschleudert.

Dekapitierte							Intakte							
G-Größe	Nr. des Versuchs	Temp.	Dekapitation in mm	Exemplare	Reaktion			Nr. des Versuchs	Temp.	Exemplare	Reaktion			
					außen	grade	innen				außen	grade	innen	
29	801c	26 <sup>0</sup>	1 1/2	14 nach 1 <sup>h</sup>	fast alle			801a	20 <sup>0</sup>	20 nach 2 <sup>h</sup>	die meisten			
	868	28 <sup>0</sup>	Spitze auf 1 1/2 mm median längs gespalten	2 <sup>h</sup>	5	2	7	801b 801c	18,5 <sup>0</sup> 26 <sup>0</sup>	4 <sup>h</sup>	„	wenige	wenige	
				4 <sup>h</sup>	3	4	7			32 nach 2 <sup>h</sup>	alle			
				15 <sup>1</sup> nach 1 <sup>h</sup>	4	9	2			16 nach 1 <sup>h</sup>	alle			
				2 <sup>h</sup>	8	5	2			4 <sup>h</sup>	alle			
				4 <sup>h</sup>	8	4	3							
				17 <sup>2</sup> nach 1 <sup>h</sup>	15	2	—							
				4 <sup>h</sup>	17	—	—							
42	803	28 <sup>0</sup>	1	14 nach 2 1/2 <sup>h</sup>	—	—	14	803	28 <sup>0</sup>	16 nach 2 1/2 <sup>h</sup>	11	—	5! <sup>4</sup>	
				6	—	—	14 <sup>3</sup>			4 <sup>h</sup>	11	—	5!	
										6 <sup>h</sup>	16	—	—	
								819	32,5 <sup>0</sup>	16 nach 2 <sup>h</sup>	7	—	9!	
70								813	22 <sup>0</sup>	27 nach 1 <sup>h</sup>	—	27	—	
										2 <sup>h</sup>	—	12	15	
										4 <sup>h</sup>	—	4	23!	
112	860	18 <sup>0</sup>	1 1/2	15 <sup>5</sup> nach 2 <sup>h</sup>	3	3	9	804	24 <sup>0</sup>	30 nach 1 1/2 <sup>h</sup>	alle			
				4 <sup>h</sup>	2	1	11	805	23 <sup>0</sup>	3 <sup>h</sup>	20	10	—	
										2 <sup>h</sup>			17!	
155	816	26 <sup>0</sup>	1 1/2	10 nach 1 3/4 <sup>h</sup>	—	3	7	812	22 <sup>0</sup>	30 nach 1 <sup>h</sup>			12	
				—	—	10	—			2 <sup>h</sup>			24	
				10 nach 1 3/4 <sup>h</sup>	—	10	—			3 <sup>h</sup>			30!	
					3 1/2 <sup>h</sup>	—	6	4	814	22 <sup>0</sup>	16 nach 1 1/2 <sup>h</sup>	7	1	8
	10 nach 1 3/4 <sup>h</sup>	—	10	—	2 1/2 <sup>h</sup>			15!						
					3 1/2 <sup>h</sup>	—	10	—	815	25 <sup>0</sup>	30 nach 1 <sup>h</sup>	—	1	12
	16 <sup>6</sup> nach 1 <sup>h</sup>	2	11	1?	1 1/2 <sup>h</sup>			17						
					2 1/2 <sup>h</sup>	—	6	8	847	20,5 <sup>0</sup>	22 nach 1 <sup>h</sup>	22		28
3 1/2 <sup>h</sup>	—	5	9	2 1/2 <sup>h</sup>										
				14 <sup>7</sup> nach 1 <sup>h</sup>	3	8	5			5 <sup>h</sup>	10	8	4	
				2 1/2 <sup>h</sup>	—	2	14	848	21 <sup>0</sup>	(altes Saatgut!)				
				3 1/2 <sup>h</sup>	—	2	14			30 nach 2 <sup>h</sup>	Photogr. Fig. 1			
				24 nach 1 1/2 <sup>h</sup>	2	4	8			4 1/2 <sup>h</sup>	„	Fig. 2		
				2 1/2 <sup>h</sup>	—	3	11							

1) Sofort nach Operation geschleudert.

2) 7<sup>h</sup> nach Operation geschleudert.

3) Im Radius eingestellt.

4) ! bedeutet, daß auf die basale Innenkrümmung eine Außenkrümmung an der Spitze erfolgt ist, so daß die Wurzeln S-förmig sind.

5) Wurzeln in Wasser.

6) Sofort nach Dekapitation geschleudert.

7) 6<sup>h</sup> nach Dekapitation geschleudert.

25 g: Die Außenkrümmungen treten jetzt stark zurück, die Innenkrümmungen dominieren;

42 g oder mehr: nur noch Innenkrümmungen oder gerad.

Die nicht dekapitierten.

Bei 29 g sind oft alle Exemplare nach außen gekrümmt.

