B. B. w. Tettle

1.00

À Monsieur le prof. Dr. Ph. Van Ti
membre de l'Acad. des sc
hommage
Wie

DIE

HELIOTROPISCHEN ERSCHEINUNGEN IM PFLANZENREICHE.

EINE PHYSIOLOGISCHE MONOGRAPHIE.

VON

JULIUS WIESNER,

CORRESPONDIRENDEM MITGLIEDE DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

I. THEIL.

Mit 1 Holzschnitt.

BESONDERS ABGEDRUCKT AUS DEM XXXIX. BANDE DER DENKSCHRIFTEN DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN CLASSE DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

WIEN.

AUS DER KAISERLICH-KÖNIGLICHEN HOF- UND STAATSDRUCKEREI.

IN COMMISSION BEI KARL GEROLD'S SOHN,

BUCHHÄNDLER DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

1878.

Digitized by Google

DIE

HELIOTROPISCHEN ERSCHEINUNGEN IM PFLANZENREICHE.

EINE PHYSIOLOGISCHE MONOGRAPHIE.

VON

JULIUS WIESNER,
CORRESPONDIRENDEM MITGLIEDE DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

I. THEIL.

Mit 1 Holzschnitt.

BESONDERS ABGEDRUCKT AUS DEM XXXIX. BANDE DER DENKSCHRIFTEN DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN CLASSE DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

BOT.

WIEN.
AUS DER KAISERLICH-KÖNIGLICHEN HOF- UND STAATSDRUCKEREI.

IN COMMISSION BEI KARL GEROLD'S SOHN,
BUCHHÄNDLER DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.
1878.

9, U.

Digitized by Google

7-20-50

DIE

HELIOTROPISCHEN ERSCHEINUNGEN IM PFLANZENREICHE.

EINE PHYSIOLOGISCHE MONOGRAPHIE.

VON

JULIUS WIESNER,

CORRESPONDIRENDEM MITGLIEDE DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

I. THEIL.

(Mit 1 Holzschnitt.)

VORGELEGT IN DER SITZUNG DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN CLASSE AM 4. JULI 1878.

Vorbemerkung.

Die heliotropischen Erscheinungen waren bisher noch nicht Gegenstand eines möglichst allseitigen und einheitlichen Studiums. Die denselben gewidmeten Arbeiten beschäftigten sich fast nur mit Detailfragen. Diese Art der Behandlung widerspricht keineswegs dem Geiste unserer heutigen Forschung, und würde auch zweifellos reichliche, später leicht zu sammelnde Früchte getragen haben, wenn der Faden der Untersuchung stets dort wieder aufgenommen worden wäre, wo er von früheren Untersuchern fallen gelassen wurde. Leider lehrt aber die Geschichte des Heliotropismus, dass die Continuität der Forschung auf diesem Gebiete häufig unterbrochen wurde. Manche merkwürdige Beobachtung blieb ungeprüft, und repräsentirt so nur ein sehr zweifelhaftes Eigenthum unserer Wissenschaft, andere sind in Vergessenheit gerathen. Der gerade in den wichtigsten Fragen des Heliotropismus zu Tage tretende Mangel an strenger Methode erklärt es, wenn über Probleme, welche dem heutigen Stande der Wissenschaft gemäss völlig lösbar sind, wie z. B. über die Beziehung zwischen Lichtbrechung und Heliotropismus, die widersprechendsten Behauptungen von verschiedenen Forschern aufrecht erhalten werden. Die dem Heliotropismus gewidmeten Detailarbeiten bieten nur eine lückenhafte Literatur dar, und die Lehr- und Handbücher, welche den Schatz des gesicherten Wissens darlegen sollen, geben uns ein nur sehr mangelhaftes Bild dessen, was in diesem Theile der Pflanzenphysiologie geschaffen wurde.[1]

---

[1] Zusammenstellungen der Literatur des Heliotropismus haben, wenn man von den gar zu lückenhaften Daten, welche bei De Candolle, Meyen, Kützing u. A. zu finden sind, absieht, gegeben: H. v. Mohl, Vegetabilische Zelle, p. 297 (1851). — Sachs, Botanische Zeitung, Bd. XXII, p. 355 (1864); Experimentelle Pflanzenphysiologie, p. 41 ffd. (1867). — Hofmeister, Pflanzenzelle, p. 288 ffd. (1867). — Sachs, Lehrbuch der Botanik, 1.—4. Aufl. (1868—1874). — N. J. C. Müller, Botan. Untersuchungen, Bd. I, p. 80 ffd. (1872).

Digitized by Google

In der vorliegenden Monographie, in welcher ich den Versuch mache, die heliotropischen Erscheinungen einem möglichst allseitigen und gründlichen Studium zu unterziehen, geht der Darlegung der experimentellen Untersuchung eine ausführliche historische Darstellung der Lehre vom Heliotropismus voran. Dieser historische Theil meiner Abhandlung wird zunächst vielfach zeigen, was von den vorhandenen Beobachtungen brauchbar, was zu verwerfen und was erneuerter Untersuchung bedürftig ist, ferner die groben Lücken, welche bei dem Stückwerke der Arbeit geblieben sind, anschaulich machen; es wird in diesem Theile auch gezeigt werden können, wie sich diese Lehre ausgebildet hat. Diese rein historische Arbeit erachte ich nicht für überflüssig, denn ich hege die Meinung, dass eine gründliche Geschichte unserer Wissenschaft auf keine andere Weise wird entstehen können, als nach Durchführung möglichst sorgfältiger historischer Bearbeitungen der wichtigeren Capitel unserer Wissenschaft. Den Mangel solcher Vorarbeiten werden die Geschichtsschreiber der Botanik wohl deutlich genug empfunden haben.

Erster Abschnitt.

Geschichte.

Das Streben der Pflanzentheile, nach bestimmten Richtungen zu wachsen, ist, wie die in der Neuzeit unternommenen Untersuchungen lehrten, von verschiedenen äusseren Ursachen abhängig, so vom Lichte, von der Schwerkraft, von mechanischen Reizen u. s. w. In vielen Fällen sehen wir, dass sich Pflanzentheile nach gewissen Richtungen krümmen, ohne dass äussere Kräfte einen sichtlichen Einfluss auf das Zustandekommen dieser Phänomene nehmen. Hier supponiren wir ererbte Fähigkeiten, welche sich in den Krümmungserscheinungen der betreffenden Organe eben so unabhängig von direct wirkenden äusseren Einflüssen kundgeben, wie etwa die specifische Form der Laubblätter hiervon unabhängig zu Stande kommt.

Wenn man nun erwägt, dass diese Wachsthumsrichtungen uns fast durchwegs in Krümmungen der Pflanzentheile entgegentreten, und überhaupt der äusserliche Charakter dieser Erscheinungen, so verschieden die Ursachen der letzteren sein mögen, häufig ein ziemlich gleicher ist, so wird man es nur begreiflich finden, wenn die ersten Physiologen heliotropische, geotropische Reizkrümmungen, das was wir heute spontane Nutationen nennen etc., vielfach mit einander verwechselten, und dass es langer, mühevoller Arbeit bedurfte, bis es gelingen konnte, diese Erscheinungen nach ihren Ursachen zu unterscheiden.

Dies muss man sich wohl vor Augen halten, wenn man die Verdienste jener Männer, welche, wie Bonnet und Du Hamel, sich zuerst eingehend mit den Richtungsverhältnissen der Pflanzentheile beschäftigten, und das Zustandekommen derselben ursächlich zu erklären versuchten, richtig beurtheilen will. Auch wird man sich behufs gerechter Würdigung ihrer Arbeiten den damaligen Zustand der physiologischen Grundwissenschaften: Physik und Chemie, sowie deren Methodik stets vergegenwärtigen müssen. Endlich möchte nicht zu vergessen sein, dass wir selbst heute noch über manche derartige Verhältnisse, z. B. über gewisse Richtungsverhältnisse der Blätter, höchst mangelhaft unterrichtet sind. Was in neuerer Zeit über die Tendenz der Blätter, sich in vertical projicirende Ebenen zu stellen, behauptet wurde, kann wohl ebensowig befriedigen, als was Bonnet vor etwa 130 Jahren darüber aussagte. Ich kann desshalb dem abfälligen Urtheile, welches Sachs[1] über Bonnet ausgesprochen, nicht zustimmen; zum mindesten das Lob, welches Dodart (Sachs l. c. p. 582) gespendet wurde, muss gerechter Weise auch Bonnet zuerkannt werden. Denn wenn es Ersterem als Verdienst angerechnet wird, nach den Ursachen der Richtung von Stamm und Wurzel geforscht zu haben — worin er bekanntlich zu ganz irrthümlichen Vorstellungen gelangte und unter Anderem das Aufstreben der Stämme dem Lichte zuschrieb — so kann man gerechterweise auch dem Letzteren, der mit bewunderungswürdiger Ausdauer und vielem Scharfsinne den auch heute noch vielfach räthselhaften Ursachen der Bewegung der Blätter nachspürte, seine Anerkennung nicht versagen.

[1] Sachs, Geschichte der Botanik, 1875, p. 585.

Digitized by Google

Die augenfälligste Form des Heliotropismus, der Lichthunger, nämlich das Hinneigen einseitig beleuchteter Sprosse zum Lichte, nunmehr allgemein bekannt, ist so häufig anzutreffen und so leicht zu constatiren, dass es ganz unnütz wäre, zu untersuchen, wer diese Beobachtung zuerst anstellte. Wir finden dieser Erscheinung schon bei den ältesten Autoren Erwähnung gethan.

Es dürfte nicht überflüssig sein, zu untersuchen, an welche Organe geknüpft die älteren Physiologen den Heliotropismus gefunden, und auf welche Art sie das Zustandekommen des Hinneigens der Pflanzentheile zum Lichte zu erklären versuchten.

Die ältesten Autoren unter den Botanikern sprechen nur von Stengeln und Stämmen als von Organen, welche sich dem Lichte zuwenden. Später wird auch der Sonnenblume *(Helianthus annuus)* Erwähnung gethan. Hales [1] war der Erste, welcher das schon den Alten bekannte,[2] von ihnen aber nur poetisch aufgefasste Wenden der Blumen nach der Sonne an dieser Pflanze naturwissenschaftlich erörterte. Er führt über das Wenden der Blumenköpfe von *Helianthus*, einer Erscheinung, über welche so viele sich widersprechende Angaben vorliegen, und das merkwürdigerweise bis heute noch nicht genauer experimentell untersucht wurde, Folgendes an. So lange der Gipfel der Blüthenaxe von *Helianthus* noch weich ist, dreht sich der Blüthenkopf am Morgen nach Osten, Mittags nach Süden und gegen Abend (6^h) ist er nach Westen gewendet; alles dies aber nur bei heiterem Himmel. Die Wendung der Blume nach der Sonne hin hat nach Hales ihren Grund in einer Verkürzung der beleuchteten Seite des die Blüthe tragenden Stengels, welche stärker als die Schattenseite verdunstet.

Eingehendere Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Richtungsverhältnisse der Pflanzentheile stellte Bonnet[3] an. Er erinnerte, dass das Wenden gewisser Pflanzentheile gegen das Licht den Naturforschern lange als „nutatio" bekannt sei und zeigte, dass die Blätter das Bestreben haben, ihre Oberseiten dem Lichte zuzuwenden[4], so dass die Unterseiten möglichst wenig beleuchtet werden. An kleinen freistehenden Pflanzen richten sich die Oberseiten der Blätter nach oben, mithin die Unterseiten nach unten; an Bäumen mit reichem, dichtem Laubwerk die ersteren nach aussen, die letzteren nach innen; an Mauern stehende Gewächse richten ihre Blätter möglichst parallel zur Mauer, ihre Unterseiten dieser zuwendend, so dass die Oberseiten auch in diesem Falle das meiste Licht bekommen. Er beobachtete an zahlreichen Pflanzen, dass junge, in Entwicklung begriffene Blätter dem Laufe der Sonne folgen, ähnlich wie Sonnenblumen oder Hyacinthenblüthen.

Bonnet kannte also den Heliotropismus von Stengeln, Blättern und blüthentragenden Axen. In Betreff der Blätter constatirte er durch Versuche, dass, so bestimmt sich Blätter dem Lichte, z. B. der Sonne, oder einer künstlichen Lichtquelle zuneigen, dieselben auch bei Abwesenheit von Licht bestimmte Lageveränderungen ausführen können. Es war ihm bekannt, dass die Mistel, je nach ihrer Stellung am Baume, ihre Blätter mit der Ober- oder mit der Unterseite dem Lichte zuwendet, sich also der Regel nicht fügt.[5]

Wichtig ist Bonnet's Beobachtung, dass im Keller ausgesäete Bohnen ihre wachsenden Stengel bei Tage dem Kellerloche, also dem Lichte zuwenden, bei Nacht sich aber etwas aufrichten. Es war ihm mithin bekannt, dass auch die Stengel bei Abwesenheit von Licht ihre Lage ändern.

---

[1] Statical essays, I. Vegetable statics. London 1727. (Deutsche Übersetzung. Halle 1748, p. 24.)

[2] S. Ratschinsky, Notice sur quelques mouvements opérés par les plantes sous l'influence de la lumière. Bulletin de la société impériale des naturalistes de Moscou, XXX (1857), p. 221 ffd. Hier z. B. der Hinweis auf die Entstehung der Fabel der Clytia etc.

[3] Recherches sur l'usage des feuilles. Goettingue et Leyde. 1754. (Deutsche Übersetzung von Boeckh und Gatterer. Ulm 1803.)

[4] Theophrastos Eresios (370 v. Chr.) kannte bereits das Wenden der Blätter nach dem Lichte. In seiner Naturgeschichte der Gewächse, übersetzt und erläutert von Karl Sprengel, Altona 1822, I, 10. Cap., 2. Absatz heisst es, dass die obere Fläche aller oder doch der meisten Blätter sich gegen die Sonne kehre, und dass diese Erscheinung besonders deutlich an der Myrthe hervortrete.

[5] L. c. p. 55.

Digitized by Google

Als Hauptursache des Wendens der Blätter sah Bonnet die Wärme der unmittelbar auf sie fallenden Sonnenstrahlen an,[1] worin er ebenso irrte, wie in seiner mechanischen Erklärung der Wendung der Organe nach dem Lichte, beziehungsweise nach oben und unten.[2]

Du Hamel[3] bestätigt Bonnet's Beobachtungen über das Bestreben von Stengeln, Blättern und Blüthenaxen, sich nach dem Lichte hin zu neigen, und bemerkt, dass es die weichen Theile stark treibender Organe sind, welche bei einseitiger Beleuchtung diese „Nutation" zeigen. Man darf daraus ungezwungen ableiten, dass Du Hamel jene Erscheinung, die wir heute als positiven Heliotropismus bezeichnen, als an wachsende Pflanzentheile gebunden erkannte.

Die Bewegung der Blätter nach der Sonne sieht Du Hamel nicht wie Bonnet als Wirkung der Wärme, sondern als vom Lichte ausgehend an.[4]

Du Hamel unterschied bereits zwischen den heliotropischen Krümmungen der Stengel und jenen, welche wir heute als negativ geotropische bezeichnen. Er zeigte, dass die Stämme auch im Finstern aufwärts wachsen, und widerlegte so[5] die alte Ansicht Dodart's, der zufolge das Aufwärtsstreben dieser Organe dem Lichte zuzuschreiben wäre.

Das Wenden der Blüthenköpfe von *Helianthus annuus* nach der Sonne wurde auch von Du Hamel auf eine Verkürzung der der Sonne zugewendeten Gewebe der Blüthenaxe zurückgeführt; er bemerkte aber ausdrücklich, dass diese Contraction von der Verdunstung unabhängig ist. Eine Widerlegung dieser letzteren, wie oben mitgetheilt wurde, von Hales aufgestellten, indess durch kein Experiment gestützten Ansicht (vergl. oben p. 5) hat eigentlich schon Bonnet gegeben, indem er zeigte, dass sich die Pflanzentheile (z. B. Blätter) auch unter Wasser der Lichtquelle zuwenden.

Du Hamel's Ansicht über das Zustandekommen des Lichthungers kehrte in verschiedenen Formen wieder. So nahm A. v. Humboldt[6] an, dass die Lichtbeugung der Pflanzentheile durch Lichtreiz erfolgt, welcher sich an den beleuchteten Seiten der Organe durch eine Zusammenziehung der Pflanzenfasern zu erkennen gebe; und auch C. G. Rafn[7] behauptete eine Contraction der an den Lichtseiten der Stengel gelegenen Fasern als Ursache der genannten Erscheinungen.

Auch Link spricht in seinen „Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen"[8] vom Heliotropismus der Stengel, oder, wie er sich ausdrückt, vom „Drehen der Stämme nach dem Lichte". Die betreffende Stelle ist aber so flüchtig geschrieben, dass hieraus die Vorstellung, welche sich Link über die Mechanik der Erscheinung machte, nicht ganz klar wird. Er sagt, dass bei diesem Drehen nach dem Lichte „unstreitig eine Krümmung geschieht, aber keine Zusammenziehung der Fibern, denn an der Lichtseite eingeschnittene Stengel krümmen sich ebenfalls, und die Bewegung wird nicht durch einzelne Fibern, sondern wie alle Bewegungen durch die vereinigte Wirkung aller Theile hervorgebracht". Diese Stelle lehrt, dass Link den Irrthum seiner Vorgänger einsah; seine Widerlegung der älteren Ansicht ist aber eine ungenügende, weil auch an dem eingeschnittenen Stengel eine Contraction der Gewebe an der Lichtseite nicht ausgeschlossen ist. Die Stelle lässt aber weiter annehmen, dass Link bereits eine richtige Vorstellung von dem Zustandekommen der Krümmung hatte, dass nämlich an der Schattenseite der Stengel eine stärkere Längezunahme als an

---

[1] L. c. p. 137.

[2] In historischer Beziehung erwähnenswerth ist die von Bonnet (l. c. p. 35) gemachte Bemerkung, dass man wohl das Wenden der Wurzeln nach einem feuchten Schwamme hin kenne, allein bis zur Zeit, in welche seine Untersuchungen fallen, die Ursachen der Bewegungen der Blätter unerforscht geblieben seien. Erstere Erscheinung, welcher man in neuerer Zeit den Namen Hydrotropismus gegeben hat, ist bekanntlich von Sachs (Arbeiten des botan. Institutes, Bd. I, p. 209) genauer studirt worden. Sachs führt aber die Auffindung dieser Erscheinung blos bis auf Knight zurück.

[3] Physique des arbres. Paris 1758. (Deutsch von Schöllenbach, 1764, Bd. II, p. 113—116.)

[4] L. c. p. 120.

[5] L. c. p. 108.

[6] Aphorismen zur Pflanzenphysiologie in: Flora Fribergensis. Berlin 1793.

[7] Plantephysiologie, 1796. (Deutsch von Markussen. Kopenhagen und Leipzig 1798.)

[8] Göttingen 1808, p. 255.

Digitized by Google

der Lichtseite anzunehmen sei. Auch Link unterscheidet, wie Du Hamel, zwischen heliotropischen und geotropischen Bewegungen. Er drückt sich hierüber sehr kurz, aber mit grösserer Bestimmtheit als seine Vorgänger aus.[1]

Alle bisherigen Untersuchungen über Heliotropismus und Geotropismus waren höchst mangelhaft wegen der Unzulänglichkeit der auf dieselben gewendeten Experimente. Nichtsdestoweniger wäre es ungerecht, die Versuche der genannten Forscher geringzuschätzen; denn gerade die Frage über die Krümmungserscheinung der Pflanzentheile bot, wie schon oben angedeutet, ausserordentliche Schwierigkeiten dar.

Das Verdienst des Mannes, welcher hier den Knoten zu lösen verstand, kann deshalb nicht genug hoch angeschlagen werden. Es war Th. A. Knight, welcher durch ein einfaches Experiment die geotropischen Wachsthumsrichtungen von auf andere Weise zustandegekommenen unterscheiden lehrte, und die ersteren auf ihre wahre Ursache zurückführte. Da, wie wir jetzt wissen, an oberirdischen Pflanzentheilen heliotropische und geotropische Erscheinungen gewöhnlich mit einander verknüpft auftreten, so hat Knight schon durch die Einführung seiner Rotationsversuche in die Pflanzenphysiologie sich um die Frage des Heliotropismus wenigstens indirect verdient gemacht. Ein noch grösseres und directes Verdienst erwarb er sich durch die erste Auffindung der Thatsache, dass Pflanzentheile existiren, welche das Licht fliehen; eine Erscheinung, die man jetzt als negativen Heliotropismus (Lichtscheue) bezeichnet.

Knight entdeckte den negativen Heliotropismus der Ranken von *Vitis* und *Ampelopsis*,[2] und erklärte die Erscheinung durch die Annahme, dass das Rindengewebe durch das Licht ausgedehnt werde.

Seb. Poggioli[3] war der Erste, welcher Versuche anstellte, um die Beziehung zwischen der Brechbarkeit des Lichtes und den heliotropischen Krümmungen kennen zu lernen. Er stellte Keimlinge von *Brassica* und *Raphanus* im objectiven Spectrum auf und beobachtete, dass die Cotylen sich sowohl gegen Roth als gegen Violett hin neigten, wie es die durch das Licht hervorgerufene Lage der Stengel bedingte, dass aber gegen Violett hin die Wendung rascher erfolgt als gegen Roth.[4]

Einige Jahre später machte Dutrochet[5] eine interessante Auffindung; er fand nämlich, wie er sich ausdrückt, die Wurzel (nämlich das hypocotyle Stengelglied) von *Viscum album* mit dem Vermögen der Lichtscheue ausgerüstet. Da Dutrochet die zwölf Jahre früher gemachte Entdeckung Knight's nicht kannte, so glaubte er der Entdecker der Eigenschaft von Pflanzentheilen, das Licht zu fliehen, zu sein.[6] Er verfolgte dieses merkwürdige Verhalten gewisser Pflanzenorgane und fand auch an den Luftwurzeln von *Pothos digitata* negativen Heliotropismus.[7] Auch an den sich concav nach abwärts krümmenden Ästen von *Fraxinus excelsior pendula* glaubte er Lichtscheue annehmen zu können.[8]

Raspail knüpft an eine schon von Bonnet gemachte Beobachtung an, der zufolge sich die Blätter einer an einer Mauer stehenden *Juncus*-Art von dieser weg zum Lichte wenden, und gibt an, dass die Blätter aller Gramineen das Bestreben zeigen, sich dem Lichte zuzuwenden.[9]

A. P. De Candolle[10] hielt den positiven Heliotropismus nur an grüne Gewächse gebunden; nach seiner Ansicht fehle er diesen nur ausnahmsweise, wofür die Mistel als Beispiel angeführt wird. Den nicht

---

[1] L. c. p. 247 heisst es: „Ich sah die jungen Pflanzen sich vom Lichte wegbiegen, um die Verticallinie zu erreichen." L. c. p. 255: „Die Richtung nach der Verticallinie ist von dem Drehen nach dem Lichte verschieden."

[2] On the motions of the tendrils of plants. In Philos. transact. 1812, p. 314.

[3] Opuscoli scientifici. Bologna 1817, p. 9.

[4] Vergl. auch Dutrochet, Compt. rend. XVIII, 1844, p. 851 und 1172.

[5] Journ. de physique. Févr. 1822.

[6] Auch noch im Jahre 1826, in welchem Dutrochet über Lichtscheue der Pflanzen schrieb (Nouveau bulletin de la société philomatique, Mars 1826), waren ihm Knight's Entdeckungen unbekannt; erst 11 Jahre später wurde er darauf aufmerksam.

[7] Vergl. Ann. d. sc. nat. XXIX. (1833), p. 413.

[8] L. c. p. 427.

[9] Mémoire sur l'anatomie comparée des Graminées. Paris 1826, I, p. 356 ffd.

[10] Physiologie végétale. Paris 1832. (Deutsche Übersetzung von Röper, 1835, Bd. II, p. 574.)

Digitized by Google

grünen Pflanzen (Pilze, *Cuscuta*-Arten[1] und Orobanchen werden speciell angeführt) fehle er gänzlich, ein Satz, welcher jedoch in dieser allgemeinen Fassung sich später als unrichtig herausgestellt hat. Er konnte sich bereits auf die Knight'schen Versuche über Geotropismus stützen, und unterschied, wie Dutrochet, bereits scharf zwischen heliotropischen und geotropischen Krümmungen. Nicht so glücklich war De Candolle's Übersetzer, Röper. In den Anmerkungen zu dem deutschen Texte der De Candolle'schen Physiologie, in welcher er den Autor berichtigen wollte, kommen zahlreiche Verwechslungen von geotropischen und heliotropischen Erscheinungen vor, die um so befremdender erscheinen, als einige Blätter vorher die Knight'schen und andere auf Geotropismus Bezug nehmenden Untersuchungen in eingehender Weise wiedergegeben sind. So wird z. B., um zu zeigen, dass auch nicht grüne Organe sich dem Lichte zuwenden können, auf eine von Gleditsch zuerst gemachte Beobachtung hingewiesen, der zufolge mit Knollen ausgegrabene Zeitlosen, in wagrechte oder selbst umgekehrte Lage gebracht, sich aufrichten, was doch zweifellos eine geotropische Erscheinung ist.

De Candolle sieht den positiven Heliotropismus als eine Erscheinung des Etiolements an. Dies ist insoferne richtig, als etiolirte Pflanzen die Erscheinung deutlicher zeigen als normale, und als die Hinterseite zum Lichte hinneigender Stengel häufig als etiolirt anzusehen ist.[2] Es findet sich aber Neigen zum Lichte hin auch an Stengeln, welche die Eigenthümlichkeit des Etiolements gar nicht an sich tragen, wie auch an ganz grünen, und ihrer Grösse nach als völlig normal anzusehenden Blättern ausgeprägter Heliotropismus zu constatiren ist. Wenn auch die Schattenseite positiv heliotropischer Organe im Vergleiche zur Lichtseite eine Überverlängerung zeigt, so wäre es doch zu weit hergeholt, dieselbe als eine Erscheinung des Etiolements zu betrachten.

Die von Knight und Dutrochet entdeckten Fälle von negativem Heliotropismus sind von De Candolle nur wenig beachtet und nur gelegentlich erwähnt worden; in dem den heliotropischen Erscheinungen gewidmeten Capitel seines Werkes werden diese Phänomene gar nicht berührt. Eine, so viel mir bekannt, bis jetzt noch nicht wiederholte Beobachtung, welche vielleicht auf negativem Heliotropismus beruht, führt De Candolle in seinem Werke an. Er hat nämlich bemerkt, dass die jungen Sprosse (flèches) der Coniferen fast regelmässig nach Norden überhängen. Da bei vielen Phänomen des Heliotropismus die Richtung jenes Lichtes, welchem die stärkste Intensität zukommt, für die Richtung des heliotropischen Pflanzentheiles massgebend ist; so liegt die Vermuthung nahe, dass diese Sprosse durch die Mittagssonne in die Richtung nach Norden gebracht wurden. Ich komme auf diese Beobachtung unten noch zurück.

Über das Wenden der Blüthen nach der Sonne spricht sich De Candolle ausführlicher aus. Er nennt die Erscheinung „nutation des tiges héliotropes". Hier handelt es sich wieder hauptsächlich um die Sonnenblume. Wie schon oben erwähnt, hat Hales die Erscheinung bereits beschrieben und zu erklären versucht. Später hat J. J. Plenck[3] ihrer gedacht und angegeben, dass die Blüthen von *Helianthus annuus*, von *Reseda luteola* u. m. a. eine sonnengleiche Bewegung (motus solsequialis) zeigen. In eine Erklärung des Phänomens lässt sich Plenck nicht ein, sondern begnügt sich damit, die sonnengleichen Bewegungen zu den automatischen zu zählen. De Candolle fand wie seine Vorgänger, dass die Blüthenköpfe von *Helianthus* dem Laufe der Sonne folgen. Als Ursache der Erscheinung führt er, ohne sich indess auf Hales zu berufen oder Bonnet zu widerlegen, an, dass das Gewebe der Stengelspitze an der Sonnenseite ein wenig austrockne und in Folge dessen sich zusammenziehen müsse, wodurch ein Überhängen des Blüthenkopfes nach der Lichtquelle hin zu Stande komme. Unterstützt wird das Nicken des Blüthenstengels nach De Candolle noch durch das Gewicht des Blüthenkopfes, ferner dadurch, dass die Schattenseite des Stengels weicher als die Lichtseite ist, und endlich dadurch, dass der Stengel als grüner Pflanzentheil dem Lichte zustrebt. Der berühmte Autor

---

[1] Dass die Stengel der *Cuscuta*-Arten in der That nicht heliotropisch sind, wurde neuerdings von L. Koch (Unters. über die Entwickelung der Cuscuteen, Hanstein, Botan. Abhandl. Bd. II, 1874, p. 125) gezeigt.

[2] L. c. p. 576. Diesen Gedanken hat De Candolle schon früher ausgesprochen (Mém. de la soc. d'Arcueil, 1809, II, p. 104).

[3] Physiologie und Pathologie der Gewächse. Wien 1795, p. 56.

Digitized by Google

gibt an, dass bei der Sonnenblume die genannten, das Nicken hervorrufenden Bedingungen im höchsten Grade vereinigt sind; allein man vermisst an der betreffenden Stelle die experimentelle Begründung hierfür.[1]

Röper tritt De Candolle mit einer sehr bemerkenswerthen Beobachtung entgegen, die bis jetzt nicht die gehörige Beachtung gefunden hat. Er theilt nämlich mit, dass er eine Sonnenblume mit ästigem Stengel gesehen hat, deren Blüthenköpfe zu gleicher Zeit nach allen vier Himmelsgegenden gerichtet waren. Aus der Beschreibung des Falles geht hervor, dass die betreffende Pflanze sonnigen Standort hatte.

De Candolle nennt die Pflanzen, welche ein der Sonnenblume ähnliches Verhalten zeigen, „plantes héliotropes". Ausser *Helianthus annuus* führt er keine Beispiele für diese Gruppe an. Nur bemerkt er, dass die Ähren der Gräser in windstiller Luft nach Süden überhängen müssten, gewöhnlich aber doch nach einer anderen Weltgegend gewendet sind, und dann durch den herrschenden Wind in diese Lage gebracht würden; ferner, dass nach Micheli de Chateauvieux der die Doldenblüthen tragende Stengel von *Hoya carnosa* R. Br. dem Gange der Sonne folge.

Über den Heliotropismus der Blätter hat De Candolle keine eigenen Beobachtungen angestellt, und beruft sich in Bezug auf diese Erscheinung blos auf Bonnet und Raspail.

De Candolle ist der Erste, welcher sich eingehender mit der Frage beschäftigte, in welcher Weise der positive Heliotropismus zu Stande kömmt. Die von Hales und Du Hamel gegebenen Erklärungsversuche führt der Autor nicht an, wohl aber schien es ihm nothwendig, auf einem schon von Du Hamel widerlegten Irrthum noch zurückzukommen: ob nämlich die an Fenstern oder in Treibhäusern stehenden Pflanzen, indem sie in's Freie zu kommen streben, Luft oder Licht suchen. De Candolle beruft sich hierbei auf einen Versuch von Tessier, welcher Pflanzen in einen Keller brachte, und von einer Seite durch ein verschlossenes Fenster Licht, von der anderen Seite die freie Luft aus einem dunklen Raume zutreten liess, wobei sich natürlich herausstellte, dass die Stengel der Pflanzen nach dem Lichte strebten.

Als Ursache des Wendens der Stengel nach dem Lichte sieht De Candolle in erster Linie die assimilatorische Kraft des letzteren an. Er behauptet, dass an der Lichtseite der Stengel mehr Kohlensäure zerlegt wird, als an der Schattenseite; in Folge dessen werde die Lichtseite des Stengels rascher fest als die entgegengesetzte, die Elemente der ersteren bleiben im Längenwachsthum zurück, die der letzteren werden aber länger. Nach seiner Ansicht wird das Längenwachsthum der die Lichtseite der Stengel zusammensetzenden Zellen noch weiter dadurch gehemmt, dass hier die Transspiration eine grössere ist, wodurch neben stärkerem Wasserverlust eine reichlichere Ablagerung mineralischer Bestandtheile erfolge, was die Erhärtung der Gewebe begünstige und das Wachsthum hemme.

Einer experimentellen Prüfung hat De Candolle diese Angaben nicht unterzogen. Dass die Production organischer Substanz in den jungen Stengeln, welche noch stark heliotropisch krümmungsfähig sind, fast gleich Null ist, bedarf heute keines Beweises mehr; das erste Argument fällt mithin schon ohne besondere experimentelle Prüfung fort. Die beiden anderen Angaben, dass der Wassergehalt an der Lichtseite ein geringerer, der Mineralgehalt ein grösserer ist, als an der Schattenseite, sind von vornherein nicht verwerflich; erstere ist erst jüngsthin von G. Kraus (s. unten), letztere niemals experimentell geprüft worden.

Trotzdem muss aber doch anerkannt werden, dass De Candolle eine richtigere Vorstellung von dem Zustandekommen des positiven Heliotropismus hatte, als seine Vorgänger, indem er die Krümmung der Stengel nach dem Lichte nicht mehr durch Zusammenziehung der Gewebe an der Lichtseite, sondern durch ein an der Schattenseite des Stengels vor sich gehendes gesteigertes Längenwachsthum erklärte.

Im Übrigen wäre aus De Candolle's Werk in Betreff des Heliotropismus nur noch hervorzuheben, dass er auf einen Vorschlag André Thouin's aufmerksam macht, der dahin geht, das Sonnenlicht in der Baumzucht nutzbar zu machen, um gekrümmte Äste zu erhalten, deren gebogenes Holz in manchen Zweigen der

[1] P. 606 ffd. An dieser Stelle wird das Hauptgewicht auf das Austrocknen des Stengels an der Sonnenseite gelegt. An einer früheren Stelle (p. 33) misst aber der Autor gerade diesem Umstand sehr wenig Werth bei, hält die Thatsache für unbewiesen und glaubt, dass diese Erscheinung in gleicher Weise, wie das Neigen der Stengel zum Lichte zu Stande komme.

Digitized by Google

Technik mit Vortheil angewendet werden könnte. Dieser Vorschlag ist aber, so viel ich erfahren konnte, nie berücksichtigt worden, und bei dem heutigen Stande der Holzindustrie dürfte er wohl keine Beachtung mehr verdienen.

H. v. Mohl[1] hat gelegentlich seiner Untersuchungen über das Winden der Schlinggewächse nachgewiesen, dass die Stämme derselben, wie dies auch bei anderen Stämmen vorkommt, dem Lichte sich zuwenden, aber in auffallend geringerem Grade.

In sehr schöner Weise legte dies Mohl an *Ipomaea purpurea* dar, indem er zeigte, dass das hypocotyle Stengelglied dieser Pflanze nicht windet, aber stark (positiv) heliotropisch ist, während die höheren Internodien bei einseitiger Beleuchtung so wenig heliotropisch sind, dass sie fast vertical nach aufwärts wachsen.[2] Er ist auch der Erste, welcher der wichtigen Beobachtung Knight's über den negativen Heliotropismus der Ranken von *Vitis* und *Ampelopsis* Erwähnung thut, selbe bestätigt, aber hinzufügt, dass zahlreiche rankende Gewächse existiren, deren Ranken diese Fähigkeit abgeht. So den Ranken von *Passiflora coerulea*, *Cobaea*, *Pisum sativum*, *Lathyrus odoratus* und *Cucurbita*, obgleich er die Stengel aller dieser Pflanzen positiv heliotropisch fand.[3] In dieser Schrift zeigte er auch, dass die Pflanzentheile durch Verweilen in schwachem Lichte heliotropisch empfindlicher werden. Aber selbst wenn *Lathyrus odoratus* und *Pisum sativum* so lange im sparsamen Lichte gestanden bis die Stengel bleichsüchtig geworden, zeigten deren Ranken weder die Neigung sich dem Lichte zuzuwenden, noch es zu fliehen.

Zu den wichtigsten Arbeiten über Heliotropismus gehören unstreitig die von Dutrochet herrührenden. Der Werth derselben liegt indess mehr in den darin niedergelegten Entdeckungen als in den Interpretationen der aufgefundenen Erscheinungen.

Schon seine erste, speciell dem Heliotropismus gewidmete Publication[4] ist von Wichtigkeit, weil der Autor darin der Eigenschaft der Pflanzentheile, das Licht zu fliehen, dieselbe Aufmerksamkeit schenkt, wie dem positiven Heliotropismus. Dutrochet ist der Erste, welcher der Entdeckung Knight's über den negativen Heliotropismus, die innerhalb eines Zeitraumes von 25 Jahren fast unberücksichtigt geblieben war, durch neue einschlägige Beobachtungen zu grösserer Bedeutung verhalf. Er bestätigt die Beobachtungen Knight's über den negativen Heliotropismus der Ranken von *Vitis* und *Ampelopsis*, entdeckte das gleiche Verhalten der Ranken von *Pisum*[5], und spricht sich ausführlicher über die den negativen Heliotropismus des hypocotylen Stengelgliedes von *Viscum album* betreffende Beobachtung aus. Letztere Auffindung wurde später mehrfach bestätigt; über die erstere ist mir keine Beobachtung eines anderen Botanikers bekannt geworden, was um so bedauerlicher ist, als der Autor sich hier im vollen Widerspruch mit H. v. Mohl befindet. Selbstverständlich komme ich in meinen Untersuchungen hierauf zurück.

Nach Dutrochet sollen auch die hakenförmigen Krümmungen der Zweigenden von *Vitis* und *Corylus* durch negativen Heliotropismus zu Stande kommen, was insoferne unrichtig ist, als diese Krümmungen sich auch im Finstern vollziehen und ihrem Wesen nach in dieselbe Kategorie wie die sogenannte spontane Nutation der Keimstengel der Dicotylen gehören. Ich werde indess unten zeigen, inwieweit bei diesen zweifellos unabhängig vom Lichte sich vollziehenden Krümmungen negativer Heliotropismus im Spiele ist.

Dutrochet hat angegeben, dass die Stengel der Schlinggewächse sich schwachem Lichte hinneigen, hingegen vom starken Lichte sich abwenden *(Humulus Lupulus* und *Convolvulus sepium)*. H. v. Mohl[6] hat die betreffende Stelle nicht richtig wiedergegeben, indem er Dutrochet die Behauptung zuschreibt, dass die Stämme aller Schlingpflanzen sich vom Lichte abwenden, und hinzufügt, dass dies ganz unrichtig ist,

---

[1] Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.

[2] L. c. p. 119.

[3] L. c. p. 11.

[4] De tendance des végétaux à se diriger vers la lumière et de leur tendance à la fuir. Mémoire pour servir à l'histoire anatomique etc. Paris 1837, p. 60—114.

[5] Ausführlicher hierüber: Annales des sc. nat. 2 sér. tom. XX, p. 308 ffd. Der Angabe Mohl's, wonach die Ranken von *Pisum* nicht heliotropisch sind, wird hier nicht gedacht.

[6] Die vegetabilische Zelle. Braunschweig 1851, p. 298.

Digitized by Google

indem nach seinen Beobachtungen die Stengel aller klimmenden und windenden Pflanzen sich zum Lichte hinziehen, ein Satz, welcher, wie unten dargethan werden wird, in seiner Allgemeinheit sich nicht bewahrheitet.

Eine Beobachtung von Dutrochet über negativen Heliotropismus erfreute sich einer ganz aussergewöhnlichen Berücksichtigung, nämlich die auf die Stengel des Epheu bezugnehmende. Fast in allen Lehrbüchern werden die Stengel dieser Pflanze häufig als einziges Beispiel dieser Erscheinung angeführt. In neuerer Zeit wurde diese ziemlich ungenügende Beobachtung Dutrochet's[1] von einigen Beobachtern unterstützt, von Darwin[2] wieder in Zweifel gezogen.

Dutrochet schrieb, wie man sieht, dem negativen Heliotropismus eine ziemlich grosse Verbreitung zu; er gibt jedoch ausdrücklich an, dass die Pflanzentheile das Licht seltener fliehen, als dasselbe aufsuchen.

Bemerkenswerth ist die Beobachtung des genannten Autors, dass die Pflanzentheile nur unter der Einwirkung von directem und lebhaftem Lichte das letztere fliehen. Hingegen war es lange bekannt, dass sehr geringe Lichtintensitäten zur Hervorrufung des positiven Heliotropismus ausreichend sind.

In Bezug auf die Lage der Blätter zum Lichte bringt Dutrochet zahlreiche Beobachtungen. Er bestätigt zunächst die Angabe Bonnet's, dass die Blätter der Mistel sowohl Ober- als Unterseiten dem Lichte zuwenden, dass die Blätter jener Gramineen, deren Unterseiten dunkler gefärbt sind als die Oberseiten, sich mit den ersteren nach oben, also dem Lichte zuwenden, eine schon früher (1823) von E. Meyen[3] gemachte Entdeckung; ferner, dass die Blätter von *Juniperus communis*, an welchen die Spaltöffnungen an der Oberseite auftreten, durch das Nicken der Zweigenden in umgekehrte Lage gebracht werden, also wieder mit der die Spaltöffnungen führenden Seite nach abwärts gewendet sind; endlich, dass die Röhrenblätter der *Allium*-Arten, an welchen eine morphologische Ober- und Unterseite nicht zu unterscheiden sei, sich dem Lichte gegenüber ganz indifferent verhalten.[4] Werden Blätter, welche eine bestimmte Seite nach oben kehren, umgewendet, so erfolgt eine Zurückkrümmung des Blattes in die normale Lage, was schon Bonnet zeigte. Dutrochet erklärt aber diese Erscheinung nicht als eine heliotropische, sondern als eine spontan zu Stande kommende, deren Ursache in der Organisation der Pflanze begründet wäre.[5]

Dutrochet bringt in der genannten Abhandlung auch weitere Beobachtungen über den von ihm an Luftwurzeln am *Pothos* (s. oben p. 7) entdeckten Heliotropismus. Er hatte zur Zeit, als er diese Entdeckung machte, die Ansicht, dass die Wurzeln in der Regel keine bestimmte Lage zum Lichte einnehmen, und nur bei Chlorophyllbesitz sich dem Lichte zukehren. Zur Bekräftigung dieser seiner Ansicht diente eine an *Mirabilis Jalapa* angestellte Beobachtung. Wenn die Wurzeln dieser Pflanze, welche sich gewöhnlich dem Lichte gegenüber indifferent verhalten, im Wasser cultivirt werden, so entwickelt sich in den Geweben Chlorophyll, und in diesem Falle wenden sich die Wurzeln dem Lichte zu.[6]

Das Wenden der Blüthenköpfe von *Helianthus annuus* nach der Sonne hat Dutrochet weniger gedankenlos als seine Vorgänger erklärt. Er findet nämlich, dass die Blume sich heliotropisch gegen die Sonne neigt, dass aber ihre Bewegung nach dem Laufe der Sonne durch eine Torsion des Stengels vermittelt werde.[7] In seiner Erklärung des positiven Heliotropismus wendet sich der Autor gegen De Candolle, welcher, wie oben gezeigt wurde, an der Schattenseite sich krümmender Organe ein begünstigtes Längenwachsthum annahm. Dutrochet glaubt, dass die Lichtseiten der Stengel bei der Hervorbringung der Krümmung activ betheiligt sind, und stützt sich dabei auf folgenden, mit heliotropisch gekrümmten Stengeln an *Medicago sativa* angestellten Versuch.[8] Wird dieser Stengel so der Länge nach getheilt, dass eine Hälfte die (concave)

---

[1] L. c. p. 68.
[2] Climbing Plants. 1875. (Deutsche Übers. von Carus, 1876, p. 142.)
[3] Vergl. Röper l. c. p. 616.
[4] L. c. p. 99—101.
[5] L. c. p. 104.
[6] Vergl. l. c. p. 70 und Ann. des scienc. nat. 3. sér. V, p. 65.
[7] L. c. p. 108.
[8] L. c. p. 72—75.

547369

Digitized by Google

Lichtseite, die andere die (convexe) Schattenseite in sich aufnimmt, so krümmt sich die erstere noch stärker gegen das Licht hin (concav), während die letztere sich gerade streckt. Die Thatsache ist vollkommen richtig und kann namentlich leicht an den stark positiv heliotropischen epicotylen Stengelgliedern von *Phaseolus multiflorus* constatirt werden; allein sie widerspricht der De Candolle'schen Ansicht keineswegs, sondern lehrt nur, dass die Spannungsdifferenzen in den consecutiven Gewebsschichten an der vorderen Hälfte andere als an der hinteren sind, was sich mit dem ungleichen Wachsthum der Licht- und Schattenseite des Stengels völlig in Einklang bringen lässt. Selbstverständlich komme ich in meinen eigenen Untersuchungen auf diese mechanischen Verhältnisse zurück.

Merkwürdig ist es, dass De Candolle und Dutrochet gerade in einer den Heliotropismus betreffenden Annahme, die ganz und gar irrthümlich ist, übereinstimmten. Beide glaubten den positiven Heliotropismus an den Chlorophyllgehalt der betreffenden Organe gebunden. Ersterer liess sich hiebei durch die ganz unrichtige Vorstellung der Betheiligung der Assimilation bei der Lichtbeugung, letzterer durch eine Beobachtung leiten, deren Richtigkeit ganz zweifelhaft ist. Es sei erlaubt, schon hier zu erwähnen, dass nach meinen Beobachtungen die Wurzeln von *Mirabilis Jalapa* gar keinen deutlichen ausgesprochenen Heliotropismus zeigen und völlig chlolorophylllos sind (offenbar liess sich Dutrochet, indem er diese Wurzeln für chlorophyllhältig erklärte, durch angesiedelte grüne Algen täuschen), und wir heute ebensowohl grüne negativ heliotropische Organe als völlig chlorophylllose, positive Lichtbeugung zeigende Organe kennen.

Zum mindesten einseitig war Dutrochet's Behauptung, dass der Zweck des Hinneigens der Pflanzentheile zum Lichte darin besteht, die Auffindung des Lichtes behufs Chlorophyllbildung zu ermöglichen.[1]

Meyen hat in seiner in vielfacher Beziehung ausgezeichneten Pflanzenphysiologie das den Heliotropismus betreffende Capitel nur sehr dürftig ausgearbeitet. Die Literatur ist daselbst sehr unvollständig gegeben. Dennoch enthält dieses Capitel einige gute Beobachtungen und einzelne treffende Bemerkungen. So widerlegt er an der Hand der bekannten Thatsache, dass etiolirte Kartoffeltriebe in Kellern oft in einer Länge von mehreren Klaftern dem Lichte entgegenwachsen, die oben erwähnte Behauptung De Candolle's, nach welcher der positive Heliotropismus durch einseitige an den Lichtseiten der Stengel statthabende Assimilation der Kohlensäure zu Stande käme.[2] Auch hat Meyen die ersten Beobachtungen über den negativen Heliotropismus echter Bodenwurzeln angestellt. Er zeigte nämlich, dass aufgerichtete Keimwurzeln von Bohnen allerdings das Bestreben haben nach abwärts zu wachsen, dass sie aber beleuchtet und im feuchten Raume gezogen, an der von der Lichtquelle abgewandten Seite sich nach abwärts krümmen.[3]

J. Payer[4] hat die heliotropischen Erscheinungen an Kressekeimlingen genauer studirt. Er fand, dass die Keimstengel sich zuerst concav gegen das Licht krümmen, dann sich aber geradlinig in die Richtung gegen die Lichtquelle strecken, also zum Lichte sich hinneigen. Die Richtigkeit dieser Beobachtung lässt sich leicht constatiren. Die Erscheinung beruht offenbar darauf, dass die Differenz im Längenwachsthum an der Licht- und Schattenseite des Organes relativ abnimmt; ob dies spontan, oder in Folge der Lichtwirkung oder durch negativen Geotropismus geschieht, ist von vornherein nicht zu entscheiden, und ist bis jetzt noch nicht experimentell geprüft worden.

Ferner stellt der Autor die Behauptung auf, dass die Tendenz der Stengel, sich dem Lichte zuzuwenden, desto grösser ist, je schwächer das wirkende Licht ist. Es ist selbstverständlich, dass dieser Satz nur innerhalb gewisser Grenzen richtig sein kann. Warum mit der Abnahme der Lichtintensität bis zu einem bestimmten Minimum die heliotropische Krümmungsfähigkeit zunimmt, hat Payer nicht erörtert. Die Richtig-

---

[1] L. c. p. 70. ffd.

[2] Neues System der Pflanzenphysiologie, Bd. III, Berlin 1839, p. 586.

[3] L. c. p. 583 und 588. In Mohl's oben genannter Arbeit (p. 77) ist allerdings davon die Rede, dass sich Wurzeln vom Lichte abwenden; allein bestimmte Beobachtungen hierüber führt er nicht an, so dass die Annahme, er habe beim Niederschreiben der betreffenden Stelle Dutrochet's Beobachtungen des negativen Heliotropismus der hypocotylen Axe an *Viscum album* und der Luftwurzeln von *Pothos* im Sinne gehabt, wahrscheinlich ist.

[4] Mémoire sur la tendance des tiges vers la lumière. Compt. rend. 1842, T. XV p. 1194—1196.

Digitized by Google

keit der Thatsache vorausgesetzt, fände sie ihre einfachste Erklärung darin, dass mit der Abnahme der Lichtintensität die Beleuchtungsdifferenz an der Vorder- und Hinterseite des betreffenden Organes wächst; da nun die heliotropischen Krümmungen nur zu Stande kommen können, wenn eine solche Differenz vorhanden ist, so wird es schon von vornherein begreiflich, dass mit dem Wachsen dieser Differenz — bis zu einer bestimmten Grenze — die heliotropische Wirkung sich steigern müsste. Ich komme im experimentalen Theile meiner Arbeit auf diesen wichtigen Punkt zurück.

Payer findet, dass das Mittel, in welchem die Versuchspflanze sich befindet, keinen Einfluss auf das Zustandekommen des Heliotropismus nimmt, sondern blos modificirend auf die Stärke des Phänomens wirkt. Keimstengel der Kresse krümmen sich auch unter Wasser, in einer Atmosphäre von Stickstoff oder Wasserstoff.[1]

Diese Angabe erfordert eine neuerliche Prüfung. Denn wenn der Heliotropismus eine Wachsthumserscheinung ist, so kann er sich nur in einer Atmosphäre vollziehen, welche Sauerstoff, wenn auch nur in kleiner Menge, enthält; es sei denn, dass die das Wachsthum begleitende Athmung durch innere Verbrennung erfolge.

Payer fand, dass heliotropisch krümmungsfähige Pflanzentheile, von zwei Seiten beleuchtet, sich der stärkeren Lichtquelle hinneigen. Seiner Darstellung lässt sich entnehmen, dass die Pflanzen sich bei diesen Versuchen sehr empfindlich erweisen. Er meint, man könnte sie als Photometer benützen.[2]

In dieser kurzen Abhandlung theilt der Autor auch seine Versuche über die Beziehung zwischen der Brechbarkeit der Strahlen und dem Heliotropismus mit. Er operirte mit Kressepflänzchen, welche er sowohl im objectiven Spectrum, als hinter — vorher spectroscopisch untersuchten — farbigen Gläsern auf ihre Krümmungsfähigkeit prüfte. In beiden Fällen fand er, dass sich die Pflänzchen in Roth, Orange, Gelb und Grün wie in voller Dunkelheit verhielten, hingegen dem blauen und violetten Lichte sich zukrümmten. Das blaue Licht ist hierbei wirksamer, als das violette. Die (dunklen) chemischen Strahlen erweisen sich als wirkungslos. Er fand nämlich, dass ein Keimling, welcher durch zwei gleich starke Flammen beleuchtet wurde, deren Licht einerseits eine Wasserschichte, anderseits eine gleichdicke Terpenthinöhlschichte passirte, sich in die Resultirende der einfallenden Strahlen stellte, wenn er gleichweit von beiden Lichtquellen postirt wurde.[3]

Die immerhin interessanten, von Payer gewonnenen Resultate haben Dutrochet angeregt, die Beziehung zwischen der Brechbarkeit der Strahlen und der heliotropischen Krümmungsfähigkeit der Pflanzentheile durch eigene Anschauung kennen zu lernen.[4] Er operirte anfänglich wie seine Vorgänger mit Kressekeimlingen. Es wurden dieselben in einer kleinen dunklen Kammer der Einwirkung von hellem diffusen Tageslicht ausgesetzt, welches durch ein Glas ging, das nur rothe Strahlen durchliess. Die Keimlinge wendeten sich dem rothen Lichte nicht zu. So weit fand also Dutrochet die Beobachtungen Payer's bestätigt. Nun wurden die Versuche mit zahlreichen anderen Keimpflänzchen in derselben Weise, unter den gleichen Vegetationsbedingungen ausgeführt; nunmehr stellte es sich heraus, dass gewisse Keimpflanzen sich so wie Kresse verhielten, andere aber sich dem rothen Lichte hinneigten. Er beobachtete, dass in die letztere Kategorie durchwegs Pflänzchen mit sehr dünnen Keimstengeln gehören (*Trifolium agrarium*, Durchmesser des Stengels $= 0 \cdot 55^{mm}$; *Mercurialis annua*, D. d. St. $= 0 \cdot 50^{mm}$; *Papaver Rhoeas*, D. d. St. $= 0 \cdot 35^{mm}$; *Sedum acre*, D. d. St. $= 0 \cdot 30^{mm}$). Die Stengel der Keimpflanzen, welche im rothen Lichte aufrecht blieben, hatten durchgängig einen grösseren Durchmesser (ausser *Lepidium sativum* noch: *Medicago sativa, lupulina, Trifolium pratense, Pisum sativum*).

---

[1] L. c. p. 1195.

[2] L. c. p. 1195.

[3] Vgl. die Berichte über Payer's Memoire in Compt. rend. XVI (1843), p. 986 und XVI, p. 1120, in welchem letzteren Dutrochet mit Recht das Ungenügende dieser auf die dunklen chemischen Strahlen bezugnehmenden Versuche rügt.

[4] De l'inflexion des tiges végétales vers la lumière colorée. Ann des sc. nat. 2 sér. T. XX, p. 329—339.

Digitized by Google

Dutrochet ist geneigt, aus diesen Beobachtungen zu schliessen, dass es nicht die Brechbarkeit der Strahlen, sondern die Helligkeit (*pouvoir éclairant*) des Lichtes ist, welche für das Zustandekommen des positiven Heliotropismus massgebend ist. Dieser Ansicht zufolge käme den unsichtbaren Strahlen des Spectrums das Vermögen, heliotropische Krümmungen hervorzurufen, nicht zu,[1] was der Autor indess durch keinerlei directe Experimente unterstützt.

Payer vertheidigte seinen Standpunkt.[2] Er findet, dass selbst die dünnstengelichsten Keimlinge in reinem rothen (durchgelassenem) Lichte aufrecht bleiben, sich hingegen einem Lichte zuneigen, welches durch rothe Gläser ging, die aber ausser Roth noch andere sichtbare Strahlen des Spectrums durchliessen. Er bemerkt ferner, dass nicht nur die Dicke des Stengels, sondern auch die Lichtdurchlässigkeit der Gewebe auf das Phänomen einen Einfluss habe, indem z. B. in einem und demselben Lichte *Medicago lupulina* mit einem Stengeldurchmesser von $0 \cdot 7^{mm}$ sich heliotropisch erwies, während *Spergula arvensis*, deren Stengel einen Durchmesser von blos $0 \cdot 6^{mm}$ aufwiesen, aufrecht blieb.[3]

Die oft citirte Arbeit Zantedeschi's[4] über Lichtfarbe und Heliotropismus, welche nach Publication der ersten Abhandlung Payer's (1843) erschien, lehrte, dass sich Balsaminkeimlinge, junge Pflänzchen von *Oxalis multiflora* etc. blauem, violettem und grünem Lichte zuneigten, nicht aber dem gelben, orangen und rothen. Die Resultate haben einen geringeren Werth als die Payer's, da dieser sowohl mit farbigen Gläsern als mit Zuhilfenahme des objectiven Spectrums arbeitete, Zantedeschi aber blos mit gefärbten, zudem nicht genügend auf ihre Lichtdurchlässigkeit geprüften Gläsern.

Kurze Zeit nach Veröffentlichung der Untersuchungen von Payer, Zantedeschi und Dutrochet erschien die bekannte Arbeit von D. P. Gardner,[5] welcher sich mit der Beziehung zwischen der Brechbarkeit der Lichtstrahlen und der Chlorophyllbildung, der Kohlensäurezersetzung grüner Pflanzen und dem Heliotropismus, also zum Theile mit derselben Frage beschäftigt, welche die drei zuletztgenannten Forscher fast gleichzeitig fesselte.

Gardner, welcher seine Versuche jenseits des Oceans (Virginien) anstellte, hatte von den bezeichneten Arbeiten keine Kenntniss.

Zu seinen Versuchen dienten anfänglich Sämlinge von Rüben, Kohl, Senf, Buffbohnen, ältere Exemplare von *Solanum nigrum* etc.; später benützte er blos Rübenkeimlinge, da er mit diesen die besten Resultate erlangte.

Nachdem die in einem länglichen Trog gesäten Samen etiolirte Keimlinge von $1-1^1/_3$ engl. Zoll Höhe geliefert hatten, wurde der Trog 15 engl. Fuss von einem Flintglasprisma entfernt aufgestellt, und der Einwirkung der Spectralfarben des Sonnenlichtes ausgesetzt. Die von den indigofarbenen Strahlen getroffenen Pflänzchen neigten sich nach vorne gegen das Prisma zu, während alle übrigen Pflänzchen gegen diese Richtung convergirten, indem sowohl die Keimlinge, welche zwischen Roth und Blau, als die, welche in Violett standen, sich schief gegen die im Indigo stehenden Pflänzchen neigten. Gardner macht die Wirkung, welche das verschieden farbige Licht auf die Keimlinge ausübte, noch weiter dadurch anschaulich, dass er die ganze Aussaat einem Ährenfelde vergleicht, dessen Halme durch zwei entgegengesetzte Winde niedergelegt, sich gegeneinander neigen.

Der genannte Forscher zieht aus seinen Beobachtungen zunächst den Schluss, dass allen leuchtenden Strahlen des Lichtes die Fähigkeit zukommt, Krümmungen von Pflanzentheilen gegen das Licht hin zu bewirken, und dass diese Eigenschaft den indigofarbenen Strahlen im höchsten Grade eigen ist. Die merk-

---

[1] L. c. p. 337.

[2] Compt. rend. XVII, p. 1085 und XVIII, p. 32—36 (1844).

[3] Die weitere Polemik zwischen Dutrochet und Payer über diese Streitfrage ist interesselos, da in der betreffenden Publication sachlich nichts Neues enthalten ist. (Vgl. Compt. rend. 1844, XVIII, p. 63 und XVIII, p. 190).

[4] Das italienische Manuscript ist datirt vom 30. Nov. 1842. Vgl. Compt. rend. XVI (1843), p. 747 und XVIII (1844), p. 849.

[5] Bibliothèque universèlle de Genève. Févr. 1844. — Froriep's Notizen, Bd. XXX (1844), p. 161 ffd.

Digitized by Google

würdigen Erscheinungen des Neigens der ausserhalb Indigo stehenden Pflanzen gegen die in dieser Region befindlichen, hat Gardner nicht näher erläutert. Es ist dies jenes Phänomen, welches später von Dutrochet und Guillemin als laterale Flexion bezeichnet wurde. Uber einen etwaigen Einfluss der ultrarothen und ultravioletten Strahlen auf den Heliotropismus hat Gardner nichts mitgetheilt.

Gardner nimmt an, dass blos den leuchtenden Strahlen und nicht den chemischen (tithonischen im Sinne Draper's; vergl. Froriep's Not. Bd. XIV, 1 und 2) und Wärmestrahlen heliotropische Wirkung zukommt. Er nimmt dies aber in einem Sinne, den wir heute, nachdem die Lehre von der Erhaltung der Kraft und der Wechselwirkung der Naturkräfte zur Herrschaft gelangte, nicht mehr gelten lassen dürfen. Gardner glaubte nämlich — und seine Auffassung war für die damalige Zeit erlaubt — dass bestimmten Strahlen thermische, chemische oder Leuchtkraft innewohne, die gewissermassen trennbar sind. So liess er indigoblaue Strahlen durch eine in einem Glastrog enthaltene Lösung von Eisen-Prosulfocyanür gehen und vermeinte auf diese Weise die chemische Kraft dieser Strahlen, und nur diese vernichtet zu haben. Da diese durch das Eisenrhodanid gegangenen Strahlen keine heliotropischen Wirkungen ausübten, und im Mondlicht, welches nach der damaligen Ansicht keine thermische Kraft besitzt,[1] schon in 1—2 Stunden heliotropische Krümmungen sich vollziehen,[2] so gelangte er zu dem unrichtigen, aber damals erlaubten Schlusse, dass es blos die Leuchtkraft der Strahlen ist, welche die Hinneigung der Pflanzentheile zum Lichte verursacht.

Nach Gardner's Beobachtungen hätte die Intensität des Lichtes nur einen untergeordneten Einfluss auf die Erscheinung des Heliotropismus, da durch Verstärkung des Lichtes der Heliotropismus nur wenig gesteigert werde. Die näheren Beziehungen zwischen Intensität des Lichtes und Heliotropismus hat er ebenso wenig als seine Vorgänger klargelegt.

Endlich spricht Gardner noch die Ansicht aus, dass die blaue Himmelsfarbe das Aufwärtswachsen der Pflanzen begünstige, also hier der Heliotropismus den Geotropismus behufs Aufrichtung der Pflanzentheile unterstütze.

Die Beobachtungen Gardner's lassen mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit annehmen, dass alle Strahlen des sichtbaren Spectrums heliotropische Wirkungen auszuüben im Stande sind; als völlig bewiesen sind diese Versuche indess nicht anzusehen, da selbe nicht im reinen, vom diffusen Lichte freien Spectrum vorgenommen wurden. Auch scheint es, als wäre reflectirtes Spectrallicht bei den Experimenten im Spiele gewesen. Ich komme im weiteren Verlaufe meiner Darstellung auf diesen Punkt noch zurück.

Zu derselben Zeit wurde noch ein anderer, den Heliotropismus betreffender Gegenstand, nämlich die Fähigkeit wachsender Wurzeln, sich dem Lichte zu-, oder von demselben abzuwenden, und zwar von Payer, Dutrochet und Durand studirt.

Dass auch den Wurzeln heliotropische Eigenschaften zukommen, konnte nach Dutrochet's Entdeckung nicht mehr zweifelhaft sein. Allein es lagen über den Heliotropismus der Wurzeln bis dahin nur sehr spärliche und theilweise höchst zweifelhafte Beobachtungen vor. Zunächst zeigte Payer,[3] dass wenn man Samen von Kohl oder weissem Senf auf Baumwolle in mit Wasser gefüllten Gefässen keimen lässt, die Stengel sich dem Lichte zuwenden, während die Wurzeln das Licht fliehen. Bei diesen Pflanzen reicht diffuses Licht zur Hervorbringung der Wurzelkrümmung aus. Nicht so bei den Keimpflanzen von *Sedum Telephium*; hier ist zum Eintritte des negativen Heliotropismus der Wurzeln directes Sonnenlicht erforderlich. Aber selbst so intensives Licht ruft nicht an allen Wurzeln eiu Wegkrümmen hervor; so bleiben die Wurzeln von der Kresse selbst bei dieser Beleuchtung senkrecht. Payer fand ferner, dass der Neigungswinkel, den die heliotropisch

---

[1] Später hat Melloni (Froriep's Notizen 1846, XXX, p. 193) gefunden, dass das Mondlicht Wärmewirkung ausübt, aber in so geringem Grade, dass sich der Effect nicht zahlenmässig bestimmen liess. In neuerer Zeit gelang es Volpicelli Marié Davy und Baille mittelst Thermomultiplicator die vom Mondlichte ausgehenden Temperaturerhöhungen in Celsiusgraden auszudrücken. Das hiebei beobachtete Maximum betrug 0·00287° C. Zeitschrift der öster. Gesellsch. für Meteorologie 1870, Nr. 17, nach Compt. rend. T. LXIX, p. 920 und 960.

[2] Gardner setzte voraus, dass dem Mondlicht keine photographische Wirkung zukommt; allein auch dies ist nicht richtig, wie die Mondphotographien beweisen.

[3] Compt. rend. XVII (1843).

Digitized by Google

gekrümmte Wurzel mit der Verticalen bildet, stets kleiner ist als der Winkel, den in entgegengesetzter Richtung der Stamm mit der Verticalen einschliesst; es sind also die Keimstengel einer und derselben Pflanze stärker heliotropisch als die Keimwurzel. Die Wegkrümmung der Wurzeln ist ferner desto stärker, je intensiver das wirksame Licht ist.

Payer gibt an, dieselbe Beziehung zwischen Brechbarkeit des Lichtes und heliotropischer Krümmung bei den Wurzeln wie bei den Stengeln gefunden zu haben. Denn nach seinen Beobachtungen krümmen sich die Wurzeln nur in einem zwischen den Fraunhofer'schen Linien *F* und *H* gelegenen Lichte. Jener Strahl, welcher den kräftigsten Heliotropismus des Stengels hervorruft, wirkt auch auf die Krümmung der Wurzel am stärksten ein. Dieser Lichtstrahl (Schwingungszahl) ist aber für verschiedene heliotropisch krümmungsfähige Pflanzentheile ein verschiedener. Die Beleuchtung des Stengels hat auf das heliotropische Verhalten der Wurzel keinen Einfluss, so zwar, dass wenn der Stengel beleuchtet ist, die Wurzel aber nicht, letztere ihre verticale Richtung nicht verlässt.

Über Payer's Arbeit erstattete Dutrochet der Pariser Akademie der Wissenschaften einen ausführlichen Bericht,[1] welcher zahlreiche Wiederholungen der Versuche Payer's und auch neue diesbezügliche Experimente enthielt, die Dutrochet gemeinschaftlich mit Pouillet ausführte. Es wurde bestätigt gefunden, dass die Wurzeln von Kohl und weissem Senf sich vom Lichte wegwenden, und dass die Wurzeln der Kresse weder das Licht aufsuchen noch fliehen. Hingegen wird die Richtigkeit der Behauptung, dass der Stengel stets stärker als die Wurzel geneigt ist, als unrichtig erwiesen. Währt der Versuch lange an, so findet nämlich manchmal das gerade Gegentheil statt. Besonders deutlich tritt nach den Beobachtungen der genannten Forscher bei *Sinapis alba* die relativ stärkere Wegkrümmung der Wurzel auf.

Ferner wird hervorgehoben, dass allerdings im schwachen Lichte die Wurzelkrümmung durch die blauen und beiderseits benachbarten Strahlen vollzogen werde; hingegen betheiligen sich im Lichte eines sehr lichtstarken objectiven Sonnenspectrums nicht nur alle leuchtenden Strahlen, sondern auch die im Lavendelblau (Ultraviolett) und Ultraroth gelegenen Strahlen beim Zustandekommen der heliotropischen Erscheinungen. Die Lichtfarbe, welche das Maximum der heliotropischen Wirkung hervorbringt, ist nicht wie Payer angibt, nach der Pflanze veränderlich, sondern liegt stets im Violett, was nicht nur für Wurzeln, sondern auch für Stengel gilt.[2]

Jene eigenthümliche Neigung (laterale Flexion) der positiv heliotropischen Organe gegen die indigofarbenen Strahlen, welche Gardner an Rübenpflänzchen auffand, und die Dutrochet und Pouillet auch bei den Keimstengeln von *Sinapis alba* constatirten, haben diese beiden Forscher auch an den negativ heliotropischen Wurzeln, aber natürlich im umgekehrten Sinne sich darstellend, aufgefunden; die Wurzeln neigten sich nämlich von Indigo zu beiden Seiten weg.

Durand[3] stellte zahlreiche Versuche über das Verhalten der Wurzeln zum Lichte an. Er fand, dass die Wurzeln von *Lathyrus odoratus*, von zahlreichen Cruciferen *(Brassica, Isatis tinctoria, Myagrum sativum, Raphanus sativus* etc.*)* sich vom Lichte abwenden, hingegen die im Wasser sich entwickelnden Wurzeln von *Allium Cepa* sich dem Lichte zukehren. Obwohl er im Ganzen nach derselben Methode wie Payer arbeitete (die Glasgefässe, in welchen die Wurzeln im Wasser sich entwickeln, hatten in den Durand'schen Versuchen eine geschwärzte Hinterwand, um durch reflectirtes Licht bedingte Störungen auszuschliessen), gelangte er bei einigen Einzelheiten zu abweichenden Resultaten; so bestreitet er das passive Verhalten der Wurzeln von *Lepidium sativum* dem Lichte gegenüber und findet sie negativ heliotropisch. Durand verwirft die dem

---

[1] Compt. rend T. XVIII, 1169—1184 und Annales des sc. nat. 3. sér., T. II, p. 96—113.

[2] Dutrochet gibt in diesem Berichte auch eine Kritik der oben angeführten Versuche von Gardner, und fügt demselben seine mit Pouillet gemeinschaftlich ausgeführten Experimente über das Verhalten von heliotropisch-krümmungsfähigen Organen im objectiven Spectrum bei. Es scheint mir im Interesse der Darstellung geboten, diesen Theil des Berichtes erst später, nämlich bei Mittheilung der Arbeiten Guillemin's, über diesen Gegenstand zu besprechen.

[3] Recherches et fuite de la lumière par les racines. Compt. rend. 1846, 23. Févr.

Digitized by Google

Zustandekommen des Heliotropismus gewidmete Theorie De Candolle's und acceptirt die im Folgenden geschilderte Dutrochet'sche, ohne aber für dieselbe neue Argumente beizubringen.

Dutrochet[1] erstattete über Durand's Arbeit einen ausführlichen Bericht, welcher, wie dies seine Art ist, zu einer auf neue Experimente sich stützenden Untersuchung über die Frage sich gestaltete. Er wiederholte den Versuch mit *Allium Cepa* mehrmals, und stets mit dem gleichen Erfolge wie Durand. *Allium sativum* verhält sich nach seiner Beobachtung in dieser Beziehung noch auffälliger als *Cepa*. Es zeigten also die Wurzeln von *Allium* ein gleiches Verhalten wie es Dutrochet schon früher bei *Mirabilis Jalapa* auffand. Der Unterschied liegt nur darin, dass die Wurzeln der letzteren nur mit ihren Enden (nur mit den „spongioles"), die *Allium*-Wurzeln aber in ihrer ganzen Länge (bis zu 5^{cm}) sich zum Lichte kehren. Ebenso wenig als Durand hat Dutrochet in den *Allium*-Wurzeln Chlorophyll angetroffen. Der Berichterstatter zieht angesichts dieser Thatsache seine frühere Behauptung (vgl. oben p. 12), dass das Hinneigen zum Lichte nur an chlorophyllhaltigen Pflanzentheilen vorkomme und biologisch mit dem Chlorophyllgehalt zusammenhänge, zurück. Dass die Wurzel namentlich kräftiger Individuen von *Mirabilis Jalapa* Chlorophyll enthalte, hält Dutrochet indess aufrecht. Nach seinen Beobachtungen verhält sich die Wurzel von *Mirabilis longiflora* genau so wie die von *Jalapa*.

Dutrochet findet, dass es nicht nur Wurzeln gibt, welche sich dem Lichte zu- oder von demselben abwenden, sondern auch solche, bei welchen die Lichtwirkung sich in mehrfachen Krümmungen und Windungen zeigt, wie dies bei *Pisum sativum* und *Ervum* der Fall sein soll. Ob indess dieses Drehen und Winden der Wurzeln ein durch das Licht hervorgerufener Process ist, wurde von ihm nicht näher geprüft und ist von späteren Physiologen nicht controlirt worden; nach seinem Dafürhalten wäre die ganze Erscheinung als eine pathologische aufzufassen.

Dutrochet nimmt in diesem Berichte auch Veranlassung, sich über die Mechanik des Heliotropismus näher auszusprechen. Er glaubt als Ursache der durch das Licht hervorgerufenen Krümmungen der Stengel und Wurzeln eine Contraction der vom Lichte getroffenen Zellen annehmen zu müssen, welche selbst wieder auf Verdunstung zurückzuführen sei. Indem er rund annimmt, dass die Stengeln sich zum Lichte neigen und die Wurzeln das Licht fliehen, begründet er dieses entgegengesetzte Verhalten durch die angebliche Beobachtung, dass an Stengeln die Zellen von aussen nach innen an Grösse abnehmen, die Wurzeln aber gerade das Umgekehrte zeigen. Da nun nach seinen Beobachtungen im Wasser quellende Rindenstreifen von Stengeln sich nach innen, bei der Verdunstung aber nach aussen krümmen, die correspondirenden Theile der Wurzeln aber ein durchaus entgegengesetztes Verhalten darbieten, so müsse durch die Verdunstung bei Stengeln ein Hinneigen, bei Wurzeln ein Wegwenden vom Lichte zu Stande kommen. Zur Erklärung der heliotropischen Krümmungen der Stämme macht Dutrochet die gewagte Annahme, dass der von der chlorophyllenthaltenden Rinde im Sonnenlichte ausgeschiedene Sauerstoff von dem Holze in ungleichem Masse, nämlich an der Lichtseite stärker als an der Schattenseite absorbirt werde, in Folge welchen Umstandes ein relativ stärkerer Substanzverlust an der Schattenseite einträte, welcher eine concave Hinkrümmung der Stämme zum Lichte bedinge.

Wie unten mitgetheilt werden wird, hat H. v. Mohl die Haltlosigkeit der Dutrochet'schen Theorie aufgedeckt, indem er zeigte, dass die behaupteten anatomischen Thatsachen gar nicht bestehen und weiter hervorhob, dass im Wasser wachsende, vom Lichte sich wegkrümmende Wurzeln wohl kaum Wasserverluste erleiden dürften.

Die Art, wie Dutrochet seine Theorie begründet, ist für diesen Forscher höchst charakteristisch, und es zeigt sich, indem man seine Beobachtungen mit den von ihm gegebenen Interpretationen vergleicht, dass dieser reichbegabte Beobachter nur zu sehr geneigt war, Theorien zu bauen, in denen aber oft die Phantasie die Herrschaft über die Kritik gewann. Welche Mühe gibt sich Dutrochet, um es glaubwürdig zu machen, dass auch unter Wasser wachsende Wurzeln durch Transspiration Wasser zu verlieren vermögen!

---

[1] Annales des sc. nat. 3 sér., T. V (1846), p. 65—74.

Digitized by Google

Man sieht es hier deutlich genug, dass er lieber den Thatsachen Zwang anthat, als sich von einer fein ausgedachten Theorie trennte. Dies zeigt sich auch wieder in seinem Versuche, den positiven Heliotropismus dickberindeter Stämme zu erklären. Die Angabe, dass das Holz im Lichte mehr Sauerstoff absorbire, als im Finstern, ist auf gar kein Experiment gestützt und mithin alles haltlos, was darauf gebaut wird. Übrigens ist die aufgestellte Hypothese auch aus dem Grunde unmöglich, als das unter dem Periderm oder der Borke gelegene grüne Parenchym höchstens Spuren, wahrscheinlich aber gar keinen Sauerstoff entbindet.

Aus Dutrochet's Bericht ist noch hervorzuheben, dass er in Übereinstimmung mit Payer an der Wurzel von *Sinapis alba* in der Regel Lichtscheue, seltener Lichthunger beobachtete. Er will auch gefunden haben, dass im letzteren Falle der Rindenbau der Wurzel ein dem normalen entgegengesetzter sei, was ganz unrichtig ist, und offenbar nur seiner Theorie zu liebe behauptet wurde.

Fast zur selben Zeit, in welcher die heliotropischen Erscheinungen der Wurzeln studirt wurden, entdeckte J. Schmitz,[1] dass Triebe von *Rhizomorpha fragilis* Roth sich vom Lichte wegwenden. Es war dies die erste, die heliotropischen Erscheinungen der Pilze und der Zellkryptogamen überhaupt betreffende Beobachtung, die merkwürdigerweise bis in die jüngste Zeit unberücksichtigt blieb.[2] Schmitz fand, dass bei Cultur von vertical aufgestellten *Rhizomorpha*-Trieben in feuchtgehaltenem Glascylinder die wachsenden Enden sich vom Lichte wegwendeten. Versuche über das Längenwachsthum der Triebe bei Tag und Nacht (stets unter Ausschluss vom Lichte) hatten gelehrt, dass keine Periodicität des Längenwachthums stattfindet, sondern dass die — unter übrigens gleichbleibenden Verhältnissen — bei Tage zu Stande gekommenen Zuwachse den in der Nacht erreichten die Wage hielten. Versuche, in welchen die *Rhizomorpha*-Triebe mehrere Tage finster gehalten wurden, ergaben stets grössere Zuwachse als solche, wo durch mehrere Tage hindurch der natürliche Lichtwechsel wirkte. Schmitz hat aus diesen Beobachtungen weiter nichts gefolgert, und auch nicht einmal angedeutet, dass dieses Phänomen mit dem negativen Heliotropismus — wenigstens scheinbar — in Widerspruch steht.

Wie mir scheint, lässt sich aus diesen Wachsthumsphänomenen auch nichts ableiten. Denn offenbar befindet sich die *Rhizomorpha* bei länger andauernder Einwirkung des Lichtes in einem krankhaften Zustande. Die wachsende Spitze verliert, wie Schmitz selbst hervorhebt, ihre frische weissliche Farbe, wird gelblich oder bräunlich, und hört bald ganz zu wachsen auf.[3]

Die bis jetzt mitgetheilten historischen Daten lehren, dass in der Mitte der Vierziger Jahre bereits eine grosse Zahl wichtiger, den Heliotropismus betreffender Thatsachen festgestellt war. Um so befremdlicher ist es, dass die der Anatomie und Physiologie der Gewächse gewidmeten allgemeinen Werke, welche in dieser Zeit und lange darauf erschienen, und die ja berufen waren, den damaligen Stand dieser Disciplinen zu kennzeichnen, fast durchgängig so gut wie keine Notiz von den einschlägigen, bereits erworbenen Kenntnissen nahmen.

Schleiden, der in seinen Grundzügen der wissenschaftlichen Botanik als Reformator auftrat, bringt in diesem Werke, welchem die experimentelle Pflanzenphysiologie ungleich weniger als die Morphologie zu danken hat, in Betreff des Heliotropismus nichts anderes als die gelegentliche Bemerkung, dass die Keimlinge dem Lichte zuwachsen,[4] und dass man über die Ursache der Richtungsverhältnisse der Keimpflanzen nichts wisse.[5] An der erstgenannten Stelle wird das Hinstreben der Keimpflanzen sehr richtig auf eine ungleiche Streckung der Zellen beider Stengelseiten (der beleuchteten und der im Schatten befindlichen) zurückgeführt

---

[1] Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Schwämme, III. Über den Bau, das Wachsthum und einige besondere Lebenserscheinungen der *Rhizomorpha fragilis* Roth. Linnaea,, Bd. XVII, p. 487—584.

[2] Sachs hat in der 4. Auflage seines Lehrbuches der Botanik (1874) und später in seiner Geschichte der Botanik (1875) wieder die Aufmerksamkeit auf diese Beobachtung gelenkt.

[3] Vgl. hingegen Sachs' Geschichte der Botanik, p. 601, wo es heisst, dass der theoretische Werth der Schmitz'schen Entdeckung (dass die Rhizomorphen im Lichte zwar langsamer als im Finstern wachsen, aber dennoch negativ heliotropisch sind) völlig verkannt worden sei.

[4] Grundzüge, 2. Aufl. (1846), p. 543.

[5] L. c. p. 431.

Digitized by Google

und hinzugefügt, dass ähnliche „Missverhältnisse in der Ausdehnung der Organe bei Pflanzen nicht selten seien, aber im natürlichen Zustande keine auffallenden Erscheinungen hervorrufen."

Kützing[1] erinnert in seinen Grundzügen der philosophischen Botanik (Cap. Einfluss des Lichtes auf die Pflanzen) an die an Fenstern dem Lichte entgegenwachsenden Topfpflanzen und an die in Kellern dem Lichte entgegentreibenden Kartoffeltriebe, erwähnt ferner, dass die jungen Wurzelspitzen sich vom Lichte abwenden, endlich dass nach Gardener (Gardner) und nach einem in der Botan. Zeitung (1844, p. 749) enthaltenen Commissionsberichte der Pariser Akademie die Lichtfarben verschieden auf die Krümmung zum Lichte wirken, und dass nach ersterem das blaue, nach letzterem das violette Licht die stärkste mechanische Wirkung auf das Hinstreben der Pflanzentheile zum Lichte ausübe.

Unger[2] erwähnt des positiven Heliotropismus der Stengel, berührt weiter die Payer-Dutrochet'sche Streitfrage über die Beziehung und Beugung der Organe zwischen Brechbarkeit der Lichtstrahlen, und reproducirt kurz den irrthümlichen Gedanken Dutrochet's, dass die vom Lichte ausgehende Krümmung der Stengel von der Lichtseite bewirkt werde.

Auch Schacht[3] fertigt den Heliotropismus wie die drei eben genannten Forscher mit wenigen Zeilen durch einige flüchtige Bemerkungen ab.

Unter den Schriftstellern, welche in der bezeichneten Periode mit zusammenfassenden Werken über Anatomie und Physiologie der Gewächse auftraten, ist H. v. Mohl der Einzige, welcher die Frage des Heliotropismus und ihre Literatur kannte, und der durch die in seiner „vegetabilischen Zelle" gegebene Darstellung dieses Gegenstandes wieder seine Meisterschaft in der Beherrschung des damals bestandenen Wissensschatzes bekundet.

In dem genannten Werke[4] führt er wichtige Thatsachen über den positiven und negativen Heliotropismus der oberirdischen und unterirdischen Organe an, bespricht die Beziehung der Lichtfarbe zu den heliotropischen Erscheinungen nach Payer und Dutrochet (Gardner's Arbeit übersah er) und unterwirft die Anschauungen De Candolle's und Dutrochet's über die Mechanik der heliotropischen Krümmungen einer zum grossen Theile sehr eingehenden und gründlichen Kritik.

Auf Grund des oben angeführten Experimentes Dutrochet's über die Krümmungsverhältnisse halbirter heliotropischer Stengel (vgl. oben p. 11 ffd.) glaubt auch er, dass bei dem Zustandekommen der Krümmung die Lichtseite die thätige sei, und vermeinte hierin eine Widerlegung der De Candolle'schen Anschauung, derzufolge das relativ stärkere Wachsthum an der Schattenseite die concave Hinneigung der Stengel zum Lichte hervorruft, zu erblicken. Der sonst so scharfsinnige Forscher vergass dabei, dass diese Anschauung der ersteren keineswegs widerspricht und dass die Spannungszustände, welche der heliotropisch gekrümmte Stengel zeigt, zum Theile nichts anders als eine Folge der stattgefundenen Krümmung ist. Ich komme im experimentellen Theile dieser Abhandlung auf diesen noch immer nicht klargelegten Gegenstand zurück.