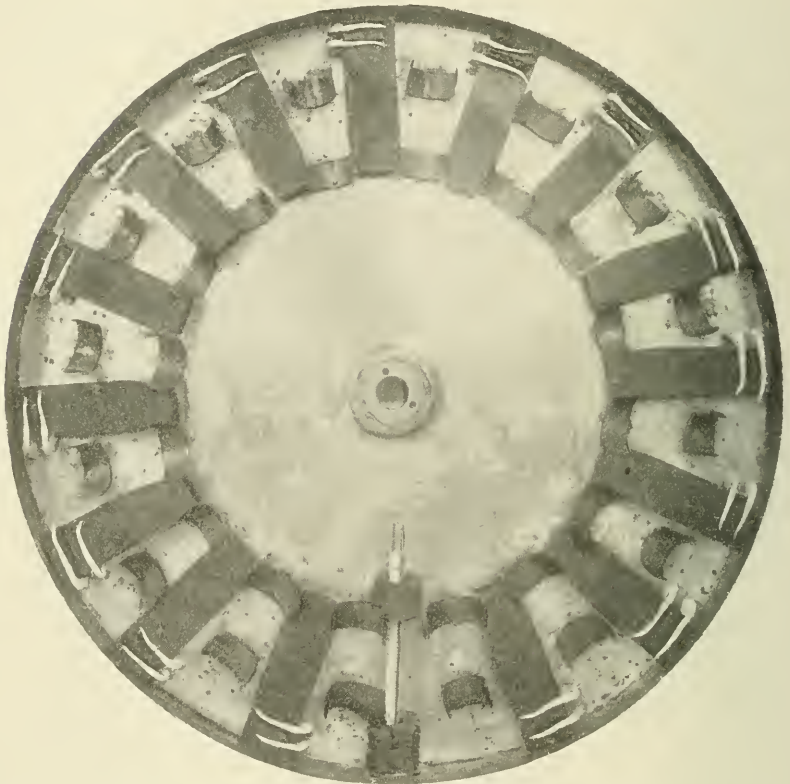


Fig. 1. Ergebnis des Versuches No. 848 (155 g) nach 2 Stunden. Die Mehrzahl der Wurzeln zeigt negative Krümmungen.  $\frac{1}{4}$  natürl. Größe.

Manchmal bis zur Einstellung in den Radius. Vereinzelt werden auch S-förmige Biegungen notiert, mit Außenkrümmung der Spitze und Innenkrümmung in der Wachstumszone;

bei 42 g ist selbst nach 6 Stunden und bei hoher Temperatur (28°) die Mehrzahl positiv;

70 g: nach einer Stunde bei  $22^{\circ}$  noch keine Reaktion. Nach 2 Stunden die Mehrzahl negativ;

112 und 155 g: Typische positive Krümmung fehlt fast ganz<sup>1</sup>. Zuerst tritt negative Krümmung in der Wachstumszone auf, später (eventuell schon nach  $2\frac{1}{2}$  Stunden) fangen die

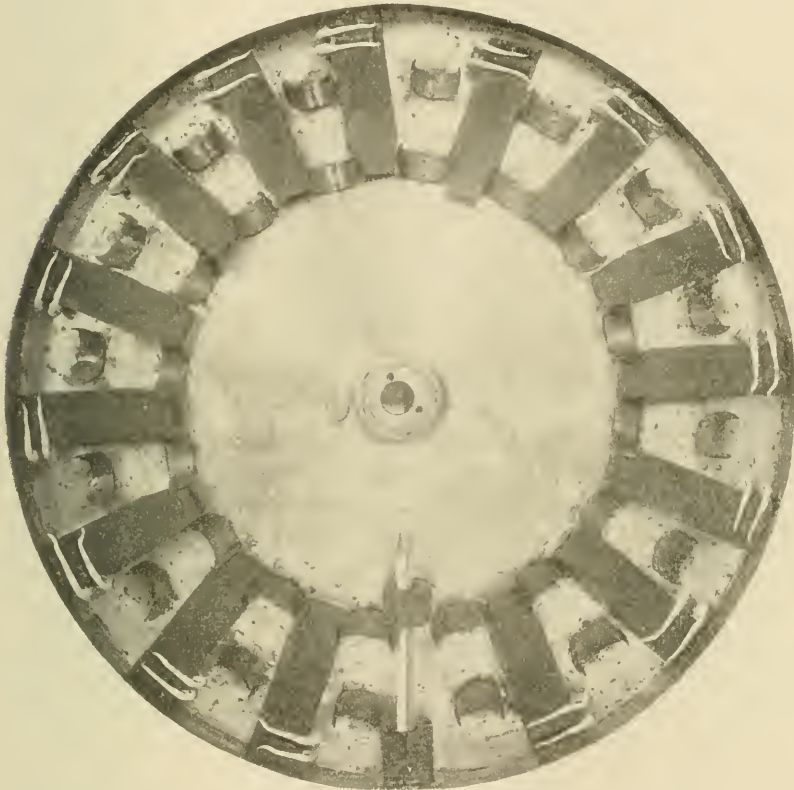


Fig. 2. Ergebnis des Versuches No. 848 (155 g) nach  $4\frac{1}{2}$  Stunden. Die Spitzen fangen an positiv zu reagieren.  $\frac{1}{4}$  natürl. Größe.

Spitzen an, nach außen zu gehen. Das Resultat eines solchen Versuches ist in Fig. 1 und 2 nach einer Photographie wiedergegeben.