So wenig glücklich H. v. Mohl in der eben genannten Streitfrage entschied, so klar und treffend ist seine Widerlegung der Dutrochet'schen Behauptung, dass Zusammenziehung der peripheren Zellen durch das Licht zunächst die Veranlassung der heliotropischen Krümmungen bilde, und je nach dem Verhältnisse ihrer Grösse zu der der benachbarten Zellen ein Hinneigen (der Stengel) zum Lichte oder (bei Wurzeln) ein Fliehen vor der Lichtquelle eintrete.

H. v. Mohl nahm der ganzen Behauptung die Unterlage, indem er zeigte, dass die anatomischen Thatsachen, auf die sich Dutrochet stützte: dass nämlich ein umgekehrtes Grössenverhältniss zwischen äusseren und inneren Zellen die lichtscheuen Wurzeln von den sich zum Lichte hinneigenden Stengeln unter-

---

[1] Bd. II, Leipzig 1852, p. 286.

[2] Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 1855, p. 424.

[3] Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse, Bd. II, 1859, p. 484, 487 und 492.

[4] Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle. (Abdruck aus R. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie, 1851, p. 297 ffd.)

Digitized by Google

scheide, ganz unrichtig sind und seine hierauf bezugnehmenden Behauptungen sich vielfach im Widerspruche mit in anderen Arbeiten Dutrochet's ausgesprochenen Angaben befinden.[1] Mohl zeigte auch durch den Versuch, dass die abgelöst ins Wasser gebrachte Rinde der Stengel sich nach aussen krümme und nicht nach innen, wie es Dutrochet's Theorie fordert, und dass sich die losgetrennte und ins Wasser gebrachte Rinde der meisten Wurzeln allerdings umgekehrt wie die der Stengel, aber auch umgekehrt im Vergleiche zu Dutrochet's Angaben verhält. Auch die Hypothese, welche Dutrochet zur Erklärung des Heliotropismus verholzter Stämme aufstellte (vgl. oben p. 17 und 18), hat Mohl zurückgewiesen. Allein der von ihm dagegen erhobene Einwand, dass auch in einer sauerstofffreien Atmosphäre heliotropische Krümmungen eintreten können, was Payer behauptete und Mohl als richtig annahm, ist, wie ich im experimentellen Theile zeigen werde, nicht richtig. Wichtig ist Mohl's Auffindung, dass bei genügender Beleuchtung der Heliotropismus den Geotropismus völlig zu überwinden vermag, und so negativ geotropische Organe gezwungen werden können, heliotropisch nach abwärts zu wachsen.

Payer kam in seinem Werke: „Eléments de botanique", welches in den Jahren 1857 und 1858 erschien, wieder auf die Frage des Heliotropismus zurück, hielt aber an seinen früher aufgestellten Behauptungen fest, dass nämlich blos die blauen, indigofarbenen und violetten Strahlen und zwar sowohl bei Wurzeln als Stengeln heliotropische Wirkungen hervorrufen, diese Organe aber in Roth, Gelb und Grün sich so wie in völliger Dunkelheit verhalten.[2]

Eine sehr umfassende Arbeit über die Beziehung zwischen der Brechbarkeit der Strahlen und den heliotropischen Effecten stellte Guillemin[3] an. Seine Untersuchung verdient um so grössere Beachtung, als dieselbe in Bezug auf die angewendete physikalische Methode die beste ist, welche bis jetzt in der Literatur vorliegt.

Guillemin führte seine Versuche im objectiven Spectrum durch; er verwendete zur Zerlegung des Sonnenlichts nicht nur Flintglasprismen, sondern auch, um ein vollständiges Wärmespectrum zu gewinnen, Prismen aus Steinsalz, und um die chemischen Strahlen möglichst in den Versuch hineinbeziehen zu können, Quarzprismen. Die brechende Kante der Prismen hatte einen Winkel von 60°. Die Prismen waren an den inactiven Seiten geschwärzt. Die Aufstellung erfolgte im Minimum der Deviation. Durch Schirme wurde das fremde Licht abgehalten und das Spectrum in distincte Partien gegliedert.

Nach Angabe des Verfassers war diffuses Licht im Versuche vollkommen ausgeschlossen. Die herrschende Temperatur schwankte zwischen 20—25° C. Die Versuchspflanzen waren Keimpflänzchen von Kresse und weissem Senf.

Alle von Guillemin angestellten Versuche ergaben das übereinstimmende Resultat, dass die heliotropische Kraft des Sonnenlichtes vom Ultraroth bis ins Ultraviolett reicht. Also auch die dunklen Wärmestrahlen und die unsichtbaren chemischen Strahlen rufen heliotropische Krümmungen hervor, wie es Dutrochet und Pouillet angegeben; aber während in Betreff der nicht mehr sichtbaren thermischen ausdrücklich gesagt wird, dass die am äusseren Ende des Wärmespectrums gelegenen Strahlen keinen sichtbaren Effect mehr hervorrufen, wird dem ganzen unsichtbaren Theil des chemischen Spectrums heliotropische Kraft zugeschrieben.

Welche Art von Prismen auch zum Versuche genommen wurde, stets stellen sich zwei Maxima und ein Minimum der heliotropischen Krümmungen ein. Ein Maximum lag innerhalb Violett und Ultraviolett (erstes Maximum), das zweite zwischen Ultraroth und vorderem Grün (*Eb*, zweites Maximum). Nimmt man auf die Wirkung der einzelnen Prismen Rücksicht, so ergibt sich für das Steinsalzprisma: erstes Maximum im Ultraviolett, zweites zwischen Roth und Ultraroth; Quarzprisma: erstes Maximum zwischen *H* und *J*, zweites wie

---

[1] Vgl. auch oben p. 15.

[2] L. c. T. I, p. 23.

[3] Production de la chlorophylle et direction des tiges sous l'influence des rayons ultra-violets, calorifiques et lumieux du spectre solaire. Ann. des sc. nat. 4. sér. T. VII (1858), p. 154—172.

Digitized by Google

beim Steinsalzprisma; Flintglasprisma: erstes um *H*, zweites zwischen *C* und *D*; endlich Prismen aus schwerem Flintglas: erstes Maximum im Violett, zweites im vorderen Grün (*E*).

Das Minimum des heliotropischen Effectes war in allen Fällen im Blau (bei *F*) gelegen.

Berücksichtigt man, dass das Steinsalz für die dunklen Wärmestrahlen am durchlässigsten ist, der Bergkrystall für die chemischen und das Flintglas für die Strahlen mittlerer Brechbarkeit, so ergibt sich aus den Untersuchungen von Guillemin, dass ein Maximum für die Flexion der Pflanzentheile im Ultraviolett (zwischen *H* und *J*) und ein zweites im Ultraroth und der benachbarten Region liegt. Ersteres ist fixirter als letzteres, welches je nach dem Stande der Sonne und der Reinheit des Lichtes variirt und bis *E*, ja bis *Eb* reichen kann. Je tiefer der Stand der Sonne und je mehr die Luft durch Wasserbläschen getrübt ist, desto mehr rückt das zweite Maximum in die brechbare Region vor. Monochromatisches, polarisirtes Licht wirkt bei heliotropischen Krümmungen so wie gemeines.

Der Verfasser erklärt, warum Dutrochet eine stärkere heliotropische Wirkung im Violett als Ultraviolett beobachtet, da nämlich Dutrochet vor das Prisma Linsen stellte, so wurde das Violett mehr als das Ultraviolett geschwächt. Gegen Gardner aber bemerkt er, dass er das Centrum der lateralen Flexion mit der Maximumwirkung verwechselte und desshalb das Maximum ins Indigo verlegte. Endlich wendet sich Guillemin auch gegen Payer (vgl. oben p. 13 u. 14) und erklärt seine Angabe, dass blos im Blau, Indigo und Violett Heliotropismus stattfinde, für irrthümlich, indem er ausdrücklich hervorhebt, dass er unter Anwendungen von Combinationen gefärbter Gläser im durchgelassenen monochromatischen Roth, Orange, Gelb und Grün stets heliotropische Krümmungen beobachtete.

Auch Guillemin behauptet die Existenz einer sogenannten lateralen Flexion. Wie der Entdecker dieser Erscheinung, Gardner, zuerst angab und Dutrochet bestätigte, findet auch er, dass das Centrum dieser lateralen Flexion im Indigo liege. Es erstreckt sich die Wirksamkeit des Lichtes bei Hervorrufung dieser Erscheinung über beide Grenzen des sichtbaren Spectrums hinaus.

Diese laterale Flexion scheint nicht immer aufzutreten; wenigstens lässt dies eine Stelle der Abhandlung, an welcher es heisst, dass oft trotz der Schirme die Erscheinung zu beobachten ist,[1] schliessen.

Guillemin hat im Ganzen 25 Versuche ausgeführt. Da der Verfasser das Gegentheil nicht hervorhebt, so ist anzunehmen, dass er keinerlei widersprechende Resultate erhielt.

In seiner bekannten Untersuchung über die durch die Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzentheilen hat Hofmeister[2] gelegentlich auch einige auf Heliotropismus bezugnehmende Beobachtungen mitgetheilt. Er bestätigt die von Dutrochet gemachte Entdeckung, dass die Stengel von Epheu sich vom Lichte abwenden, und bemerkt hinzu, dass die Sprossenden dieser Pflanzen nur in so geringem Grade das Streben zur Aufrichtung besitzen, „so dass bei Einwirkung nur irgend intensiven Lichtes die Sprossen sich horizontal vom einfallenden Lichte wegwenden.“ Hingegen bestreitet er, dass die Herabbiegung der Zweige bei der Hängeesche, wie dies Dutrochet behauptete, durch das Licht zu Stande komme. Er findet, dass die am Endtheil des Zweiges stehenden Blätter den Spross durch ihr Gewicht nach abwärts ziehen. Seine Versuche lehren, dass die am Zweigende wirkende Last auf das Zustandekommen der Erscheinung einen Einfluss ausübt, ob aber hier nicht das Licht begünstigend eingreift oder nicht auch selbstständiges stärkeres Wachsthum an der Oberseite hierbei im Spiele ist, wurde von ihm nicht geprüft.

Von neuen, die Verbreitung des Heliotropismus betreffenden Beobachtungen enthält Hofmeister's Arbeit die Auffindung, dass die Wurzeln der *Cordyline vivipara* (*Hartwegia comosa* Nees.) unter Wasser gezogen, in auffallenderer Weise das Licht fliehen, als die Wurzeln der Cruciferen; ferner erklärt er die hakenförmige Krümmung der Sprossenenden von *Vitis* und *Ampelopsis* als durch Licht und Schwerkraft hervorgebracht. Er sagt[3] hierüber ausdrücklich: „dass diese Beugung vorwiegend durch das Licht und nur beiher durch die

---

[1] L. c. p. 172.

[2] Berichte der kön. sächs. Gesellschaft d. Wissenschaften, 1860, p. 175—213.

[3] L. c. p. 209.

Digitized by Google

Schwerkraft hervorgerufen wird — ..... dies zeigt das Verhalten dieser Sprossenenden in vollkommener Dunkelheit; sie gleichen die Krümmung binnen 2—20 Stunden mehr oder weniger aus, oft bis zur völligen Aufrichtung. Dem Lichte ausgesetzt krümmen sie sich dann auf's neue." Diese Stelle in Hofmeister's Arbeit scheint nicht recht beachtet worden zu sein; denn es werden die genannten Krümmungen stets als spontane angesehen, ohne dass dabei die Beobachtung Hofmeister's eine Widerlegung fände. Falls Hofmeister's Beobachtung richtig ist, was weiter unten entschieden werden wird, so läge hier ein neuer Fall von negativem Heliotropismus vor.

Eine die Mechanik des Heliotropismus betreffende Stelle der Abhandlung stützt sich auf die Beobachtung, dass gerade, an den Enden mit Wachs befestigte Stücke von Stielen alter Blätter des Epheu und von *Tropaeolum majus* sich dem einfallenden Lichte in feuchtem Raume (schwach) zukrümmen. Er zieht aus dieser Beobachtung den Schluss, dass die heliotropischen Krümmungen auf durch Lichteinfluss bewirkte Veränderungen der Dehnbarkeit und Elasticität der dem Lichte zu-, beziehungsweise abgewendeten Gewebspartien beruhen. Ob an der Licht-, beziehungsweise Schattenseite der heliotropischen Organe eine Differenz im Längenwachsthum herrsche, welche als Ursache der Krümmung wirke, wie De Candolle zuerst angab, hat Hofmeister gar nicht in Betracht gezogen, wohl aber betont er, dass die Voraussetzung, als bewirke das Licht bei positiv heliotropischen Organen eine Contraction an der unmittelbar beleuchteten Stelle, eine irrthümliche sei. Hofmeister's Beobachtungen lassen die Unrichtigkeit dieser Voraussetzung allerdings annehmen; allein beweisend hierfür ist die leicht zu constatirende Thatsache, dass die heliotropischen Krümmungen stets mit einer Längenzunahme des betreffenden Organes verbunden sind.

Hofmeister ist auch der Erste, welcher die Ausdrücke positiver und negativer Heliotropismus, deren ich mich bisher schon, freilich ohne historische Berechtigung, aber aus Gründen der Zweckmässigkeit bediente, in die Wissenschaft einführte.[1] Die Zusammenfassung beider Erscheinungen unter einen gemeinsamen Begriff, die man selbst bei De Candolle noch vermisst, war allerdings schon durch Payer und Dutrochet angebahnt worden.

Sachs, welcher, wie allerseits anerkannt wird, zur Wiederbelebung der experimentellen Forschung auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie wesentlich beitrug, und fast auf allen Gebieten der letzteren sich bewegte, hat sich auch mehrfach mit dem Heliotropismus beschäftigt. Im Jahre 1864 veröffentlichte er eine Arbeit[2] über die Beziehung des Lichtes zur Pflanze, in welcher er nach einer kurzen historischen Übersicht auch einige unsere Frage betreffende Beobachtungen mittheilt.

Er arbeitete nicht mit Spectrallicht, sondern liess das Licht zu den auf Heliotropismus zu prüfenden Pflanzen durch absorbirende Medien hindurch, welche in der angewendeten Schichtendicke bei der im Versuche herrschenden Lichtintensität spectroskopisch geprüft wurden. Als absorbirende Medien benützte Sachs zwei schon mehrfach für ähnliche Zwecke benützte Flüssigkeiten, nämlich Kupferoxydammoniak (schwefelsaures Kupferoxydammoniak), welches Daubeny,[3] und saures chromsaures Kali, welches, so viel mir bekannt, zuerst Gardner für pflanzenphysiologische Zwecke benützte. Die angewendete Flüssigkeit befand sich zwischen den parallelen Wänden cylindrischer von oben abgeblendeter Glasgefässe (später verwendete er für diesen Zweck die sogenannten doppelwandigen Glasglocken) und Cuvetten mit planparallelen Glaswänden. Die orange Flüssigkeit (Kalibichromat) liess Roth, Orange, Gelb und den benachbarten Theil von Grün durch; die blaue Flüssigkeit (Kupferoxydammoniak) den Rest des sichtbaren Spectrums, also Grün bis Violett. Als Versuchspflänzchen dienten etiolirte Keimlinge von *Carthamus tinctorius* und *Sinapis alba*. Er fand eine gewisse Proportionalität zwischen der photographischen Wirkung des verwendeten Lichtes und den heliotropischen Effecten. Denn hinter der Lösung des doppeltchromsauren Kali war die photographische Wirkung auf Chlorsilberpapier eine äusserst schwache, und die Stengel der Keimpflanze zeigten keinerlei Krümmung

[1] Vgl. l. c. p. 184.
[2] Wirkung farbigen Lichtes auf Pflanzen. Bot. Zeit. 1864, p. 353 ffd.
[3] Philosoph. Transact. 1836, I, p. 146.

Digitized by Google

zum Lichte, sondern standen aufrecht wie im Finstern, während hinter Kupferoxydammoniak das photographische Papier geschwärzt würde und innerhalb einiger Stunden die Keimstengel sich in Bogen von 60—80° gegen die Lichtquelle hin krümmten.[1]

Diese Versuche haben zweifellos schon desshalb Werth, weil selbe auch im diffusen Lichte gelingen, also täglich angestellt werden können, während zu den Experimenten mit dem objectiven Spectrum directes Sonnenlicht erforderlich ist; namentlich als Demonstrationsversuche sind sie gegenwärtig ganz unentbehrlich. Allein Sachs hat aus diesen paar, jedenfalls sehr unvollkommenen Versuchen zu viel abgeleitet, wenn er ohne weitere Ausdehnung der Versuche und ohne Wiederholung der Versuche von Dutrochet und Pouillet, namentlich aber der in methodischer Beziehung viel vollkommeneren Experimente Guillemin's den Satz ausspricht, dass durch den schwächer brechbaren Theil des Sonnenspectrums keine heliotropischen Krümmungen veranlasst werden, und überhaupt in diesem Lichte das Wachsthum der Internodien sich so, als stünden sie im Finstern, verhält, und dass nur die stärker brechenden Strahlen Heliotropismus und Hemmung des Längenwachsthums der Stengel bedingen.[2]

Weitere den Heliotropismus betreffende Beobachtungen hat Sachs in seiner Experimentalphysiologie[3] mitgetheilt: die Blätter von *Tropaeolum majus* sind positiv, die Internodien anfänglich positiv, später, wenn sie durch die Thätigkeit des Cambinus dicker geworden, negativ heliotropisch.[4] Die Wurzeln von in Gläsern cultivirter *Lemna* sind positiv heliotropisch, desgleichen bei sehr intensivem Lichte die Wurzeln von *Phaseolus*, *Zea Mais*, *Cucurbita*, *Juglans regia*, *Pistia stratiotes*, *Myosotis*, *Callitriche*, *Beta vulgaris*, *Cannabis sativa* und *Quercus*.

Der Zeit nach sind an dieser Stelle die Beobachtungen über Heliotropismus einzufügen, welche Ch. Darwin in seiner berühmten Schrift über Kletterpflanzen niedergelegt hat.[5] Darwin zieht Beobachtungen über Bewegung von Kletterpflanzen zum Lichte hin, oder in entgegengesetzter Richtung nur in so weit in den Kreis seiner Untersuchungen, als diese Orientirung zum Lichte biologisch mit der Function des Kletterns zusammenhängt. Darwin fand die Ranken von *Bignonia capreolata* und *Smilax aspera* in geringem Grade negativ heliotropisch. An Wurzelklettern, z. B. Epheu, ferner an *Ficus repens* und *barbatus* konnte kein negativer Heliotropismus constatirt werden. Die (spontanen) revolutiven Bewegungen der Ranken werden durch das Licht beeinflusst. So wurde bei den Ranken von *Ipomoea jucunda* und *Lonicera brachypoda* constatirt, dass der Weg zum Lichte hin in kürzerer Zeit als der vom Lichte weg zurückgelegt wird.

Bald hierauf hat Hofmeister[6] ein reiches auf Heliotropismus bezugnehmendes Beobachtungsmateriale veröffentlicht, und zudem die Mechanik der einschlägigen Erscheinungen von einer neuen Seite aufgefasst.

Von grosser Wichtigkeit ist seine Entdeckung des positiven Heliotropismus von nur aus einer Zellenreihe bestehenden Organen, z. B. der Stengel von *Nitella*. Er hat hieraus sofort den Satz abgeleitet, dass die Ursachen der heliotropischen Krümmungen nicht, wie Dutrochet annahm, vom Zellinhalte ausgehen, sondern in Veränderungen der Membran begründet sind. Freilich ist hiermit blos ein Fingerzeig für die Erklärung der heliotropischen Erscheinungen vielzelliger Organe gegeben, und aus den Beobachtungen an derartigen Organen lässt sich direct ein Schluss auf alle Formen des Heliotropismus noch nicht ziehen.

Nicht minder wichtig sind Hofmeister's Angaben über den Heliotropismus der Pilze und Moose, über welchen bis dahin fast noch gar keine Beobachtungen vorlagen.[7] Er fand, dass der einzellige Fruchtträger

---

[1] L. c. p. 362. Auch mit *Linum grandiflorum*, *usitatissimum*, *Brassica oleracea* und *Helianthus annuus* stellte Sachs heliotropische Versuche an, welche ein ähnliches Ergebniss lieferten.

[2] Vgl. auch Sachs' Lehrb. d. Botanik, 3. Aufl. (1873), p. 647.

[3] Leipzig 1865, p. 40—42.

[4] Nicht aber das hypocotyle Glied von *Tropaeolum*, wie Frank (Richtung von Pflanzentheilen, p. 3) irrthümlich angibt.

[5] Journal of the Linnean Society, IX, 1865. Diese Abhandlung erschien bekanntlich später mit Erweiterungen unter dem Titel: Climbing plants. London 1874 selbständig. Deutsche Übersetzung des Werkes von Carus. Stuttgart 1876.

[6] Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig, 1867, p. 288—299.

[7] Dass die Moose theils das Licht aufsuchen (oberer Theil des Fruchtstieles von *Bryum*, *Hypnum*, Blätter von *Dicranum* etc.), theils fliehen (Zweigspitzen von *Hypnum*, Blätter von Fissidenten, Fruchtstiele von *Barbula* etc.), hatte früher

Digitized by Google

von *Pilobolus*, aufrechte einreihige Hyphen von Schimmelpilzen und Stiele des Hutpilzes *Coprinus niveus* positiv heliotropisch sind, und vermuthet, dass das Anschmiegen der *Erisiphe*-Fäden an ihre Unterlage, ferner das Eindringen der Keimschläuche von Uredineen, Ustilagineen und Peronosporeen etc. in Zellen oder Spaltöffnungen der Nährpflanzen auf negativem Heliotropismus beruhe oder durch denselben vermittelt werde. Ferner beobachtete er, dass manche beblätterte Jungermannien (*Frullania dilatata* und *Radula complanata*) ausgezeichneten und viele Laubmoose (Blätter und Stengel von *Hypnum*) deulichen negativen Heliotropismus zeigen.

Das Anschmiegen der Farnprothallien an die Unterlage führt Hofmeister auf negativen Heliotropismus zurück, und ist der Ansicht, dass bei dieser Form des Heliotropismus die Organe erst durch das Licht zum Heliotropismus prädisponirt werden; hingegen der (meist negative, seltener z. B. bei Epheu positive) Heliotropismus der Blätter allerdings durch das Licht hervorgerufen werde, sein Zustandekommen aber auf erblich festgehaltenen Organisationseigenthümlichkeiten beruhe.

Ferner gibt Hofmeister an, dass bei gewissen Organen (junge Prothallien von Polypodiaceen) eine bestimmte Gewebspartie heliotropisch krümmungsfähig ist; bei stärkerer Lichtwirkung wird diese „Kante" negativ, bei schwacher positiv heliotropisch. Junge Internodien von *Hedera Helix* sind positiv, ältere erst negativ heliotropisch.

In Bezug auf den Zusammenhang zwischen Brechbarkeit des Lichtes und Heliotropismus führt Hofmeister folgende eigene Beobachtungen an. Er fand bei Wiederholung der Sachs'schen Versuche, dass hinter einer Lösung von doppeltchromsaurem Kali, welche blos Roth, Orange, Gelb und einen Theil von Grün durchliess, welches Licht salpetersaures Silberoxyd nicht mehr reducirt, wohl die Keimstengeln von *Lepidium sativum*, *Sinapis alba* und *Lupinus albus* aufrecht bleiben, aber die unter gleichen Verhältnissen befindlichen Keimlinge von *Erysimum Perofskianum* sich energisch gegen das Licht krümmen. Dunkle Wärme habe auf den Heliotropismus keinen Einfluss. Die hierauf bezugnehmenden Versuche sind nicht beschrieben.

Hofmeister erklärt hier den positiven Heliotropismus wesentlich in derselben Weise wie De Candolle,[1] nämlich durch beschleunigtes Wachsthum der Schattenseite, deren Gewebe sich gewissermassen im Etiolement befinden; nur gibt er als nähere Ursache der Krümmung zum Lichte die durch das ungleiche Wachsthum hervorgerufene Gewebespannung an.

Schon Dutrochet hat darauf aufmerksam gemacht, dass im Wasser wachsende Wurzeln sich entweder ihrer ganzen Länge nach dem Lichte zu- oder von demselben abwenden; oder die heliotropische Krümmung blos den jüngsten Theil der Wurzel (Beugungsstelle unweit dem hinteren Ende der Wurzelhaube) beherrscht. Nach Versuchen von Wolkoff[2] soll nun jener Fall von negativem Heliotropismus, bei welchem die ganze Wurzel sich vom Lichte wegkrümmt (z. B. bei *Hartwegia comosa*) nichts als eine besondere Form des positiven Heliotropismus sein. Bei einseitiger Beleuchtung wird die Hinterseite angeblich in Folge Lichtbrechung stärker beleuchtet, als die Vorderseite, und dem entsprechend wird das Wachsthum an der von der Lichtquelle abgewendeten Seite im Wachsthum retardirt. Hofmeister hat selbst eine, dieser Hypothese widersprechende Beobachtung mitgetheilt: es sind nämlich die Blüthenstiele von *Linaria Cymbalaria* positiv, später (als Fruchtstiele) negativ heliotropisch, ohne dass ein merklicher Unterschied in der Diaphanität der Gewebe dabei einträte. Die Unhaltbarkeit dieser Hypothese wird im experimentellen Theile dargelegt werden.

Auf mehrere Einzelheiten der Hofmeister'schen Beobachtungen komme ich weiter unten noch zurück.

Schon im Jahre 1868 hat Frank[3] einige Beobachtungen über Heliotropismus bekannt gemacht. Er fand, dass die ausläuferartigen, kriechenden Stengel der *Lysimachia Nummularia*, die Stengelspitze von *Saxifraga*

---

schon Wichura gefunden (Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot. II [1860], p. 103 ffd.). Sonderbarer Weise wird dieser Auffindungen in Hofmeister's Werk nicht gedacht, und auch sonst sind seine diesbezüglichen Beobachtungen übersehen worden.

[1] Vgl. Hofmeister l. c. p. 290, Anmerkung.

[2] S. Hofmeister l. c. p. 293.

[3] Beiträge zur Pflanzenphysiologie, p. 49 ffd.

Digitized by Google

longifolia und die geneigten Enden der Stengel von *Solidago villosa* vor der Blüthe negativ heliotropisch sind. Einige Jahre später hat er eine umfangreiche Arbeit veröffentlicht,[1] welche zum grossen Theile den Einfluss des Lichtes auf die Richtungsverhältnisse der Pflanzentheile behandelt. Es wird hier der Versuch gemacht, eine neue Form des Heliotropismus darzulegen, den Transversalheliotropismus, der darin bestehen soll, dass die Pflanzentheile (Blätter oder Stengel) das Bestreben zeigen, sich möglichst senkrecht auf die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen zu stellen. Es wird dies zunächst an den Sprossen von *Polygonum aviculare* erläutert.[2] Diese Sprosse wachsen aufrecht, wenn sie im Dunkeln vegetiren, aber horizontal, wenn sie dem Lichte ausgesetzt sind. Man möchte hier, wie bei den niederliegenden Stengeln von *Lysimachia Nummularia* negativen Heliotropismus annehmen. Allein nach Frank sind beide Fälle strenge auseinanderzuhalten: während nämlich die Letztgenannte auf abschüssigem Terrain durch Licht gezwungen wird, nach abwärts zu wachsen, geht bei *Polygonum aviculare* die Wirkung des Lichtes nur so weit, dass die Stengel horizontal gestellt werden; sie wachsen horizontal weiter und erst, wenn sie sehr stark an Länge zugenommen haben, neigen sie sich in Folge ihrer Schwere nach abwärts. Die Wurzelblätter der meisten Pflanzen (z. B. von *Plantago major, lanceolata, Capsella bursa pastoris, Primula elatior* etc.) sind anfänglich negativ geotropisch und kommen in Folge dessen vertical aus dem Boden hervor; künstlich verfinstert bleiben sie in dieser Richtung, und erst im Lichte stellen sie sich transversal zum Lichte.[3] Das Licht richtet die Blätter nach Frank häufig schief gegen den Horizont, aber in einer Ebene, welche senkrecht auf die Richtung des stärksten einfallenden Lichtes steht; eine sowohl bei Laubbäumen als Nadelhölzern häufige Erscheinung, die auch schon früher bekannt war und als eine gemeine heliotropische Erscheinung bezeichnet,[4] von Frank aber ebenfalls als eine Form des Transversalheliotropismus aufgefasst wurde. Bei dieser angeblich durch den Transversalheliotropismus hervorgerufenen Blattlage haben die vorderen (dem Lichte zugewendeten) Blätter im Vergleiche zu den hinteren entgegengesetzte Krümmung, während die seitlichen ein intermediäres Verhalten darbieten. Die vorderen Blätter sind (gegen die Axe hin) convex, die hinteren concav,[5] die seitlichen sind, je nachdem sie rechts oder links stehen, rechts- oder links umgewendet, wodurch alle sich einer Ebene, welche auf den einfallenden Lichtstrahlen senkrecht steht, mehr oder minder nähern. „Diese Erscheinungen entkleiden sich aber ihres wunderbaren Anstriches, wenn man den wachsenden Zellhäuten eine Eigenschaft substituirt, welche denen aller nur mit gemeinen Geotropismus und Heliotropismus ausgerüsteten Organen durchaus abgeht....[6] Es wird angenommen, dass den Zellen transversalheliotropischer Organe eine Polarität zukomme, der zufolge die Durchleuchtungsrichtung bestimmend auf den Wachsthumsprocess einwirke, so zwar, dass jeder Lichtstrahl, welcher solche Zellmembranen in der Richtung des Organes von der Basis zur Spitze durchdringt, eine von der Vorderseite nach der Hinterseite fortschreitende Abnahme des Längenwachsthums hervorruft, hingegen ein Lichtstrahl, welcher in umgekehrter Richtung die Membranen durcheilt, einen gerade umgekehrten Erfolg nach sich zieht.

Die Lehre vom Transversalheliotropismus (und dem hier nicht weiter zu betrachtenden gleichfalls von Frank aufgestellten Transversalgeotropismus) hat in Hugo de Vries[7] einen energischen Gegner gefunden. Der genannte Forscher hat vor allem das Verdienst, auf eine Reihe von Erscheinungen ungleichen Wachsthums, welche an der Ober- und Unterseite nicht aufrechter Organe (Blätter und Stengel) unabhängig von Licht oder Schwerkraft zu Stande kommen, aufmerksam gemacht zu haben, also auf Krümmungserscheinungen, die für

---

[1] Die natürliche wagrechte Richtung von Pflanzentheilen und ihre Abhängigkeit vom Lichte und von der Gravitation. Leipzig 1870.

[2] L. c. p. 18.

[3] L. c. p. 46.

[4] Wiesner, Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere auf Grössen- und Formverhältnisse der Blätter. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Bd. 58 (1868). Sep.-Abdr. p. 15—16.

[5] Oder eben, oder relativ weniger convex als die vorderen Blätter W.

[6] Frank l. c. p. 80.

[7] Über einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzentheile in Sachs' Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg 1871, p. 223.

Digitized by Google

heliotropische oder geotropische zu erklären, man bei ungenauer Beobachtung leicht geneigt sein könnte. Diese Erscheinungen, welche wenigstens anscheinend spontan zu Stande kommen, stimmen offenbar mit der sogenannten spontanen Nutation (Sachs) überein; de Vries hat aber für sie die an ganz andere Erscheinungen bereits vergebenen Ausdrücke Hyponastie und Epinastie, später, um sie von den letzteren zu unterscheiden, die besseren Namen: longitudinale Hyponastie (bez. long. Epin.) vorgeschlagen, Ausdrücke, die ziemlich allgemeinen Eingang gefunden haben. Diese Formen des gewissermassen in der Organisation der Stengel und Blätter begründeten ungleichen Wachsthums an Ober- und Unterseite ist von Frank übersehen worden. De Vries zeigte ferner, dass die von Frank als transversalheliotropisch angesehenen Krümmungen auf Epinastie oder häufig einfach auf gewöhnlichen Heliotropismus zurückzuführen sind, wie ja auch schon von vornherein wahrscheinlich war. So unterscheidet sich z. B. der oben genannte Fall von Heliotropismus des *Polygonum aviculare* von dem, welchen *Lysimachia Nummularia* zeigt, gar nicht: in beiden Fällen findet negativer Heliotropismus statt. Der Unterschied ist ein unwesentlicher, und liegt nur in ungleicher Biegungsfähigkeit der Stengel dieser beiden Pflanzen. In manchen Fällen von Transversalheliotropismus und Transversalgeotropismus wirken nach de Vries Torsionen mit, welche in Belastungsverhältnissen der Zweige ihren Grund haben, so z. B. bei schiefen Sprossen mit decussirter Blattstellung, bei welchen die vierzeilig angeordnete Laubmasse in eine Ebene gedrängt wird. Dem oben angeführten Versuch mit den Wurzelblättern von *Plantago, Capsella* etc. spricht de Vries jede Beweiskraft ab, und hält durch dieselben nicht einmal den negativen Heliotropismus dieser Blätter für bewiesen, ein Punkt, auf welchen ich im experimentellen Theile dieser Abhandlung noch zurückkomme. Im Übrigen muss in Betreff der Widerlegung des Transversalheliotropismus auf das Original verwiesen werden.[1]

Was nun speciell die heliotropischen Erscheinungen an bilateralsymmetrischen Pflanzentheilen anlangt, so hat de Vries ausser den schon genannten Beobachtungen noch folgende wichtigere gemacht. Versuche mit abgeschnittenen aber noch wachsthumfähigen Blattstielen und Blattrippen im hellen, diffusen Lichte lehrten, dass dieselben, ob sie mit der natürlichen Vorder- oder Hinterseite dem Lichte zugekehrt wurden, entweder gar nicht oder so schwach positiv (niemals negativ) heliotropisch sind, dass dadurch die Epinastie wohl verringert aber niemals überwunden wird. Auch die Seiten der Blattstiele (*Rhus typhina, Ailanthus glandulosa* etc.) und Mittelrippen (*Rubus odoratus* etc.) erwiesen sich als schwach positiv heliotropisch. Auch bei Anwendung von Sonnenlicht wurden keine anderen Resultate erhalten. An schiefen oder horizontalen epinastischen Sprossen ist in der Regel gar kein Heliotropismus, selten ein schwacher positiver Heliotropismus wahrzunehmen. Nur im directen Sonnenlichte findet hier in einzelnen Fällen (*Lysimachia, Fragaria*) negativer Heliotropismus statt. Hyponastische Sprosse wurden auf Heliotropismus nicht untersucht.

Eine sehr ausführliche Arbeit „Über die Krümmung der Pflanzen gegen das Sonnenlicht" hat N. J. C. Müller[2] im Jahre 1872 veröffentlicht.

Müller sucht zunächst einen mit allen früheren Beobachtungen[3] nicht in Einklang zu bringenden Satz zu begründen, dass jeder heliotropisch krümmungsfähige Pflanzentheil, je nach der Lichtintensität, welche ihn trifft, negativen oder positiven Heliotropismus zeigt; bei einer gewissen mittleren Intensität soll der betreffende Pflanzentheil sich dem Lichte gegenüber indifferent verhalten.[4] Er stützt sich hiebei auf drei Beobachtungen. Erstens auf Kressekeimlinge, welche angeblich bei einseitiger Beleuchtung am Gipfel des Stengels negativen, darunter positiven Heliotropismus zeigen; zweitens auf die Internodien des Epheu, welche bei schwacher

---

[1] Auch auf die Polemik zwischen Frank und de Vries über diese Frage (S. Bot. Zeit. 1873 und Flora 1873) sei hier nur kurz hingewiesen.

[2] Botan. Unters., Leipzig 1877, Bd. I, 57—82. Das diese Abhandlung enthaltende Heft des Buches erschien bereits im Jahre 1872. (Vgl. Bot. Zeit. 1872, p. 448.)

[3] Abgesehen von dem oben (p. 22) genannten noch zweifelhaften Verhalten der Poypodiaceen-Prothallien; ferner einzelne sich widersprechende Angaben über den Heliotropismus der Wurzeln (z. B. von *Lepidium sativum, Hartwegia comosa*) abgerechnet, denen zufolge möglicherweise ein und dasselbe Organ unter Umständen positiv unter anderen neutral oder negativ sein könnte. Diese Angaben beruhen aber auf unvollständigen Beobachtungen.

[4] L. c. p. 59.

Digitized by Google

Beleuchtung positiv, bei intensiver negativ heliotropisch werden; endlich drittens auf die Wurzeln von Lilien und Hyacinthen, die sich ähnlich so verhalten sollen. Die an der Kresse angestellte Beobachtung ist insoferne irrthümlich, als das Ende des hypocotylen Stengelgliedes auch im Finstern nutirt, und es so bei positiver Beugung des darunter liegenden Stengelgliedes nur den Anschein hat, als zeigte der Gipfel die negative Beugung; wäre diese Krümmung aber eine negativ heliotropische, was Müller indess nicht bewiesen hat, so würde daraus nur zu entnehmen sein, dass die Theile des Keimstengels je nach ihrem Alter negativen oder positiven Heliotropismus darbieten. Die auf den Epheu bezugnehmende Angabe ist von Müller unrichtig dargestellt worden. Denn allerdings werden — angeblich — die positiven Krümmungen an den Internodien durch schwaches, die negativen durch intensives Licht hervorgerufen; allein wie Hofmeister aussagte, sind es nur die ganz jungen[1] Internodien, welche positiven Heliotropismus zeigen, während der negative erst an nahezu völlig herangewachsenen sich kundgeben könne. Die Wurzeln der Hyacinthen-Zwiebeln sollen im intensiven Lichte negativ, im schwachen positiv heliotropisch sein. Allein die mit nahe verwandten Objecten (Wurzeln der *Allium*-Zwiebeln) angestellten Beobachtungen haben das übereinstimmende Resultat geliefert, dass dieselben positiv heliotropisch sind; und Sachs,[2] welcher Durand's übrigens auch schon von Dutrochet geprüfte Beobachtungen wiederholte, sagt ausdrücklich, dass die Wurzeln von *Allium Cepa* nur dem Sonnenlichte sich concav zukrümmen.[3] Es ist sonach höchst unwahrscheinlich, dass die Wurzeln der Hyacinthen-Zwiebeln ein anderes Verhalten zeigen sollten, wenngleich möglich. Meine unten folgenden Beobachtungen vermochten indess Müller's Angaben auch nicht zu bestätigen. Der obige Satz Müller's entbehrt sonach der thatsächlichen Begründung.

Müller's Versuche über die Lichtbeugung der Pflanzentheile im objectiven Spectrum haben Resultate ergeben, welche von denen aller seiner Vorgänger fast durchgängig verschieden sind. Er erhielt in einem Falle, in welchem Kressekeimlinge verwendet wurden, das Maximum der heliotropischen Krümmung in *F*; in einem andern Falle, wo er Keimpflänzchen von *Sinapis alba* benützte, zwischen *D* und *E*. Der Unterschied sei auf die verschiedene mechanische Intensität des Lichtes zurückzuführen, welche allerdings selbst für eine und dieselbe Lichtfarbe variirt. An hintereinander im objectiven Spectrum aufgestellten Reihen von Kressekeimlingen wirken in den ersten, d. i. der Lichtquelle zunächststehenden Reihen die violetten und blauen Strahlen, in den folgenden verschwindet die Wirkung dieser Lichtfarbe immer mehr und mehr und tritt die der grünen und gelben Strahlen hervor; in den weiteren verschwindet die Wirkung dieser letzten und es stellt sich im noch schwächer brechbaren Lichte die stärkste heliotropische Wirkung ein, so zwar, dass das Maximum der heliotropischen Wirkung sich desto mehr dem rothen Ende des Spectrums nähert — und endlich über dieses hinaus in's Ultraroth eintritt — je weiter die Pflanzen von der Lichtquelle entfernt sind. Nach Müller's auf diese Beobachtungen gegründeter Anschauung wirkt jeder Strahl nach Massgabe seiner mechanischen Intensität; die stark brechbaren Strahlen werden in Folge ihrer geringen mechanischen Intensität im Innern der Pflanzentheile rasch absorbirt und können auf die Schattenseite nicht mehr wirken; sie vollziehen mithin die heliotropischen Krümmungen nur so lange, als die mechanische Intensität, mit welcher sie auf die Lichtseite der Organe treffen, zur Hemmung des Wachsthums ausreicht. Die schwach brechbaren Strahlen durchstrahlen in Folge ihrer hohen mechanischen Intensität die Pflanzentheile viel leichter, sie wirken bei starkem Lichte auf die Vorderseite der Organe fast so stark wie auf die Rückseite und können deshalb erst einen heliotropischen Effect hervorbringen, wenn sie selbst schon so schwach geworden sind, dass ihre Absorption innerhalb des krümmungsfähigen Pflanzentheiles erfolgt. Die experimentellen Grundlagen dieser Theorie sind bis jetzt von anderen Forschern nicht geprüft worden.

---

[1] Hofmeister L. c. p. 293.

[2] Experimentalphysiologie, p. 41.

[3] Bei Hofmeister (Pflanzenzelle, p. 292) heisst es, dass Durand an Wurzeln von *Allium Cepa* negativen Heliotropismus beobachtet hätte; dies ist unrichtig; Durand constatirte hier positiven Heliotropismus. Indess fügt Hofmeister hinzu, dass die Wurzeln der Zwiebel zuverlässlich positiv seien.

Digitized by Google

Den positiven Heliotropismus erklärt Müller im Sinne De Candolle's, nämlich durch verstärktes Wachsthum an der (etiolirenden) Schattenseite des Organes bewirkt; der negative Heliotropismus ist hingegen nach Müller's Ansicht „eine Folge der von dem Lichte nach der Schattenseite abnehmenden Assimilation oder Disgregation der grössten Masse". Der experimentelle Beweis hiefür ist aber von ihm nicht erbracht worden. Dies ist um so bedauerlicher, als die theoretischen Gründe, welche er als Stütze dieser seiner Behauptung und zur Begründung der Anschauung beibringt, dass einseitige Beleuchtung, je nach der Intensität des Lichtes, zu positiver oder negativer Beugung führen muss, weder zwingender Art sind, noch im völligen Einklang mit unseren Kenntnissen über Bau und Function der Pflanzen sich befinden.

Frank hat im Jahre 1872 eine Arbeit: „Über die Lage und die Richtung schwimmender und submerser Pflanzentheile"[1] veröffentlicht, worin gezeigt wird, dass die Blätter von *Hydrocharis morsus ranae* entweder gar nicht oder nur in sehr geringem Grade heliotropisch sind und ihre horizontale Ausbreitung auf der Wasserfläche vom Lichte unabhängig vor sich geht. Hingegen erfolgt nach Frank die Horizontalstellung der an der Oberfläche des Wassers schwimmenden Blätter von *Trapa natans* unter Mitwirkung des Lichtes. Wie die Wurzelblätter der Landpflanzen, stehen auch diese Blätter nur im Lichte horizontal; im Finstern zur Entwicklung gekommen, stellen sie sich negativ geotropisch, also aufrecht. Der Autor glaubt auch hierin einen Fall von Transversalheliotropismus zu erblicken.

Sachs hat in der dritten[2] und vierten[3] Auflage seines Lehrbuches der Botanik, namentlich in dem Capitel: „Wirkungen des Lichtes auf das Längenwachsthum", eine eingehende Darstellung der heliotropischen Erscheinungen gegeben, und nicht nur mehrere hierauf bezügliche Erklärungsversuche kritisch besprochen, sondern auch einige der experimentellen Prüfung werthe Ideen über das Zustandekommen der heliotropischen Phänome geäussert.

Sachs hält auch hier seine Behauptung, dass nur die Strahlen hoher Brechbarkeit, die blauen, violetten und ultravioletten die heliotropischen Krümmungen bewirken, aufrecht.[4] Er gibt an, dass die negative Krümmung herangewachsener Internodien des Epheu sich nur im stark brechbaren Lichte vollziehe. Demnach wären dieselben Strahlen, welche die positive heliotropische Beugung bewirken, auch hier beim Hervorbringen des negativen Heliotropismus thätig, und damit wäre auch dargethan, dass bei der Wegbeugung der Epheustengel vom Lichte Assimilation nicht im Spiele ist, wie N. J. C. Müller (und nach Sachs) auch Wolkoff annehmen.

Die sehr naheliegende Annahme, dass der negative Heliotropismus ebenso wie der positive auf ungleichem Längenwachsthum beruhe, dass aber bei ersterem die Lichtseite stärker wächst als die Dunkelseite, will Sachs noch nicht für begründet ansehen, und zwar mit Rücksicht auf die Beobachtungen von Schmitz (s. oben), denen zufolge die Rhizomorphen wohl negativ heliotropisch sind, aber gleich positiv heliotropischen Organen im Finstern stärker wachsen als im Lichte.

Der von Wolkoff aufgestellten Theorie, nach welcher der negative Heliotropismus in vielen Fällen, z. B. bei den Luftwurzeln von *Hartwegia comosa*, nur ein specieller Fall des positiven wäre, indem in Folge der Lichtbrechungsverhältnisse dieser Organe die Hinterseite stärker beleuchtet wird als die Vorderseite, und an ersterer oder doch ihr genähert „Brennstreifen" entstehen, stellt Sachs die Beobachtung entgegen, dass positiv heliotropische Wurzeln, z. B. die von *Vicia Faba*, ein ähnliches optisches Verhalten darbieten, und stellt hiedurch die Richtigkeit der Wolkoff'schen Theorie in Frage.

Die Blätter, zumal die der Monocotylen, hält Sachs für positiv heliotropisch, und führt die merkwürdige Beobachtung an, dass an den Blättern der *Fritillaria imperialis* die Krümmungsebene mit der Ausbreitungsfläche des Blattes zusammenfallen kann, so zwar, dass der vom Lichte abgewandte Rand des Blattes convex,

---

[1] Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. I, p. 31 ffd.
[2] Leipzig 1873.
[3] Leipzig 1874.
[4] 4. Aufl., p. 727.

Digitized by Google

der dem Lichte zugekehrte hingegen concav wird. Hier läge der seltene Fall vor, dass ein im Lichte stehendes Blatt sich mit seiner Fläche nicht senkrecht, sondern parallel zum einfallenden Lichte stellt.

Der von Hofmeister zuerst aufgestellte Satz (s. oben p. 23), dass ungleicher Turgor der Zellen nicht zum Heliotropismus führen könne, da auch einzellige Organismen (Vaucherien, *Nitella*-Stengel) heliotropischen Krümmungen unterliegen, obgleich in der sich krümmenden Zelle eben nur ein bestimmter hydrostatischer Druck herrschen könne, wird auch von Sachs aufrechterhalten. Dennoch hält Sachs die directe Einwirkung des Lichtes auf die Wand beim Heliotropismus nicht für bewiesen, und lässt die Möglichkeit einer primären Wirkung des Lichtes auf den Zellinhalt (Protoplasma) beim Zustandekommen des Heliotropismus gelten.

Es wird auch die Vermuthung ausgesprochen, dass das Licht das Dickenwachsthum der Zellwände begünstige und hiedurch ihre Dehnbarkeit vermindere, wodurch das Zurückbleiben der Lichtseite des betreffenden Organes im Längenwachsthum seine Erklärung fände. So berechtigt diese Hypothese erscheint — sie würde nicht nur den Heliotropismus vielzelliger, sondern auch den einzelliger Pflanzen erklären —, so gegenstandslos ist die von Sachs ausgesprochene Vermuthung, dass das Licht nur dann Heliotropismus hervorruft, wenn die Strahlen nicht parallel zur Längsaxe der Zellen, sondern unter einem reellen Einfallswinkel auf die Zellhaut treffen; denn das äussere Licht kann doch nur unter einem Einfallswinkel in die Zellwand eintreten, Lichtstrahlen, welche parallel zur Zellwand laufen, also unter einem Einfallswinkel $= 0$ auf die Zellwand treffen, können selbstverständlich keine Wirkung ausüben.

Sachs bemerkt schliesslich, dass durch die Annahme besonderer positiv und negativ heliotropischer Zellen die heliotropischen Erscheinungen die ungezwungenste Erklärung fänden.

Einen sehr schätzenswerthen Beitrag zur Lehre vom Heliotropismus hat Herm. Müller (Thurgau) geliefert.[1] Er versuchte zunächst die von Sachs ausgesprochene Vermuthung: ob heliotropische Krümmungen nicht von der Richtung der Strahlen abhängig seien, wie die geotropischen von dem Winkel, unter welchem die Verticale den geotropisch beugungsfähigen Pflanzentheil trifft. Es war das Resultat vorherzusehen: unter sonst gleichen Umständen wächst die Grösse der heliotropischen Krümmung mit der Zunahme des Einfallswinkels von 0 bis 90°; allein der Effect steigert sich mit dem Wachsen des genannten Winkels nur in Folge der Verstärkung der Lichtintensität. Dieser Gedanke Müller's ist mithin ein verfehlter gewesen.

Sehr bemerkenswerth ist hingegen die Hervorhebung der bis dahin fast durchgängig übersehenen Thatsache, dass jeder durch den Heliotropismus aus der verticalen Lage gebrachte Pflanzentheil, sofern er geotropisch krümmungsfähig ist, auch durch die Schwerkraft beeinflusst wird, und die Krümmung des Pflanzentheiles, die gewöhnlich als alleiniger Ausdruck des heliotropischen Effectes genommen wird, die resultirende Wirkung von Licht und Schwerkraft ist. Müller experimentirte nun, um die reinen heliotropischen Effecte zu bekommen, in der Weise, dass er das Licht parallel auf um eine horizontale Axe rotirende, constant eine Seite dem Lichte zuwendende Keimlinge fallen lässt. Müller hat dabei nur übersehen, dass bereits Mohl zeigte, wie man die Wirkung der Schwere durch die des Lichtes völlig aufheben könne (vgl. oben p. 20), und dass für viele Pflanzen Beleuchtungsverhältnisse existiren, bei welchen der Einfluss der Schwere vollkommen ausgelöscht erscheint. Auch Sachs[2] gab bereits eine Andeutung über das Zusammenwirken von Licht und Schwerkraft.

Nach Müller tritt die heliotropische Krümmung nicht sofort bei Eintritt der Lichtwirkung ein, was sich indess von selbst versteht; aber auch nach Beseitigung des Lichtreizes geht die heliotropische Wirksamkeit noch bis zu einer bestimmten Grenze fort. Auf diese „heliotropische Nachwirkung" wurde der Autor durch die von Sachs[3] gemachte Entdeckung der Nachwirkung der Schwerkraft bei negativ geotropischen Organen (Sprossen) geleitet.

---

[1] Flora 1876, p. 64 ffd.
[2] Lehrbuch, 3. Aufl., p. 751.
[3] Flora 1873, p. 324—325.

Digitized by Google

Weiter hat der Autor gefunden, dass die Krümmungsgeschwindigkeit anfangs eine geringe ist, bis zu einem Optimum steigt, und dann wieder sinkt, ferner dass die stärkste Krümmung — und zwar sowohl bei positiv als negativ heliotropischen Organen — mit der Zone des stärksten Wachsthums zusammenfällt, also nicht an derselben Stelle bleibt, sondern allmälig mit jener Zone verschoben wird.

Schon von vornherein sehr bedenklich ist folgender von Müller ausgesprochener Satz: Die heliotropische Krümmung ist unter fast gleichen Umständen um so ausgiebiger, je grösser die Intensität des einfallenden Lichtes ist. Die Widerlegung dieses Satzes wird im experimentellen Theile dieser Abhandlung erfolgen; hier sei nur bemerkt, dass mit der Steigerung der Lichtintensität offenbar die Differenz in der Beleuchtung an der Vorder- und Hinterseite — von welcher die heliotropischen Effecte abhängig sind — abnimmt. Die von Müller ausgesprochene Relation kann deshalb nicht allgemein richtig sein.

Von den negativ heliotropischen Wurzeln von *Chlorophytum* (*Hartwegia comosa*) und *Monstera Lennea* wird angegeben, dass sie bei allseitiger Beleuchtung in ihrem Längenwachsthum ebenso gehemmt sind, wie positiv heliotropische Stengel und Wurzeln.

Für die genannten Wurzeln, ferner für das hypocotyle Stengelglied von *Viscum* nimmt Müller negativen Heliotropismus an; die oben mehrfach genannten Erscheinungen des Wegkrümmens gewisser Ranken (*Vitis*, *Ampelopsis*) und Stengeln (*Hedera*, *Tropaeolum*) vom Lichte will er dem eigentlichen Heliotropismus nicht zurechnen, weil bei diesen Organen nicht, wie bei den echten negativ heliotropischen, die Region der stärksten Krümmung mit der Zone des stärksten Wachsthums zusammenfällt.

Sehr interessant ist der von Müller geführte Nachweis, dass gewisse Stengel (*Fritillaria*) empfindlicher sind gegen die Wirkung des Lichtes und andere (*Helianthus*) gegen die der Schwerkraft. Die relativ stark geotropischen Organe offenbaren nach Müller's Untersuchungen oft erst ihre heliotropische Krümmungsfähigkeit, wenn sie am Rotationsapparat der einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogen sind.

Pfeffer hat sich mehrfach mit den heliotropischen Erscheinungen beschäftigt. Er entdeckte den negativen Heliotropismus einzelliger Wurzelhaare bei Marchantien,[1] erklärte die schon lange bekannten, durch einseitig wirkenden Lichtreiz erfolgenden Aufwärts-, beziehungsweise Abwärtsbewegungen ausgewachsener, gefiederter Leguminosenblätter als eine Form des positiven Heliotropismus, welche sich von der gewöhnlichen dadurch unterscheidet, dass sie ohne Wachsthum zu Stande kommt.[2] Ausführlich hat sich Pfeffer über den Heliotropismus in seinen „Osmotischen Untersuchungen"[3] ausgesprochen. Experimentell bringt das betreffende Capitel nichts Neues, wohl aber theoretische Betrachtungen über die den heliotropischen Erscheinungen zu Grunde liegende Zellmechanik. Er unterscheidet zwischen positivem Heliotropismus „einzelliger Objecte" und positivem Heliotropismus von Geweben, und gründet diesen Unterschied einerseits auf die oben schon mehrmals hervorgehobene Beobachtung, dass bei einzelligen Organen (Vaucheria-Schläuchen, Stengelgliedern von *Nitella*) Krümmungen gegen das Licht erfolgen, ohne dass der Turgor der Zelle dabei im Spiele ist, Krümmungen, die offenbar ihre Ursache in Zuständen der Membranen haben; anderseits auf die Vermuthung, dass an einseitig beleuchteten Organen der Turgor der an der Lichtseite des Organes gelegenen Zellen abnimmt. Nähere Begründungen fehlen, und es wird nur zur Erläuterung noch beigefügt, dass möglicherweise in einem und demselben Gewebe beide Arten des Heliotropismus thätig sein können. Für den negativen Heliotropismus macht Pfeffer diese Unterscheidung nicht. Pfeffer bemerkt, dass die heliotropischen Krümmungen der Internodien von *Nitella* mit einer solchen Kraft erfolgen, dass das ungleiche Ausdehnungsstreben des Protoplasmas dieselben nicht zu erklären vermag, man mithin bei einzelligen Organen in der Zellwand statthabende Vorgänge (ungleiche Widerstände, ungleiches Wachsthum) als Ursache der heliotropischen Krümmungen annehmen müsse. Aus der folgenden Darstellung ist mir nicht klar geworden, ob Pfeffer diese Consequenz auch für die im Gewebeverband befindlichen Zellen zieht. Die Möglichkeit, dass die Ursache der

[1] Studien über Symmetrie und specifische Wachsthumsursachen, in Sachs' Arbeiten des botan. Inst. zu Würzburg, Bd. I, p. 88.

[2] Pfeffer, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875, p. 63.

[3] Leipzig 1877, p. 207 ffd.

Digitized by Google

heliotropischen Erscheinungen der vielzelligen Organe in der Zellhaut liege, hat der Autor nicht discutirt, sondern nur angedeutet, dass die schon von Anderen hervorgehobene stärkere Verdickung der Zellwände an der Lichtseite heliotropischer Organe bei der Beugung wohl betheiligt sein könne. Dies vorausgesetzt, und da Zellen existiren, welche nur im Lichte wachsen (Brutknospen von Marchantien kommen im Dunkeln nicht zur Weiterentwicklung), ist es möglich, dass selbst an einem und demselben Organe positiver oder negativer Heliotropismus auftreten könnte. Wenn nämlich in einem Organe diese zwei im entgegengesetzten Sinne thätigen Factoren wirkten, aber in zwei verschiedenen Zellen in ungleicher Relation aufgelöst würden, so könnte die eine oder die andere Form des Heliotropismus zum Vorschein kommen. Es wird weiter auch noch die Möglichkeit zugestanden, dass in Folge einseitiger Beleuchtung eine Vertheilung des Protoplasmas auf Licht- und Schattenseite der Zellen stattfinden könnte, welche das Wachsthum der Membran beeinflussen würde; so zwar, dass in diesem Falle doch wieder das Protoplasma als Ursache der heliotropischen Krümmung anzusehen wäre. Die von H. Müller aufgestellten zwei Formen des negativen Heliotropismus (vgl. oben p. 28) gibt Pfeffer nicht zu, weil nach den in der Pflanze herrschenden Verhältnissen das Sichtbarwerden der negativen Krümmung, sowohl in einer schneller als in einer langsamer wachsenden Zone eintreten kann. Den von H. Müller aufgestellten Satz, dass die Richtung der einfallenden Strahlen die Stärke der heliotropischen Krümmungen bedingen — nämlich abgesehen von der durch die Richtung bedingten Intensität des in die Pflanze dringenden Lichtes — hält Pfeffer selbstverständlich für unbegründet. Es wird auch ein mit Kressekeimlingen und fructificirender *Pellia* von Askenasy[1] angestellter Versuch hervorgehoben, dem zufolge positiver Heliotropismus auch im polarisirten Lichte erfolgt. Pfeffer hält den angestellten Versuch nicht für beweisend, da nicht festgestellt wurde, ob das im Experiment wirksame Licht nicht wieder depolarisirt wurde; er fügt aber hinzu, dass er durchaus nicht zweifle, dass Licht jeder Schwingungsebene heliotropische Krümmung hervorruft.

Jüngsthin hat G. Kraus[2] die Vertheilung und Bedeutung des Wassers bei Wachsthumsvorgängen der Pflanzen studirt, und dabei auch auf heliotropisch sich krümmende Organe Rücksicht genommen. Es wurde gefunden, dass an aufrechten, allseitig gleich beleuchteten Sprossen das Wasser in den Geweben regelmässig vertheilt ist, dass hingegen an heliotropisch gekrümmten Sprossen der Wassergehalt an der Schattenseite des Organes ein grösserer ist als an der Lichtseite, ja dass diese ungleiche Vertheilung des Wassers sich an aufrechten einseitig beleuchteten Sprossen noch vor Eintritt der heliotropischen Krümmung einstellt. Diese Beobachtungen wurden vom Verfasser nicht weiter interpretirt.

Sehr lehrreich und zu weiteren experimentellen Untersuchnngen anregend sind die vor Kurzem von Leitgeb[3] veröffentlichten, die heliotropischen Erscheinungen der Lebermoose betreffenden Beobachtungen. Es wird zunächst bestätigt, dass die Sporen der Lebermoose nur im Lichte keimen, und gezeigt, dass allzu schwaches Licht sich beim Keimacte wie Finsterniss verhält. Helles, diffuses oder Sonnenlicht begünstigt die Keimung. Die aus den Sporen hervortretenden Keimschläuche sind positiv heliotropisch und schwach negativ geotropisch. Durch stärkere Beleuchtung gelingt es, den negativen Geotropismus zu überwinden und bei Beleuchtung von unten her die Schläuche zu zwingen, vertical nach abwärts zu wachsen. Zur Entstehung der Keimscheibe ist stärkeres Licht als zur Entwicklung der Keimschläuche nothwendig. Während die letzteren dem Lichte entgegenwachsen, zeigt erstere das Bestreben, sich senkrecht auf die Richtung des einfallenden Lichtes zu stellen.

Schliesslich gebe ich noch eine gedrängte Übersicht über die den Heliotropismus der Pilze betreffenden neueren Beobachtungen, welche sich, der Zeit nach an die obigen, von Hofmeister herrührenden, anschliessen.

---

[1] Bot. Zeit. 1874, p. 237. Askenasy's Versuche sind an dieser Stelle, und, so viel mir bekannt, überhaupt nicht beschrieben.

[2] Sitzungsber. der naturforschenden Gesellschaft zu Halle 1877. Februar. Bot. Zeit. 1877, p. 595.

[3] Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. Sitzungber. der kais. Akad. d. Wissensch, Bd. 74, 1. Abth.

Digitized by Google

Woronin[1] fand die Perithecienhälse von *Sordaria fimiseda* Ces. et Not., Duchartre[2] die Fruchtstiele von *Claviceps purpurea* positiv heliotropisch. G. Winter[3] hat auch an *Sordaria decipiens* Wint. ähnliche heliotropische Verhältnisse wie Woronin an *S. fimiseda* beobachtet. N. Sorokin[4] studirte das Verhalten verschiedener Pilze im weissen, ferner im von doppeltchromsaurem Kali und von schwefelsaurem Kupferoxydammoniak durchgelassenem Lichte. Der Kürze halber spricht er von gelbrothem und blauem Lichte. Im weissen und blauen Lichte sind *Mucor Mucedo, Coprinus fimetarius* und *Pilobolus crystallinus* positiv; im gelbrothen Lichte hingegen negativ heliotropisch. Zahlreiche andere Pilze, unter den gleichen Beleuchtungsverhältnissen cultivirt, boten weder die positive noch die negative Lichtbeugung dar, z. B. *Coprolepa equorum, Mortirella difluens* Sor. (n. sp.), *Sordaria coprophila* etc. Winter[5] beobachtete an *Peziza Fuckeliana* starken positiven Heliotropismus. Ohne Sorokin's genannte Arbeit zu kennen, untersuchte A. Fischer v. Waldheim[6] die heliotropischen Eigenschaften von *Pilobolus.* Die Versuchsmethode war die gleiche, auch er benützte die beiden genanntes Licht absorbirenden Flüssigkeiten. Er beobachtete im gelben Lichte keinen, im weissen und blauen gleich starken positiven Heliotropismus. Hiedurch wird die schon an und für sich nur wenig wahrscheinliche Beobachtung von Sorokin, wonach unter dem Einflusse des gelbrothen Lichtes sich negativer Heliotropismus einstellt, wieder in Frage gestellt. Baranetzki[7] entdeckte an den Plasmodien von *Aethalium septicum* und einem andern nicht genau bestimmten, wahrscheinlich *Physarum* angehörigen Myxomyceten scharf ausgesprochenen negativen Heliotropismus, der sowohl im diffusen als im Sonnenlichte — im letzteren rascher — eintritt und der nach mit farbigen Gäsern vorgenommenen Versuchen, blos im starkbrechenden Antheil des Spectrums sich vollzieht. Der negative Heliotropismus zeigte sich in der Weise, dass beleuchtete Partien des Plasmodiums, sich ins Dunkel zurückziehen. Jüngsthin hat Brefeld[8] die Untersuchungen über den negativen Heliotropismus von Rhizomorphen (s. oben p. 18 und 28) wiederholt, konnte aber trotz Verwendung der günstigsten Objecte diese Beobachtung nicht bestätigen.

Ich schliesse hiermit den historischen Theil meiner Abhandlung. Manche Einzelheit, die sich entweder in den genannten Arbeiten, oder sonst in der Literatur zerstreut findet, habe ich übergangen, da mich die Anführung derselben in der vorliegenden Darstellung zu weit geführt hätte; ich werde einige derselben, so weit es nöthig erscheint, im experimentellen Theile dieser Arbeit namhaft machen.

Ein Rückblick auf die Lehre vom Heliotropismus zeigt uns ein arges Missverhältniss zwischen der aufgewendeten Arbeit und den gewonnenen Resultaten. Die unverkennbare Schwierigkeit einzelner einschlägiger Fragen erklärt dies eben für die betreffenden Probleme. So ist es zu verstehen, dass wir über die im Lichte sich vollziehenden Richtungsverhältnisse der Blätter kaum viel besser als zu Bonnet's Zeiten unterrichtet sind, denn Frank's sogenannter Transversalheliotropismus macht uns die Sache nicht viel deutlicher als des ersteren wunderliche Annahme. So ist es ferner zu rechtfertigen, wenn wir über die Wirkungsweise des Lichtes beim Zustandekommen der heliotropischen Krümmungen geradezu nichts Bestimmtes aussagen können.

Aber wie kömmt es, dass das vielleicht am längsten bekannte Phänomen des Heliotropismus, das Wenden der Blumen nach dem Lichte, noch fast unverstanden vor uns liegt? Hales, De Candolle, Dutrochet,

---

[1] De Bary und Woronin, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze, 3. Reihe. Abhandl. der Senkenb. Ges. Bd. VII, p. 3, 1870.

[2] Compt. rend. 1870, T. LXX, p. 77—79.

[3] Die deutschen Sordarien. Abhandlungen der naturf. Ges. zu Halle, Bd. XIII, 1873, Heft I.

[4] Beilage zu den Protokollen der Sitzungen der naturf. Ges. an der Universität zu Kasan, 47. Sitzung 1873. Ich kenne nur das Referat von Batalin hierüber im Bot. Jahresb. II, p. 214.

[5] Bot. Zeitung 1874, p. 1 ffd.

[6] Mittheilungen der Universität Warschau, 1875, Nr. 4. Ich kenne nur die deutsche Übersetzung dieser russisch geschriebenen Arbeit, welche im Bot. Jahresb. 1875, p. 779 enthalten ist.

[7] Influence de la lumière sur les plasmodia des myxomycetes. Mémoire de la soc. nat. de Cherbourg. T. XIX (1876), p. 321 ffd.

[8] Über die Bedeutung des Lichtes für die Entwicklung der Pilze. I. Mitth. Sitzungsb. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin, 17. April 1877.

Digitized by Google

Röper, Hofmeister u. A. haben sich damit beschäftigt; keiner der Neueren hat die Erscheinung gründlich durchgeprüft. Wie kömmt es, dass über so einfache Dinge, wie über die Qualität des Heliotropismus der Ranken des Erbsenblattes und der Internodien des Epheu noch gestritten wird? Hier und in vielen anderen Einzelnfällen ist es wohl der Mangel an sorgfältiger, eingehender Prüfung, welcher unseren dermalen noch zweifelhaften Kenntnissen zu Grunde liegt.

Die grosse Verbreitung des positiven Heliotropismus im Pflanzenreiche ist allerdings constatirt; über die Verbreitung des negativen Heliotropismus gehen aber die Ansichten noch weit auseinander. Der positive Heliotropismus ist leidlich als Folge ungleichen Wachsthums an Licht- und Schattenseite der betreffenden Organe nachzuweisen; hingegen ist über das Zustandekommen des negativen Heliotropismus nichts auch nur einigermassen thatsächlich Begründetes in der Literatur zu finden. Der Einfluss der Richtung des einfallenden Lichtes auf die Stärke der heliotropischen Effecte, eine von vornherein wohl vollkommen klare Sache, in neuerer Zeit ebenso unklar als verwickelt aufgefasst, ist durch Pfeffer wieder richtig dargestellt worden; aber die sehr nahe liegende Beziehung zwischen der Intensität des Lichtes und den heliotropischen Effecten ist merkwürdiger Weise noch gar nicht Gegenstand einer ernstlichen Untersuchung gewesen.

Eine in historischer Beziehung sehr beachtenswerthe Erscheinung ist die, dass eines der wichtigsten Probleme des Heliotropismus, nämlich die Beziehung zwischen der Brechbarkeit des Lichtes und den heliotropischen Effecten, heute noch ebenso ungelöst erscheint, wie zur Zeit des Streites zwischen Payer und Dutrochet über diesen Gegenstand. Ich begehe keine Ungerechtigkeit, sondern gebe nur der Wahrheit die Ehre, wenn ich es ausspreche, dass hieran nur der Mangel an strenger Methode die Schuld trägt. Letzterer Umstand erklärt, wie die vorliegenden Blätter bei einigermassen genauer Durchsicht lehren, noch manche andere den Heliotropismus betreffende Dinge.

Man sieht, es sind der Lücken viele, welche auszufüllen sind, und manche einschlägige Frage ist vom Grund auf in Angriff zu nehmen. Andererseits findet man aber auch manchen fruchtbaren Gedanken über das etwaige Zustandekommen des Heliotropismus und zahlreiche wichtige Einzelnbeobachtungen über heliotropische Erscheinungen in den Schriften der bedeutenderen neueren Pflanzenphysiologen vor, wie aus der vorstehenden geschichtlichen Darstellung zu ersehen ist.

Zweiter Abschnitt.

Experimentelle Untersuchungen.

Erstes Capitel.

Einfluss der Lichtintensität auf die heliotropischen Effecte.

Über die wichtige Beziehung, welche zwischen der Intensität des Lichtes und dem Grade der heliotropischen Flexion der Pflanzentheile besteht, sind bis jetzt noch gar keine methodischen Versuche angestellt worden. Wie aus dem historischen Theile dieser Abhandlung zu ersehen, wurde von mehreren Beobachtern wohl gelegentlich hervorgehoben, dass positiver Heliotropismus häufig in sehr schwachem Lichte sich vollzieht; ferner dass in besonderen Fällen, z. B. zu der indess noch zweifelhaften negativen Beugung älterer Internodien des Epheu, starkes Licht erforderlich ist. Besondere generalisirende Aussprüche über die genannte Beziehung habe ich nur bei Gardner, Payer und Herm. Müller (Thurgau) gefunden.[1] Gardner glaubt, dass die Steigerung der Lichtintensität auf den Heliotropismus nur einen unbedeutenden Einfluss nehme.

---

[1] N. J. C. Müller's Theorie über den Einfluss der Lichtfarbe auf die Beugung der Pflanzentheile behandelt allerdings auch die Lichtstärke; dort handelt es sich aber speciell um die den einzelnen monochromatischen Lichtstrahlen innewohnende mechanische Intensität. Auf diese Theorie kann desshalb erst im nächsten Kapitel (Beziehung zwischen Brechbarkeit des Lichtes und Heliotropismus) Rücksicht genommen werden.

Digitized by Google

Payer hat den schon von N. J. C. Müller[1] mit Recht getadelten Satz aufgestellt, dass die Grösse der heliotropischen Krümmung mit der Abnahme der Intensität des herrschenden Lichtes wachse. Bei anderer Gelegenheit hob dieser Forscher hervor, dass für verschiedene Pflanzentheile zur Hervorbringung des Heliotropismus verschiedene Lichtstärken nothwendig seien, indem z. B. Kohlpflänzchen sich schon im diffusen, Stengelchen von *Sedum* aber erst im Sonnenlichte beugen. Der Widerspruch, der in diesen beiden Aussagen liegt, ist dem Autor nicht aufgefallen. Herm. Müller endlich hat einen Satz aufgestellt, welcher das gerade Gegentheil von dem, was Payer behauptete, in sich schliesst. Nach Ersterem wäre „unter sonst gleichen Umständen die heliotropische Krümmung eine um so ausgiebigere, je grösser die Intensität des herrschenden Lichtes ist".

Eine einfache Überlegung legt sowohl die Unhaltbarkeit des Payer'schen als des Herm. Müller'schen Satzes dar, denn offenbar beruht der Heliotropismus auf Wirkungen, welche durch an der Licht- und Schattenseite der Organe sich einstellende Lichtunterschiede hervorgerufen werden. Wären die Organe für jede Art von Strahlen — dunkle mit eingeschlossen — völlig durchlässig, fänden durch Reflexion keine Lichtverluste statt, so wäre natürlich kein Heliotropismus möglich, da die Beleuchtungsverhältnisse an den dem Lichte zugekehrten Seiten der Pflanzentheile genau dieselben wären wie an den abgewendeten, dies ist aber keineswegs der Fall. Die gegen das Licht vorderen Seiten der Organe sind stets stärker bestrahlt als die hinteren, und selbst dem Auge durchsichtig erscheinende Stengel absorbiren, wie man sich leicht überzeugen kann, in sehr auffälliger Weise photographische Strahlen. Es stellt sich also bei jeder Art von Beleuchtung an den Pflanzentheilen ein Lichtunterschied an der Vorder- und Hinterseite ein. Weiter ist klar, dass bis zu einer bestimmten Grenze die heliotropischen Effecte mit der Grösse dieser Lichtdifferenz sich steigern müssen. Aus diesem Grunde und weil mit der Abnahme der Lichtintensität für jeden durchscheinenden Körper der Lichtunterschied an Vorder- und Hinterseite zunimmt, so muss offenbar — innerhalb bestimmter Grenzen — mit der Abnahme der Lichtintensität die Stärke des Heliotropismus zunehmen. So weit hätte also Payer Recht. Allein es ist noch Folgendes zu bedenken. Es existirt eine gewisse Lichtintensität, welche schon so gering ist, dass sich ihr gegenüber der betreffende Pflanzentheil so verhält, als stände er in völliger Dunkelheit. Trifft Licht dieser Intensität die Vorderseite des Organs, so ist dessen Wirkung Null. Dem Heliotropismus ist also hiedurch bezüglich der Lichtintensität eine untere Grenze gesetzt, welche nach unseren Erfahrungen über die graduelle Abnahme der Hemmung des Längenwachsthums mit der Schwächung des Lichtes nicht der von Payer geforderten heliotropischen Maximalwirkung unmittelbar folgen wird, sondern die von letzterem durch eine Reihe von Zwischenstufen getrennt sein wird, wie schon Herm. Müller's Beobachtungen, die ja zweifellos richtig sind, die er aber nur zu sehr verallgemeinerte, annehmen lassen. Also schon von vornherein ist es klar, dass bis zu einer gewissen Grenze die heliotropischen Effecte mit dem Fallen der Lichtintensität zunehmen, und von hier an mit dem weiteren Sinken der Lichtstärke bis auf Null sinken müssen.

Der experimentellen Forschung liegt aber nicht nur ob, diesen Satz in ihrer Weise zu begründen, den Grad der Lichtintensität, bei welchem der Heliotropismus sein Maximum erreicht, zu finden, und den unteren Nullpunkt der Lichtintensität für den Heliotropismus verschiedener Pflanzentheile festzustellen, sondern auch zu prüfen, ob sich nicht auch ein oberer Nullpunkt der Lichtstärke für die Flexion dieser Pflanzentheile ausfindig machen lässt, mit anderen Worten, ob nicht eine die lebende Pflanze nicht gefährdende Lichtintensität existirt, bei welcher kein Heliotropismus mehr stattfindet.

Indem man an die experimentelle Prüfung dieser Fragen herantritt, empfindet man sofort die Schwierigkeit, eine Einheit für das Maass der Lichtstärke ausfindig zu machen. Aber selbst wenn man fände, dass eine von den bekannten photometrischen Methoden uns eine für unseren Zweck genügend verlässliche Einheit darböte, so wäre dieselbe, wollte man natürliches Licht im Versuche verwenden, dennoch nutzlos, weil die auf Heliotropismus bezugnehmenden Experimente eine Zeitdauer in Anspruch nehmen, innerhalb welcher das

[1] L. c. p. 80.

Digitized by Google

Sonnenlicht oder das diffuse Tageslicht bezüglich ihrer Intensität zu inconstant sind. Welchem ausserordentlich raschen Wechsel indess die Intensität des Tageslichtes selbst innerhalb sehr kurzer Zeiträume unterworfen ist, habe ich bei anderer Gelegenheit dargethan.[1] Es ist also ganz unthunlich, zu den in unserer Frage nöthigen Experimenten das Tageslicht zu benützen.

Da heliotropische Versuche im Gaslicht sehr leicht und vollständig, ja selbst in sehr kurzen Zeiträumen gelingen, so habe ich diese Art künstlichen Lichtes, welches sich auch aus anderen Gründen zum Experimentiren mehr als jede andere künstliche Lichtquelle eignet, benützt. Inwieweit die durch diese Art der Versuche gewonnenen Resultate auch auf das Tageslicht übertragen werden können, werde ich weiter unten auseinandersetzen.

Die Gasflammen, welche zu den Versuchen dienten, hatten eine constante Leuchtkraft. Die Herstellung solcher Flammen erfolgte in derselben Weise, wie bei meinen Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Transspiration der Pflanzen[2] und bei den Studien, welche ich zur Auffindung der Beziehungen zwischen Lichtintensität und Entstehung des Chlorophylls[3] unternahm. In Betreff der Methode zur Herstellung von Gasflammen constanter Leuchtkraft kann ich mich hier kurz fassen, da ich mich a. a. O. darüber bereits ausführlich ausgesprochen habe. Ich erwähne hier nur kurz, dass das zu den Brennern geleitete Gas einen Regulator passirte, welcher es ermöglichte, den Druck, unter welchem die Flammen brannten, völlig constant zu erhalten.

Ich habe zu allen meinen Versuchen nur Gasflammen benützt, deren Leuchtkraft genau 6·5 Walrathkerzen äquivalent war, und die ich bei den angewendeten Apparaten erhielt, wenn das Manometer eine Wassersäule von 18·5 Mm. anzeigte. Ich bezeichne im Nachfolgenden diese Flamme kurz als Normalflamme.

Als Maass für die im Versuche herrschende Lichtstärke diente die Leuchtkraft einer solchen Flamme in einer Entfernung = 1 M. von letzterer. Durch Einführung dieser Einheit war es möglich, jede auf eine Versuchspflanze einwirkende Lichtintensität unter Berücksichtigung des Satzes, dass die Intensität des Lichtes dem Quadrate der Entfernungen umgekehrt proportional ist, zahlenmässig festzustellen.

So weit als thunlich, wurden die Versuche in einem Raume des pflanzenphysiologischen Institutes ausgeführt, welcher für heliotropische Versuche besonders adaptirt ist. Der Anstrich der Wände dieses Raumes, des Bodens und Plafonds, der Tische und, so weit als thunlich, aller zu den Versuchen dienlichen Apparate ist mattschwarz. Thüren und Fenster sind so verschlossen und mit Tuch bedeckt, dass fremdes Licht keinen Zutritt hat. Die nicht geschwärzten Apparate (Psychrometer, Thermometer etc.) sind durch schwarze Schirme von der Versuchspflanze getrennt; die Ränder der Thongeschirre, in welchen sich die Versuchspflanzen befinden, sind mit mattschwarzen Papperingen bedeckt; kurzum es wurde dafür Sorge getragen, dass zu den Versuchspflanzen so gut wie kein anderes als das durch die Lichtquelle gespendete Licht gelange.

Es möchte vielleicht überflüssig erscheinen, derartige Massregeln zu treffen, um das reflectirte Licht auszuschliessen. Allein eine solche Vermuthung wäre ganz ungerechtfertigt, ja ich gestehe, dass, wenn es sich um völlig genaue Bestimmungen der heliotropischen Empfindlichkeit handeln würde, selbst meine Versuche sich noch nicht als vollkommen genau herausstellen würden, denn selbst die schwarzen matten Schirme reflectiren mehr Licht, als man anzunehmen geneigt wäre. Ich habe, um zu begründen, dass selbst durch Reflexe, welche von den schwarzen Wänden und derlei Schirmen herrühren, fehlerhafte Bestimmungen der heliotropischen Empfindlichkeit entstehen können, an zwei Beobachtungen zu erinnern. Erstens an die bekannte merkwürdige Entdeckung J. Jamin's, derzufolge die Helligkeit des dunkelsten Schwarz, das wir herstellen können, immerhin noch etwa den hundertsten Theil jener des reinsten Weiss beträgt, und zweitens, dass Aubert[4] bei genauem Vergleiche einer weissen und einer schwarzen Scheibe die Helligkeit der letzteren blos 57mal

---

[1] Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpsiration der Pflanze. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 74 (1876), Separatabdr. p. 4.

[2] Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes etc. L. c. p. 4 ff.

[3] Die Entstehung des Chlorophylls. Wien, 1877, p. 43 ffd.

[4] Physiologie der Netzhaut. Breslau 1865, p. 73.

Digitized by Google

kleiner als die der ersteren gefunden hat. Erst als ich diese Thatsachen kennen lernte, wurde es mir klar, warum an heliotropisch sehr empfindlichen Stengeln Verzögerungen in den Krümmungen sich einstellten, wenn schwarze Schirme all zu knapp hinter den Versuchspflanzen sich befinden, was ich bei jenen Experimenten, die ich nicht in dem genannten Versuchszimmer, sondern in anderen möglichst grossen, für diese Versuche nicht besonders adaptirten Räumen vornahm, anfänglich oft beobachtete. Wenn es sich um die grösste erreichbare Genauigkeit in der Feststellung der heliotropischen Empfindlichkelt handelte, so müssten die Versuche in möglichst grossen geschwärzten Räumen angestellt werden, um die Wirkung des von den schwarzen Wänden reflectirten Lichtes durch grosse Entfernungen von den Versuchsobjecten möglichst zu schwächen. Einigermassen können solche störende Lichtreflexe durch Aufstellung grosser, möglichst schief gegen die Richtung der einfallenden Strahlen aufgestellter Schirme beseitigt werden.

Der für die Versuche besonders adaptirte Raum hatte eine Länge von 5, eine Breite von 2·9 und eine Höhe von 3·8 M. Um starke Reflexe zu vermeiden, konnte ich in diesem Raume eine Versuchspflanze bloss 3 M. von der Lichtquelle entfernt aufstellen. Jene Versuche, in welchen ich über grössere Distanzen disponiren musste, wurden in einem Locale unternommen, welches eine Tiefe von circa 12·5 M. hatte, von welcher ich 11 M. ausnützte. Diese Localität war wohl völlig zu verfinstern; aber trotz aller Vorsicht liessen sich kleine Lichtreflexe, die von den lichten Wänden, Thüren etc. herrührten, selbst bei passendster Verwendung am Schirm nicht vermeiden. Allein da es sich in meinen Versuchen nicht um absolute, mit mathemathischer Genauigkeit festzustellende Werthe, sondern nur darum handelte, den Gang der heliotropischen Krümmungen in seiner Abhängigkeit von der Lichtintensität festzustellen, so konnte ich mich mit meiner Art der Versuchsanstellung begnügen. Die von mir festgestellten Grenzen der Lichtstärke für den Heliotropismus machen desshalb keinen Anspruch auf die grösste erreichbare Genauigkeit.

Es wäre auch ganz unnöthig gewesen, die feinstmöglichste Präcisionsarbeit an ein Object zu verwenden, bei welchem die Individualität auch in Betreff der Lichtempfindlichkeit eine so grosse Rolle spielt. Indess soll damit nicht gesagt sein, dass in der Pflanzenphysiologie nicht, die heliotropische Empfindlichkeit der Pflanze betreffende Fragen auftauchen könnten, deren Lösung eine grössere Feinheit in der Ausführung der Versuche erheischte.

a) Versuche mit *Vicia sativa.*

Acht im Finstern in kleinen Gartengeschirren erwachsene, aus einer grossen Aussaat ausgewählte, anscheinend völlig gleiche Keimlinge der Wicke wurden in dem oben genannten, zu heliotropischen Versuchen besonders adaptirten Raume (in der Folge hier kurz als „dunkle Kammer“ bezeichnet) in Entfernungen von 0·1, 0·2, 0·5, 1, 1·5, 2, 2·5 und 3 M. von der Flamme aufgestellt. Die Mitte der Flamme und die Keimlinge befanden sich in einer Horizontalen. Die seitlichen Verschiebungen, welche den Keimlingen gegeben werden mussten, um sie aus dem Schlagschatten der Vorderpflanze zu bringen, waren so geringfügig, dass sie keinerlei Correctur in Betreff der Entfernung von der Flamme nöthig machten.

Die Richtung, welche man dem Keimling gegen die Lichtquelle gibt, ist bei dicotylen Pflanzen mit nutirenden Stengeln nicht gleichgiltig, indem, wie ich früher ausführlich zeigte,[1] die Stengel derselben sich am raschesten der Lichtquelle zuneigen, wenn sie mit der Hinterseite zum Lichte gestellt werden; am spätesten, wenn die Vorderseite beleuchtet wird; bei Beleuchtung einer der Flanken — gleichgiltig welcher — stellt sich ein intermediäres Verhalten ein. In allen in diesem Abschnitte enthaltenen Versuchen, in welchen eine andere Aufstellung der Keimlinge nicht besonders angegeben ist, standen sie mit einer der Flanken dem Lichte zugewendet, so dass die nutirende Spitze des Stengels nach rechts oder links schaute.

Der Beginn des Neigens des Stengels zum Lichte wurde mit dem Senkel festgestellt, konnte also mit grosser Genauigkeit bestimmt werden. In nachfolgender Tabelle ist der Zeitpunkt des Eintretens der heliotropischen Krümmung und die Grösse der heliotropischen Ablenkung der Stengel in Graden ausgedrückt.

---

[1] Die undulirende Nutation der Internodien. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. Bd. 77, I. Abth., Jänn. 1878.

Digitized by Google

E = Entfernung des Keimlings von der Flamme.
J = Intensität des auf die Vorderseite des Organs wirkenden Lichtes.
Z = Eintritt der heliotropischen Krümmung, vom Beginne des Versuches an gerechnet.
W = Ablenkung von der Verticalen in Bogengraden ausgedrückt.[1]

E	J	Z	W (nach Ablauf von 4 Stunden)
0·1 M.	100	3 Stunden 0 Min.	30°
0·2	25	2 „ 15 „	40°
0·5	4	1 „ 55 „	44°
1·0	1	1 „ 30 „	55°
1·5	0·44	1 „ 10 „	90° (Maximum)
2·0	0·25	1 „ 50 „	60°
2·5	0·16	2 „ 10 „	50°
3·0	0·11	2 „ 40 „	45°.

Die Luftfeuchtigkeit betrug während der ganzen Versuchsdauer 75—77 Proc. (Rel. Feucht.). Im Beginne des Versuches herrschte bei $E = 0·1$ eine Temperatur, 27·5° C, bei $E = 3·0$ an 21·2° C. Im Laufe des Experimentes wurde durch hinter Schirmen stehende dunkle Flammen die Temperatur an allen Versuchspunkten so weit erhöht, dass die Differenzen im Ganzen nur innerhalb eines Grades sich bewegten.

Diese Versuchsreihe wurde mehrmals wiederholt. Wenn auch hierbei die Zeitwerthe nicht stets die völlig gleichen waren, so ergab jede derselben doch dasselbe Resultat: dass nämlich mit der Abnahme der Lichtintensität bis zu einer bestimmten Grenze die heliotropische Krümmungsgeschwindigkeit und überhaupt die Energie des Heliotropismus zunahm und von hier an mit dem weiteren Sinken der Lichtstärke wieder abnahm. Es wurden an 50 Versuchsreihen durchgeführt, und zwar ausser mit *Vicia sativa* noch mit *V. Faba, Pisum sativum, Phaseolus multiflorus, Helianthus annuus, Lepidium sativum,* endlich noch mit etiolirten Trieben von *Salix alba.* In keinem einzigen Falle wurde ein abweichendes Verhalten beobachtet.

In der oben mitgetheilten Versuchsreihe sind die Grenzen der Lichtintensität für das Zustandekommen des Heliotropismus noch nicht enthalten; weder die obere Intensitätsgrenze noch die untere, d. h. weder die grösste Lichtstärke, noch die geringste, bei welcher eben noch Heliotropismus stattfindet. Zur Auffindung dieser Werthe mussten noch besondere Versuche ausgeführt werden.

Um die obere Intensitätsgrenze zu erhalten, musste die Versuchspflanze der Flamme noch mehr, als es im obigen Versuche geschah, genähert werden. Keimlinge der Wicke, welche der Flamme bis 5 Cent. genähert wurden, zeigten innerhalb 12 Stunden keine Spuren von Wachsthum oder Heliotropismus. Dennoch blieben sie, da für fortwährende Befeuchtung der Stengel und des Bodens Sorge getragen wurde, völlig turgescent, und entwickelten sich unter passenden Versuchsbedingungen normal weiter. In einer Distanz = 6 Cent. von der Flamme wurde das Gleiche beobachtet. Bei 7 Cent. Distanz zeigte sich bereits Heliotropismus, aber noch kein Längenwachsthum, wenn man in dieser Entfernung von der Flamme den Keimling um seine verticale Axe rotiren liess. Erst bei 9 Cent. liess sich bei dieser Versuchsweise ein merkliches Längenwachsthum nachweisen.

Inwieweit die durch die Distanz von 0·07 M. gegebene Lichtintensität = 204 als die obere Intensitätsgrenze für Keimlinge der Wicke angesehen werden darf, soll alsbald erörtert werden. Vorerst soll nur noch hervorgehoben werden, dass aus der angestellten Beobachtung sich auch folgendes Resultat abstrahiren lässt: Die Lichtintensität, bei welcher allseitig beleuchtete Keimlinge von *Vicia sativa* eben noch Längenwachsthum zeigen, ist geringer als jene Lichtstärke, bei welcher einseitig beleuchtete Keimlinge dieser Pflanze noch Heliotropismus darbieten. Erstere Lichtstärke

[1] Zur Schätzung der Bogengrade benütze ich das Sachs'sche Auxanometer, genannt „Zeiger am Bogen", welches eine Schätzung der Ablenkung von 5 zu 5 Graden gestattet.

Digitized by Google

beträgt 112, letztere 204. Bei $J = 112$ findet auf der Vorderseite des Wickenstengels eine Beleuchtung statt, welche daselbst schon Längenwachsthum zulässt, was bei einer grösseren Intensität nicht mehr stattfindet, also auch nicht bei $J = 204$; diese Lichtstärke ruft aber in den Geweben der Wickenstengel bereits eine Lichtschwächung hervor, bei welcher die Hinterseite des Organs schon zu wachsen befähigt ist.

Die Frage, ob die angeführte obere Intensitätsgrenze ($J = 204$) für die Seite des keimenden Wickenstengels überhaupt gilt, oder blos für die Versuchsbedingungen, ist von mir experimentell geprüft worden. Ich fand, dass bei einer bestimmten Lichtintensität die relative Energie des Heliotropismus innerhalb der Grenzen der Wachsthumsbedingungen constant bleibt, d. h. das Minimum und das Maximum des Heliotropismus sind für bestimmte Versuchsobjecte durch bestimmte Lichtstärken fixirt und können durch Änderungen der Feuchtigkeit, der Temperatur etc. wohl der Zeit nach, nicht aber dem Grade nach verschoben werden. Aus einer grossen Zahl von Beobachtungen, welche ich zur Klärung dieser Verhältnisse anstellte, will ich nur folgende anführen.

Mehrere Reihen von Wickenkeimlingen wurden im Gaslichte bei constanter Temperatur von 25·5°, 21·2° und 10·5° C. aufgestellt. Am ersten stellte sich in allen drei Fällen die heliotropische Krümmung in einer Entfernung = 1·5 M. von der Flamme ein, und bei dieser Lichtstärke erfolgte auch das Maximum der heliotropischen Krümmung in der kürzesten Zeit. Allein die Zeitdauer bis zum Eintritt einer bestimmten Phase des Heliotropismus war je nach der Temperatur verschieden. So erfolgte in der Entfernung = 1·5 M. der Eintritt der heliotropischen Krümmung bei 25·5° C. nach 50, bei 21·2° nach 70, bei 10·5° nach 175 Minuten. Kressekeimlinge krümmten sich in einer Entfernung = 1 M. von der Flamme bei 25·5° C. in 45, bei 21·2 in 60, bei 10·8° C. in 210 Minuten etc.

Während es mir gelang, die obere Intensitätsgrenze und das Optimum der Intensität für den Heliotropismus der Wickenstengel ausfindig zu machen, reichten die Localitäten des pflanzenphysiologischen Institutes nicht aus, um die untere Intensitätsgrenze festzustellen. Bei einer Temperatur von 18° C. und einer fast constanten Feuchtigkeit von 71 Proc. begannen sich Keimlinge der Wicke, welche 11 M. von der Flamme entfernt waren, nach 3 Stunden und 45 Minuten zu krümmen. 5 Stunden später stand die heliotropisch geneigte Stengelspitze bereits in der Richtung der einfallenden Strahlen, zum Beweise, dass die untere Intensitätsgrenze mit dem Werthe $J = 0{\cdot}008$ lange noch nicht erreicht war. Ich habe unter allen untersuchten Objecten kein einziges gefunden, welches in Bezug auf heliotropische Empfindlichkeit die Keimlinge der Wicke übertroffen, ja auch nur erreicht hätte.

Aus den angeführten Beobachtungen ergaben sich folgende Werthe für die Beziehung der Lichtintensität zur heliotropischen Krümmungsfähigkeit der von der Seite beleuchteten Keimstengel der Wicke:

Obere Intensitätsgrenze . . .	= 204·000
Optimum der Intensität . . .	= 0·440
Untere Intensitätsgrenze . .	< 0·008.

b) Versuche mit *Lepidium sativum.*

Die Kresse zeigt ein ähnliches Verhalten wie die Wicke. Auch hier ist die Intensität, bei welcher allseitig beleuchtete Keimlinge Längenwachsthum zeigen, geringer als die Lichtstärke, bei welcher einseitig beleuchtete Keimlinge sich noch heliotropisch krümmen. Auch bei dieser Pflanze ist die heliotropische Empfindlichkeit noch so gross, dass sich in den mir zu Gebote stehenden Localitäten die untere Intensitätsgrenze des Heliotropismus nicht bestimmen liess. In einer Entfernung = 2·5 Cent. von der Flamme erfolgte weder Wachsthum noch Heliotropismus. Ich muss hierzu bemerken, dass die bei diesem Versuche beobachtete Lufttemperatur unterhalb des Maximums, ja sogar in der Nähe des Optimum für das Wachsthum befand, nämlich etwa 30° C. betrug, mithin die im Experimente herrschende Temperatur kein Hinderniss für den Eintritt des Heliotropismus gewesen sein konnte. Bei einer Entfernung = 3·5 Cent. erfolgte bereits Heliotropismus, aber bei allseitiger Beleuchtung des Keimlings kein Längenwachsthum. Bei 5·5 Cent. Entfernung stellte sich nicht nur

Digitized by Google

Heliotropismus, sondern auch Längenwachsthum ein. Der Beginn der heliotropischen Krümmung war in einer Entfernung = 3 M. (genauer gesagt zwischen 2 und 3 M.) zu beobachten. Selbst noch in einer Entfernung von 11 M. stellte sich innerhalb 18 Stunden die heliotropisch gekrümmte Stengelspitze in die Richtung des einfallenden Lichtes.

c) Versuche mit *Pisum sativum.*

Die Versuche, welche ich mit Keimlingen der Erbse anstellte, ergaben in mehrfacher Beziehung andere Resultate als die vorher mitgetheilten. Die heliotropischen Krümmungen traten, selbst wenn unter gleichen Vegetationsbedingungen gearbeitet wurde, bedeutend später ein als bei Wicke nnd Kresse, wie folgende Versuchsreihe zeigt:

E	*J*	*Z*
1·5 M.	0·44	4 Stunden 25 Minuten.
3·0 „	0·11	4 „ 0 „
6·0 „	0·027	6 „ 15 „
9·0 „	0·012	6 „ 55 „
11·0 „	0·008	7 „ 30 „

Bei 11 M. Entfernung war nach 24 Stunden schon das Maximum des heliotropischen Effectes eingetreten; man sieht also, dass es mir auch bei der Erbse nicht gelungen ist, die untere Intensitätsgrenze festzustellen. Das Optimum wurde bei der Entfernung = 3 M. von der Flamme gefunden. Die obere Intensitätsgrenze war erreicht, wenn der Keimling in eine Entfernung = 6·9 Cent. von der Flamme gebracht wurde.

Aber selbst über diese Lichtstärke hinaus erfolgte noch Wachsthum, nämlich noch in einer Entfernung = 5 Cent, von der Flamme. In einer Entfernung = 6·5 Cent. wurde das Wachsthum bereits so beträchtlich, dass dasselbe schon innerhalb weniger Stunden zahlenmässig festgestellt werden konnte. Nach Ablauf von 3 Stunden betrug das Längenwachsthum 1·8 Millim. Die Erbse zeigt also im Vergleiche zur Wicke und Kresse ein entgegengesetztes Verhalten. Es ist nämlich die grösste Lichtintensität, bei welcher eben noch Längenwachsthum stattfindet, grösser als die Lichtstärke, bei welcher der Heliotropismus zu erlöschen beginnt. Bei Lichtstärken von 400—220 wachsen die Lichtseiten der Stengel noch eben so stark als die Schattenseiten und erst bei $J = 210$ ist die beim Durchgang des Lichtes durch die Stengel erzielte Lichtschwächung so stark, dass sich eine Wachsthumsdifferenz zwischen Vorder- und Hinterseite des Organs bemerklich macht.

d) Versuche mit *Vicia Faba.*

Keimlinge bei $E = 6$ und $E = 7$ Cent. weder Wachsthum noch Heliotropismus. Bei $E = 7·5$ Cent. innerhalb 24 Stunden eine Längenzunahme der Keimstengel von 1·5 Millim. Bei $E = 8·5$ Cent. wohl Wachsthum, aber kein Heliotropismus; letzterer stellte sich erst bei $E = 9$ Cent. ein.

Bei $E = 10$ Cent. beginnt die heliotropische Krümmung erst nach 20 Stunden. Bei $E = 2$ M. nach 18, bei $E = 2·5$ nach 16·5, bei $E = 3$ M. nach 18·5 Stunden. Nach 24 Stunden stellte sich eine Spur von Krümmung an einem 9 M. von der Flamme aufgestellten Keimlinge ein; bei 10 und 11 M. Entfernung ist selbst nach 48 Stunden kein Heliotropismus mehr bemerklich. Temperatur bei diesen Versuchen 19—21° C.

e) Versuche mit *Phaseolus multiflorus.*

Keimlinge. Bei $E = 9$ Cent. noch starkes Wachsthum (in 20 Stunden 14 Millim.) aber nur Spur von Heliotropismus. Auch noch bei $E = 7$ Cent. deutliches Wachsthum, aber keine Spur von heliotropischer Krümmung. Die obere Intensitätsgrenze liegt also für das Wachsthum der Stengel höher als die obere Intensitätsgrenze für den Heliotropismus, welche letztere bei $E = 9$ Cent. anzunehmen sein dürfte. Das Intensitätsoptimum wurde bei 3 M., die untere Grenze der Intensität für den Heliotropismus bei 11 M. gefunden. Temperatur während dieser Versuche 19—21° C.

Digitized by Google

f) Versuche mit *Helianthus annuus.*

Keimlinge. Bei $E = 5$ Cent. noch deutliches Wachsthum, kein Heliotropismus. Erste Spur des Heliotropismus bei $E = 5{\cdot}5$ Cent. Optimum der Intensität für Heliotropismus bei $E = 2{\cdot}5$ M. Untere Intensitätsgrenze zwischen 6 und 9 M. Die Keimlinge verhalten sich bei diesem Versuche sehr ungleich.

g) Versuche mit *Salix alba.*

Etiolirte Sprosse von *Salix alba*, an vorjährigen Trieben im Frühlinge zur Entwicklung gekommen, wurden aus dem Dunkeln unmittelbar in die dunkle Kammer gebracht. Die Zweige standen mit den unteren Enden in mit Wasser gefüllten Gefässen. Die Entfernungen der Sprosse von der Flamme betrugen 5, 10, 20, 30, 50, 70, 90 Cent., 1, 1·5, 2 und 3 M. Innerhalb 4 Tagen konnte an allen Trieben Längenwachsthum constatirt werden. Heliotropische Krümmungen zeigten alle jene Versuchszweige, welche in den Entfernungen 5—80 Cent. aufgestellt waren. Die übrigen nicht. Die untere Intensitätsgrenze für den Heliotropismus der Sprossen lag bei $E = 80$, das Optimum bei 40 Cent. Die obere Intensitätsgrenze war bei $E = 5$ Cent. noch nicht erreicht, doch schien es unthunlich, die zarten, leicht welkenden Zweige noch grösseren Lichtintensitäten auszusetzen. Die Temperatur betrug bei $E = 5$: 23·5° C., im Übrigen konnte sie zwischen 18—20° C. gehalten werden. —

Zusammenstellung der oberen Lichtintensitätsgrenzen, der Optima der Lichtstärke und der unteren Lichtintensitätsgrenzen beim Heliotropismus.

	Obere Grenze	Optimum		Untere Grenze
Vicia sativa. Epicotyles Stengelglied[1]	204 . .	0·44	. . jedenfalls bedeutend unter	0·008
Lepidium sativum. Hypocotyles „	816 . .	0·25—0·11	. . . . . „	0·008
Pisum sativum. Epicotyles „	210 . .	0·11	. . . . . „	0·008
Vicia Faba „ „	123 . .	0·16	. . . . .	0·012
Phaseolus multiflorus „ „	123 . .	0·11	. . . . .	0·008
Helianthus annuus. Hypocotyles „	330 . .	0·16	. . . . .	0·027
Salix alba. Etiolirte Triebe	über 400 . .	6·25	. . . . .	1·560.

Aus den angestellten Beobachtungen lassen sich folgende zwei Sätze ableiten:

1. Die heliotropischen Effecte erreichen unter den Bedingungen des Wachsthums bei einer gewissen Intensität des Lichtes ihr Maximum; von hier an werden die heliotropischen Wirkungen sowohl bei Abnahme als Zunahme der Lichtstärke kleiner und erreichen endlich den Werth Null. Verschiedene Pflanzen verhalten sich in dieser Beziehung nur insoferne verschieden, als die Zahlenwerthe für die obere und untere Grenze und das Optimum des Heliotropismus untereinander verschieden sind.

2. Die obere Grenze der Lichtintensität für den Heliotropismus ist entweder grösser oder kleiner als jene Lichtstärke, bei welcher die betreffenden Pflanzentheile eben noch wachsen. Heliotropisch sehr empfindliche Pflanzentheile gehören der ersteren, weniger empfindliche der letzteren Kategorie an.

Bei der grossen Verschiedenheit, welche verschiedene Pflanzentheile in Betreff der heliotropischen Empfindlichkeit darbieten, ist nicht zu bezweifeln, dass Organe existiren, bei welchen die obere Lichtintensitätsgrenze für Heliotropismus mit jener für das Längenwachsthum zusammenfällt. In diesem speciellen Falle

[1] Bei den Keimstengeln wurde aus oben angeführten Gründen stets eine der Flanken zur Lichtseite genommen, und auf so orientirte Stengel beziehen sich obige Zahlen. Bei den Trieben von *Salix* differirt die heliotropische Empfindlichkeit der einzelnen Stengelseiten in so ausserordentlich geringem Grade, dass die Feststellung der diesbezüglichen Unterschiede grosse Schwierigkeiten macht. Für die oben mitgetheilten Versuche mit *Salix* war es demnach gleichgiltig, welche Seite zur Lichtseite gewählt wurde.

Digitized by Google

wäre die in Folge des Durchganges des Lichtes durch den krümmungsfähigen Pflanzentheil zu Stande kommende Schwächung des Lichtes gerade ausreichend, um eine Beschleunigung des Längenwachsthums an der Hinterseite des Organs zu verursachen. Ist bei einem Pflanzentheile die Lichtabsorption schwächer als in dem zuletzt genannten Falle, so wird die grösste Lichtintensität für das Zustandekommen des Heliotropismus bei diesem Pflanzentheile geringer sein als für das Längenwachsthum; ist sie aber grösser, so wird der umgekehrte Fall eintreten. Diese Folgerung bezieht sich aber selbstverständlich nur auf die Absorption solcher Strahlen, welche die heliotropische Krümmung bewirken.

Es entsteht nun die Frage, ob die Schlussfolgerungen, welche hier auf Grund von im Gaslichte vorgenommenen Versuchen gezogen wurden, auch auf solche Pflanzentheile übertragen werden dürfen, welche unter dem Einflusse des natürlichen Lichtes stehen. Schon von vornherein ist dies wohl kaum zu bezweifeln. Es ist ja lange her bekannt, dass manche heliotropisch beugungsfähigen Pflanzentheile in sehr schwachem diffusen Lichte sich nicht krümmen. Etiolirte Weidenzweige sind ein vorzügliches Materiale zur Feststellung dieser Thatsache. Wenn nicht ein sehr kräftiges diffuses Tageslicht oder Sonnenlicht auf dieselben wirkt, so krümmen sie sich innerhalb eines Tages gar nicht. In sehr schwachem Tageslichte zeigen dieselben keine Spur von Heliotropismus. Dass mit zunehmender Lichtstärke bis zu einem gewissen Grade die heliotropischen Krümmungen befördert werden, ist nicht minder bekannt. Hingegen ist, soviel mir bekannt, bis jetzt noch nicht untersucht worden, ob die Intensität des Tages- und directen Sonnenlichtes sich soweit steigern könne, dass selbst bei sonst günstigen Vegetationsbedingungen geradezu gar kein Wachsthum mehr stattfindet.

Zur Lösung dieser Frage habe ich folgenden Versuch angestellt. An Stengeln von Wickenkeimlingen, welche letztere in drei Thongeschirren in Erde wurzelten, wurden innerhalb der Zone des stärksten Wachsthums Stücke in der Länge eines Centimeters mit Tusch bezeichnet. Ein Gefäss, in welchem die Keimlinge völlig vertical standen, wurde der Einwirkung des directen Sonnenlichtes ausgesetzt; dessgleichen ein zweites Gefäss, in welchem aber die Keimlinge stark geneigt, fast horizontal aufgestellt wurden, so dass die Sonne während des ganzen Versuches ihre Strahlen nahezu senkrecht, stets aber unter sogenannten guten Winkeln auf die Keimstengel fallen liess. Ein drittes Gefäss wurde ebenfalls so aufgestellt, dass die Keimlinge fast genau horizontal lagen; dieses wurde mit einem innen und aussen mattschwarz emaillirten Glasgefässe überdeckt. Die Lufttemperatur während des Versuches betrug 24—26° C., die Temperaturanzeige am Thermometer mit geschwärzter Kugel 28—31° C. Unter der Glasglocke herrschte eine Wärme von 25—29° C. Innerhalb $7^1/_2$ Stunden, während welcher Zeit die beiden ersten Gefässe fortwährend von der Sonne getroffen wurden, betrug der Zuwachs an der markirten Stelle der aufrechten Keimlinge 0·5—1·2 Millim., an den horizontalen war kein Zuwachs direct zu bemerken; nicht einmal die Schattenseite des Organs liess einen Zuwachs erkennen, denn die Stengel zeigten auch nicht eine Spur von geotropischer Aufwärtskrümmung, während die verdunkelten Keimlinge schon nach Verlauf einer Stunde eine sehr deutliche Aufwärtskrümmung erkennen liessen; nach $7^1/_2$ Stunden standen die obere Stengelenden der verdunkelten Keimlinge mit den nutirenden Spitzen aufrecht, der Zuwachs innerhalb der markirten Zone betrug 2·5—3·1 Millim.

Aus diesen Beobachtungen geht deutlich hervor, dass das Sonnenlicht das Längenwachsthum der Organe völlig zu sistiren vermag, dass aber die jungen Stengel, die ja bekanntlich in der Regel stark negativ geotropisch sind, hierin einen Schutz gegen die das Längenwachsthum hemmende Kraft des Sonnenlichtes besitzen. Auch führt ja der positive Heliotropismus zu Stellungen der Stengel gegen das Licht, bei welchem das Längenwachsthum relativ begünstigt ist.[1]

Die in diesem Capitel angeführten Beobachtungen geben auch einigen Aufschluss über die Beziehungen, welche zwischen Lichtstärke und Längenwachsthum der Stengel statthaben. Einige dieser Beobachtungen geben direct die Lichtintensitäten an, bei welchen das Längenwachsthum stille steht. Jene Lichtintensitäten,

[1] Vgl. Wiesner. Die undulirende Nutation. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Bd. 77, I. Abth. Jänn. 1878, Sep. p. 6.

Digitized by Google

bei welchen der Heliotropismus sein Ende erreicht, sind zweifellos jenen Lichtstärken gleich, bei welchen die Pflanze nicht mehr durch Wachsthum reagirt, denen gegenüber sich der betreffende Pflanzentheil verhält, als stünde er in vollkommener Finsterniss. Diese untere Lichtintensität ist für verschiedene Pflanzentheile höchst verschieden, wie beispielsweise die Werthe, welche bei den etiolirten Weidenzweigen und bei *Phaseolus multiflorus* hierüber gefunden wurden, belegen.

Dass man die oberen Intensitätsgrenzen für Heliotropismus und Längenwachsthum benützen könnte, um den in Folge Absorption des Lichtes seitens der Gewebe eingetretenen Verlust an solchen Lichtstrahlen, welche auf das Längenwachsthum der Organe wirken, zu ermitteln, liegt auf der Hand. Doch halte ich meine Versuche, die ja zunächst einem anderen Zwecke zu dienen hatten, für nicht genau genug, um derartige Bestimmungen durchführen zu können. Für diesen Zweck müsste eine noch sorgfältigere Auswahl des Versuchsmaterials getroffen werden, und wäre es ferner unerlässlich, in noch kleineren Abständen von einander, als es in meinen Versuchen der Fall war, die Pflanzen aufzustellen.

Noch wäre zu bemerken, dass die untere Grenze der Lichtintensität für den Heliotropismus sich auch durch Feststellung der unteren Grenze der Lichtstärke für die Retardirung des Längenwachsthums der beugungsfähigen Stengel auffinden liesse. Ich habe diesen Weg des Versuches allerdings auch betreten, bin aber nicht zu befriedigenden Resultaten gekommen, da die einzelnen Versuchspflänzchen selbst einer und derselben Pflanzenart im Längenwachsthum allzusehr variiren. Stelle ich nämlich eine Flucht von Keimlingen der Kresse auf Rotationsapparaten hinter der Normalflamme so auf, dass jeder derselben, aufrecht wachsend, allseitig gleichmässig beleuchtet ist, so finde ich allerdings, das von dem Keimling an, welcher eben schon Längenwachsthum zeigt, alle übrigen mit der Entfernung von der Flamme eine Zunahme des Längenwachsthums bis zu einer gewissen Entfernung erkennen lassen. Allein die Individualität der Pflänzchen spielt eine zu grosse Rolle, als dass sich genau die Entfernung von der Flamme angeben liesse, in welcher die Lichtstärke so gering ist, dass sie sich den Keimlingen gegenüber wie Dunkelheit verhält; mit anderen Worten: es lässt sich auf diese Weise nicht genau ermitteln, bei welcher Lichtstärke die Retardirung des Längenwachsthums der Stengel aufhört.

In dem Capitel über Zusammenwirken vom Heliotropismus und Geotropismus wird gezeigt werden, dass behufs Feststellung der unteren Grenze der Lichtstärke für den Heliotropismus die im Vorhergegangenen ermittelten Werthe noch einer Correctur bedürfen, indem bei gewissen Beleuchtungsverhältnissen, namentlich bei schwacher Beleuchtung, der negative Geotropismus dem positiven Heliotropismus merkbar entgegenwirkt. Auf die an der oberen Grenze der Lichtstärke stattfindenden heliotropischen Erscheinungen hat indess der Geotropismus keinen Einfluss, wie in dem bezeichneten Capitel gezeigt werden soll. —

Alle bisher mitgetheilten Versuche bezogen sich auf positiv heliotropische Organe. Was die negativ heliotropischen Pflanzentheile anlangt, so herrschen hier wohl dieselben Beziehungen zwischen Lichtintensität und den heliotropischen Effecten. Es gelang mir indes bloss in dem hypocotylen Stengelgliede von *Viscum album*, den Wurzeln von *Hartwegia comosa* und *Sinapis alba* passende Versuchsobjecte zur Entscheidung dieser Frage zu finden.

Von meinem die Keimpflanze von *Viscum album* betreffenden Versuche sei hier Folgendes bemerkt. Herr Dr. Peyritsch, der sich mit der Entwicklung der Mistel seit langer Zeit eingehend beschäftigt, theilte mir mit, dass die Samen derselben bei uns blos vom April bis Mai zum Keimen zu bringen sind, und dass Wachsthum sowohl, als negativ heliotropische Krümmung des hypocotylen Stengelgliedes erst in einem nicht zu schwachen diffusen Lichte stattfindet. Herr Dr. Peyritsch lässt die Samen auf trockenem Fichtenholzbrettchen so keimen, dass eine Schmalseite der Samen dem Lichte zu-, die andere von demselben abgewendet ist. Auf diese Weise lässt sich, wie ich mich durch viele Versuche überzeugte, sowohl das Längenwachsthum als der negative Heliotropismus des hypocotylen Stengelgliedes sehr schön und sicher constatiren. Bei meinen im Gaslichte vorgenommenen Versuchen verfuhr ich theils auf dieselbe Weise, theils benützte ich jene Gefässe, die ich zum Studium der heliotropischen Erscheinungen der Wurzeln verwende. Es sind dies cylindrische Glas-

Digitized by Google

gefässe, welche aussen und innen bis auf einen schmalen verticalen Streifen schwarz und matt emaillirt sind. Durch Hartkautschukplatten, welche mit Ringen aus gewöhnlichem Kautschuk aussen am Glase befestigt sind, lässt sich die Lichtöffnung beliebig verengern. An der Innenseite des nicht emaillirten Streifens wurden Anfangs Mai frisch aus den Früchten genommene Mistelsamen festgeklebt, die Gefässe in bestimmten Entfernungen von der Normalflamme aufgestellt, und zwar so, dass die Öffnung des Glases nach oben sah. Dies ist wohl zu beachten, denn im feuchten Raume gehen die Samen durch Verschimmlung rasch zu Grunde. Die in der Nähe der Normalflamme in den genannten Gefässen aufgestellten Samen brachten in 2—3 Wochen kräftige hypocotyle Stengelglieder von intensiv grüner Farbe zur Entwicklung, welche eine Länge von 4—12 Mm. erreichten und ausgesprochenen negativen Heliotropismus zeigten. In weiterer Entfernung von der Flamme verkümmerten die Organe und in einer Entfernung von 40 Cm. war gar kein Wachsthum mehr zu bemerken.

Zu meinen Versuchen dienten Samen von *Viscum*, welches auf Laubbäumen schmarotzte; derartige Samen führen, wie Dr. Peyritsch fand, in der Regel zwei Embryonen. In den Versuchen, welche ich in den genannten Glasgefässen ausführte, kamen die beiden Embryonen eines Samens zur gleichen Entwicklung; beide zeigten negativen Heliotropismus. Von den auf dem Brettchen gezogenen im Profil aufgestellten Samen entwickelte sich selbst in der Nähe der Flamme nur der dem Lichte zugewendete Embryo, der im Schatten stehende nicht; das hypocotyle Stengelglied des ersten krümmte sich sehr deutlich convex gegen das einfallende Licht.

In einer Lichtstärke = 40·9 findet noch sehr lebhaftes Wachsthum und deutlich ausgesprochener negativer Heliotropismus statt; in einer Lichtintensität = 22 beginnt letzterer zu erlöschen und ist nur noch ein schwaches Längenwachsthum wahrnehmbar. Bei einer Lichtstärke = 10·8 steht sowohl Wachsthum als Heliotropismus des hypocotylen Stengelgliedes völlig stille.

Meine Versuche lehren also, welche relativ grosse Lichtstärke für das Wachsthum und den negativen Heliotropismus dieses Organes erforderlich sind. Die Lichtstärke = 22 ist als die untere Grenze für den negativen Heliotropismus des hypocotylen Stengelgliedes der Mistel anzusehen. Das Optimum und die obere Grenze der Lichtstärke für den Heliotropismus dieses Organes konnten bei meiner Art der Versuchsanstellung nicht gefunden werden.

Wurzeln von *Hartwegia comosa*, welche im Wasser vertical nach abwärts wuchsen, zeigten in einer Entfernung von 40 Cm. von der Flamme noch sehr starken negativen Heliotropismus, bei einer Entfernung von 105 Cm. aber nur mehr sehr schwachen, bei 130 Cm. Distanz keine Spur mehr von Heliotropismus. Die untere Intensitätsgrenze ist hier und ebenso bei den Keimwurzeln von *Sinapis alba* etwas kleiner als 1. Optimum und obere Grenze der Lichtstärke konnten auch bei diesen Versuchsobjecten nicht ermittelt werden.

Ein Versuch über die Anwendung des Heliotropismus in der Photometrie.

Zahlreiche in diesem Capitel mitgetheilte Daten zeigen die ausserordentliche Verschiedenheit, welche verschiedene Pflanzentheile selbst unter gleich günstigen Vegetationsbedingungen in Betreff ihrer heliotropischen Empfindlichkeit darbieten.

Schon Payer (s. oben p. 13) hat auf die grosse Lichtempfindlichkeit heliotropischer Pflanzentheile aufmerksam gemacht und die Ansicht ausgesprochen, dass man dieselben als Photometer benützen könnte. Besondere Versuche hierüber hat weder er, noch meines Wissens irgend ein Anderer mitgetheilt.

Nur um eine Andeutung darüber zu geben, dass diese Idee Payer's eine practische Bedeutung gewinnen kann, wenn sie in zweckmässiger Weise in Angriff genommen werden würde, theile ich hier einen Versuch mit, welcher lehrt, dass man durch heliotropische Versuche eine feinere Leuchtkraftbestimmung als durch das Bunsen'sche Photometer auszuführen im Stande ist.

Zwischen zwei 3 Met. von einander entfernten Flammen, die nach Bestimmung mit dem genannten Photometer völlig gleiche Leuchtkraft (= 5·5 Normalkerzen[1]) hatten, wurde je ein Keimling von Saatwicke oder

[1] Die Genauigkeit der angewendeten Methode ging bis auf 0·15 Normalkerze.

Digitized by Google

Schminkbohne aufgestellt. Der Keimstengel wendete seine Flanke der Flamme zu und stand mit letzterer genau in einer Linie. Ein Keimling der Wicke wurde genau 1·5 Met. von jeder der beiden Flammen entfernt aufgestellt. Dennoch wendete er sich gegen eine der Flammen. Der Versuch wurde fünfmal mit demselben Erfolge wiederholt, ergab also, dass eine der Flammen eine grössere Leuchtkraft hatte als die andere. Durch andere Versuche mit demselben Versuchsobjecte überzeugte ich mich, dass man von dem geometrischen Halbirungspunkt der Entfernung der Flammen sich um 4—6 Mm. entfernen musste, um denjenigen Punkt zu finden, in welchem die Leuchtkraft beider Flammen als gleich sich darstellte.

Um den Unterschied in der heliotropischen Empfindlichkeit verschiedener Pflanzentheile anschaulich zu machen, bemerke ich, dass ein Keimling der Schminkbohne 15 Cm. vom Mittelpunkte zwischen beiden Flammen gegen eine derselben vorgeschoben werden konnte, ohne dass sich der Keimstengel derselben zugewendet hätte. Es ist also ersichtlich, dass zu den photometrischen Versuchen nicht alle Pflanzen gleich brauchbar sind.

Zweites Capitel.

Beziehung zwischen Brechbarkeit der Strahlen und Heliotropismus.

Der historische Theil dieser Monographie wird zur Genüge gezeigt haben, welcher Aufwand an Beobachtungen gerade an die Lösung dieser Frage gewendet wurde; derselbe lehrt aber anderseits auch, dass in der neuerlichen Behandlung dieser Frage eher ein Rückschritt als ein Fortschritt zu bemerken ist.

Nach Gardner wären alle leuchtenden Strahlen des Lichtes und nur diese bei der Erscheinung des Heliotropismus betheiligt; nach Dutrochet und Pouillet, ferner nach Guillemin und nach N. J. C. Müller alle Strahlen des Lichtes, also auch die ultrarothen und die ultravioletten. Hofmeister läugnet die Wirksamkeit der ultrarothen Strahlen beim Heliotropismus, nimmt aber doch gegen das rothe Ende des Spectrums einen weiterreichenden Einfluss an als Sachs, indem er hinter Lösungen von doppeltchromsaurem Kali eine positive Beugung der Stengel von *Erysimum Perofskianum* angibt. Der Sachs'schen Ansicht — welche sich so ziemlich mit der alten Payer'schen deckt — zufolge rufen nur die Strahlen der stärker brechbaren Hälfte des Spectrums, nämlich die Strahlen von Violett bis zur Mitte von Grün heliotropische Wirkungen hervor. Diese Ansicht ist gegenwärtig die herrschende.

Bei derartigen Widersprüchen wird es für jenen Forscher, der in der genannten Frage entscheiden soll, zur unabweislichen Pflicht, Experimente von zwingender Beweiskraft zu liefern, und womöglich einfache, leicht zu wiederholende Experimente, welche es jedem mit physikalischem Experimentiren einigermassen Vertrauten gestatten, sich von dem wahren Sachverhalt zu überzeugen.

Ich theile zunächst einige Versuche mit, welche folgende Fragen stricte lösen:

1. Rufen die starkbrechbaren Strahlen (vom Ultraviolett bis etwa in die Mitte von Grün) heliotropische Wirkungen hervor?

2. Wie verhalten sich heliotropisch krümmungsfähigen Organen gegenüber Strahlen, welche leuchten, aber gar keine photographische Wirkung (auf Silbersalze) ausüben?

3. Wie verhalten sich die von allen leuchtenden Strahlen befreiten dunklen Wärmestrahlen beim Processe des Heliotropismus?

Die bekannten Versuche, unter Anwendung eines Lichtes, welches schwefelsaures Kupferoxydammoniak passirte (die von mir verwendete Lösung liess für die im Experimente herrschende Lichtstärke alles Licht hindurch von 65 bis Ultraviolett)[1] heliotropische Krümmungen hervorzurufen, glücken leicht und sicher. Lässt man zudem das Licht, bevor es in diese Lösung eintritt, durch ein mit Wasser gefülltes Glasgefäss mit planparallelen Wänden gehen, um sämmtliche dunklen Wärmestrahlen zur Absorption zu bringen, so bleibt der günstige Erfolg gleichfalls nicht aus. Sowohl im Sonnenlichte, als im hellen oder schwachen diffusen Tages-

[1] Die zur Charakterisirung der Absorptionsspectra angeführten Zahlen beziehen sich auf die Scale des Flammenspectrums in Roscoe's allgemein verbreitetem Lehrbuch der Chemie.

Digitized by Google

lichte, im hellen und schwachen Gaslichte (hier bei sehr empfindlichen Pflanzen selbst bei einer unter 0·008[1] liegenden Lichtstärke) kommen durch die starkbrechbaren Strahlen heliotropische Krümmungen leicht und sicher zu Stande. Schon dies lässt vermuthen, dass die starkbrechbaren Strahlen beim Heliotropismus in erster Linie betheiligt sind.

Um nun zu entscheiden, ob leuchtende aber photographisch völlig unwirksame Strahlen Heliotropismus hervorzurufen im Stande sind, habe ich folgende Versuche angestellt. Hinter einer dicken Wasserschichte, welche die ultrarothen Strahlen meiner Normal-Gasflamme vollständig absorbirte, wurde ein Dunkelkasten aufgestellt, in dessen Fenstern eine Glascuvette so eingesetzt war, dass das Licht in den dunkeln Raum nur durch diese eindringen konnte. Die Cuvette war mit einer Lösung von doppeltchromsaurem Kali gefüllt, welche bei der angewendeten Schichtendicke (1·5 Cm.) blos Licht von 0 bis 65 durchliess. Im Kasten wurde knapp hinter der Cuvette ein Stück von dem zu physikalischen und thierphysiologischen Zwecken häufig angewendeten „lichtempfindlichen Papier"[2] vertical aufgestellt. Die Cuvette stand 35 Cm. von der Normalflamme entfernt. Nach dreitägiger Einwirkung des Gaslichtes zeigte sich an dem Papier noch keine Spur einer Färbung. Zur Charakterisirung der Lichtempfindlichkeit des Papiers sei angeführt, dass es frei exponirt im Sonnenlichte sich schon nach einigen Minuten, im hellen diffusen Tageslichte in 2—4 Stunden, im Gaslichte der Intensität = 1 in 20 Tagen schwärzt.[3] Nachdem ich mich so überzeugte, dass in den Dunkelkasten kein seitliches Licht eindrang, und auch das durch das Kalibichromat gegangene Licht keine Spur photographischer Wirkung ausübte, brachte ich aufrechte, völlig etiolirte Keimlinge von Wicken (*Vicia sativa*), Schminkbohnen, Kresse, Sonnenblumen und Lein in den Dunkelkasten. Die Entfernung zwischen Flamme und Keimling betrug selbstverständlich bei allen Versuchen constant 35 Cm.

Die Versuche mit Wicken hatten bei fünfzehnmaliger Wiederholung des Versuchs stets das gleiche Resultat: es stellte sich in diesem Lichte deutlicher positiver Heliotropismus ein, und zwar gleichgiltig, ob eine der Flanken, oder die Hinter- oder Vorderseite der Stengel beleuchtet wurde. Bei *Phaseolus multiflorus* tritt aber nur, wenn die Hinterseite der Keimstengel beleuchtet wird, Heliotropismus ein; ähnlich so verhielten sich auch die Keimlinge von *Helianthus annuus*, die für diese Versuche sehr ungeeignet sind, da die einzelnen Individuen ein sehr ungleiches Verhalten erkennen lassen. Die hypocotylen Stengelglieder der Kresse krümmten sich bei dieser Beleuchtung nur schwach; Leinkeimlinge blieben aufrecht.

Ich wählte zu vorstehenden Versuchen als absorbirende Flüssigkeit eine Lösung von doppeltchromsaurem Kali, da dieselbe jedem Pflanzenphysiologen heute zur Hand ist. Schöner gelingen die Versuche mit Eisenrhodanid, oder einem Gemenge von übermangansaurem und doppeltchromsaurem Kali, welche nur bestimmte Antheile von Roth hindurchlassen. Selbst nach 20tägiger Einwirkung des Gaslichtes zeigte sich an dem hinter diesen Lösungen aufgestellten lichtempfindlichen Papieren keine Spur einer Färbung. Trotzdem krümmen sich Wickenkeimlinge, ja selbst Bohnenkeimlinge, in jeder Lage sehr stark diesem Lichte zu; auch Kresse- und Leinkeimlinge lassen deutliche positive Beugungen erkennen. (Auf die auffällige Erscheinung, dass rothes Licht eine stärkere heliotropische Wirkung ausübt als rothes noch mit Orange, Gelb und etwas Grün gemischtes Licht, komme ich in diesem Capitel noch zurück.)

Nicht minder sicher lassen sich alle diese Versuche in den bekannten, zuerst von Senebier[4] zu pflanzenphysiologischen Zwecken verwendeten sogenannten doppelwandigen Glasglocken ausführen. Für heliotropische Untersuchungen verwende ich aber diese Glocken in der Weise, dass ich in den Innenraum einen oben geschlossenen, unten offenen, vorn mit breiter Öffnung versehenen geschwärzten Pappencylinder einführe,

---

[1] Über die zur Messung der Lichtstärke eingeführte Einheit s. das vorige Capitel.

[2] Von R. Talbot in Berlin.

[3] Ich bemerke, dass der Grad der Schwärzung nicht nur von der chemischen Lichtstärke, sondern auch, wie ich mich überzeugte, von der Feuchtigkeit der Luft abhängig ist. Für genauere Vergleiche der photographischen Wirkungen verschiedene Lichtarten schliesse ich — bei Gaslicht — Streifen des Papiers zwischen dünne Glimmerplatten, die an den Rändern mit Canadabalsam verklebt sind, ein.

[4] Physik.-chem. Abhandl. Deutsche Übers. 1785, I, p. 7.

Digitized by Google

welcher so über die Versuchspflanze gestürzt wird, dass sie blos von vorn, nicht von oben, hinten und den Seiten Licht empfängt.

Die mitgetheilten Versuche lehren auf das bestimmteste, dass die Pflanzen von grosser, aber auch solche von mittlerer heliotropischer Empfindlichkeit auch in einem schwach brechbaren Lichte, das gar keine photographische Wirkung ausübt, sich dem Lichte entgegen krümmen.

Folgender Versuch liefert den unumstösslichen Beweis, dass auch die dunklen Wärmestrahlen heliotropisch wirksam sind.

Tyndall[1] hat bekanntlich zuerst gezeigt, dass durch eine concentrirte Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff die ganze dunkle Wärme hindurchgeht, aber alle leuchtenden Strahlen absorbirt werden, selbst wenn die Schichtendicke der Lösung nur eine geringe ist.[2] Dass durch eine dünne, aus einem Steinsalzkrystall geschnittene Platte fast die ganze dunkle Strahlung hindurchgeht, ist bekannt.[3]

Ich liess nun ein mit Glasstöpsel verschliessbares Glasfläschchen mit planparallelen Wänden und rechteckigem Querschnitt so herrichten, dass die breiten Glaswände durch 1·5 Mm. dicke Platten aus klarem Steinsalz ersetzt wurden. Die Entfernung beider Steinsalzplatten von einander betrug 9 Mm. Das Fläschchen wurde mit einer concentrirten Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff gefüllt, welche keine Spur von leuchtenden Strahlen, aber in Entfernungen von 25—45 Cm. von der Flamme nach thermometrischen Versuchen die ganze dunkle Wärme hindurchliess. Dieses Fläschchen setzte ich in das Fenster eines Dunkelkastens so ein, dass keine Spur fremden Lichtes in den letzteren eindringen konnte. In den Kasten wurden zuerst Keimlinge von *Vicia sativa* gebracht, welche genau 35 Cm. von der Flamme entfernt standen. Nach einigen Stunden waren alle Keimlinge der Flamme zugewendet. Mehrmalige Wiederholung gab dasselbe Resultat. Kressekeimlinge zeigen unter diesen Verhältnissen ebenfalls meist deutlichen Heliotropismus. Ebenso Keimlinge von Sonnenblume und Gerste. Blüthenschäfte des Schneeglöckchens hatten nach zweitägigem Verweilen im Dunkelkasten ganz entschieden sich dem Lichte zugeneigt. Unter zahlreichen Keimlingen von Lein (*Linum usitatissimum crepitans*) fanden sich einzelne, welche deutlich heliotropisch wurden. Die anderen wuchsen völlig gerade aufwärts.

Diese Versuche gelingen fast ebenso schön bei Anwendung einer mit Jodschwefelkohlenstoff gefüllten Senebier'schen Glocke, wenn nur durch den oben angeführten matt geschwärzten Cylinderschirm die Reflexe der Wärmestrahlen möglichst hintangehalten werden. Verwendet man als Quelle der Strahlung Gasflammen, so ist es nöthig, sich mit dem Apparate möglichst in der Nähe der Flammen zu halten, da die Wände der Glasglocke einen Theil der dunklen Wärme absorbiren; jedenfalls wird es gut sein, sich vorerst mittelst eines Thermometers mit geschwärzter Kugel und eines vor Strahlung geschützten Thermometers davon zu überzeugen, dass in der Entfernung von der Flamme, in welcher der Versuch vorgenommen werden soll, noch die Wirkung der dunklen Strahlen nachweisbar ist. Sehr schön gelingen diese Versuche, namentlich mit etiolirten Wickenkeimlingen auch im Sonnenlichte; nur hat man dabei zu berücksichtigen, dass das Temperaturoptimum für das Wachsthum der Wickenstengel nicht zu weit überschritten wird, weil sonst die heliotropischen Effecte zu gering ausfallen.

Aus diesen Beobachtungen geht auf das unzweifelhafteste hervor, dass auch die dunklen Wärmestrahlen Heliotropismus hervorzurufen vermögen.

Man sieht also — und es ist nach den vorstehend mitgetheilten Versuchen jeder Zweifel an der Richtigkeit dieses Satzes ausgeschlossen — dass nicht nur die stärker brechenden,

---

[1] Pogg. Annalen, Bd. 124.

[2] Über die Verwendung dieser Lösung zu pflanzenphysiologischen Zwecken, s. Déhérain. Ann. d. sc. nat. 5. sér. Botanique, T. XII; ferner Wiesner: Einfluss des Lichtes auf die Transspiration, p. 14 ff. und Entstehung des Chlorophylls p. 39 ff.

[3] Nach Melloni's Untersuchungen lässt eine Steinsalzplatte von 2·6^{mm} Dicke, 92 Proc. dunkler Wärme hindurch. S. Wüllner, Experimentalphysik, III, p. 168.

Digitized by Google

sondern auch die schwächer brechenden Strahlen des Sonnenspectrums heliotropische Kraft besitzen.

Versuche über die Vertheilung der heliotropischen Kraft im Spectrum unter Anwendung von absorbirenden Medien.

Nach den vorstehend mitgetheilten Beobachtungen hat es den Anschein, dass die heliotropische Kraft des Lichtes über das ganze Spectrum verbreitet ist. Um nun die Regionen des Spectrums, welche thatsächlich Heliotropismus hervorrufen, und die Stärke, mit welcher diese Strahlengattungen bei dem genannten Process wirken, kennen zu lernen, habe ich zweierlei Wege eingeschlagen: die Prüfung im objectiven Spectrum und Versuche mit absorbirenden Medien.

Der erste Weg scheint auf den ersten Blick der zweckmässigere. Allein mit Recht hat schon Sachs[1] die grossen Vortheile hervorgehoben, welche farbige Schirme gegenüber dem Spectrallicht darbieten. Der Hauptvortheil ist der, dass man vom Wetter unabhängig ist, indem die Versuche auch in diffusem Lichte durchgeführt werden können. Man kann also täglich beobachten, und kann die Versuche meist so lange ausdehnen, als es nöthig ist, namentlich bei Verwendung von künstlichem Lichte, und dieser Vortheil ist bei den meist so träge verlaufenden physiologischen Processen der Pflanzen nicht genug hoch anzuschlagen. Aber auch die Versuche im objectiven Spectrum haben ihren Werth, und sind, wenigstens derzeit, in gewissen den Heliotropismus betreffenden Fragen unersetzlich; auch muss für die Spectralversuche das Versuchsobject sorgfältig ausgewählt werden, nämlich Pflanzen von hoher heliotropischer Empfindlichkeit, bei welchen zudem die Krümmungen sich rasch vollziehen. Wenn Sachs durch Anwendung absorbirender Medien, betreffend die Beziehung zwischen Brechbarkeit der Strahlen und Heliotropismus zu ungenauen und zum Theile unrichtigen Resultaten gelangte, so ist der Grund hiefür nur darin zu suchen, dass er blos mit zwei Flüssigkeiten arbeitete, nämlich mit Kupferoxydammoniak und doppeltchromsauren Kali, welche letztere, wenn nicht sehr empfindliche Pflanzen benützt werden, den Beobachter leicht irre führen kann, wie die späteren Mittheilungen noch genauer darlegen werden.

Da mit Gläsern, wie ich mich überzeugte — von rothem Überfangglas (Rubinglas) abgesehen — nichts anzufangen ist, da selbe die verschiedensten Lichtgattungen durchlassen, trachtete ich Flüssigkeiten zu finden, die bestimmte kleine Antheile des Spectrums hindurchlassen und alles Andere vollständig absorbiren. Was ich in der Literatur darüber auffinden konnte, habe ich benützt, und zudem mehr als hundert verschiedene Substanzen auf ihre Lichtdurchlässigkeit geprüft. Im Nachstehenden theile ich die Lösungen und Lösungsgemische mit, welche dem angestrebten Zwecke entsprechen, und die wohl noch für andere physiologische und physikalische Zwecke sich eignen dürften, und bemerke nur noch, dass ich, wenn die gleiche Absorption durch zwei verschiedene Körper zu erzielen ist, die im Preise sehr differiren, ich blos die billigere Substanz nenne, weil selbe in der Regel auch viel leichter käuflich zu bekommen ist.

1. Um dunkle Wärmestrahlen, befreit von allen leuchtenden Strahlen, zu bekommen, benütze ich die schon oben genannte Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff.

2. Für Roth von der Brechbarkeit $A—B$ verwende ich ein Lösungsgemisch von übermangansaurem und doppeltchromsaurem Kali. Eine concentrirte Lösung von ersterem wird so lange verdünnt, bis für die gewünschte Schichtendicke der Flüssigkeit Roth von $A—B$ zu sehen ist; hierauf wird nur so viel doppeltchromsaures Kali hinzugesetzt, bis das im Spectrum des erstgenannten Salzes erscheinende Blau-Violett völlig ausgelöscht ist.

3. Für Roth der Brechbarkeit $B—C$ benütze ich, wie schon bei früheren Untersuchungen, eine Lösung von Aescorceïn.[2]

---

[1] Lehrbuch, 3. Aufl., p. 671.

[2] S. Wiesner, Unters. über die Beziehung des Lichtes zum Chlorophyll. Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wissensch. Bd. 69 (April 1874). Da ich diese kostbare Substanz käuflich nicht erwerben konnte (das bei früheren Untersuchungen von

Digitized by Google

4. Für dunkle Wärme und Roth bis B kann eine verdünntere Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff benützt werden.

5. Eine wässerige Eisenrhodanidlösung, welche Roth von B—40 durchlässt.

6. Eine ammoniakalische Eosinlösung, die Alles bis auf a—C_{40} absorbirt.

7. Eine Mischung von essigsaurem Uranoxyd-Nickeloxyd mit doppelchromsaurem Kali; lässt Orange und Gelb mit Grün und eine Spur von Roth hindurch.

8. Doppeltchromsaures Kali. Alle schwächer brechenden Lichtstrahlen von 0 bis 65 werden durchgelassen.

9. Ein Gemisch von schwefelsaurem Kupferoxydammoniak und doppeltchromsaurem Kali; lässt in passender Verdünnung nur Grün, und zwar fast das ganze Grün hindurch, nämlich von 60—80.

10. Berlinerblau in wässeriger Oxalsäure gelöst, lässt blos hindurch E—100, also vorwiegend Blau, ferner etwas Grün.

11. Schwefelsaures Kupferoxydammoniak. Alle brechbaren Strahlen werden durchgelassen bis zu 65.

Da die Versuche im Gaslichte vorgenommen werden sollten, so wurde bei der spectroskopischen Prüfung der Flüssigkeiten die Normalflamme als Lichtquelle verwendet.

Da kein Medium bekannt ist, welches blos ultraviolette Strahlen hindurchlässt, und ich nicht im Stande war, trotz vielfältiger Versuchen, mittelst absorbirender Medien reines Gelb und Antheile von Violett zu bekommen, so musste die Entscheidung über die Wirksamkeit dieser Strahlen beim Heliotropismus den Versuchen im objectiven Sprectrum vorbehalten bleiben.

Die Versuchspflanzen standen entweder in Dunkelkästen oder in den Senebier'schen Glocken. Im ersteren Falle befand sich die farbige Lösung in einer Cuvette mit planparallelen Wänden und wurde die Cuvette in das Fenster so eingesetzt, dass kein fremdes Licht eindringen konnte. Bei Verwendung der Glocken befanden sich im Innern derselben die oben schon beschriebenen geschwärzten Cylinderschirme.

Ich theile zunächst die mit der Wicke ausgeführten Versuche mit; dieselben sind unter allen meinen diesbezüglichen Experimenten die lehrreichsten, weil die ausserordentlich grosse heliotropische Empfindlichkeit dieses Objectes die Prüfung des Einflusses aller Strahlengattungen auf die Beugung der Pflanzen im Lichte gestattet, während heliotropisch wenig empfindliche Pflanzen nur innerhalb einer engbegrenzten Partie des Spectrums positive Resultate geben und in anderen Regionen sich so verhalten, als ständen sie in völliger Finsterniss.

Die Keimlinge der *Vicia sativa* wurden in tiefer Finsterniss (unter undurchsichtigen Recipienten, die in gut schliessenden Holzschränken aufgestellt waren) aufgezogen und zum Versuche verwendet, wenn die epicotylen Stengelglieder eine Höhe von 1—1·5 Cm. erlangt hatten. Die Pflänzchen standen in Thongeschirren, welche genau bis an den Rand mit festgedrückter, stets feucht gehaltener schwarzer Erde gefüllt waren. Da nicht nur die Stengelspitze, sondern auch der untere Theil des epicotylen Stengelgliedes spontan nutirt, indem Vorder- und Hinterseiten ungleich stark wachsen, so musste, damit diese Nutationskrümmungen keine Täuschungen hervorrufen, eine der Flanken des Stengels dem Lichte zugewendet werden, wie dies auch bei den im vorigen Capitel beschriebenen Versuchen stets befolgt wurde.

Die Entfernung von der Normalflamme betrug 30 Cm. Der Raum war stets wenigstens nahezu dunstgesättigt. Die Temperatur schwankte blos zwischen 23·2—24·4° C.

---

mir benützte Aescorcëin, das nun aufgebraucht ist, verdankte ich dem verstorbenen Prof. Rochleder), so bin ich Herrn Prof. Weselsky zu grossem Danke verpflichtet, dass er auf meine Bitte in seinem Laboratorium dieselbe aus käuflichem, von Trommsdorf bezogenen Aesculin darstellen liess. Die Bereitung dieses Körpers erfolgte genau nach den Vorschriften des Entdeckers des Aescorcëin's, Prof. Rochleder, und wurde von Herrn Rom. Scholz durchgeführt. Das in meinem Besitze befindliche Quantum an Aescorcëin ist so gross, dass ich mit der passend verdünnten Lösung bequem eine grosse doppelwandige Glasglocke (von Quilitz und Warmbrunn) füllen kann.

Digitized by Google

Die Beobachtung wurde von Viertelstunde zu Viertelstunde gemacht.

Zuerst erfolgte die Krümmung hinter Kupferoxydammoniak, und wurde schon 1 Stunde nach Beginn des Versuches constatirt. Nach 6 Stunden standen die Stengelenden schon in der Richtung des einfallenden Lichtes (Maximumstellung).

Hinter Berlinerblau nach 2·5 Stunden. Maximalstellung nach 12 Stunden.

Hinter Jodschwefelkohlenstoff nach 3·5 Stunden. Maximumstellung nach 24 Stunden. (Wahrscheinlich früher; in der Nacht wurde keine Beobachtung gemacht).

Hinter dem Gemische von übermangansaurem und doppoltchromsaurem Kali nach 4 Stunden.

Hinter dem Gemische von Kupferoxydammoniak und doppeltchromsaurem Kali nach 4·5 Stunden. Maximumstellung nach 24 Stunden.

Hinter Aescorceïn nach 4·5 Stunden. Maximumstellung wurde nicht erreicht.

Im Orange erfolgte erst nach 10 Stunden eine schwache Krümmung; hinter doppeltchromsauren Kali nach 6·5 Stunden. Maximumstellung wurde nicht erreicht, selbst nach dreitägiger Wirkung des Lichtes nicht.

Die Versuche mit der Saatwicke wurden mehrmals mit demselben Erfolge wiederholt. Dieselben lehren, dass die heliotropische Kraft des Lichtes vom Violett bis Grün hin sinkt und von Orange bis Ultraroth wieder steigt. Über die Wirkungsweise des ultravioletten und gelben Lichtes lehren dieselben direct allerdings nichts, allein wenigstens was das letztere anlangt, so dürfte den Versuchen zu entnehmen sein, dass die Wirkung in Gelb nicht nur gleich Null ist, sondern dass das gelbe Licht beim Heliotropismus geradezu hemmend wirkt, es wäre sonst das späte Eintreten des Heliotropismus hinter doppeltchromsaurem Kali gänzlich unverständlich. Roth von *A—C*, welches, wie die obigen Versuche lehren, eine sehr kräftige heliotropische Wirkung ausübt, geht ja durch die Lösung des Kalibichromat hindurch, auch das durchgehende Grün begünstigt die heliotropische Krümmung, was sich auch für das Orange annehmen lässt; und doch tritt die heliotropische Wirkung beträchtlich später ein als im Roth oder Grün.

Nicht alle heliotropisch krümmungsfähigen Organe zeigen genau dasselbe Verhalten gegenüber den einzelnen Lichtfarben, wie die Wickenkeimstengel. So fand ich, dass bei völlig gleicher Versuchsanstellung Keimstengel der Erbse im Orange sich nicht mehr krümmten, und im Roth von *B—C* nur mehr sehr schwach, etiolirte Keimlinge von *Agrostemma Githago* und Kresse in Grün nur mehr sehr schwach, in Roth von *B—C* gar nicht mehr. Leinkeimlinge beugen sich in Grün und Orange nicht mehr, in Roth von *B—C* nicht, in Roth von *A—B* schwach; etiolirte Sprossen von *Salix alba* krümmen sich gar nur in Violett, Indigo und Blau, nicht mehr in Grün und auch nicht unter dem Einfluss der schwachbrechbaren leuchtenden und ultrarothen Strahlen.

Meine bisher mitgetheilten Resultate weichen von denen, welche Guillemin erhalten hat, schon beträchtlich ab, welcher die Minimumwirkung in Blau fand, während meine Versuche für Blau noch eine sehr starke heliotropische Wirkung ergeben, hingegen mit aller Sicherheit lehren, dass die Minimumwirkung im Gelb-Orange zu suchen ist, und mit Bestimmtheit annehmen lassen, dass die gelben Strahlen überhaupt keine heliotropische Wirkung auszuüben vermögen, ja dass unter dem Einfluss dieser Strahlen die mechanischen Verhältnisse der Stengel in einer den heliotropischen Krümmungen sehr ungünstigen Weise sich ändern.

Versuche über die Vertheilung der heliotropischen Kraft im Spectrum mit Benützung des objektiven Sonnenspectrum.

Ich habe schon oben angedeutet, dass für die Versuche im objectiven Spectrum nur Pflanzen zu verwenden sind, welche sehr leicht und rasch heliotropische Krümmungen annehmen. In tiefer Finsterniss und im feuchtem Raume bei 25—27° C. aufgeschossene Keimlinge von *Vicia sativa* habe ich für diese Versuche am geeignetsten gefunden.

Digitized by Google

Zu den Versuchen diente der bekannte Soleil'sche Apparat mit Flintglasprisma,[1] das einen brechenden Winkel von 60° besitzt; hinter dem Prisma befindet sich eine Biconvexlinse mit einer Brennweite von einem Meter. In den völlig verfinsterten Versuchsraum fiel durch eine im Fensterladen angebrachte Spalte das vom Heliostaten reflectirte Sonnenlicht. Die Aufstellung des Prismas war eine derartige, dass die mittleren Strahlen des Spectrums das Minimum der Ablenkung aufwiesen. Die Projection des Spectrums auf einem weissen Schirme in der Entfernung, in welcher die Versuchspflänzchen aufgestellt waren, zeigte scharf die Fraunhofer'schen Linien.

Innerhalb des Spectrums waren in 11 Töpfchen befindliche Wickenkeimlinge mit den Flanken der Stengel genau gegen die auffallenden Strahlen gewendet aufgestellt. Die Nutationsebene der Stengel stand mithin senkrecht zu den auffallenden Strahlen, wenn letztere als parallel angenommen wurden, was in Anbetracht der grossen Entfernungen der Keimlinge von der Lichtquelle und der Kleinheit der Versuchspflänzchen gestattet war.

Schon nach $1^1/_4$ Stunde waren die an der Grenze zwischen Violett und Ultraviolett (H—J) befindlichen Pflänzchen nach vorne geneigt. Nach Ablauf von etwa $^1/_2$ Stunde folgten die im mittleren Violett und Ultraviolett aufgestellten; eine Viertelstunde später neigten sich die im Indigo stehenden, 10 Minuten hierauf die im Blau, nach weiteren 20 Minuten die im Grün und Ultraroth stehenden, sodann, nach einer Viertelstunde die im äussersten Roth, und nach einer weiteren Viertelstunde die im Roth von B—C. Die Keimlinge in Gelb und Orange standen jetzt, d. i. nach vollen 3 Stunden, noch völlig aufrecht. Eine Stunde später hatten die vom Indigo an bis ins Ultraviolett reichenden Keimlinge sich stark hakenförmig gegen die Lichtquelle hingewendet, gleichzeitig neigte sich das im Orange stehende Pflänzchen schwach vor. Der im Gelb befindliche Keimling blieb aber bis ans Ende des Versuches vollkommen aufrecht.

Man sieht also aus diesen mehrmals wiederholten Versuchen, dass die gewonnenen Resultate mit den bei Anwendung farbiger Schirme erhaltenen übereinstimmen; sie lehren aber auch, dass die gelben Strahlen gar keine, die an der Grenze zwischen Violett und Ultraviolett gelegenen die stärkste heliotropische Wirkung ausüben, und dass ein zweites Maximum im Ultraroth sich befindet. Die beiden Maxima finde ich fix, und nicht, wie Guillemin (vergl. oben p. 21) angibt, variabel, dessgleichen stets den Nullpunkt an derselben Stelle, im Gelb.

Meine Resultate weichen wesentlich von denen aller übrigen Beobachter ab und können folgendermassen formulirt werden:

1. Allen Strahlengattungen vom Ultraroth bis Ultraviolett mit Ausnahme von Gelb kommt heliotropische Kraft zu.

2. Die grösste heliotropische Kraft liegt stets an der Grenze zwischen Violett und Ultraviolett.

3. Heliotropisch stark krümmungsfähige Organe (z. B. etiolirte Keimstengel der Saatwicke) krümmen sich am stärksten an der Grenze zwischen Ultraviolett und Violett; von hier sinkt die heliotropische Kraft der Strahlen allmälig bis Grün, in Gelb ist selbe gleich Null, beginnt im Orange und steigt continuirlich, um in Ultraroth ein zweites (kleineres) Maximum zu erreichen. Bei heliotropisch weniger empfindlichen Pflanzentheilen verlischt die Wirksamkeit der Lichtfarben nach Massgabe ihrer heliotropischen Kraft, so zwar, dass der Reihe nach Orange, dann Roth und Grün, sodann Ultraroth und Blaugrün etc. unwirksam werden.

4. In Gelb ist nicht nur keine heliotropische Wirkung zu bemerken, sondern es krümmen sich in einem Lichte, welches Roth, Orange und Gelb enthält (z. B. in dem durch

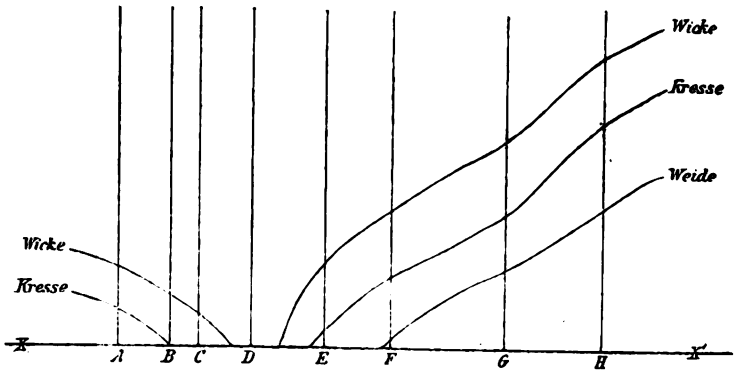
[1] Versuche mit dem Steinsalzprisma lassen den Effect der dunklen Wärmestrahlen noch deutlicher hervortreten. Quarzprismen standen mir nicht zu Gebote; wie man aber sehen wird, waren selbe auch nicht nothwendig.

Digitized by Google

Kalibichromatlösung hindurchgegangenen) die Stengel auffallend langsamer als in einem Roth der gleichen Brechbarkeit.

So erklärt es sich, dass in einer ungefüllten Senebier'schen Glocke die Stengel der Wicke sich etwas langsamer krümmen, als in einer mit schwefelsaurem Kupferoxydammoniak gefüllten.

Die folgende Figur macht die Krümmungsfähigkeit einiger Pflanzentheile im verschieden brechbaren Lichte anschaulich. Die Curven wurden in der Weise construirt, dass auf die Fraunhofer'schen Linien *A, B, C*.... von der Basis xx' aus, die reciproken Werthe der Zeiten für den Eintritt des Heliotropismus bei den gewählten Versuchspflanzen (Wickenstengel, Kressestengel, etiolirte Sprosse von *Salix alba*) aufgetragen wurden.



Beobachtungen über die sogenannte laterale Flexion.

Die seitlichen Krümmungen, welche im objectiven Spectrum aufgestellte Keimlinge nach Indigo hin zeigen, und die von Gardner entdeckt, von Dutrochet und Guillemin bestätigt gefunden (vergl. oben p. 15, 16, 21), von N. J. C. Müller[1] aber in Zweifel gezogen wurden, habe ich bei allen meinen einschlägigen Versuchen ebenfalls gesehen. Die Keimlinge (Wicken) neigten sich von beiden Seiten gegen Blau-Violett.

Ich kann mir diese Erscheinung nur auf folgende Weise erklären. Hinter der Versuchspflanze projicirt sich das Spectrum auf der Wand des Versuchszimmers. Selbst wenn die Wände desselben matt und dunkel sind, so erscheint es, wenn man eben nicht über ein sehr geräumiges Locale disponirt, ziemlich hell und reflectirt Licht nach allen Richtungen. Bei der starken heliotropischen Wirkung, die die um Violett gelegenen Strahlen ausüben, ist es begreiflich, dass sich die Keimlinge gegen jene Strahlen des reflectirten Lichtes wenden, welches, wie die bezeichneten, auf sie die stärkste Wirkung ausüben.

Beweis, dass die heliotropische Kraft des Lichtes der mechanischen Intensität der Strahlen nicht proportional ist.

Ich habe bisher den Ausdruck „heliotropische Kraft der Lichtstrahlen" gebraucht, um in Kürze mit diesem Ausdruck nicht nur die Fähigkeit der Lichtstrahlen, Heliotropismus hervorzurufen, sondern auch den Grad, in welchem den Strahlengattungen diese Eignung zukommt, zu bezeichnen. Diese Kraft erscheint uns zur Zeit als eine ganz eigenartige, welche wir auf andere bekannte mechanische, chemische oder physiologische Functionen des Lichtes nicht zurückzuführen vermögen. Ich werde mich desshalb auch in der Folge dieses Ausdruckes bedienen müssen.

Dass die heliotropische Kraft des Lichtes nicht, wie N. J. C. Müller behauptet hat (vergl. oben p. 27), der mechanischen Intensität (thermischen Kraft) des Lichtes proportionirt ist, soll hier gezeigt werden.

---

[1] Botan. Unters., Bd. I, p. 82.

Digitized by Google

Schon die bisher mitgetheilten Thatsachen schliessen im Grunde diese Behauptung aus; denn das Maximum der heliotropischen Kraft müsste sonst im Ultraroth, das Minimum im Ultraviolett gefunden worden sein. Allein Müller könnte gegen meine Versuche einwenden, dass vom Violett ab in allen meinen Versuchen zu grosse Intensitäten geherrscht hätten, und ich durch Herabsetzung der Intensität der herrschenden Lichtarten wahrscheinlich ganz andere Resultate erhalten hätte.

Der Raum, in welchem ich meine Versuche mit dem objectiven Spectrum anstellte, war zu klein, als dass ich eine directe Wiederholung der Müller'schen Versuche hätte ausführen können; ich schlug nun einen anderen, nach meinem Dafürhalten viel besseren Weg ein, um Müller's Behauptung zu prüfen.

Ich arbeitete mit Gaslicht, welches sich ja gerade durch Reichthum an dunklen Wärmestrahlen auszeichnet, und welches bekanntlich relativ arm an chemischen Strahlen ist. Es ist also von vornherein schon anzunehmen, dass, Müller's Behauptung als richtig vorausgesetzt, bei getrennter Benützung der ultrarothen und der sogenannten chemischen (besser gesagt photographischen) Strahlen die heliotropische Wirkung der ersteren weitaus weiter reichen müsse, als die der letzteren. Allein gerade das volle Gegentheil trat ein. Wenn ich mit der blauen — mit schwefelsaurem Kupferoxydammoniak gefüllten — Senebier'schen Glocke mich 11 M. von meiner Normalflamme entferne und unter dieselbe einen etiolirten Wickenkeimling aufstelle, so krümmt sich derselbe innerhalb weniger Stunden sehr auffällig, und doch ist die chemische Wirkung des in der Glocke an dieser Stelle wirksamen Lichtes eine so kleine, dass das oben genannte photographische Papier daselbst durch mehr als 100 Tage der fortwährenden Wirkung der Flamme ausgesetzt sein musste, um jene schwache Bräunung zu erfahren, welche es bei freier Aufstellung, einen Meter von der Flamme entfernt, in einem Tage annimmt. Wenn ich das Gaslicht durch das oben genannte mit Steinsalzwänden versehene, mit Jod-Schwefelkohlenstoff gefüllte Fläschchen hindurchgehen und auf frische etiolirte Wickenkeimlinge einwirken lasse, so darf ich mich nur 1·08 M. von der Flamme entfernen, will ich überhaupt noch einen heliotropischen Effect erzielen. Dabei muss ich bei sehr günstigen Wachsthumsbedingungen (22—23° C., 75—78% relat. Feuchtigkeit) 20 Stunden auf die Krümmung warten. Um sehr deutliche oder starke heliotropische Krümmungen zu erzielen, muss ich mich der Flamme bis auf 30—20 Cm. nähern; ich muss also die Pflanzen einer starken dunklen Strahlung aussetzen, während N. J. C. Müller gerade behauptet, dass nur äusserst schwache ultrarothe Strahlen einen heliotropischen Effect zu Stande bringen. Von der völligen Unrichtigkeit der Müller'schen Behauptung kann sich Jedermann durch folgenden einfachen Versuch überzeugen. Man nehme zwei Senebier'sche Glocken, fülle die eine mit schwefelsaurem Kupferoxydammoniak, die andere mit doppeltchromsauren Kali und versehe jede mit einem geschwärzten Cylinderschirm. Die Concentrationen der Lösungen müssen der Schichtendicke entsprechend so gewählt werden, dass das in die erste Glocke eintretende Licht von mittlerem Grün an absorbirt wird, die zweite Glocke von hier an Alles durchlässt. Nun stelle man unter jede der Glocken einen etiolirten Wickenkeimling vertical auf, einer schwachen Gasflamme gegenüber und nähere, wenn man nach Stunden keinen Effect bekommt, die Glocke sammt Pflanze der Lichtquelle. Während unter der blauen Glocke bei ausserordentlich schwachem Lichte noch Heliotropismus eintritt, muss man sich mit der gelben Glocke der Flamme stark nähern, wie weit, wird von der Lichtstärke der Flamme abhängen. Bei Anwendung meiner Normalflamme erhielt ich, wie schon oben bemerkt, im blauvioletten Lichte noch in einer Distanz von 11 M. deutlichen Heliotropismus (auf weitere Distanzen konnte ich den Versuch nicht ausdehnen); hingegen erhielt ich in einer Entfernung von 1 M. von der Flamme bei Anwendung der gelben Glocke nur mehr einen zweifelhaften Erfolg; wollte ich deutlichen Heliotropismus erzielen, so musste ich die Glocke in der Entfernung von etwa 60 Cm. aufstellen. Alle diese von mir oft und stets mit gleichem Erfolge wiederholten Beobachtungen widerlegen N. J. C. Müller's Behauptung, dass jeder Lichtstrahl nur nach Massgabe seiner mechanischen Intensität beim Heliotropismus wirke, nämlich nur dann Heliotropismus zu Stande komme, wenn der Lichtstrahl an der Lichtseite des Organs in Folge seiner thermischen Kraft das Wachsthum hemmt, beim Durchgang durch das Organ aber so geschwächt wird, dass seine mechanische Intensität gleich Null geworden ist und er auf der Hinterseite keine Hemmung des Längenwachsthums auszuüben vermag.

Digitized by Google

Ich bemerke noch, dass meine Müller's Behauptung widerlegenden Versuche im natürlichen Lichte leicht vorgenommen werden können, und genau dieselben Resultate liefern; allein gerade für den genannten Zweck sind die im Gaslicht durchgeführten Experimente, wegen des Reichthums dieses Lichtes an dunklen Wärme- und seiner Armuth an photographischen Strahlen, besonders geeignet.

Einfluss der Lichtfarbe auf negativ heliotropische Organe.

a) Versuche mit Wurzeln von *Sinapis alba.* Cylindergläser, welche bis auf einen 1·5 Cm. breiten Streifen innen und aussen mattschwarz emaillirt waren, wurden mit destillirtem Wasser fast angefüllt und auf die Oberfläche der Flüssigkeit eine 0·5 Cm. hohe Schichte echt schwarz gefärbter Watte gebracht, die mit Wasser mehrmals gewaschen wurde. Auf die Watte wurden gequollene Samen von weissem Senf so gelegt, dass die Wurzeln der zu erwartenden Keimlinge von dem durch den ungeschwärzt gelassenen Streifen des Glasgefässes her Licht empfangen konnten. Die Gefässe wurden bei 22—23°C. dunkelgestellt. Die Keimtheile entwickelten sich, und Stengel sowohl als Wurzeln standen vollkommen vertical. Die Wattescheibe, auf welcher die Samen keimten, und die von den Wurzeln der Versuchspflanze durchbohrt wurde, war so dick und auch in so weit dicht, dass die stark positiv heliotropische Beugung, welche die Stengel annahmen, auf die Stellung der Wurzeln nicht passiv einwirkte; denn, wenn die Wurzeln der Versuchspflänzchen völlig verfinstert, die Stengel aber einseitig beleuchtet wurden, so wuchsen erstere vertical ins Wasser hinab, letztere krümmten sich stark dem Lichte zu. Ich brauchte also nicht zu besorgen, dass bei der Beugung der Stengel die Wurzeln passiv vom Lichte weggekrümmt werden würden, und so Lageänderungen der letzteren zu Stande kämen, welche fälschlich als negativ heliotropische Krümmungen hätten gedeutet werden können. Bei dieser Art der Versuchsanstellung durfte also eine im Lichte erfolgende Neigung der Wurzeln als eine durch Heliotropismus zu Stande gekommene angesehen werden. Zum Überflusse deckte ich in einigen Versuchen die Stengel mit einem mattschwarz emaillirten Cylinder zu und liess das Licht nur zu den Wurzeln treten. Ich erhielt indess bei dieser Art des Experimentes kein anderes Resultat.

Wenn die Wurzeln der in den beschriebenen Gefässen zur Entwicklung gekommenen Pflänzchen eine Länge von beiläufig einem Centimeter erreicht hatten, wurde mit dem Versuche begonnen. Die Apparate wurden mit Senebier'schen Glocken bedeckt und in einer Entfernung von 20 Cm. von der Normalflamme aufgestellt. Die Wurzeln krümmten sich in Blau-Violett und Blau-Grün stark, in Grün und Ultraroth deutlich, erkennbar in Roth von der Brechbarkeit $A—B$, kaum kenntlich in Roth von der Brechbarkeit $B—C$, in Orange nicht.

Der Versuch wurde mehrmals mit dem gleichen Erfolge wiederholt. Die Krümmung in Blau-Violett stellt sich nach 3—4 Stunden, die übrigen nach 12—24 Stunden ein.

Versuche im diffusen Tageslichte gaben im Verlaufe eines Tages — und länger kann der Versuch nicht ausgedehnt werden — meist zweifelhafte Resultate; nur wenn die doppelwandigen Glocken durch einige Stunden der directen Bestrahlung mit Sonnenlicht ausgesetzt waren, stellt sich in denselben Lichtfarben, wie in den Versuchen mit der Normalflamme negativer Heliotropismus der Wurzeln ein.

Man sieht also, dass die Wurzeln von *Sinapis alba* im Wesentlichen bezüglich ihres Heliotropismus der einzelnen Lichtfaden sich ebenso wie positiv heliotropische Organe verhalten.

b) Versuche mit *Hartwegia comosa.* Kleine bewurzelte Sprosse dieser Pflanze wurden in den oben beschriebenen geschwärzten Cylindern cultivirt. Das Gefäss ist mit einer Hartkautschukplatte bedeckt, die eine excentrische Bohrung hat, durch welche die Wurzeln der Versuchspflanzen hindurchgehen und in Wasser tauchen. Im Bohrloche ist die Pflanze durch Watte fixirt. Die Scheibe wird nun so gedreht, dass die Wurzeln vor dem ungeschwärzten Streifen des Cylindergefässes zu liegen kommen. Ich bemerke noch, dass die Versuchspflanzen so ausgewählt werden, dass die Wurzeln bei passender Einstellung genau vertical standen und im Beginne des Versuchs eine Länge von 1·5—2 Cm. hatten.

Die Gefässe wurden mit doppelwandigen Glasglocken bedeckt und in einer für den Versuch passenden Entfernung von 25 Cm. von der Normalflamme aufgestellt. In Blau-Violett stellte sich nach 5—11 Stunden eine deutliche, später sich verstärkende Wegkrümmung der Wurzeln vom Lichte ein; im Blau-Grün nach

Digitized by Google

24—36, im Ultraroth nach 36—48 Stunden. In allen anderen Lichtfarben unterblieb der negative Heliotropismus der Wurzeln.

Im diffusen Lichte lassen sich mit dieser Pflanze, deren Wurzeln nicht oder nur in einem sehr schwachen Grade negativ geotropisch sind, einschlägige Versuche mit mehr Erfolg als mit Senf durchführen, da sich hier die Versuche leicht auf mehrere Tage ausdehnen lassen. Ich habe gefunden, dass wohl hinter schwefelsaurem Kupferoxydammoniak, nicht aber hinter Kalibichromatlösung im diffusen Lichte negativer Heliotropismus an den Wurzeln erkennbar wird. Der Versuch dauerte 7 Tage.

c) Versuche mit *Viscum album*. *Viscum*-Samen wurden in den ersten Tagen des Monat Mai, wo das hypocotyle Glied in einer Länge von 1—1·5 Mm. aus der Samenhülle herausgetreten war, auf Fichtenbrettchen geklebt, und in den Glasglocken vertical und mit einer Schmalseite gegen die Lichtquelle gewendet, aufgestellt. Die Entfernung zwischen Samen und Normalflamme betrug 20 Cm. Von Tag zu Tag wurden die Samen etwas befeuchtet. Der Versuch dauerte 30 Tage. Es stellte sich heraus, dass innerhalb dieser Zeit ein Wachsthum der hypocotylen Stengelglieder stattgefunden hatte: in Blau-Violett, Blau-Grün und Ultraroth; im Roth, Orange-Gelb und in reinem Grün nicht. Im Blau-Violett hatten die hypocotylen Stengelglieder eine Länge von 5—6, im Blau-Grün von 3—5, in Ultraviolett von 2—3 Mm. angenommen, und alle diese Stengelglieder waren deutlich negativ heliotropisch gekrümmt.

Alle hypocotylen Stengelglieder, welche unter den Glocken wuchsen, hatten eine intensiv grüne Farbe angenommen.[1]

Drittes Capitel.

Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus.

Es ist schon im historischen Theile dieser Monographie gezeigt worden (p. 20), dass bereits H. v. Mohl ein Experiment anstellte, welches beweist, dass der Geotropismus durch den Heliotropismus überwunden werden kann.