Eine genauere Feststellung der Größe oder der Zeitdauer des Flichkraftreizes, der zu negativer Krümmung führt, be-

<sup>1</sup>) Der Versuch 847 mit 155 g, in dem ein anderes, älteres Samenmaterial verwendet wurde, fällt sehr stark aus dem Rahmen der anderen Versuche heraus. Ebenso Versuch 804 bei 112 g, ohne bekannte Ursache.

gegnet einstweilen noch sehr großen Schwierigkeiten, weil die individuellen Verschiedenheiten, die ja auf diesem Gebiet der Forschung sehr im Wege stehen, recht beträchtliche sind. Es ist deshalb auch nicht mit absoluter Sicherheit zu sagen, ob bei dekapitierten Wurzeln wirklich schon bei so kleinen Schleuderkraften wie 6 und 14 g die beobachteten Innenkrümmungen wirklich geotropischer Natur sind, oder ob sie etwa doch zufällige Täuschungen sind, die durch traumatische Reaktionen bedingt sind. Obwohl die Gefahr derartiger Täuschungen bei der Lupine eigentlich nicht groß ist, muß man doch an solche Eventualitäten denken, weil bei viel größeren Kräften, z. B. bei 18 g in Vers. 845 die negative Reaktion so lange auf sich warten läßt. Freilich war dieser Versuch gerade mit einem Lupinenmaterial anderer Provenienz ausgeführt, das auch älter war. Aber auch einige im Oktober 1911 mit 1911er Ernte ausgeführte Versuche ließen selbst bei 155 g sehr viel länger auf die Krümmungen warten als sonst üblich<sup>1</sup>. Wir haben deshalb einstweilen weitere Untersuchung quantitativer Fragen unterlassen in der Hoffnung, daß es gelingen wird, für diese ein günstigeres Objekt zu finden. Unter den Wurzeln unserer gewöhnlichen Versuchspflanzen wird ein solches freilich kaum zu erwarten sein.

Hier muß übrigens noch auf einen Fehler in unserer Versuchsanstellung hingewiesen werden, der uns leider erst sehr spät zum Bewußtsein kam. Es fiel uns manchmal auf, daß die Reaktionen bei den weiter innen auf den Korken befestigten Exemplaren viel zeitiger und besser eintraten als bei den äußeren. In sehr deutlicher Weise tritt dies z. B. bei Vers. 851 hervor:

Lupine  $1\frac{1}{2}$  mm dekapitiert. 19<sup>o</sup> C. Mit 18 g geschleudert.

Nach  $3\frac{1}{2}$  h sind

	nach innen gekrümmt	nach außen oder grad
von den 14 äußeren Exemplaren	4	10
„ „ 15 inneren „	14	1

Ferner Vers. 857.

Lupine. Vormittags  $1\frac{1}{2}$  mm dekapitiert. Nachmittags mit 155 g geschleudert

	n. innen	grad	außen
nach 1 Stunde von den 8 äußeren	1	6	1
„ 1 „ „ „ 8 inneren	5	2	1
nach $1\frac{3}{4}$ „ „ „ 8 äußeren	5	3	—
„ $1\frac{3}{4}$ „ „ „ 8 inneren	8	—	—

<sup>1</sup>) Diese Versuche sind in der Tabelle nicht aufgeführt, da sie lediglich zu Meßzwecken ausgeführt wurden.

Die Erscheinung tritt also bei hohen wie niederen Schleuderkraften mit großer Deutlichkeit hervor. Im letzteren Fall zeigt sich, daß die äußeren nur später reagieren wie die inneren. Auch bei intakten Wurzeln läßt sich leicht das gleiche beobachten. Ein Blick auf die Photographie (Fig. 1) zeigt fast auf jedem Kork die Innenkrümmung deutlicher beim inneren Exemplar als beim äußeren.

Als das festgestellt war, erweckte es von neuem Zweifel, ob denn wirklich die Schleuderkraft Ursache der negativen Krümmungen ist. Man hätte doch eher erwarten sollen, daß die äußeren Exemplare besser reagierten, denn sie sind der stärkeren Schleuderkraft ausgesetzt. Aber die Differenz der Schleuderkraft zwischen den äußeren und inneren Exemplaren ist so unbedeutend, daß sie überhaupt keine Rolle spielen kann. Von neuem wurde unser Interesse auf die Feuchtigkeitsverhältnisse in der Trommel gelenkt. Noch einmal wurde der früher schon geschilderte und 3mal wiederholte Versuch ausgeführt, bei dem die Wurzeln in Wasser eintauchend geschleudert wurden. Der Erfolg blieb der gleiche (Vers. No. 860 112 g, dekapitiert); jeder Zweifel an der geotropischen Natur der Innenkrümmung war ausgeschlossen. Es fiel aber diesmal auf, daß die Krümmungen im Wasser langsamer erfolgten als in feuchter Luft.

In der Tat ist die Lupine sehr empfindlich gegen Wasserbedeckung. Wurden Keimlinge von der Größe wie sie uns gewöhnlich zu den Versuchen dienten, horizontal in Wasser gelegt, so daß sie etwa 1 cm mit Wasser überschichtet sind, so konnte nach vielen Stunden keine geotropische Krümmung an ihnen beobachtet werden, während Kontrollen in feuchter Luft in 1 Stunde 10 Minuten reagierten. Auch Ohno hat gefunden (1908, S. 628), daß Wurzeln in Wasser langsamer reagieren.