Eingehender hat sich blos Herm. Müller (Thurgau) mit der Frage über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus beschäftigt (s. p. 29). Er spricht auf Grund seiner Beobachtungen die beiden folgenden Sätze aus:[2] „Der Geotropismus wirkt bei verschiedenen Pflanzen in verschieden starkem Grade der heliotropischen Krümmung entgegen.“ „Es gibt Stengeltheile (soll wohl heissen Pflanzentheile), die empfindlicher gegen den Einfluss des Lichtes und andere, die empfindlicher gegen den Einfluss der Schwerkraft sind.“ Müller zeigt ersteres durch einseitige Beleuchtung von um eine horizontale Axe langsam rotirenden Pflänzchen, letzteres durch von unten her auf horizontal aufgestellte Keimpflänzchen und treibende Pflanzen mit negativ geotropischen Stengeln fallendes Licht. Er findet, dass bei den meisten Keimpflanzen die Einwirkung des Lichtes über diejenige der Schwerkraft überwiegt, indem die Stengel bei diesem Versuche sich nach unten dem Lichte zu krümmen. Es stellte sich somit die von H. v. Mohl angeführte Beobachtung als richtig heraus.

Dass der negative Geotropismus durch positiven Heliotropismus überwunden werden könne, hat auch Leitgeb, und zwar an Keimschläuchen von Lebermoosen nachgewiesen.[3]

---

[1] Es ist sehr merkwürdig, dass auch die hinter Jod-Schwefelkohlenstoff zur Entwicklung gekommenen hypocotylen Stengelglieder von *Viscum album* intensiv grün wurden. Wie ich früher (Entstehung des Clorophylls, p. 39 ff.) zeigte, haben die dunklen Wärmestrahlen direct nicht die Fähigkeit, die Chlorophyllbildung zu ermöglichen, wohl aber, wenn die betreffenden Pflanzen früher im weissen Lichte standen; die ultrarothen Strahlen wirken hier also als „rayons continuateurs“ im Sinne Becquerel's. Aber selbst in diesem Falle ist die Ergrünung eine äusserst schwache. Ob beim hypocotylen Stengelgliede von *Viscum album* die dunklen Wärmestrahlen direct zur Chlorophyllbildung führen, oder ob selbe auch hier nur als „rayons continuateurs“ wirken, habe ich nicht eigens untersucht, da diese ganze Beobachtung über das Ergrünen nur eine gelegentliche war.

[2] Flora 1876, p. 94.

[3] S. oben p. 29.

Digitized by Google

Meine eigenen Untersuchungen beziehen sich auf das Zusammenwirken vom negativen Geotropismus und durch verschiedene Lichtstärken hervorgerufenen positiven Heliotropismus, eine Frage, welche Herm. Müller nicht mit Erfolg in Angriff nehmen konnte, da er über die Beziehung zwischen Intensität des Lichtes und den heliotropischen Effecten eine ganz unrichtige Grundanschauung sich gebildet hat; ferner auf die Frage, ob nicht auch der positive Geotropismus dem negativen Heliotropismus entgegenzuwirken im Stande ist, eine Frage, welche Herm. Müller nicht berührt.

Da ich keinen passenden positiv geotropischen Pflanzentheil mit ausgesprochenem positiven Heliotropismus und kein Organ, welches ebensowohl negativen Geotropismus als negativen Heliotropismus darbietet, bisher kennen lernte, so konnte auf eine Untersuchung, ob, und wenn, in welcher Weise, positiver Geotropismus und positiver Heliotropismus, ferner negativer Geotropismus und negativer Heliotropismus zusammenwirken, nicht eingegangen werden. Man sollte allerdings meinen, dass die Wurzeln von *Allium Cepa* in ersterer, ältere Internodien von *Hedera Helix* in letzterer Beziehung genügen würden; es hat sich jedoch keines dieser Objecte zum Versuche geeignet erwiesen: denn ersteres lässt sich bei der Art der Versuchsanstellung nicht im Experimente verwenden, der negative Heliotropismus des letzteren ist, wie es Darwin bereits aussprach (vgl. oben p. 23) noch problematisch.

Wie sehr die Richtung eines negativ geotropischen und gleichzeitig positiv heliotropischen Pflanzentheiles von der Lichtstärke abhängt, lässt sich an Keimstengeln von *Vicia Faba* sehr schön darthun, wenn die Versuchspflanzen in verschiedenen Entfernungen von der Normalflamme aufgestellt werden. Die Pflanze, welche im Optimum der Lichtstärke sich befindet ($E = 2{\cdot}5$), zeigt die stärkste Neigung gegen den Horizont — die Keimstengel neigen sich, schwach concav gekrümmt, in einem Winkel bis zu 45° der Lichtquelle zu; — von da an nimmt die Neigung der Stengel gegen die obere und untere Lichtintensitätsgrenze für den Heliotropismus immer mehr und mehr ab. Hier vermag der Heliotropismus den Geotropismus nur unvollständig zu überwinden, und selbst bei den günstigsten Wachsthums- und Beleuchtungsverhältnissen stellt sich die Keimaxe in die Resultirende der hier gleich stark wirkenden Kräfte: Schwerkraft und Licht.

Anders gestaltet sich die Sache bei Keimpflanzen von *Vicia sativa*. Hier stellen sich alle Keimstengel in die Richtung des einfallenden Lichtes, und zwar, wenn die Lichtquelle und die Pflänzchen in einer Horizontalen aufgestellt sind, horizontal, im Optimum der Lichtstärke etwa so, wie an der oberen Lichtintensitätsgrenze. Das Verhalten der Pflänzchen an der unteren Lichtintensitätsgrenze konnte nicht festgestellt werden, da letztere in meinen Versuchen aus oben (p. 38) angeführten Gründen nicht erreicht wird. Allein selbst in einer Entfernung von 11 M. von der Flamme, wo nach der in meinen Untersuchungen angenommenen Einheit für die Lichtstärke (vgl. oben p. 35) blos eine Lichtstärke von 0·008 herrscht, stellen sich die Keimaxen noch horizontal. Hier wird also die Wirkung der Schwere durch die des Lichtes vollkommen aufgehoben.

So weit enthalten die Versuche, ihrem Ergebnisse nach, nichts Neues; wohl aber ist, wie mir scheint, die Art der Versuchsanstellung eine einfachere, als bei Herm. Müller.

Aus den Versuchen mit den Keimlingen der Saatwicke ist strenge genommen nicht ersichtlich, ob der Geotropismus durch den Heliotropismus überwunden wurde, oder, weil die Keimstengel sich in die Richtung des einfallenden Lichtes stellten, ob nicht Geotropismus einfach gar nicht eingeleitet wurde. Zur Entscheidung dieser Frage ist es nothwendig, aufrechtstehende, einseitig beleuchtete Keimlinge mit solchen zu vergleichen, die ebenfalls einseitig beleuchtet sind, aber um eine horizontale Axe rotiren, wodurch sie der einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogen sind.

Es wird zweckmässig sein, die Rotationsapparate, welche zu meinem Versuche dienen, hier zu beschreiben. Diese auch schon in den oben (p. 37) beschriebenen Versuchen verwendeten Laufwerke (mit Umdrehungsgeschwindigkeit von $^1/_4$ Stunde und 1 Stunde), benütze ich nicht nur liegend, sondern auch stehend. Im ersten Falle trägt die verticale Axe eine horizontale Scheibe, auf welcher die Versuchspflanze aufgestellt wird. Durch einfaches Umlegen wird die Drehaxe horizontal. Auf letzterer wird eine Scheibe, welche mit einer concentrisch angebrachten Cylinderhülse versehen ist, durch ein Schräubchen befestigt, auf welcher Scheibe vier kreuzweise angeordnete, mehr biegsame als federnde Metallhülsen angelöthet sind, in

Digitized by Google

welche kleine Glascylinder von 2—2·5 Cm. Durchmesser eingepasst werden, die an einer Seite geschlossen und mit Erde gefüllt sind und in welchen aus Samen die Versuchspflänzchen gezogen werden. Es gelingt so, vier Aussaaten von Keimlingen, oder bei grösseren Keimlingen, vier der letzteren an einem Rotationsapparat anbringen und gleichzeitig beobachten zu können.

Auf diese Apparate wurden bei horizontaler Lage der Drehaxe in den Glascylinder junge, 2 Cm. hohe Wickenkeimlinge gebracht, und die Apparate in Entfernungen von 7 Cm. bis 11 M. aufgestellt. Neben jedem Apparat wurden in Töpfen gepflanzte Keimlinge vertical aufgestellt. Um möglichst genau vergleichen zu können, wurden die Versuchspflänzchen mit den Flanken gegen die Lichtquelle gewendet; es konnte so die in der Mediane statthabende spontane Krümmung keinen Irrthum herbeiführen.

Es zeigte sich nun zunächst, dass die dem Optimum der Lichtstärke für den Heliotropismus der Wickenkeimstengel ausgesetzten Pflänzchen sich zu derselben Zeit heliotropisch zu krümmen begannen und mit derselben Stärke weiter krümmten, ob der Geotropismus aufgehoben war oder nicht. Aber selbst in Entfernungen von circa 1 M. gegen die Lichtquelle zu und 3·5 M. vom Optimum entfernt, gab sich kein Zeitunterschied im Eintritt der heliotropischen Krümmung zwischen den fixen und den rotirenden Keimlingen kund, zum Beweise, dass bei stark heliotropischen Pflanzentheilen der Geotropismus so gut wie gar nicht vorhanden ist, wenn die betreffenden Organe günstiger Beleuchtung ausgesetzt sind. Gegen die Grenzen der Lichtstärke für den Heliotropismus hin machten sich aber Differenzen im Eintritt des Heliotropismus zwischen den fixen und den rotirenden Keimlingen bemerklich; letztere krümmten sich früher als erstere heliotropisch, zum Zeichen, dass bei diesen Beleuchtungsverhältnissen der negative Geotropismus thatsächlich durch das Licht zu überwinden ist.

Kressekeimlinge zeigen anfänglich im Allgemeinen dasselbe Verhalten, nur mit dem Unterschiede, dass hier nur im Optimum der Lichtstärke und in dessen nächster Nähe der negative Geotropismus ausgelöscht erscheint, in weiteren Entfernungen sich aber bedeutende Zeitdifferenzen im Eintritt der heliotropischen Krümmungen zwischen den aufrechten und den kreisenden Keimlingen einstellen.

Nach 35 Minuten, vom Beginn des Versuchs an gerechnet, krümmten sich die in einer Entfernung von 2·5 M. von der Flamme entfernten Keimlinge, sowohl die fixen als die rotirenden, und standen nach weiteren 45 Minuten schon horizontal, also in der Richtung der einfallenden Strahlen. Schon in einer Entfernung von 0·5 M. vom Optimum gegen die Lichtquelle zu und 0·7 M. von ihr entfernt ergaben sich bereits in den heliotropischen Effecten zwischen den fixen und den rotirenden Keimlingen Differenzen von einer Stunde und mehr. Noch weiter gegen die Lichtintensitätsgrenzen für den Heliotropismus hin, stellten sich die nicht rotirenden Keimlinge gar nicht mehr horizontal; hier wurde also durch das Licht der negative Geotropismus der Keimstengel nicht mehr vollkommen überwunden. Acht Stunden nach Beginn des Versuchs standen in allen Rotationsapparaten die oberen Enden der Keimlinge genau horizontal, hingegen keiner der vertical aufgestellt gewesenen. Ich gebe hier die Winkel, welche die Secanten der Krümmungsbögen der Stengel mit den Verticalen bilden:

Entfernung des Keimlings von der Flamme	Neigung gegen die Verticale
0·25 Meter	30°
0·30 „	35
0·75 „	55
1·25 „	70
2·50 „	80 (Optimum der Lichtstärke)
3·00 „	65
3·75 „	35

Offenbar ist hier nach einer rasch erreichten heliotropischen Krümmung später eine negativ geotropische Gegenkrümmung eingetreten, was sich einige Stunden später noch deutlicher zeigt, indem die Krümmungsbögen

Digitized by Google

immer flacher und flacher werden und häufig der Keimstengel nur einfach schief steht, aber gerade gestreckt ist. Vergleicht man die am Rotationsapparat befindlich gewesenen, mit denen, welche gerade aufgestellt waren, so sieht man sehr deutlich, dass die ersteren, wenn sie nicht allzu jung zum Versuche genommen wurden, im unteren Theile völlig vertical stehen, der obere Theil im scharfen Bogen der Lichtquelle zugeneigt ist, ferner dass die letzteren, wenn sie im Beginne des Versuchs nicht schon zu alt waren, bis auf den Grund gegen die Lichtquelle hin concav gekrümmt sind.

Wie kommt es nun, dass an jenen Keimlingen, welche der einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogen waren, die untere Stengelpartie aufrecht steht, während sie bei den vertical aufgestellten gegen die Lichtquelle hin geneigt ist? Man kann doch unmöglich annehmen, dass die letzteren einen stärkeren Heliotropismus darbieten als erstere, da ja die Versuchsbedingungen und namentlich die Beleuchtungsverhältnisse genau dieselben sind wie bei den ersteren; offenbar ist diese untere Krümmung gar keine heliotropische, sondern kommt durch die continuirliche Belastung, mit welcher das heliotropisch vorgeneigte Stengelende auf das untere Stengelende wirkt, zu Stande, ist aber gleich der heliotropischen Krümmung eine Wachsthumserscheinung, welche durch den Zug, der auf die Schattenseite und durch den Druck, der auf der Lichtseite des Stengels ausgeübt wird, inducirt wird. Es ist selbstverständlich, dass an den rotirenden Keimlingen diese einseitige Zug- und Druckwirkung durch das heliotropisch vorgeneigte Ende des Stengels auf das untere Ende gar nicht ausgeübt werden kann, da jeder einseitige Zug bei der um 180° veränderten Stellung in einseitigen Druck umgewandelt wird.

Ich sagte, dass die Last des heliotropisch gekrümmten Stengelendes im unteren Ende des Stengels ein ungleiches Wachsthum inducirte. Als Grund für diese Anschauung führe ich an, dass die durch die Last des vorderen Stengelendes im unteren Ende hervorgerufene Krümmung theilweise geotropisch wieder aufgehoben wird, wie man namentlich schön an solchen Keimlingen sehen kann, die bis zum Grunde concav gegen die Lichtquelle gekrümmt waren, später sich ihr, gerade gesteckt, schief entgegenneigten. Überdies überzeugte ich mich durch directe Messung davon, dass die genannte untere Stengelpartie, welche bei den vertical stehenden Keimlingen sich concav gegen das Licht krümmte, bei den um eine horizontale Axe rotirenden aber genau vertical stand, noch in die Länge wuchs.

Diese mit der Kresse angestellten Versuche lehren mithin noch weiter: dass die jüngsten Stengeltheile stärker heliotropisch sind, als die älteren noch wachsenden, und dass die ältesten noch wachsenden Theile der Keimstengel gar nicht mehr heliotropisch sind, wohl aber durch einseitig wirkenden Zug scheinbar heliotropische, übrigens auf Wachsthum beruhende Krümmungen annehmen, denen alsbald der negative Geotropismus entgegenwirkt.

Damit erklärt sich die von Payer (s. oben p. 12) zuerst gemachte Beobachtung, dass sich etiolirte Kressepflänzchen bei einseitiger Beleuchtung anfänglich im oberen Ende stark gegen das Licht concav krümmen, dann aber sich demselben schief entsegenstellen.

Keimlinge der Erbse zeigen bei einseitiger Beleuchtung ein anderes Verhalten; hier bleiben die unteren Theile vertical, ob sie ruhig stehen, oder ob sie durch Rotation um eine horizontale Axe der einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogen sind. Ähnlich so verhält sich auch die Wicke. Bei beiden Pflanzen erlöschen Heliotropismus und Wachsthumsfähigkeit des Stengels auf einmal; Zug- oder geotropische Krümmungen können in diesen Stengeltheilen nach Erlöschen des Heliotropismus somit nicht statthaben.

Die Keimstengel, und wohl alle positiv heliotropischen und dabei negativ geotropischen Organe verhalten sich entweder so wie das hypocotyle Stengelglied der Kresse oder wie die Keimstengel der Erbse.

Der Umstand, dass die jungen, stark wachsenden Stengeltheile stark heliotropisch und bei Beleuchtung oder überhaupt nur wenig geotropisch sind, ferner, dass bei Aufstellung stark heliotropischer Keimlinge im Optimum der Lichtstärke der Geotropismus so gut wie ausgelöscht ist, macht es möglich, das Optimum der Lichtstärke für den Heliotropismus stark heliotropischer Organe, ohne dass eine Aufhebung einseitiger Schwer-

Digitized by Google

kraftswirkung nothwendig ist, zu bestimmen. So z. B. bei der Saatwicke. Bei Kresse tritt der Heliotropismus nicht mehr so scharf auf, hier ist für die Bestimmung des Optimums der Lichtstärke die Anwendung des Rotationsapparates mit horizontaler Drehaxe nothwendig. In diesem Capitel ist das Optimum der Lichtstärke für den Heliotropismus der Kressestengel mit grösserer Genauigkeit angegeben als oben (p. 38), wo auf den Auschluss des Geotropismus noch nicht Rücksicht genommen wurde.

Es ist oben bereits darauf aufmerksam gemacht worden, dass bei geringer Lichtstärke der Geotropismus dem Heliotropismus schon in einer Weise entgegenwirkt, dass ohne Aufhebung einseitiger Schwerkraftswirkung eine genaue Ermittlung der unteren Intensitätsgrenze für den Heliotropismus der betreffenden Pflanzentheile nicht durchgeführt werden kann. Versuche, die ich mit Keimlingen der Schminkbohne und Sonnenblume anstellte, bei welchen die Pflänzchen, einseitig beleuchtet, um eine horizontale Axe rotiren, lehrten, dass für erstere die untere Intensitätsgrenze bei 10 M., für die letzteren bei 10·5 M. Entfernung von der Normalflamme zu liegen kommt.

Für die Bestimmung der oberen Intensitätsgrenze für den Heliotropismus ist hingegen die Ausschliessung des Geotropismus belanglos, da in der Nähe derselben die Wachsthumsfähigkeit der Organe erlischt, und damit die Vorbedingungen sowohl für den Heliotropismus als für den Geotropismus verloren gehen.

Die Versuche über das Zusammenwirken von positivem Heliotropismus und negativem Geotropismus lassen vermuthen, dass auch negativ heliotropische Organe, wenn selbe stark positiv geotropisch sind, gleichzeitig durch das Licht und durch die Schwerkraft beeinflusst werden. Versuche, die ich mit Keimlingen von weissem Senf und Sonnenblumensamen, noch mehr aber die, welche ich mit Kresse anstellte, haben diese Vermuthung bestätigt.

Glascylinder, welche einen Durchmesser von 2·5 Cm. hatten und unten geschlossen waren, wurden mit Wasser gefüllt und durch einen 4—5 Mm. dicken Kork dicht verschlossen, der Kork wurde früher an mehreren Stellen fein durchbohrt und in die Öffnungen halbgequollene Senfsamen oder Sonnenblumensamen so eingepasst, dass die Wurzeln abwärts ins Wasser hinein zu wachsen genöthigt waren. Der Verschluss des Gefässes war ein derartiger, dass, wenn letzteres umgekehrt wurde, kein Wasser ausfloss. Nachdem die Würzelchen eine Länge von 5—8 Mm. erreicht hatten, wurde das Gefäss auf den Rotationsapparat gebracht und die Wurzeln einseitig beleuchtet. Der negative Heliotropismus der Wurzeln machte sich hier früher bemerklich und trat stärker ein, als bei in gleicher Weise zum Versuche vorbereiteten Pflänzchen, die während der Beleuchtung in fixer, aufrechter Stellung sich befanden.

Kressekeimwurzeln sind, wie ich finde, nur unter sehr günstigen Beleuchtungsverhältnissen negativ heliotropisch. Sehr deutlich stellt sich die Wegkrümmung vom Lichte ein, wenn die Keimlinge in einer dicken Schichte von Watte im bis auf einen schmalen Spalt schwarz und matt emaillirten mit Wasser gefüllten Glasgefäss zum Keimen gebracht werden und in einer Entfernung von 20 Cm. von der Normalflamme aufgestellt sind. Nach 5—6 Stunden krümmen sie sich in Winkeln von 10—15° von der Verticalen weg. Viel stärkere negativ heliotropische Krümmungen lassen sich, selbst in Entfernungen von 60—80 Cm. von der Flamme — bei welchen Entfernungen vertical aufgestellte im Wasser wachsende Keimlinge gar keine Spur vom negativen Heliotropismus zu erkennen geben — erzielen, wenn die Kressepflänzchen in gleicher Weise, wie ich dies bei den Versuchen mit den Senf- und Sonnenblumenpflänzchen beschrieb, um eine horizontale Axe rotirend, dem Lichte ausgesetzt werden.

Viertes Capitel.

Versuche über den Sauerstoffbedarf während der heliotropischen Krümmungen.

Strenge genommen, sollte die Frage, ob zu den heliotropischen Krümmungen freier Sauerstoff nöthig ist oder nicht, in dem Capitel über die Beziehung zwischen Längenwachsthum und Heliotropismus abgehandelt werden, welches erst im zweiten Theile dieser Monographie enthalten sein wird. Wenn ich die angeregte Frage schon an dieser Stelle löse, so geschieht dies nur desshalb, weil die Entscheidung darüber, ob freier Sauerstoff zum Heliotropismus erforderlich ist, für die Darlegungen des nächsten Abschnittes nöthig ist.

Digitized by Google

Es hat bis jetzt nur Payer (vgl. oben p. 13) die eben genannte Frage aufgeworfen. Er ist zu dem Resultate gelangt, dass schwache (positiv) heliotropische Krümmungen auch in einer Atmosphäre von Stickstoff oder Wasserstoff sich vollziehen könne. Nach diesem Forscher wäre also die Gegenwart vom freien Sauerstoff rum Heliotropismus nicht unbedingt nöthig. Nur H. v. Mohl hat dieser Angabe Payer's Beachtung geschenkt. Er stimmt dem genannten Forscher bei, und benützt das von ihm als richtig angenommene Factum, um darzuthun, dass auch in einer sauerstofffreien Atmosphäre eine Beugung der Pflanzentheile zum Licht eintreten könne, um Dutrochet's Theorie des Heliotropismus in einem Punkte zu widerlegen (vgl. oben p. 20).

Da schon bisher so viele Thatsachen dafür sprechen, dass Heliotropismus eine Wachsthumserscheinung ist, was heute auch, wenigstens in Bezug auf den positiven Heliotropismus, wohl von der Mehrzahl der Pflanzenphysiologen als richtig angenommen wird, so klingt Peyer's Behauptung ziemlich unwahrscheinlich. Ich werde im Nachfolgenden zeigen, dass seine Angaben auf ungenauen Beobachtungen beruhen, jedenfalls aber die Behauptung, dass auch ohne freiem Sauerstoff Heliotropismus eintreten könne, irrthümlich ist.

Meine Versuche beziehen sich sowohl auf positiv als auch auf negativ heliotropische Organe. Erstere betreffend operirte ich mit Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus*, *Vicia sativa* und *Lepidium sativum*, letztere betreffend mit bewurzelten Sprossen von *Hartwegia comosa* und Keimlingen von *Sinapis alba*.

Ich beschreibe zuerst die Versuche, welche ich mit den Keimlingen von *Phaseolus multiflorus* anstellte. Die Versuchspflänzchen, auf Keimnetzen im Finstern erzogen, hatten eine Stengelhöhe von 1—1·5 Cm. Dieselben wurden in 2—3 Cm. breite, 15 Cm. hohe cylinderförmige Absorptionsröhren, deren hintere Wand aussen und innen bis zu zwei Drittheilen der Höhe — vom geschlossenen Ende aus gerechnet — mattschwarz emaillirt waren, gebracht.

Die Keimlinge wurden durch nasse Watte, welche die Wurzeln und die Kotylen umgab, derart fixirt, dass sich die epicotylen Stengelglieder vollkommen frei nach allen Seiten hin bewegen konnten. Mit dem offenen (nicht emaillirten) Ende wurden die Gefässe in Kalilauge getaucht, durch Quecksilber abgesperrt, fixirt, genau vertical gestellt und bei einer fast völlig constanten Temperatur von 22·5° C. in der Dunkelkammer bei Ausschluss vom Licht aufgestellt. Gewöhnlich nach 36—48 Stunden erreichte die Kalilauge ihren höchsten Stand, indem nach Ablauf dieser Zeit aller im Gefässe enthaltener Sauerstoff durch Athmung verbraucht, in Kohlensäure umgewandelt war, und letztere von der Kalilauge, welche nunmehr genau das Volum des verbrauchten Sauerstoffes einnahm, absorbirt wurde. In dieser Zeit stand auch, wie durch mittelst Visiren vorgenommene Messungen constatirt wurde, das Längenwachsthum des Stengels stille. Nun wurde das Gefäss so aufgestellt, dass die durchsichtig gebliebene Seite dem Lichte zugewendet war, der Keimling also nur von einer Seite her Licht empfing; denn was an reflectirten Strahlen von der matt geschwärzten Hinterfläche des Gefässes auf die Rückseite des Stengels fiel, konnte trotz der Nähe der reflectirenden Fläche in diesem Versuche wegen verschwindender Kleinheit des Effectes vernachlässigt werden. Als Lichtquelle benützte ich meine Normalflamme und stellte den Apparat in einer Entfernung von dieser auf, dass die Versuchspflanze sich beiläufig im Optimum der Lichtstärke für den Heliotropismus befand. Da selbst nach mehreren Stunden das epicotyle Stengelglied keine Spur von heliotropischer Krümmung zeigte, so liess ich, um mich vom Leben der Versuchspflanze zu überzeugen, atmosphärische Luft durch die Kalilauge in den Gasraum des Gefässes aufsteigen, worauf sich schon nach einer Stunde eine deutliche, nach einer weiteren Stunde eine sehr auffällige positiv heliotropische Krümmung des Stengels einstellte, nach 24 Stunden aber eine starke Längenzunahme des epicotylen Internodiums nachweisbar war, zum Beweise, dass das Bohnenpflänzchen wachsthumsfähig sich erhalten hatte.

Dieser Versuch wurde mehrmals mit dem gleichen Erfolge wiederholt, und so zunächst für die Keimlinge von *Phaseolus multiflorus* der Beweis hergestellt, dass ohne freien Sauerstoff kein Heliotropismus stattfinden könne.

Die Experimente mit Wicke und Kresse wurden in etwas abweichender Weise eingeleitet. Auf die nasse Watte kamen im oberen Drittel des Gefässes die völlig gequollenen Samen, darunter im mittleren Drittel eine Etage von nasser Watte, die reichlich mit gequollenen Samen überdeckt war, um den Sauerstoff rascher zur

Digitized by Google

Absorption zu bringen. Ich überzeugte mich nämlich, dass durch die wenigen Samen, aus welchen im oberen Drittel die Versuchspflänzchen hervorgingen, innerhalb kurzer Zeit — etwa eines Tages — kein vollständiger Verbrauch des Sauerstoffes zu erzielen war. Im Übrigen blieb der Versuch derselbe. Die Keimlinge hatten gewöhnlich eine Höhe von 1·5—2 Cm. erreicht, wenn die Absorption des Sauerstoffes beendigt war. Auch in diesem Versuche unterblieb, wenn die Gefässe nach Verbrauch allen freien Sauerstoffes ins Licht gestellt wurden, der Heliotropismus, der sich jedoch stets deutlich einstellte, wenn später atmosphärische Luft zu den Keimlingen treten gelassen wurde. Ich überzeugte mich, dass nicht nur bei Kresse und Wicke, sondern auch bei Schminkbohnen und beim Senf, eine grössere Luftblase, die durch das Quecksilber und die Kalilauge aufsteigen gelassen wurde, zum Eintritte des Heliotropismus genügte. Wenn man nun bedenkt, dass in der Absorptionsröhre 15—20 Kressepflänzchen oder 10—15 Wickenkeimlinge sich befanden, so wird man entnehmen können, wie klein die Menge von Sauerstoff ist, welche zur Hervorbringung des Heliotropismus ausreicht.

Nicht jeder Versuch gelang bei dieser Art des Experimentes, indem häufig nach völligem Verbrauch des Sauerstoffes die im oberen Drittel befindlichen Pflänzchen nicht hoch genug oder nicht gerade genug waren, um mit Erfolg benützt werden zu können. Ich habe dann folgendes, nach meinen Erfahrungen zweckmässiges Verfahren angewendet. Die Pflänzchen wurden im oberen Drittel auf Watte erzogen und, nachdem sich die Stengel bis zu einer Höhe von 1—1·5 Cm. entwickelt hatten, auf Watte angekeimte Kressesamen in grösserer Menge eingeführt, welche den in den Absorptionsröhren befindlichen Sauerstoff rasch absorbirten. Selbstverständlich wurde auch in diesem Falle der Apparat über Kalilauge aufgestellt und mit Quecksilber abgesperrt.

Die Versuche mit *Hartwegia comosa* wurden in der Weise ausgeführt, dass kleine, im absolut feuchten Raume erzogene, mit frischen Luftwurzeln versehene Sprosse von den Langtrieben abgelöst und in etwas weitere halbgeschwärzte Absorptionsröhren gebracht und so mit nasser Watte befestigt wurden, dass die Wurzeln sich frei nach allen Seiten hin bewegen konnten. Um die Luftwurzeln nicht der Gefahr auszusetzen, mit der Kalilauge in Berührung zu kommen, wurden die grösseren Blätter des verwendeten (bewurzelten) Kurztriebes weggeschnitten, die mittleren aber so in die Cylinder eingeführt, dass sie, ohne eine Knickung zu erfahren, zur Hälfte nach aussen gekrümmt waren; in dieser Weise gelang es, die Versuchspflänzchen so weit in die Höhe zu rücken, dass unterhalb der Wurzeln bequem noch eine Etage mit feuchter Watte, auf welcher reichlich angekeimte Kressesamen lagen, eingeführt werden konnte, deren Zweck nach dem Vorhergehenden genügend klar sein dürfte. Ich habe nur noch zu bemerken, dass die zum Versuche verwendeten Kurztriebe, so lange sie noch an der Mutterpflanze waren, durch Verdunklung der Wurzeln so gezogen wurden, dass die letzteren sich vertical nach abwärts entwickelten. Im Übrigen war auch hier die Versuchsanstellung die gleiche wie in den früheren Versuchen. Nachdem die Kalilauge eine stationäre Höhe erreicht hatte, wurde der Apparat einseitig der Beleuchtung durch helles Tageslicht oder grelles Gaslicht (Entfernung von der Normalflamme = 40 Cm.; vgl. oben p. 43) beleuchtet. Selbst nach 10stündiger Einwirkung des Tages-, oder 24stündiger Wirkung des Gaslichtes stellte sich keine Spur von negativem Heliotropismus bei den Wurzeln ein; wohl aber zeigte sich eine deutliche Wegkrümmung dieser Organe nach reichlichem Zutritt von Luft.

Die Versuche mit den Samen des weissen Senfs erfordern wieder eine besondere Art der Ausführung. In nasse, stellenweise aufgelockerte Lamellen von Baumwolle wurden einzelne völlig gequollene Senfkörner eingebettet und in die Absorptionsröhren eingeführt. Einige Centimeter tiefer kam eine Etage mit nasser Baumwolle, welche reichlich mit völlig gequollenen Kressesamen überdeckt war. Auch hier wurden die Absorptionsröhren über Kalilauge aufgestellt und mit Quecksilber abgesperrt. Im Finstern entwickelten sich sowohl die Stengel als Wurzeln sehr schön vertical; beide ragten frei in den feuchten Raum. Nach völliger Absorption des Sauerstoffes durch die Senf- und Kressepflänzchen wurde einseitig beleuchtet. Weder die Stengel noch die Wurzeln der Senfpflänzchen liessen auch nur eine Spur vom Heliotropismus erkennen. Erst nach Zufuhr von Luft ergab sich ein starker positiver Heliotropismus der hypocotylen Stengelglieder und eine schwache, aber deutlich ausgeprägte negativ heliotropische Krümmung der Wurzeln.

Digitized by Google

Aus allen diesen Versuchen geht auf das bestimmteste hervor, dass sowohl zum Eintritte des positiven als des negativen Heliotropismus freier Sauerstoff erforderlich ist, mit welcher Erfahrung natürlich eine Stütze mehr für die Ansicht gewonnen wurde, dass sowohl der positive als der negative Heliotropismus auf Wachsthum beruht.

Es sei mir erlaubt, schon an dieser Stelle anzudeuten, dass ich nicht nur den positiven Heliotropismus, sondern auch den negativen als eine Erscheinung ungleichen Wachsthums der Licht- und Schattenseiten des betreffenden Organes ansehe und finde, dass bei ersterem die Schatten-, bei letzterem die Lichtseite stärker wächst, wie sich aus Versuchen über das Längenwachsthum der Organe im Licht und Dunkel — beziehungsweise im schwächeren Lichte — ergibt. Das verstärkte Längenwachsthum positiv heliotropischer Organe im Finstern ist hinlänglich bewiesen. Für die Begünstigung des Längenwachsthums negativ heliotropischer Organe durch das Licht spricht in erster Linie das hypocotyle Stengelglied von *Viscum album*, welches schon eine gewisse Helligkeit zum Wachsthum braucht und bei noch geringerer weder wächst noch heliotropische Krümmungen zeigt. Die bis jetzt schon von mir angestellten Versuche über das Längenwachsthum negativ heliotropischer Organe im Lichte und im Finstern haben das Resultat ergeben, dass die Zuwachse im Lichte grösser sind als im Finstern — beziehungsweise im schwächeren Lichte —; doch muss ich gleich bemerken, dass gerade diese Versuche besonderer Vorsicht bedürfen, soll das Ergebniss nicht ein völlig illusorisches sein. Ich komme im zweiten Theile dieser Monographie selbstverständlich auf diesen Gegenstand noch zurück.

Fünftes Capitel.

Photomechanische Induction beim Heliotropismus.

Vor einigen Jahren machte Sachs[1] die merkwürdige Beobachtung, dass Sprosse, welche $^1/_2$—2 Stunden horizontal lagen und hiebei nur eine Spur von Aufwärtskrümmung erkennen liessen, aufgerichtet oder umgelegt eine deutliche negativ geotropische Krümmung im Sinne der ursprünglichen Aufstellung darboten. Er erklärte diese Erscheinung als eine Nachwirkung der eigentlichen geotropischen Action. Schon früher hatten Frank[2] und Ciesielski[3] Erscheinungen an Wurzeln beobachtet, die sich gleichfalls als Nachwirkung der Schwerkraft deuten lassen.[4]

Später legte sich Herm. Müller (Thurgau),[5] angeregt durch die ebengenannte Beobachtung von Sachs, die Frage vor, ob nicht auch beim Heliotropismus eine Nachwirkung sich bemerkbar mache (s. oben p. 29). Versuche, welche er mit treibenden Stengeln von *Fritillaria imperialis* vornahm, stellten das Auftreten einer Nachwirkung bei diesen positiv heliotropischen Organen ausser Zweifel. Weitere specielle Angaben über Pflanzen, welche Erscheinungen heliotropischer Nachwirkung darbieten, enthält Müller's Arbeit nicht. Indess lässt sich vermuthen, dass er für alle heliotropischen Organe die Möglichkeit einer Nachwirkung annimmt. Sehr bemerkenswerth ist die Art, wie Müller zu Werke geht, um einen möglichst sicheren Nachweis dieser Erscheinung erbringen zu können. Es wird die Versuchspflanze nur so lange einseitig beleuchtet, bis eine Spur einer heliotropischen Krümmung angedeutet ist, und hierauf nicht nur der weiteren Wirkung des Lichtes, sondern auch der einseitigen Wirkung der Schwerkraft durch langsame Rotation um eine horizontale Axe entzogen. Für den Nachweis der geotropischen Nachwirkung leistet selbstverständlich der Rotationsapparat ebenfalls sehr gute Dienste.

Nachdem ich mich von der Richtigkeit der Thatsache, dass heliotropische Nachwirkungen bestehen, überzeugte, ging ich der Verbreitung und dem Wesen der Erscheinung weiter nach.

---

[1] Flora 1873, p. 324—325.

[2] Beiträge zur Pflanzenphysiologie. 1868, p. 45—46.

[3] Untersuchungen über die Abwärtskrümmungen der Wurzeln. Breslau 1871, p. 24—20. (Auch Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. I, Heft II, p. 1 ff.)

[4] Vgl. Sach's in Arbeiten des bot. Institutes zu Würzburg, Bd. I, p. 472—74, wo die geotropische Nachwirkung bei Wurzeln in Zweifel gezogen wird.

[5] Flora 1876, p. 68.

Digitized by Google

Alle meine diesbezüglichen Versuche wurden in der Dunkelkammer ausgeführt. Als Lichtquelle diente meine Normalflamme. Die Aufstellung der Versuchspflanzen erfolgte in einer Entfernung von der Flamme, welche dem Optimum der Lichtstärke für den Heliotropismus des jeweiligen Objectes entsprach. Die Temperatur war constant 23·2—23·8° C.

Keimlinge von *Phaseolus multiflorus*, deren epicotyle Stengelglieder eine Höhe von etwa 2^{cm} erreicht hatten, wurden mit einer der Flanken des Stengels dem Lichte zugewendet, und genau eine Stunde stehen gelassen. Bis dahin zeigte sich auch nicht eine Spur einer heliotropischen Krümmung. Hierauf wurden die Keimlinge durch mehrfache undurchsichtige Recipienten verdunkelt und vor strahlender Wärme geschützt, welche letztere, wenn einseitig wirkend, Störungen hervorbringen könnte. Nach zwei Stunden war eine starke positiv heliotropische Krümmung im Sinne der ursprünglichen Aufstellung eingetreten. Macht man den Versuch mit der Abänderung, dass der Keimling während des ganzen Versuches um eine horizontale Axe rotirt, dabei aber, so lange er dem Lichte ausgesetzt ist, stets nur mit einer Seite des Stengels gegen das Licht gekehrt ist, so bekommt man kein wesentlich anderes Resultat, wohl aber, wenn die Aufstellung der Pflanze weit vom Helligkeitsoptimum erfolgte, woraus sich neuerdings ergibt, dass die geotropische Wirkung des Lichtes auf im Optimum der Lichtstärke aufgestellte Pflanzenorgane verschwindend klein ist.

Keimlinge von *Vicia Faba* konnten mit einer der Flanken des Stengels durch volle drei Stunden der Einwirkung des Lichtes ausgesetzt werden, ohne dass sich eine Spur einer Neigung gegen die Lichtquelle einstellt. Wenn hierauf völlige Verdunklung der Keimlinge eingeleitet wurde, so gab sich nach zwei bis drei Stunden an den Stengeln starker positiver Heliotropismus im Sinne der ursprünglichen Aufstellung kund.

Ebenso sicher als bei *Phaseolus multiflorus* und *Vicia Faba* constatirte ich heliotropische Nachwirkung bei folgenden positiv heliotropischen Organen: Hypocotyle Axe von *Medicago sativa* und *Trifolium pratense*, *Lepidium sativum*, *Sinapis alba*, *Raphanus sativus*, *Helianthus annuus*, *Silene pendula*; epicotyle Stengelglieder von *Vicia sativa*, *Pisum sativum*; höheren Internodien von *Phaseolus multiflorus*, *Vicia Faba* und *sativa*, *Elodea canadensis* (undeutlich) und *Hordeum sativum* (schwach). An etiolirten Trieben von *Salix alba* liess sich keine Nachwirkung auffinden.

Von negativ heliotropischen Organen habe ich auf Nachwirkung das epicotyle Stengelglied von *Viscum album* ferner die Wurzeln von *Hartwegia comosa*, *Sinapis alba* und *Lepidium sativum* geprüft.

Bei *Viscum album* liess sich, wie sehr der Versuch auch modificirt wurde, keine Spur einer Nachwirkung nachweisen. Aber selbst an *Hartwegia comosa* und *Sinapis alba*, deren Wurzeln nicht nur rasch wachsen und auffällig stark negativ heliotropisch sind, sondern auch in relativ kurzer Zeit heliotropische Krümmungen ausführen, konnte deutliche Nachwirkung nicht aufgefunden werden. Die Wurzeln von *Lepidium sativum*, die nur sehr schwach negativ heliotropisch sind, liessen entschiedene Nachwirkung nicht erkennen.

Aus allen diesen Beobachtungen ergibt sich ungezwungen, dass nur solche Organe, bei welchen der Heliotropismus sich rasch vollzieht, eine Nachwirkung des Lichtes erkennen lassen, nicht aber solche Organe, welche sich dem Lichte gegenüber träge verhalten oder nur schwachen Heliotropismus zeigen. Es soll damit natürlich nicht gesagt sein, dass bei letzteren eine Nachwirkung nicht besteht, dass eine solche auch hier stattfindet, halte ich sogar für im hohen Grade wahrscheinlich; ja, ich gehe so weit, anzunehmen, dass die Wirkungen aller äusseren Factoren auf die organischen Bildungsprocesse in Form von durch Nachwirkung in Erscheinung tretenden Inductionen auftreten. Ich lege indess auf diesen Punkt hier weiter kein Gewicht und möchte nur noch bemerken, dass dort, wo, wie bei etiolirten Trieben von *Salix alba*, sich durch das Experiment keine heliotropische Nachwirkung erweisen lässt, dieselbe allerdings vorhanden sein dürfte, aber in so schwachem Grade und in so träger Weise, dass sie durch die continuirlich weiterlaufenden mechanischen Processe des Wachsthums ausgelöscht wird.

Ich theile hier folgende lehrreiche Beobachtungsreihe mit, welche auf das deutlichste zeigt, in welcher Abhängigkeit die Stärke der Nachwirkung von der Energie, mit welcher der Heliotropismus sich vollzieht,

Digitized by Google

steht. Wie ich bei einer früheren Gelegenheit ausführlich auseinandersetzte,[1] ist bei nutirender Sprosse die Hinterseite heliotropisch krümmungsfähiger als die Vorderseite, wobei unter dieser die dem freien Ende des nutirenden Stengels zugewendete, unter jener die entgegengesetzte Seite des Sprosses zu verstehen ist. Rechte und linke Flanke zeigen im Allgemeinen ein intermediäres Verhalten. In ausgezeichnetster Weise ist diese auf ungleicher Wachsthumsfähigkeit beruhende monosymmetrische Vertheilung der heliotropischen Krümmungsfähigkeit an den epicotylen Stengelgliedern von *Phaseolus multiflorus* anzutreffen.

Stellt man gegen die Lichtquelle verschieden orientirte Keimlinge dieser Pflanze im Optimum der Lichtstärke für den Heliotropismus des epicotylen Stengelgliedes vertical auf, so lässt sich an dem mit der Hinterseite der Lichtquelle zugekehrten Keimling nach halbstündiger, bei Flankenstellung erst nach einstündiger Beleuchtung deutliche heliotropische Nachwirkung nachweisen; bei Beleuchtung der Vorderseite ist es hingegen nicht so leicht möglich, die Nachwirkung zu constatiren. Nach drei- bis vierstündiger Wirkung des Lichtes und Aufhebung der Schwerkraft gelingt es, meist wohl, eine unzweideutige, selten aber nur, eine starke heliotropische Nachwirkung festzustellen. An schwächlichen Exemplaren, wo die Differenz in der Wachsthumsfähigkeit an der Vorder- und Hinterseite der Stengel nur eine geringe ist, zeigt sich bei der letztgenannten Aufstellung die Nachwirkung verhältnissmässig noch am deutlichsten.

Die Energie, mit welcher sich die heliotropische Nachwirkung kundgibt, ist nach dem Vorangegangenen eine sehr verschiedene. Bei heliotropisch sehr empfindlichen Organen ist die Nachwirkung des Lichtes eine so grosse, dass — selbst bei stark ausgesprochenem negativen Geotropismus — die geotropische Gegenwirkung eine verschwindend kleine ist; ja selbst im entgegengesetzten Sinne eingeleiteter Heliotropismus macht sich kaum bemerklich, wie aus folgenden Beobachtungen hervorgeht. Drei Schminkbohnenkeimlinge von völlig gleicher Ausbildung wurden in der dem Optimum der Lichtstärke für den Heliotropismus entsprechenden Entfernung von der Normalflamme aufgestellt, und zwar wurden die epicotylen Stengelglieder mit den rechten Flanken der Lichtquelle zugekehrt. Nach Ablauf einer Stunde wurde ein Pflänzchen auf den Rotationsapparat ins Finstere gestellt, der zweite um 180° gedreht, so dass er nunmehr die linke Flanke der Gasflamme zuwendete, der dritte aber in seiner ursprüngliche Lage belassen. Nach $1^1/_2$ Stunden hatten sich alle drei Pflanzen im Sinne der anfänglichen Aufstellung positiv heliotropisch gekrümmt, und zwar alle drei gleich stark; die Krümmungsradien erschienen so völlig gleich, dass keinerlei merkliche Begünstigung einer oder der anderen Versuchspflanze erweislich war. Es hatte also weder der negative Geotropismus, noch der im entgegengesetzten Sinne eingeleitete Heliotropismus irgendwie der durch die erste Aufstellung inducirten Krümmung entgegenwirkt.

Diese Wahrnehmungen zeigen deutlich, dass, wenn das Licht in einem Organe eine heliotropische Krümmung inducirte, eine neuerliche heliotropische oder geotropische Induction auf Widerstände stösst, und es hat den Anschein, dass dieselben erst platzgreifen können, wenn die Wirkungen der ersteren ihr Ende erreicht haben.

Es lassen diese Beobachtungen vermuthen, dass eine einfache Summirung der durch die Schwerkraft oder durch das Licht inducirten Wirkungen sich selbst dann nicht kundgeben wird, wenn die voraussichtlichen Effecte gleichsinnige sind; d. h. selbst dann nicht, wenn Licht und Schwerkraft auf eine und dieselbe Seite des Organes hintereinander begünstigend wirken.

Um diese Verhältnisse klarzulegen, wurden zahlreiche Versuche angestellt. Ich betraute mit der Arbeit Herrn Hermann Ambronn, welcher im pflanzenphysiologischen Institute an 20 Versuchsreihen mit Keimlingen von Schminkbohnen, Wicken, Saubohnen, Kresse und namentlich mit Sonnenblumen ausführte. Ich habe mich davon überzeugt, mit welcher Genauigkeit und Sorgfalt der genannte Beobachter zu Werke ging, und ich kann den gewonnenen Resultaten um so mehr Zutrauen schenken, als einige von mir mit Wicke und Sonnenblume angestellte Experimente genau zu demselben Ergebnisse führten. Es zeigt sich nämlich in der That, dass weder das Licht eine durch die Schwerkraft inducirte Krümmung, noch die Schwer-

[1] Die undulirende Nutation. Sitzungsberichte der k. Akad. der Wissensch. Bd. 77. (Jänn. 1878.)

Digitized by Google

kraft eine durch das Licht inducirte Krümmung zu verstärken vermag, selbst dann nicht, wenn in Folge der Beleuchtung oder der Lage gegen den Horizont eine und dieselbe Seite des betreffenden Organes — bei der nachfolgenden Wirkung des Lichtes, beziehungsweise der Schwerkraft — die begünstigte ist.

Aufeinanderfolgende Impulse des Lichtes und der Schwerkraft, von denen jeder für sich einen bestimmten Effect auszuüben im Stande ist, summiren sich in ihren Wirkungen selbst dann nicht, wenn die getrennten Effecte gleichsinnig sind, z. B. eine und dieselbe Seite des Organes im Längenwachsthum gefördert wird.

Folgende Beobachtungen mögen diese Verhältnisse noch näher illustriren.

Das hypocotyle Stengelglied von *Helianthus annuus* ist, wie Herm. Müller (Thurgau) zuerst auffand, stark negativ geotropisch und nur schwach heliotropisch.[1] Wie ich finde, ist bei verticaler Aufstellung und Beleuchtung der Hinterseite der Stengel der Heliotropismus, ohne dass es äusserlich sichtlich wäre, im Mittel nach 2·5 Stunden inducirt; hingegen der Geotropismus bei horizontaler Aufstellung, und wenn die Hinterseite nach aufwärts gewendet ist, schon nach einer halben Stunde. Bringt man nun durch 2·5 Stunden einseitiger Einwirkung des Lichtes ausgesetzt gewesene Keimlinge ins Dunkle und stellt sie horizontal, so dass die voraussichtlich begünstigte Seite (Oberseite) nach unten zu liegen kommt, so krümmen sich die Stengel später aufwärts, als (bei Rotation um eine verticale Axe durch ebenso lange Zeit) allseitig beleuchtet gewesene und in gleicher Weise horizontal gestellte Stengel. Die durch das Licht bedingte Induction wirkt in den Stengeln weiter und äussert sich in einer Hemmung der geotropischen Aufwärtskrümmung. — Werden durch eine halbe Stunde in horizontaler Stellung im Finstern gelassene Keimlinge der Sonnenblume mit gleichfalls im Finstern, aber vertical aufgestellt gewesenen der Einwirkung des Lichtes ausgesetzt, so krümmen sich die ersteren allerdings früher als die letzteren, allein sie krümmen sich nicht stärker als solche Keimlinge, welche im Finstern (nach erfolgter Induction des Geotropismus) aufrecht hingestellt wurden, oder die (gleichfalls nach erfolgter Induction) um eine horizontale Axe rotiren gelassen werden.

Stellt man etiolirte Keimlinge von *Helianthus annuus* im Finstern horizontal mit der Hinterseite nach oben auf, und bringt man sie nach Ablauf einer halben Stunde so vor die Normalflamme, dass das Optimum der Lichtstärke für den Heliotropismus auf die Stengel wirkt, ferner so, dass die Hinterseite des Stengels zur Lichtseite wird, so krümmt sich der Stengel rasch dem Lichte entgegen, um aber bald darauf sich aufzurichten und viel später erst eine positiv heliotropische Krümmung anzunehmen. Die erste Wendung gegen das Licht war nichts Anderes als geotropische Nachwirkung, welcher später erst, nach völliger Verlöschung der letzteren Heliotropismus folgte.

Die Keimstengel von *Vicia sativa* verhalten sich insoferne denen der Sonnenblume entgegengesetzt, als sie stärker heliotropisch als geotropisch sind. Die Induction des Heliotropismus erfolgt hier unter günstigen Verhältnissen nach 35 Minuten; die Induction des negativen Geotropismus hingegen äusserst sich bei horizontaler Aufstellung erst beiläufig nach 1 Stunde 15 Minuten. Beleuchtet man Keimpflänzchen, welche durch $1^1/_4$ Stunden im Finstern horizontal gelegen hatten, und andere, welche vertical aufgestellt gewesen, so krümmen sich letztere früher und innerhalb gleicher Zeiten stärker; stellt man hingegen einseitig beleuchtet gewesene und solche, welche während der gleichen Zeit um ihre Axe im Lichte rotirten, also allseitig beleuchtet waren, horizontal, so krümmen sich allerdings erstere (in Folge heliotropischer Nachwirkung) stärker als letztere, aber nur ebenso stark als nach stattgehabter Induction des Heliotropismus vertical im Finstern aufgestellte oder der einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogene.

Der Umstand, dass eine durch das Licht eingeleitete Krümmung durch die später auftretende Schwerkraft nicht sofort vermehrt wird, sondern die neue Kraft erst nach Erlöschen der anfänglich thätigen eingreift, könnte vielleicht auf die Vermuthung leiten, dass die beim Heliotropismus statthabenden mechanischen

[1] Flora 1876, p. 94.

Digitized by Google

Vorgänge ganz anderer Art sind, als die beim Geotropismus sich einstellenden. Diese Vermuthung wäre aber schon desshalb eine ungerechtfertigte, als bei der heliotropischen Nachwirkung die nachträglich eingreifende Schwerkraft — innerhalb einer bestimmten Zeit — ebenso wirkungslos sich erweist, wie bei der geotropischen Nachwirkung die später folgende Beleuchtung. Wenn die später im Experimente auftretende Kraft die Wirkung der anfänglich thätigen nicht gleich wieder fortsetzt, so liegt dies eben, wie gleich näher gezeigt werden soll, in dem Wesen der beim Heliotropismus auftretenden Kette von Erscheinungen, die hier als photomechanische Induction zusammengefasst werden soll; in dieser Kette bildet die heliotropische Nachwirkung nur ein Glied.

Wie geht es zu, dass ein durch eine bestimmte Zeit einseitig beleuchteter noch nicht merklich gekrümmter Pflanzentheil in einem Zustande sich befindet, der bei hierauf folgendem Ausschluss des Lichtes zu einer starken heliotropischen Krümmung führt?

Es liegen hier, wie mir scheint, von vornherein zwei ganz verschiedene Möglichkeiten vor. Entweder leitet das Licht in dem betreffenden Pflanzentheil einen Zustand ein, welcher später unter den Bedingungen des Wachsthums auch bei Ausschluss des Lichtes zum Heliotropismus führt, oder aber der Heliotropismus ist eine Inductionserscheinung, die ihrem Gange nach sich am besten mit der von Bunsen und Roscoe entdeckten photochemischen Induction vergleichen liesse.

Was die erstere Möglichkeit anlangt, so ist es schwer, jenen Zustand, der den Heliotropismus einleitet — wenn ein solcher wirklich existirte — ausfindig zu machen. Es liegt meines Wissens in der Literatur nur eine Angabe vor, welche einen solchen, dem Heliotropismus vorangehenden Zustand annimmt. Es ist dies die im historischen Theile dieser Monographie (p. 31) mitgetheilte, von G. Kraus herrührende Angabe, wonach bei heliotropischen und geotropischen Vorgängen schon vor Eintritt der entsprechenden Krümmungen sich ein grösserer Wassergehalt an der im Wachsthum später begünstigten (convex werdenden) Seite einstellt, als an der entgegengesetzten. Kraus hat die Pflanzen, mit denen er experimentirte, nicht namhaft gemacht, auch die gefundenen Wassergehalte nicht angegeben. Genaue Werthe lassen sich jedenfalls schon aus dem Grunde nicht gewinnen, da eine genaue Halbiruug der betreffenden Organe unausführbar ist.

Die von mir angestellten Versuche über die Vertheilung des Wassers in heliotropisch sich krümmenden Organen beziehen sich auf die epicotylen Stengelglieder von *Phaseolus multiflorus* und *Vicia Faba*. Da dieselben undulirende Nutation zeigen, mithin im unteren Theile nach vorne (gegen die überhängende Spitze hin) convex werden, so liesse sich vermuthen, dass, wenn die Angaben von Kraus allgemein richtig sind, auch an dieser convexen Seite der Internodien sich ein grösserer Wassergehalt finden müsste, als an der entgegengesetzten. Ich habe in den Wassergehalten von Vorder- und Hinterseite indess so geringe Unterschiede gefunden, dass ich nicht mit Sicherheit angeben kann, ob in der That an der Vorderseite ein reichlicheres Wasserquantum sich vorfindet, wie aus folgenden Beobachtungen hervorgeht.

Phaseolus multiflorus. Epicotyles Stengelglied.

Wassergehalt der vorderen Hälfte		Wassergehalt der rückwärtigen Hälfte		
a)	94·42 Proc.	*a)*	93·09 Proc.	
b)	94·18 „	*b)*	94·72 „	
c)	92·08 „	*c)*	90·23 „	
Mittel	93·56 Proc.	Mittel	92·67 Proc.	Diff. = +0·89

Vicia Faba. Epicotyles Stengelglied.

Wassergehalt der vorderen Seite		Wassergehalt der rückwärtigen Seite		
a)	91·78 Proc.	*a)*	90·73 Proc.	
b)	90·95 „	*b)*	91·50 „	
c)	93·01 „	*c)*	94·27 „	
Mittel	91·91 Proc.	Mittel	92·16 Proc.	Diff. = −0·25.

Digitized by Google

Aus diesen Versuchsreihen geht jedenfalls hervor, dass bei den genannten Organen die Differenz im Wassergehalt an der Vorder- und Rückseite keine beträchtliche ist; es bestätigt nur die erstere die Kraus'sche Angabe, die zweite widerspricht ihr.

Ich liess nun weiter auf Keimlinge von *Phaseolus multiflorus* und *Vicia Faba* so lange einseitig Licht einwirken, bis heliotropische Nachwirkung sicher zu erwarten stand. Hierauf wurden die betreffenden Stengelglieder halbirt und so lange getrocknet, bis kein Gewichtsverlust resultirte. Zu je einem Versuche dienten die Hälften von drei epicotylen Stengelgliedern, deren Lebendgewicht bei der ersteren circa 1·2, bei der letzteren beiläufig 1·6 Grm. betrug. Die zweite Decimale in den Procenten konnte hier, wie in den obigen Versuchen bei der Art der Versuchsanstellung noch als sicher angenommen werden.

Die unternommenen Versuche hatten gleichfalls kein präcises Resultat, insoferne bei einzelnen Versuchen an der Hinterseite, bie anderen an der Vorderseite der Stengel die grössere Wassermenge gefunden wurde. Ähnlich wie in den oben mitgetheilten Versuchen bewegte sich die durchschnittliche Differenz zwischen $\pm 0{\cdot}5\%$, was wohl darin seinen Grund haben dürfte, dass das Wasser in den betreffenden Organen überhaupt nicht vollkommen gleichmässig vertheilt ist.

Um Missverständnissen vorzubeugen, möchte ich erwähnen, dass, wenn ich auch an den begünstigt wachsenden Hälften keinen höheren Wassergehalt auffand, damit nicht gesagt sein soll, dass an diesen Seiten der Turgor der Zellen kein grösserer sein könne, als an der entgegengesetzten. Wie sich eigentlich von selbst versteht, so kann in einem Gewebe eine bedeutende Steigerung des hydrostatischen Druckes eintreten, ohne dass das Gewichtsverhältniss von Membran und Inhalt sich merklich ändert. Hieraus ergibt sich aber auch, dass eine Steigerung des Turgors in den Zellen statthaben könne, ohne merkliche Änderung im Verhältnisse von Wasser und Trockensubstanz.

Aber selbst wenn ein grösserer Wassergehalt sich an den begünstigten Seiten der heliotropischen Organe einstellte, was dann wenigstens unter gewissen Voraussetzungen auf eine grosse Turgordifferenz in den Geweben der Licht- und Schattenseite des Organes hinwiese, so wäre erst weiter nachzusehen, ob eine thatsächlich nachgewiesene Turgordifferenz als Ursache oder gar als alleinige Ursache der heliotropischen Nachwirkung anzusehen wäre, eine Frage, deren stricte Lösung, wie mir scheint, noch auf unübersteigliche Hindernisse stossen würde.

Statt die erste der oben genannten Möglichkeiten noch weiter zu verfolgen, soll gleich geprüft werden, ob wir es im Heliotropismus mit einer Inductionserscheinung im früher genannten Sinne zu thun haben. Stellt sich dies heraus, so ist die erstgenannte Möglichkeit ohnehin ausgeschlossen.

Bekanntlich wurde von Bunsen und Roscoe die Entdeckung gemacht, dass die Verbindung von Chlor und Wasserstoff durch das Licht nicht sofort mit der Einwirkung des Lichtes beginnt, sondern erst nach einer bestimmten Zeit; hierauf steigert sich bei gleichbleibender Lichtstärke die Verbindungsfähigkeit dieser beiden Elemente immer mehr und mehr; mit anderen Worten: die Menge der gebildeten Salzsäure steigert sich bis zu einem Maximum und wenn das Licht plötzlich zu wirken aufhört, so hat damit die Neubildung von Salzsäure noch nicht ihr Ende erreicht, sondern sinkt successive die Menge der weiter gebildeten Salzsäure auf Null. Die genannten Forscher haben das Phänomen als photochemische Induction bezeichnet.

Ich habe in einer früheren Untersuchung[1] das Auftreten einer photochemischen Induction bei der Chlorophyllbildung nachgewiesen und darauf hingedeutet, dass wohl noch andere Arten photochemischer Induction bei den unter dem Einfluss des Lichtes in der Pflanze vorsichgehenden chemischen Processen stattfinden dürften.

Es erscheint der Vergleich der genannten heliotropischen Vorgänge mit der photochemischen Entstehung der Salzsäure aus Chlor und Wasserstoff vielleicht etwas weit hergeholt; allein ich habe für die Zusammenfassung der einschlägigen Erscheinungen im Bereiche der ganzen Physik doch kein besseres Schema gefunden. Wie bei der photochemischen Induction die Moleküle von Chlor und Wasserstoff trotz der Einwirkung des

[1] Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze. Wien 1877, p. 82 ff.

Digitized by Google

Lichtes eine Zeit lang passiv nebeneinander bleiben, als befänden sie sich im Finstern, so verhalten sich die Moleküle (oder Molekülgruppen) wachsender Zellwände bei Beginn der Lichtwirkung eine Zeit lang so wie im Finstern, sie setzen ihre zum Flächenwachsthum führenden Lageveränderungen und die Aufnahme neuer Moleküle wie im Finstern fort und erst nach längerer Einwirkung der Beleuchtung werden neue Zustände in den Molekülen oder im Molekülverbande geschaffen, welche eine einseitige Hemmung des Wachsthums induciren; wie bei dem erstgenannten Processe die Verbindungsfähigkeit der Elemente sich steigert bis zu einem Maximum, so geht die einseitige Hemmung des Wachsthums beim Heliotropismus auch stetig bis zu einem Maximum fort; und endlich, wie bei der photochemischen Induction die Entstehung der neuen Producte (des Zerfalles oder des Aufbaues) mit der Verdunklung nicht sofort aufhört, sondern noch fortdauert und erst nach und nach erlischt, so hört beim Heliotropismus, wie von Herm. Müller (Thurgau) jüngst gezeigt wurde, mit dem Erlöschen des Lichtes die heliotropische Krümmung nicht sofort auf, sondern gibt sich noch als sogenannte Nachwirkung zu erkennen.

Um nun zu zeigen, dass eine solche photomechanische Induction beim Heliotropismus wirksam ist, muss zuerst nachgewiesen werden, dass der ganze beim Heliotropismus sich abspielende Process qualitativ vom Anfang bis Ende derselbe bleibt. Es zeigt sich dies zunächst darin, dass die Bedingungen für den Heliotropismus während des ganzen Verlaufes der Erscheinung vollständig dieselben bleiben.

Es ist im vorigen Capitel gezeigt worden, dass zur Hervorbringung heliotropischer Krümmungen Sauerstoff erforderlich ist. Man kann sich durch eine der dort mitgetheilten analogen Versuchsanstellungen leicht davon überzeugen, dass ohne Sauerstoff Heliotropismus nicht inducirt werden kann. Führt man einen Keimling von *Phaseolus multiflorus* in eine an der Rückwand geschwärzte Absorptionsröhre ein, stellt über Kalilauge auf, sperrt mit Quecksilber ab, und überlässt man den vertical aufgestellten Keimling unter diesen Verhältnissen sich selbst, bis aller Sauerstoff absorbirt ist und das Längenwachsthum aufgehört hat; beleuchtet man dann die epicotyle Axe einseitig durch eine, zwei, ja drei Stunden, so krümmt sich derselbe nach Zuführung von Sauerstoff im Finstern nicht, zum Beweise, dass trotz der Beleuchtung Heliotropismus nicht inducirt wurde, und zwar aus Mangel an Sauerstoff. Umgekehrt tritt, wenn Heliotropismus inducirt wurde (ohne dass sich jedoch eine Krümmung noch bemerklich macht) eine Krümmung nicht ein, wenn der Keimling (*Phaseolus multiflorus*) in eine Atmosphäre von Kohlensäure gebracht wurde. Folgender lehrreiche Versuch lässt sich sehr leicht ausführen. Da inducirter Heliotropismus sich später in der entsprechenden Krümmung äussert, selbst wenn der Keimling unter Wasser gebracht wird, so muss dies nothwendigerweise unterbleiben, wenn das Versuchsobject in ausgekochtes (also sauerstofffreigemachtes) Wasser oder in ein mit Kohlensäure gesättigtes Wasser gebracht wird.

Heliotropismus kann nur inducirt werden in einem Lichte, welches seiner Brechbarkeit nach hiezu überhaupt geeignet ist. Keimlinge von Wicken, hinter Lösungen von Kupferoxydammoniak, kommen rasch in den Zustand, im Finstern oder im gelben Lichte positiv heliotropische Krümmungen im Sinne der ursprünglichen Aufstellung anzunehmen; länger dauert es, wenn sie der Wirkung der dunklen Wärmestrahlen (hinter Jod-Schwefelkohlenstoff) oder der Strahlen von *A—B* etc. ausgesetzt werden.

Heliotropische Induction findet nur in einem Lichte statt, welches seiner Stärke nach zum Heliotropismus geeignet ist. Stellt man Schminkbohnenkeimlinge in einer Entfernung von der Normalflamme auf, bei welcher die Lichtstärke zu gross oder zu gering ist, um zum Heliotropismus zu führen, so kann das Licht tagelang einwirken, ohne dass sich später bei Ausschluss des Lichtes, aber sonst günstigen Wachsthumsbedingungen heliotropische Nachwirkung einstellen würde. Nur wenn die Keimlinge in einem Lichte aufgestellt werden, welches seiner Intensität nach zur Hervorbringung heliotropischer Krümmungen geeignet ist, stellt sich ein Zustand in den Stengeln ein, welcher bei Ausschluss des Lichtes zur heliotropischen Nachwirkung führt.

Nicht minder lehrreich sind die Versuche über den Einfluss der Temperatur bei Einleitung des Heliotropismus und bei heliotropischer Nachwirkung. Schminkbohnenkeimlinge, bis zur beginnenden Krümmung einseitiger Beleuchtung ausgesetzt, krümmen sich später nur bei Temperaturen, bei welchen Längenwachsthum

Digitized by Google

der Stengel stattfindet. Sachs[1] gibt als niedrigste Temperatur für die Entwicklung der Keimtheile von *Phaseolus multiflorus* 9·5°C. an. Nach Versuchen mit den von mir verwendeten Samen liegt dieser Cardinalpunkt tiefer (höchstwahrscheinlich bei 6·8°C.), gewiss aber nicht unter 5°C. In einem Raume, in welchem sich die Temperatur constant zwischen 4—5°C. bewegte, krümmten sich die genannten Keimlinge im Lichte selbst nach Stunden nicht. Hierauf in einen dunklen Raum gebracht, welcher eine Temperatur von 15—17°C. hatte, trat keine Nachwirkung auf. Keimlinge der Schminkbohne, welche durch 7 Stunden bei einer Temperatur von 4—5°C. einseitig beleuchtet wurden, krümmten sich hierauf im Finstern bei 15—17°C. nicht, zum Beweise, dass bei der niederen Temperatur keine heliotropische Induction stattgefunden hatte.

Die mitgetheilten Versuche lehren wohl zur Genüge, dass die Einleitung des Heliotropismus sich genau unter denselben Bedingungen vollzieht, wie die sogenannte heliotropische Nachwirkung, diese aber auch wieder ganz strenge unter den Bedingungen, unter welchen überhaupt Heliotropismus stattfindet. Nebenher sei bemerkt, dass aber diese Bedingungen selbst wieder genau mit denen für das Längenwachsthum übereinstimmen, so zwar, dass wenigstens der positive Heliotropismus zweifellos als eine Erscheinung ungleichen Längenwachsthums anzusehen ist.

Dass zur Einleitung des Heliotropismus eine bestimmte Zeitdauer erforderlich ist, ist nach allen mitgetheilten Versuchen eben so gewiss, wie dass nach erfolgter Einleitung, selbst bei Ausschluss des Lichtes, der heliotropische Effect sich bis zu einer bestimmten Grenze fortsetzt. Nicht so leicht ist es aber, den Nachweis zu liefern, dass bei constanter Lichtstärke und sonst constanten Bedingungen die heliotropischen Effecte sich bis zu einem Maximum steigern und von hier wieder auf Null sinken; erstlich wegen der Periodicität des Längenwachsthums jedes Abschnittes eines heliotropisch krümmungsfähigen Organes, und zweitens, weil selbst bei constanter Leuchtkraft der Lichtquelle und constanter Entfernung des Versuchsobjectes von der Lichtquelle die Intensität des wirksamen Lichtes mit dem Fortschreiten des Heliotropismus abnimmt, da der betreffende Pflanzentheil immer mehr der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen sich nähert. Die erstgenannte Fehlerquelle ist im Versuche nicht völlig auszuschliessen, wohl aber die daraus entspringenden Fehler zu verkleinern, wenn stark heliotropische — aber nicht allzu stark wachsende Organe — unter den Bedingungen mässig raschen Wachsthums zum Versuche gewählt werden. Die zweite Fehlerquelle ist leicht dadurch auszuschliessen, dass man die zu prüfenden Organe stets so gegen die einfallenden Strahlen stellt, dass selbe auf die concave Fläche stets möglichst senkrecht zu stehen kommen.

Macht man den Versuch in der angegebenen Weise und bestimmt man von Zeit zu Zeit die Krümmungshalbmesser der heliotropisch gekrümmten Stengel durch senkrechte Schattenprojection, so erkennt man aus der ersten Differenzreihe der Werthe für die Radien, dass in der That die Stärke der heliotropischen Krümmung von 0 bis zu einem Maximum steigt und von hier wieder bis auf Null fällt.

Bei einem Versuche mit *Phaseolus multiflorus*, dessen epicotyles Stempelglied einen Krümmungshalbmesser von 14 Centimeter hatte, und das mit der concaven Hinterseite der Lichtquelle (Gasflamme) zugewendet wurde, ergaben sich nach Ablauf von je einer Viertelstunde folgende Werthe für die Krümmungshalbmesser:

	14,	14,	14,	14,	13,	11,	7,	5·5,	5,	5 Cm.
Differenzreihe		0,	0,	0,	1,	2,	4,	1·5,	0·5,	0.

Gleichsinnige Resultate wurden auch bei *Vicia Faba* gefunden. Es geht mithin aus allen diesen Versuchen hervor, dass die Erscheinung des Heliotropismus von Anfang bis Ende unter völlig gleichen Bedingungen und mit qualitativ demselben Effecte sich vollzieht, und dass der Verlauf der heliotropischen Effecte Besonderheiten darbietet, welche diesen Wachsthumsprocess als eine Inductionserscheinung charakterisiren, für welche ich den, wie mir scheint, passenden Ausdruck „photomechanische Induction" vorschlage.

[1] Lehrbuch 3. Aufl., p. 740.

Digitized by Google

Auch beim Geotropismus gibt sich eine ähnliche Induction zu erkennen, wie die Versuche lehrten, welche ich mit negativ geotropischen Organen (epicotyle, beziehungsweise hypocotyle Stengelglieder von *Helianthus annuus, Phaseolus multiflorus, Vicia Faba, Pisum sativum, Lepidium sativum* etc.) anstellte. Doch würde es zu weit führen, hier genauer auseinanderzusetzen, dass der (negative und wahrscheinlich auch der positive) Geotropismus nur unter den Wachsthumsbedingungen der betreffenden Organe inducirt wird, und bei eingeleiteter Induction sich später in den entsprechenden Krümmungen bei Ausschluss der einseitig wirkenden Schwerkraft (nämlich beim Rotiren um eine horizontale Axe) äussert.

Dass beim Heliotropismus und Geotropismus Inductionen stattfinden, die, obwohl äusserlich nicht angedeutet, doch zu starken Krümmungen führen, ohne dass die das einseitig verzögerte, beziehungsweise verstärkte Wachsthum bedingende Ursache dabei direct betheiligt ist, lässt vermuthen, dass unter den sogenannten spontanen Nutationserscheinungen manche vorkommen, welche auf äussere Kräfte zurückzuführen sein dürften.

Digitized by Google

Digitized by Google

DIE

HELIOTROPISCHEN ERSCHEINUNGEN IM PFLANZENREICHE.

EINE PHYSIOLOGISCHE MONOGRAPHIE.

VON

JULIUS WIESNER,
CORRESPONDIRENDEM MITGLIEDE DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

II. THEIL.

Mit 2 Holzschnitten.

BESONDERS ABGEDRUCKT AUS DEM XLIII. BANDE DER DENKSCHRIFTEN DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN CLASSE DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

Andrews

WIEN.
AUS DER KAISERLICH-KÖNIGLICHEN HOF- UND STAATSDRUCKEREI.

IN COMMISSION BEI KARL GEROLD'S SOHN.
BUCHHÄNDLER DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.
1880.

Digitized by Google

Digitized by Google

DIE

HELIOTROPISCHEN ERSCHEINUNGEN IM PFLANZENREICHE.

EINE PHYSIOLOGISCHE MONOGRAPHIE.

VON

JULIUS WIESNER,
CORRESPONDIRENDEM MITGLIEDE DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

II. THEIL.

Mit 2 Holzschnitten.

BESONDERS ABGEDRUCKT AUS DEM XLIII. BANDE DER DENKSCHRIFTEN DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN CLASSE DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

WIEN.
AUS DER KAISERLICH-KÖNIGLICHEN HOF- UND STAATSDRUCKEREI.

IN COMMISSION BEI KARL GEROLD'S SOHN.
BUCHHÄNDLER DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.
1880.

Digitized by Google

Digitized by Google

DIE

HELIOTROPISCHEN ERSCHEINUNGEN IM PFLANZENREICHE.

EINE PHYSIOLOGISCHE MONOGRAPHIE.

VON

JULIUS WIESNER,

CORRESPONDIRENDEM MITGLIEDE DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

II. THEIL.

(Mit 2 Holzschnitten.)

VORGELEGT IN DER SITZUNG DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN CLASSE AM 18. MÄRZ 1880.

Zweiter Abschnitt.

Experimentelle Untersuchungen.

Sechstes Capitel.

Die während des Heliotropismus stattfindenden Erscheinungen des Längenwachsthums.

Schon im ersten Theile dieser Monographie[1] wurde eine Reihe von Thatsachen mitgetheilt, welche die von De Candolle zuerst angedeutete, von Sachs in neuerer Zeit wieder schärfer ins Auge gefasste Deutung des positiven Heliotropismus als Erscheinung ungleichen, an Licht- und Schattenseite eines Organes stattfindenden Längenwachsthums zu stützen befähigt sind. Dieses Capitel bringt nicht nur neue experimentelle Belege hierfür, welche in Verbindung mit den schon bekannten Thatsachen diese Auffassung unwiderleglich begründen, sondern stellt auch bezüglich des negativen Heliotropismus auf Grund von Versuchen die gleiche Anschauung fest. Die mitzutheilenden Experimente werden einen tieferen Einblick in das Wesen dieser physiologischen Erscheinung, als bisher möglich war, und eine schärfere als die bisherige Präcisirung des Begriffes Heliotropismus gestatten. Die schärfere Umgrenzung dieses Begriffes wird es ermöglichen, manche wohl äusserlich, nicht aber im Wesentlichen mit den wahren heliotropischen Phänomenen übereinstimmende Erscheinung aus diesem Gebiet der Physiologie auszuscheiden.

Was zunächst die schon im ersten Theile gebrachten neuen Belege für die Auffassung, dass der positive Heliotropismus eine Wachsthumserscheinung ist, anlangt, so sind dieselben, kurz zusammengefasst, die folgenden. Die Fähigkeit eines Organes, sich gegen das Licht zu beugen, findet nur so lange statt, als es wachsthumsfähig

---

[1] Siehe Denkschriften der kais. Akademie der Wissensch. Bd. XXXIX, (1878) p. 143 ff. Die Resultate des vorliegenden zweiten Theiles meiner Abhandlung habe ich in einer vorläufigen Mittheilung bereits bekanntgegeben. S. Sitzungsber. der k. Akad. Bd. LXXXI, Jän. 1880, p. 7 ff.

Digitized by Google

ist. Die heliotropische Krümmung selbst vollzieht sich nur unter den äusseren Bedingungen des Längenwachsthums; und zwar wurde nachgewiesen, dass nur bei Gegenwart von Sauerstoff und nur genau innerhalb jener Temperatursgrenzen, innerhalb welcher das Organ wächst, dessen heliotropische Beugung möglich ist.

Es schien nun passend, zur weiteren Begründung des Zusammenhanges zwischen Heliotropismus und Längenwachsthum auch die übrigen bekannten äusseren Einflüsse auf das Längenwachsthum, z. B. die Luftfeuchtigkeit bezüglich ihrer Wirksamkeit beim Zustandekommen des Heliotropismus zu prüfen, ferner nachzusehen, in welchem Grade die durch die ausgezeichneten Arbeiten von Sachs bekannten mechanischen Eigenschaften wachsender Organe an in verschiedenem Masse heliotropisch empfindlichen Pflanzentheilen realisirt sind.

Im grossen Ganzen steigern sich nun allerdings die heliotropischen Effecte für eine bestimmte Temperatur mit der Zunahme der Luftfeuchtigkeit, und ebenso erscheint ein Organ heliotropisch desto empfindlicher, je wachsthumsfähiger es ist. Doch sind die beim Heliotropismus stattfindenden Processe derart verwickelt, dass so einfache als die hier angedeuteten Relationen in voller Strenge nicht bestehen. Geht man nicht tiefer auf die in den Geweben beim Zustandekommen des Heliotropismus stattfindenden Veränderungen ein, und betrachtet man beispielsweise nur die Wachsthumsfähigkeit als Ganzes im Vergleiche zum Heliotropismus, so gelangt man zu mancherlei unerklärlich erscheinenden Ausnahmsfällen. Es ist desshalb nöthig, vorerst gewisse innere Zustände heliotropisch sich krümmender Pflanzentheile näher ins Auge zu fassen.

I. Turgor und Gewebespannung heliotropisch gekrümmter Pflanzentheile.

Der von Sachs geführte, für die Lehre vom Wachsthum höchst wichtige Nachweis der Betheiligung des Turgors der Zellen bei deren Längenwachsthum und die durch eine wohlbegründete Methode von de Vries[1] erzielten Resultate über den direct nachweisbaren Einfluss des Turgors auf die Längenausdehnung wachsender Zellen haben mich bestimmt, zunächst die Beziehung zwischen diesem Zustande der Zellen und dem Heliotropismus einer eingehenden Prüfung zu unterwerfen.

Nach den Untersuchungen beider Forscher ist von vornherein anzunehmen, dass unter den Bedingungen des positiven Heliotropismus die im Schattentheile des Organes befindlichen Zellen eine Steigerung des Turgors erfahren werden, welche vorerst zu einer passiven Dehnung der betreffenden Zellhäute führen müsste.

Nimmt man mit de Vries an, dass diese Dehnung eine elastische sei, so würde sich dieselbe nach der von ihm begründeten Methode direct constatiren lassen. Ein eben sich heliotropisch krümmender Pflanzentheil müsste, in eine Salzlösung gebracht, sich wieder gerade strecken.

Zahlreiche Versuche, welche ich in dieser Richtung anstellte, haben indess diese Voraussetzung nur zum Theile bestätigt. Ich fand nämlich, dass die heliotropisch gekrümmten Theile sich je nach der Pflanzenart und auch nach dem Stadium heliotropischer Krümmung, in dem sie sich befanden, sehr verschieden verhalten. Manche Pflanzentheile änderten in den Salzlösungen selbst in Anfangsstadien ihrer Krümmung, die letztere nicht, andere streckten sich mehr oder minder vollständig gerade, andere verstärkten aber merkwürdiger Weise die angenommene heliotropische Krümmung in mehr oder minder auffälliger Weise.

Diese Wahrnehmungen stehen auch im theilweisen Widerspruche mit jüngsthin veröffentlichten Untersuchungen von de Vries,[2] denen zufolge heliotropisch und geotropisch gekrümmte Pflanzentheile in Salzlösungen sich anfänglich gerade strecken; in späteren Stadien der Beugung werden — so gibt der Autor weiter an — die Krümmungen durch Wachsthum fixirt und dann übt selbstverständlich die Aufhebung des Turgors durch Plasmolyse auf sie keinen weiteren Einfluss aus.

Ich gehe zu meinen eigenen Versuchen über und gliedere meine Darstellung, leichter Verständlichkeit halber, in der Weise, dass ich zuerst die active Betheiligung des Turgors und die nur passive der Membran begründe, dass ich dann jene Fälle betrachte, in denen die heliotropische Krümmung durch die Plasmolyse aufgehoben wird oder nicht und dann erst auf jene complicirteren Fälle eingehe, in welchen die heliotropische

[1] Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig 1877.
[2] Botan. Zeitung. Dec. 1879, p. 830 ff.

Digitized by Google

Krümmung durch die Plasmolyse verstärkt wird. Es wird sich dabei herausstellen, dass in den letztbezeichneten Fällen Gewebespannung im Spiele ist, bei den ersteren aber nicht, oder doch nicht im nachweislichen Grade.

Bei den Versuchen ging ich nach der Methode von de Vries vor; die betreffenden Pflanzentheile wurden in Salzlösungen gebracht und bezüglich ihrer Zusammenziehung und Krümmung von Zeit zu Zeit beobachtet. Da ich in der Regel mit dünnen Stengeln operirte, welche eine Dicke von 1—4^{mm} hatten, so genügte es, dieselben beiderseits abzuschneiden; eine Spaltung in Längshälften war für gewöhnlich nicht nöthig. Zu meinem Versuche verwendete ich durchwegs eine 15percentige Kochsalzlösung.

1. Wickenkeimlinge, welche im Dunkeln erwuchsen und eine Höhe von 1^{cm} erreicht hatten, wurden 1^{m} von der Normalflamme aufgestellt; sie wuchsen alsbald in horizontaler Richtung gegen die Flamme zu und erreichten bald eine Länge von einigen Centimetern. Nun wurden die Pflänzchen mit Tusch markirt und in eine 15procentige Kochsalzlösung eingetaucht, was durch Horizontalstellung des Gefässes, in welchem sie wurzelten, leicht bewerkstelligt werden konnte. Jedes Pflänzchen erhielt blos zwei Marken, eine knapp unter der Stelle, wo die Nutation des Gipfels beginnt, die zweite 2^{cm} darunter. Nach einer Stunde waren die Stengel schon ganz schlaff geworden, so dass sie bei Verticalstellung der Gefässe nach abwärts hingen. Die Contraction des markirten Sprosstheiles betrug 2^{mm}, die Plasmolyse der Zellen war, wie Parallelversuche lehrten, eine fast vollständige. Knapp hinter der zweiten Marke wurden die Stengel durch ein Holzstäbchen unterstützt; trotzdem krümmten sich die Endstücke nach abwärts. Nunmehr wurden die Pflänzchen im absolut feuchten Raume einseitiger Beleuchtung ausgesetzt, wobei der unterstützte Theil der Sprosse horizontal und zugleich senkrecht auf das einfallende Licht zu stehen kam, so dass die äusseren Bedingungen des Heliotropismus die möglichst günstigsten waren. Nach vier Stunden waren die Stengel wieder völlig straff geworden. Zwei Stunden später erfolgte geotropische Hebung und erst eine Stunde hierauf heliotropische Krümmung der Stengel. Diese Versuche lehren wohl auf das Deutlichste, dass die mechanische Ursache des Heliotropismus im Turgor der Zelle und nicht wie Hofmeister[1] behauptete, in der Membran zu suchen sei. Dass indess durch das Licht auch in der Membran Zustände geschaffen werden, welche zur Hervorrufung des Heliotropismus nöthig sind, wird sich gleich herausstellen.