Damit war aber dann die Erklärung<sup>1</sup> für die schnellere Innenkrümmung der inneren Exemplare gefunden. Um ein Austrocknen zu vermeiden, wurde oft recht reichlich Wasser in die Trommel gebracht, zudem wurden nach jedem Öffnen

<sup>1</sup>) Es ist auch noch auf eine andere Möglichkeit hinzuweisen. Das Wasser könnte die Reizkrümmung der Wurzeln durch einen Gehalt an Giften verlangsamt haben. Tatsächlich war eine Berührung des Wassers mit Messingteilen in unserer Trommel leider nicht ausgeschlossen.

des Deckels bei den Ableseungen immer sofort die Wurzeln mit Wasser übergossen. So dürfte in nicht wenigen Versuchen tatsächlich die äußere Reihe der Keimlinge während der Rotation ganz vom Wasser bedeckt gewesen sein und deshalb langsamer reagiert haben. Da in anderen Versuchen entschieden weniger Wasser zugegeben wurde, so war verständlich, daß uns die in Rede stehende Erscheinung nicht immer auffiel. Wären alle unsere Versuche mit völlig gleichartig behandelten Exemplaren ausgeführt worden, so hätten wir gewiß auch noch viel gleichförmigere Resultate erzielt.

Auch beim jetzigen, noch etwas provisorischen Zustand unserer Kenntnisse kann darüber kein Zweifel bestehen, daß ein sehr großer Unterschied zwischen den dekapitierten und den nichtdekapitierten besteht. Die ersteren zeigen schon bei viel niedrigeren Schleuderkräften die negative Reaktion als die intakten, und sie zeigen nur eine negative Reaktion, während die intakten späterhin ihre Spitze positiv krümmen. Das kann man kaum anders deuten, als durch die Annahme, daß in der Spitze die Tendenz zur positiven Reaktion sehr viel schwerer überwunden wird als in der Wachstumszone. Obwohl tatsächlich die Spitze bei den von uns verwendeten Fliehkräften immer schließlich nach außen ging, darf man doch durchaus nicht glauben, sie bliebe unbeeinflußt von den hohen Schleuderkräften. Die Einwirkung dieser Kräfte macht sich an dem außerordentlich späten Beginn der Außenkrümmung bemerkbar. Zu einer Zeit, wo die positive Krümmung nach einem Reiz von 1 g längst begonnen hat, ist die mit 155 g getroffene Wurzelspitze noch völlig grad. So erscheint es außerordentlich wahrscheinlich, daß es durch Anwendung noch höherer Fliehkräfte gelingen wird, auch die Spitze der Lupinenwurzel noch negativ geotropisch zu machen.

Es ist schon gesagt worden, daß die negative Krümmung ihr Maximum ziemlich weit hinten in der Wachstumszone hat. Messungen zeigen, daß es oft 5—6 mm hinter dem Ende der dekapitierten, also 7 und mehr mm hinter der Spitze der Wurzel liegt. Da fragt sich, ob denn diese Krümmung eine Wachstumskrümmung ist. Diese Frage ist unbedingt zu bejahen. Das ergibt sich schon aus plasmolytischen Versuchen. Die (de-

kapitierten) Wurzeln des Versuchs 857 (155 g) wurden  $3\frac{1}{2}$  Stunden nach Beginn des Versuches, nachdem außerordentlich scharfe negative Krümmungen an ihnen aufgetreten waren, aufgezeichnet und in 10proz. Kochsalzlösung gelegt. Es zeigte sich, daß am nächsten Morgen die Krümmung nur wenig zurückgegangen war. Sie muß also durch Wachstum zu stande kommen. Damit ist aber noch nicht gesagt, daß sie durch ein ungleichseitiges Längenwachstum bedingt ist, wie die gewöhnliche positive Krümmung. Es könnte ja auch die vielgenannte, aber nur wenig studierte Verkürzung der ausgewachsenen Wurzel bei der negativen Krümmung eine Rolle spielen. Wir glauben das nicht, weil man die Krümmung hinter der Wachstumszone erwarten müßte, wenn sie durch Wurzelkontraktion bedingt wäre. Eine sichere Entscheidung kann aber nur durch Messung erbracht werden; und man sollte nicht glauben, daß da nennenswerte Schwierigkeiten zu überwinden wären. Leider hat sich nun gezeigt, daß die Wurzeln nach Anbringen von Tuschemarken entweder gar nicht oder nur sehr spät negative Krümmungen ausführen. Das hängt wahrscheinlich mit dem Abreiben oder dem Austrocknen zusammen, das man bei Anbringen der Tuschemarken nicht entbehren kann (vgl. S. 181).

Der Umstand, daß schwächere G-Reize erst nach längerer Einwirkung die negative Reaktion bewirken, während die starken das gleiche Ziel in kürzerer Zeit erreichen, läßt mit Bestimmtheit vermuten, daß auch bei der negativen Reaktion das Reizmengengesetz gilt, das die positive beherrscht. Wie groß die Reizmenge ist, die zur negativen Krümmung führt, ließe sich erst nach Bestimmung einer Präsentationszeit für die negative Krümmung ermessen. Daß wir eine solche bei den großen individuellen Verschiedenheiten der einzelnen Exemplare nicht ausführen konnten, ist klar. Immerhin hat sich wenigstens das eine mit Sicherheit ergeben, daß die negative Krümmung auch als Nachwirkung auftreten kann, daß also nicht die ganze Reizmenge, die im Versuch auf die Wurzel einwirkt, bis die Krümmung erscheint, wirklich nötig ist. Damit ist aber die prinzipielle Möglichkeit einer Präsentationszeitbestimmung gegeben. Die Versuche, von denen wir sprechen, waren folgende:

Versuch 852. 30  $1\frac{1}{2}$  mm dekapitierte Exemplare wurden



bei  $10^0$  mit 155 g geschleudert. Nach  $1/2$ , 1,  $1 1/2$  Stunden wurden je 10 Exemplare meist noch ganz ungekrümmt von der Zentrifuge genommen und auf den Klinostaten gebracht. Dort wurden die auftretenden Krümmungen von Zeit zu Zeit notiert. Diese waren in der Regel recht schwach. Wir haben deshalb häufig unabhängig voneinander beobachtet und die zweifelhaften Fälle gemeinsam besprochen. Der Versuch wurde ein zweites Mal bei  $18^0$  wiederholt (854).

## Ergebnisse:

## Versuch 852.

Zeit vom Beginn des Schleuderns	I. 30' geschleudert	II. 60' geschleudert	III. 90' geschleudert
$1 1/2$ h	6 i 2 g 2 a	6 i 4 g	
2 h	6 i 1 g 3 a	7 i 3 g	7 i 2 g 1 a
$2 1/2$ h	6 i 2 g 2 a	7 i 3 g	7 i 3 g
$3 1/2$ h	1 i 5 g 4 a	2 i 6 g 2 a	5 i 5 g
$4 1/2$ h	4 g 6 a	3 g 7 a	4 g 6 a
$5 1/2$ h	6 g 4 a	3 g 7 a	1 g 9 a
7 h	8 g 2 a	1 i 2 g 7 a	1 g 9 a

## Versuch 854.

$1 1/2$ h	6 i 3 g 1 a	4 i 6 g	6 i 3 g 1 a <sup>1</sup>
2 h	6 i 3 g 1 a	5 i 5 g	9 i 1 g
$2 1/2$ h	5 i 3 g 2 a	3 i 7 g	7 i 3 g
$3 1/2$ h	6 g 4 a	3 i 7 g	8 i 2 g
5 h	6 g 4 a	1 g 9 r	4 g 6 a
6 h	6 g 4 a	3 g 7 r	3 g 7 r

a = Außenkrümmung; i = Innenkrümmung; g = gerade.

Addiert man die beiden Versuchsreihen und greift der größten Übersichtlichkeit wegen die Beobachtungen in etwa Stundenintervall heraus, so ergibt sich folgendes:

Nach	30' geschleudert	60' geschleudert	90' geschleudert
$1 1/2$ h	12 i 5 g 3 a	10 i 10 g	
$2 1/2$ h	11 i 4 g 5 a	10 i 10 g	12 i 6 g 6 a
$3 1/2$ h	4 i 11 g 5 a	5 i 13 g 2 a	8 i 6 g 6 a
$4 1/2$ —5 h	10 g 10 a	4 g 16 a	8 g 12 a
$5 1/2$ —6 h	12 g 8 a	6 g 14 a	4 g 16 a

Wie nicht anders zu erwarten, verhalten sich die einzelnen Exemplare wieder recht verschieden, und doch tritt eine Gesetzmäßigkeit deutlich hervor. Selbst die halbstündige Induktion mit 155 g hat genügt, um bei mehr als der Hälfte der Exemplare eine negative Krümmung als Nachwirkung hervorzurufen.

<sup>1</sup>) Diese Resultate also beim Abnehmen von der Zentrifuge!

Später strecken sich die anfangs nach innen gekrümmten Wurzeln gerade, noch später folgt bei mehreren eine Außenkrümmung. Diese Außenkrümmung tritt um so später auf, je länger die Schleuderkraft gewirkt hat; bei den 30' geschleuderten bemerkt man sie schon nach 1 $\frac{1}{2}$  Stunden, bei den anderen erst nach 3 $\frac{1}{2}$  Stunden. Bei den ersteren ist sie nach 6 Stunden schon wieder im Rückgang, bei den 1 $\frac{1}{2}$  Stunden geschleuderten nimmt sie nach 6 Stunden noch zu.

Ein weiterer Versuch wurde mit derselben Schleuderkraft, aber nur in einer Dauer von 10', 20', 30' ausgeführt. Leider war die Temperatur nur 16,5°. Die Resultate waren derartig zweifelhaft, daß wir keine Einzelheiten mitzuteilen brauchen. Es traten weder deutliche negative, noch später positive Krümmungen auf. Inzwischen war unser Vorrat an Lupinen erschöpft und die Erfahrungen an neuem Material, die oben mitgeteilt wurden, ermutigten uns nicht, mit diesem die Nachwirkungsversuche fortzusetzen. Auch ein mit dem alten Material noch ausgeführter Versuch mit 45 g während 10', 30', 60' bei 15° C ergab nur wenige und undeutliche Krümmungen.