2. Pflanzentheile von grosser heliotropischer Empfindlichkeit, z. B. Keimstengel von *Vicia sativa* und solche, welche das völlig entgegengesetzte Verhalten zeigen, wie z. B. etiolirte Weidensprosse, die, wie schon früher gezeigt wurde, nur äusserst wenig heliotropisch empfindlich sind, verhalten sich, heliotropisch gekrümmt und dann in Salzlösungen gebracht, scheinbar völlig gleich: sie ändern die einmal angenommene heliotropische Krümmung in Salzlösungen nicht. Nur in den ersten Stadien der heliotropischen Beugung lässt sich, namentlich wenn die Bedingungen des Heliotropismus sehr ungünstige waren, bei der Wicke und anderen heliotropisch sehr empfindlichen Pflanzentheilen eine Spur von Rückkrümmung constatiren.

Pflanzen von mittlerer heliotropischer Empfindlichkeit, z. B. Keimlinge von *Helianthus annuus, Phaseolus multiflorus, Vicia Faba, Raphanus sativus*, benehmen sich ganz anders. Dünnstengelige, wie z. B. *Raphanus sativus* strecken sich in Salzlösungen gerade; dickstengelige, wie die übrigen genannten, krümmen sich nur noch stärker. Keimstengel von *Lepidium sativum*, obwohl zu den heliotropisch empfindlichen gehörig, streckten sich in den Anfangsstadien, ähnlich wie *Raphanus* gerade, verloren aber diese Eignung bei stärkerer Krümmung. Es zeigt sich also, wie zu erwarten, ein allmäliger Übergang von den heliotropisch sehr empfindlichen, zu den wenig empfindlichen auch bezüglich des hier zu betrachtenden Verhaltens.

Dass bei *Vicia sativa* die heliotropischen Krümmungen in Salzlösungen nicht rückgängig zu machen sind, beruht darauf, dass die Turgorausdehnung in den Zellen der Schattenhälfte der Stengel keine rein elastische, sondern eine vorwiegend ductile ist, welche selbstverständlich durch Plasmolyse der Hauptsache nach nicht mehr rückgängig zu machen ist. Aus dem Versuche selbst geht diese Anschauung allerdings nicht unmittelbar hervor; denn es sind von vornherein zwei Möglichkeiten gegeben: entweder wird die Krümmung, welche durch Dehnung

[1] Vergl. den ersten Theil dieser Monographie, p. 162—163.

Digitized by Google

elastischer Wände hervorgerufen wird, sofort durch Wachsthum fixirt, oder die Krümmung beruht, wie hier angegeben, auf einer durch Turgor hervorgerufenen Dehnung unelastischer — genauer gesagt, sehr wenig-elastischer — vielmehr ductiler Wände. In beiden Fällen kann die Dehnung der Wand und desshalb auch die Krümmung durch Plasmolyse nicht rückgängig gemacht werden. Die nähere Begründung meiner hier gegebenen Anschauung folgt erst weiter unten.

Bezüglich heliotropisch wenig empfindlicher Pflanzentheile kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass das Ausbleiben der Geradstreckung in Salzlösungen auf ganz anderen Ursachen beruht, als bei heliotropisch sehr empfindlichen Organen. Die Krümmung im Lichte erfolgt bei ersteren so schwach und so langsam, dass in der durch den Turgor passiv gedehnten Wand die Dehnung und damit auch die Krümmung des Organes sofort durch Intussusception fixirt erscheinen muss.

3. Heliotropisch gekrümmte Keimstengel von *Vicia Faba, Phaseolus multiflorus*, *Helianthus annuus* und v. a. Pflanzen strecken sich in Salzlösungen nicht nur nicht gerade, sondern verstärken sogar, wenn die heliotropische Beugung keine zu geringe war, die letztere in mehr oder minder auffälliger Weise.

Lässt man die genannten Keimlinge bei verticaler Stellung unter für den Heliotropismus günstigen Beleuchtungsverhältnissen stehen bis die erste, durch das Senkel nachweisbare Krümmung eingetreten ist, bringt man dieselben dann in Salzlösungen, so erfolgt eine Geradestreckung der Stengel. Eine für das Auge unmittelbar erkennbare heliotropische Krümmung dieser Stengel wird in der Regel in der Salzlösung nicht mehr ausgeglichen. Bei deutlicher oder starker heliotropischer Krümmung erfolgt hingegen in der Salzlösung nach eingetretener Plasmolyse stets eine Verstärkung der Krümmung, welche, wie sich gleich herausstellen wird, auf Gewebespannung beruht.

Um dieses auf den ersten Blick ganz unerklärlich erscheinende Verhalten zu verstehen, ist es zweckmässig, auf ein altes von Dutrochet zuerst angestelltes, von diesem Forscher aber ganz unrichtig gedeutetes Experiment[1] zurückzugehen. Dutrochet zeigte, dass wenn man einen heliotropisch stark gekrümmten Stengel durch einen Schnitt in Licht- und Schattenhälfte theilt, die erstere sich stärker krümmt als sie im organischen Verbande gekrümmt war, die letztere aber eine schwächere Krümmung annimmt, oder sich gerade streckt, oder sogar ihre im organischen Verbande convex gewesene Krümmung mit einer concaven vertauscht. An der Richtigkeit dieses Versuches ist nicht zu rütteln, und namentlich an stark gekrümmten epicotylen Stengelgliedern von *Phaseolus multiflorus* lässt sich das Experiment mit dem gleichen Erfolge stets wiederholen. Dutrochet hat dieses Experiment herangezogen, um gegen De Candolle, welcher in richtiger Weise die stärker wachsende Hinterseite (Dunkelseite) des Organes als die beim Heliotropismus active bezeichnete, die Behauptung aufzustellen, dass gerade die Lichtseite die active sein müsse, was bei oberflächlicher Beleuchtung auch sehr einleuchtend erscheint.

Der Versuch lehrt aber gerade das Gegentheil. Es liegt hier ein eclatanter Fall von Gewebespannung vor. Die Gewebe der Lichtseite sind im Vergleiche zu denen der Schattenseite passiv gedehnt, wie die Oberhaut gegen das Parenchym gewöhnlich passiv gedehnt ist. Die vordere Hälfte ist elastischer als die hintere. Letztere wächst stärker als die erstere und dehnt die erstere (elastisch) aus. Wird der Stengel in eine Licht- und Schattenhälfte gespalten, so muss die passiv und elastisch gedehnte Lichtseite sich zusammenziehen und wird sich dabei stärker (concav nach vorne) krümmen. Die in die Länge strebende, spannende Schattenhälfte muss, von der Lichthälfte losgelöst, eine Abschwächung ihrer Krümmung erfahren. Warum dieselbe unter Umständen in die entgegengesetzte übergeht, wird unten dargelegt werden. So viel leuchtet aber sofort ein, dass die elastische Dehnung der Lichthälfte für die heliotropische Beugung ein Hinderniss ist, welches erst überwunden werden muss, damit die Krümmung äusserlich sichtbar werde. Denn ist, was sich in manchen Fällen thatsächlich erweisen lässt, die Vorderseite so elastisch, dass sie dem Zuge der stärker wachsenden Schattenhälfte vollständig folgt, so bleibt das Organ gerade, und erst bei der Spaltung desselben in eine Licht- und Schattenhälfte

[1] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 151 und 159.

Digitized by Google

gibt sich der Heliotropismus zu erkennen, indem nunmehr die freie Lichthälfte an ihrer — dem Lichte zugewendet gewesenen — Aussenseite concav wird.[1]

Heliotropisch gekrümmte Stengel, welche das eben geschilderte Verhalten zeigen, sind es, welche in Salzlösungen ihre Krümmungen verstärken. Die Verstärkung ist ganz augenfällig und leicht festzustellen, doch verzichte ich darauf, sie zahlenmässig zu belegen, da die übliche Angabe der Krümmungshalbmesser nur ein sehr beiläufiger Ausdruck der Krümmungsänderung ist, weil die Krümmung keine kreisförmige ist, wie bei dieser Art der Bestimmung derselben vorausgesetzt wird. Die Krümmung ist in ihrem Verlaufe eine ungleiche und ändert sich mit der Wachsthumsstärke der einzelnen Zonen. Um zu ermitteln, ob eine Verstärkung der Krümmung eingetreten sei, copirte ich das zu prüfende Stengelstück vor und nach jedem Versuche in der Weise, dass ich mit einem feingespitzten Bleistifte den Contouren des auf eine Zeichenfläche gelegten Organes nachfuhr. Nur um eine beiläufige Vorstellung davon, wie weit die heliotropischen Krümmungen nach Einwirkung der Salzlösungen verstärkt erscheinen können, zu geben, bemerke ich, dass Keimstengel von *Helianthus annuus* in der Salzlösung ihre Krümmung so sehr verstärkten, dass der Krümmungshalbmesser von 85 auf 49^{mm} gefallen erschien.

In der Salzlösung wurde der Turgor sämmtlicher Zellen der Stengelgewebe aufgehoben. Da hierbei die Krümmung der Stengel sich verstärkte, so folgt, dass die Zellen der Lichthälfte stärker elastisch gespannt waren als die der Schattenhälfte. Im Grossen und Ganzen lässt sich aus dem Versuche abstrahiren, dass die Elemente der Lichthälfte stärker elastisch, die der Schattenhälfte stärker ductil gespannt waren; denn die Krümmung der ersteren lässt sich mehr rückgängig machen als die der letzteren.[2]

Um weiter die Betheiligung der Oberhaut und des Grundgewebes an der Gewebespannung heliotropisch gekrümmter Pflanzentheile kennen zu lernen, wurden zahlreiche Versuche ausgeführt, von denen ich nur den folgenden, jedoch mit dem Bemerken beschreibe, dass die übrigen im Wesentlichen dasselbe Resultat ergaben.

Ein im Lichte stark gekrümmtes epicotyles Stengelglied von *Phaseolus multiflorus* wurde an beiden Enden abgeschnitten und die Contouren genau copirt. Hierauf wurde die Oberhaut mit Vorsicht abgezogen, und das Object mit der Copie verglichen. Es stellte sich heraus, dass die Krümmung des Stengels eine geringere wurde. Aus diesem Verhalten ergibt sich zunächst, was indess zu erwarten stand, dass die Oberhaut passiv gedehnt, aber ferner, dass die Oberhaut der Lichthälfte stärker, als die der Schattenhälfte elastisch gestreckt war. Aus dieser passiven Dehnung erklärt es sich, warum die losgelegte Schattenhälfte unter Umständen ihre vor Beginn des Versuches convexe Krümmung mit der entgegengesetzten vertauscht. Wird das von seiner Oberhaut befreite Stengelglied nunmehr in eine Salzlösung gebracht, so verstärkt sich die Krümmung; sie wird beträchtlich grösser als sie im Beginne des Versuches war: hieraus ergibt sich aber, dass auch das Parenchym der Lichthälfte zu dem der Schattenseite passiv gedehnt war.

Nunmehr erklärt sich wohl die Verstärkung der Krümmung heliotropisch gebeugter Pflanzentheile in Salzlösungen in sehr einfacher Weise. Es lassen diese Versuche ferner auch annehmen, dass die

---

[1] Dass der Heliotropismus unter Umständen sich äusserlich nicht zu erkennen gibt, sondern nur zu einer Spannung der Lichthälfte gegen die Schattenhälfte führt, lässt sich leicht an stark wachsenden Keimlingen von *Phaseolus multiflorus* constatiren. Stellt man den Keimling unter günstigen Wachsthumsbedingungen vor der Normalflamme auf, bis die erste Spur der Neigung des epicotylen Stengelgliedes gegen die Lichtquelle durch das Senkel zu constatiren ist und spaltet man hierauf den Stengel in Licht- und Schattenhälfte, so sieht man die erstere sich deutlich concav nach vorne krümmen, während die letztere entweder aufrecht bleibt oder sich sogar etwas nach rückwärts krümmt. Aber selbst wenn noch keine Spur von Krümmung sich am Stengel zeigt, wenn nur der Heliotropismus bereits inducirt ist, lässt sich der Versuch mit gleichem Erfolge machen, nur ist die Versuchsanstellung eine umständlichere.

[2] Dies ist wohl für die Lehre vom Längenwachsthum von Wichtigkeit, weil sich daraus ergibt, dass die ductile Turgorausdehnung hierbei doch eine grössere Rolle spielt, als gewöhnlich angenommen wird (vergl. De Vries, Mechanische Ursachen der Zellstreckung, p. 91) und weil sich zeigt, dass das Licht nicht nur den Turgor der Zellen verringert, was heute ziemlich allgemein als richtig angenommen wird, sondern auch die Elasticität der Zellen erhöht und die Intussusception einschränkt, ja unter Umständen vielleicht wohl auch aufhebt.

Digitized by Google

Elasticität der Zellwände im Parenchym von der Licht- zur Schattenseite abnimmt, hingegen die Ductilität zunimmt. Dass die Gewebespannung in heliotropisch gekrümmten Pflanzentheilen sich zunächst nur zwischen Oberhaut und Parenchym äussert, und erst später zwischen den einzelnen verschieden beleuchteten Schichten des Parenchyms, geht aus folgenden Wahrnehmungen hervor.

Lässt man möglichst gleich entwickelte Keimlinge von *Helianthus annuus* unter gleichen Bedingungen des Heliotropismus durch verschieden lange Zeit stehen, so zeigen dieselben nach der Stärke der eingetretenen Krümmung bei der Plasmolyse ein verschiedenes Verhalten. Die allerersten Krümmungen werden, wie schon früher angegeben wurde, in Salzlösung wieder rückgängig gemacht, die zunächst folgenden etwas stärkeren ändern sich in der Salzlösung gar nicht; schreitet die Krümmung im Lichte weiter fort, so verstärkt sie sich in den Salzlösungen, es lässt sich aber zeigen, dass diese Verstärkung einzig und allein auf Spannungen zwischen Oberhaut und Parenchym beruht, indem die von der Oberhaut befreiten Stengel in Salzlösungen sich passiv verhalten, manchmal sogar sich etwas strecken. Erst in weiter vorgeschrittenen Stadien der heliotropischen Krümmung erfährt auch der seiner Oberhaut beraubte Stengel in Salzlösungen eine Verstärkung seiner Krümmung.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich von selbst, dass bei heliotropisch sehr empfindlichen Pflanzentheilen die Gewebespannung in den gebeugten Zonen nur eine schwache sein kann, wie indess auch Versuche, die mit *Vicia sativa* angestellt wurden, direct lehrten. Man sieht also, dass die heliotropische Empfindlichkeit der Organe eine sehr complicirte Function von durch das Licht bedingten Zuständen der Membran und des Zellinhaltes ist. Je rascher der Turgor in den Zellen der Schattenseite im Vergleiche zu jenem der Lichtseite steigt,[1] je ductiler die Zellen der Schattenseite bleiben, je weniger die beleuchteten Zellhäute an Elasticität gewinnen, desto grösser wird die heliotropische Empfindlichkeit des Organs werden. Im Allgemeinen wird wohl auch anzunehmen sein, dass die Herabsetzung des Turgors in den Zellen durch das Licht desto langsamer vor sich geht, je grösser derselbe im Beginne des Versuches war. Bewahrheitet sich dies thatsächlich, so fällt damit die allgemeine Giltigkeit der beiden bis jetzt als richtig angenommenen Sätze, dass die positiv heliotropische Krümmung eines Organs in der Zone des stärksten Wachsthums vor sich geht und dass unter sonst gleichen Umständen die Pflanzentheile im Zustande des Etiolements die grösste heliotropische Empfindlichkeit zeigen.[2] Der genaueren Prüfung dieser Verhältnisse sind die beiden folgenden Paragraphe gewidmet.

II. Aufsuchung der Zonen stärkster heliotropischer Krümmungsfähigkeit an positiv heliotropischen Stengeln.

Die Frage, ob an einem Stengel die heliotropische Krümmung in die Zone des stärksten Wachsthums fällt, ist nicht so leicht zu beantworten, als es auf den ersten Blick scheint. Denn die Zeit, welche erforderlich ist, um zu einer entschiedenen heliotropischen Beugung zu führen, ist in der Regel zu kurz, um einen genau messbaren Zuwachs an dem betreffenden Organe zuzulassen. Es bleibt behufs Lösung dieser Frage nichts Anderes übrig, als den Stengel vor Beginn des heliotropischen Versuches und nach Beendigung desselben bezüglich seines Längenwachsthums zu prüfen. Ich ging hiebei in folgender Weise zu Werke. Der Stengel wurde in Abständen von 2 zu 2 Mm. markirt,[3] hierauf im Finstern unter den möglichst günstigsten Wachsthums-

---

[1] Eine sehr sinnreiche Erklärung für die Steigerung des Turgors in Organen, welche im schwachen Lichte oder im Finstern functioniren, hat in jüngster Zeit de Vries (Botan. Zeitung vom 26. Dec. 1879, p. 847) gegeben.

[2] Vergl. Herm. Müller (Thurgau), Über Heliotropismus. Flora 1876, p. 69 ff.

[3] Für die Markirung empfiehlt sich folgender kleine Apparat. In ein prismatisch geformtes Korkstück werden Borsten eingezogen, welche in den für die Markirung gewünschten Entfernungen neben einander stehen, deren Enden genau in eine gerade Linie fallen und über den Kork nicht zu weit hinausragen. Bestreicht man die Enden der Borsten unter Zuhilfenahme eines Pinsels mit Tusch, so kann man mit dieser Vorrichtung in wenigen Augenblicken ein grosses Stengelstück markiren. Ist das Apparatchen einmal genau angefertigt, so lässt sich der Stengel mittelst desselben ebenso genau, wie durch directes Auftragen vorher abgemessener Stücke theilen.

Digitized by Google

bedingungen so lange belassen, bis sich die Zone des stärksten Zuwachses leicht und sicher ermitteln liess, sodann unter den günstigsten Bedingungen für den Heliotropismus aufgestellt, die Zone der Krümmung notirt und schliesslich wieder für einige Zeit ins Finstere gestellt, um eine neuerliche Ermittlung der Zone des stärksten Zuwachses vornehmen zu können. Auf diese Weise liess sich, mit einer für die Fragestellung ausreichenden Sicherheit die Zone feststellen, in welcher während der heliotropischen Krümmung das stärkste Längenwachsthum herrschte. Bei Wicke, Kresse u. v. a. heliotropisch sehr empfindlichen Pflanzen zeigt sich, eine passende Versuchsanstellung vorausgesetzt, keine merkliche Verschiebung der stärksten Wachsthumszone während der heliotropischen Krümmung, wohl aber bei den übrigen Versuchspflanzen, nämlich Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus*, *Vicia Faba*, *Helianthus annuus* u. a. m.

Es wurden an vierzig Versuchsreihen, theils von mir, theils von Herrn Dr. Solla ausgeführt, welche folgende Resultate lieferten.

Bei Stengeln von mittlerer heliotropischer Empfindlichkeit, namentlich *Vicia Faba* und *Helianthus annuus* fällt die Zone des stärksten Wachsthums mit der der Krümmung zusammen. Bei *Phaseolus multiflorus* (epicotyle und höhere Stengelglieder im halb- oder völlig etiolirten Zustande), welche im Vergleiche zu den beiden genannten eine grössere heliotropische Empfindlichkeit zeigen, kommt dies nur selten vor, gewöhnlich liegt die Zone der Krümmung (oder Mitte derselben) etwas über der Zone des stärksten Wachsthums (oder über der Mitte derselben). Die Saatwicke bot bei den sehr zahlreichen, gerade mit dieser Pflanze angestellten Versuchen folgendes Verhalten dar. Junge, etwa 1—2 Ctm. hohe Pflänzchen krümmten sich über der Zone des stärksten Zuwachses, ältere, 5—10 Ctm. lange, unterhalb der genannten Zone. Bei Keimlingen der Kresse liegt die Beugungsstelle, nach fünf Versuchen zu urtheilen, stets unterhalb der am stärksten wachsenden Stengelregion.

Diese Versuche zeigen nun auf das Deutlichste, dass in vielen Fällen, namentlich bei heliotropisch sehr empfindlichen Pflanzentheilen, die günstigsten Verhältnisse für das Zustandekommen des Heliotropismus nicht in der am stärksten wachsenden Region desselben liegen und es erklärt sich diese Erscheinung recht wohl, wenn man bedenkt, dass der Turgor der Zellen ein Hinderniss für den Eintritt des Heliotropismus bedeutet, welches durch das Licht erst überwunden werden muss. So wird es begreiflich, dass in stark wachsenden Pflanzentheilen die Krümmung eher in einer schwächer wachsenden Region als in der am stärksten sich dehnenden, wo der Turgor ein ausserordentlich grosser ist, zu liegen kommt. Doch ist, nach dem Vorhergehenden, die Turgordifferenz für den factischen Eintritt des Heliotropismus nicht das allein entscheidende, es ist dabei auch auf die durch das Licht bedingten Verhältnisse der Elasticität und Ductilität der Membran an Licht- und Schattenseite Rücksicht zu nehmen, und es ist wohl klar, dass an jenen Stellen des Stengels, an welchen zum stärksten Turgor sich die stärkste (ductile oder elastische) Dehnbarkeit der Zellmembranen gesellt, das grösste Längenwachsthum stattfinden muss, aber es ist gar nicht nothwendig, dass gerade an diesen Stellen die Dehnbarkeit der Membran durch das Licht am stärksten herabgesetzt wird. Es ist also schon von vorneherein kein zwingender Grund vorhanden, der herrschenden Meinung zu folgen, nämlich ein Zusammenfallen der Zone des stärksten Wachsthums mit der Stelle der heliotropischen Beugung oder der stärksten heliotropischen Beugung anzunehmen.

III. Heliotropische Empfindlichkeit etiolirter und verschieden lange gleichmässig beleuchteter Stengel.

Der herrschenden Ansicht zufolge, zeigt jedes wachsende Organ im etiolirten Zustande die grösste heliotropische Empfindlichkeit. Diese Anschauung fusst auf Beobachtungen von De Candolle und H. v. Mohl, wie im historischen Theile dieser Monographie auseinandergesetzt wurde.[1] Sowohl diese beiden Forscher als spätere Beobachter stützen sich hiebei auf den Vergleich völlig etiolirter und völlig normal entwickelter wachsthumsfähiger Stengel, und auf dieses Materiale passt auch die Aussage vollkommen.

---

[1] S. den ersten Theil dieser Abhandlung, p. 148 und 150.

Digitized by Google

Allein die vorstehend mitgetheilten Beobachtungen, denen zufolge die Stelle der heliotropischen Beugung nicht nothwendig mit der Zone des stärksten Wachsthums desselben Organes zusammenfallen muss, lässt schon von vorneherein der Annahme Raum, dass ein wachsender Stengel nicht gerade im Zustande völligen Etiolements die grösste heliotropische Empfindlichkeit darbieten müsse, und es ist eine Steigerung der letzteren durch ein bestimmtes Mass allseitiger Beleuchtung, wenigstens für solche Stengel und wohl überhaupt für heliotropisch sehr empfindliche Organe zu erwarten, bei denen die Zone der heliotropischen Krümmung mit der des stärksten Wachsthums nicht zusammenfällt.

In dieser Richtung wurden theils von mir, theils von Herrn Dr. Solla eine Reihe von Versuchen angestellt, welche meine Voraussetzungen bestätigten. Die betreffenden Experimente wurden an Keimlingen von Rettig, Kresse, Saatwicke, Saubohne und Sonnenblume, ferner an *Soja hispida* und *Cheiranthus Cheiri* angestellt. Von je einer Aussaat wurden zwei Töpfchen mit möglichst gleichen Keimpflänzchen ausgewählt, ein Töpfchen im Finstern belassen, das andere durch ebenso lange Zeit im Lichte auf horizontaler Scheibe in Rotation versetzt, so dass die Pflänzchen allseitig gleichmässig beleuchtet wurden.

Kresse, Rettig, Saatwicke und *Cheiranthus* krümmten sich nach sechsstündiger Rotation im schwachen diffusen Tageslichte oder nach 12stündiger gleichmässiger Beleuchtung im Gaslichte um $^1/_2$ — $1^1/_2$ Stunden früher als völlig etiolirte, selbstverständlich unter völlig gleichen Bedingungen des Heliotropismus.

Aber auch Sonnenblumenkeimlinge liessen nach 24stündigem Rotiren im Gaslichte früher den Eintritt des Heliotropismus erkennen, als völlig etiolirte.

Hingegen gaben etiolirte Keimlinge von *Vicia Faba* und der heliotropisch noch weniger empfindlichen *Soja hispida* ein anderes Resultat. Weder eine 2—8stündige Rotation im diffusenLichte, noch eine 8—24 Stunden anwährende, im Gaslichte vorgenommene, vermag hier die heliotropische Empfindlichkeit der Keimstengel zu steigern. Es wurde im Gegentheile durch zahlreiche, namentlich mit der letztgenannten Pflanze vorgenommene Versuche constatirt, dass die unmittelbar aus dem Finstern genommenen (natürlich völlig turgescenten) Keimlinge sich früher dem Lichte zuneigen, als allseitig beleuchtet gewesene.

Es scheint, als würde die Begünstigung des Heliotropismus früher schwach beleuchteter Keimstengel im Vergleiche zu völlig etiolirten nicht nur auf einer Herabsetzung des Turgors, sondern auch auf einer bei ersteren eintretenden Veränderung in der Lichtdurchlässigkeit der Stengel für heliotropische Strahlen beruhen, wie folgende, von Herrn Dr. Solla nach meinem Vorschlage gemachten photometrischen Versuche annehmen lassen. Werden die etiolirten und die vorher beleuchtet gewesenen Stengel im Gaslichte auf Talbot'sches Papier gebracht, mit einer dünnen Glasplatte beschwert und dann schwachem diffusem Tageslichte ausgesetzt, so färben sich die von den etiolirten Stengeln bedeckten Partien des Papiers, nicht gerade auffällig, aber doch merklich früher dunkel als die von den beleuchtet gewesenen bedeckten, woraus sich ergibt, dass die letzteren von den photographisch wirksamen — also von den beim Heliotropismus in erster Linie betheiligten — Lichtstrahlen mehr als die ersteren absorbiren und wahrscheinlich auch aus diesem Grunde sich heliotropisch empfindlicher erweisen.

Dass es aber wohl in erster Linie eine bis zu einer bestimmten Grenze erfolgte Herabsetzung des Turgors ist, welche bei vorher schwach beleuchtetem Stengel früher zum Heliotropismus führt, als bei völlig etiolirten, davon überzeugte ich mich durch Prüfung solcher Stengel, in deren Zellen der Turgor früher durch schwache Austrocknung des Bodens, oder durch kurz anwährende Eintauchung in Salzlösung oder endlich durch kurz währendes Stehenlassen der Versuchspflänzchen in einem abgeschlossenen Raume, in dem ein Gefäss mit Schwefelsäure sich befand, herabgesetzt wurde. Bei umsichtiger Anwendung dieser Mittel erzielt man gleichfalls bei allen denjenigen Pflanzen, welche durch allseitige Beleuchtung heliotropisch empfindlich werden, ein relativ früheres Eintreten der heliotropischen Erscheinungen.

Dass bei diesem Lichtempfindlichwerden der Organe durch allseitige Beleuchtung die Membran nur passiv und negativ betheiligt ist, d. h. im Lichte nur Zustände annehmen kann, welche später bei einseitigem Lichteinfall als Widerstand für die heliotropische Beugung sich erweisen, ist wohl nicht zu bezweifeln.

Digitized by Google

Aus allen diesen Beobachtungen geht hervor, dass wachsthumsfähige, völlig etiolirte Organe von grosser oder mittlerer heliotropischer Empfindlichkeit durch schwache allseitige Beleuchtung heliotropisch empfindlicher werden, was zweifellos auf einer schwachen allseitigen Herabsetzung des Turgors beruht, wahrscheinlich aber auch nebenher dadurch unterstützt wird, dass die früher schwach beleuchtet gewesenen Pflanzentheile die heliotropisch wirksamen Strahlen stärker als die völlig etiolirten absorbiren.

Aus diesen Versuchen ist wohl ferner noch zu ersehen, dass nicht jeder heliotropisch empfindliche Pflanzentheil im feuchten Raume an heliotropischer Empfindlichkeit gewinnen wird, wenn in einem solchen auch in Folge Steigerung des Turgors der Zellen seine Wachsthumsfähigkeit zunehmen muss. Vorher beleuchtet gewesene etiolirte Pflanzentheile, welche durch diese Procedur an heliotropischer Empfindlichkeit gewonnen, krümmen sich in der Regel im absolut feuchten Raume früher als in trockener Atmosphäre, während stark turgescente Pflanzen im ersteren wohl stärker in die Länge wachsen, aber gewöhnlich eine Herabminderung ihrer heliotropischen Empfindlichkeit darbieten.

IV. Kömmt auch der negative Heliotropismus durch Unterschiede im Längenwachsthum der sich krümmenden Organe zu Stande?

Nach so vielfältigen im Vorhergehenden enthaltenen Beweisen kann es wohl nicht mehr dem geringsten Zweifel unterliegen, dass der positive Heliotropismus eine Wachsthumserscheinung ist; es soll nun untersucht werden, ob das Gleiche auch für den negativen Heliotropismus gilt.

Von grosser Wichtigkeit scheint mir hier vor Allem das Factum, dass das so ausgesprochen negativ heliotropische hypocotyle Stengelglied von *Viscum album* nur im Lichte wächst. So ganz ohne weiters geht aus diesem Factum bezüglich des Wesens des Heliotropismus noch nichts hervor und es wäre voreilig, daraus sofort abzuleiten, dass, weil dieses Organ nur im Lichte wächst, sein Heliotropismus eine Wachsthumserscheinung sein müsse; denn es könnte ja das Wachsthum nur indirect mit der Beleuchtung zusammenhängen, soferne letztere nämlich blos für die zum Wachsthum nöthige Production organischer Substanz erforderlich wäre. Dass das Licht bei dem Wachsthum des hypocotylen Gliedes von *Viscum album* in dieser Beziehung auch betheiligt ist, dürfte wohl nicht zu bezweifeln sein, wie schon das Auftreten von Chlorophyll annehmen lässt. Was aber für unsere Betrachtung sehr in die Wagschale fällt, das ist die Thatsache, dass genau bei jener Lichtintensität, bei welcher Wachsthum überhaupt nachweisbar ist, sich auch der negative Heliotropismus einstellt. Ob dies genau auch jene Lichtstärke ist, bei welcher der für das Wachsthum nöthige Stoffumsatz erfolgt, soll hier nicht untersucht werden und ist auch für unsere Frage gleichgiltig. Dass aber die geringste zum Wachsthum führende Lichtstärke bei einseitig beleuchteten Keimlingen auch schon negativen Heliotropismus hervorruft, ist nur durch die Annahme zu erklären, dass das Licht der genannten Intensität das Wachsthum an der Lichtseite des Organs überhaupt ermöglicht, und dass bei steigender Lichtstärke das Längenwachsthum des genannten Stengelgliedes von der Licht- gegen die Schattenseite hin abnimmt.

Die Wurzeln von *Hartwegia comosa* sind nur so lange negativ heliotropisch, als sie wachsen. Der Heliotropismus vollzieht sich hier nur innerhalb jener Grenzen der Temperatur, bei welchen Längenwachsthum stattfindet. Auch hier erfolgt der negative Heliotropismus nur bei Gegenwart von freiem Sauerstoff.[1]

Auch für die nahezu ausgewachsenen Internodien von *Cornus mas*, *Cichorium Intybus* u. a., welche bei starker Sonnenbeleuchtung negativ heliotropisch sind, wurde nachgewiesen, dass sie während der heliotropischen Krümmung noch eine geringe Längenzunahme von (2—5 Proc.) aufweisen.

Man wird an dieser Stelle auch Versuche über die Frage erwarten, ob negativ heliotropische Organe im Lichte stärker wachsen als im Dunkeln. Man hat dies bisher immer als Prüfstein für die Richtigkeit der Annahme, dass der negative Heliotropismus gleich dem positiven auf einem Unterschiede im Längenwachsthum der verschieden beleuchteten Theile des sich krümmenden Organes beruhe, angesehen. Ich kann auf diesen Gegen-

[1] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 200.

Digitized by Google

stand hier noch nicht eingehen; es wird sich aber weiter unten herausstellen, dass dieses Argument für die Entscheidung unserer Frage ganz belanglos ist.

Versuche mit der Aufhebung des Turgors durch Plasmolyse an negativ heliotropischen Organen, habe ich vielfach angestellt. Ich erhielt aber kein positives Resultat, indem die wohl auch hier vorauszusetzenden Turgorsteigerungen so langsam erfolgen, dass die Intussusception selbe bald einholt und die heliotropischen Krümmungen fixirt. Die geringe heliotropische Empfindlichkeit der negativ heliotropischen Organe ist also Ursache, dass sich Turgorausdehnungen hier ebensowenig als bei positiv heliotropischen Organen geringerer Empfindlichkeit (z. B. bei etiolirten Weidentrieben) nachweisen lassen.

Aus den früher mitgetheilten Beobachtungen lässt sich schliessen, dass auch der negative Heliotropismus als eine Wachsthumserscheinung aufgefasst werden müsse.

V. Relation zwischen Brechbarkeit des Lichtes, Längenwachsthum und Heliotropismus.

Die Beziehung zwischen Brechbarkeit des Lichtes und Heliotropismus wurde schon im ersten Theile dieser Monographie eingehend geschildert.[1] Es wurde nachgewiesen, dass die heliotropische Kraft des Lichtes von Grün bis Ultraviolett und von Orange bis Ultraroth steigt, gegen Ultraviolett weitaus stärker als gegen Ultraroth zu, und dass im Gelb sich keine heliotropische Wirksamkeit constatiren läst.

Da der Heliotropismus auf Längenwachsthum beruht, so wäre von vornherein anzunehmen, dass die Hemmung des Längenwachsthums der heliotropischen Kraft des Lichtes proportional sein müsse. Die bisher angestellten Beobachtungen harmoniren mit der hier gezogenen Consequenz nicht vollständig. Wohl hat G. Kraus[2] hinter chromsaurem Kali eine Überverlängerung der Internodien constatirt, Dr. Morgen[3] fand aber, dass das hypocotyle Stengelglied von *Lepidium sativum* von Weiss durch Gelb, (doppeltchromsaures Kali) Blau (schwefelsaures Kupferoxydammoniak), zu Dunkel eine successive Steigerung der Länge darbietet.[4]

Nach der herrschenden Ansicht, welche am präcisesten von Sachs[5] ausgesprochen wurde, sind es blos die stark brechbaren (blauen, violetten und ultravioletten) Strahlen, welche das Wachsthum verlangsamen und heliotropische Krümmungen hervorrufen.

Um über diese Verhältnisse vollkommen ins Klare zu kommen, wurden Versuche mit Kresse, Helianthus und Wickenkeimlingen im Gaslichte, ferner in schwachem und starkem diffusen Tageslichte vorgenommen. Die Keimlinge standen in kleinen Gartentöpfchen auf den horizontalen Scheiben der Rotationsapparate und waren mit den Senebier'schen Glocken überdeckt. Die Keimlinge drehten sich in der Stunde einmal um ihre Axe und empfingen desshalb in dieser Zeit rundum gleichmässiges Licht; einseitiges Wachsthum und somit Heliotropismus waren ausgeschlossen.

Anfänglich gaben die Versuche sehr ungleiche Resultate, namentlich im diffusen Tageslichte, bis auf den Umstand Rücksicht genommen wurde, ob das im Versuche herrschende Licht auch starke heliotropische Effecte hervorrufe. Es wurde dann die Lichtstärke stets so gewählt, bis neben den rotirenden aufgestellte, einseitig beleuchtete Keimlinge starke heliotropische Krümmungen zu erkennen gaben.

Ich führte im Jahre 1878 unter Zuhilfenahme von Gaslicht mehrere diesbezügliche Experimente aus. Im Sommer des folgenden Jahres hat der Assistent des pflanzenphysiologischen Institutes, Herr Dr. K. Mikosch mit grossem Aufwand an Zeit und Mühe im natürlichen Lichte an 50 Versuchsreihen ausgeführt, welche im Zusammenhalt mit meinen Beobachtungen ergaben, dass bei einer Intensität des äusseren Lichtes, welches rasch zu heliotropischer Krümmung führt, die Lichtfarbe in dem Masse, als sie positiven Heliotropismus hervorruft, das Längenwachsthum hemmt.

Ich begnüge mich aus unserem reichen Beobachtungsmateriale nur folgende Tabellen herauszuheben.

---

[1] L. c. p. 184 ff.
[2] Sitzungsber. der naturforschenden Gesellschaft zu Halle, 20. Mai 1876. p. 3.
[3] Über den Assimilationsprocess in der keimenden Kresse. Botan. Zeitung 1877, p. 586 und Tabellen.
[4] L. c. Tab. II *C*.
[5] Lehrbuch der Botanik, 3. Aufl., p. 663.

Digitized by Google

1. Versuche mit centimeterhohen etiolirten Keimlingen von *Vicia sativa*. Entfernung der Glocken von der Normalflamme = 35 cm.

Senebier'sche Flasche	Gefüllt mit:	Zuwachs nach 24 Stunden (Mittel aus 12 Beobachtungen)
Schwarz (kalt)	feinstem Gyps	32mm
Blau	schwefelsaurem Kupferoxydammoniak	17
Grün	Lösungsgemisch von doppeltchromsaurem Kali und schwefelsaurem Kupferoxydammoniak	25
Gelb	Lösung von doppeltchromsaurem Kali	29
Farblos	0	16
Roth	Aescorceïn	26
Schwarz (warm)	Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff[1]	25

2. Versuche mit centimeterhohen Kressekeimlingen im schwachen diffusen Tageslichte. Die Pflanzen blieben durch 12 Stunden im Lichte und 12 Stunden im Finstern. Die im Lichte der nachfolgend angegebenen Brechbarkeit und im Finstern erwachsenen Pflänzchen zeigten nach Beendigung ihres Wachsthums die hier mitgetheilten Längen, Mittel aus 20 Beobachtungen.

	Länge des hypocotylen Stengelgliedes
Schwarz (kalt)	61·5mm
Gelb	58·5
Blau	44·3
Farblos	41·8

3. Kressekeimlinge im Gaslicht. $E = 1^m$. Mittel aus 20 Beobachtungen:

	Länge des hypocotylen Stengelgliedes
Schwarz (kalt)	55·8mm
Gelb	54·3
Blau	51·0
Farblos	50·1

An hellen Tagen, wenn also die Keimlinge im starken Lichte standen, und in Folge dessen die heliotropischen Effecte nur gering ausfielen, gaben, wie schon bemerkt, die Versuchsreihen andere Resultate. Die Zuwächse waren nicht selten in Blau ebenso gross als in Gelb, ja manchmal sogar grösser. Dass dieses Verhältniss seinen Grund in der für Blau und Gelb specifischen Assimilation nicht haben könne, liegt auf der Hand, denn es muss ja gerade in Gelb die grössere Menge organischer Substanz gebildet werden und dies würde ein gesteigertes Wachsthum in Gelb vermuthen lassen, während das Gegentheil stattfand. Ich werde weiter unten noch Gelegenheit finden, dieses merkwürdige, scheinbar widersprechende Verhalten zu erklären.

Ich komme nun zu einigen, auf den ersten Blick höchst befremdlich erscheinenden Thatsachen. Durch Versuche im objectiven Spectrum habe ich schon früher[2] dargethan, dass im reinen Gelb kein Heliotropismus stattfindet, indem selbst die so ausserordentlich empfindliche Saatwicke in diesem Lichte keine Spur von Krümmung zeigt, aber auch nicht einmal, wie spätere Versuche gelehrt haben, jene Verhältnisse der Gewebespannung, welche auf Heliotropismus deuten würden. Nun wächst aber ein in Gelb aufgestellter Keimstengel der Wicke weniger stark als im Finstern, woraus folgt, dass ein Licht, welches keinen Heliotropismus hervorruft, doch das Wachsthum zu hemmen im Stande ist.

---

[1] Über die Brechbarkeit des durch die angegebenen Medien durchgegangenen Lichtes s. den ersten Theil dieser Monographie, p. 187 ff.

[2] S. den ersten Theil dieser Monographie. p. 190.

Digitized by Google

Da das Experimentiren mit dem objectiven Spectrum, namentlich wenn es sich um Bestimmungen von Zunahme des Längenwachsthums handelt, seine grossen Schwierigkeiten hat, so habe ich versucht, auf anderem Wege die Richtigkeit der mitgetheilten Beobachtung zu prüfen. Wenn man Keimlinge von geringer heliotropischer Empfindlichkeit, z. B. von *Helianthus* im schwach brechbaren Lichte (gemischtes Gelb), wie selbes beim Durchgange der Strahlen durch eine Lösung von doppeltchromsaurem Kali erhalten wird, ruhend aufstellt, so krümmen sich die Stengel nicht gegen die Lichtquelle. Lässt man die Pflänzchen aber auf einer horizontalen Scheibe in diesem Lichte rotiren, so stellt sich, von einer bestimmten Lichtstärke an, die aber auch nicht heliotropisch krümmend auf die Versuchspflanze wirkt, eine leicht messbare Retardation des Längenwachsthums ein, wenn man die in diesem Lichte rotirenden Pflanzen mit im Finstern unter sonst gleichen Verhältnissen vegetirenden vergleicht. Nach zehn Versuchen, welche Dr. Mikosch in hellem, diffusem Tageslichte mit *Helianthus*-Keimlingen anstellte, betrug die Retardation in gemischtem Gelb (im Vergleiche zum gleichzeitigen Längenwachsthum im Finstern unter sonst gleichen Bedingungen) im Mittel etwa 15 Proc.

Aus diesen und zahlreichen anderen Versuchen geht unzweifelhaft hervor, dass alle Strahlen des sichtbaren Sonnenspectrums das Wachsthum zu retardiren im Stande sind, also auch solche, welche keine heliotropische Wirkung ausüben. Es ist aber selbstverständlich, dass, je nach der Lichtempfindlichkeit der Pflanze, der retardirend auf das Wachsthum wirkende Theil des Spectrums ein verschiedener ist, wie dies ja auch bezüglich der heliotropischen Wirkung des Lichtes schon im ersten Theile dieser Abhandlung gezeigt wurde.[1]

Ich will nun versuchen, den Widerspruch zu lösen, der in dem Factum zu liegen scheint, dass ein Licht bestimmter Schwingungszahl und Intensität das Längenwachsthum eines Organes zu retardiren vermag, ohne an demselben auch Heliotropismus hervorzurufen.

Es wird zugegeben werden müssen, dass, je geringer die wachsthumshemmende Kraft einer Lichtfarbe (Schwingungszahl) ist, desto grösser die Intensität dieses Lichtes sein muss, um Wachsthumshemmung hervorzurufen, und umgekehrt. Das gleiche Verhältniss kann bezüglich der heliotropischen Kraft des Lichtes angenommen werden. Der gelbe Lichtstrahl, welcher eben schon wachsthumshemmend wirkt, muss somit eine relativ grosse Intensität besitzen. In Folge dessen wird aber ein durch dieses Gelb einseitig beleuchtetes Organ auch an der Hinterseite bereits sehr stark beleuchtet sein. Der auf diese Weise zu Stande kommende Lichtunterschied ist in Folge der starken Durchleuchtung des Organs mittelst dieses gelben Lichtes so gering, dass die Pflanze darauf nicht mehr reagirt und sie mithin eine an Licht- und Schattenseite gleich starke Retardation im Längenwachsthum erfährt. Unter solchen Umständen, muss aber selbstverständlich die heliotropische Krümmung ausbleiben.[2]

Nach dieser Argumentation könnte das gelbe Licht an und für sich ebenso heliotropisch wirken, wie irgend ein anderer wachsthumshemmender Lichtstrahl. Dass diese Wirkung thatsächlich nicht ausgeübt wird, liegt eben darin, dass die Bedingungen für einen durch diese Lichtfarbe hervorrufbaren Heliotropismus — nach den gegenwärtigen Erfahrungen — in der Pflanzenwelt nicht realisirt sind. Heliotropisch empfindliche Stengel von genügender Dicke müssten in Gelb ebenso wie in den anderen wachsthumshemmend wirkenden Lichtfarben sich krümmen.

---

[1] L. c. p. 190. S. auch die graphische Darstellung auf p. 191.

[2] Auf diese Weise erklärt sich vielleicht eine schon im ersten Theile dieser Monographie, p. 189, mitgetheilte Thatsache. Es krümmen sich nämlich Wickenkeimlinge hinter einer Lösung von doppeltchromsaurem Kali später als hinter reinem Grün und Roth, obgleich diese Spectralantheile durch die genannte Lösung hindurchgehen. Es wirkt hier das Gelb störend auf die Krümmung ein. Diese Störung würde bei genügend dicken, oder das Gelb stark absorbirenden Organen unterbleiben. Die Thatsache selbst wurde im weiteren Verlaufe unserer Untersuchungen neuerdings mehrfach beobachtet, u. a. selbst an Pilzen, z. B. an *Coprinus niveus*.

Digitized by Google

VI. Relation zwischen Lichtintensität, Heliotropismus und Längenwachsthum.

Schon im ersten Theile dieser Arbeit ist nachgewiesen worden,[1] dass von einer bestimmten Lichtintensität an die heliotropischen Effecte bei abnehmender Lichtstärke successive bis zu einem bestimmten Maximum wachsen, und continuirlich abnehmend, endlich auf den Werth Null sinken.

Da der Heliotropismus eine Wachsthumserscheinung ist, so ist es begreiflich, dass innerhalb der in den genannten Versuchen herrschenden Grenzen der Lichtstärke, das Längenwachsthum heliotropisch krümmungsfähiger Pflanzentheile continuirlich zunehmen muss. Es gelingt, namentlich bei Anwendung von Gaslicht, von der Richtigkeit dieser Thatsache sich direct zu überzeugen. Im diffusen Lichte erhält man, wenn auf dessen Intensität keine Rücksicht genommen wird, keine präcisen Resultate.

Es spielt allerdings die Individualität der Versuchspflänzchen hiebei, da man ja nicht mit einem und demselben Keimling bei verschiedenen Intensitäten operiren kann, sondern stets gezwungen ist, verschiedene Individuen in jede Versuchsreihe einzubeziehen, eine grosse Rolle, und wirkt im Versuche ebenso störend, wie der Umstand, dass sich die Nacht über die einzelnen Keimlinge unter ganz anderen Verhältnissen als während des Tages befinden. Allein durch eine grosse Zahl von Beobachtungen lässt sich die erstgenannte Störung, durch Rücksichtnahme auf die nächtlichen Zuwächse die letztgenannte eliminiren.

Ich habe gemeinschaftlich mit Herrn Dr. Mikosch im Sommer 1879 eine grosse Zahl von Versuchen über den Einfluss der Intensität des Tageslichtes auf das Längenwachsthum von Stengelgliedern angestellt, welche folgende Resultate ergaben:

1. Bei sinkender Lichtstärke nimmt, wenn beim Maximum der Intensität starker Heliotropismus eingeleitet wird, der Zuwachs der Internodien continuirlich zu.

2. Ist die maximale im Versuche wirksame Lichtstärke zu gross, um deutlichen Heliotropismus hervorzurufen, so steigen mit successive abnehmender Helligkeit die Zuwächse bis zu einer bestimmten Grenze, fallen auf ein Minimum und von hier an erfolgt erst wieder eine continuirliche Zunahme der Länge des Internodiums.

Der erste dieser beiden Sätze ist nach meinen früher veröffentlichten Untersuchungen ganz selbstverständlich; dass auch der zweite mit den bekannten Thatsachen nicht im Widerspruch steht, werde ich weiter unten zeigen. Zunächst gehe ich daran, dessen experimentelle Begründung zu geben.

Die Versuche wurden mit Keimlingen von *Helianthus annuus* und *Lepidium sativum*[2] ausgeführt. Die Versuchspflänzchen wurzelten in kleinen Gartengeschirren, hatten im Beginn des Versuches eine Länge von 1—1·5^{cm} und wurden in einer Reihe hinter einander auf unseren Rotationsapparaten aufgestellt, wobei sie allseitig gleichmässig beleuchtet wurden. Eine Partie der Keimlinge stand an einem Fester, hellem, diffusem (und reflectirtem) Tageslichte ausgesetzt, die nächsten dahinter und je 1·5^{m} von einander entfernt. Um ein Mass für die herrschende Lichtintensität zu haben, wurden an der Stelle, wo die Keimlinge sich befanden, Streifen lichtempfindlichen Talbot'schen Papiers vertical aufgestellt und beobachtet, nach welcher Zeit dieselben geschwärzt erschienen. Diese Art der Messung der Lichtintensität ist wohl berechtigt, da ja die photographischen Strahlen in erster Linie die Hemmung des Längenwachsthums bedingen. Ich nenne die Orte, an welchen sich die Keimlinge befanden: *A*, *B*, *C*, *D*. *A* stand am Fenster, zunächst kam *B* etc. Die Lichtintensitäten, die nun allerdings im Laufe des Tages nicht constant blieben, sind durch folgende Zahlen, welche Mittelwerthe ausdrücken, gegeben. Schwärzung des Talbot'schen Papiers in *A* nach 0·5, in *B* nach 31, in *C* nach 70, in *D* nach 132 Lichtstunden,

---

[1] L. c. p. 177.

[2] Beobachtungen über den Längenzuwachs des hypocotylen Stengelgliedes der Kresse in verschieden intensivem Lichte hat auch Dr. Morgen (l. c. Tab. III *A* und Tab. III *B*) angestellt. Obwohl er aus den gewonnenen Zahlen den Satz ableitete, dass der Stengel mit abnehmender Helligkeit an Länge zunimmt, so enthalten die von ihm mitgetheilten Beobachtungsreihen manche Abweichung. Da der Autor indess keine Angaben über die Intensität des herrschenden Lichtes liefert, so ist nicht zu entscheiden, ob die Abweichung von der Regel ähnlich wie bei unseren Beobachtungen auf Kosten der Lichtstärken zu stellen ist, oder in den individuellen Abweichungen der Versuchspflanzen ihren Grund hat.

Digitized by Google

d. h. nach so viele Stunden betragender Einwirkung des Lichtes. Jede Versuchsreihe wurde durch mehrere Tage fortgesetzt, der nächtliche Zuwachs aber stets durch Messung festgestellt und später in Rechnung gebracht. Jede Reihe blieb von 7^h a. m. bis 7^h p. m. im Lichte, die übrige Zeit wurde sie dunkel gehalten. Des Vergleiches halber wurde eine Versuchsreihe, so viel als thunlich, im directen Sonnenlichte, in welchem das Talbot'sche Papier nach einigen Secunden sich schwärzte, aufgestellt, um so annähernd die Grösse der Hemmung des Längenwachsthums für eine sehr starke Lichtintensität in den Vergleich einbeziehen zu können. Diese Lichtstärke sei mit α bezeichnet.

Ich theile hier die Mittelwerthe aus 40 vom Dr. Mikosch ausgeführten auf Kresse bezughabenden Versuchsreihen mit:

Zuwachs für 12 Stunden im Lichte, in Millimetern.

α	*A*	*B*	*C*	*D*
2·5	4·8	4·5	5·1	7·2

Zehn mit Sonnenblumen-Keimlingen durchgeführte Versuchsreihen desselben Beobachters, gaben folgende Mittelwerthe:

Zuwachs für 12 Stunden im Lichte, in Millimetern.

α	*A*	*B*	*C*	*D*
1·2	4·6	3·9	4·2	6·8

Sämmtliche Zuwächse beziehen sich ausschliesslich auf die hypocotylen Stengelglieder.

In Betreff der Berechnung der Resultate seien hier noch folgende Bemerkungen angeführt. Die nächtlichen Zuwächse je einer Versuchsreihe waren ein Ausdruck für die Wachsthumsfähigkeit der einzelnen Keimlinge. Da selbe unter einander abwichen, so mussten die factischen, am Tage erhaltenen Längenzunahmen dem entsprechend corrigirt werden. Einer der nächtlichen Zuwächse wurde für jede Reihe als Einheit angenommen, und dem entsprechend die Werthe proportional umgerechnet. Ein Beispiel möge dies erläutern:

	α	*A*	*B*	*C*	*D*
1. Beobachtete Zuwächse bei Tage	0·1	4·3	4·2	5·6	8·9^{mm}
2. „ „ „ Nacht	4·0	4·1	5·0	4·2	4·9
3. Corrigirte Werthe für die Reihe 1, bezogen auf einen nächtlichen Zuwachs von 4·0	0·1	4·2	3·3	5·3	7·2

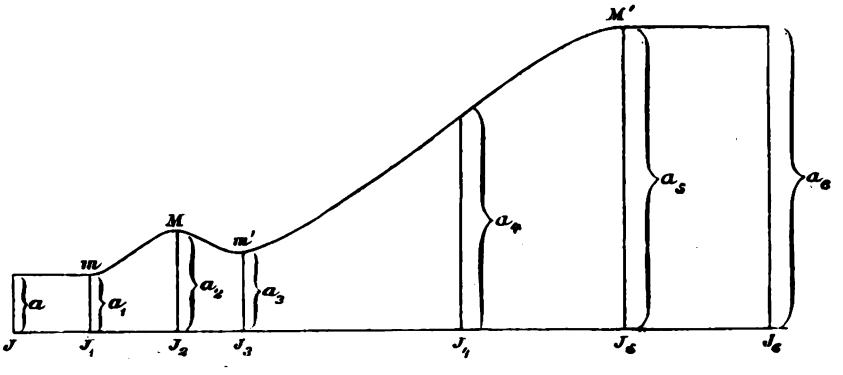
Ein strenger Vergleich der Keimlinge unter einander ist durch diese Reduction wohl auch nicht möglich, weil die nächtlichen Zuwächse durch die während der Beleuchtung gewonnenen, höchst wahrscheinlich beeinflusst werden dürften. Ein genauerer, als der hier angestrebte Ausschluss der Individualität der Versuchspflänzchen im Experimente liess sich nicht auffinden und dürfte auch, wenn es sich um im Tageslichte durchzuführende Versuche handelt, nicht zu erreichen sein. Im künstlichen Lichte liesse sich die Frage viel präciser lösen; allein es ist in diesem Lichte die durch den Versuch geforderte Lichtintensität α selbstverständlich nicht zu erzielen.

Ich will nun versuchen, zu zeigen, dass die hier mitgetheilten Zahlen, welche den zweiten oben mitgetheilten Satz begründen, doch nicht so widersinnig sind, als es auf den ersten Blick den Anschein hat. Es ist zunächst zu bedenken, dass die verschiedenen histologischen Elemente des Stengels dem Lichte gegenüber sich nicht gleich verhalten werden. Die parenchymatischen Elemente sind es zweifellos, welche den positiven Heliotropismus bedingen, also durch das Licht im Wachsthum gehemmt werden. Da die Stengel, wie weiter unten (s. d. Capitel Heliotropismus der Stengel) gezeigt werden wird, sehr häufig, wenn auch im geringen Grade negativ heliotropisch sind, ja Gründe vorliegen, nach welchen die Stengel in der Regel als negativ heliotropisch anzunehmen sind, wenn auch das Streben, sich vom Lichte abzuwenden, an diesen Organen meist äusserlich nicht zum Ausdrucke gelangt; so müssen Elemente im Stengel angenommen werden, welche unter dem Einflusse des Lichtes begünstigt wachsen, und diese Elemente sind im Gefässbündel zu suchen. Da aber zweifellos das Wachsthum

Digitized by Google

der negativ heliotropischen Elemente nur bis zu einer bestimmten Grenze mit der Zunahme der Lichtintensität sich steigert, so ist es völlig begreiflich, 1) dass eine Lichtintensität existirt, bei welcher alle Elemente des wachsenden Stengels in ihrer Längenentwicklung gehemmt sind; 2) dass eine andere geringere Lichtstärke existiren muss, bei welcher die eine höhere Lichtempfindlichkeit besitzenden Parenchymzellen im Wachsthum eine Hemmung erfahren, während die sich entgegengesetzt verhaltenden Gefässbündelelemente hiebei gefördert werden, und 3) dass eine andere noch geringere Lichtstärke existiren muss, bei welcher die Gefässbündelelemente sich passiv verhalten, die Parenchymzellen desgleichen, oder doch nur wenig zu wachsen befähigt sind. Von dieser Lichtintensität an steigt das Längenwachsthum bis zu einer Grenze, jenseits welcher die Elemente nicht mehr auf das Licht reagiren, in dem Masse, als die Lichtstärke abnimmt. In unseren Versuchen ist die unter 1) genannte Lichtstärke in α, die unter 2) genannte in der Nähe von A, die unter 3) hervorgehobene bei C resp. D erreicht. In B finden wir ein Minimum des Längenwachsthums, und es ist hier eine Lichtstärke anzunehmen, bei welcher die negativ heliotropischen Elemente in ihrem Wachsthum schon vollständig, die positiven ganz oder nur theilweise gehemmt sind. Die in C herrschende Lichtintensität begünstigt nicht mehr das Längenwachsthum der negativ, und fördert das Längenwachsthum der positiv heliotropischen Elemente aber nur in geringem Grade, so dass hier eine geringe Zunahme des Längenwachsthums stattfinden kann. Der Gang der Curven des Längenwachsthums hängt ganz und gar von dem Mengeverhältnisse der positiv und negativ heliotropischen Elemente und von ihrer heliotropischen Energie ab (oder von der Fähigkeit durch das Licht im Wachsthum gehemmt, beziehungsweise gefördert zu werden).

Zur Versinnlichung des Einflusses der positiv und negativ heliotropischen Elemente auf das Längenwachsthum von Stengeln diene folgende graphische Darstellung:



a, a_1, a_2.... sind allseitig gleichmässig dem Einflusse der fallenden Lichtstärken J, J_1, J_2.... ausgesetzte Stengel.

Bei J_1 sind sowohl die positiv als negativ heliotropischen Elemente im Längenwachsthum absolut gehemmt, dessgleichen selbstverständlich bei der noch höheren Lichtstärke J. (m = grosses Minimum des Längenwachsthums.)[1]

Bei J_2 erscheinen die negativ heliotropischen Elemente am stärksten gefördert. (M = kleines Maximum des Längenwachsthums.)

Bei J_3 wirkt das Licht nicht mehr begünstigend auf das Wachsthum der negativ heliotropischen Elemente. (m' = kleines Minimum des Längenwachsthums.)

Zwischen J_3 und J_5, z. B. bei J_4 erscheinen die positiv heliotropischen Elemente im Längenwachsthum gefördert. (M' = grosses Maximum des Längenwachsthums.)

Auf geringere, als bei J_5 herrschende Lichtintensitäten reagirt das Organ nicht mehr, verhält sich also z. B. in J_6 so, wie in vollkommener Dunkelheit.

Es ist ganz gut denkbar, dass bei gewissen Stengeln das in unseren Versuchen für Kresse- und Sonnenblumenkeimlinge bei A gefundene Maximum und das bei B constatirte Minimum gar nicht äusserlich hervor-

[1] Die in obigen Versuchen angegebene Lichtintensität α ist zwischen J_1 und J_2 anzunehmen.

Digitized by Google

treten, wenn nämlich die negativ heliotropischen Elemente an Masse oder Kraft gegenüber den positiven in den Hintergrund treten.

Man wird gegen diese Erklärung Manches einzuwenden haben; ich halte aber an derselben so lange fest, als sie mit den Thatsachen nicht in Widerspruch geräth, weil die ihr zu Grunde liegende Hypothese uns, wie sich zeigt und später noch klarer herausstellen wird, eine ganze Reihe bis jetzt ganz unbegreiflicher Erscheinungen verständlich macht. Die Einwendung, dass schon die Intensität α eine Hemmung im Wachsthume der negativ heliotropischen Elemente bedingen soll, während eine solche Lichtstärke bei den bekanntesten negativ heliotropischen Organen erst zum negativen Heliotropismus führt, wird durch den Umstand entkräftigt, dass zu den Versuchen etiolirte Keimlinge dienten, die ausserordentlich lichtempfindlich sind, und für deren negativ heliotropische Elemente man wohl eine sehr hohe Lichtstimmung annehmen muss. Auch ist daran zu erinnern, dass die hypocotylen Stengelglieder von *Viscum album*, die Wurzeln von *Hartwegia comosa* etc. schon im Gaslichte negativen Heliotropismus zeigen (s. den ersten Theil dieser Monographie, p. 193 und 194).
Es könnte auch gefragt werden, ob ein in *A* aufgestellter einseitig beleuchteter Keimling negativen Heliotropismus zeige; tritt letzterer nicht ein, so könnte man mit einem Anscheine von Berechtigung die Erklärung als unrichtig bei Seite schieben.

Stellt man in *A* einen Keimling von Kresse oder *Helianthus* auf, so ist er nicht nur nicht negativ, sondern entweder passiv oder, wie dies der gewöhnliche Fall, sehr schwach positiv heliotropisch, woraus zunächst folgt, dass bei dieser Lichtintensität auch die positiv heliotropischen Elemente gewöhnlich schon wachsen, also diese ebenso wie die negativen das Längenwachsthum des Stengels befördern. Da es hier auf eine Differenz zweier entgegengesetzt wirkender Kräfte ankommt, so gibt die grössere Kraft den Ausschlag, wenn sie sich nicht gegenseitig aufheben. Die Förderung der negativ heliotropischen Elemente muss nicht nothwendigerweise zum negativen Heliotropismus führen. Es gibt ja auch Stengel, welche bei einer Lichtintensität, welche ihr Wachsthum hemmt, doch noch keine Spur von positivem Heliotropismus zeigen. Auch könnte die Differenz in der Beleuchtung der vorderen und hinteren Gefässbündelelemente der einseitig beleuchteten Stengel zu klein sein, um zum Heliotropismus zu führen, sei es, weil die herrschende Lichtintensität zu gross, oder der Abstand der an Licht- und Schattenseite gelegenen Gefässbündelelemente zu gering ist, oder aus beiden Gründen; es können also die negativ heliotropischen Elemente im Lichte begünstigt wachsen, ohne eine Beugung des Organs hervorzurufen.

Ich habe oben auf die merkwürdige Thatsache aufmerksam gemacht, dass bei grosser Lichtstärke die Hemmung des Längenwachsthums in Gelb wohl ebenso stark oder noch stärker als in Blau ist, was mit den in schwachem Lichte erzielten diesbezüglichen Resultaten in directem Widerspruche zu stehen scheint. Dieses Factum erklärt sich aber vielleicht doch in sehr einfacher Weise. Die gelben, oder richtiger gesagt, die durch die Lösung des doppeltchromsauren Kali gehenden Strahlen wirken erst bei einer Intensität hemmend auf das Längenwachsthum, bei welcher in der Regel die Differenz in der Beleuchtung vorne und hinten eine so kleine ist, dass das Organ darauf nicht mehr reagirt, während Blau selbst von hoher Intensität im Stengel noch relativ stark absorbirt wird. Denke ich mir zwei Stengel gleicher Art, den einen einseitig durch blaues Licht der genannten Intensität, den andern durch gelbes Licht der im Versuche herrschenden Lichtstärke beleuchtet, so wird der erstere sich positiv heliotropisch krümmen, der zweite nicht, wovon man sich auch durch den Versuch überzeugen kann. Lasse ich aber den einen Stengel im blauen Lichte, den anderen im gelben um seine Axe rotiren, so wird der erstere fortwährend nur einseitig, der letztere fortwährend allseitig beleuchtet (denn die Hinterseite des Organes wird, wenn in Ruhe kein Heliotropismus eintritt, dem physiologischen Effecte nach ebenso stark beleuchtet als die Vorderseite), was natürlich zu einer relativ starken Hemmung des Längenwachsthums führen muss. Ob indess dieser Einfluss allein die starke Retardation im sehr intensiven gelben Lichte bedingt, oder hiebei nicht noch andere Factoren mit thätig sind, vermochte ich nicht zu entscheiden.

Digitized by Google

VII. Längenwachsthum positiv und negativ heliotropischer Organe im Lichte und im Finstern.

Nach der herrschenden Meinung wachsen positiv heliotropische Organe im Finstern, negativ heliotropische hingegen im Lichte begünstigt. Diese Meinung erscheint sehr plausibel, wenn man bedenkt, dass bei Krümmung der Organe zum Lichte hin das Licht hemmend auf das Längenwachsthum wirkt, hingegen bei der Krümmung der Organe in entgegengesetzter Richtung die Beleuchtung das Längenwachsthum befördert. Nimmt man an, dass alle histologischen Elemente eines positiv oder negativ heliotropischen Organs gegen das Licht in gleicher Weise reagiren, so ist gegen diese Ansicht weiter nichts einzuwenden. Da aber aus früher von mir mitgetheilten Versuchen sich ergibt, dass in einem und demselben Organe histologische Elemente anzunehmen sind, welche dem Lichte gegenüber sich verschieden verhalten: Zellen, welche bei gewissen Lichtintensitäten begünstigt wachsen und andere, welche bei den gleichen Lichtstärken eine Verzögerung ihres Längenwachsthums darbieten, so ist diese Ansicht wohl nicht ohne weiters als richtig anzunehmen, sondern muss durch besondere Versuche geprüft werden.

Ich bemerke zunächst, dass, wie bekannt, nach allen bisherigen Beobachtungen, positiv heliotropische Organe im Finstern eine Überverlängerung, also ein gesteigertes Längenwachsthum zeigen, dass hingegen bezüglich des Verhaltens der negativ heliotropischen Organe im Finstern nur spärliche und nicht völlig harmonirende Aussagen vorliegen. Die gewöhnlich anzutreffende Annahme lautet dahin, dass diese Organe im Lichte begünstigt, im Finstern verzögert wachsen.[1]

Wie schon hervorgehoben, wächst das negativ heliotropische hypocotyle Stengelglied von *Viscum album* im Finstern gar nicht. Es gibt also thatsächlich negativ heliotropische Organe, welche nur im Lichte wachsen. Hingegen habe ich durch zahlreiche Versuche constatirt, dass negativ heliotropische Organe existiren, welche im Finstern sogar begünstigt oder doch ebenso stark wachsen, wie im Lichte, so die Luftwurzeln von *Hartwegia comosa*, ferner in Wasser cultivirte Wurzeln von *Sinapis alba* und *Trifolium pratense*, von welchen die ersteren sehr deutlich, die letzteren schwach aber ganz bestimmt negativ heliotropisch sind,[2] wie genaue Versuche lehren werden, auf welche ich später (im Capitel über den Heliotropismus der Wurzeln) zu sprechen komme. Nach den Untersuchungen von Sachs wachsen die Wurzeln von *Pisum sativum* und *Vicia Faba* im Finstern begünstigt.[3] Diese Wurzeln zeigen nach meinen Untersuchungen nicht positiven, sondern schwachen negativen Heliotropismus.[4]

Das verstärkte Wachsthum dieser negativ heliotropischen Organe im Finstern scheint auf den ersten Blick widersinnig, erklärt sich jedoch nach den im Paragraph VI mitgetheilten Thatsachen in sehr einfacher Weise. In den negativ heliotropischen Organen, welche im Finstern begünstigt wachsen, kommen reichlich positiv heliotropische Elemente vor (Parenchymzellen), welche im Dunkeln stark in die Länge wachsen, und die bei jenen Lichtintensitäten, bei welchen die negativ heliotropischen Elemente eine kräftige Längenzunahme erfahren,

---

[1] Vergl. eine gegentheilige Angabe von Herm. Müller (Thurgau) in: Flora, 1876, p. 95, der zufolge die Luftwurzeln einiger Pflanzen bei allseitiger Beleuchtung im Längenwachsthum gehemmt werden.

[2] Diese Thatsache habe ich schon in der vorläufigen Mittheilung am 8. Jänner 1880 bekannt gegeben. Ich freue mich, mittheilen zu können, dass die Beschleunigung des Längenwachsthums negativ heliotropischer Wurzeln bei Ausschluss des Lichtes mittlerweile auch von Francis Darwin aufgefunden wurde. (S. Arbeiten des botan. Institutes zu Würzburg, Bd. II, Heft Nr. 3, März 1880.) Wie seine Vorgänger glaubt auch er, dass diese Beobachtung sich mit der Auffassung des negativen Heliotropismus als einer Erscheinung ungleichen Längenwachsthums nicht in Einklang bringen lässt.

In dem citirten Hefte befindet sich auch ein Aufsatz von Prof. v. Sachs, betitelt „Stoff und Form der Pflanzenorgane", worin einige Ideen zu einer neuen Hypothese des Heliotropismus und Geotropismus skizzirt werden, die aber zur Zeit noch der thatsächlichen Begründung entbehren. Ich kann in dieser nachträglichen Anmerkung selbstverständlich in eine Kritik dieser Hypothese nicht eingehen und veröffentliche desshalb dieselbe an anderer Stelle. (S. Botan. Zeitung von A. de Bary, 1880.)

[3] Lehrbuch der Botanik, 3. Aufl. p. 746.

[4] Vergl. die unten im Cap. Heliotropismus der Wurzeln folgenden Angaben, denen zufolge die Wurzeln von *Pisum sativum*, wenn sie überhaupt eine Reaction auf das Licht zu erkennen geben, negativ heliotropisch erscheinen. Die Wurzeln von *Vicia Faba* habe ich stets nur (schwach) negativ gefunden.

Digitized by Google

ein unterdrücktes Wachsthum zeigen. Unter diesen Verhältnissen wird es begreiflich, dass im Finstern unter sonst gleichen Wachsthumsbedingungen das Längenwachsthum solcher Organe nicht beeinträchtigt, bei manchen Objecten (*Sinapis alba, Hartwegia comosa*) sogar begünstigt wird.

VIII. Versuch einer mechanischen Erklärung des Heliotropismus.[1]

Wie im historischen Theile dieser Abhandlung gezeigt wurde, hat De Candolle die erste brauchbare Ansicht über das Zustandekommen des positiven Heliotropismus ausgesprochen: Die Schattenhälfte des Organs befindet sich im Vergleiche zur Lichtseite im Zustande des Etiolements, wächst stärker als jene und bedingt so die Krümmung des Organs zum Lichte. Die nähere Erklärung des Vorganges gelang dem berühmten Autor nicht, und namentlich ist sein Versuch, das Zurückbleiben der Lichtseiten des Organs in der Längenentwicklung zu erläutern, als verunglückt zu betrachten.

Diese Ansicht fand in Dutrochet einen energischen Gegner. Auf Grund der Thatsache, dass die Lichthälfte heliotropisch gekrümmter Organe, von der Schattenhälfte losgelöst, sich nur noch stärker krümmt, stellte er die Behauptung auf, dass die erstere bei dem Zustandekommen der Krümmung die active sei und kehrte so auf den alten Hales'schen Standpunkte zurück. Merkwürdiger Weise fand seine Auffassung Anklang und selbst ein so scharfsinniger Forscher wie H. v. Mohl zog die Dutrochet'sche Erklärung des Vorganges der von De Candolle gegebenen vor.

Das Dutrochet'sche Experiment, welches in einem früheren Paragraphen, wie ich glaube, in völlig richtiger Weise gedeutet wurde und das ich zur Erklärung gewisser plasmolytischen Phänomene heliotropisch gekrümmter Pflanzentheile herzog, ging in Vergessenheit und man kehrte wieder zur De Candolle'schen Auffassung zurück, indem man den Versuch machte, die in den Zellen stattfindenden Veränderungen während der heliotropischen Krümmung kennen zu lernen.

Hofmeister's Bestreben, die active Betheiligung der Membran beim Heliotropismus zu beweisen, fand in Sachs einen Gegner, welcher den unumstösslichen Beweis lieferte, dass der Turgor als Ursache des Wachsthums der Zellhäute anzusehen ist und für einseitig beleuchtete Organe u. a. eine Turgorsteigerung in der Schattenhälfte des Organs annahm, welche in dieser zu einem verstärkten Wachsthum und somit zum Heliotropismus des Organs führen müsste.

Diese Ansicht wurde von Pfeffer näher begründet und zur herrschenden. Sie erklärt auch die Erscheinung des positiven Heliotropismus vielzelliger Organe in befriedigender Weise. Ihrer allgemeinen Annahme steht jedoch eine von Hofmeister aufgefundene Thatsache gegenüber. Es krümmen sich nämlich auch einzellige Organe (Internodialzellen von *Nitella*) dem Lichte zu, und hier kann der Turgor nicht als alleinige

[1] Der erste Theil dieser Monographie enthält die in der Literatur vorfindlichen Ansichten über das Zustandekommen des Heliotropismus. In neuester Zeit sind einige neue Anschauungen hierüber veröffentlicht worden, welche, sofern sie nicht schon in diesem Capitel zur Sprache kamen, hier kurz nachgetragen werden sollen. In seiner interessanten Schrift über die Wirkungen des Lichtes und der Wärme auf die Bewegungen der Schwärmsporen (Jena 1878, p. 71) spricht Strasburger die Ansicht aus, dass der positive Heliotropismus für alle Fälle (bei vielzelligen Organen) auf einer durch das Licht bewirkten Zunahme des Zellturgors beruhe, und in erster Linie dem Einflusse des Lichtes auf das Protoplasma zuzuschreiben sei. Eine Betheiligung der Membran beim Heliotropismus im Sinne Pfeffer's (s. den ersten Theil dieser Monographie, p. 170) gesteht er nicht zu. — Die Raschheit, mit welcher die Retardation des Wachsthums im Lichte erfolgt, hat Vines (Arbeiten des bot. Institutes zu Würzburg, Bd. II, Heft 1) zu der Annahme gedrängt, dass nicht verminderte Dehnbarkeit der Zellwand, sondern Verminderung der Beweglichkeit der Moleküle des die Zellwand auskleidenden Protoplasmas, hier als Ursache angenommen werden müsse. Der letztgenannten Ansicht pflichtet auch Godlewski (Botan. Zeitung 1879, p. 81 ff.) bei, doch nimmt er für andere Fälle der Retardation des Längenwachsthums an, dass auch eine durch das Licht hervorgerufene Verminderung der Dehnbarkeit der Zellwand hierbei betheiligt sei. Bezüglich des Zustandekommens des negativen Heliotropismus bemerkt er, dass das Licht insofern fördernd auf das Wachsthum der Zellen einwirken dürfte, als unter seinem Einflusse endosmotisch wirksame Stoffe entstehen, welche zur Erhöhung des Zellturgors, und somit zum Wachsthum beitragen. — Eine ähnliche Ansicht hatte kurz vorher P. Bert (Compt. rend. 1878, Vol. LXXXVII, p. 421 ff.) bezüglich des Zustandekommens des positiven Heliotropismus, welcher auf einer Zerstörung der Glucose in den Zellen der Lichtseite des Organs beruhen soll, gebracht. Die Grundlosigkeit dieser Behauptung wurde aber bald darauf in einem kritischen Referate der botan. Zeitung (1879, p. 188) aufgedeckt.

Digitized by Google

Ursache des Heliotropismus angesprochen werden, weil derselbe in ein und derselben Zelle doch constant sein muss.

Diese Thatsache hat Sachs wohl berücksichtigt und hat für ihre Erklärung ein stärkeres Wachsthum der Membran an der Schattenseite solcher einzelliger Organe angenommen. Sehr scharf betonte Pfeffer[1] dieses Factum und nimmt zwei Kategorien positiv heliotropischer Organe an, vielzellige, bei denen ein von der Licht- zur Schattenseite zunehmender Turgor zur Erklärung ausreicht, und einzellige Organe, bei welchen ein bestimmter Zustand der Membran (Verminderung der Dehnbarkeit der Zellwand an der Lichtseite) zur heliotropischen Krümmung erforderlich sei.

Dass die Membran beim Zustandekommen des Heliotropismus activ ganz und gar nicht betheiligt ist haben meine oben mitgetheilten Versuche mit plasmolytisch gemachten Keimlingen gezeigt, welche auch wieder eine Bestätigung der von Sachs, Pfeffer und de Vries begründeten Anschauung lieferten, dass im Turgor die Kraft zu suchen ist, welche die heliotropische Krümmung vollzieht. Bis jetzt ist aber noch von Niemandem der Beweis geliefert worden, dass der Turgor von der Licht- zur Schattenseite eines heliotropisch sich krümmenden Pflanzentheiles zunimmt, und wie die folgende Betrachtung lehren wird, ist man indess auch gar nicht gezwungen, anzunehmen, dass die bezeichnete Turgordifferenz zur Hervorrufung des Heliotropismus nöthig sei.

Frägt man sich, welches Verhältniss zwischen der Dehnbarkeit der Licht- und Schattenseite eines heliotropisch sich krümmenden Organes besteht — wobei zunächst ganz davon abgesehen werden kann, ob dieselbe eine elastische oder ductile ist — so ergeben sich drei bis jetzt durch das Experiment noch nicht geprüfte Möglichkeiten: entweder ist die Lichthälfte des Organs so dehnbar wie die der Schattenhälfte, oder die Schattenhälfte ist dehnbarer als die Lichthälfte, oder endlich die Lichthälfte ist dehnbarer als die Schattenhälfte.

Nimmt man die erste Eventualität als im Organe realisirt an, dann ist zur Hervorrufung des positiven Heliotropismus eine Turgordifferenz erforderlich; verstärkter Turgor in der Schattenhälfte wird diese im Vergleiche zur Lichthälfte stärker dehnen. Unter Annahme des zweiten Falles müsste bei einseitiger Beleuchtung schon bei gleichmässiger Turgorsteigerung positiver, unter Annahme des dritten Falles unter den gleichen Bedingungen negativer Heliotropismus stattfinden.

Da es sich hier blos um die Mechanik des positiven Heliotropismus handelt, so ist der dritte Fall nicht weiter in Betracht zu ziehen. Was aber den zweiten Fall anbelangt, so ist derselbe nach den Untersuchungen von Sachs über die mechanischen Eigenschaften wachsender Pflanzentheile im Vergleiche zum ersten der wahrscheinlichere. Ist derselbe thatsächlich realisirt, so führt also schon eine gleichmässige Turgorsteigerung zum Heliotropismus; selbstverständlich müsste aber ein verstärkter Turgor in der Schattenhälfte die Beugung begünstigen.

De Vries geht nun, indem er für positiv heliotropische Organe eine stärkere Turgorkraft in der Schatten-, hälfte annimmt, von der stillschweigenden Voraussetzung aus, dass die (elastische) Dehnbarkeit der Zellwände sämmtlicher Zellen des Organs die gleiche sei, eine Annahme, die, wie die vorhergehende Betrachtung lehrte, nicht ohne weiters erlaubt ist. Die plasmolytischen Versuche, welche de Vries mit heliotropisch gekrümmten Pflanzentheilen anstellte, liefern also noch nicht den Beweis, dass in solchen Organen der Turgor von der Licht- zur Schattenseite abnehme.

Auch Pfeffer hat seine Annahme, dass in vielzelligen positiv heliotropischen Organen der Turgor in den Zellen der Lichtseite im Vergleiche zu jenen der Schattenseite kleiner ist, nicht durch Thatsachen begründet, sondern ein solches Verhältniss nur als ein sehr wahrscheinliches hingestellt.[2]

Auch sonst habe ich in der Literatur keinen Beweis für die Richtigkeit der heute ziemlich allgemein verbreiteten Ansicht, dass der Turgor in heliotropisch sich krümmenden Organen von der Licht- zur Schattenseite zunimmt, gefunden.

[1] Osmotische Erscheinungen, p. 207 ff.

[2] Vergl. dessen osmotische Untersuchungen, p. 208.

Digitized by Google

Ich will nun versuchen, zu zeigen, in wie weit die von mir aufgefundenen Thatsachen zu dieser Annahme berechtigen. Wenn man die epicotylen Stengelglieder von *Phaseolus multiflorus*, nachdem in denselben Heliotropismus inducirt wurde und die dabei noch völlig gerade sind, der Länge nach in Licht- und Schattenhälften spaltet, so krümmen sich die ersteren gegen das Licht, wie oben (p. 5) dargethan wurde.

Prüft man die Dehnbarkeit zweier völlig gleicher etiolirter Stengelglieder, von denen das eine sofort zum Versuche benützt wurde, das zweite aber einem Keimlinge entnommen wurde, der so lange Zeit im Lichte rotirte, als zur heliotropischen Induction nöthig gewesen wäre, so findet man keinen Unterschied. Es darf mithin angenommen werden, dass Licht- und Schattenhälften eines Keimstengels von *Phaseolus multiflorus* zur Zeit erfolgter heliotropischer Induction keinen nachweislichen Unterschied bezüglich ihrer Dehnbarkeit darbieten. Nun aber ist die Lichtseite elastischer als die Schattenseite, denn der Keimstengel wird an der ersteren concav, wenn er in Salzlösung gebracht wird. Zur Zeit erfolgter Induction musste also die Lichtseite passiv gedehnt gewesen sein. Diese (vorwiegend elastische) Dehnung konnte aber nur durch die Turgorkraft der (vorwiegend ductilen) Schattenseite erfolgt sein. Unter der Voraussetzung, dass die Dehnbarkeit der Lichtseite ebenso gross ist, als die der Schattenseite, muss der Turgor in der Schattenhälfte ein grösserer als in der Lichthälfte gewesen sein.

Ich lasse nun die oben gemachte Annahme, dass der Lichthälfte unseres Versuchsobjectes genau dieselbe Dehnbarkeit wie der Schattenhälfte zukomme, fallen, indem ich die Möglichkeit einräume, der oben mitgetheilte Versuch sei zu roh, als dass derselbe feinere Unterschiede in der Dehnbarkeit, auf die es vielleicht gerade ankommt, aufzudecken vermöchte, und voraussetze, dass die bei längerer Dauer der einseitigen Wirkung des Lichtes sich thatsächlich herausstellende grössere Dehnbarkeit der Schattenhälfte bereits vorhanden sei. Auch dann ist in der beleuchteten Hälfte des Organs eine grössere Turgorkraft als in der beschatteten anzunehmen, wie folgende Argumentation lehrt. Die Lichthälfte verkürzt sich erst nach der Loslösung von der Schattenhälfte, folglich musste ihre Dehnung eine passive gewesen sein, welche offenbar durch die Turgorkraft der Schattenhälfte vollzogen wurde. Da eine verhältnissmässig geringe Zugkraft schon genügt, um die Lichthälfte zu dehnen und diese durch die Turgorkraft der eigenen Zellen nicht aufgebracht werden konnte, so folgt, dass der Turgor in der Schattenhälfte des Organs ein grösserer, als in der Lichthälfte sein musste.

Auch aus anderen oben bereits mitgetheilten Versuchen lässt sich das Gleiche ableiten. Setzt man nämlich in etiolirten, heliotropisch sehr empfindlichen Stengeln den Turgor bis zu einer bestimmten Grenze herab, sei es durch Eintrocknung des Bodens, durch Cultur in trockener Luft, durch Eintauchen in Salzlösungen, so erzielt man dadurch ebenso wie durch allseitig gleichmässige Beleuchtung dieser Stengel eine gesteigerte heliotropische Empfindlichkeit, welche dadurch zum Ausdrucke kommt, dass bei späterer einseitiger Beleuchtung, namentlich wenn die Versuchsobjecte im feuchten Raume gehalten werden, die heliotropische Krümmung relativ früher sichtbar wird. Wenn es nun für die Steigerung der heliotropischen Empfindlichkeit gleichgiltig ist, ob ich factisch den Turgor herabsetzte oder ob ich den Pflanzentheil allseitig gleichmässig beleuchte, so darf geschlossen werden, dass bei dem später mit einem solchen Organe angestellten heliotropischen Versuche eine Turgordifferenz an Licht- und Schattenseite im Spiele ist.