Soweit wir also zurzeit urteilen können, dürften bei 18° und einer Schleuderkraft von 150 g 30' Reizung vollkommen genügen, um eine negative Nachkrümmung zu bewirken. Das wäre eine Reizmenge von  $30 \times 155$  g-Minuten = 4650 G-Min. Setzen wir die Präsentationszeit für die positive Schwerkraftkrümmung zu 5', so wäre das eine Reizmenge von 5 g-Minuten<sup>1</sup>. Die Reizmenge, die zur negativen Krümmung führt, ist zweifellos rund tausendmal so groß als die zur positiven Krümmung nötige, das dürfen wir trotz aller noch bestehenden Unsicherheit behaupten.

Mit undekapitierten Wurzeln wurden ziemlich viele Nachwirkungsversuche gemacht. Sie ergaben nicht ein einziges sicheres Resultat. Offenbar wird durch den Widerstreit, der zwischen Spitze und Basis besteht, jede Reaktion unmöglich.

Wir haben uns bisher ausschließlich auf die Lupine beschränkt, denn sie ist zweifellos das beste Objekt, das uns bekannt geworden ist, um negative Krümmungen zu bekommen. Da in den Versuchen Newcombes die Lupine sich grade durch schlechte positive Reaktion auszeichnet — der vermutliche

<sup>1</sup>) Sie gilt freilich nur für die intakte Wurzel!

Grund für dieses Verhalten wurde oben schon besprochen — so wäre es möglich, daß die Rizinuswurzel, die Newcombe gar keine positiven Krümmungen ergab, noch günstiger für negative Krümmungen ist als die Lupine. Es ist aber auch möglich, daß Newcombe bei etwas zu niedriger Temperatur gearbeitet hat. Bei uns keimte Rizinus nicht gleichmäßig genug, um mit Erfolg für ein Experiment brauchbar zu sein.

Wir stellen jetzt unsere Erfahrungen mit anderen Wurzeln ganz kurz zusammen (S. 225):

Nach diesen noch wenig ausgedehnten Erfahrungen kann man sagen, daß sich Phaseolus und wahrscheinlich auch Helianthus bezüglich der negativen Krümmungen eng an die Lupine anschließen. Bei Phaseolus wurden auch einmal 387 g verwendet. Dieser Schleuderkraft waren die Pflanzen schlecht gewachsen; es wurden mehrere zerschlagen und die negativen Krümmungen traten nicht so prompt auf wie bei 155 g. — Andere Wurzeln neigen erheblich weniger dazu, negative Krümmungen auszuführen. Zu diesen gehört *Vicia faba* und wahrscheinlich *Cucurbita*, also grade diejenigen, die Newcombe die vollständigsten positiven Reaktionen ergaben. An dekapitierten *Vicia*-wurzeln genügt eine Schleuderkraft von 43 g noch nicht, um negative Krümmungen zu veranlassen, und selbst bei 155 g war die negative Reaktion nicht annähernd so vollständig wie bei *Lupinus*. Nicht dekapitierte Exemplare blieben bei dieser hohen Schleuderkraft oft noch völlig positiv oder es traten nur wenige negative Krümmungen auf. Die negative Tendenz bei hohen Fliehkräften zeigt sich aber auch hier in einer beträchtlichen Verlängerung der Reaktionszeit.

So erklärt es sich, daß Haberlandt, der vorzugsweise mit *Vicia faba* arbeitete, keine negativen Krümmungen bei 42 g erhielt. Wiesner hat wohl in erster Linie Mais benutzt, über den wir keine Erfahrung haben; er hat freilich auch mit anderen Wurzeln experimentiert, die bei den benutzten G-Größen und bei der Dauer der Versuche wohl negativ hätten reagieren können. Auch bei Newcombes Versuchen ist die geringe Zahl negativer Krümmungen auffallend; doch hat er ja nur 8 g verwendet.

Es lag nun nahe, zu untersuchen, ob auch bei Sprossen eine Veränderung der geotropischen Reaktionsweise durch hohe

Pflanzc	g	Temperatur	Dekapitiert	Reaktion			Nicht dekapitiert	Reaktion		
				a	g	i		a	g	i
Phascolus multiflorus	15	26 <sup>0</sup> C	2 mm 17 Stück nach 2 <sup>h</sup> 5 1/2 <sup>h</sup>	9 3	5 6	3 8	6 Stück 2 <sup>h</sup>	6	—	—
	17,6	26 <sup>0</sup> C	2 mm dek. 27 Stück 2 <sup>h</sup> 5 1/2 <sup>h</sup> 7 <sup>h</sup>	8 3	13 11	6 12 13				
	45	26 <sup>0</sup> C	2 mm dek. 13 Stück nach 2 <sup>h</sup>		4	9	6 Stück 1 <sup>h</sup> 2 <sup>h</sup> 4 <sup>h</sup>	6 6 3		3
	155	25 <sup>0</sup> C	2 mm dek. 16 Stück nach 1 <sup>h</sup> 2 <sup>h</sup> 2 mm dek. 8 Stück 2 <sup>h</sup> 5 <sup>h</sup>			15 13 <sup>1</sup> einige 7	16 Stück 2 1/2 <sup>h</sup>	1	5	10
	387	32 <sup>0</sup> C	2 mm dek. 9 Stück nach 1 <sup>h</sup> <sup>2</sup>		6? 2	3 5	20 Stück 1 <sup>h</sup> 3 <sup>h</sup>	9 5	10 3	1 12 <sup>3</sup>
Vicia faba	43	26 <sup>0</sup> C	1 1/2 mm dek. 10 Stück nach 2 <sup>h</sup> 6 <sup>h</sup>	7 7	3 3		8 Stück 2 <sup>h</sup> 4 <sup>h</sup>	8 8		
	155		2 mm 30 Stück 6 <sup>h</sup>	0	15	15	9 Stück 6 <sup>h</sup>	9		
							15 Stück 4 <sup>h</sup>	3	9	3 <sup>?</sup>
							29 Stück 4 <sup>h</sup>	9	16	4
Helianthus	17,6	26 <sup>0</sup> C	1 1/2 mm 8 Stück nach 2 <sup>h</sup>	1	2	5				
Cucurbita	70	29 <sup>0</sup> C	1 1/2 mm 10 Stück nach 2 <sup>h</sup>	7	3	—	44. 12 Stück nach 2 <sup>h</sup>	12	—	—
Eryum	155						3 Stück nach 4 <sup>h</sup>	17 <sup>4</sup>	6	