Aus diesen Versuchen und deren Interpretation geht hervor, dass an einseitig beleuchteten Organen eine der heliotropischen Krümmung förderliche Turgordifferenz an Licht- und Schattenseite des Organs eintritt.

Dass man indess, um das Zustandekommen des Heliotropismus zu erklären, nicht nur auf die Zunahme des Turgors, sondern auch auf die Zustände der Zellmenbranen Rücksicht zu nehmen habe, wurde durch meine oben mitgetheilten Versuche bewiesen. Es ist nunmehr ganz selbstverständlich, dass die durch die Turgorausdehnung angenommene Krümmung später durch Intussusception fixirt wird, worauf de Vries zuerst hingewiesen hat.

Alles zusammen genommen, ergibt sich folgende Vorstellung in Betreff des Zustandekommens des positiven Heliotropismus:

Bei einseitiger Beleuchtung des krümmungsfähigen Organs geht in Folge Einwirkung der Lichtstrahlen die Ductilität der Gewebe an der Lichtseite rascher verloren als an

Digitized by Google

der Schattenseite, durch weitere Lichtwirkung wird die Dehnbarkeit der beleuchteten Gewebe überhaupt im Vergleiche zu jener der dem Schattentheile angehörigen herabgesetzt. Durch diese Zustände der Zellmembranen wird der Heliotropismus in den betreffenden Organen vorbereitet; vollzogen wird er durch Steigerung des Turgors. Schon eine gleichmässige Steigerung des letzteren im ganzen Organe müsste zum Heliotropismus führen. Thatsächlich stellt sich aber der Turgor im Schattentheile des Organs höher als im Lichttheile, wodurch begreiflicherweise der heliotropische Effect eine Steigerung erfahren muss. Die Turgordifferenz hat ihren Grund in einer Herabsetzung des Turgors in der Lichtseite des Organs. Ist die Turgordehnung in der Lichthälfte des Organs eine elastische, in der Schattenhälfte eine ductile, oder sind die Gewebe der ersteren elastischer als die der letzteren, so tritt der Heliotropismus anfänglich nicht in Form einer Krümmung des Organs hervor, sondern führt blos zur Gewebespannung: die Lichthälfte wird durch die Schattenhälfte passiv gedehnt. — Die durch Turgorausdehnung erzielte Krümmung wird später durch Intussusception festgehalten.

Diese für vielzellige Organe festgestellten Thatsachen lassen annehmen, dass auch für einzellige, der heliotropischen Krümmung fähige Organe, mutatis mutandis die gleiche Art des Zustandekommens der Beugung zum Lichte statthabe. Eingehende Untersuchungen, deren Resultate ich jedoch erst in einem weiter unten folgenden Capitel werde mittheilen können, haben gezeigt, dass diese Annahme vollkommen berechtigt ist. Einzellige heliotropische Organe zeigen dem Lichte gegenüber das völlig gleiche Verhalten wie die Stengel etc.; es besteht beispielsweise dieselbe Beziehung zwischen Lichtfarbe und Intensität des Lichtes einerseits und den heliotropischen Effecten andererseits. Es liegt also gewiss kein Grund vor, zwei Kategorien positiv heliotropischer Organe: einzellige und vielzellige zu unterscheiden, und zwar um so weniger als sich das Zustandekommen des positiven Heliotropismus bei solchen einzelligen Gebilden ohne alle Schwierigkeiten in der gleichen Weise wie das der vielzelligen erklären lässt. Auch bei den einzelligen Organen muss die Lichtseite eine geringere Dehnbarkeit als die Schattenseite besitzen. Gesteigerter Turgor führt hier schon zur heliotropischen Krümmung. Eine durch das Licht hervorgerufene Turgordifferenz, welche bei vielzelligen Organen den Heliotropismus begünstigt, kann bei einzelligen Organen selbstverständlich nicht vorkommen.

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass sowohl der Zellsaft als auch das Protoplasma selbst beim Zustandekommen des positiven Heliotropismus betheiligt sind; der Zellsaft, indem derselbe die den Turgor bedingenden endosmotischen Zustände herbeiführt, und das Protoplasma, welches zum mindesten bei der Fixirung der Krümmungen durch Intussusception betheiligt sein muss. Welcher Art aber die durch das Licht im Protoplasma hervorgerufenen, die heliotropischen Krümmungen beeinflussenden Veränderungen sind, hiefür vermochte ich keine experimentellen Belege aufzufinden. Dass das Protoplasma bei der Turgorausdehnung der Membranen nicht activ eingreift, sondern hierbei nur insofern mitwirkt, als es durch seinen Filtrationswiderstand den Austritt des Zellsaftes aus der für diesen leicht durchlässigen Zellmenbran verhindert, ist schon von de Vries auf das Überzeugendste durch Versuche dargethan worden.[1]

Schon aus früher (siehe oben p. 13—16) mitgetheilten Thatsachen geht hervor, dass wir in den Organen besondere positiv und negativ heliotropische Zellen annehmen müssen, und dass eine auf einseitige Beleuchtung durch ungleiches Wachsthum reagirende Zelle entweder positiv oder negativ heliotropisch ist, was als Vermuthung schon von Sachs[2] ausgesprochen wurde. Keine einzige bis jetzt festgestellte Thatsache berechtigt uns aber zu der Annahme, dass eine und dieselbe Zelle oder ein und dasselbe Organ auf Grund der Wirksamkeit gleicher Zellen unter gewissen Beleuchtungsverhältnissen positiv, unter anderen negativ heliotropisch sich verhalte; eine oftmals, am schärfsten wohl von N. J. C. Müller[3] ausgesprochene Ansicht.

---

[1] L. c. p. 29.
[2] Lehrbuch, 3. Aufl. p. 748.
[3] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 166 und 167.

Digitized by Google

Es erübrigt nur noch, das Zustandekommen des negativen Heliotropismus darzulegen. Leider liegen bis jetzt noch gar keinerlei Thatsachen vor, welche uns erlaubten, eine berechtigte Vorstellung über diesen Vorgang zu entwickeln. Was ich im Nachfolgenden ausspreche, ist blosse Hypothese und soll nur zeigen, dass unter Annahme bestimmter Zustände der Membran schon eine allseitige Steigerung des Turgors zum negativen Heliotropismus führen könne, und eine gegen die Lichtquelle hin geförderte Steigerung des Turgors in dem betreffenden Organe eine verstärkte Krümmung vom Lichte weg bewirken müsste. Diese Hypothese, auf welche ich, da ich sie thatsächlich nicht zu begründen vermag, keinen Werth lege, drängt sich gewissermassen von selbst auf, da sie sich auf's Engste an jene Vorgänge anschliesst, welche bezüglich des positiven Heliotropismus experimentell nachgewiesen wurden. Ich nehme nämlich an, dass die negativ heliotropischen Zellen von den positiv heliotropischen sich dadurch unterscheiden, dass ihre Membranen unter dem Einflusse des Lichtes an (z. B. elastischer) Dehnsamkeit zunehmen. Steigert sich in einer solchen Zelle der Turgor, so kommt es zur Wegkrümmung vom Lichte; enthielte ein Organ derartige Zellen in regelmässiger oder bezüglich des Lichteinfalls in symmetrischer Anordnung oder bestünde es aus solchen Elementen, so müsste schon durch gleichmässiges Erheben des Turgors negativer Heliotropismus (oder doch wenigstens eine diesem äquivalente Spannung) eintreten, welcher durch lichtwärts gesteigerten Turgor verstärkt werden würde.

Dass selbst die bezüglich des positiven Heliotropismus ausgesprochene mechanische Erklärung nur als eine sehr rohe und desshalb unvollkommene angesehen werden muss, brauche ich wohl nicht erst besonders zu betonen. Wie den meisten anderen Fragen der Pflanzenphysiologie, stehen wir auch dieser noch als Anfänger gegenüber und müssen uns zufriedenstellen, die Abhängigkeit der Erscheinung von äusseren Einwirkungen ergründet und die Mechanik der Phänomene vorläufig in roh-empirischer Weise ermittelt zu haben.

IX. Begrenzung des Begriffes Heliotropismus; Ausschluss alles nicht hierher gehörigen.

Bis in die jüngste Zeit wurden die Grenzen des Begriffes Heliotropismus sehr weit gezogen, indem man sich mehr an das Äussere der Erscheinung hielt und so ziemlich alle Bewegungen von Pflanzenorganen oder Pflanzen zum Lichte hin und von diesem weg in diese Kategorie brachte. So wurde ausser den durch das Licht verursachten Krümmungen der Pflanzentheile hieher auch die Lichtscheue der Myxomyceten-Plasmodien, die Lichtwärtsbewegung der Schwärmsporen, Chlorophylkörner, des Protoplasmas etc. gerechnet.

Hält man sich weniger an das blos Äussere der Erscheinung, sondern vielmehr an die Art des Zustandekommens der Orientirung von Pflanzen oder Pflanzentheilen gegen das Licht, so gewinnt man jedenfalls für diese Erscheinungen schärfere Begriffsabgrenzungen. Und von diesem Gesichtspunkte aus ergibt sich für die in dieser Abhandlung vorgeführten Phänomene das Gesetz, dass, wie auch immer die Orientirung des Organs zum Lichte ausfällt, sie vom Lichte vollzogen wird und als eine Erscheinung des Längenwachsthums sich manifestirt.

Dem entsprechend wäre der Heliotropismus auf das Schärfste präcisirt und es scheint mir, dass es nur im Geiste exacter Forschung gelegen wäre, den sehr schwankenden und auf ein rein Äusserliches gestützten Begriff des Heliotropismus gegen den hier aufgestellten einzutauschen. Es ist ganz selbstverständlich in die Begriffsbestimmung des Heliotropismus die Wechselbeziehung zwischen Arbeit des Lichtes und Orientirung des Organs zum Lichte einzuführen, weil es ja sehr präcise Lichtstellungen von Organen gibt, welche nicht durch das Licht hervorgerufen werden. Ein stark heliotropischer Stengel, welcher, wie dies so häufig namentlich bei den mitten im Walde herrschenden Beleuchtungsverhältnissen vorkommt, vom Zenith her am günstigsten beleuchtet wird, wächst in der Richtung des einfallenden Lichtes und wenn er hier, theoretisch genommen, eigentlich der Wirkung des Lichtes entzogen erscheint, so ist seine Lichtstellung doch mit demselben Rechte als eine heliotropische anzusehen, wie die eines Stengels, welcher in geneigter Lage, der Richtung der Lichtstrahlen folgend, dem Lichte zustrebt. Es ist diese aufrechte Stellung des Stengels — abgesehen von der Rolle, welche der Geotropismus hiebei spielt — doch eine vom Lichte aufgenöthigte, da jedes Abweichen von der verticalen Richtung durch das Licht wieder corrigirt wird. Der Stengel wächst also parallel zur Richtung des stärksten wirksamen Lichtes und das Licht ist hier zweifellos als Mitursache der Stellung des Organs aufzu-

Digitized by Google

fassen. Hier treffen also die Bedingungen des Heliotropismus nach obiger Fassung zu. Nun gibt es aber Stengel (z. B. die der *Dipsacus*-Arten etc.), welche ausserordentlich stark negativ geotropisch und gar nicht positiv heliotropisch sind, die sich gegen das Zenithlicht genau so orientiren, wie die früher genannten, und doch ist die Ursache eine ganz andere, vom Lichte völlig unabhängige. In der oben versuchten Präcisirung des Begriffes Heliotropismus wurde nicht, wie dies gewöhnlich geschieht, eine einseitige Beschleunigung, beziehungsweise Verzögerung des Längenwachsthums als Charakteristikon des positiven und negativen Heliotropismus eingeführt, sondern nur allgemein eine auf Längenwachsthum beruhende Orientirung des Organs zum Lichte, was indess auch ganz selbstverständlich ist, denn wenn ein heliotropisches Organ das Ziel seiner Bewegung erreicht hat, nämlich in der Richtung der wirksamen Strahlen steht und in dieser Richtung weiter wächst, so befindet es sich doch in einer heliotropischen Lage.

Nach dieser Auseinandersetzung kann es keinem Zweifel unterliegen, was unter den Begriff Heliotropismus fällt, und was als inhomogen auszuscheiden ist.

Es ist auch schon früher von anderen Autoren, am eingehendsten von Strasburger[1] manche früher zum Heliotropismus gezählte Erscheinung von diesem Gebiete ausgeschlossen worden. So in erster Linie die Lichtwärtsbewegung der Schwärmsporen, die nach den sinnvollen und gründlichen Untersuchungen dieses Forschers allerdings durch das Licht thatsächlich hervorgerufen wird, die aber schon durch eine andere Beziehung zur Brechbarkeit des Lichtes im Vergleiche zu den wahren heliotropischen Erscheinungen, in erster Linie aber durch die Form der geleisteten Arbeit sich auf das Auffälligste vom Heliotropismus unterscheidet, von dem sie selbstverständlich auch durch die Mechanik des Zustandekommens getrennt ist. Strasburger hat die Lichtwärtsbewegung der Schwärmsporen, um ihre völlige Verschiedenheit vom Heliotropismus zu kennzeichnen, mit dem Ausdrucke Phototaxis bezeichnet.

Die von Baranetzky[2] genauer untersuchte Erscheinung der Myxomyceten-Plasmodien, das Licht zu fliehen, wurde von diesem Forscher als negativer Heliotropismus gedeutet. Da aber diese schleimigen Protoplasmamassen sich nicht in Folge eines Wachsthumsphänomens vom Lichte zurückziehen, so gehört die Erscheinung offenbar nicht in das Gebiet des Heliotropismus. Auch Strasburger[3] hat sie als eine besondere, vom Heliotropismus wohl zu unterscheidende Form der Orientirung eines Organismus durch das Licht angesehen. Wichtig ist die unter Strasburger's Leitung von Schleicher gemachte Auffindung, dass die Plasmodien durch schwaches Licht aus dem Substrate hervorgelockt werden können und scheinbar positiv heliotropisch werden. Sie zeigen also eine der Lichtstimmung phototaktisch-photometrischer Schwärmsporen vergleichbare Lichtstimmung.

Pfeffer hält die bekannte Lichtwärtsbewegung der Blättchen von Leguminosenblättern *(Robinia, Acacia, Mimosa)*, obwohl selbe auf einer in den Gelenken stattfindenden Expansion und nicht auf Wachsthum beruht, für eine heliotropische Erscheinung. Nach der hier vertretenen Auffassung des Heliotropismus kann diese Form der Lichtwärtsbewegung nicht hieher gerechnet werden.

Siebentes Capitel.

Versuche über den Eintritt des Heliotropismus bei intermittirender Beleuchtung.

Im ersten Theile dieser Monographie (p. 201 ff.) wurde gezeigt, dass der Heliotropismus eine eigenthümliche und höchst merkwürdige Beziehung zwischen Licht, Zeit und Effect darbietet, für welche der Ausdruck photomechanische Induction gewählt wurde. Der erste heliotropische Effect stellt sich für jeden Grad wirksamer Lichtintensität erst nach einer bestimmten Zeit ein; so lange die anderweitigen Bedingungen für den Heliotropismus gegeben sind, setzt sich derselbe bis zu einer bestimmten Grenze auch bei Ausschluss

[1] Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena 1878, p. 67 ff.
[2] Bulletin de l'Académie imp. d. Sc. d. St. Petersb. 1869, p. 571. Ferner: Bot. Jahresber. f. 1876, p. 731 ff.
[3] L. c. p. 69—71.

Digitized by Google

des Lichtes fort; der Gang der heliotropischen Krümmung erfolgt selbst bei constanter Beleuchtung nach einer bestimmten Curve. Dies sind die wichtigsten, wenn auch nicht die alleinigen Characteristica der photomechanischen Induction.

Man sieht also, dass ein bei constanter Beleuchtung sich krümmender Pflanzentheil einen weiter nicht wirksamen Lichtüberschuss empfängt. Denn nach erfolgter Induction — d. h. in einem Zustande, in welchem ein vorher einseitig beleuchtet gewesener Pflanzentheil die Fähigkeit erlangt hat, auch im Finstern sich zu krümmen — ist es für das Zustandekommen der heliotropischen Beugung ganz gleichgiltig, ob der betreffende Pflanzentheil im Lichte oder im Finstern sich befindet. Diese Erwägung führt zu einer neuen Frage: Welche kleinste Lichtmenge ist zur Hervorrufung eines bestimmten heliotropischen Effectes erforderlich? Es stand von vornherein zu erwarten, dass durch Versuche mit intermittirender Lichtwirkung diese Frage zu lösen sei.

Sollten diese Versuche für bestimmte heliotropische Effecte z. B., für den eben erfolgten Eintritt der Induction thatsächlich zeigen, dass die intermittirende Lichtwirkung bei einem bestimmt eingehaltenen Zeitverhältniss von Beleuchtung und Verdunklung (Zeitminimum der Beleuchtung und Zeitmaximum der Verdunklung) dasselbe leistet, wie continuirliche Beleuchtung, so wäre damit nicht nur obige Frage gelöst, sondern auch eine neue Methode gefunden, um die Existenz der photomechanischen Induction beim Heliotropismus zu beweisen, indem durch dieselben gezeigt werden würde, dass die heliotropischen Effecte nicht einfach der Menge der aufeinanderfolgenden Lichtimpulse proportional sind, sondern sich als Function von Licht und Zeit darstellen; darin liegt aber eben das Wesen der Induction.

Die nachfolgenden höchst mühevollen, zeitraubenden, Geschick und Genauigkeit erfordernden Versuche wurden im pflanzenphysiologischen Institute auf meine Anregung von Dr. Adolf Stöhr in der Zeit vom Mai 1879 bis Februar 1880 ausgeführt. Ich fühle mich verpflichtet, dem genannten Herrn für die Mühe und Ausdauer zu danken, die er auf diese gewiss wichtigen, aber langwierigen und eintönigen Versuche verwendete.

Ich lasse nun die Versuche nach den Aufzeichnungen des Dr. Stöhr folgen. Zunächst einige Bemerkungen über die Methode, welche mir umsomehr am Platze erscheint, als sich dieselbe ihrer Einfachheit wegen am besten zur Auffindung auch anderer photomechanischer und photochemischer Inductionen eignen dürfte.

Die Versuche wurden in der Dunkelkammer ausgeführt. Als Lichtquelle fungirte die Normalflamme. Zur Verdunklung der Versuchsobjecte dienten anfänglich geschwärzte Cylinderschirme aus Pappe. Da dieselben aber die Pflänzchen vor Wärmestrahlung nicht schützten, so wurde zur Verdunklung ein doppelwandiger, mit grösster Genauigkeit blank polirter, oben geschlossener Messingcylinder (Sturz) benützt. Die Höhe desselben betrug 44, der Durchmesser 11, beziehungsweise 10^{cm}. Ein 2^{m} von der Normalflamme aufgestelltes in 0·1° C. getheiltes, von diesem Cylinder überdecktes Thermometer mit geschwärzter Kugel zeigte selbst nach 6stündiger Einwirkung keine Wärmestrahlung an. Der Metallcylinder stand in einem rechteckigen geschwärzten Holzrahmen, in dessen verticalem Balken er mittelst Schienen leicht geführt werden konnte. Von der Mitte der oberen Grundfläche des Metallsturzes lief eine Schnur durch den Querbalken hindurch auf eine Rolle, von dieser horizontal zu einer zweiten Rolle und endlich an der Aussenseite des Gestelles vertical abwärts zu einem Gegengewichte, welches als Handhabe beim Auf- und Niederbewegen des Metallsturzes diente. Das Heben und Senken des Cylinders erfolgte aus freier Hand nach dem Schlage einer Secundenuhr. Um Erschütterungen möglichst zu vermeiden, wurde dem Cylinder eine weiche Filzunterlage gegeben. Ein etwaiger Einfluss der nunmehr sehr geringen Erschütterungen auf die Versuchspflänzchen wurde durch besondere Versuche geprüft. Es stellte sich heraus, dass zwei Keimlinge gleicher Art und gleicher Empfindlichkeit unter sonst gleichen Bedingungen sich gleichzeitig gegen die Lichtquelle krümmten, wenn der eine vollkommen fix stand, der andere aber jener geringen Erschütterung ausgesetzt war, welche das Niederfallen des Metallcylinders auf die Filzunterlage zur Folge hatte.

Zu den Versuchen dienten etiolirte Keimlinge, welche in kleinen Töpfchen wurzelten. Nur vollkommen normal aussehende und völlig turgescente Pflänzchen wurden verwendet. Vor jedem Experimente wurde die Erde der Töpfchen gleichmässig stark durchfeuchtet, um die Keimlinge möglichst gleichmässig turgescent zu erhalten. Nach erfolgter intermittirender Beleuchtung wurden die Keimlinge um 180° gedreht, unter dem Sturz belassen und von Zeit zu Zeit der Eintritt der Krümmung beobachtet. Während dieser, indess nur kurz andau-

Digitized by Google

ernden Beobachtungen erfolgte also die Beleuchtung der Keimstengel an jener Seite, welche während des Versuches die Dunkelseite war. Die hiebei thätigen Lichtimpulse konnten mithin höchstens als Störungen wirken. Nach den bereits mitgetheilten Erfahrungen über das Verhalten inducirter Stengel[1] ist indess auch eine derartige Störung nicht anzunehmen. Zu jedem Versuche mit intermittirender Beleuchtung wurde mit dem gleichen Materiale ein Parallelversuch bei constanter Beleuchtung durchgeführt.

I. Versuche mit *Lepidium sativum.*

Die völlig etiolirten, aufrechten Keimlinge wurden stets mit einer der Flanken gegen das Licht gewendet, so dass eine in Folge spontaner Nutation eintretende Krümmung nicht Anlass zu einer fehlerhaften Beobachtung geben konnte. Vor und hinter jedem zu beobachtenden Keimlinge wurde je eine lange, dünne Insectennadel vertical und so aufgestellt, dass der aufrechte Keimstengel genau in die Visirlinie der Nadeln zu stehen kam. So war es möglich, den ersten Eintritt der heliotropischen Krümmung mit Sicherheit zu bestimmen.

Vor Beginn der eigentlichen Versuche wurde das Optimum der Lichtstärke für die heliotropische Krümmung der Kresse und die Inductionszeit nach der schon im ersten Theile dieser Monographie angegebenen Methode bestimmt. Ersteres liegt 2^m von der Normalflamme entfernt, die Inductionszeit beträgt (bei 18—20 °C.) im Mittel 25 Minuten, d. h. ein in der Entfernung von 2^m von der Normalflamme aufgestellter Keimling gewinnt bei der genannten Temperatur nach 25 Minuten continuirlicher Beleuchtung die Fähigkeit auch im Finstern im Sinne der ursprünglichen Aufstellung sich zu krümmen. Während der Versuche wurde auf Constantbleiben der Temperatur wohl Acht genommen. Kleine Schwankungen von 1—2 °C., die in manchen Versuchen vorkamen, hatten auf die Versuche keinen merklichen Einfluss. Die Temperatur bewegte sich bei den Versuchen gewöhnlich zwischen 18—20 °C.

Die ersten Versuche wurden in der Art ausgeführt, dass die in der oben angegebenen Weise aufgestellten Keimlinge durch je eine Secunde beleuchtet, durch je eine Secunde dunkel gehalten wurden. Nebenher standen Pflänzchen gleicher Art continuirlichem Lichte ausgesetzt, selbstverständlich gleichfalls in einer Entfernung von 2^m von der Normalflamme. Der Versuch dauerte, der Inductionszeit entsprechend, 25 Minuten. Hierauf wurden sowohl die intermittirend, als die continuirlich beleuchteten Keimlinge um 180° gewendet, verdunkelt und von Zeit zu Zeit nachgesehen, ob die heliotropische Krümmung sich eingestellt hatte. Es ergab sich, dass alle Keimlinge und zwar im Mittel zur selben Zeit (nach 1 Stunde und 5—25 Minuten) die Krümmung zu erkennen gaben, obgleich die Lichtzeit — worunter die Dauer der factischen Beleuchtung zu verstehen ist — bei den continuirlich beleuchteten Pflänzchen 25, bei den intermittirend beleuchteten bloss 12 Minuten, 30 Secunden betrug.

Durch mehrmalige Wiederholung dieses Experimentes wurde die Überzeugung gewonnen, dass bei intermittirender Beleuchtung die halbe Inductionszeit als Lichtzeit zur Induction vollkommen ausreicht, wenn die Periode: 1 Secunde Licht, 1 Secunde Dunkel eingehalten wird.

Durch zahlreiche andere Versuche wurde ermittelt, dass, wenn die Keimlinge innerhalb 25 Minuten periodisch durch 1 Secunde beleuchtet und durch 2 Secunden verdunkelt werden, der Effect genau derselbe ist, als wie im vorigen Falle und bei continuirlicher Beleuchtung durch die gleiche Zeit. Der Versuch wurde etwa fünfzigmal und stets mit demselben Erfolge wiederholt. Ein Parallelexperiment mit continuirlicher Beleuchtung wurde jedesmal durchgeführt. Nach erfolgter Verdunklung trat die erste Krümmung sowohl bei den continuirlich, als bei den intermittirend beleuchteten Pflänzchen nach 1^h 5^m bis 1^h 25^m ein.

Verändert man das Zeitverhältniss von Beleuchtung und Verdunkelung zu Ungunsten der ersteren noch weiter ab, so erhält man wohl in einzelnen Fällen noch ein positives Resultat. Dies erklärt sich durch die relativ grosse Variabilität, welche bezüglich der heliotropischen Empfindlichkeit gerade die Kresse darbietet. Es gibt nämlich Keimlinge, denen in Folge grosser heliotropischer Empfindlichkeit eine kürzere als die normale Lichtzeit zukömmt und die auf eine geringere Zahl von Lichtimpulsen als die normalen reagiren, wie später noch gezeigt werden wird.

---

[1] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 203.

Digitized by Google

Mit Sicherheit kann man aber bei Kressekeimlingen auf erfolgte Induction rechnen, wenn die bei continuirlicher Beleuchtung zur Induction nöthige Lichtzeit auf ein Drittel reducirt wird und zwar, wenn der Versuch in der Weise angestellt wird, dass auf 1 Secunde Licht 2 Secunden Dunkel folgt. Der in der ersten Secunde auf die Pflanze wirkende Lichtimpuls setzt sich also in den folgenden 2 Secunden mit gleicher Stärke fort, ob die Pflanze im Lichte oder im Finstern gehalten wird.

Bei einer Versuchszeit von 25 Minuten kann man die Lichtzeit noch auf $^1/_8$ reduciren und bekommt in einzelnen Fällen auch ein positives Resultat. Hier genügt also eine Lichtzeit von 3 Minuten und 7·5″ zur vollkommenen Induction. Indess ist die Zahl der Pflänzchen, welche auf eine so kleine Lichtzeit reagiren, eine sehr kleine. Solchen Pflänzchen kommt selbstverständlich auch für continuirliche Beleuchtung eine viel kleinere als die normale Inductionszeit zu. Um den Percentsatz dieser ausserordentlich lichtempfindlichen Pflänzchen beiläufig kennen zu lernen, wurde eine grössere Anzahl von Versuchen in der Weise durchgeführt, dass die Pflänzchen durch 8 Minuten 20 Secunden continuirlichem Lichte ausgesetzt und dann verdunkelt wurden. Unter 57 Pflanzen krümmten sich nur 7 im Dunkeln deutlich, also etwa blos 12 Proc. Während eine auf 25 Minuten vertheilte Beleuchtung von 3 Minuten, 7·5 Secunden bei sehr lichtempfindlichen Pflänzchen schon zur Induction und mithin bei späterer Verdunklung zur heliotropischen Krümmung führte, konnte trotz zahlreichen Versuchen bei einer continuirlichen Beleuchtung von 3 Minuten 7·5 Secunden in keinem einzigen Falle ein Effect beobachtet werden.

II. Versuche mit *Vicia sativa.*

Die Keimlinge dieser Pflanze sind, wie in dieser Arbeit schon mehrmals hervorgehoben, nicht nur von grosser heliotropischer Empfindlichkeit, sondern zeigen bezüglich der Inductionszeit eine grosse Constanz. Im Optimum der Lichtstärke für Heliotropismus (1·5^m von der Normalflamme entfernt), beträgt bei einer Temperatur von 18—20° C. die Inductionszeit für einen mit der Flanke aufgestellten etiolirten Wickenkeimling 35 Minuten.

Mit vollster Sicherheit lässt sich, nach einer grossen Zahl von Beobachtungen, bei Keimlingen dieser Pflanze der Eintritt der Induction erwarten, wenn die Lichtzeit auf ein Drittel der normalen Inductionszeit gebracht wurde und die Intermission nach der Periode 1″ Licht, 2″ Dunkel erfolgt.

Beleuchtete man continuirlich durch den dritten Theil der normalen Inductionszeit, also durch 11 Minuten, 20 Secunden, so konnte, wie oftmal der Versuch auch wiederholt wurde, niemals Induction zuwege gebracht werden. Man sieht also, dass die Keimlinge der Saatwicke bezüglich der heliotropischen Empfindlichkeit nicht jene individuelle Variation wie die Kresse zeigen, und mithin zu genauen heliotropischen Versuchen sich mehr als diese eignen.

Versuche mit anderen Keimlingen haben weniger präcise Resultate geliefert, da bei den meisten die Empfindlichkeit eine geringe, mithin die Inductionszeit eine lange ist und die Individualität eine grosse Rolle spielt, so dass nur sehr zahlreiche Versuche zum Resultate führen, bei manchen z. B. bei *Helianthus* nur schwer ein präcises Ergebniss zu gewinnen sein dürfte.

Dies war der Grund, wesswegen Wicke und Kresse zu den entscheidenden Versuchen gewählt wurden.

Die vorstehend mitgetheilten Versuche liefern zunächst einen erneuten Beweis für die Existenz der photomechanischen Induction beim Zustandekommen der heliotropischen Bewegungen.

Durch die gewonnenen Zahlen erscheint ferner die durchschnittliche kleinste Lichtzeit zur Hervorrufung der Induction festgestellt. Dieselbe beträgt bei Kresse und Saatwicke, wenn von den vereinzelt vorkommenden, sehr empfindlichen Individuen der ersteren abgesehen wird, und wenn die aufeinanderfolgenden Lichtimpulse je eine Secunde anwähren, ein Drittel der Inductionszeit.

Die Feststellung der Zeitdauer der kleinsten wirksamen Lichtimpulse wurde wegen der technischen Schwierigkeiten, die sich der Lösung dieses Problems entgegenstellen, unterlassen. Wir mussten uns begnügen, als kleinste Dauer eines Lichtimpulses die Zeitsecunde zu wählen.

Digitized by Google

Es lässt sich erwarten, dass die Retardation des Längenwachsthums durch das Licht gleichfalls von photomechanischer Induction beherrscht wird. Die mitgetheilte Methode wird die Physiologen in Stand setzen, auch diese Frage zu lösen.

Dritter Abschnitt.

Heliotropismus der Organe. Biologische Bedeutung desselben.

In diesem Abschnitte werde ich meine Wahrnehmungen über das Auftreten des Heliotropismus an den Pflanzenorganen mittheilen und versuchen, so weit dies ungezwungen geht, die den heliotropischen Lagen der Organe zukommenden biologischen Aufgaben darzulegen. Es ist selbstverständlich, dass die Lösung des biologischen Problems des Heliotropismus nicht jene Sicherheit gewährt, wie die im vorhergehenden Abschnitt behandelte Physik des Heliotropismus, welche an der Hand strenger Methode ausgeführt werden konnte. Der Grund für die Einbeziehung jenes Problems in meine Arbeit ist in dem Wiederaufleben der biologischen Forschungsrichtung zu suchen. Dieser wichtige Umstand macht es wohl demjenigen, welcher eine möglichst allseitige Bearbeitung einer physiologischen Frage in Angriff nimmt, zur Pflicht, so viel als thunlich auch ihrem biologischen Theil gerecht zu werden.

Es handelt sich also nicht nur um die Aufsuchung der rein heliotropischen Verhältnisse der Pflanzenorgane sondern um die Auffindung und Deutung der unter normalen Vegetationsbedingungen sich einstellenden Lichtlage der Pflanzentheile. Diese Orientirung der Organe zum Lichte wird aber nicht nur durch das Licht, sondern gewöhnlich auch durch die gleichzeitig wirkende Schwerkraft und durch eigenthümliche in der Organisation der Pflanze begründete Wachsthumsverhältnisse mitbedingt.

Wie sich später herausstellen wird, so kommt die Lichtlage der Organe in erster Linie durch heliotropische und geotropische Verhältnisse zu Stande, und es wirken bei normaler Lage der Pflanzentheile Schwerkraft und Licht einander entgegen, wie schon im ersten Theile dieser Monographie bewiesen wurde; bei umgekehrter Lage addiren sich hingegen, wie die unten folgenden Beobachtungen lehren werden, die heliotropischen und geotropischen Effecte, was in biologischer Beziehung von grosser Bedeutung ist.

Die Verhältnisse sind aber sehr häufig noch viel complicirter. Ich will hier nur andeuten, dass viele Pflanzen unter natürlichen Beleuchtungsverhältnissen dem Einflusse von zweierlei Lichtarten, die sich bezüglich der Intensität unterscheiden, unterstehen, und dass manche Organe diesen Lichtarten gegenüber verschieden reagiren, so zwar, dass die factische Lichtlage solcher Pflanzentheile — abgesehen von anderen wirksamen Kräften — als Resultirende zweier verschiedener Lichtwirkungen aufzufassen ist.

Auch die Schwerkraft influirt häufig in zweifacher Weise auf die Lage heliotropischer Organe: durch Einleitung geotropischer Effecte und bestimmter Belastungsverhältnisse.

Diese Bemerkungen mögen einstweilen genügen, um anzudeuten, dass das Problem, die Lichtlage der Organe auf die einzelnen Ursachen zurückzuführen, in vielen Fällen zu einem complicirten und desshalb schon schwierig zu lösenden sich gestaltet.

Das Studium der Lichtlage der Organe beschäftigt mich seit einer Reihe von Jahren. Mittlerweile ist von Sachs eine diesen Gegenstand berührende, sehr wichtige Arbeit[1] erschienen, welche einige fundamentale physiologische Begriffe (Orthotropie und Plagiotropie der Organe), deren ich mich in der Folge bedienen werde, mit grosser Schärfe präcisirt und durch deren Publication mir die Ausführung eines Theiles meiner Arbeit (über die Lichtlage thallöser Organe) sehr erleichtert wurde.

---

[1] Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg, Bd. II (1879), p. 226 ff.

Digitized by Google

Erstes Capitel.

Stengel.

Die Stengelglieder bestehen in den jüngsten Entwicklungsstadien aus spannungslosen, weichen, beinahe plastischen Geweben. Später werden sie gewöhnlich negativ geotropisch und zugleich positiv heliotropisch; oft lassen sie in noch weiter vorgeschrittenen Wachsthumsstadien auch negativen Heliotropismus erkennen, der indess nur in seltenen Fällen mit scharfem Gepräge auftritt.

So kann also ein und dasselbe Stengelglied eine Reihe von aufeinanderfolgenden Krümmungen erfahren, welche die Gestalt und die Lage der sich entwickelnden Sprosse wesentlich zu beeinflussen vermögen. Einige typische Fälle mögen dies illustriren.

Die Zweigenden vieler Laubgewächse sind hakenförmig nach abwärts gekrümmt. Sehr schöne und bekannte Beispiele hiefür sind: *Corylus Avellana, Ampelopsis hederacea* und *Vitis vinifera*. Man hat diese Krümmungserscheinung bisher unrichtig erklärt. Einige Forscher nehmen hier negativen Heliotropismus[1] an; gewöhnlich aber erklärt man diese Krümmung als spontane Nutationserscheinung.[2] Verfolgt man die Entwicklung eines *Corylus*-Sprosses zu einer Zeit, in welcher das Wachsthum der Internodien am meisten begünstigt ist, so sieht man, wie die relativ grossen, jungen, noch weichen, spannungslosen Stengelglieder alle nach der Lichtseite überhängen. Es kommt dies einfach dadurch zu Stande, dass die nächst älteren Stengelglieder negativ geotropisch aufgerichtet und schwach positiv heliotropisch vorgeneigt sind; das weiche Stengelende muss mithin sammt den daran stehenden Blättern[3] nach der Lichtseite überhängen. Im Frühlinge und gegen den Herbst zu, wenn das Wachsthum der Internodien ein langsames ist, tritt die Erscheinung entweder nicht so deutlich oder auch gar nicht auf, was ganz begreiflich ist, weil zu diesen Zeiten die spannungslose Partie des Stengels nur eine geringe Länge aufweist.

Man hat bezüglich *Ampelopsis* und *Vitis* zur Geltung gebracht, dass das Überhängen der Zweigenden als eine spontane Nutationserscheinung aufgefasst werden müsse, weil die Ebene der Krümmung bestimmt orientirt ist, nämlich senkrecht auf der Medianebene der Blätter steht. Allein man darf nicht übersehen, dass die Blätter dieser beiden Pflanzen stets zweireihig angeordnet sind und an allen einseitig beleuchteten Sprossen an der rechten und linken Flanke des Sprosses stehen (wenn die Lichtseite als die Vorderseite angenommen wird) und dass, wenn das Zweigende nach der Lichtseite nickt oder überhängt, die Ebene der Krümmung sich senkrecht zur Mediane der Blätter stellen muss. Später werden die hakenförmig gebogenen Zweigenden geotropisch aufgerichtet. Bildet das Zweigende keine neuen Internodien, so richtet es sich natürlich ebenfalls auf. Man sieht dies sehr schön im Herbste und kann es durch völlige Verdunklung der Sprossen auch, wenn auch nicht immer so vollkommen, im Sommer hervorrufen. Offenbar liess sich Hofmeister[4] durch die im Finstern erfolgende Aufrichtung der hakenförmig gekrümmten Zweigenden von *Vitis* und *Ampelopsis* zu dem irrigen Schlusse verleiten, dass als Ursache dieser Krümmung negativer Heliotropismus angenommen werden müsse.

Auch an vielen anderen Gewächsen zeigt sich ein auf gleiche Weise zu Stande kommendes Überhängen der Zweigenden nach der Lichtseite, wenn auch minder deutlich, so z. B. an schnellwachsenden Ulmentrieben.

Obgleich die Zweigenden aller Gewächse weich sind und an denselben, noch bevor sie negativ geotropisch krümmungsfähig werden, relativ grosse und schwere Blätter auftreten, so erfolgt doch gewöhnlich kein Nicken des Sprossgipfels, weil die noch plastische Strecke des Stengels im Vergleiche zu seiner Dicke zu kurz ist. Hier

---

[1] Dutrochet, Hofmeister. Vergl. den ersten Theil dieser Monographie, p. 150 und 161—162.

[2] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 150 und 162. Ich schloss mich früher derselben Ansicht an und glaubte auf Grund einiger Beobachtungen hier auch eine Mitwirkung des negativen Heliotropismus annehmen zu müssen; ich überzeugte mich indess später von der Irrthümlichkeit dieser Annahme.

[3] Die Blättergewichte sind gleichmässig an dem Stengel vertheilt, so dass ihrerseits ein Überhängen nach einer Seite nicht stattfinden kann.

[4] Vergl. diese Monographie, erster Theil, p. 162.

Digitized by Google

steht das Sprossende in der Richtung der Axe und wird später meist negativ geotropisch aufgerichtet. Beispiele hiefür sind *Cornus mas*, *Acer campestre*, und wohl alle *Cornus*- und *Acer*-Arten.

An einseitig beleuchteten Wachholdersträuchern (*Juniperus communis*) sieht man die meisten jungen Zweigenden nach der Lichtseite überhängen. An allseitig beleuchteten Sträuchern derselben Art hängen aber auch viele Zweigenden nach anderen Richtungen über; die natürliche Lage der Sprosse gibt hier den Ausschlag. Ist der Spross unabhängig vom Lichte schief gestellt, so muss der noch weiche Sprossgipfel einfach nach der Richtung des Sprosses überhängen. Es hat meines Wissens zuerst Dutrochet[1] auf diese Erscheinung und deren biologische Bedeutung aufmerksam gemacht. Das Nicken der Zweige geht hier meist so weit, dass die Blätter ihre spaltöffnungsfreie Unterseite nach oben kehren und die mit Spaltöffnungen besetzte Oberseite nach unten. Die geotropische Aufwärtskrümmung der Sprosstheile erfolgt spät und ist meist nur unvollkommen, und zwar aus zweierlei Gründen: erstlich weil die Sprosse nur schwach negativ geotropisch sind und dann, weil die Last der Blätter, welche geotropisch gehoben werden soll, eine relativ grosse ist. Da die Sprosse nur sehr schwach heliotropisch sind, so erfolgt das Überhängen der Zweigenden gewöhnlich, nämlich, wenn nicht sehr günstige Beleuchtungsverhältnisse obwalten, unabhängig von der Beleuchtung. Nur die Gipfeltriebe des Strauches zeigen stets ein ausgesprochenes Überhängen nach der Lichtseite hin; dieselben sind aber auch relativ stark negativ geotropisch und positiv heliotropisch.

Ein Überhängen der jungen Triebe ist, wenn auch nicht in so starkem Grade, auch bei anderen Coniferen beobachtet worden, z. B. bei Fichten und Tannen. Die Wendung des Sprosses geht hier nie so weit, wie bei *Juniperus communis*, es werden die Blätter dabei niemals umgekehrt. De Candolle[2] hat zuerst auf diese Erscheinung hingewiesen und hinzugefügt, dass die jungen Sprosse dieser Nadelbäume gewöhnlich nach Norden überhängen. Ich habe gelegentlich der Erwähnung dieser Auffindung im historischen Theile dieser Monographie die Vermuthung ausgesprochen, dass hier vielleicht ein Fall von negativem Hetiotropismus vorliege. Ich habe später die Erscheinung genauer studirt, muss aber der Angabe, dass ein Überhängen der jungen Sprosse nach Norden hin erfolge, widersprechen. Das Nicken ist von der Lage des älteren gestreckten Sprosstheiles abhängig und erfolgt nach allen Richtungen hin ziemlich gleichmässig.

Nur die Gipfeltriebe von Fichten *(Abies excelsa)* und vielleicht noch anderer *Abies*-Arten scheinen hier eine Ausnahme zu machen. Ich habe nämlich an völlig frei exponirten Fichten die Beobachtung gemacht, dass die anfänglich völlig aufgerichteten Gipfeltriebe häufig sehr ausgesprochen nach Norden überhängen, eine Erscheinung, die ich, wegen ihrer Übereinstimmung mit anderen weiter unten näher zu beschreibenden Fällen, als eine negativ heliotropische auffasse. Ob De Candolle das hier berührte Phänomen vor Augen hatte, ist aus seiner Darstellung nicht zu entnehmen.

Über das Zustandekommen des Nachabwärtswachsens der Äste von *Fraxinus excelsior pendula* liegen, wie im historischen Theile dieser Monographie[3] dargelegt wurde, widersprechende Angaben vor. Dutrochet glaubt hier einen Fall von negativem Heliotropismus, Hofmeister ein durch die Schwere hervorgerufenes Phänomen vor sich zu haben. Letzterer gibt nämlich an, dass die am Ende des Zweiges stehenden Blätter den Spross durch ihr Gewicht nach abwärts ziehen. Ich habe zunächst die Sprosse in ihrem Verhalten zum Lichte geprüft. Dieselben sind nur schwach positiv heliotropisch; negativer Heliotropismus liess sich gar nicht nachweisen. Ich muss mich somit Hofmeister's Ansicht anschliessen, möchte aber zur Erläuterung des Phänomens noch Folgendes anführen. Die jungen Sprossgipfel der Hängeesche hängen ähnlich, so wie dies bei *Corylus* der Fall ist, hinab; hier aber tritt frühzeitig negativer Geotropismus ein, welcher das abgebogene Zweigstück wieder hebt. Bei *Fraxinus exc. pendula* ist aber die durch den negativen Geotropismus gewonnene Kraft im Vergleiche zur Last, welche den sich aufwärts krümmenden Spross zu heben hätte, zu gering; es kommt desshalb gar nicht zur Aufrichtung des Letzteren. Belastet man abwärts gekrümmte Zweige von *Corylus Avellana* bis nach

---

[1] De la tendance des végétaux à se diriger vers la lumière etc. Mém. pour servir à l'histoire anatomique. Paris 1837, p. 100.

[2] Diese Monographie, erster Theil, p. 148.

[3] Pag. 147 und 161.

Digitized by Google

Beendigung des Längenwachsthums, und zwar so stark, dass keine geotropische Gegenkrümmung eintreten kann, so krümmen sie sich auch nicht aufwärts, behalten vielmehr ihre Krümmung und werden dabei hart und starr, wie normal ausgewachsene Sprosse.

Wie bekannt, sind die Laubsprosse der Holzgewächse, und ebenso die Stengel der grünen, krautigen Gewächse in der Regel negativ geotropisch und gleichzeitig positiv heliotropisch. Ausnahmen von dieser Regel kommen nicht so häufig vor, als es die unter normalen Vegetationsbedingungen auftretenden Pflanzen erwarten lassen. Wie viele Pflanzenarten existiren, deren Stengel selbst bei stark einseitiger Beleuchtung völlig aufgerichtet sind, die uns gar nicht heliotropisch erscheinen; man denke nur an *Dipsacus*, an die meisten *Verbascum*-Arten. Hier scheinen die Stengel blos negativ geotropisch zu sein, und doch stellt sich in vielen Fällen bei solchen Pflanzen heraus, dass sie sich bei schwächerer Beleuchtung entschieden dem Lichte zuneigen. Ich gebe hier einige charakteristische Beispiele. Pflanzen mit sparrigen Stengeln, die sich in der Regel nur an sonnigen Standorten vorfinden, wie z. B. *Cichorium Intybus, Verbena officinalis, Sisymbrium strictissimum,* stehen nur an solchen Standorten völlig aufrecht. An schattigen Orten, an denen zudem das Licht hauptsächlich nur von einer Seite auffällt, neigen sie sich dem stärksten Lichte zu und zeigen auch eine schwache Überverlängerung der Internodien. *Achillea Millefolium* bildet an freien, sonnigen Standorten einen relativ kurzen, harten, völlig aufrechten Stengel, an Hecken hingegen einen etwas überverlängerten, weichen, nach dem Lichte strebenden Stengel. Die Stengel von *Tropaeolum majus* sind, wie Sachs zuerst zeigte, negativ heliotropisch; cultivirt man die Pflanze aber in schwachem Lichte, so werden die Stengel in der auffallendsten Weise positiv heliotropisch. Fertile Sprosse von *Equisetum arvense* scheinen dem Lichte gegenüber ganz unempfindlich zu sein. In sehr schwachem Lichte gezogen, zeigt sich auch hier eine Spur von positivem Heliotropismus, dessgleichen bei etiolirten *Dipsacus*-Stämmen. Hingegen wollen *Verbascum*-Stämme selbst im schwächsten Lichte nicht heliotropisch werden. Ich machte meine Versuche mit *V. Thapsus* und *phlomoides*. Hier scheint schon der dichte Haarfilz der Stengel den Zutritt des Lichtes zu den die heliotropische Krümmung der Stengel bedingenden Geweben zu verhindern. Auf die biologische Bedeutung des starken, negativen Geotropismus und des Nichteintrittes des Heliotropismus bei diesen Pflanzen werde ich unten bei Besprechung der Blüthen noch zurückkommen.

Bemerkenswerth scheint mir das Verhältniss zu sein, welches in den einzelnen Organen der Pflanzen zwischen positivem Heliotropismus und negativem Geotropismus besteht. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass die Laubsprosse und die blüthentragenden Axen viel stärker geotropisch als heliotropisch sind,[1] während bei Keimaxen das umgekehrte Verhältniss vorherrscht. Die biologische Bedeutung des positiven Heliotropismus für Keimstengel liegt auf der Hand. Wie häufig muss der wachsende Keimling das Licht aufsuchen; findet er es nicht, so geht er nach Verbrauch der Reservestoffe zu Grunde. Dass aber für die grüne, vegetirende Pflanze, namentlich für den Baum das Überwiegen des negativen Geotropismus der wachsenden Sprosse zumeist ein günstiges Verhältniss ist, wird wohl auch Jedermann zugeben. Wie stark der negative Geotropismus im Vergleiche zum positiven Heliotropismus bei Holzgewächsen sein kann, dafür gibt *Populus pyramidalis* ein schönes Beispiel. Hier streben die Seitenäste gleich dem Hauptsprosse nach aufwärts und werden im Aufwärtswachsen durch seitliches, auffallendes Licht gar nicht gehemmt. In der Regel wirken negativer Geotropismus und positiver Heliotropismus auf einen wachsenden Spross ein und von der Stärke der Wirkungen beider hängt sowohl die Lage als die Krümmung der Zweige ab. Halten sich beide Kräfte das Gleichgewicht, so wächst der Spross schief und geradlinig, überwiegt der Heliotropismus, so krümmt er sich concav zum einfallenden Lichte, überwiegt der Geotropismus, so können die positiv heliotropischen Stengel sich sogar auch convex zur Richtung der Strahlen stellen, wie man an Sprossen von *Populus pyramidalis*, Seitentrieben von *Chenopodium album*, an epikotylen Stengelgliedern von Mais etc. sehen kann. Die Totalkrümmung der Sprosse ist indess nicht nur von Geotropismus und Heliotropismus, sondern auch von den Belastungsverhältnissen, von der longitudinalen Epinastie und Hyponastie der Sprosse abhängig, wie H. de Vries zuerst gezeigt hat.

---

[1] Triebe von Weiden *(Salix alba)* sind im normalen Zustande fast gar nicht, im etiolirten nur schwach heliotropisch. (S. diese Monographie, ersten Theil, p. 180.)

Digitized by Google

Je günstiger die Wachsthumsbedingungen, und je wachsthumsfähiger die Sprosse sind, desto prägnanter treten an denselben Geotropismus und Heliotropismus hervor. Hauptsprosse sind in der Regel wachsthumsfähiger als Seitensprosse; in diesem Falle sind die ersteren auch stärker geotropisch und heliotropisch als die letzteren. Etiolirte Hauptsprosse von *Phaseolus multiflorus* krümmen sich, im Optimum der Lichtstärke für den Heliotropismus aufgestellt, schon nach 2·5 Stunden gegen die Normalflamme, während die schwächer wachsenden Seitensprosse die gleiche Ablenkung von der Verticalen erst nach 5·2 Stunden aufweisen. Die aus den Achseln der grossen unteren Blätter von *Cichorium Intybus* hervortretenden Sprosse wachsen rascher, als die oberen Seitentriebe; erstere sind in Folge starken Geotropismus aufgerichtet und neigen sich bei einseitiger Beleuchtung dem stärksten Lichte zu, während die letzteren unbeeinflusst durch Schwerkraft und Licht, fast wagrecht gestellt sind.[1]

An jedem Stengel zeigt sich eine feste Proportionalität zwischen geotropischer und heliotropischer Krümmungsfähigkeit, die durch etwa gesteigerte Wachsthumsfähigkeit nicht geändert wird, wenn auch, wie gesagt, die Stärke des Geotropismus und Heliotropismus durch Begünstigung des Wachsthums wächst. Freilich kann die Lage des Sprosses und die Lichtstärke den Grad der Krümmung an einem und demselben Pflanzentheil verändern; allein bei gleichen Bedingungen für den Geotropismus und Heliotropismus ändert sich ihr Verhältniss, selbst nicht bei sonst veränderten Vegetationsbedingungen.

Wie Bonnet[2] zuerst angegeben hat, wenden sich krautige Stengel nach dem Lichte, sie sind — wie er sich ausdrückt — alle gewissermassen Sonnenblumen. Ich habe dieses Wenden der Triebe an völlig freistehenden, also allseitig ungehinderter Beleuchtung ausgesetzten Sprossen von *Helianthus tuberosus* genauer verfolgt. Ich stellte meine Beobachtungen an drei Pflanzen, in den letzten Tagen des Juli und den ersten Tagen des August 1879 an. Die Sprosse hatten eine Höhe von 50—60^{cm}, waren reich beblättert und trugen noch keine Blüthenanlagen. Die Stengel waren kräftig entwickelt, an der Basis etwa centimeterdick; die grösseren Internodien massen 5—6^{cm} nach der Höhe. Kurz nach Aufgang der Sonne waren die während der Nacht völlig aufgerichteten Gipfel der Triebe stark nach Osten geneigt. Die heliotropische Krümmung vollzog sich an 4—5 der oberen, etwa 0·5—3^{cm} langen Stengelgliedern; die obersten noch kürzeren und noch weichen Internodien, hingen — natürlich sammt den daran stehenden Blättern — in Folge der heliotropischen Krümmung des darunter befindlichen Stengeltheiles nach Osten über. An völlig sonnigen Tagen folgten die Gipfel dem Gange der Sonne ziemlich genau bis etwa 10 oder $^1/_2$11 Uhr Vormittags und in dieser Stellung verharrten sie bis etwa 4 oder $^1/_2$5 Uhr Nachmittags, zu welcher Zeit sie sich nach Westen wendeten, was bis zum Sonnenuntergange währte. Noch in der Dämmerung richteten sich alle drei Pflanzen vollkommen auf. Die mitgetheilten Beobachtungen

[1] Ich bin der Meinung, dass die bekannte starke, negativ geotropische Aufrichtung eines Seitentriebes, der nach Entfernung des Haupttriebes diesen ersetzt, und dessen Eigenthümlichkeiten annimmt, u. a. durch verstärkte Wachsthumsfähigkeit und kräftigeren negativen Geotropismus ausgezeichnet ist, auf vermehrter Zufuhr plastischer Stoffe beruht, welche zunächst seine Wachsthumsfähigkeit begünstigt. Die Reservestoffe, welche für den Hauptspross bestimmt waren, fliessen nach künstlicher oder natürlicher Beseitigung desselben dem höchstgelegenen Seitensprosse zu. — Als Stütze für diese meine Meinung führe ich das Emporstreben von an starken Stämmen zur Entwicklung kommenden Adventivsprossen (Wassertrieben) an. Solche Sprosse zeichnen sich durch erhöhte Wachsthumsfähigkeit und durch einen Grad von negativ geotropischer Krümmungsfähigkeit aus, welche dem des Hauptsprosses zum Mindesten nicht nachsteht. Die grosse Energie des Wachsthums solcher Triebe hat offenbar ihren Grund in dem starken Zufluss an plastischen Stoffen aus dem Hauptstamm und bedingt dessen scharf ausgeprägten Geotropismus. Im Frühlinge des vorigen Jahres hatte man in den Gärten Wiens und der Umgebung reichlich Gelegenheit das Verhalten von Adventivsprossen der Laubbäume zu studiren. Am 2. November 1878 ereignete sich in Wien eine Schneedruck-Katastrophe, die noch in Aller Erinnerung ist. Tausende von Bäumen wurden der schönsten und kräftigsten Äste beraubt. Aus den Aststumpfen brachen im Frühlinge reichlich Adventivknospen hervor und entwickelten sich zu kräftig emporschiessenden Sprossen. Die gesammten Reservestoffe, welche den Winter über in den Aststumpfen aufgestapelt lagen, kamen diesen Adventivtrieben zu Gute, förderten ihren Wuchs und damit ihren Geotropismus. Die in selten grosser Zahl auftretenden, fast durchweg vertical aufschiessenden Sprosse gaben den Bäumen ein eigenartiges Aussehen. Das charakteristischeste Bild bot ein baumartiger *Elaeagnus angustifolius*. Alle seine Äste waren mitten abgebrochen; aus dem verletzten Hauptstamm und den wenigen Aststummeln des arg geschädigten, nunmehr etwa 3^m hohen Baumes erhoben sich in verticaler Richtung an 50 Adventivtriebe. — Bezüglich des Aufstrebens von Seitenästen, welche an Stelle des Haupttriebes treten, hat Sachs (l. c. p. 280) eine andere, als die hier geäusserte Ansicht geäussert.

[2] Nutzen der Blätter. Deutsche Übersetzung, 2. Auflage. Ulm 1803, p. 182.

Digitized by Google

lassen annehmen, dass in der Zeit, in welcher die heliotropische Krümmung stille stand, das Längenwachsthum der gekrümmten Stengeltheile sistirt war. Direct liess sich dies allerdings nicht constatiren; allein der Umstand, dass die Stengel während der genannten Zeit auch keine Spur einer geotropischen Aufrichtung erkennen liessen, zwingt uns zu dieser Annahme. Dass die Lichtintensität, welche zwischen 10^h a. m. und 4^h p. m. auf die Versuchspflanze wirkte, zu gross war, um eine Differenz in der Beleuchtung der Stengel an der Licht- und Schattenseite hervorzurufen, auf welche die krümmungsfähigen Gewebe der Internodien noch reagiren, ist selbstverständlich; allein diese Beleuchtungsverhältnisse liessen möglicherweise auch Wachsthum zu. Da aber die stark negativ geotropischen Stengel bei so stark geneigter Lage sich gar nicht emporkrümmten, dies beweist eben, dass hier in der bezeichneten Zeit kein Längenwachsthum stattgefunden haben konnte. Die Thatsache kann auch gar nicht mehr befremden. Ich habe ja schon früher [1] durch ein genaues Experiment gezeigt, dass das Sonnenlicht das Längenwachsthum von Stengeln völlig zum Stillstande bringen kann. Viele andere krautige Stengel verhalten sich ähnlich so wie *Helianthus tuberosus,* auch junge Köpfchenknospen tragende Haupttriebe von *Helianthus annuus.* Die Erscheinung tritt aber hier nicht so prägnant auf, wie bei der erst genannten. Die hier beschriebene Erscheinung des zeitweiligen Stillstehens des Längenwachsthums der Stengel in Folge zu starker Beleuchtung, kommt bei Stielen von Blüthen und Blüthenständen häufig vor; darüber werde ich indess erst unten bei Besprechung des Heliotropismus der Blüthe abhandeln, weil diese heliotropischen Krümmungen im Dienste der Bewegung der Blüthen stehen.

Es gibt bekanntlich Internodien, bei denen das Längenwachsthum an der Basis am längsten anhält, z. B. bei Gräsern, *Dianthus, Galium, Asperula, Goldfussia* etc. Hier liegt die weiche, noch spannungslose Partie am Grunde des Stengelgliedes. Bei Stengeln solcher Pflanzen genügt ein kleines Übergewicht an der Lichtseite, z. B. hervorgerufen durch schwachen Heliotropismus, um eine, oft sehr starke Neigung der Internodien nach dem Lichte hin zu bewirken. Es ist dies sehr schön bei *Dianthus Caryophyllus* zu sehen, deren Blüthen bekanntlich sehr stark nach dem Lichte überhängen, obgleich die Stengel nur sehr schwach positiv heliotropisch sind. Hier neigen sich die nur schwach heliotropisch vorgeneigten Stengel in Folge der Weichheit des Grundes der Internodien stark gegen das Licht, und um so stärker, als an der Stengelspitze die schweren Blüthenknospen stehen. Das Gewicht der letzteren ist so gross, dass, wenn die weichen Partien der Internodien nicht zum grossen Theile durch die starren Blattbasen umschlossen wären, die Stengel an diesen Stellen knicken müssten. Durch Versuche kann man sich leicht davon überzeugen, dass die Internodien des Stengels der Nelke nur sehr schwach negativ geotropisch sind. Die Aufrichtung schief oder wagrecht gestellter Triebe von *Dianthus Caryophyllus* wird ausschliesslich durch die Stengelknoten hervorgebracht. Das Gleiche gilt für die Gräser, [2] *Galium*-Arten und vielleicht für alle mit Stengelknoten versehenen Pflanzen. Stellt man einen noch wachsenden Trieb der Nelke horizontal, so hebt er sich an einem der Knoten aufwärts und erreicht die verticale Lage selbst dann, wenn seine Enden mit Blüthenknospen beschwert sind. Dabei wächst das Knotengewebe an der nach abwärts gekehrten Seite stark in die Dicke, oft so stark, dass das an dieser Stelle befindliche Blatt am Grunde in die Hälfte gespalten wird. Nach meinen Beobachtungen geht die Aufrichtung der Stengel an den Knoten bei *Dianthus* im Lichte rascher vor sich als im Dunkeln, auch dann, wenn die sich aufrichtende Stengelpartie dunkel gehalten wird, während die darüber stehenden Organe genügender Beleuchtung ausgesetzt sind und somit in ihrer normalen Function keine Störung erfahren; ich schliesse daraus, dass das Knotengewebe dieser Pflanze positiv heliotropisch ist. Sehr schön zeigen dasselbe Verhältniss die Stengel von *Galium*- und *Asperula*-Arten. Die Stengel von an Hecken vorkommenden Exemplaren des *Galium Mollugo* stehen, soweit sie von Gras oder Buschwerk beschattet sind, gänzlich aufrecht, während sich die oberen, einseitig beleuchteten Theile an den Knoten nach dem Lichte hin beugen. [3] Dabei sind die zwischen den Knoten stehenden Stengelstücke in der Regel gar nicht gekrümmt. Nur im tiefen Schatten stehende oder künstlich etiolirte Exemplare lassen eine, aber stets schwache

[1] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 181.

[2] Die Aufwärtskrümmung der Grashalme an den Knoten hat Bonnet (l. c. p. 55) zuerst bekannt gegeben.

[3] Vorausgesetzt, dass die Lichtintensität nicht zu gross ist. Wie ich später zeigen werde, sind die Internodien der *Galium*-Arten im intensiven Lichte negativ heliotropisch.

Digitized by Google

heliotropische oder geotropische Krümmungsfähigkeit der Internodien erkennen. Die Stengel von an Waldrändern stehenden, oder überhaupt einseitig beleuchteten Exemplaren der *Asperula odorata* und des *Galium silvaticum* krümmen sich an den Knoten stark nach dem Lichte.

Die mitgetheilten Beobachtungen lehren uns die geotropischen und heliotropischen Krümmungen der mit Stengelknoten versehenen Pflanzen kennen. Diese Gruppe von Gewächsen ist in biologischer Beziehung desshalb interessant, weil die Internodien dieser Pflanzen nicht ihrer ganzen Länge nach geotropisch oder heliotropisch krümmungsfähig sind, sondern unter normalen Vegetationsverhältnissen fast ausschliesslich nur die Knoten (genauer gesagt, die Gelenkstheile der Knoten) diese Beugungen zulassen. Am schönsten tritt diese Localisirung der genannten physiologischen Function bei den Gräsern hervor, wo eine ähnliche Arbeitstheilung, wie im nächsten Capitel auseinandergesetzt werden wird, auch an den Blättern anzutreffen ist. Bemerkenswerth erscheint es auch, dass bei manchen Pflanzen dieser Gruppe *(Dianthus Caryophyllus)* die Knoten fast nur der Aufrichtung der Stengel dienen, welche hier unter Mitwirkung des Lichtes erfolgt, während die Blüthen fast ganz passiv dem Lichte zugeneigt werden, indem der sehr schwache Heliotropismus der Stengelglieder blos die Richtung bestimmt, nach welcher die Blüthen sich zu wenden haben.

Der positive Heliotropismus der Grasknoten dürfte wohl auch das Wenden der Getreidehalme nach dem Lichte ausreichend erklären.[1] Dass sich einseitig beleuchtete Gräser dem Lichte zukehren, kann man an jedem Waldsaume sehen und durch Versuche leicht constatiren. Da nach meinen Versuchen normale (nämlich nicht etiolirte) Internodien der Gräser gar nicht heliotropisch sind, so lässt sich das Wenden der Gräser nach dem Lichte gar nicht anders als in der eben ausgesprochenen Weise deuten.

Es ist oben mitgetheilt worden, dass niederliegende Stengel mit geotropisch und heliotropisch krümmungsfähigen Knoten sich im Lichte schneller als im Dunkeln aufrichten. Es ist dies ein Fall des Zusammenwirkens von Geotropismus und Heliotropismus, bei welchem eine und dieselbe Seite des Organs (hier des Stengelknotens) durch Schwerkraft und Licht im Wachsthum gefördert, beziehungsweise gehemmt werden. In diesem Falle addiren sich die geotropischen und heliotropischen Effecte, während bei vertical aufgerichteten Stengeln, wie zuerst von Hermann Müller[2] gezeigt und von mir eingehender dargelegt wurde,[3] blos die Differenz dieser Effecte an der Pflanze sichtbar wird.

Wie im obigen Falle, so lässt sich auch bei gewöhnlichen positiv heliotropischen und gleichzeitig negativ geotropischen Stengeln zeigen, dass, wenn dieselben nach abwärts geneigt sind (vertical oder schief), auch hier die Wirkungen der Schwere und des Lichtes sich addiren. Mit anderen Worten: sowohl die Schwere als das Licht begünstigen die Aufrichtung solcher Sprosse. Ein sehr schönes Beispiel in dieser Richtung ist *Impatiens Balsamina*. Wählt man zwei möglichst gleich entwickelte Pflanzen aus, und stellt man die eine vertical aufrecht, die andere vertical abwärts gerichtet auf, und beleuchtet man beide in gleicher Weise an einer Seite, so wird man die aufrechte Pflanze sich nur wenig gegen die Lichtquelle hin bewegen sehen, während die umgekehrte Pflanze ihren Stengel schon so stark gegen das Licht gehoben hat, dass die Oberseite der Blätter bereits im Lichte stehen, ohne dass das Laub sich selbstständig bewegt hätte. Mit einem Worte, die Krümmung des Stengels gegen das Licht ist im ersten Falle eine sehr schwache, im letztern eine sehr starke, was um so auffälliger ist, als bei der Lichtwärtskrümmung des anfänglich aufrechten Stengels das Gewicht des Sprossgipfels mitwirkte, bei der des umgekehrten Stengels diese Last aber zu überwinden war. Indess macht sich die Wirkung des Gewichtes des Sprossgipfels

[1] Nach Bonnet (l. c. p. 42) wenden sich die Getreideähren in der Regel nach Ost, Süd oder West. Er nimmt das Licht als Ursache dieser Stellung an. Nach De Candolle (Pflanzenphysiologie, deutsche Übersetzung von Röper, Bd. II, p. 608) scheint sowohl das Licht als der herrschende Wind die Richtung der Getreidehalme zu bestimmen. Wäre die Luft windstill, so würden, so meint De Candolle, alle Ähren nach Süden überhängen. Ich habe im Sommer des Jahres 1879 die in der Umgebung von Gaaden in Niederösterreich befindlichen, mit Weizen, Roggen, Gerste und Hafer bestellten Felder genau besehen, und kein einziges gefunden, auf welchem die Halme gegen Norden gewendet gewesen wären.

[2] Flora 1876, p. 94 ff.

[3] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 169 und 194.

Digitized by Google

dennoch bemerkbar: die untersten, noch wachsthumsfähigen Internodien der aufrechten Pflanze sind (schwach) gegen das Licht hin geneigt, während die der umgekehrten Pflanze vertical nach abwärts hängen. Dass die Sprosse nur so lange positiv heliotropisch sind, als ihr Längenwachsthum währt, bedarf wohl keiner näheren Begründung mehr. Bei den Bäumen erlischt also die Fähigkeit der Zweige, heliotropische Krümmungen anzunehmen, schon in der ersten Vegetationsperiode. Dies und der an sich nur mässige, oft ganz geringe positive Heliotropismus der Baumsprosse lassen die Vorschläge Thonin's[1], Holz bestimmter Krümmung durch den Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum der Äste zu erzielen, so gut wie unausführbar erscheinen.

So viel über den positiven Heliotropismus laubtragender Stengel. Die heliotropischen Erscheinungen blüthentragender Stengel werden, da der Heliotropismus hier im Dienste der Blüthenbewegung steht, erst im Capitel Blüthe zur Sprache kommen. Hier soll nur noch die biologische Bedeutung des positiven Heliotropismus belaubter Stengel erörtert werden. Dass der positive Heliotropismus vieler Stengel, namentlich der Keimstengel, dazu dienlich ist, die Sprosse dem Lichte zuzuführen, ist lange bekannt. Allein damit ist die Aufgabe des positiven Heliotropismus noch nicht erschöpft. In vielen Fällen dient derselbe dazu, das Längenwachsthum der Internodien zu begünstigen. Wenn nämlich das Ziel der heliotropischen Bewegung erreicht wird, und in Folge dessen die Stengel sich in die Richtung des einfallenden Lichtes stellen, so muss ihr Wachsthum hiedurch geradezu begünstigt werden. In diesem Falle dient also der positive Heliotropismus dazu, die Stengel der Wirkung des Lichtes zu entziehen. Dabei werden aber die Blätter schon ganz passiv senkrecht auf die auffallenden Strahlen gerichtet, was für diese Organe mit Rücksicht auf ihre assimilatorische Thätigkeit die denkbar günstigste Lage ist.[2] Das z. B. bei *Corylus*-Sprossen so schön ausgesprochene Überhängen der beblätterten, noch nicht heliotropischen Zweiggipfel nach dem Lichte, welches, wie oben gezeigt wurde, durch den positiven Heliotropismus der tiefer gelegenen Internodien hervorgerufen wird, hat offenbar den Zweck, die jungen Blätter frühzeitig dem Lichte zuzuführen. Die spätere Aufrichtung dieser passiv gekrümmten Stengeltheile scheint unter gleichzeitigem Einflusse der Schwere und des Lichtes zu erfolgen, wie die anfängliche Lage des Sprosses, die herrschenden Beleuchtungsverhältnisse und endlich die thatsächlich in dieser Entwicklungsperiode nachweisbare positiv heliotropische und negativ geotropische Krümmungsfähigkeit der aufstrebenden Internodien annehmen lassen. Diese Annahme ist um so berechtigter, als für umgekehrte Balsaminensprosse oben gezeigt wurde, dass die Aufrichtung derselben eine gleichzeitige Folge des positiven Heliotropismus und negativen Geotropismus ist. Eine solche Aufrichtung der Sprosse unter Mitwirkung des Lichtes kömmt, wie man sich leicht überzeugen kann, in der Natur nicht selten vor; ein sehr schönes Beispiel hierfür sind die Hängesprosse von *Tradescantia zebrina* und *virginiana*, deren Enden sich nicht nur stets nach der Lichtseite aufrichten, sondern im Lichte viel energischer als im Dunkeln emporstreben. Auch wenn man blos den Sprossgipfel verdunkelt und die übrigen Theile der Pflanze im Lichte hält, so dass die Assimilation nicht gestört ist, zeigt sich eine Verringerung in der Aufrichtung, zum Beweise, dass der positive Heliotropismus die letztere begünstigt.

Die Fähigkeit der Stengel, negativ heliotropische Krümmungen anzunehmen, ist viel verbreiteter als gewöhnlich angenommen wird. Das hypocotyle Stengelglied von *Viscum album*, die Stengel von Epheu und *Tropaeolum* sind die gewöhnlich aufgeführten Beispiele des negativen Heliotropismus dieser Organe.

Von den Stengeln der Schlinggewächse einstweilen abgesehen, werden unter den Stammgebilden als negativ heliotropisch noch die Zweige von *Ficus stipulata*[3] die kriechenden Stengel von *Lysimachia Nummularia*,[4] *Fragaria canadensis*[5] und die Stengelspitzen von *Saxifraga longifolia*[6] angeführt. De Vries (l. c.) hat

---

[1] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 149 ff.
[2] Vergl. Wiesner, Die undulirende Nutation. Sitzungsber. der k. Akademie der Wissensch. 77. Bd., Jänn. 1878.
[3] Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, Leipzig 1867, p. 292.
[4] Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie. Über die durch die Schwerkraft etc. Leipzig 1868, p. 52.
[5] De Vries, Über die Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzentheile, p. 235. (In Sachs' Arbeiten, I.)
[6] Frank, l. c. p. 49.

Digitized by Google

an den Stengeln mehrerer Pflanzen, welche nach Frank durch den thatsächlich gar nicht bestehenden Transversalheliotropismus ausgezeichnet sein sollen, negativen Heliotropismus nachgewiesen. So bei *Polygonum aviculare*, *Atriplex latifolia* und *Panicum Crus galli*. Desgleichen auch an den Stengeln von *Convallaria latifolia* und *multiflora*.

Ich theile zunächst meine Beobachtungen über den negativen Heliotropismus von Pflanzen mit niederliegenden Stengeln mit. Es beziehen sich dieselben auf *Fragaria vesca* und *Glechoma hederacea*. Kriechende Internodien von am Lichte wachsenden Erdbeeren sind, wenn sie eine Länge von einigen Millimetern erreicht haben, in Folge negativen Geotropismus deutlich concav nach aufwärts gekrümmt. In diesem Entwicklungsstadium sind sie, wie man sich leicht überzeugen kann, auch positiv heliotropisch. Später werden diese Stengelglieder, wenn sie starker Sonnenbeleuchtung ausgesetzt sind, nach oben convex, behalten hingegen ihre anfängliche concave Krümmung nach oben, wenn die Versuchspflanzen im diffusen Lichte sich befinden. Die sich convex krümmende Stelle der Stengelglieder wächst, wenn auch schwach, doch erkennbar in die Länge. Es liegt also hier zweifellos ein Fall von negativem Heliotropismus vor. Weniger deutlich tritt die Erscheinung an den kriechenden Stengeln von *Glechoma hederacea* hervor. Hier krümmen sich selbst noch 40^{mm} lange Internodien nicht selten concav nach oben, ältere, an sonnigen Standorten befindliche werden nach oben schwach convex, während im Schatten stehende Pflanzen nur gerade oder concav nach oben gekrümmte Stengelglieder aufweisen.

Unter den krautigen Gewächsen mit aufrechten Stengeln kommen viele vor, deren Stengel negativ heliotropisch sind. Der Grad der Krümmungsfähigkeit ist aber bei verschiedenen Pflanzenarten ein sehr verschiedener. Nur selten ist die Wegkrümmung vom Lichte scharf ausgeprägt, wie z. B. bei *Tropaeolum*-Arten, bei denen bekanntlich Sachs den negativen Heliotropismus entdeckte. — Sehr häufig ist der letztere bei diesen Gewächsen nur angedeutet und tritt nur unter besonders günstigen Verhältnissen etwas schärfer hervor. Als Repräsentanten dieser Gruppe nenne ich *Urtica dioica*. Die jungen Internodien der Seitenäste dieser Pflanze sind stark concav nach aufwärts gerichtet. Entwickeln sie sich im diffusen Lichte oder werden sie nur vorübergehend vom directen Sonnenlichte getroffen, so bleiben sie concav, aber die Krümmung der ausgewachsenen Stengelglieder ist bei weitem nicht mehr so stark. Stehen die Pflanzen aber auf sonnigen Plätzen, so strecken sich die concav aufstrebenden Internodien alsbald gerade und die gegen den Horizont geneigten Seitenäste krümmen sich nach oben hin (schwach) convex. Die aufrechten Triebe sind begreiflicher Weise nicht so starker Sonnenbeleuchtung ausgesetzt, als die Seitentriebe und erscheinen in Folge dessen in der Regel nicht negativ heliotropisch gekrümmt. Bringt man kurz vor Beendigung seines Längenwachsthums ein aufrecht erwachsenes Internodium — selbstverständlich im Verbande mit der Pflanze — in stark geneigte Lage und sorgt für starke und lange andauernde Sonnenbeleuchtung, so wird auch ein solches Stengelglied convex nach oben zu. In dieser Entwicklungsperiode ist der negative Geotropismus des Stengelgliedes nur ein sehr schwacher und bei der im Experimente herrschenden Lichtstärke ist seine Wirkung gleich Null. Der negative Heliotropismus hat mithin in diesem Falle keine Gegenkrümmung zu überwinden. Dass indess die nach oben convexe Krümmung nicht durch eine Belastung seitens des Sprossgipfels hervorgerufen worden ist, macht schon der Umstand klar, dass bei Horizontalstellung des Internodiums dasselbe längere Zeit hindurch noch seine ursprüngliche Lage beibehält. — Auch die Stengel von *Galium*-Arten habe ich, wie schon oben angedeutet wurde, negativ heliotropisch gefunden. Stehen *Galium*-Arten (ich untersuchte *G. verum* und *Mollugo*) an nicht allzu stark besonnten Hecken, so wenden sich die Internodien durch an den Knotengelenken vor sich gehende heliotropische Krümmungen dem Lichte zu. Im tiefen Schatten stehende Exemplare lassen sogar eine schwach concave Krümmung der Stengelglieder gegen die einfallenden Strahlen erkennen. An starker Sonnenbeleuchtung ausgesetzten Hecken krümmen sich hingegen die älteren Stengelglieder der *Galium*-Arten convex gegen das Licht und dies oft mit solcher Energie, dass die über ihnen stehenden jüngeren, noch nicht negativ heliotropischen Internodien vom Lichte weggewendet werden. — Ein weiteres, sehr instructives Beispiel für negativen Heliotropismus bilden die Stengel von *Cichorium Intybus*. Im Hochsommer wenden sich die Hauptsprosse dieser Pflanze, wenn sie lange andauernder Sonnenbeleuchtung ausgesetzt sind, mit der Spitze nach Norden, manchmal so stark, dass die in der Mitte des Bogens gezogene

Digitized by Google

Tangente nur kleine Winkel mit der Horizontalen einschliesst oder das Sprossende fast horizontal gestellt ist. Weniger bemerklich macht sich die Wegkrümmung vom Lichte an den Seitenästen, was in der geringeren Wachsthumsfähigkeit dieser Organe begründet ist. Dass die Hauptsprosse noch etwas an Länge zunehmen, wenn sie die negative Beugung erfahren, davon habe ich mich durch directe Messung überzeugt. Der Einwand, dass die Beugung der Stengel hier durch die Belastung seitens des Sprossgipfels hervorgerufen werde, wäre gänzlich haltlos, weil die Krümmung sich im diffusen Lichte nicht vollzieht, obgleich hier die Internodien länger, weicher und biegsamer werden. Wenn man ferner sich die im starken Lichte erwachsenen harten und schwer biegsamen Stengel von *Cichorium Intybus* und das geringe Gewicht des Sprossgipfels und der etwa noch belastend wirkenden Köpfchenknospen vergegenwärtigt, so wird man wohl den Gedanken, als läge hier ein Belastungsphänomen vor, gleich aufgeben. — An manchen krautigen Pflanzen lässt sich negativer Heliotropismus unter normalen Vegetationsbedingungen gar nicht nachweisen, wohl aber durch das Experiment in deutlicher Weise hervorrufen. Ein Beispiel hiefür ist *Phaseolus multiflorus*. Beleuchtet man eine junge Pflanze in der Zeit, in welcher das epicotyle Stengelglied den Höhepunkt der grossen Periode des Längenwachsthums eben überschritten hat, tagelang durch directes Sonnenlicht, während der Dämmerung und Nacht aber im Gaslicht, und trägt man Sorge, dass stets dieselbe Stengelseite Licht empfängt, so findet man nach Verlauf einiger Tage das genannte Internodium vom einfallenden Licht schwach abgewendet.

Auch an den Sprossen von Sträuchern und Bäumen gibt sich in ähnlicher Weise wie bei *Urtica dioica* oder *Galium*-Arten eine Wegkrümmung vom Lichte zu erkennen. Als Repräsentanten dieser Gruppe von Gewächsen nenne ich *Cornus mas* und *C. sanguinea*. Auf sonnigen Standorten streben die nicht verticalen Triebe (Seitensprosse) anfänglich concav nach oben; später werden sie schwach convex und wenden sich nach abwärts. Dabei nehmen die Internodien an der Oberseite eine rothe Färbung an. Es gehört starkes Licht sowohl zur Hervorrufung der Rothfärbung, als zur Wegkrümmung der Äste vom Lichte. An schattigen Standorten unterbleibt sowohl die convexe Krümmung als die Rothfärbung der Zweige. Im tiefsten Waldesschatten zur Entwicklung gekommene Seitensprosse sind grün gefärbt und dabei nach oben concav. Unter mittleren Beleuchtungsverhältnissen sind die schiefen Äste nach Beendigung des Längenwachsthums gerade gestreckt. Hier hält der negative Heliotropismus dem negativen Geotropismus das Gleichgewicht, während im vorigen Falle ersterer entweder gar nicht vorhanden ist, oder vom negativen Geotropismus überwunden wurde. Dass die Convexkrümmung der *Cornus*-Zweige nicht auf (longitudinaler) Epinastie, sondern auf negativem Heliotropismus beruht, geht aus dem Unterbleiben dieser Krümmung bei ungenügender Beleuchtung, ferner aus folgender Wahrnehmung hervor. Nicht nur Seitentriebe, sondern auch stark wachsende Haupttriebe, und ebenso völlig verticale, emporwachsende Wasserschosse wenden sich bei starkem Lichte von diesem ab und werden dabei an der Lichtseite roth, während die Schattenseite die ursprüngliche Farbe beibehält. Da also auch aufrechte Triebe sich vom Lichte wegwenden, bei denen nur von Vorder- und Hinterseite, nicht aber von Ober- und Unterseite die Rede sein kann, so ist es ganz selbstverständlich, dass diese Erscheinung auf (longitudinaler) Epinastie nicht beruhen kann. Da die sich vom Lichte wegkrümmenden Internodien noch in einem — wenn auch nur schwachen — Wachsthum begriffen sind, so muss hier negativer Heliotropismus angenommen werden. — Ein analoges Verhalten zeigen die Triebe von *Quercus Cerris*, *Acer campestre* und *Prunus spinosa*, wenn auch nicht so scharf ausgesprochen wie die der genannten *Cornus*-Arten. — Dass die Hauptsprosse von auf sehr sonnigen Standorten befindlichen Fichten sich im Hochsommer nach Norden wenden, wurde schon oben erwähnt und darf ungezwungen wohl gleichfalls als negativ heliotropische Erscheinung aufgefasst werden. — Die Epheusprosse sind, wie die letzten von Sachs[1] hierüber veröffentlichten Untersuchungen lehrten, negativ heliotropisch. Die Wegkrümmung vom Lichte wird hier, wie die Experimente des genannten Forschers lehrten, noch durch Epinastie unterstützt.

Ich habe mir auf Grund zahlreicher Beobachtungen die Meinung gebildet, dass der negative Heliotropismus an Stengeln dicotyler Pflanzen kaum seltener als der positive vorkommen dürfte; nur tritt ersterer, da er durch negativen Geotropismus, positiven Heliotropismus und Hyponastie häufig völlig überwunden wird, in diesen

[1] L. c. p. 259 ff.

Digitized by Google

Fällen gar nicht in Erscheinung. Auch kommt er, wie bekannt, erst in späteren Wachsthumsstadien, wenn die Biegungsfähigkeit der Stengel schon eine geringe geworden ist, vor, so dass auch aus diesem Grunde der äusserliche Effect des negativen Heliotropismus beeinträchtigt werden muss. Ist die oben entwickelte Ansicht richtig, der zufolge bei den mit Gefässbündeln versehenen Organen der negative Heliotropismus auf (durch das Licht hervorgerufenen) Längenänderungen dieser Gewebe, speciell der Elemente des Holztheiles beruht, so wird man die Möglichkeit einer allgemeinen Verbreitung des negativen Heliotropismus der Stengel im Bereiche der Gefässpflanzen zugestehen müssen. Der Grad, in welchem letzterer sich geltend machen könnte, würde ein sehr verschiedener sein; denn je stärker die von den parenchymatischen Elementen ausgehenden Gegenkrümmungen wären, desto geringer müssten unter bestimmten Beleuchtungsverhältnissen die negativ heliotropischen Krümmungen ausfallen.