1) Sehr stark innen!

2) Nach 3<sup>h</sup> 2 zerschleudert.

3) Spitze nach außen!

4) Spitze nach außen.

Schleuderkraft zu erzielen sei, ob also hier positive Krümmungen auftreten. Bis jetzt liegen uns in dieser Frage folgende Erfahrungen vor:

*Avena sativa*, Koleoptilen. 4 dekapitierte und 6 intakte mit 43 g geschleudert; nach 2 Stunden alle negativ. Der gleiche Versuch mit 155 g; nach 6 Stunden alle negativ. Temperatur 24° C.

*Helianthus*, Hypokotyle. 16 Stück bei 28—29° mit 150 g nach 3 Stunden alle noch negativ.

*Cucurbita*, Hypokotyle. 43 g, 29° C, 6 Stück nach 5 Stunden alle nach innen. — 150 g; 28—29° C; von 10 Stück sind nach 3 Stunden 5 wohl passiv nach außen geschleudert. 350 g; 22 dekapitierte und nicht dekapitierte sind nach 2 Stunden noch grad oder nach innen gebogen.

*Zea Mays*, Koleoptilen. Teils intakt, teils 3 mm dekapitiert, teils der ganze Kotedon entfernt. 155 g. Nach 5 Stunden die Exemplare ohne Kotedon sehr schwach nach innen oder grad. Die anderen alle gut nach innen.

*Panicum*, Koleoptile. 155 g. Intakte und 3 mm dekapitierte reagieren gut nach innen; doch findet sich basale Außenkrümmung, die passiver Natur ist. Hypokotyle, deren Kotedon ganz entfernt ist, reagieren nur nach außen; ob passiv?

*Vicia Faba*, Epikotyle. 9 Stück alle nach innen, doch sind auch nach 6 Stunden die Krümmungen recht schwach.

*Tropaeolum*, Epikotyle. 350 g. 2 dekapitierte, 6 undekapitierte geben nur Innenkrümmungen.

Demnach sind Veränderungen der geotropischen Reaktionsweise bei Sprossen nicht nachzuweisen gewesen, obwohl auch stärkere Schleuderkräfte herbeigezogen wurden (350 g), als wir sie im allgemeinen für die Wurzeln verwendet haben. Schon für 350 g reichte indes unsere Methodik nicht mehr aus. Die Befestigung der Pflanzen an den Korke mit Nadeln genügte nicht mehr, die Korke selbst wurden stark deformiert. So müßte also beim Arbeiten mit stärkeren Schleuderkräften eine andere Methode der Pflanzenaufstellung verwendet werden. Daß es schließlich gelingen wird, an geeigneten Objekten auch Sprosse positiv geotropisch zu machen, daran zweifeln wir nicht.

Die Resultate dieser Untersuchung lassen sich sehr kurz zusammenfassen: es ist gelungen, positiv geotropische Wurzeln durch stärkere Schleuderkraft zu negativer Reaktion zu veranlassen und es konnte gezeigt werden, daß diese Reaktion zweifellos eine geotropische ist. Es wird also durch die höhere Schleuderkraft eine Veränderung der geotropischen Reaktionsweise erzielt. Da schwächere Schleuderkräfte bei längerer Dauer

den gleichen Effekt haben wie stärkere bei kurzer Dauer, so kommt es offenbar bei der negativen Krümmung gerade bei der positiven darauf an, daß eine gewisse Reizmenge geliefert wird. Eine noch wenig präzise Bestimmung sagt, daß die Reizmenge, die zur negativen Krümmung führt, ungefähr 100mal so groß sein muß, wie die zur positiven Krümmung führende Reizmenge.