Die biologische Bedeutung des negativen Heliotropismus der Stengel wird wohl in der Regel in einer Wegleitung allzu stark beleuchteter Organe nach schwächerem Lichte hin zu suchen sein. Die hiedurch erzielte schwächere Einwirkung des Lichtes kommt entweder dem negativ heliotropisch gekrümmten Sprossstücke und den daran befindlichen Organen selbst, oder höher stehenden nicht negativ heliotropischen Sprossstücken zu Gute, wie dies bei *Galium*-Arten zu sehen ist, wo die älteren vom Lichte sich wegkrümmenden Internodien die drüben stehenden Stengelglieder sammt der daran befindlichen Laubmasse in den Schatten drängen. Bei Kletterpflanzen unterstützt der negative Heliotropismus häufig das Emporklimmen der Sprosse an Mauern, aufrechten oder wenig geneigten Felsen, Baumstämmen etc. Durch die Wegkrümmung der Sprosse vom Lichte werden dieselben an die Stützen angedrückt und im Contacte mit diesen entwickeln sich die Klammerwurzeln. Bezüglich des Epheu hat jüngsthin Sachs[1] die Bedeutung des negativen Heliotropismus und der (longitudinalen) Epinastie für das Klettern dargelegt. Sehr wichtig ist die Beobachtung des genannten Forschers, dass die Epheusprosse nur sehr schwach geotropisch sind, nämlich bei geringer Neigung der Axen gegen die Verticale eine Aufwärtskrümmung gar nicht mehr nachweislich ist. So erklärt es sich, dass die Epheusprosse auch an ganz verticale Stützen leicht durch das Licht angepresst werden, indem hier ein Emporstreben, wie bei gewöhnlichen (negativ geotropischen) Sprossen nicht eintreten kann. Die Sprosse von *Ficus stipulata* sind gleich dem Epheu negativ heliotropisch; das Klettern jener Pflanze wird wie bei dieser durch das Licht unterstützt.

Schlingpflanzen. Die Stengel derselben sind in auffälliger Weise negativ geotropisch[2] hingegen entweder gar nicht oder nur sehr schwach heliotropisch.[3] Es begreift sich auch leicht der Nutzen der Aufrichtungsfähigkeit windender Stengel, wie auch leicht einzusehen ist, dass ein Wachsen gegen das Licht oder vom Lichte weg, wie es an gewöhnlichen positiv oder negativ heliotropischen Stengeln vorkömmt, das Winden behindern würde.

Der starke negative Geotropismus der Schlingpflanzen zeigt sich darin, dass ihre Stengel sich an verticalen Stützen leicht emporwinden, schwieriger an geneigten und, so viel ich gesehen habe, an horizontalen gar nicht schlingen. Ich machte meine diesbezüglichen Versuche mit *Phaseolus multiflorus*, Hopfen, *Convolvulus arvensis*, *Ipomaea purpurea*, endlich mit *Calystegia pubescens*. Als Stützen dienten vertical, horizontal und geneigt gespannte Schnüre. Am leichtesten umschlangen die Stengel die verticalen Stützen. Schnüre, welche weniger als 45° gegen die Horizontale geneigt waren, waren dem Emporwinden schon sehr ungünstig. *Cuscuta*-Stengel schlingen sich gleichfalls um (passende) verticale Stützen leichter als um geneigte; um horizontale nicht. Ich beobachtete dies an *C. Trifolii*, welche auf *Trifolium pratense* und *Daucus Carota*, ferner an *C. europaea*, welche auf *Cirsium* schmarotzte. Sobald die Stengel dieser Pflanzen horizontal gelegt wurden, wuchsen die *Cuscuta*-Fäden in die Höhe, und bogen sich in Folge ihres Gewichtes nach abwärts; ein Umwinden der Stütze fand nicht weiter statt. Diese Beobachtungen zeigen wohl deutlich, wie stark negativ geotropisch die Stengel der genannten Pflanzen sind.

[1] L. c. p. 271.
[2] Worauf de Vries, (Sachs' Arbeiten, II. p. 340) zuerst hinwies.
[3] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 150.

Digitized by Google

Schwachen positiven Heliotropismus fand ich, bei Anwendung constant einseitiger Beleuchtung durch Gaslicht wohl bei den Stengeln vom Hopfen, den genannten *Convolvulus-*, *Ipomaea-* und *Calystegia*-Arten; hingegen nicht bei *Phaseolus multiflorus* und den *Cuscuta*-Arten. Ein unzweifelhafter Fall von negativem Heliotropismus eines Schlingstengels ist mir nicht bekannt geworden.

Doch möchte ich auf Grund dieser Beobachtungen noch nicht die Behauptung wagen, dass das Licht auf das Winden der Stengel keinen Einfluss ausübe. Dass die Stengel der Schlinggewächse sich nicht oder doch nicht scharf dem Lichte zuwenden, beziehungsweise von demselben abwenden, wenn es constant von einer Seite einfällt, dies ist nach meinen Erfahrungen wohl nicht zu bezweifeln; ob aber der Heliotropismus hier nicht in einer verwickelten Form auftritt und zu einer der Ursachen des Windens wird, dies ist eine oft aufgeworfene und schwierige Frage, deren Lösung der Zukunft vorbehalten bleibt.

Einige Bemerkungen über heliotropische Torsionen der Stengel seien an dieser Stelle gestattet. Wie eine genauere Prüfung der Stengelgebilde lehrt, sind dieselben weit häufiger tordirt, als gewöhnlich angenommen wird. Auf die Torsionen der Stengel vieler mit decussirt angeordneten Blättern versehenen Gewächsen hat zuerst Frank[1] hingewiesen. Die Stengel der Umbelliferen (beispielsweise von *Pimpinella Saxifraga, Anthriscus vulgaris*) sind oft gedreht, dessgleichen Blüthenstiele und Blüthenschäfte u. s. w. Viele dieser Stengeldrehungen werden durch Belastungsverhältnisse hervorgerufen, andere sind auf heliotropische Bewegungen zurückzuführen. Nach De Vries gehören zu den ersteren alle Pflanzen mit decussirter Blattstellung, an deren geneigten Sprossen sich die Blätter in eine Ebene legen. Die Torsionen der Umbelliferenstengel werden stets durch Belastungen seitens der Blüthen- und Fruchtstände hervorgerufen. Auf heliotropische Bewegungen sind die Drehungen einseitig beleuchteter *Campanula*-Stengel (*C. Trachelium, rapunculoides, persicifolia* u. a.) zurückzuführen. Die Internodien der heliotropisch vorgeneigten Stengel werden hier durch das Gewicht der nach dem Lichte strebenden Blätter gedreht. Auch an einseitig beleuchteten Laubtrieben (z. B. bei *Cornus mas*) werden die Internodien nicht nur durch die von den Blättern ausgehende Belastung, sondern häufig genug durch heliotropische Ortsveränderungen der Blätter gedreht. Beide Fälle werden erst im nächsten Capitel eingehend erörtert werden. Auch über die Torsion windender Stengel will ich mich erst im nächsten Abschnitte aussprechen, da auch dieser Gegenstand sich ohne Rücksichtsnahme auf die heliotropischen Bewegungen der Blätter nicht klarlegen lässt.

Hier füge ich noch meine, leider nur auf wenige Objecte bezugnehmenden Beobachtungen über den Heliotropismus der Ranken an. Es passt nicht alles strenge an diese Stelle, da die Ranken, morphologisch betrachtet, nicht immer Stammgebilde sind.

Die Ranken von *Vitis* und *Ampelopsis* wurden zuerst von Knight als negativ heliotropisch befunden. Diese Angabe ist vielfach reproducirt, aber nur von wenigen Forschern genauer geprüft worden. Die im Freien unmittelbar festzustellenden Beobachtungen lassen mancherlei Täuschung zu, da das Licht überhaupt und auch das stärkste Licht nicht stets von einer Seite einfällt. Meine Versuche waren so eingeleitet worden, dass das Licht stets von einer Seite kam. Ich führte nämlich die zu prüfenden Sprosse in Dunkelkästen ein, in welchen sie nur durch eine Spalte Licht empfingen. Zunächst fand ich die Ranken dem diffusen Lichte gegenüber positiv heliotropisch. Besonders deutlich zeigt sich dies an etiolirten Ranken. Der negative Heliotropismus tritt an normalen, aber noch im Wachsthum begriffenen Ranken beider Pflanzen bei Beleuchtung mit Sonnenlicht meist sehr scharf hervor. Im feuchten Raume lässt sich sowohl der positive, als der negative Heliotropismus der Ranken von *Vitis* und *Ampelopsis*, selbst an abgeschnittenen Sprossen, wenn auch nicht so sicher und so schön wie an im normalen Verbande mit der Pflanze befindlichen Zweigen darlegen.

Die Blattranken von *Pisum* unterwarf ich einem genauen Studium, da über das heliotropische Verhalten derselben widersprechende Angaben vorliegen. Nach H. v. Mohl wären diese Organe gar nicht, nach Dutrochet hingegen negativ heliotropisch.[2] Dass die Ranken der Erbse wirklich positiv heliotropisch sind,

---

[1] Über die natürliche wagrechte Richtung an Pflanzentheilen. Leipzig 1870, p. 38 ff.

[2] Vergl. den ersten Theil dieser Monographie, p. 150.

Digitized by Google

davon überzeugten mich im Gaslichte vorgenommene Untersuchungen. Die Ranken der Versuchspflanzen wendeten sich in der Entfernung eines Meters von der Normalflamme aufgestellt in 1—1½ Stunden concav gegen die Flammen. Im Gaslichte liess sich an diesen Organen negativer Heliotropismus nicht erweisen. Die Lichtintensität ist hierfür zu gering. Hingegen krümmten sie sich bei einseitiger Sonnenbeleuchtung nach 2½—3 Stunden von der Lichtquelle weg.

Die Ranken von *Lathyrus odoratus* verhalten sich ähnlich so wie die von *Pisum sativum*, nur sind sie heliotropisch weniger empfindlich.

Die Angabe Darwin's,[1] betreffend den schwachen negativen Heliotropismus der Ranken von *Smilax aspera* und *Bignonia capreolata* muss ich bestätigen; diese Organe sind im etiolirten Zustande auch deutlich positiv heliotropisch.

Die Ranken von *Passiflora*-Arten habe ich weder positiv noch negativ heliotropisch gefunden.

Die Ranken scheinen somit häufig ausgerüstet mit dem Vermögen des positiven und negativen Heliotropismus. Die hierdurch ermöglichten Bewegungen helfen diesen Organen ähnlich wie die (z. B. bei *Vitis* und *Ampelopsis* sehr deutlichen) geotropischen und Nutationskrümmungen bei der Aufsuchung der Stützen.

Zweites Capitel.

Laubblätter.

a) Verschiedene Arten der Lage des Blattes gegen das Licht.

Die Laubblätter der meisten Gewächse nehmen, wie lange bekannt, im Laufe ihrer Entwicklung sehr bestimmte Lagen zum Lichte an. Fast bei allen grün belaubten Pflanzen wenden sich die Blätter mit einer bestimmten — wohl immer tiefer grün gefärbten — Fläche dem Lichte zu. Eine bemerkenswerthe Ausnahme entdeckte Bonnet[2] bei der Mistel, welche ihre beiderseits gleichfärbigen Blätter unabhängig von der Beleuchtungsrichtung stellt. Die nach dem Lichte gekehrte Blattfläche ist bekanntlich in der Regel die morphologische Oberseite; doch gibt es auch Ausnahmen; so wird z. B. bei *Allium ursinum* die morphologische Unterseite des Blattes zur Lichtseite.[3]

Werden solche Blätter mit ausgesprochener Lichtseite umgekehrt, so wenden sie alsbald wieder die früher beleuchtet gewesene Seite dem Lichte zu, eine zuerst von Bonnet mit aller Sicherheit constatirte Thatsache. Dieser Forscher wusste auch bereits, dass junge, noch weiche Blätter sich rascher umkehren als alte, harte. Erst in neuerer Zeit ergaben die Untersuchungen von Frank und Anderen, dass die Umkehrung der Blätter im Lichte nur so lange möglich ist, als das Blatt wächst.

Blätter, welche die Fähigkeit haben, eine bestimmte Seite dem Lichte zuzukehren, nehmen auch eine bestimmte Lage gegen das einfallende Licht an; und zwar lassen sich hier zwei Typen unterscheiden: Blätter, welche mit Änderung des Sonnenstandes ihre Lage gegen die einfallenden Strahlen verändern, und Blätter, die von einem bestimmten Altersstadium an eine unveränderliche Lage zum Lichte einnehmen.

Ein bekanntes Beispiel für die erste Kategorie ist *Robinia Pseudacacia*, deren Fiederblättchen bei hohem Sonnenstande sich in die Richtung des einfallenden Lichtes zu stellen streben, bei niederem Sonnenstande sich aber flach ausbreiten und in der Dunkelheit vertical nach abwärts stehen, mit ihren Unterseiten sich berührend. In diesen und den analogen Fällen beruhen die Lagenänderungen der Blätter auf vom Wachsthum unabhängigen Reizbewegungen, gehören somit nach der hier durchgeführten Begrenzung des Begriffes Heliotropismus nicht mehr diesem Erscheinungscomplexe zu, und sollen desshalb hier nicht weiter in Betracht gezogen werden. Nur die Bemerkung soll hier Platz finden, dass Blätter existiren, welche nur bei grosser Stärke des Lichtes ihre Lichtlage durch Reizbewegung ändern, sonst aber eine unveränderliche Lage gegen das herrschende Licht annehmen.

[1] Kletterpflanzen. Deutsch von Carus, p. 75 und 92.

[2] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 145.

[3] Am eingehendsten von Frank (Die natürliche wagrechte Richtung der Pflanzentheile etc. 1870, p. 47) studirt.

Digitized by Google

Das augenfälligste Beispiel, welches mir hierfür bekannt geworden ist, sind die Primordialblätter von *Phaseolus multiflorus*, welche im intensiven Sonnenlichte sich parallel zu den Lichtstrahlen zu stellen streben, sonst aber nach Erreichung einer bestimmten Entwicklungsstufe eine fixe Lichtlage, gewöhnlich die horizontale, einnehmen.

Die überwiegende Mehrzahl der grün belaubten Gewächse bietet die hier berührte und in der Folge kurz als „fixe Lichtlage der Blätter" bezeichnete Erscheinung dar. Wie weiter unten noch genauer auseinandergesetzt werden soll, stellt sich dieselbe vor Beendigung des Wachsthums der Blätter ein, und ist, so lange das Wachsthum dauert, nur insoferne veränderlich, als durch Wendung des betreffenden Sprosses, oder auf andere Weise das Blatt in eine neue Stellung zum Lichte gebracht wird, welcher eine neuen fixen Lichtlage entspricht.

b) Bestimmung der fixen Lichtlage der Blätter.

Es soll hier zuerst untersucht werden, welche Beziehung zwischen der fixen Lichtlage der Blätter und der Richtung des einfallenden Lichtes besteht. Dieser Gegenstand ist bis jetzt von den Physiologen nur flüchtig behandelt worden. Frank[1] hat meines Wissens hierüber zuerst eine bestimmte Meinung geäussert. Nach dieser hätten die Blätter die Tendenz, sich senkrecht auf die Richtung der stärksten Beleuchtung zu stellen. Versuche zur Begründung dieser Meinung hat der Autor nicht mitgetheilt; er urtheilte also hier wohl nur nach blossem Augenschein. Oft begegnet man der Angabe, dass die Blattflächen sich senkrecht auf das herrschende Licht stellen. Diese Angabe entbehrt gleichfalls der experimentellen Begründung; auch wohl einer näheren Präcisirung dessen, was unter herrschendem Lichte zu verstehen sei.

Dass das stärkste Licht die fixe Lichtlage nicht bestimmt, geht aus folgenden Beobachtungen hervor. Blätter von *Tilia parvifolia*, *Fagus silvatica*, *Corylus Avellana*, *Ulmus campestris* etc., die an völlig klaren Tagen mehrmals von den Sonnenstrahlen direct getroffen wurden, und die im Ganzen während eines Tages durch $^1/_4$—$2^1/_2$ Stunden besonnt waren, stellten sich nicht senkrecht auf die Richtung der stärksten Beleuchtung, sondern nahmen wesentlich andere fixe Lichtlagen an. — Einseitig besonnte Pflanzen, z. B. Sträucher, welche an einer nach Osten oder Westen gekehrten Hecke stehen, richten ihre Blätter nicht senkrecht auf die dem höchsten Sonnenstande des Ortes entsprechenden Strahlen, sondern weichen von dieser Richtung oft sehr beträchtlich und anscheinend ganz regellos ab. — An Hecken oder Waldrändern, die nach Süden gewendet sind, schliessen viele direct von der Mittagssonne beleuchtete Blätter mit dem Horizonte Winkel ein, welche ausser Beziehung zum Sonnenstande stehen. Es müssten nämlich, wenn obige Voraussetzung richtig wäre, von der Mittagssonne getroffene Blätter ganz bestimmte Winkel mit der Horizontalen einschliessen, je nach der Zeit, in welcher sie die fixe Lichtlage angenommen haben. Wie eine einfache Überlegung lehrt, müssten nämlich solche Blätter mit der Horizontalen einen Winkel einschliessen, der gleich käme dem Winkel, welchen die Strahlen der Mittagssonne mit der Verticalen einschliessen. Dieser Winkel variirt aber im Laufe einer Vegetationsperiode nicht unbeträchtlich, wie folgende Zusammenstellung lehrt.

Tag, an welchem das Blatt die fixe Lichtlage annahm	Durch die gemachte Voraussetzung geforderte Neigung des Blattes gegen die Horizontale[2]
15. März	50°21'
15. April	38 27
15. Mai	29 21
15. Juni	24 53
15. Juli	26 40
15. August	34 8

[1] Die natürliche wagrechte Richtung an Pflanzentheilen etc. Leipzig 1870, p. 50.

[2] Berechnet für Wien aus der Polhöhe (48°13') und der Declination δ. Winkel der Sonnenstrahlen mit der Verticalen zur Mittagszeit $= z$

$z = 48°31' + \delta$ (für südliche Declination, October—März),

$z = 48\ 31\ - \delta$ (für nördliche Declination, April—September).

Digitized by Google

Nach zahlreichen Beobachtungen, an völlig frei der Südsonne exponirten Blättern verschiedenen Alters angestellt, findet eine solche Orientirung nach dem stärksten Lichte nicht statt.

Um den Zusammenhang zwischen Beleuchtung und fixer Lichtlage der Blätter aufzufinden, bin ich in folgender Weise vorgegangen. Auf in fixer Lichtlage befindliche Blätter wurden schmale Streifen von Talbot's lichtempfindlichem Papier in verschiedenen Richtungen befestigt und bei Einwirkung des zerstreuten Tageslichtes nachgesehen, in welcher Lage die Streifen am frühesten sich schwärzten oder einen bestimmten Farbenton angenommen hatten. Es stellte sich heraus, dass — von einigen, später besonders zu besprechenden Fällen abgesehen — die natürliche Lage des Blattes schon selbst die Richtung bezeichnet, in welcher das Talbot'sche Papier durch das zerstreute Licht am frühesten geschwärzt wird. Die Färbungen des Talbot'schen Papieres geben freilich nur sogenannte chemische Lichtstärken an, indem die auf demselben befindlichen Silbersalze durch die Strahlen von Blau bis Ultraviolett zerlegt werden; allein in meinen Versuchen kam es in erster Linie auf diese Strahlen an, weil sie es sind, die im gemischten Lichte vorwiegend die heliotropischen Effecte bedingen.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, dass sich die Blätter in der Regel so gegen das Licht stellen, dass die Blattfläche senkrecht auf das stärkste denselben gebotene zerstreute Licht zu liegen kommt.

Zur näheren Begründung meiner Aussage führe ich folgende specielle Beispiele an:

Corylus Avellana. Strauch an einer Hecke. Spross nach Westen gewendet. Die Mittelrippe des beobachteten Blattes schloss mit der Horizontalen einen Winkel von beiläufig 5° ein. Die Blattfläche stand nahezu vertical und war nach Westen gewendet. An diesem Blatte wurden zwei Blattstreifen mittelst Insectennadeln befestigt. Die Hälfte des einen Streifens lag auf der Blattfläche, die andere stand mit dem unteren Theile senkrecht auf der Blattfläche und parallel mit der Mediane des Blattes, mit dem oberen Theile war sie um 45° nach aufwärts gebogen. Der zweite Blattstreifen war in ähnlicher Weise befestigt, nur war er gegen den ersten um 90° gewendet, indem die auf der Blattfläche senkrechte Fläche die Mediane des Blattes unter einem rechten Winkel schnitt. Selbstverständlich war in diesem und den nachfolgenden Versuchen die lichtempfindliche Fläche des Papieres gegen das Licht gewendet. Diese Papierstreifen wurden der Einwirkung des Lichtes so lange ausgesetzt, bis bei irgend einer Lage des Streifens sich eine tiefe Bräunung einstellte, ein Stückchen von dieser Stelle abgeschnitten, zwischen den Blättern eines Buches aufbewahrt, von Zeit zu Zeit mit den übrigen Theilen der Papierstreifen verglichen und nachgesehen, nach welchem Zeitraume die Färbung mit der zuerst eingetretenen übereinstimmte.

	Lage des Papierstreifens	Zeitdauer bis zum Eintritte der Bräunung	
Streifen *a*	Ebene der Blattfläche (*E*)	5^m	9^h a. m. trüber Himmel.
	Mediane des Blattes (*M*)	17	
	45° gegen die Mediane (*M* 45°)	9	
„ *b*	Ebene des Blattes (*E*)	5	
	Senkrecht auf die Mediane (⊥ *M*)	12	
	45° gegen die auf der Mediane senkrechte (⊥ *M* 45°)	8	
„ *a*	*E*	7^m	12^h M. trüber Himmel.
	M	16	
	M 45°	9	
„ *b*	*E*	7	
	⊥ *M*	11	
	⊥ *M* 45°	8	
„ *a*	*E*	9^m	7^h p. m. trüber Himmel.
	M	51	
	M 45°	21	

Digitized by Google

	Lage des Papierstreifens	Zeitdauer bis zum Eintritte der Bräunung	
Streifen *b*	*E*	10	
	⊥ *M*	29	
	⊥ *M* 45°	17	

Blatt mit der Spitze nach abwärts gekehrt, 50° gegen die Horizontale geneigt, nach SO. gewendet.

Streifen *a*	*E*	9^m	8^h a. m. trüber Himmel.
	M	24	
	M 45°	19	
„ *b*	*E*	9	
	⊥ *M*	18	
	⊥ *M* 45°	12	
„ *a*	*E*	8^m	12^h M. trüber Himmel.
	M	12	
	M 45°	10	
„ *b*	*E*	8	
	⊥ *M*	10	
	⊥ *M* 45°	9	
„ *a*	*E*	8^m	7^h p. m. klarer Himmel.
	M	13	
	M 45°	11	
„ *b*	*E*	8	
	⊥ *M*	12	
	⊥ *M* 45°	9	

Tilia parvifolia. Blatt mit der Spitze nach abwärts gekehrt, 20° gegen den Horizont geneigt, gegen West gewendet.

Streifen *a*	*E*	4^m	7^h30^m a. m. Himmel klar.
	M	19	
	M 45°	6	
„ *b*	*E*	4	
	⊥ *M*	14	
	⊥ *M* 45°	5	

Blatt mit der Spitze nach abwärts gekehrt, 25° gegen den Horizont geneigt, gegen Nord gewendet.

Streifen *a*	*E*	14^m	7^h15^m p. m. Himmel trübe.
	M	55	
	M 45°	17	
„ *b*	*E*	14	
	⊥ *M*	30	
	⊥ *M* 45°	17	

Blatt mit der Spitze nach abwärts gekehrt, 30° gegen den Horizont geneigt, gegen Nord gewendet.

Streifen *a*	*E*	10^m	7^h p. m. Himmel halb bewölkt.
	M	24	
	M 45°	14	
„ *b*	*E*	10	
	⊥ *M*	19	
	⊥ *M* 45°	15	

Digitized by Google

Um nicht zu ermüden, verzichte ich auf die weiteren Mittheilungen von Einzelnheiten und bemerke nur noch, dass ich im Ganzen 75 Versuchsreihen durchführte, welche bis auf später zu erörternde Ausnahmsfälle dem oben mitgetheilten Gesetze Genüge leisteten. Die Versuche wurden Mitte und Ende August vorgenommen; sie erstrecken sich auch noch auf folgende Gewächse: *Ulmus campestris*, *Carpinus Betulus*, *Fagus silvatica*, *Cornus mas*, *C. sanguinea*, *Acer campestre*, *Prunus Padus*, *Ligustrum vulgare*, *Campanula rapunculoides*, *Aconitum Napellus*, *Dahlia variabilis* und *Helianthus tuberosus*.

In Betreff der Methode sei hier noch Folgendes bemerkt. Die zur Blattfläche verschieden geneigten Theile der Papierstreifen standen — abgesehen von der Beleuchtungsrichtung — insoferne nicht unter ganz gleichen Verhältnissen, als ein Theil dieser Streifen die Blattfläche mehr oder minder berührte, die anderen Theile aber frei in die Luft ragten. Es wäre desshalb der Einwurf, dass das Papier stets auf der das Blatt berührenden Stelle sich am raschesten färbt, weil es an der Contactstelle befeuchtet wird, ganz correct. Ich überzeugte mich indess durch viele Versuche, dass das Auflegen des Papiers auf die äusserlich trockene Blattfläche die Färbung gar nicht beeinflusst. Vorsichtshalber wurden die Versuchsblätter mit scharf getrocknetem Filterpapier bedeckt, um etwaige äusserlich anhaftende Feuchtigkeit zu beseitigen und einige Versuchsreihen mit der Abänderung durchgeführt, dass der Papierstreifen nicht unmittelbar auf den Blattflächen, sondern 3—4^{mm} über denselben befestigt wurde. Jede Versuchsreihe für sich enthält gut vergleichbare Resultate, indem jedes Blatt des lichtempfindlichen Papiers an allen Stellen gleich empfindlich ist. Die Versuchsreihen unter einander sind aber nicht vergleichbar, indem, ganz abgesehen von etwaigen Differenzen in der Lichtempfindlichkeit der angewendeten Papiere, die den Grad der Färbung beeinflussende Luftfeuchtigkeit in den einzelnen Versuchen eine verschiedene war. Die Färbung der Talbot'schen Papiere tritt nämlich desto rascher ein, je grösser die Luftfeuchtigkeit ist. Dieser Einfluss hätte sich wohl nach einer im ersten Theile dieser Abhandlung[1] mitgetheilten Methode eliminiren lassen; allein die Versuchsanstellung wäre hierdurch eine viel complicirtere geworden, ohne dass das allgemeine Resultat an Sicherheit gewonnen hätte.

Nach dem Vorhergegangenen kann es keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die fixe Lichtlage von Blättern, welche vermöge ihrer natürlichen Anordnung an der Pflanze nur theilweiser Besonnung ausgesetzt sind, nicht durch das directe Sonnenlicht, sondern durch das zerstreute Licht bestimmt wird. Bei Blättern, welche tagsüber anhaltender Sonnenbeleuchtung zugänglich sind, ist es von vorneherein zweifelhaft, ob das eine oder das andere für die fixe Lichtlage der Blätter entscheidend ist. Zu der Annahme, dass in diesem Falle ausschliesslich das directe Sonnenlicht die fixe Lichtlage der Blätter bestimme, ist man jedoch keineswegs gezwungen. Wenn man in Töpfen cultivirte Blattrosetten von *Capsella bursa pastoris*, *Bellis perennis* und ähnlicher auf sonnigen Standorten vorkommenden Pflanzen nur durch die Morgensonne beleuchtet, im Übrigen aber im zerstreuten Lichte hält, so richten sich die Blätter nicht senkrecht auf die Strahlen der Morgensonne, sondern nach dem herrschenden stärksten zerstreuten Lichte. Auch passen sich die Blätter von ganz ungehinderter Sonnenbeleuchtung ausgesetzten Pflanzen genauer der Richtung des stärksten zerstreuten Lichtes, welches in diesem Falle vom Zenith einfällt, an, als den dem höchsten Sonnenstande entsprechenden Strahlen. So stehen die verschieden alten Wurzelblätter unbeschatteter Pflanzen während der ganzen Vegetationsperiode, entsprechend der Richtung des stärksten zerstreuten Lichtes horizontal; würde das stärkste auffallende Licht für ihre Lage massgebend sein, so würde keines horizontal stehen, es müssten auch die Frühlingsblätter eine andere fixe Lichtlage aufweisen, als die Sommerblätter. Auch das Verhalten von auf schattigen Standorten auftretenden ausgesprochenen Lichtpflanzen verdient an dieser Stelle beachtet zu werden. Wurzelblätter von *Primula acaulis*, *Fragaria vesca*, *Hieracium Pilosella*[2] u. v. a. stellen im tiefsten Waldesschatten, wo sie höchstens nur ganz flüchtiger Sonnenbeleuchtung ausgesetzt sind, ihre Blattflächen eben so horizontal wie die im Sonnenlichte ausgebildeten. Der ganze Unterschied gegenüber der normalen Sonnenpflanze in Betreff der

[1] L. c. p. 185.

[2] Diese Pflanze tritt nur sehr selten im tiefen Waldesschatten auf. Merkwürdigerweise sind die Blätter der Schattenform relativ sehr gross und, was weniger auffällig ist, oberseits fast schwarzgrün.

Digitized by Google

Lage ist der, dass die Blätter sich häufig nicht so dicht dem Boden anschmiegen. Mit *Hieracium Pilosella* und *Plantago major* habe ich einige directe Versuche angestellt, um zu entscheiden, ob die grundständigen Blätter dieser Pflanzen auch unter ausschliesslicher Einwirkung des zerstreuten Lichtes auf dasselbe sich senkrecht stellen. Ich wählte absichtlich diese beiden Pflanzen zu vergleichendem Versuche aus; erstere, weil sie eine vollkommen ausgesprochene Sonnenpflanze ist, letztere weil sie auf den sonnigsten Standorten eben so gut wie im tiefen Schatten fortkommt. Aus dem Freien genommene Exemplare beider Arten wurden in Töpfen cultivirt und der alleinigen Wirkung des zerstreuten Tageslichtes ausgesetzt. Bei einseitigem schiefen Lichteinfall stellten sich die Blätter auch schief, und nach Ausweis der mit dem Talbot'schen Papiere vorgenommenen Prüfung senkrecht auf die Richtung des stärksten Lichtes. Die Wurzelblätter von Exemplaren, welche in einem anderthalb Meter tiefen Fasse, mit halbmeter weiter oberer Öffnung cultivirt und vor jeder Einwirkung des directen Sonnenlichtes geschützt wurden, die also ihr Licht ausschliesslich von oben erhielten, stellten sich genau horizontal. Ich muss indess hinzufügen, dass dieses Verhalten nur solche Pflanzen zeigten, die der vollen Wirkung des von oben einfallenden Lichtes ausgesetzt waren. Die im Schlagschatten der Dauben stehenden Blätter richteten sich stark auf, zum Beweise, dass starkes zerstreutes Licht bei diesen beiden Pflanzen zur Horizontalstellung der Blätter nöthig ist. Merkwürdiger Weise zeigte sich *Plantago* in dieser Beziehung empfindlicher als *Hieracium Pilosella*, obgleich erstere an schattigen Orten häufig vorkommt, also auf stärkere und schwächere Lichtreize in gleicher Weise zu reagiren befähigt erscheint. Doch liegt der Grund hierfür, wie weiter unten noch näher auseinandergesetzt werden soll, in den geotropischen Eigenthümlichkeiten des bei ersterer Pflanze stark entwickelten Blattstieles. — Dass auch die sogenannte „Scheitelung" der Tannennadeln nicht als eine Folge directer Sonnenbeleuchtung angesehen werden muss, geht aus dem Vorkommen ausgezeichnet „gescheitelter" im tiefsten Schatten entwickelter Tannensprosse hervor. — Auf flachem Boden im tiefsten Waldesschatten ausgebildete Blätter des Epheu, die vom Zenith aus die grössten Lichtmengen erhalten, breiten ihre Blätter eben so horizontal aus, wie auf wagrechten Flächen stehende, der stärksten Insolation ausgesetzte. Es ist also nach all' den mitgetheilten Beobachtungen höchst wahrscheinlich, dass selbst die Blätter von auf sonnigen Standorten auftretenden Pflanzen sich nach dem zerstreuten und nicht nach dem Sonnenlichte orientiren.

Die Beziehung der fixen Lichtlage der Blätter zum zerstreuten Lichte ist biologisch nicht ohne Interesse. Bei völlig frei der Lichtwirkung exponirten Blättern könnte man in Zweifel sein, ob die fixe Lichtlage mit Rücksicht auf die Wirkung des directen Sonnenlichtes oder des stärksten zerstreuten eingehalten wird. Da das zerstreute Licht selbst solche Pflanzen weit häufiger trifft, als das directe, so scheint die letztere Alternative plausibler zu sein. Indess würde aus dem Umstande, dass das diffuse Licht auch hier die fixe Lichtlage bedingt, noch nicht folgen, dass es Zweck dieser Lichtlage wäre, gerade diesem Lichte zu dienen, und zwar um so weniger, als solche Blätter sowohl dem directen als dem zerstreuten Lichte gegenüber eine Lage einnehmen, welche den grösstmöglichsten Lichtgenuss gewährt. Hingegen sieht man bei den in der Laubkrone der Bäume stehenden Blättern auf das Unzweifelhafteste, dass das stärkste zerstreute Licht, welches ihre Lage bedingt, für dieselben auch das günstigste ist. Denn wenn sich das Blatt senkrecht auf die Richtung des stärksten directen Lichtes stellte, so wäre der Lichtgenuss an sonnigen Tagen doch nur ein schnell vorübergehender, an trüben Tagen hätte aber diese fixe Lichtlage für das Blatt keinen Werth.

Ein in fixer Lichtlage befindliches, der Laubmasse eines Baumes angehöriges Blatt hat also durch diese Stellung ein Lichtareal gewonnen, welches ihm für die grösstmöglichste Zeitdauer die stärkste Beleuchtung darbietet.

c) Günstige und ungünstige fixe Lichtlage der Blätter.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle stellen sich die Blätter unter normalen Beleuchtungsverhältnissen genau senkrecht auf die Richtung des stärksten zerstreuten Lichtes. Seltener schneiden sie diese Richtung unter grösseren Winkeln. In beiden Fällen prägt sich die Lichtlage der Blätter im Habitus der Pflanze mehr oder

Digitized by Google

minder deutlich aus. Der Bequemlichkeit der Darstellung halber bezeichne ich den ersten Fall als „günstige", den zweiten als „ungünstige" fixe Lichtlage.[1]

Bei günstiger Lichtlage kehren die Blätter in der ausgesprochensten Weise die Oberseite dem Beschauer entgegen, und die Richtung des einfallenden Lichtes macht sich in der Anordnung des Laubes bemerkbar. Ich erinnere hier zunächst an die Nadeln der Tanne. Aber auch bei vielen Laubbäumen, z. B. bei *Carpinus Betulus* und *Fagus silvatica* ist die Lage der Blätter eine eben so regelmässige. Erhält das Laub dieser Bäume das stärkste zerstreute Licht vom Zenith, so stellen sich ihre Blätter eben so genau horizontal, wie unter gleichen Verhältnissen auch die Nadeln der Tanne, und selbst an grossen Ästen sieht man die Flächen des Laubes eine bestimmte Richtung einhalten. Ein ausgezeichnetes hierher gehöriges Beispiel ist *Acer campestre*. An den freien Seiten einer nach irgend einer Weltgegend gekehrten Ahornhecke wird man häufig Seitenäste finden, die auf dem Aste, dem sie entspringen, senkrecht stehen; auch Verzweigungen nach den drei Richtungen des Raumes sind an der Strauchform des Feldahorns nicht selten. Trotz dieser verschiedenen Richtungen der Zweige stehen die Blätter derselben, wenn das Licht einseitig auffällt, genau in einer Richtung.

Die ungünstige Lichtlage zeigt sich nicht nur bei Blättern, welche in zu schwachem Lichte, sondern häufig auch bei solchen, die unter den günstigsten Beleuchtungsverhältnissen stehen. Diese Anordnung macht sich stets durch ein mehr oder minder deutliches Hervortreten der Unterseiten der Blätter bemerklich und beruht zumeist auf einer starken Aufrichtung der Blätter. Ich lasse hier einige typische Beispiele folgen.

Bei Weidenarten, deren Blätter an der Rückseite mit starken Wachsüberzügen bedeckt sind, z. B. bei *Salix amygdalina*, stehen die Blattflächen in sehr spitzem Winkel gegen den tragenden Spross. In dieser Lage sind die Unterseiten der Blätter zu starker Lichtwirkung ausgesetzt, welche wohl auch nicht schadlos vertragen werden könnte, wenn der Wachsüberzug nicht lichtdämpfend wirken würde.

Auch die zeitlebens an der Unterseite der Blätter von Weiden und anderen Gewächsen auftretenden filzigen Haarüberzüge haben in vielen Fällen eine gleiche biologische Bedeutung, nämlich den Eintritt allzu grellen Lichtes in die Blattunterseiten abzuhalten. Die an der Unterseite mit weissem dichten Filze überzogenen Blätter von *Sorbus Aria* richten sich so stark auf, dass man beim Anblicke eines solchen Baumes mehr untere, als obere Blattseiten sieht, und dass auf Berglehnen stehende Sträucher dieser Art vom Thale aus, in Folge des weissen Schimmers der Laubmasse, schon von grosser Entfernung gesehen werden.

Ein ganz besonderes Interesse beansprucht das Laub der Pappeln bezüglich der Lichtlage der Blätter. Jedermann kennt das Aussehen der Silberpappel *(Populus alba)* bei bewegter Luft. Ein grosser Theil des Laubes wendet seine weissfilzige Unterseite gegen das Licht. Wird ein solcher Baum in diesem Zustande von der Sonne beschienen, so rechtfertigt der Anblick vollauf den Namen „Silberpappel", mit dem der Volksmund diesen Baum nennt. Es leuchtet ein, dass bei einem solchen im Winde hin und her schwankenden Laub eine fixe Lichtlage der Blätter zwecklos wäre. Man findet bei photochemischer Prüfung der Lichtlage der Blätter thatsächlich nur eine Annäherung an die „günstige" Lage ausgebildet. Die an Spättrieben zur Entwicklung gekommenen Blätter kehren aber in der fixen Lichtlage oft die Unterseite so augenfällig gegen das Licht, dass hier eine genauere Prüfung überflüssig ist. Die biologische Bedeutung des an der Rückseite des Blattes auftretenden dichten, weissen Filzes liegt wohl auf der Hand.

Das Verhalten des Laubes von *Populus nigra* bietet ein noch höheres Interesse dar. Bei flüchtiger Betrachtung findet man es seltsam, dass die Blätter dieses Baumes keine lichtschützende Decke an der Rückseite besitzen, ferner dass sie eine „günstige" fixe Lichtlage annehmen. Bei genauerem Studium erklärt sich beides in sehr einfacher Weise. Was die fixe Lichtlage der Blätter anlangt, so zeigt sich hier ein kleiner Unterschied zwischen den Blättern der oberen und der unteren Sprosshälften. Erstere sind kleiner und haben kürzere Blattstiele als letztere; erstere weisen eine vollständig „günstige" Lichtlage auf, letztere eine kleine merkliche Abweichung von derselben. Bewegt man einen schiefen Ast durch kräftiges Rütteln, so sieht man

[1] Um Missverständnissen vorzubeugen, bemerke ich, dass sich diese Ausdrücke nur auf die relative Lichtmenge beziehen, welche die Blätter bei dieser Lage empfangen und nicht im biologischen Sinne ausgelegt sein wollen.

Digitized by Google

deutlich, dass die Blätter der oberen Sprossseite viel früher zur Ruhe kommen, als die der unteren, und so erscheint die biologische Bedeutung dieses Unterschiedes begreiflich. Nun ist es aber höchst merkwürdig, dass jedes Blatt der Schwarzpappel in Folge seines senkrecht zur Blattfläche stark abgeplatteten Stieles sich bei jedem Stosse[1] fast nur in der Ebene des Blattes bewegen kann, also in der Ebene der günstigsten Beleuchtung. Dies macht es verständlich, dass die Blätter dieses Baumes trotz ihrer grossen, sprichwörtlichen Beweglichkeit doch eine günstige fixe Lichtlage annehmen, indem sie der gedachten Einrichtung zu Folge durch den Wind nur in der Ebene der günstigsten Beleuchtung bewegt werden können, und dass der Haarfilz, welcher den Blättern der Silberpappel unentbehrlich ist, für das Laub der Schwarzpappel überflüssig wäre. Auch die übrigen Pappeln mit hochkantigen Blattstielen (*Populus tremula, canadensis* etc.) zeigen das gleiche Verhalten.

Die Blätter von *Lycium barbarum* nehmen in der Regel, wie die photometrische Prüfung lehrt, sehr ungünstige Lichtlagen ein. Diese Blätter stehen an ruthenförmigen, schwanken Zweigen, welche sehr leicht beweglich sind, durch den Wind hin und her geworfen werden, wobei die Blätter passiv in die verschiedensten Lagen gerathen. Für diese Blätter wäre eine günstige Lichtlage zwecklos.

Bei *Evonymus europaeus* und manchen anderen Pflanzen haben die Blätter der sogenannten Wassertriebe eine sehr ungünstige Lichtlage, während die normalen Blätter bezüglich ihrer Lichtlage sich dem gewöhnlichen Typus unterordnen. Die Blätter an den kräftig ernährten Wassertrieben sind durch Grösse ausgezeichnet und sind ähnlich wie die Blätter von *Sorbus Aria* und der oben genannten *Salix*-Arten so stark aufgerichtet, dass man beim Anblick solcher Triebe mehr von den Unterseiten als den Oberseiten der Blätter sieht.

Zur Erklärung der hier kurz geschilderten Anomalieen muss ich vorgreifend darauf aufmerksam machen, dass die Aufrichtung der Blätter, welche zu einer ungünstigen Lichtlage führt, auf negativem Geotropismus beruht. Ein parenchymreiches Blatt von *Evonymus europaeus* ist, weil der negative Geotropismus an die parenchymatischen Elemente gebunden ist, unter sonst gleichen Bedingungen stärker geotropisch als ein parenchymarmes; das hypertrophische Blatt der Wassertriebe von *Evonymus europaeus* also stärker geotropisch, als das normale. Die kräftige Entwicklung des ersteren kommt trotz der ungünstigen Lichtlage, welche hier offenbar auch der Production organischer Substanzen ungünstig ist, zu Stande, weil diese Blätter im Überflusse mit organischen Baustoffen von Seite des Stammes, auf dem sie sich entwickeln, versorgt werden. In jenen Fällen, wo die starke negativ geotropische Aufrichtung der Blätter eine ungünstige fixe Lichtlage herbeiführt, bei welcher die lichtscheuen Unterseiten der Blätter zu starkes Licht empfangen, wird durch lichtdämpfend wirkende Schutzeinrichtungen der schädigenden Lichtwirkung vorgebeugt.

d) Verschiebung der Blattstellung durch das Licht.

Betrachtet man im tiefen Waldesschatten zur Entwicklung gekommene (aufrechte) Individuen von *Campanula*-Arten (z. B. von *C. Trachelium, rapunculoides, persicifolia*), so sieht man, dass alle Blätter eine nahezu horizontale fixe Lichtlage angenommen haben. Solche Pflanzen bekommen das stärkste Licht vom Zenith und dies ist die Ursache der bezeichneten Lage der Blätter. Bekommen solche Pflanzen kein kräftiges seitliches Licht, so ordnen sich alle Blätter der ursprünglichen Blattstellung (in diesen Fällen gewöhnlich $^2/_5$, $^3/_8$ oder $^5/_{13}$) entsprechend. An mitten im Walde stehenden Pflanzen wird man die genannte Anordnung der Blätter sehr häufig realisirt sehen. Stehen diese Pflanzen hingegen am Waldrande oder doch so, dass sie ausser dem Zenithlichte noch stark von einer Seite her beleuchtet sind, so zeigen sich beträchtliche Abweichungen von dem früher kurz beschriebenen Typus. Die Stämme der Pflanzen streben geradlinig und schief nach dem starken

[1] Selbst bei einem auf die Blattfläche senkrechten Stosse bewegt sich das Blatt in der Ausbreitungsebene, was nur durch eine Assymmetrie des Blattes erklärlich wird. Auf das Zustandekommen der Assymetrie des Laubes der Pappeln habe ich schon früher (Sitzungsber. der k. Akademie der Wissensch. Bd. LVIII, 1. Abth., Nov. 1868) aufmerksam gemacht.

Digitized by Google

seitlichen Lichte, was eine Folge des Zusammenwirkens von negativem Geotropismus und positivem Heliotropismus ist, und die Blätter erscheinen nicht mehr der Blattstellung entsprechend angeordnet, sondern sind alle nach vorne (also nach der Richtung der einseitigen Beleuchtung hin) verschoben. Diese Verschiebung der Blätter ist eine sehr auffällige. Während nach den oben angegebenen Divergenzwerthen je zwei sich vertical zunächst stehende Blätter durch Winkel von 135—145° getrennt sind, stehen dieselben nunmehr an der Vorderseite (Lichtseite) des Stengels häufig blos um 90°, ja nicht selten um noch viel kleinere Winkel von einander ab. Diese starke Verschiebung der Blätter ändert den Habitus der Pflanze; ihr Stamm erscheint bei flüchtiger Betrachtung an der Vorderseite reich beblättert, an der Hinterseite hingegen blattlos zu sein. Die Verschiebung der Blätter ist eine Folge von positivem Heliotropismus der Blätter, welche in der Regel auch eine scharf ausgesprochene oder doch deutliche Torsion der diese Organe tragenden Internodien nach sich zieht. Das vordere Licht strebt die Blätter in die Richtung seines Einfalles zu bringen, und dabei werden die Internodien nach dem Lichte hin tordirt. An kräftigen, mit kurzen Internodien versehenen Stengeln von *Campanula rapunculoides* und *C. Trachelium* ist die Torsion ausgezeichnet ausgeprägt, viel weniger deutlich bei *C. persicifolia*, was seinen Hauptgrund wohl in der geringen Masse der Laubblätter hat. Man sieht die Torsionen von den beiden Flanken nach der Mitte, also nach rechts und links gehen; die Drehung des ganzen Stengels ist also nicht eine gleichsinnige. Es ist anzunehmen, dass das Gewicht der Blätter die Verschiebung der Blätter nach der Lichtseite des Stengels hin begünstigt, indem die Kante des Stengels, welchen die Blätter zustreben, die Vorderkante, die tiefste Kante des vorgeneigten Stengels ist und die Blätter selbst oft eine schwache Neigung nach abwärts erkennen lassen.

Merkwürdig ist es, dass die Blätter dieser *Campanula*-Arten trotz ihrer sehr starken heliotropischen Bewegung doch die fixe Lichtlage behaupten; denn jedes nach dem Lichte hin verschobene Blatt ist stets so gestellt, dass es genau oder doch nahezu genau senkrecht auf das stärkste zerstreute Licht zu stehen kommt. Hier haben wir den merkwürdigen Fall vor uns, dass ein und dasselbe Organ auf zwei verschiedene Lichtreize, und zwar in ganz verschiedener Weise antwortet: das stärkste (vom Zenith einfallende) zerstreute Licht bringt das Blatt in die fixe Lichtlage, das schwächere Vorderlicht verschiebt die Blätter positiv heliotropisch. Ein Versuch der Erklärung der fixen Lichtlage wird erst weiter unten unternommen werden; aber so viel ist schon von vorneherein klar, dass die fixe Lichtlage hier hervorgerufen werden muss durch Licht, welches das Blatt in der Richtung der Mediane durchstrahlt, während die positiv heliotropische Verschiebung des Blattes nur veranlasst werden kann durch Strahlen, welche das Blatt, beziehungsweise den Blattstiel vom Licht- nach dem Schattenrande hin, also in einer auf die erste Richtung annäherungsweise senkrechten Richtung durchsetzen. Beide Processe vollziehen sich entweder vollkommen gleichzeitig oder die fixe Lichtlage wird erst angenommen, wenn die positiv heliotropische Verschiebung der Blätter bereits eingetreten ist. Ich habe nur noch anzuführen, dass bei den genannten *Campanula*-Arten blos die Laubblätter und nicht auch die Stützblätter der Blüthen unter den angegebenen Beleuchtungsverhältnissen sich nach dem Lichte wenden, was um so deutlicher in Erscheinung tritt, als die Blüthen alle stark nach dem Lichte streben.

Eine sehr interessante Verschiebung der Blätter durch das Licht findet sich bei *Cornus sanguinea* und *C. mas*, wenn die Sträucher so stehen, dass sie das stärkste Licht von oben erhalten, aber auch sonst noch einseitig beleuchtet sind. Die Blätter stehen hier horizontal in fixer Lichtlage, und es sind die gegenständigen Blätter oft so stark nach dem einseitig wirkenden Lichte gewendet, dass sie statt durch Winkel von 180° nur mehr durch Winkel von 120—150° von einander getrennt sind. An aufrechten oder doch stark aufstrebenden Trieben vollzieht sich die Verschiebung der Blätter hier ohne jede Torsion der Internodien.

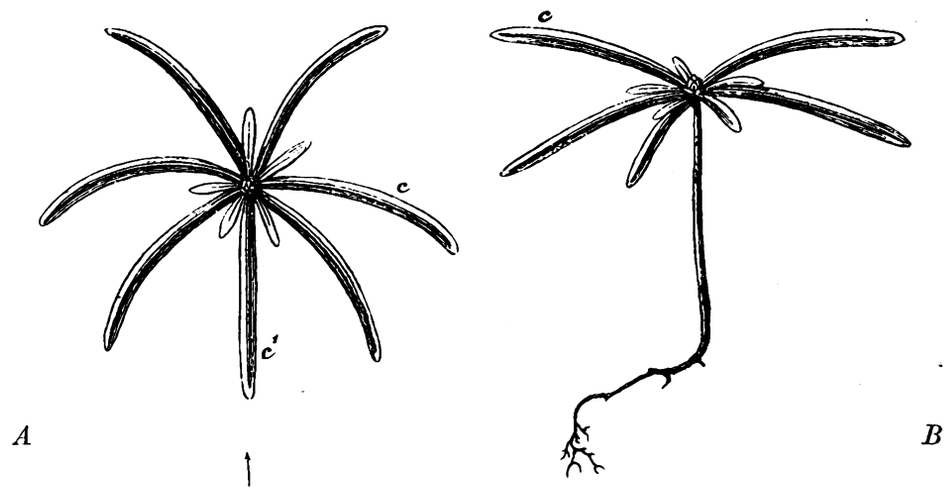
An schiefen Sprossen dieser beiden Sträucher kommen positiv heliotropische Bewegungen der Blätter vor, welche bei der Herstellung der fixen Lichtlage der Blätter thätig sind. Hiebei sind aber wie bei den oben besprochenen *Campanula*-Arten Torsionen der Stengelglieder im Spiele. Die ursprüngliche Blattstellung kann dabei so alterirt werden, dass die anfänglich vierreihige Anordnung der Blätter scheinbar in eine zweireihige übergeht. Dieser interessante Fall, der im Pflanzenreiche sich oftmals wiederholt, lange bekannt

Digitized by Google

aber doch noch nicht hinreichend studirt ist, wird erst weiter unten eingehend zur Sprache gebracht werden können.

e) Sichelförmige Krümmung der Blattflächen, hervorgerufen durch Heliotropismus.

An den Blättern der *Campanula persicifolia* zeigt sich noch ein anderes durch die Beleuchtung hervorgerufenes Phänomen. Die Blätter, welche in Folge der gleichmässigen, vom Zenith her erfolgenden Beleuchtung ihre ursprüngliche regelmässige Anordnung beibehalten haben, sind vollkommen monosymmetrisch, hingegen haben Blätter, die nicht nur vom Zenith, sondern auch von einer Seite her constantes, starkes (zerstreutes) Licht empfangen, eine mehr oder minder deutliche asymmetrische Gestalt angenommen; ihre Spreiten wurden, und zwar in der Ausbreitungsebene, sichelförmig gekrümmt. Der gegen das einseitige Licht hingewendete Blattrand wurde concav, der entgegengesetzte convex. Die Erscheinung erklärt sich am einfachsten als eine Form des positiven Heliotropismus des Blattes. Der Lichtrand des Blattes wurde im Vergleiche zum Dunkelrande in seiner Längenentwicklung gehemmt. Dabei bleibt die fixe Lichtlage erhalten.



Tannenkeimlinge, *A* Grundriss der Blätter. Der Pfeil gibt die Richtung des Vorderlichtes an. *B* Perspectivische Ansicht eines etwas vorgeneigt aufgestellten Keimlings. *c c* Cotylen, welche durch das Vorderlicht positiv heliotropisch gekrümmt wurden und in Folge dessen Sichelform annahmen. c^1 ein Cotyledon, der in der Richtung des Vorderlichtes stand, und desshalb ungekrümmt blieb.

Hier haben wir wieder einen Fall zweifacher Reaction des Blattes gegen das Licht vor uns, wie bei der Lichtwärtsverschiebung der Blätter: das Zenithlicht bedingt die fixe Lichtlage, das Vorderlicht die sichelförmige Krümmung der Blätter. In beiden Fällen ist es das stärkste zerstreute, vom Zenith einfallende Licht, welches die fixe Lichtlage hervorruft, das schwächere constante Seitenlicht, welches das Blatt zum positiven Heliotropismus zwingt, der selbst wieder sich in zwei Formen äussern kann; in einer Verschiebung der Blätter oder in einer sichelförmigen Krümmung der Blattflächen. In dem hier kurz beschriebenen Falle finden wir diese beiden Wirkungen des positiven Heliotropismus häufig neben einander; je stärker aber die Verschiebung ist, desto schwächer ist die sichelförmige Krümmung der Blattfläche.

Die Erscheinung der sichelförmigen Krümmung der Blattfläche in Folge positiven Heliotropismus ist gar nicht so selten und mag wohl schon manchmal beobachtet worden sein, ist aber meines Wissens niemals eingehender studirt worden, nur Sachs[1] macht die gelegentliche Bemerkung, dass die Blätter von *Fritillaria imperialis* sich so gegen das stärkste Licht krümmen, dass die Krümmungsebene mit der Ausbreitungsebene

[1] Lehrbuch, 3. Aufl., p. 46. S. auch den ersten Theil dieser Monographie, p. 168.

Digitized by Google

zusammenfällt. Die Beleuchtungsverhältnisse wurden von dem Autor nicht geschildert. Ich habe auch nicht Gelegenheit gehabt, an diesen Pflanzen diesbezügliche Beobachtungen anzustellen, möchte aber nach meinen anderweitigen Beobachtungen annehmen, dass, wenn die bezeichnete Erscheinung mit der von mir constatirten Sichelkrümmung identisch ist, die genannten Blätter sich unter dem Einflusse von zwei dominirenden Lichtintensitäten befanden, von welchen die schwächere die Sichelkrümmung bewirkte.

An Scabiosen, die an Waldrändern stehen, oder sonst ausser Zenithlicht noch starkes Seitenlicht bekommen, und zwar an *S. (Knautia) sylvatica* und *S. (Succisa) pratensis* habe ich die Sichelkrümmung der Blätter häufig sehr schön ausgeprägt gefunden. Am schönsten zeigt sich die Erscheinung, wenn eine Reihe von Blattpaaren in der Richtung des Vorderlichtes, die zweite in der darauf senkrechten Richtung gestellt ist; dann sind die Blätter der ersteren ganz normal (monosymmetrisch), die der letzteren stark sichelförmig, und oft auch stark nach vorne verschoben. Stehen alle vier Blattreihen schief gegen das Vorderlicht, so sind nicht selten wohl alle Blätter sichelförmig gekrümmt, aber nur ganz schwach. Auch an Stellarien mit aufrechten oder aufstrebenden Stengeln, welche an Hecken, Waldrändern und ähnlichen Orten wachsen, z. B. an *St. graminea* L., *uliginosa* Murr., *glauca* With. etc. habe ich die Sichelkrümmung der Blätter in oft sehr prägnanter Ausbildung gesehen.

Den schönsten Fall sichelförmiger Krümmung der Blätter fand ich an Keimlingen der Tanne *(Abies pectinata)*. Stehen dieselben am Waldesrande oder auf einer bewaldeten geneigten Fläche, dann zeigt jedes Individuum die genannte Erscheinung. Ich habe dieselbe auf meinen Excursionen wohl an Hunderten von Exemplaren gesehen. Die Cotylen stehen in Folge des auf sie wirkenden Zenithlichtes horizontal und sind sowohl nach der Lichtseite verschoben, als sichelförmig gekrümmt. Auch an zweijährigen Tannenpflänzchen findet man manchmal noch eine Andeutung der hier genannten Form und Anordnung der Blätter. (S. Fig. 2.)

f) Eintritt der fixen Lichtlage.

Ich theile zunächst meine an *Cornus mas* angestellten Beobachtungen mit. Die Blätter verändern ihre ursprüngliche Lage und nehmen, noch lange bevor sie völlig ausgewachsen sind, die fixe Lage an. An verticalen, allseits dem Lichte frei ausgesetzten Sprossen stehen die jungen Blätter anfänglich aufrecht. Sie neigen sich dann in der Richtung ihrer Mediane so nach unten, dass die morphologischen Oberseiten nach oben gerichtet sind, und stellen sich sodann horizontal. Das Blatt hat nunmehr durchschnittlich $^2/_3$ seiner normalen Länge erreicht. Wendet man nun den Spross künstlich in der Weise, dass die Blätter mit der Horizontalen einen beträchtlichen Winkel einschliessen, so nehmen die Blätter eine neue fixe Lichtlage an; man kann dies wiederholen und so lange die Annahme neuer Lichtlagen hervorrufen, bis das Längenwachsthum des Blattes beendigt ist. An schiefen Ästen von *Cornus mas* stehen die jungen Blätter anfänglich nicht vertical, sondern in der Richtung des Sprosses, krümmen sich hierauf schwach (negativ geotropisch) nach aufwärts, breiten sich aus und drehen sich seitlich in die fixe Lichtlage, nachdem sie gleichfalls etwa $^2/_3$ der normalen Länge erreicht haben. Nunmehr sind sie durch Veränderung ihrer Lage so lange befähigt, neue fixe Lichtlagen anzunehmen, bis ihr Längenwachsthum stille steht.

Um genauer, als es durch den Augenschein möglich ist, beurtheilen zu können, ob die Blätter noch vor Beendigung des Längenwachsthums die fixe Lichtlage annehmen, wurde tief unterhalb des zu beobachtenden Blattes an einer nicht mehr wachsenden Stelle des Stengels ein aus Blumendraht gemachtes Kreuz befestigt und so gerichtet, dass es die Lage des zu beobachtenden Blattes genau markirte. Wenn das Blatt seine Lage verändert hatte, wurde das Drahtkreuz so gebogen, dass es die neue Lage anzeigte und so lange mit dieser Procedur fortgefahren, als sich noch Lageveränderungen nachweisen liessen. Da der tragende Stengel, wie nebenher angestellte Versuche lehrten, während der Beobachtungszeit seine Lage nicht veränderte, so konnte mit Hilfe des Drahtkreuzes der Zeitpunkt bestimmt werden, in welchem die fixe Lichtlage angenommen wurde. Als das Blatt seine Lage nicht mehr änderte, hatte es eine Länge von 43^{mm} erreicht, es wuchs aber noch bis zu einer Länge von 64^{mm} heran. Es wurden noch mehrere andere Versuche theils an demselben Strauch, theils an anders situirten Sträuchern derselben Art angestellt, die ähnliche Resultate ergaben, also zeigten, dass die fixe Lichtlage des Blattes lange vor Beendigung des Blattwachsthums erreicht wird, und die weiter lehrten,

Digitized by Google

dass im schwachen Lichte zur Entwicklung gekommene Blätter später die fixe Lichtlage annehmen, als stark beleuchtete, ein bei vielen anderen Pflanzen wiedergefundenes Verhältniss.

Die jungen Blätter von *Corylus Avellana* stehen an anfänglich passiv nach der Lichtquelle überhängenden Internodien (s. oben p. 28). Wenn die Blätter etwas über die Hälfte ihrer normalen Länge erreicht haben, richtet sich der tragende Spross negativ geotropisch auf, und mit ihm erhebt sich selbstverständlich auch das Blatt; nun hebt, beziehungsweise senkt und dreht sich das Blatt nach und nach in die fixe Lichtlage, welche unter mittleren Beleuchtungsverhältnissen erreicht ist, wenn es auf etwa $^2/_3$ der normalen Länge gekommen ist. Ich hebe aus meinen am Haselstrauche angestellten Beobachtungen eine heraus, um zu zeigen, dass das Blatt ausser geotropischen Hebungen unter Umständen auch Senkungen in Folge des eigenen Gewichtes erfährt, die aber begreiflicherweise nur so lange währen können, als der Blattstiel noch weich und plastisch, also noch nicht oder erst in so geringem Grade negativ geotropisch ist, dass er die Last der Lamina nicht zu heben im Stande ist. Der betreffende Spross war in seinem unteren Theile vertical aufgerichtet, nur etwas positiv heliotropisch vorgeneigt; der Sprossgipfel war passiv gegen das Licht gewendet und stand, wie das beobachtete Blatt, etwa horizontal. Letzteres hatte, den Blattstiel miteingerechnet, eine Länge von 14^{mm}. Bei der weiteren Entwicklung senkte sich das Blatt blos in Folge seines Gewichtes bis es mit der Horizontalen einen Winkel von etwa 30° einschloss. Nunmehr hatte es eine Länge von 39^{mm}. 52^{mm} lang geworden, stand es an dem mittlerweile geotropisch aufgerichteten Internodium horizontal und erreichte bei einer Länge von 58^{mm} die fixe Lichtlage. Blattstiel und Mittelrippe standen nunmehr etwa 10° unter der Horizontalen und die Spreite war gegen das einseitig auffallende Licht so weit vorgeneigt, dass sie mit der Horizontalebene einen Winkel von beiläufig 15° einschloss. In dieser Lage verharrte das Blatt und erreichte eine Länge von 89^{mm}.

Es geht aus diesen und zahlreichen anderen Beobachtungen, die sowohl an krautigen als an Holzgewächsen aus den verschiedensten Abtheilungen des Systems angestellt wurden, hervor, dass das Blatt seine fixe Lichtlage erreicht, lange bevor es ausgewachsen ist, und ihm desshalb bei etwaigen, durch äussere Umstände veranlassten Veränderungen der eigenen Lage oder der Beleuchtung noch lange die Möglichkeit gegeben ist, eine neue passende fixe Lichtlage anzunehmen.

Einige besondere einschlägige Beobachtungen mögen hier noch Platz finden. Wurzelblätter von *Plantago media* hatten die fixe Lichtlage schon mit 31^{mm} Länge angenommen. Das beobachtete Blatt erreichte aber eine Länge von 140^{mm}. Bei *Plantago lanceolata* wurde die fixe Lichtlage eines Wurzelblattes erst erreicht, nachdem es 92^{mm} lang geworden war. Das Blatt wuchs nur mehr um 23^{mm} in die Länge. — Laubblätter von *Galium verum*: Fixe Lichtlage bei 10^{mm} Länge. Länge des ausgewachsenen Blattes 41^{mm}. — *Hieracium Pilosella*, Wurzelblätter, auf sonnigen Standort erwachsen: Fixe Lichtlage erreicht mit 11^{mm}. Ausgewachsenes Blatt 39^{mm} lang. Wurzelblätter derselben Pflanze, im tiefsten Waldesschatten zur Entwicklung gekommen. Fixe Lichtlage bei 21^{mm} Länge. Ausgewachsenes Blatt 52^{mm} lang. — Bei *Viburnum Lantana* wird die fixe Lichtlage gewöhnlich erreicht, wenn das Blatt $^1/_2$ bis $^2/_3$ der völligen Länge erreicht hat. An Spättrieben (Mitte August) dieses Strauches machte ich indess die Beobachtung, dass Blätter, welche 18—24^{mm} lang waren, schon die fixe Lichtlage angenommen hatten. Ausgewachsene Blätter desselben Sprosses hatten eine Länge von mehr als 100^{mm} erreicht. Auch an Eichen und Weissbuchen machte ich ähnliche Wahrnehmungen. Während ich an in tiefem Waldesschatten zur Entwicklung gekommenen Blättern gewöhnlich ein spätes Eintreten der fixen Lichtlage beobachtete, namentlich im Vergleiche mit Pflanzen derselben Art auf lichtreichen Standorten, fand ich die Blätter von *Hedera Helix* sowohl an schattigen, als sonnigen Standorten schon in sehr frühen Entwicklungsstadien in fixer Lichtlage.

g) Zustandekommen der fixen Lichtlage.

Es ist ganz leicht, sich das Zustandekommen der Lichtkrümmungen von Stengeln und Wurzeln klar zu machen. Hingegen ist es mit grossen Schwierigkeiten verbunden, die fixe Lichtlage der Blätter zu deuten. Indem das Licht das Wachsthum eines Stengels einseitig hemmt oder das einer Wurzel einseitig fördert, krümmt sich der erstere dem Lichte zu, die letztere vom Lichte weg und beide kommen unter den günstigsten Bedingungen des Heliotropismus schliesslich in die Richtung der einfallenden Strahlen. Bei den Blättern ist das Ziel

Digitized by Google

der Bewegung im Lichte ein anderes. Dieselben stellen sich schliesslich senkrecht auf das wirksame Licht, und so gewinnt es den Anschein, als wäre weder positiver noch negativer Heliotropismus beim Zustandekommen der fixen Lichtlage betheiligt.

Den ersten Versuch, die natürliche Richtung der Blätter zu erklären, unternahm Bonnet.[1] Dem genannten Autor wird gewöhnlich nachgesagt, er wäre in dieser seiner Erklärungweise ganz teleologisch vorgegangen, indem er behauptet habe, dass die Unterseite der Blätter bestimmt sei, Thau aufzufangen und sich gewissermassen instinctmässig nach dem Boden wende.[2] Bonnet's Erklärungsversuch ist im Grunde doch ein mechanischer. Er sagt, dass die Unterseite des Blattes die Fähigkeit habe, namentlich in der Nacht, Feuchtigkeit einzusaugen, wodurch eine Verkürzung der Unterseite der Blätter bewirkt werde, welche diese Organe nach abwärts richte; die Oberseite erfahre aber durch die Wärmewirkung der Sonne eine Zusammenziehung, in Folge welcher das Blatt sich aufzurichten bestrebe. Während des Tages wird das Blatt nach dieser Vorstellung aufgerichtet, während der Nacht, in Folge der Thauaufsaugung seitens der unteren Blattfläche so horizontal gestellt, dass die natürliche Oberseite gegen oben gekehrt ist. Diese Erklärung ist für die damalige Zeit gewiss eine sinnvolle. Ihre thatsächliche Begründung erscheint uns freilich sehr mangelhaft; indess ist dieselbe heute doch nicht so gänzlich falsch als sie vor einigen Decennien erschien, wo eine Thauaufsaugung durch die Blätter völlig geläugnet wurde, während sie uns heute auf Grund erneuerter Beobachtungen ganz plausibel erscheint. Da indess die Wasseraufnahme durch das Mesophyll, wie wir nunmehr genau wissen, eine Dehnung des betreffenden Gewebes und nicht eine Zusammenziehung desselben bedingt, so ist Bonnet's Auffassung gegenstandslos geworden.

Der geniale Dutrochet[3] trat auch bezüglich dieser schwierigen Frage rasch auf die richtige Bahn. Knight's Entdeckung des Geotropismus führte ihn zu einer neuen Erklärung der Bonnet'schen Versuche. Er nahm die Blätter als geotropisch an, und fand dies auch bei den später unternommenen Rotationsversuchen bestätigt. Auch nahm er einen Einfluss des Lichtes auf die Stellung der Blätter an, welcher diese befähigen soll, entweder die morphologische Oberseite oder die entgegengesetzte dem Lichte zuzuwenden. Merkwürdigerweise übersah er die active Betheiligung der Spreite bei der Annahme der Lichtlage und glaubte, dass alle Bewegungen der Blätter von dem Stiele ausgehen. Auch glaubte er, dass die Umkehrung von Blättern, welche in widernatürliche Lage gebracht wurden, auf Grund von Organisationseigenthümlichkeiten der Pflanze erfolge.

Den nächsten Versuch einer Erklärung der fixen Lichtlage der Blätter unternahm Frank. Er hielt sich an das Äusserliche der Erscheinung und glaubte hier eine neue Form des Heliotropismus (und des Geotropismus) annehmen zu müssen, welcher er den Namen Transversalheliotropismus gab, und der dahin führen soll, die Organe senkrecht auf die Lichtstrahlen zu stellen. Die Grundideen jener Hypothese wurden im historischen Theile dieser Monographie[4] dargelegt und daran die kritischen Bemerkungen von de Vries geknüpft, welcher den Beweis erbrachte, dass man weder für die Stengel, noch für die Blätter Transversalheliotropismus anzunehmen genöthigt sei.

Auch Hofmeister[5] hat sich mit der Frage der Lichtstellung der Blätter beschäftigt. Höchst bemerkenswerth ist seine Angabe, dass die obere Blattfläche im starken Lichte begünstigt wächst, also negativ heliotropisch sei; hierin findet er ein sehr einleuchtendes Princip, um das Wenden der oberen Blattseiten nach dem Lichte zu erklären.

In der eingehendsten Weise hat de Vries[6] diesen Gegenstand erörtert und zunächst den angeblichen Transversalheliotropismus vollständig wiederlegt. Er hat das grosse Verdienst, die Bedeutung der

---

[1] Nutzen der Blätter, Boeckh'sche Übersetzung. Ulm 1803, p. 60 ff.

[2] Vergl. z. B. de Vries, Über einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzentheile, in Sachs' Arbeiten, I, p. 225.

[3] Mém. pour servir à l'hist. anat. Vol. II, 53, 96, 109.

[4] Erster Theil, p. 164—166.

[5] Pflanzenzelle, p. 293 ff.

[6] L. c. p. 240—267.

Digitized by Google

Belastung, auf welche schon Hofmeister hingewiesen hatte, für die Lageveränderungen der Blätter richtig erkannt und weiter gezeigt zu haben, dass sich viele Richtungsänderungen der Blätter durch negativen Geotropismus, durch Heliotropismus (de Vries fand die Blätter oder Blatttheile in manchen Fällen schwach positiv, niemals negativ heliotropisch), longitudinale Epinastie und longitudinale Hyponastie erklären lassen. Die feste Beziehung zwischen der Richtung des einfallenden Lichtes und der Lage des Blattes hat de Vries nicht berücksichtigt, und konnte desshalb auf die Lösung der Frage, warum das Blatt, indem es sich senkrecht auf ein Licht bestimmter Intensität stellt und nunmehr in fixer Lage verharrt, nicht eingehen.

Ehe ich versuche, die Betheiligung äusserer Kräfte und einige in der Organisation des Blattes begründeter Eigenthümlichkeiten beim Zustandekommen der fixen Lichtlage des Laubblattes darzulegen, erscheint es nothwendig, vorerst einige dieser äusseren und inneren Einflüsse auf den genannten Vorgang im Einzelnen zu besprechen, da in dieser Beziehung noch manche Lücke in unseren Kenntnissen zurückgeblieben ist, und manche ältere Thatsachen in der neueren Behandlung des Gegenstandes unberücksichtigt gelassen oder nicht genügend gewürdigt wurden, so z. B. der negative Heliotropismus der Blattspreite, welcher von Hofmeister behauptet, von de Vries aber gar nicht weiter in Betracht gezogen wurde; ja nach den Auseinandersetzungen des letztgenannten Physiologen gewinnt es den Anschein, als wenn das Licht bei dem Zustandekommen der fixen Lichtlage gar nicht oder doch nur in so geringem Grade betheiligt wäre, dass nur kleine Richtungsänderungen von demselben ausgehen können, und doch lehrten die oben mitgetheilten Beobachtungen über die fixe Lichtlage der Blätter, dass das Licht hierbei den Ausschlag geben müsse; denn es wäre sonst nicht verständlich, warum die Blätter in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle sich gerade senkrecht auf das stärkste zerstreute Licht stellen, und dabei doch die verschiedensten Lagen gegen den Horizont anzunehmen vermögen.

Dass das Gewicht des Blattes zu Lageveränderungen des letzteren führen kann, wurde schon oben in einem Beispiele dargethan (s. p. 50). Es wurde gezeigt, wie ein Blatt von *Corylus Avellana* einfach durch sein Gewicht aus der horizontalen in eine abwärts geneigte Lage kam. Diese Senkung des Blattes war nur zu einer Zeit, in welcher die Gewebe des unteren Blattstieltheiles noch weich und plastisch waren, möglich. In dieser Entwicklungsepoche kömmt, namentlich bei deutlich oder langgestielten Blättern eine Lageveränderung in Folge des Blattgewichtes nicht so selten vor. Indem Blätter aus der aufrechten Stellung in eine geneigte Lage übergehen, werden dieselben, was auch immer die Ursache der Lageveränderung sein mag (z. B. negativer Heliotropismus oder longitudinale Epinastie) in dieser Abwärtsbewegung durch das Gewicht des Blattes unterstützt; hingegen muss bei entgegengesetzten Bewegungen das Gewicht des Blattes überwunden werden. Hierüber sind von de Vries besondere Versuche angestellt worden, welche lehrten, dass z. B. die Last der Spreite Aufwärtsbewegungen der Blätter verringerte.[1]

Ein sehr wichtiger, hiehergehöriger Fall ist die Drehung decussirter Blätter in eine Ebene, hervorgerufen durch Belastungsverhältnisse. Die vierreihige Anordnung der Blätter geht bei vielen Pflanzen, namentlich bei schiefen oder wagrechten Ästen von Sträuchern und Bäumen in die zweireihige über. Dabei sind zwei Fälle wohl auseinanderzuhalten. Es drehen sich entweder blos die Blätter, oder mit ihnen die Internodien. Den ersten Fall sieht man auf das Schönste bei *Acer campestre*, den letztern bei *Cornus mas* ausgeprägt. Intermediär verhält sich *Ligustrum vulgare*; die Internodien bleiben entweder gänzlich untordirt oder sie zeigen nur eine schwache Drehung. Hier soll nur von jenen Fällen die Rede sein, wo die Drehung der Blätter mit einer Torsion der Stengelglieder verbunden ist. Frank hat den Zusammenhang zwischen der geänderten Blattstellung und der Torsion der Internodien zuerst constatirt[2] und nach Versuchen, welche mit im Dunkeln befindlichen Sprossen von *Deutzia scabra* angestellt wurden, die Überzeugung gewonnen, dass die Drehung der Blätter und Internodien unabhängig vom Lichte erfolgt, sich sogar an etiolirten Sprossen vollzieht. In der Erklärung dieser Thatsachen ist er weniger glücklich gewesen. Er sieht wohl ganz richtig die Schwerkraft als die Ursache dieser

---

[1] L. c. p. 262 ff.

[2] Die natürliche wagrechte Richtung etc. p. 15 (nach Beobachtungen an *Philadelphus* und *Deutzia*).

Digitized by Google

Drehungen an, glaubt aber, dass die Gravitation auf das Wachsthum der Internodien orientirend wirke, dabei die Drehung der letzteren vollziehe, wobei die Blätter nur passiv ihre Lage ändern. Weit einfacher, klarer und überzeugender hat de Vries die Sache dargestellt.[1] Nach den Experimenten dieses Physiologen unterbleibt die Drehung des Internodiums bei horizontalen Zweigen von *Deutzia crenata, Philadelphus hirsutus* und *Rhodotypus kerrioides*, wenn das obere Blatt eines vertical gestellten Blattpaares zur Zeit, wenn die Torsionen beginnen, entfernt wird, sich hingegen einstellt, wenn das untere Blatt eines solchen Paares rechtzeitig weggeschnitten wird. Der Autor zieht aus diesen Beobachtungen folgenden Schluss: „Es geht hieraus hervor, dass das obere Blatt entweder ein grösseres Gewicht oder doch ein grösseres mechanisches Moment hat, als das untere, und dass die hiedurch entstehende, auf verschiedenen Seiten ungleiche Belastung die Ursache der Torsion (der Internodien) ist.“ Ich habe die Versuche an *Cornus mas* und *C. sanguinea* wiederholt, auch in verschiedener Weise abgeändert und bin genau zur selben Auffassung gelangt. Nur möchte ich bemerken, dass allerdings an etiolirten Trieben es stets die Belastungsverhältnisse sind, welche die verticalen Blattpaare, d. h. jene Paare, deren Glieder ihrer Anlage nach vertical über einander zu stehen kommen, ausschliesslich in die wagrechte Lage bringen, nicht aber stets an solchen Trieben, welche unter dem Einflusse des Lichtes stehen. Hier kann das Licht durch positiven Heliotropismus eben so gut, als durch das Übergewicht des oberen Blattes, die Drehung der Blätter eines verticalen Paares und damit die Drehung des Internodiums veranlassen. Ja, ich möchte glauben, dass der gewöhnliche Fall der ist, dass die Blätter eines verticalen Paares sich im labilen Gleichgewichte befinden, welches durch positiven Heliotropismus des Blattstieles gestört wird, wodurch die Drehung des Blattpaares eingeleitet wird. Nach der Darstellung von de Vries[2] gewinnt es den Anschein, als würde die Zweireihigkeit ursprünglich decussirt angeordneter Blätter nur an horizontalen Ästen stattfinden, und als müsste dieselbe stets mit Horizontalstellung der Blattspreite verbunden sein. Allein dies ist nicht allgemein richtig. Auch an schiefen Ästen kann die Zweireihigkeit auftreten, selbst verbunden mit Drehung der Internodien, und auch an horizontalen Trieben können die Blätter schief in einer Ebene angeordnet sein. Beide Beobachtungen lehren, dass die mechanische Drehung der Blattpaare durch äussere Kräfte, wie sich später zeigen wird, durch das Licht, sistirt werden kann, die Drehung also nicht stets zur Gleichgewichtslage der Blätter eines Paares führt. Ich stütze mich hierbei hauptsächlich auf Versuche, welche mit *Cornus mas* und *sanguinea* angestellt wurden.

Dass die durch Belastungsverhältnisse hervorgerufenen Lageveränderungen der Blätter oft ein complicirtes Bild darbieten, sieht man besonders an Sprossen, an denen Blätter sehr ungleicher Entwicklung stehen. Kehrt man einen solchen Spross, z. B. von *Acer Pseudoplatanus*, um, so dass die Unterseiten der Blätter nach oben zu liegen kommen, so verharren die jüngsten Blätter lange Zeit und die ältesten, nicht mehr wachsenden, constant in der angenommenen Lage, während die übrigen, im starken Wachsthum befindlichen Blätter in sehr verschiedener Weise sich wenden. Die jüngsten Blätter bestehen anfänglich aus spannungslosen Geweben und folgen dem Zuge des eigenen Gewichtes; aber auch später, wenn die geotropische Krümmungsfähigkeit eintritt, kann selbe nicht gleich äusserlich zur Geltung kommen, weil das Gewicht der nach abwärts hängenden Blätter zu überwinden ist. Dass die schon ausgewachsenen Blätter sich nicht mehr aufrichten, ist nach dem Vorhergegangenen (vgl. oben p. 49 u. 50) eigentlich selbstverständlich. Innerhalb 1—2 Tagen boten an dem Versuchszweige die Blätter mittleren Alters folgendes Verhalten dar. Die jüngeren, deren Stiel 19—22^{mm} mass, und deren Spreite 44—47^{mm} lang und 37—40^{mm} breit war, drehten sich einfach so um, dass die oberen Blattseiten wieder gegen das Licht gekehrt waren; an der Drehung nahm der ganze Blattstiel Antheil, da er noch in seiner ganzen Länge wuchs. Die älteren Blätter, deren Stiel 30—35^{mm} und deren Spreite nach der Länge 89—95^{mm}, nach der Breite 79—89^{mm} mass, drehten sich schief nach aufwärts, und zwar am oberen Ende des Blattstieles, welches allein noch wuchs. Die Aufwärtskrümmung der erstgenannten Blätter in einer Verticalebene ist in erster Linie auf negativen Geotropismus zu setzen. Positiver Heliotropismus und wahrscheinlich auch Epinastie unterstützten

[1] L. c. p. 273 und 274.
[2] L. c. p. 273.

Digitized by Google

diese Bewegung. Da das Licht im Versuche constant vom Zenith einfiel, so wirkten hier alle inneren und äusseren, beim Wachsthum betheiligten Kräfte im Sinne der Lothlinie, und da auch die Belastung durch die Hälften der Spreiten eine beiderseits gleiche war, so wurde die Hebung des Blattes in der Richtung der Verticalen gar nicht gestört. Trägt man an so orientirten Blättern die Blatthälften einseitig ab, oder beschwert man die Blatthälften einseitig in passender Weise, so bewegen sich die Blätter nicht in verticaler Richtung, sondern schief aufstrebend dem Lichte zu, indem jedes sich aufrichtende Blatt nach der schweren Seite hin abwärts geneigt wird. Die früher genannten Blätter, deren Blattstiele nur mehr am oberen Ende wuchsen und die, wie mitgetheilt, sich schief dem Lichte zuwendeten, standen im Beginne des Versuches selbst so geneigt, dass man eine obere und untere Blatthälfte unterscheiden konnte, und so machte sich der einseitige Zug bei ihrer Aufrichtung bemerkbar.

Durch das Übergewicht einer Blatthälfte kommen häufig Torsionen des Blattstieles zu Stande. Ich habe dies besonders schön bei *Prunus avium* gesehen. Die Stiele der Kirschblätter sind oft sogar mehrfach um ihre Axe gedreht, und ich kann mir diese Erscheinung nur durch die Annahme erklären, dsss ein einseitiger Zug ein ungleiches Wachsthum inducirte, welches das Organ befähigt, über die Gleichgewichtslage hinaus sich weiter zu krümmen.