Man kann nicht sagen, daß dieses Resultat unerwartet sei, vielmehr muß man sich wundern, daß es nicht längst bekannt ist. Denn es sind schon mehrfach Versuche mit genau gleicher Methodik ausgeführt worden, wie die unsrigen; wenn da die negativen Krümmungen an dekapitierten Wurzeln übersehen wurden, muß das daran liegen, daß entweder nicht mit einem so günstigen Objekt, wie es die Lupine ist, gearbeitet wurde, oder daß die Versuche zu früh abgebrochen wurden. Erwarten aber konnte man unser Resultat deshalb, weil ja ähnliche Erfahrungen beim Heliotropismus längst bekannt sind. Zuerst sind die »Umstimmungen« beim Heliotropismus wohl von Oltmanns eingehend behandelt worden. Wenn er zu dem Resultat kam, es gibt keine positiv oder negativ heliotropischen Organe, sondern die heliotropische Reaktion fällt bei ein und demselben Organ je nach der Lichtintensität (richtiger Lichtmenge) bald positiv bald negativ aus, so könnten wir ganz entsprechend sagen: es gibt keine positiv oder negativ geotropen Wurzeln, sondern ein und dieselbe Wurzel reagiert bei kleinen g-Mengen positiv, bei großen negativ. Es fehlt auch bei anderen Tropismen nicht an Beispielen dafür, daß ein und dasselbe Reizmittel je nach seinem Ausmaß positive oder negative Reaktion veranlaßt. Wir müssen es aber dahingestellt sein lassen ob diese Fälle wirklich der Reaktionsänderung bei Geotropismus und Phototropismus ähnlich sind. — So wie bei Oltmanns Versuchen die eine Reaktionsweise von der anderen durch einen Zustand der Reaktionslosigkeit getrennt war, so sehen wir auch manche Wurzeln bei relativ hohen Fliehkräften lange Zeit gerade bleiben. — Die Analogie zwischen Geotropismus und Heliotropismus scheint sogar noch weiter zu gehen: Oltmanns erinnert daran, daß nach Sachs die negativ heliotropischen Reaktionen an anderer Stelle erfolgen als die positiven; letztere

treten in der Zone maximalen Wachstums ein, diese in fast ausgewachsenen Zonen. Dasselbe haben wir für den Geotropismus konstatiert. Für Heliotropismus und für Geotropismus bedarf indes gerade die Frage nach der Mechanik der negativen Krümmung noch eingehendere Untersuchung. Wenn aber die negativen Krümmungen bei Photo- und Geotropismus an einer anderen Stelle auftreten wie die positiven, so ist, streng genommen, zurzeit der Nachweis einer Veränderung der Reaktionsweise oder einer »Umstimmung« nicht erbracht. Es könnte — wenn wir uns auf die Betrachtung des Geotropismus der Wurzel beschränken — sehr wohl sein, daß die Spitze bis zu einer Entfernung von etwa 4 mm vom Ende auf direkten Reiz hin nur positive Krümmungen ausführen kann, während die Basis von 4 mm ab nur negative macht. Wenn bei Reizung von  $g$ -Größe in der Basis positive Krümmung erfolgt, so könnte das auf einer Zuleitung von der Spitze her beruhen, wenn umgekehrt bei hohen Fliehkräften die positive Krümmung der Spitze verhindert oder verzögert wird, so könnte eine in der Basis erfolgte direkte Reizung spitzwärts weitergelenkt worden sein. Da nun solche Leitungen nach der Spitze zu bisher bei echten Reizerscheinungen kaum nachgewiesen sind, so hat die eben entwickelte Anschauung nicht viel Wahrscheinlichkeit für sich, verdient aber immerhin eine nähere Prüfung.

Unsere Ergebnisse sind zweifellos eine bemerkenswerte Bestätigung des Parallelismus, der zwischen Heliotropismus und Geotropismus (insbesondere nach Aufdeckung des Reizmengengesetzes, durch Fröschl und Blaauw einerseits, Rutten-Pekelharig andererseits) besteht.

Oltmanns hat seinerzeit den Zustand der Reaktionslosigkeit beim Heliotropismus als einen »Indifferenzzustand« bezeichnet. Er meinte, ein Licht von gewisser Intensität habe einfach gar keine Wirkung auf die Pflanze. Er nannte diese Intensität die »optimale«. Auch wenn wir nicht inzwischen von anderer Seite erfahren hätten, daß es eine solche »Indifferenz« am Anfang der Reizkette nicht gibt, würden unsere Erfahrungen beim Geotropismus die Lehre vom Lichtoptimum beim Heliotropismus starken Zweifeln aussetzen. Denn niemand wird behaupten wollen, daß eine gewisse  $g$ -Größe, die der Pflanze in der Natur

überhaupt nicht begegnet, für sie »optimal« wäre. Bei den gradbleibenden, wie bei den negativ sich krümmenden Wurzeln sehen wir Reaktionen vor uns, die rein experimentell erzeugt sind und eine strenge Gesetzmäßigkeit aufweisen — die der Ökologe aber nicht zu kennen braucht.

---

### Literatur.

- Darwin (1881). Das Bewegungsvermögen der Pflanzen.  
Haberlandt (1908). *Jahrb. f. wiss. Bot.* **45**, 575.  
Molisch (1883). *Sitzungsber. Wiener Akademie.* I. **88**, 897.  
Newcombe (1909). *Beih. bot. Centralbl.* I. **24**, 96.  
Oltmanns (1892). *Flora.* **75**, 183.  
Pfeffer in Rothert. 1894.  
Rothert (1894). *Flora.* **79**, 212.  
Sachs (1873). *Arbeiten bot. Inst. Würzburg.* **1**, 397.  
Wiesner (1884). *Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. Math. nat. Kl.* I. **89**.
-



# 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, Stoppel Rose

Artikel/Article: [Studien über Geotropismus. II. Die Veränderung der geotropischen Reaktion durch Schleuderkraft. 206-229](#)