Der negative Geotropismus der Blätter wurde von Dutrochet[1] aufgefunden, welcher durch Rotationsversuche ähnlicher Art, wie sie zuerst Knight zum Nachweis der geotropischen Eigenschaften der Stengel und Wurzel ausführte, zeigte, dass sich jene Organe bei gleichzeitiger Wirkung der Schwerkraft und Centrifugalkraft nach der Resultirenden dieser beiden Kräfte stellen. Ferner hat Frank[2] an Blättern negativen Geotropismus constatirt. Sehr eingehend hat sich mit diesem Gegenstande de Vries[3] beschäftigt. Er zeigte, dass namentlich die Blattstiele und die Blattrippen negativ geotropisch sind. Ich habe in dieser Richtung die Blätter von *Ampelopsis hederacea*, *Vitis vinifera*, *Tropaeolum majus*, *Phaseolus multiflorus*, *Nerium Oleander*, *Syringa vulgaris*, *Celtis australis* und *Ulmus campestris* geprüft, und mich vom negativen Geotropismus derselben überzeugt. Am gestielten Blatte tritt der negative Geotropismus besonders scharf an den Stielen hervor; dass indess auch der Lamina diese Eigenschaft zukömmt, zeigen die sitzenden Blätter. Die Fähigkeit des Blattes, unter dem Einflusse der Schwerkraft sich aufzurichten, tritt frühzeitig auf, lange bevor die Blätter ihre fixe Lichtlage angenommen haben, eine, wie ich glaube, zuerst von mir constatirte Thatsache.[4]

Ganz junge, aus der Knospe tretende Blätter stehen anfänglich in der Richtung des tragenden Sprosses, sind in dieser Zeit noch weich, spannungslos und werden später erst geotropisch. Man sieht dies am schönsten an schiefstehenden Sprossen, z. B. von *Cornus mas*, wo die Blätter anfänglich genau in der Richtung des tragenden Sprosses stehen, also eine ganz passive Lage einnehmen und später erst mehr oder minder deutlich sich aufrichten. An verticalen Sprossen oder bei grundständigen Blättern lassen sich diese beiden Stadien: ursprüngliche passive und geotropische Stellung nicht unterscheiden, weil das Blatt schon anfänglich vertical steht. Die geotropische Aufrichtung tritt in manchen Fällen erst sehr spät ein, z. B. bei Blättern von *Rubus fruticosus*, die oft schon mehrere Centimeter lang sind und doch noch genau in der Richtung des tragenden Sprosses stehen.

An Ulme, Zürgelbaum und Flieder tritt nicht selten der negative Geotropismus noch klar hervor, wenn das Blatt schon die fixe Lichtlage angenommen hat, nämlich an nach abwärts gekehrten, einseitig beleuchteten Sprossen. Die Blätter stehen hier mit den tragenden Sprossen in einer Ebene, die Spitzen der Blätter weisen nicht, wie es ihrer anfänglichen Anordnung entspräche, nach unten, sondern mehr oder minder deutlich nach oben, indem die Blätter in der Ebene der fixen Lichtlage in Folge einer deutlich wahrnehmbaren, oft scharf ausgesprochenen, negativ geotropischen Krümmung nach aufwärts gedreht

[1] Mém. pour servir ect., Vol. II, p. 53.
[2] L. c. p. 46.
[3] L. c. p. 249, 251.
[4] S. Wiesner, Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze. Festschrift der k. k. zool. bot. Gesellschaft. Wien, 1876.

Digitized by Google

wurden. Aus dieser Wahrnehmung geht hervor, dass der negative Geotropismus der Blätter lange anwähren kann und auch zur Zeit der Annahme der fixen Lichtlage noch wirksam ist. Das lehren indess auch in fixer Lichtlage sich bereits befindliche noch wachsende Blätter, welche, dem Einfluss des Lichtes entzogen, sich noch aufrichten, wenn dies die Belastungsverhältnisse zulassen.

Auf den positiven Heliotropismus der Blätter wurde hier schon mehrfach aufmerksam gemacht. Die Thatsache ist schon längere Zeit bekannt und es haben, so viel ich weiss, zuerst Sachs [1] und Hofmeister [2] auf diese Erscheinung hingewiesen; ersterer constatirte denselben an den Blättern normaler Sprosse von *Tropaeolum majus*, während letzterer nur mit abgeschnittenen Blattstielen von *Tropaeolum* und Epheu operirte, und beide machten, indess ohne weitere Detailangabe, auf das häufige Auftreten des positiven Heliotropismus an den Blattstielen aufmerksam. Auf de Vries' Beobachtungen, den positiven Heliotropismus der Blätter betreffend, ist schon oben (p. 52.) hingewiesen worden.

Nach dem letztgenannten Physiologen wäre der positive Heliotropismus der Blätter nur ein schwacher, welcher die Epinastie nicht zu überwinden vermag und mithin für die Richtung des Blattes nicht ausschlaggebend sei; in vielen Fällen mache sich an Blättern gar kein Einfluss des Heliotropismus bemerklich.[3] Ich will meinen oben schon mitgetheilten Beobachtungen hier noch einige andere beifügen, welche zeigen, dass dem positiven Heliotropismus der Blätter doch eine grössere Wirksamkeit zufällt, als von de Vries eingeräumt wird. Bei etiolirtem *Phaseolus multiflorus* reicht ganz schwaches Licht, wie es in einer Entfernung $=2^{m}$ von der Normalflamme gespendet wird, aus, um starke positive Lichtbeugungen der Blätter hervorzurufen. Auch an normalen Exemplaren dieser Pflanze tritt erkennbarer positiver Heliotropismus unter diesen Beleuchtungsverhältnissen ein. Bei der gleichen Beleuchtung sind die Stiele von *Tropaeolum majus*, *Vitis vinifera*, *Ampelopsis hederacea* noch stark positiv heliotropisch. Nach diesen und zahlreichen anderen Beobachtungen, welche sowohl an sitzenden als gestielten Blättern angestellt wurden, sind die Blätter in der Regel positiv heliotropisch, namentlich zur Zeit, wenn sie am stärksten negativ geotropisch sind. Besonders deutlich tritt diese Eigenschaft an etiolirten Blättern hervor.

Dass Blattstiele und Blätter, wenn sie in der Richtung vom vorderen zum hinteren Blattrande durchstrahlt werden, positiv heliotropische Krümmungen annehmen, wurde schon früher, namentlich bei Erörterung des Zustandekommens der Sichelgestalt zweiseitig mit verschieden intensivem Lichte beleuchteter Blätter hervorgehoben (s. oben p. 48 u. 49.).

Die Blätter sind auch negativ heliotropisch. Es wurde dies zuerst von Hofmeister [4] für Blätter von Moosen und Gefässpflanzen behauptet. Die Ausbreitung der Blätter im Lichte, ihre Stellung senkrecht zur stärksten Beleuchtung, endlich das stärkere Wachsthum der oberen Blattseiten bei genügend intensiver Beleuchtung führt der genannte Forscher auf negativen Heliotropismus zurück. Hingegen spricht de Vries den Blättern den negativen Heliotropismus vollkommen ab und ist bestrebt, all' die genannten Veränderungen des wachsenden Blattes als Folgen longitudinaler Epinastie hinzustellen. Hierin ist de Vries wohl zu weit gegangen. Denn nur jenes verstärkte Wachsthum an der Oberseite des Blattes, welches völlig unabhängig von äusseren Einflüssen (Licht und Schwerkraft) zu Stande kömmt, kann als Epinastie gelten, wenn diesem Begriff eine wissenschaftliche Bedeutung zukommen soll. Eine Epinastie, die nur unter dem Einfluss des Lichtes sich vollzieht, ist offenbar nichts als negativer Heliotropismus.[5] Ich werde nun zeigen, dass die Aus-

---

[1] Experimentalphysiologie, p. 41. S. auch den ersten Theil dieser Monographie, p. 263.

[2] Berichte der kön. säch. Ges. der Wiss. 1860, p. 175 ff. Pflanzenzelle, 289. S. auch den ersten Theil dieser Monographie, p. 164.

[3] L. c. p. 261.

[4] Pflanzenzelle, p. 295.

[5] Ich kann daher Sachs (Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arbeiten II, p. 238) nicht beistimmen, wenn er das durch das Licht verursachte stärkere Wachsthum der Oberseite von Organen als einen Fall von Epinastie bezeichnet. Vielmehr schliesse ich mich dort, wo er ähnliche Erscheinungen als negativen Heliotropismus anspricht (l. c. p. 259) seiner Auffassung an; denn die Begriffe Hyponastie und Epinastie haben doch nur dann einen Werth, wenn sie uns die unabhängig von äussern Einflüssen eintretende Bevorzugung des Wachsthums einer Seite eines Organs bezeichnen.

Digitized by Google

breitung der Blätter im Lichte meist durch negativen Heliotropismus erfolgt. Die Wurzelblätter kommen vertical aus dem Boden hervor und behalten in Folge von negativem Geotropismus durch längere Zeit diese Stellung. Später stellen sie sich horizontal, aber nur, wenn das Licht auf sie einwirkt, und zwar kräftiges zerstreutes, oder bei wenig lichtempfindlichen Pflanzen wohl auch directes Sonnenlicht. Hält man sie in der Periode, in der sie sich horizontal stellen, dunkel, so unterbleibt die Stellungsänderung. Es hat zuerst Frank,[1] und zwar an Wurzelblättern von *Plantago major* und *lanceolata, Capsella bursa pastoris, Primula elatior* u. m. a. das letztgenannte Factum constatirt, und auch weiter gezeigt, dass solche Blätter nur im Lichte sich horizontal stellen, letztere Erscheinung aber unrichtig, nämlich als Transversalheliotropismus gedeutet. Da die Blätter während der Ausbreitung unter dem Einflusse des Lichtes wachsen, das Wachsthum zu einer convexen Krümmung des Blattes gegen das Licht führt, so ist man offenbar berechtigt, anzunehmen, dass das Längenwachsthum des Blattes an der Lichtseite begünstigt sei, dass also hier negativer Heliotropismus vorliegt. Die Erscheinung hat mit dem negativen Heliotropismus der Stengel auch das gemeinsam, dass sie erst in späteren Entwicklungsstadien des Organs auftritt und dass zu ihrer Hervorrufung starkes (zerstreutes) Licht nothwendig ist, ferner ein Licht jener Brechbarkeit, wie es für negativ heliotropische Krümmungen der Stengel und Wurzel sich als erforderlich herausgestellt hat.

In jenen Fällen, in denen die Ausbreitung des Blattes auch unabhängig vom Lichte vor sich geht, ist selbstverständlich Epinastie als Ursache der Lageänderung anzunehmen.

Dass ein Blatt, auf zwei bezüglich der Richtung und der Intensität verschiedene Lichtarten gleichzeitig reagiren und sich in die fixe Lichtlage und gleichzeitig positiv heliotropisch stellen kann, ist oben schon dargelegt worden und es kann darin nichts Widersinniges gefunden werden, wenngleich die Annahme der fixen Lichtlage durch negativen Heliotropismus, wie weiter unten noch dargethan werden soll, bestimmt wird. Es kann also ein und dasselbe Organ gleichzeitig positiv und negativ heliotropisch sein. Noch in einer andern Art kann ein und dasselbe Organ sowohl positiv als negativ heliotropisch sein. Sehr bekannt ist es, dass die Blätter vieler Pflanzen, wenn sie von rückwärts beleuchtet werden, sich einfach der Lichtquelle zuneigen, bis sie in die Richtung der einfallenden Strahlen gekommen sind und, ihre Bewegung fortsetzend, endlich die fixe Lichtlage erreichen. Hier zeigt das Blatt zuerst positiven und dann negativen Heliotropismus. Ich will hiefür ein sehr eclatantes Beispiel anführen. Cultivirt man mit noch stark wachsenden Blättern versehene Exemplare von *Galanthus nivalis* bei völligem Ausschluss von Licht, aber unter sonst günstigen Vegetationsbedingungen, so werden die Blätter so stark hyponastisch, dass sie sich horizontal auf dem Boden ausbreiten, jedes mit seiner Oberseite den Boden berührend. Die Hyponastie hat also hier eine völlige Umkehrung der Blätter hervorgerufen: das rechts liegende Blatt drehte sich nach links aus der verticalen in die horizontale Lage, das links liegende in umgekehrter Richtung. Stellt man diese abnorm entwickelten Pflanzen in's Licht, so drehen sich die Blätter zunächst gegen das Licht, mit den Unterseiten diesem entgegen und dann in Fortsetzung dieser Bewegung wieder vom Lichte weg, bis ihre Oberseiten dem Lichte zugewendet sind und selbe schliesslich sich senkrecht auf die einfallenden Strahlen gestellt haben. Der Versuch gelingt am schönsten, wenn man das Licht vom Zenith einwirken lässt. Die Blätter erheben sich, bleiben dann in Folge von starkem negativem Geotropismus einige Zeit in verticaler Richtung stehen und nehmen später erst die fixe Lichtlage an. Bei Anwendung von künstlichem Lichte kann man sich leicht davon überzeugen, dass zur Aufrichtung schwaches Licht ausreicht, zur Annahme der fixen Lichtlage aber starkes Licht erforderlich ist.[2]

---

[1] L. c. p. 46.

[2] Sachs (Arbeiten II, p. 238) hat an den breiten Marchantia-Sprossen eine Begünstigung des Wachsthums durch das Licht an der Oberseite und eine Hemmung an der Unterseite constatirt, sträubt sich aber, weil es nach seinem Dafürhalten sonderbar klingen müsste, die Oberseite dieser Sprosse als negativ, die Unterseite als positiv heliotropisch zu bezeichnen, hier die Anwesenheit von Heliotropismus überhaupt anzunehmen. Ich fände hierin nichts Widersprechendes. Nach meiner obigen Auseinandersetzung lassen sich mehrere Thatsachen durch diese Auffassung in sehr einfacher Weise erklären, und da die heliotropischen Erscheinungen nur durch die Annahme von positiv und negativ heliotropischen Elementen, beziehungsweise Geweben, verständlich werden, so ist nicht einzusehen, warum ein und dasselbe Organ, welches positiv und negativ heliotropische Zellen, beziehungsweise Gewebe, enthält, nicht gleichzeitig positiv und negativ heliotropisch, oder je

Digitized by Google

Die Hyponastie und Epinastie der Blätter wurde in eingehender Weise von de Vries untersucht. Erstere ist bei Annahme der fixen Lichtlage der Blätter nicht im Spiele, da in der Zeit, in welcher die Blätter sich senkrecht auf das stärkste zerstreute Licht stellen, dieselben nicht mehr hyponastisch sind. Wohl aber ist die Epinastie hierbei oft betheiligt. In Betreff der Epinastie der Blätter verweise ich auf die ausführlichen Untersuchungen des genannten Physiologen, muss aber ausdrücklich bemerken, dass ich jedes stärkere Längenwachsthum der Oberseite der Blätter, welches nur unter dem Einflusse des Lichtes vor sich geht, nicht als (longitudinale) Epinastie, sondern als negativen Heliotropismus auffasse.

Ich will nun versuchen, die Annahme der fixen Lichtlage der Blätter durch das Zusammenwirken von Gewicht des Blattes, Epinastie, Heliotropismus und Geotropismus zu erklären.

Dass die Blätter unter dem Einflusse von Licht, Schwerkraft und gewissen Organisationseigenthümlichkeiten sich schief gegen das Licht stellen, oder, wie Sachs sich treffend ausdrückt, plagiotrop werden, ist von anderen Forschern, namentlich von Frank, de Vries und Sachs genügend hervorgehoben worden.

Die Eigenthümlichkeit der Blätter, schliesslich eine zum Licht unveränderliche Lage einzunehmen, hat eigentlich nur Frank und zwar durch Annahme des thatsächlich nicht existirenden Transversalheliotropismus zu erklären versucht, denn de Vries zeigte eben nur, dass die Blätter unter der Wirkung der genannten Einflüsse plagiotrop werden; dass das Licht sie zu einer fixen Lage zwingt, hat er nicht dargethan; ja es geht aus der Lectüre seiner Untersuchung sogar hervor, dass nach seiner Auffassung dem Lichte gar kein massgebender Einfluss bei Erreichung der schliesslichen Gleichgewichtslage der Blätter zufällt: läugnet er ja doch den negativen Heliotropismus der Blätter gänzlich, und ist nach seinen Beobachtungen das Blatt entweder gar nicht positiv heliotropisch oder doch nur in so geringem Grade, dass es die Epinastie des Blattes nicht zu überwinden vermag. Sachs hat sich mit der Frage des Zustandekommens der plagiotropen Stellung der Blätter nicht beschäftigt.

Aus den im Voranstehenden gegebenen Schilderungen ist ersichtlich, dass das Blatt im Laufe der Entwicklung seine ursprüngliche Richtung mit einer gegen die Verticale geneigten [1] vertauscht, so dass es sich als ein entschieden plagiotropes Organ manifestirt.

Es entsteht nun die Frage, wie es zugeht, dass die Lage des Blattes durch das Licht in der Regel sistirt wird, und in der Ruhelage die Fläche des Blattes senkrecht auf die Richtung des stärksten Lichtes zu stehen kömmt.

Ich werde die Vorstellung, die ich über das Zustandekommen der fixen Lichtlage gewann, am klarsten darlegen können an einem aufrecht gedachten, vom Zenith aus am kräftigsten beleuchteten Sprosse. Die Blätter desselben stehen anfänglich passiv, dann negativ geotropisch aufrecht, später neigen sie sich gegen den Horizont. Diese Neigung wird wohl stets durch Epinastie eingeleitet, durch negativen Heliotropismus fortgesetzt und durch das Gewicht des Blattes unterstützt, welche Kräfte alle dem negativen Geotropismus und einem etwa vorhandenen positiven Heliotropismus entgegenwirken. Dass es anfänglich Epinastie ist, welche die aufrechte Lage der Blätter aufhebt, sieht man, weil nach dem Schwächerwerden des negativen Geotropismus auch im Finstern eine schwache Tendenz der Blätter zur Ausbreitung sich kund gibt; dass aber später der negative Heliotropismus die Ausbreitung dieser Organe bedingt, ergibt sich aus dem im Dunkeln unterbleibenden Weitergange der Bewegung. Häufig sieht man, namentlich bei im Lichte sich ausbreitenden Wurzelblättern, dass dieselben, ins Dunkle gebracht, nicht nur sich nicht weiter ausbreiten, sondern sogar noch mehr oder minder deutlich, manchmal sogar sich stark geotropisch aufrichten. Dass das Gewicht des Blattes die Ausbreitung begünstigen

---

nach der Beleuchtung einmal positiv, das anderemal negativ; endlich in einem Theile (z. B. an seiner Unterseite) positiv, in einem anderen Theile (z. B. an seiner Oberseite) negativ sein könnte. Dass ein Organ in einem gewissen Sinne gleichzeitig positiv und negativ heliotropisch sein kann, wurde schon oben dargelegt. Positiver und negativer Heliotropismus könnten sich auch — es ist dies ganz gut denkbar — in einem bestimmten Organe unter bestimmten Beleuchtungsverhältnissen gleichzeitig wirksam erweisen, z. B. eben so subtrahiren, wie etwa positiver Heliotropismus und negativer Geotropismus bei einseitig beleuchteten aufrechten Keimstengeln.

[1] Nur bei constant horizontalem Einfall des Lichtes könnte die fixe Blattlage eine genau verticale sein.

Digitized by Google

muss, ist selbstverständlich. Der anfänglich kleine Winkel, den das Blatt mit der Verticalen macht, wird grösser und erreicht endlich 90°; nunmehr bleibt das Blatt stehen. In der horizontalen Lage ist in Folge der bestmöglichsten Beleuchtung des Blattes das geotropische Aufstreben desselben am meisten gehemmt, indem trotz der günstigen Lage des Organs das Gewebe, welches die geotropische Aufrichtung zu besorgen hat, wie dies bei allen negativ geotropischen Geweben der Fall ist, durch das Licht in seinem Wachsthume gehindert wird, mithin jede geotropische Aufwärtskrümmung gehemmt wird. Stellt man sich vor, dass das Blatt, sei es durch den Fortgang der negativ heliotropischen Krümmung, sei es durch sein eigenes Gewicht, unter die Horizontale sich krümmte, so gestalten sich wieder in Folge veränderter Beleuchtung die Bedingungen für den negativen Geotropismus günstiger, und das Blatt müsste gehoben werden. Dieses Spiel würde sich so lange wiederholen, als das Blatt noch wächst; es müsste also das Blatt um die horizontale Gleichgewichtslage oscilliren. Da ein solches Oscilliren thatsächlich sich nicht erweisen lässt, so muss angenommen werden, dass das Blatt entweder in der unter dem Einflusse der stärksten Beleuchtung erreichten Gleichgewichtslage verharrt, oder die Schwingungen um die Gleichgewichtslage nur ganz unerhebliche sind.

Es wird keine Schwierigkeiten machen, die Vorstellung über das Zustandekommen der fixen Lichtlage anfänglich aufrechter, vom Zenith her beleuchteter Blätter auf anders orientirte und in anderer Weise beleuchtete zu übertragen.

In erster Linie ist es also das Entgegenwirken von negativem Heliotropismus und negativem Geotropismus, welches die fixe Lichtlage bedingt. Das Gewicht des Blattes und der positive Heliotropismus spielen dabei nur eine untergeordnete Rolle. Der letztere mag bei der Aufrichtung der Blätter betheiligt sein. Ich habe nämlich an *Saxifraga sarmentosa* die Wahrnehmung gemacht, dass die Blätter sich bei sehr schwachem Oberlichte, welches wohl positiven, nicht aber negativen Heliotropismus einzuleiten vermag, rascher aufrichten, als in völliger Finsterniss, was ich auf ein Zusammenwirken von positivem Heliotropismus und negativem Geotropismus zurückführen möchte.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen und deren Discussion lässt sich bezüglich des Zustandekommens der fixen Lichtlage der Blätter folgender Satz aussprechen: Das anfänglich geotropisch aufstrebende Blatt kömmt durch negativen Heliotropismus in die günstigste Lichtlage und wird in dieser festgehalten, weil bei der nunmehr herrschenden stärksten Beleuchtung die Bedingungen für die negativ geotropische (und vielleicht auch für die diese letztere unterstützende positiv heliotropische) Aufrichtung die möglichst ungünstigsten sind.

h) Betrachtung einiger besonderer Fälle von fixen Lichtlagen.

Die fixe Lichtlage der Blätter geht in der Regel vom Blatte selbst aus und wird ohne Mitwirkung von Krümmungen des tragenden Stengels vollzogen. Ich will hier zunächst auf einige Ausnahmsfälle aufmerksam machen. Bei jungen Trieben von *Helianthus tuberosus* stellen sich die älteren Blätter genau in die fixe Lichtlage. Die Blätter des Sprossgipfels zeigen begreiflicherweise nur eine Annäherung an diese Anordnung. Der Sprossgipfel folgt, wie oben (p. 31) mitgetheilt wurde, bis zu bestimmten Grenzen dem Gange der Sonne und dabei werden die Blätter ganz passiv, nämlich blos durch die positiv heliotropische Krümmung des Stengels nahezu senkrecht auf die Richtung der Lichtstrahlen gebracht. Dieser Fall kömmt an Keimstengeln und Gipfelsprossen krautartiger Gewächse nicht selten vor. Er ist unter andern an vielen krautigen Gewächsen mit sitzenden Blättern zu finden, z. B. bei *Impatiens Balsamina* und anderen Species dieser Gattung. Doch zeigt sich hier schon ein Übergang zu dem normalen Fall. Hier nehmen die Blätter wohl die gewöhnliche fixe Lichtlage an, ändert man aber die Beleuchtung, z. B. durch Umkehrung der Sprosse, so drehen diese in Folge Zusammenwirkens von negativem Geotropismus und positivem Heliotropismus (s. oben p. 33) sich gegen die Lichtquelle und bringen die Blätter in die fixe Lichtlage, ohne dass diese ihre Lage merklich ändern. Zwingt man den Spross, seine gerade Richtung zu behalten, so wenden sich nur die am raschesten wachsenden Blätter nach und nach senkrecht zur Lichtquelle; die übrigen verharren fast passiv. Bei *Tradescantia zebrina* und *virginiana* sind es auch hauptsächlich die Krümmungen der Stengel, welche die fixe Lichtlage der Blätter her-

Digitized by Google

beiführen, wie man sich namentlich an hängenden Trieben leicht überzeugen kann. An diesen erfolgt durch Zusammenwirken von positivem Heliotropismus und negativem Geotropismus, und zwar durch Addition der Effecte (s. oben p. 33), eine Aufrichtung der Triebe nach der Lichtseite hin, wobei die Blätter vorwiegend passiv in die passende Lichtlage gebracht werden. Hindert man die Zweige, sich aufzurichten, so erfolgt die selbstständige Umdrehung der Blätter sehr unvollständig und sehr träge.

Einen besonderen Fall der Annahme einer fixen Lichtlage bieten die Blätter von *Salix babylonica* dar. An jungen, aufstrebenden Ästen sind die Blätter gleichfalls aufgerichtet; an den Hängezweigen stehen hingegen die Blätter mit der Spitze nach abwärts, wenden aber die Oberseiten dem Lichte zu. Der negative Geotropismus der Blätter ist hier nur so gering, dass er das Gewicht des Blattes nicht überwinden kann. Ein ähnliches Verhalten findet sich bei den Blättern von *Betula alba*. An aufrechten Ästen bieten die Blätter bezüglich ihrer Lage eine Annäherung an die günstige fixe Lichtlage dar; an Hängeästen sind hingegen alle Übergänge von der angegebenen Lichtstellung bis zu der an den hängenden Zweigen der Trauerweiden vorkommenden Anordnung zu beobachten. Die Umkehrung des Blattes vollzieht sich am Grunde des Blattstieles und wird durch ungleiche Belastung eingeleitet.

Einige Besonderheiten bezüglich der fixen Lichtlage habe ich bei den Grasblättern gefunden. Sowie am Halme das Knotengewebe den durch äussere Kräfte eingeleiteten Krümmungen wohl ausschliesslich dient, so zeigt sich auch eine ähnliche Localisirung an den Blättern dieser Gewächse. An der Grenze zwischen Spreite und Scheide des Grasblattes, und zwar nach aussen hin gewendet, hinter der Ligula, findet sich ein Gewebepolster vor, welcher die Neigung der Spreite eben so vermittelt, wie etwa das Knotengelenk die geotropische Aufrichtung des Halmes. Die Spreite ist bei aufrechtem Halme anfänglich aufgerichtet; die Bewegung der Lamina ist also im Ganzen eine nach abwärts gerichtete. An der Lichtseite der Halme nimmt die Spreite früher eine geneigte Lage an, als an der Schattenseite, was auf positiven Heliotropismus des genannten Polstergewebes schliessen lässt. Das Gewicht des Blattes spielt indessen bei der Abwärtsbewegung des Blattes gewiss auch eine Rolle. Die an den Schattenseiten stehenden Blätter biegen sich beim Hafer und anderen Gräsern häufig nach der Lichtseite hin um, und kehren dann die Unterseite dem Lichte zu. Eine ähnliche Umkehrung der Spreiten, jedoch durch ihre eigene Drehung veranlasst, tritt nicht selten auch an den auf der Lichtseite des Halmes stehenden Blättern ein. Einen sehr merkwürdigen Fall durch äussere Kräfte veränderter Blattstellung will ich bei dieser Gelegenheit kurz erwähnen, weil möglicherweise das Licht die Veranlassung zu seinem Zustandekommen gibt; derselbe bezieht sich auf *Phragmites communis*. Die ursprünglich nach $\frac{1}{2}$ angeordneten Blätter drehen sich an schiefen Halmen so nach abwärts, dass sie an der tiefsten Stengelkante in einer geraden Linie inserirt erscheinen. Diese Verschiebung, von welcher indess die jungen Blätter nicht betroffen werden, wird durch das Gewicht der Blätter besorgt, welche an den geneigten Halmen die tiefste Lage aufsuchen. Ob die schiefe Lage der Halme, an welchen diese Veränderung der ursprünglichen Blattstellung erfolgt, durch positiven Heliotropismus hervorgerufen wird oder durch den herrschenden Wind, konnte ich mit Sicherheit nicht entscheiden. Da aber die von mir beobachteten Halme alle nach der Lichtseite überhingen, so hat die erstere Alternative die grössere Wahrscheinlichkeit für sich.

Manche Blätter bieten gar keine Annäherung an die gewöhnliche fixe Lichtlage dar, haben vielmehr das Bestreben, sich statt senkrecht auf die Richtung des Lichtes hierzu parallel zu stellen, z. B. die Blätter der *Iris*- und *Xyris*-Arten, ferner der *Lactuca Scariola*. Über die Lage der schwertförmigen Blätter der *Iris*- und *Xyris*-Arten hat sich Sachs[1] bereits ausgesprochen. Er zeigte, dass sich diese Blätter von den gewöhnlichen Laubblättern dadurch unterscheiden, dass sie wohl bilateral, aber nicht dorsiventral sind. Statt einer flachen Ober- und Unterseite sind hier zwei flache, rechts und links liegende, symmetrisch gleichartig organisirte Seiten vorhanden, welche unter normalen Verhältnissen seitlich durch Licht- und Schwerkraft in gleicher Weise afficirt werden, wesshalb unter solchen Verhältnissen derartige Blätter vertical stehen. Die schwertförmige

[1] Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile, p. 250.

Digitized by Google

Gestalt ist nach Sachs auf innere Wachsthumsursachen zurückzuführen: die Innenkante ist stärker wachsthumsfähig als die Aussenkante, in Folge welchen Umstandes solche vertical aufstrebende Blätter ihre charakteristische Gestalt annehmen.

Weniger einfach sind die Verhältnisse bei *Lactuca Scariola*, deren Blätter auf sonnigen Standorten vertical aufgerichtet sind, worauf zuerst Dutrochet[1] aufmerksam machte. Diese eigenthümliche Blattlage wurde oftmals auch in die Diagnose dieser Pflanze aufgenommen,[2] was wohl beweist, dass dieselbe ziemlich bekannt ist. Die Blätter stehen in verticalen Ebenen in der Richtung eines radialen Stammlängsschnittes, ohne weitere Orientirung zum Lichte. Diese eigenthümliche Lage ist um so auffallender, als das Blatt dieser Pflanze ganz ausgesprochen dorsiventral erscheint. Über das Zustandekommen dieser seltsamen Lage des Blattes kann ich nichts Bestimmtes aussagen und spreche nur die Vermuthung aus, dass das Gewebe der stark entwickelten Mittelrippe in der auf die Mediane senkrechten Richtung negativ geotropisch (und möglicher Weise auch positiv heliotropisch) ist.

Schliesslich will ich hier die fixe Lichtlage des Blattes der Schlingpflanzen erörtern. Nach zahlreichen Versuchen, welche ich mit *Convolvulus sepium, arvensis, Calystegia pubescens, Ipomaea purpurea, Humulus Lupulus* u. m. a. anstellte, erreichen die Blätter dieser Gewächse die möglichst günstigste fixe Lichtlage, sie stellen sich, nach den angestellten photometrischen Proben, senkrecht auf die Richtung des stärksten zerstreuten Lichtes. Es geschieht dies — soweit ich nach eigenen Beobachtungen urtheilen kann — mit oder nach dem Stillestehen der Torsionen der Schlingstengel, niemals bevor dieselben ihr Ende erreichten.

Dass die Stengel der Schlinggewächse ausser den Windungen um die Stütze noch Torsionen um die eigene Axe machen, ging aus den Untersuchungen von Dutrochet, v. Mohl und Palm hervor, ist aber später von Darwin[3] und de Vries[4] in eingehendster Weise dargelegt worden. Über die biologische Bedeutung der Torsionen der Schlingstengel hat sich Darwin in klarer Weise ausgesprochen. Nach diesem berühmten Forscher haben die Torsionen den Zweck, die Blattbasis freizulegen, und die Blattstiele vor der Berührung mit der Stütze zu bewahren. Es ist ja auch einleuchtend, dass eine Einklemmung der Blattstiele zwischen Stengel und Stütze die Blätter selbst gefährden müsste; die Stengeltorsionen erfüllen also schon damit eine biologische Aufgabe.

Die oben (p. 38 u. 47) geschilderten Axendrehungen, hervorgerufen durch heliotropische Bewegungen der Blätter, z. B. bei *Campanula*, ferner die passive Drehung der Internodien durch Belastung seitens der Blätter bei Stengel mit decussirter Blattstellung, legen den Gedanken nahe, dass die Lageänderungen, welche die ihre fixe Lichtlage aufsuchenden Blätter annehmen, selbst die Ursachen der an Schlingpflanzen auftretenden Torsionen seien. Man wird in dieser Annahme auch durch die Wahrnehmung unterstützt, dass bei vielen Schlinggewächsen, z. B. *Convolvulus arvensis* die Stengeltorsion aufhört, wenn die Blätter ihre fixe Lichtlage erreicht haben. Diese letztere ist aber oft eine sehr merkwürdige. Die nach etwa $\frac{2}{5}$ ursprünglich angeordneten Blätter stehen an den tordirten Stengeln bei einseitiger Beleuchtung in einer Reihe über einander und wenden nunmehr ihre unter einander parallelen Blattflächen dem Lichte zu. Auch der Umstand, dass nicht windende Sprosse von Schlingpflanzen, z. B. die die männlichen Blüthen tragenden des Hopfens bei geneigter Lage gar keine anderen Torsionen zeigen, als die durch die veränderte Lage der Blätter bedingten, möchte zu beachten sein. Allein es ist hier wohl um so mehr geboten, aus vereinzelten Beobachtungen nur mit Vorsicht allgemeine Sätze abzuleiten, als die eingehenden Untersuchungen von de Vries (l. c.) sehr verschiedene innere und äussere Ursachen der Torsionen von Schlingpflanzen nachgewiesen haben.

Dass bei *Convolvulus arvensis* es wohl die Bewegungen der die fixe Lichtlage aufsuchenden Blätter sind, welche die Stengeldrehungen bedingen, möchte ausser aus den schon angeführten Gründen noch aus folgenden

---

[1] L. c. p. 48.

[2] S. z. B. Bischof's Lehrbuch der Botanik, Bd. III, 2. Abth., p. 719.

[3] Climbing plants, 1865.

[4] Zur Mechanik der Bewegungen von Schlingpflanzen in Sachs' Arbeiten, Vol. I, p. 317 ff. (1873).

Digitized by Google

Beobachtungen zu folgern sein. Die Stengel dieser Pflanzen kriechen anfänglich am Boden hin. Die ältesten Internodien liegen dem Substrate innig an, die jüngeren weniger dicht, die jüngsten streben in Folge von negativem Geotropismus deutlich concav nach oben. Die am Boden liegenden Blätter, obwohl nach der Divergenz $\frac{2}{5}$ oder einem ähnlichen Stellungsverhältnisse angeordnet, stehen in zwei Reihen zu den Seiten des Stengels in fixer Lichtlage; fällt das stärkste zerstreute Licht vom Zenith ein, was die Regel ist, so liegen die Blattflächen horizontal. Diese nachträgliche zweireihige Anordnung der Blätter vollzieht sich hier in ähnlicher Weise wie etwa bei *Cornus mas* (vergl. oben p. 52) unter einer Torsion der Stengelglieder. Von vorne herein sind zwei Möglichkeiten betreffs des Zusammenhanges der Torsionen mit der veränderten Blattanordnung möglich: entweder werden die Blätter passiv durch die Drehung der Internodien in die neue Lage gebracht, oder diese durch die Bewegungen der die fixe Lichtlage aufsuchenden Blätter tordirt. Nun erfolgt aber die Drehung der Internodien abwechselnd nach rechts und links in der Weise, dass die Blätter auf dem kürzesten Wege in die zweireihige Anordnung gelangen, und nur jene Stengelabschnitte bleiben ungedreht, welche durch die älteren bereits passiv so gelegt wurden, dass die Blätter schon ihrer natürlichen Anordnung zu Folge zu den beiden Seiten des Stengels zu liegen kommen. Der windende Stengel von *Convolvulus arvensis* ist nun allerdings gleichsinnig gedreht; allein da am liegenden Stengel die Blätter zur Torsion der Internodien führen, so ist auch für den ersteren das Gleiche anzunehmen; nur hat man sich vorzustellen, dass die durch Belastung oder Licht hervorgerufenen Bewegungen der Blätter bis zu einer bestimmten Grenze in Folge von Nachwirkungen sich fortsetzen. Es ist also für *Convolvulus arvensis* wahrscheinlich, dass die Torsion der Stengel durch Bewegungen der Blätter hervorgerufen werde. In diesem Falle würden also die die fixe Lichtlage aufsuchenden Blätter die Stengel selbst so tordiren, dass die ersteren in die Peripherie der gedrehten, die Stütze umfassenden Internodien gelangen, und es würden also auch die bei dem Zustandekommen der fixen Lichtlage thätigen Kräfte die günstigste Anordnung der Blätter an den gedrehten Stengeln bedingen.

Dass indess auch Torsionen an Schlingstengeln vorkommen, welche von der Bewegung der Blätter ganz zweifellos unabhängig sind, davon habe ich mich an *Calystegia pubescens* überzeugt. Die Blätter nehmen hier die günstigste fixe Lichtlage ein; aber die Stengel drehen sich unabhängig von der Bewegung der Blätter. Trägt man nämlich an den noch nicht tordirten Stengeln die noch ganz jungen Blätter ab, so tritt doch eine starke Drehung der Internodien alsbald ein. Hier kömmt also ganz unabhängig von den Bewegungen der die fixe Lichtlage aufsuchenden Blätter eine Torsion der Stengel zu Stande, welche so weit reicht, dass die Blätter an die Peripherie der gedrehten die Stütze umgreifenden Internodien gerathen, und somit die günstigste Lage annehmen können.

Noch möchte ich hier einige Beobachtungen anführen, welche lehren, dass Torsionen der Stengel in sehr einfacher Weise zu einer einreihigen Anordnung der Blätter führen können, wie eine solche an einseitig beleuchteten Schlingpflanzen sehr häufig zu beobachten ist. Versucht man einen am oberen Ende noch wachsenden mit schraubig angeordneten Blättern versehenen Stengel in einem Sinne um seine Axe zu drehen, so verändern sich begreiflicherweise die Bogenabstände der Blätter. Die unteren, an den langsam oder gar nicht mehr wachsenden Internodien stehenden Blätter kommen früher, die höher und höher stehenden immer später und später in eine unveränderliche Lage, indem die Drehungsfähigkeit der Stengelglieder desto geringer ist, je mehr dieselben dem Ende ihres Längenwachsthums sich nähern. Durch solche Drehungen gelingt es sehr leicht, Blätter die nach $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$ ... angeordnet sind, einreihig zu machen, selbst an Stengeln, welche nicht winden, z. B. an Stengeln von *Achillea Millefolium*, jungen Trieben von *Pyrus Malus* etc. Dieser Versuch lehrt, wie man sich z. B. bei *Convolvulus arvensis* das Einreihigwerden der Blätter durch auf den Stengel drehend wirkende Kräfte anschaulich machen kann.

Digitized by Google

Drittes Capitel.

Blüthen und blüthenförmige Inflorescenzen.

Blüthen, welche unter normalen Verhältnissen im Lichte sich entwickeln, bieten in Bezug auf die Lage, welche sie zur Richtung der einfallenden Strahlen einnehmen, ein verschiedenes Verhalten dar. In diesem Betrachte lassen sich folgende vier Typen unterscheiden:

1. Die Blüthe neigt sich dem Lichte entgegen und nimmt eine unveränderliche Lage ein.
2. Die zum Lichte sich kehrende Blüthe ändert mit dem Sonnenstande ihre Lage.
3. Sie wendet sich vom Lichte ab.
4. Sie verhält sich dem Lichte gegenüber indifferent.

Sowie die einzelnen Blüthen verhalten sich auch blüthenförmige Inflorescenzen, z. B. Köpfchen, Dolden etc.

Die vier genannten Typen treten nicht immer in voller Reinheit auf, auch muss nicht immer eine und dieselbe Pflanzenart sich dem gleichen Typus unterordnen. Einige dieser Typen gehen völlig in einander über. So wenden sich die Blüthenköpfchen mancher *Sonchus*-Arten mit der Sonne, aber die Bewegung hält mit dieser nicht gleichen Schritt; schon am späten Vormittage sonniger Tage ist die herrschende Lichtintensität bereits so gross, dass alles Wachsthum, und somit auch jede heliotropische Krümmung der Köpfchenstiele aufgehoben ist. So sehen wir die Inflorescenzen von auf freien Standorten stehenden, also allseits gleicher Beleuchtung ausgesetzten Stämmen von *Achillea Millefolium* aufrecht, während die Blüthenstände von an Hecken stehenden oder überhaupt einseitig beleuchteten Exemplaren sich nach dem stärksten Lichte wenden. Die Blüthen von *Antirrhinum majus* erscheinen auf stark sonnigen Standorten gar nicht heliotropisch und nur an schwach und nur von einer Seite her beleuchteten Plätzen werden die Inflorescenzen in Folge von schwachem Heliotropismus etwas einseitswendig. Immer wirkt bei dieser Pflanze der Geotropismus dem Heliotropismus der Blüthenstiele stark entgegen, so dass die Blüthen sich selbst unter den günstigsten Beleuchtungsverhältnissen nicht in die Richtung des einfallenden Lichtes stellen, was für den Insectenbesuch sehr ungünstig wäre. Manche Blüthen neigen sich unter normalen Verhältnissen gar nicht dem Lichte zu, sondern erst, wenn die Blüthenstiele zum Etiolement gebracht werden, worüber unten ein näher zu betrachtendes Beispiel folgen wird.

1. Fixe Neigung der Blüthen gegen das Licht.

Die überwiegende Mehrzahl der Blüthen und blüthenartigen Inflorescenzen neigt nach der Richtung des stärksten Lichtes und verharrt in der angenommenen Lage während der ganzen Blüthezeit. Nach dem Blühen tritt gewöhnlich eine Veränderung in der Lage des fortwachsenden Fruchtknotens ein, die indess, und nur insoweit, als selbe vom Lichte abhängig ist, erst weiter unten erörtert werden kann.

Das Neigen der Blüthen und Inflorescenzen nach dem Lichte hin wird fast durchgängig durch den Blüthenstiel, beziehungsweise durch die Inflorescenzaxe vollzogen, welche in der Regel positiv heliotropisch sind und bei der Krümmung die Blüthe passiv mitziehen. Diese passive Bewegung der Blüthe tritt oft mit grosser Energie trotz relativer Kleinheit der sich krümmenden Stiele und trotz eines verhältnissmässig grossen Gewichtes der Blüthe ein, worüber ich folgendes Beispiel anführe. Gefüllte, stark aufgerichtete Hyacinthenblüthen neigten sich im Gaslichte stark der Lichtquelle zu, und einzelne, besonders gut situirte, stellten sich sogar in die Richtung des einfallenden Lichtes. Die Blüthenstiele hatten eine Länge von 3—6^{mm}, einen Durchmesser von 1·5—2·5^{mm} und ein durchschnittliches Gewicht von 0·02 Gramm, während die über 2^{cm} langen Blüthen ein Gewicht von circa 0·7 Gramm hatten.

Dem Neigen der Blüthen und Blüthenstände und manchmal auch der Blüthenknospen nach dem Lichte geht häufig ein Nicken nach dieser Seite voran. Bei *Leontodon hastilis* nickt die Köpfchenknospe, beim Mohn die Blüthenknospe, bei vielen *Campanula*-Arten die Blüthe. Dieses Nicken wird allerdings in der Regel durch

Digitized by Google

den positiven Heliotropismus des Blüthenstieles veranlasst, hat aber direct mit dem Heliotropismus nichts zu thun, indem das Überhängen einerseits durch die Weichheit des Stieles, andererseits durch das Gewicht der Knospe oder Blüthe bedingt wird. Die Blüthenstiele wachsen nämlich in der Regel vorwiegend am oberen Ende, welches anfänglich weich und spannungslos ist, während der tiefer liegende ältere Theil schon negativ geotropisch und positiv heliotropisch geworden. Die Folge davon ist, dass der untere Theil des Blüthenstieles sich gegen das Licht wendet, und dem entsprechend die am weichen Stieltheile stehende Blüthe nach der Lichtseite überhängen muss. An schiefen Ästen, deren Neigung von Licht und Schwere unabhängig ist, — an Gewächsen mit schwachem negativem Geotropismus des Haupttriebes sehr häufig — erfolgt das Überhängen der Blüthen nicht nothwendig nach der Lichtseite; auch kann in Folge assymmetrischer Ausbildung der Blüthen oder Knospen das Überhängen nach der Seite der grösseren Belastung stattfinden. So erfolgt beispielsweise bei *Leontodon hastilis* das Nicken der Köpfchenknospen bei einseitiger Beleuchtung gewöhnlich nach dem Lichte hin, manchmal aber auch nach der Seite der stärksten Belastung des in diesen Fällen assymmetrischen Köpfchens.

Mit der weiteren Entwicklung des eine nickende Blüthe tragenden Stengels wird dieser auch an seinem oberen Ende negativ geotropisch, und in Folge dessen kann die Blüthe oder der Fruchtknoten gehoben werden, was sehr häufig vorkommt (z. B. bei *Leontodon hastilis, Papaver Rhoeas* etc.); aber es kommt auch vor, dass die Blüthen oder die jungen Früchte so stark an Gewicht zunehmen, dass sie wieder passiv nach abwärts gezogen, oder aber durch negativen Heliotropismus vom Lichte weggekrümmt werden, worüber weiter unten Beispiele folgen.

Bei manchen Blüthen ist die jüngste noch weiche Partie des Blüthenstieles im Vergleich zu seiner Dicke so kurz, dass ein Nicken der Knospe oder der Blüthe nicht möglich ist, wie z. B. bei den Blüthenknospen von *Antirrhinum majus* und *Hyacinthus orientalis.*

Wie das Überhängen der Blüthen von *Dianthus Caryophyllus* nach der Lichtseite hin zu Stande kommt, ist schon in einem früheren Capitel[1] erörtert worden.

Das Neigen der Blüthen gegen das Licht hin erfolgt, wie oben erwähnt, in der Regel (direct oder indirect) durch den positiven Heliotropismus der Blüthenstiele. In einzelnen Fällen ist es aber das Perianth selbst, an welchem sich die Krümmung vollzieht, was man sehr schön an der Zeitlose sehen kann. Bei einseitiger Beleuchtung, z. B. am Waldrande stehend, wendet sich ihre Blüthe nach der Lichtseite, unter Umständen sogar nach Norden, an sonnigen freien Plätzen nach Südosten oder Süden, in Folge von positivem Heliotropismus der Perigonröhre. Bei sorgfältiger Beobachtung findet man, dass auch *Colchicum autumnale* in die Kategorie jener Pflanzen gehört, deren Blüthe entweder eine fixe Lichtlage annimmt, oder mit der Sonne sich bewegt. Letzterer Fall ist der weitaus seltenere. Unter Hunderten von Exemplaren wird man aber einige finden, welche innerhalb gewisser Grenzen der Sonne folgen, nämlich von Südost bis Süd oder sogar bis Südwest sich bewegen, sich Nachts geotropisch aufrichten, um am nächsten Tage eine fixe Lichtlage anzunehmen, oder das frühere Spiel fortzusetzen, bis das Wachsthum der Perigonröhre zu erlöschen beginnt, wobei die Blüthe dann stets eine unveränderliche Lage annimmt und gewöhnlich nach Südosten oder Süden gewendet ist. Das Verhalten der Perigonröhre von *Colchicum* ist ein neuer schöner Fall von Orthotropismus eines regelmässig gebauten, aber aus plagiotropen Theilen zusammengesetzten Organes, auf welches Verhalten bei anderen Pflanzentheilen zuerst Sachs[2] aufmerksam gemacht hat. — Das Öffnen und Schliessen der Zeitlosenblüthen beruht auf ungleichem Wachsthum der freien Perigontheile und ist nur zum Theile vom Lichte abhängig. Ich habe nämlich zu wiederholtem Male die Beobachtung gemacht, dass diese Blüthen in constanter Finsterniss sich etwas öffnen, so weit, dass die Perigongipfel etwa centimeterweit von einander abstehen. Temperaturerhöhung scheint kein weiteres Öffnen mehr bewerkstelligen zu können. Aus diesem Öffnen der Blüthe im Finstern schliesse ich, dass die freien Perigontheile etwas epinastisch sind. Dass aber ein völliges Öffnen der Zeitlosenblüthen nur im Lichte erfolgt, davon

---

[1] S. oben Cap. Stengel, p. 32.

[2] Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile, p. 248 ff.

Digitized by Google

habe ich mich an zahlreichen Exemplaren überzeugt. Ich halte das Öffnen dieser Blüthen als eine vorwiegend heliotropische Erscheinung, die ich in folgender Weise erkläre. Die Unterseite der freien Perigonblätter (genauer gesagt, die an der Unterseite gelegenen Gewebe) ist positiv, die Oberseite negativ heliotropisch; in Folge dessen muss, ob die Unter- oder die Oberseite des freien Perigonblattes vom Lichte getroffen wird, ein Offnen der Blüthe erfolgen. Die Epinastie befördert die zum Öffnen der Blüthen führende Bewegung. Diese Auffassung lässt sich sehr gut mit dem positiv heliotropischen Verhalten der Perigonröhre in Einklang bringen. In dieser wird sowohl positiver als negativer Heliotropismus eingeleitet, der schliessliche Effect ist die Differenz beider Wirkungen. Da das Organ sich äusserlich als positiv heliotropisch erweist, so folgt, dass der positive Heliotropismus das Übergewicht hat. Nimmt man auch in den Blatttheilen der Perigonröhre Epinastie an, so lehrt eine einfache Überlegung, dass dieselbe gar keinen Ausschlag geben kann, da sich deren Effecte geradezu aufheben müssen. Das Überwiegen des positiven Heliotropismus in der Perigonröhre dürfte wohl hauptsächlich darauf zurückzuführen sein, dass die Differenz der Beleuchtung an Vorder- und Hinterseite, welche ja beim Zustandekommen des Heliotropismus den Ausschlag gibt, in den äusseren positiv heliotropischen Geweben eine grössere sein muss, als in den inneren, negativ heliotropischen. Das im Lichte erfolgende Öffnen des Perigons von *Colchicum autumnale* lässt sich also in einfacher Weise als eine combinirte Wirkung des positiven und negativen Heliotropismus erklären. Da die Perigonröhre stark negativ geotropisch ist,[1] so lässt sich auch in den freien Perigontheilen negativer Geotropismus annehmen. Dieser erklärte uns aber in der einfachsten Weise das nächtliche Schliessen der Zeitlosenblüthe.[2] Die Epinastie der freien Perigontheile befördert das Öffnen des Perigons, wirkt aber — in geringem Grade — dem Schliessen entgegen.

Zur positiv heliotropischen Krümmung freistehender *Colchicum*-Blüthen ist starkes Licht erforderlich, denn nur an sonnigen Tagen tritt an solchen Blüthen deutlicher Heliotropismus auf. Exemplare, die schwach beleuchtet sind, nämlich gar nicht vom directen Sonnenlichte getroffen werden, und sich in Folge dessen im Zustande eines schwachen Etiolements befinden, sind bei einseitiger Beleuchtung selbstverständlich viel lichtempfindlicher.

Es gibt Pflanzen, deren Blüthen auf sonnigen Plätzen sich nach der Sonne wenden, z. B. die bekannte Sonnenblume, die auf völlig freien Standorten ihre Köpfe nach der Sonnenseite, gewöhnlich nach Südosten kehrt; andere, deren Blüthen an sonnigen Plätzen aufrecht sind und nur an schattigen, auf welchen sie nur einseitiges Licht empfangen, sich nach der Lichtseite wenden, so z. B. die Inflorescenzen vieler Compositen (*Chrysanthemum Leucanthemum, Buphthalmum salicifolium, Achillea Millefolium*), Umbelliferen (*Anthriscus vulgaris, Aegopodium Podagraria*) etc., Blüthen von *Geranium*-Arten u. v. a. Namentlich an Waldrändern oder in Hecken stehende Pflanzen zeigen das bezeichnete Verhalten in schönster Weise.

Geranium pratense, welches gleichfalls in die letztgenannte Kategorie gehört, bietet zudem noch einige Besonderheiten dar, auf welche ich hier aufmerksam machen will. Auf freien Plätzen stehende Pflanzen lassen die Blüthenknospen nach allen Richtungen hängen und dem entsprechend wenden sich die Blüthen nach den verschiedensten Seiten. Individuen, die an Hecken stehen oder sonstwie einseitiger Beleuchtung ausgesetzt sind, kehren die Knospen und später die Blüthen nur nach der Lichtseite hin. Bei sämmtlichen Blüthen dieser Pflanze, und zwar bei allen Beleuchtungsverhältnissen, zeigt sich die Eigenthümlichkeit, dass die sich öffnende Blüthe durch den negativen Geotropismus des Blüthenstieles nur gerade so weit gehoben wird, dass die Öffnung der Blumenkrone vertical zu stehen kommt, also gegen die aufrecht gedachte Blüthe um 90° gedreht erscheint.

---

[1] Der negative Geotropismus der Zeitlosenblüthe, an im Finstern schief aufgestellten Exemplaren leicht zu constatiren, ist schon lange bekannt, wurde aber früher irrig interpretirt und selbst als positiver Heliotropismus gedeutet. (S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 148.)

[2] Nach Beobachtungen, die ich im Spätherbste 1879 zu Gaaden in Niederösterreich anstellte, dauert das Öffnen und Schliessen einer Zeitlosenblüthe 6—8 Tage, so lange, als das Wachsthum währt. Die völlig ausgewachsene Blüthe ist fast immer geöffnet, woraus zu schliessen ist, dass dieselbe in der Regel während des Tages ihr Wachsthum beschliesst. Während der Zeit des Öffnens und Schliessens der Blüthe wächst ein freies Perigonblatt etwa von 3·5 auf 4·5^{cm} heran.

Digitized by Google

Dass die Blüthenknospen von *Geranium pratense* auf freien Standorten nach einer, wie es scheint, vom Zufall bestimmten Seite gekehrt sind, hingegen dort, wo die Pflanze nur von einer Seite her stärkeres Licht empfängt, sich dorthin wenden, hat seinen Grund in dem Verhalten der Blüthenstiele. Das obere Ende desselben ist weich und spannungslos, das untere geotropisch und unter Umständen auch heliotropisch. Von allen Seiten her kräftig beleuchtet, zeigt der Blüthenstiel keinen Heliotropismus, und die Knospe nickt nach der Seite des Übergewichtes. Bei einseitiger Beleuchtung ist der Blüthenstiel positiv heliotropisch, und die von demselben getragene Blüthenknospe wird gegen das Licht hin geneigt. Die Blüthen der Geranien sind allerdings actinomorph, bezüglich der Gewichtsvertheilung der Blüthentheile aber gewiss nicht völlig regelmässig, daher das scheinbar zufällige Überhängen von Knospen bei allseitig gleichmässiger Beleuchtung. Dass aber das Übergewicht nach einer Seite hin nur ein ausserordentlich kleines sein muss, geht aus dem Überhängen einseitig beleuchteter Blüthenknospen nach der Lichtseite hervor. Ich habe wohl Hunderte von an Hecken stehenden Exemplaren dieser Pflanze beobachtet, aber darunter keine einzige gefunden, deren Blüthen nach einer anderen als der Lichtseite sich hingewendet hätten.

In ähnlicher Weise stellen sich auch die Blüthen von *Campanula persicifolia*, doch zeigt sich hier schon nach der Richtung des stärksten zerstreuten Lichtes bei auf freien Standorten befindlichen Pflanzen oft eine Änderung der Lage. Bei vielen anderen *Campanula*-Arten, z. B. *C. rapunculoides*, *trachelium*, stellt sich die Knospe bei einseitiger Beleuchtung mehr oder minder vollständig in die Richtung des stärksten einfallenden Lichtes, während die Blüthe in Folge der Mehrbelastung des Stieles nickt.

Blüthenstände von *Scabiosa ochroleuca*, vielen anderen Scabiosen, ferner Blüthen und Inflorescenzen zahlreicher anderer Pflanzen wenden sich bei einseitiger Beleuchtung sehr stark nach dem Lichte, während auf dem gleichen Standorte befindliche Köpfchen von *Centaurea Scabiosa* und anderen *Centaurea*-Arten etc. völlig aufrecht bleiben. Nur wenn solche Pflanzen sehr schwacher einseitiger Beleuchtung ausgesetzt sind, wenden sie sich etwas gegen das Licht.

Der Hauptzweck des Neigens der Blüthen oder Blüthenstände zum Lichte ist wohl selbstverständlich: dieselben werden von der Lichtseite her augenfällig. Ständen Dolden und Köpfchen etc. auch an Hecken oder Waldrändern aufrecht, so würden sie von aussen nicht gesehen werden oder doch nicht auffallen, und würden von Insecten, die doch in der Regel von aussen anfliegen, nicht leicht bemerkt werden können.

Das Überhängen der Blüthenknospen nach der Lichtseite hin scheint auch für die Entwicklung der Blüthe selbst nicht ganz bedeutungslos zu sein. Das Stengelstück, welches die passive Beugung der Knospe zuliess, geht während oder kurz vor dem Aufblühen aus dem weichen, spannungslosen Zustand in einen gespannten über, in welchem es sowohl positiv heliotropisch als negativ geotropisch ist. Hängt nun, wie es thatsächlich oft vorkömmt, die Knospe nach der Lichtseite über, so richtet sich der tragende Stengeltheil sowohl in Folge seiner heliotropischen als seiner geotropischen Krümmung nach oben. Die Wirkungen von Licht und Schwerkraft summiren sich also in Folge der Lage und Beleuchtung des die hängende Knospe tragenden Stengelstückes, wodurch begreiflicherweise das Gewicht der oft schweren Knospe leichter überwunden wird, als wenn die Schwere allein thätig wäre. Vielleicht ist auch zu beachten, dass durch das Überhängen der Knospe nach dem Lichte die grünen Kelche oder Hüllkelche in eine günstige Lage zum Lichte gebracht und dadurch zur verstärkten Production organischer Substanz für den Bedarf der Blüthe herangezogen werden. Ob die grünen Kelche oder Hüllkelche für die Erzeugung von Baustoffen für die Blüthentheile etwas leisten, ist allerdings noch nicht festgestellt worden; allein die grosse Anhäufung grüner Blattmassen im Hüllkelche vieler Compositen lässt dies wohl vermuthen.

Der Grad des positiven Heliotropismus der Blüthenstiele ist bei verschiedenen Pflanzen ein sehr verschiedener. Bei allen Labiaten und Papilionaceen mit einseitswendigen Ähren oder Trauben sind die Blüthenstiele sehr stark positiv heliotropisch und das Einseitswendigwerden der Inflorescenz beruht in den meisten Fällen auf diesem Verhältnisse. Lockere, unansehnlich gebaute Blüthenstände werden durch das Zusammendrängen aller Blüthen gedrungen, und weil sich solche Inflorescenzen nach der Seite der stärksten Beleuchtung hin wenden, höchst augenfällig. Hingegen findet man, um gleich den extremen Fall zu erwähnen, bei den

Digitized by Google

Umbelliferen, dass die Strahlen der Dolden und der Döldchen gar nicht heliotropisch sind. Wohl aber ist die Spindel, welche die ganze Dolde trägt, heliotropisch, so zwar, dass sich die ganze Dolde bei einseitiger Beleuchtung nach der Lichtseite wendet, wobei die typische Form dieser Inflorescenz nicht beeinflusst wird, während durch den Heliotropismus der Stiele und Stielchen der Charakter der Dolde verloren ginge. Auch der negative Geotropismus der Stiele reicht bei den Dolden nur so weit, als es mit dem Charakter der Dolde verträglich ist. Die geotropische Lage der Doldenstiele bedingt gewöhnlich, dass alle Döldchen in eine Ebene zu liegen kommen.[1]

Des Überhängens der Getreidearten nach dem Lichte wurde schon früher Erwähnung gethan (s. oben p. 33). Bei Roggen, Weizen und Gerste ist es die Neigung des Halmes gegen das Licht, welche die Ähre in die gleiche Richtung zwingt. Nicht so bei Hafer und vielen[2] Gräsern mit einseitswendigen Rispen, wo die Rispe selbst durch das Licht orientirt wird. Das Wenden der Rispen und Ähren der Gräser nach dem Lichte sieht man an Hecken und Waldrändern viel schöner als auf Feldern.

Die heliotropischen Verhältnisse der Sonnenblume (*Helianthus annuus*) sollen hier besonders und ausführlicher besprochen werden, weil gerade diese immer als Beispiel einer mit der Sonne sich bewegenden Blume hingestellt wird und überhaupt über den Heliotropismus derselben die meisten aber zum grössten Theile irrthümlichen Angaben vorliegen, auf welche ich schon früher hingewiesen habe.[3]

Ich habe das Verhalten der Sonnenblume gegen das Licht um so sorgfältiger studirt, als fast alle Autoren — und darunter so ausgezeichnete Beobachter wie Hales, De Candolle, Dutrochet und Hofmeister — hierüber Daten brachten, mit welchen meine Beobachtungen nicht harmonirten. Was ich hier vorbringe, stützt sich auf Beobachtungen, die ich an Hunderten von blühenden unter den verschiedensten Beleuchtungsverhältnissen zur Entwicklung gekommenen Pflanzen, in den Jahren 1877—1879, namentlich in der Umgebung von Hall in Tirol und Gaaden in Niederösterreich anstellte. Auch war Herr Dr. v. Höhnel so freundlich, auf meine Veranlassung die Pflanze im Freien und in Töpfen zu Mariabrunn zu cultiviren und mich mit den Resultaten seiner sehr sorgfältigen diesbezüglichen Beobachtungen bekannt zu machen.

Die Blüthenköpfe nehmen in der Regel sofort eine fixe Lichtlage an. Auf freiem Felde stellen sie sich in der Regel nach Südosten, aber auch nach Osten, Süden, Westen oder in Zwischenstellungen. Auf Standorten mit einseitigem Lichte kehrt sich der Blüthenkopf nach der Lichtseite, unter Umständen sogar nach Norden. Eine Bewegung der Inflorescenzen von Ost nach West, wie sie von Hales und den Späteren behauptet wurde, habe ich an im Freien stehenden Exemplaren niemals gesehen, wohl aber an den Haupttrieben schmächtiger Exemplare ein Wenden mit der Sonne um einige Grade. Etwas deutlicher kann man dieses Wenden noch künstlich hervorrufen, wenn man die Pflanze während des Erblühens zu schwachem Etiolement zwingt. Dass nicht alle Blüthen einer Pflanze bei gleicher Beleuchtung sich nach derselben Seite wenden, was die Angaben der Autoren vermuthen lassen, hat schon Röper bestimmt ausgesprochen.[4] Man sieht indess an ästigen Pflanzen, und um diese handelt es sich hier, nicht gerade jene vollständige Unregelmässigkeit in der Stellung der Blüthenköpfe, welche dieser Autor behauptet, sondern wird, welchen Stand die Pflanze auch immer habe, den Haupttrieb immer am schärfsten nach dem stärksten Lichte gewendet finden, während die von den Seitentrieben getragenen Blüthenköpfe oft gar nicht gegen das Licht gekehrt sind. Es erklärt sich durch den schon oben (p. 30) erwähnten Umstand, dass der Haupttrieb der Pflanzen stets relativ stärker heliotropisch

---

[1] Dass die Stiele der Döldchen und auch der Blüthen von Umbelliferen negativ geotropisch sind, davon kann man sich durch Umkehrung einer noch wachsenden Dolde von *Daucus Carota* überzeugen. Die Stiele der Dolden krümmen sich bei Ausschluss von Licht sichtlich concav nach oben und die Randblüthen biegen sich so weit um, bis sie nach aufwärts gewendet sind. Hingegen ist die ausserordentlich starke Aufrichtung der mit reifenden Früchtchen versehenen Doldenstiele von *Daucus Carota* gewiss nicht auf Geotropismus zurückzuführen. Denn kehrt man die Dolden zur Zeit der Blüthe um, so streben die Doldenstrahlen zur Zeit der Fruchtreife nicht nach aufwärts, sondern stellen sich fast vertical nach abwärts.

[2] So z. B. scheint *Dactylis glomerata* eine Ausnahme zu bilden; wenigstens habe ich die Rispen dieses Grases eben so oft nach dem Lichte als entgegengesetzt gewendet gefunden.

[3] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 145, 146, 148, 149, 151.

[4] Vergl. diese Monographie, erster Theil, p. 149.

Digitized by Google

als die Seitentriebe ist, und unter Umständen wohl der erstere, nicht aber die letzteren Heliotropismus darbieten.

Helianthus annuus ist also zweifellos eine Pflanze, deren Blüthenköpfe in der Regel eine fixe Lichtstellung einnehmen und nur in seltenen und dann abnormen Fällen, nämlich bei schwachem Etiolement der tragenden Axe, eine schwache Bewegung mit der Sonne machen.

Verfolgt man die Entwicklung der Blüthensprosse und namentlich des Hauptsprosses von *Helianthus annuus*, so sieht man auch hier, wie bei so vielen anderen Pflanzen mit fixer Lichtstellung der Blüthen, dass letzterer ein Überhängen der Kopfknospe nach der Lichtseite vorangeht, welche auch hier auf dem Heliotropismus der älteren Sprosstheile, auf der Weichheit des die unentwickelte Inflorescenz unmittelbar tragenden Stengeltheiles und auf dem Gewichte der ersteren beruht. Die spätere Aufrichtung der sich öffnenden Blüthenköpfe beruht auch hier auf negativem Geotropismus des anfänglich weichen Stengeltheiles und reicht in der Regel nur so weit, bis der Blüthenboden aufgerichtet ist. Dass in dieser Stellung eine Wendung des Blüthenkopfes mit der Sonne nicht möglich ist, ist begreiflich, wenn man bedenkt, dass ein grosser Theil des tragenden Sprosses von der Blume beschattet wird, und die tiefer unten stehenden Stengelglieder wohl noch manchmal etwas wachsen, aber nicht mehr heliotropisch sind.

Die jungen Laubsprosse von *Helianthus annuus* wenden sich in ähnlicher Weise wie die von *H. tuberosus* (s. oben p. 31) mit dem Lichte und manchmal auch dann noch, wenn dieselben bereits Köpfchenknospen tragen. In diesem Falle bewegt sich die unentwickelte Inflorescenz einige Stunden des Tages mit der Sonne. Herr Dr. v. Höhnel hat dies, ohne früher von dieser meiner Beobachtung Kenntniss gehabt zu haben, gleichfalls constatirt.

Heliotropische Häufung der Blüthen. Es wurde schon oben (p. 65) gelegentlich angedeutet, dass gewisse, der Anlage nach lockere und in Folge dessen unansehnliche Blüthenstände, durch heliotropische Wendung der einzelnen Blüthen nach einer Seite hin, augenfällig werden. Das Einseitswendigwerden der Blüthenstände (Ähren, Trauben etc.) beruht sehr häufig auf einem Wenden der Blüthen nach dem Lichte, hervorgerufen durch Heliotropismus der Blüthenstiele. Dieser ist aber in so verschiedenem Grade ausgebildet, und zudem wirken demselben auch verschiedene Kräfte (Geotropismus, Gewicht der Blüthen etc.) mit verschiedener Stärke entgegen, auch ist die ursprüngliche Anordnung der Blüthen für die zukünftige fixe Richtung durchaus nicht gleichgiltig; so dass also die „heliotropische Häufung der Blüthen", wie ich das Phänomen ganz allgemein bezeichnen möchte, in dem verschiedensten Grade der Deutlichkeit ausgeprägt ist. Ich lasse hier einige typische Beispiele folgen.

Die mit Knospen besetzte Blüthenspindel von *Vicia Cracca* ist gegen das stärkste einfallende Licht concav gekrümmt. Es liegt also hier nicht, wie vermuthet wurde, eine spontane Nutationserscheinung, sondern eine durch das Licht bedingte, indess nur indirecte heliotropische Krümmung[1] vor. Die Blüthenknospen stehen in dieser Entwicklungsperiode rechts und links an der von der Lichtseite her betrachteten Spindel und etwa senkrecht auf der Medianebene der letzteren. Die Blüthenknospen sind dem entsprechend an der Spindel in zwei Reihen angeordnet, und die Blüthenstiele etwa quer gegen das einfallende Licht gestellt, befinden sich also diesem gegenüber in der günstigsten Lage und werden, da sie positiv heliotropisch sind, rasch dem Lichte entgegengeführt. Es geschieht dies in einer Zeit, in welcher die Corollen äusserlich sichtbar werden, und wenn die Blüthen sich zu öffnen beginnen, sind sie auch alle schon in die Richtung der einfallenden Strahlen gebracht. So finden wir hier also alle Bedingungen erfüllt, um diesen Blüthenstand durch das Licht einseitswendig zu machen.

Hingegen gibt es andere Pflanzen, deren Inflorescenzen nur unter gewissen Beleuchtungsverhältnissen eine heliotropische Häufung der Blüthen darbieten. Ein sehr lehrreiches Beispiel hiefür ist *Melilotus officinalis*. Auf freiem Standorte sind die Blüthen einer Traube rund um die Spindel gleichmässig vertheilt, während bei ein-

[1] In demselben Sinne indirect heliotropisch, wie an den lichtwärts vorgebeugten Sprossen von *Corylus* (s. oben p. 28) den Blüthenknospen von *Geranium pratense* (s. oben p, 65) etc.

Digitized by Google

seitiger Beleuchtung die Inflorescenz vollständig einseitswendig ist, wie Individuen, die an Hecken, Waldrändern oder Mauern stehen, lehren. Ich bemerke noch, dass die einseitige Wendung der Blüthentraube an den rückwärtigen und lateralen Nebenästen ebenso schön wie an den vorderen wahrzunehmen ist.

Am Ende dieser Reihe von Pflanzen steht *Antirrhinum majus*, deren Blüthenstände nur unter ganz besonders günstigen Bedingungen, nämlich auf Standorten mit schwachem einseitigen Lichte, eine heliotropische Häufung erkennen lassen (s. oben p. 62).

Aussenstellung der Blüthen. Bei Pflanzen mit blüthenbesetzten Seitenästen findet man nicht selten alle Blüthen nach aussen gewendet. Besonders ausgezeichnete Beispiele zu dieser Kategorie stellen die Rhinantaceen, z. B. *Euphrasia, Odontites, Melampyrum*. Diese Aussenstellung der Blüthen scheint, wie die fertigen Zustände vermuthen lassen, schon in der Organisation der Pflanze begründet; bei eingehendem Studium stellt sich aber heraus, dass sie durch äussere Kräfte hervorgerufen wird. Schwere und Licht sind bei verschiedenen hierher gehörigen Pflanzen in ungleicher Weise an dem Zustandekommen dieser eigenthümlichen Blüthenanordnung betheiligt.

Ich theile hier zunächst meine an *Odontites officinalis* angestellten Beobachtungen mit. Auf normalem Standort, also frei der Sonne exponirt, sieht man den terminalen Blüthenspross in Folge von positivem Heliotropismus etwas gegen die Seite der stärksten Beleuchtung vorgeneigt. Die in decussirter Anordnung stehenden Seitensprosse lassen keine Spur einer heliotropischen Krümmung erkennen; die ursprüngliche Stellung der Äste wurde also durch das Licht nicht alterirt. Jeder Seitenspross ist seiner Anlage nach multilateral, wurde aber im Laufe seiner Entwicklung dorsiventral. Die Blüthen wendeten sich nach aussen, die Bracteen nach innen, also gegen die ideale Axe der Pflanze. Die Dorsiventralität der blüthentragenden Seitentriebe ist zunächst eine Folge der schiefen Lage und kömmt dadurch zu Stande, dass die jungen, noch weichen Stengelglieder eine Abwärtskrümmung der Sprossenden bedingen, an welchen die an weichen spannungslosen Stielchen befindlichen Blüthen passiv herabhängen. Nunmehr erheben sich die Bracteen negativ geotropisch und stehen an der Oberseite des Sprosses, welcher hiemit dorsiventral geworden ist. Später erheben sich die Internodien und mit ihnen die Blüthenstiele, die einen sowohl als die anderen in Folge von negativem Geotropismus, und nunmehr sind alle Blüthen nach aussen, alle Bracteen nach innen gestellt. Der Heliotropismus ist bei dem Zustandekommen der Aussenstellung nicht oder nur insoferne betheiligt, als er die Aufrichtung der Seitensprosse befördert. Da sich indess die letzteren, wie schon angegeben wurde, nicht einseitig dem Lichte zuwenden, also äusserlich gar keinen positiven Heliotropismus zu erkennen geben, so ist anzunehmen, dass eine etwaige Mitwirkung des Lichtes bei der neuen Anordnung der Blüthen nur eine sehr geringe sein kann. Steht *Odontites officinalis* an schattigen, einseitig beleuchteten Standorten, so ändert sie ihren Habitus: es werden in Folge schwachen Etiolements auch die Seitentriebe heliotropisch, wenden sich nach der Lichtseite und nunmehr wird die ganze Pflanze dorsiventral. Auch die Blüthenstiele sind nunmehr, wenngleich nur schwach, heliotropisch geworden, und in Folge dessen kehren sich die Blüthen, ähnlich so wie bei an gleichen Standorten vorkommendem *Melilotus officinalis*, wenn auch nicht so deutlich, nach der Lichtseite. Auch kommt es an schattigen Orten, aber bei relativ stärkerem Lichte vor, dass wohl die Seitenäste, nicht aber die Blüthenstiele heliotropisch werden; die Pflanze erhält dann auch den dorsiventralen Habitus, aber die Blüthen sind alle nur passiv gegen das Licht gewendet. Es ist überraschend, wie jedes Maass von Licht die Blüthen dieser Pflanze so richtet, wie es für ihre Lebensweise am passendsten ist: im starken Lichte wenden sich alle Blüthen nach aussen, im Schatten nach der Seite der stärksten einseitigen Beleuchtung, in beiden Fällen also so, dass von aussen anfliegende Insecten die Blüthen am raschesten auffinden können.

Ähnliche Verhältnisse finden sich bei den *Melampyrum*-Arten vor, nur ist die geotropische Aufrichtung der Seitenäste eine sehr schwache, hingegen die heliotropische Orientirung der Blüthen eine stärkere, was namentlich bei *Melampyrum nemorosum*, wo auch die Corollen selbst positiv heliotropisch sind, sehr deutlich hervortritt. In Bezug auf die Einseitswendigkeit der Blüthen und der Bracteen, also der dorsiventralen Ausbildung der Blüthenähren finden sich hier bei einzelnen Ästen und Standortsformen alle denkbaren Combinationen und Übergänge vor. Um nur von *M. nemorosum* zu sprechen, so ist wohl der gewöhnliche Fall der, dass die Blüthen

Digitized by Google

alle heliotropisch nach aussen gestellt sind, und die Bracteen ihre ursprüngliche decussirte Anordnung nicht verlassen, doch zeigt sich auch hier nicht selten die Tendenz zur einseitigen Aufrichtung der Bracteen.

2. Bewegung der Blüthen mit der Sonne.

Wie oft ist nicht eine „sonnengleiche" Bewegung der Blüthen behauptet worden, allein genaue Beobachtungen hierüber sucht man in der Literatur vergebens. Auch werden in dieser Richtung nur sehr wenige Beispiele angeführt[1], und darunter in erster Linie immer die Sonnenblume, die, wie ich schon auseinandersetzte, nur sehr bedingt in diese Kategorie von Pflanzen gestellt werden darf.

Schon in den vorhergehenden Paragraphen ist angedeutet worden, dass manche Blüthen (z. B. die von *Colchicum autumnale*) oder blüthenförmige Inflorescenzen in der Regel eine fixe positiv heliotropische Lage annehmen, und nur unter für den Heliotropismus besonders günstigen Verhältnissen ein Wenden mit der Sonne sich bemerklich macht, welches im Laufe eines constant sonnigen Tages nur während einiger Stunden anwährt. Man sieht also sehr deutlich, dass zwischen Pflanzen mit fixer Lichtlage der Blüthen und solchen, welche dem Gange der Sonne folgen, Übergänge existiren.

Bei sehr genauer Beobachtung findet man nicht nur einen successiven Übergang von dem einen Typus zum andern, sondern auch zu solchen Gewächsen, deren Blüthen dem Lichte gegenüber völlig neutral sind. Besonders unter den Compositen finden sich, wie ich hier näher darlegen will, alle denkbaren Übergänge vor.

Die Blüthenköpfe von *Cirsium arvense* zeigen gar keinerlei Tendenz, sich dem Lichte zuzuwenden. *Cirsium canum* kehrt unter günstigen Umständen das Köpfchen schwach gegen das Licht, wobei es oft eine fixe Lichtlage annimmt. Bei sehr starkem Wachsthume des Schaftes stellt sich ein schwaches Wenden mit der Sonne ein. Die Köpfchen von *Sonchus oleraceus* nehmen in der Regel gar keine fixe Lichtlage an, nur bei einseitiger Beleuchtung wird eine solche erkennbar, ja an sonst im Schatten stehenden Individuen habe ich in den Morgenstunden eine schwache Bewegung von Ost nach Südost wahrgenommen. Während diese Composite auf völlig sonnigen Standorten sich gegen das Licht gar nicht orientirt, nehmen, wie schon näher auseinandergesetzt, die Blüthenköpfe von *Helianthus annuus* auf solchen Orten stets eine fixe Lichtlage ein, als Knospen drehen sie sich häufig, im völlig erblühten Zustande unter besonderen Umständen und dann nur durch kurze Zeit während des Tages mit der Sonne. Folgendes Verhalten der Blüthenköpfe habe ich an zahlreichen Exemplaren von *Sonchus arvensis* beobachtet. Morgens sind sie nach Osten gekehrt und folgen dem Gange der Sonne durch einige Stunden, so dass sie nach Südosten hin stehen; in dieser Stellung schliessen sich die Köpfchen und verharren so gewendet bis zur Dämmerstunde, wo sie sich aufzurichten beginnen und Morgens wieder durch die Sonne in die nach Osten zeigende Lage gebracht werden. Nach den in früheren Capiteln[2] geschilderten analogen Vorgängen bedarf dieses Verhalten keiner weitläufigen Erläuterung. Das intensive Sonnenlicht sistirt hier das Wachsthum völlig, und bei Lichtausschluss erfolgt die Aufrichtung der Blumen durch negativen Geotropismus. Den vollkommensten Fall des Wendens von Blüthenköpfen mit dem Lichte fand ich bei *Tragopogon*-Arten namentlich an *T. orientale*. *Tragopogon major* zeigt im Ganzen ähnliche Verhältnisse, doch nicht in jener scharfen Ausprägung.

Die noch geschlossenen, aber zum Öffnen reifen Köpfchen von *Tragopogon orientale* werden von einem etwa 1—2^{cm} langen Internodium getragen. Dieses entschieden heliotropische Stengelglied wächst, so lange es die Köpfchenknospe trägt, so langsam, und ist zudem so ungünstig beleuchtet, dass es zu keiner heliotropischen Krümmung kommt. Das unaufgeblühte Köpfchen steht in Folge dessen aufrecht; es begreift sich auch, dass ein Wenden desselben nach dem Lichte ganz zwecklos wäre. Mit dem Öffnen des Blüthenköpfchens steigert sich das Wachsthum des tragenden Internodiums und es wächst

---

[1] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 148 und 149.

[2] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 181; ferner Cap. Stengel, p. 31 und Cap. Blatt, p. 58.

Digitized by Google

letzteres während der Blüthezeit zu einer Länge von 8—10^{cm} und darüber heran. Während dieser Zeit ist in Folge des verstärkten Längenwachsthums das Stengelglied heliotropisch, und es findet sich das Neigen des blühenden Köpfchens gegen das Licht und seine Bewegung mit der Sonne ein. Jedes Köpfchen blüht durch 3—5, manchmal durch 6 aufeinanderfolgende Tage, öffnet sich Morgens zwischen 6 und 7 Uhr und schliesst sich um Mittag zwischen $10^1/_2$ und $11^1/_2$ Uhr;[1] das noch nicht geöffnete Köpfchen hängt Morgens schon vor Sonnenaufgang nach Osten, öffnet sich und folgt Vormittags dem Gange der Sonne. Geht man etwa zwischen 7—8 Uhr Morgens über eine Wiese, auf welcher reichlich diese Pflanze blüht, und zwar in der Richtung des Schattens nach Westen, so leuchten alle Köpfchen dem Beobachter entgegen, wendet man sich um, so dass man die Sonne genau vor sich hat, so sieht man die Blüthenköpfe nur undeutlich, da sie dem Beschauer die grünen Hüllkelche entgegen wenden. In der Regel wendet sich jede Blume, so lange sie geöffnet ist, genau mit der Sonne; etwas träger und unvollkommener Nachmittags, wenn die Köpfchen schon geschlossen sind. Im späten Nachmittag sind alle nach Westen gewendet, und bei hereinbrechender Nacht stehen die Stiele und die Köpfchen aufrecht. An sehr sonnigen heissen Tagen im Monat August kommt es wohl vor, dass die Bewegung der Köpfchen mit dem Gange der Sonne nicht gleichen Schritt hält; die Blüthen bleiben, nach Südwesten gewendet, stehen, und die geschlossenen Köpfchen beginnen dann gewöhnlich erst Nachmittags ihre Bewegung. Mit dem Abblühen richten sich die Köpfchen Nachts geotropisch auf und verändern dann bei neuerlicher Einwirkung des Sonnenlichtes, da die tragenden Internodien nur mehr sehr wenig oder gar nicht mehr wachsen, nicht weiter ihre Lage. In den aufgerichteten Köpfchen erfolgt das Reifen der Früchte. Während des Blühens sind die die Köpfchen tragenden Stiele stark geotropisch und richten sich sammt dem Köpfchen bei horizontaler oder schiefer Lage auf, nach dem Blühen aber nicht mehr.

Nicht so stark und augenfällig wie *Tragopogon*, aber sehr vollkommen, wenden sich die Köpfe von *Leontodon hastilis* nach der Sonne. Die Schäfte erscheinen hier nicht selten tordirt, indem zu der das Wenden der Blüthenköpfe verursachenden Krümmung der Köpfchenträger sich noch ein einseitiger Zug des häufig assymmetrischen Köpfchens gestellt und so eine Drehung des Schaftes verursacht wird. Schönes partielles Wenden der Blüthenköpfe mit der Sonne zeigt auch *Hieracium Pilosella*.

Die Blüthen zahlreicher Pflanzen verhalten sich in ihren der Sonne folgenden Bewegungen so wie die Compositen-Köpfchen. Gewöhnlich ist das Wenden ein partielles, so wie bei *Sonchus arvensis*, z. B. bei *Papaver Rhoeas*; niemals fand ich es so vollkommen, wie bei *Tragopogon*. Sehr schön, häufig bis über den Mittag hinausgehende Bewegung mit der Sonne habe ich an den Blüthen von *Ranunculus arvensis* wahrgenommen.

Ist schon das einfache Wenden der Blüthen und blüthenförmigen Inflorescenzen nach dem Lichte für alle jene Pflanzen von Nutzen, deren Blumen auf Insectenbesuch angewiesen sind, um so nützlicher muss sich für solche Pflanzen die sonnengleiche Bewegung der Blumen erweisen. Die biologische Bedeutung dieser Bewegungen mit dem Lichte leuchtet umsomehr ein, wenn man bedenkt, dass in den meisten Fällen die Bewegung der Stiele — auf welcher ja die Lageveränderung der Blüthen beruht — nur so lange als das Blühen währt, oder so lange, als die Blüthe geöffnet ist. Mit dem Abblühen hört das Wachsthum der Stiele auf, und damit erlischt jede heliotropische und geotropische Bewegung.

Die bei der überwiegenden Mehrzahl der Blüthen ausgesprochene Tendenz, sich dem Lichte, wenngleich zumeist nur passiv, entgegenzustellen, lässt wohl annehmen, dass die Lichtlage der Blüthen nicht blos eine den Insectenbesuch begünstigende Einrichtung sei, sondern auch ihrer eigenen Entwicklung förderlich sein dürfte. Ich erinnere hier an die von Askenasy[2] und Anderen gesammelten Erfahrungen, denen zufolge denn doch die herrschende Ansicht, als wäre das Licht für die Formbildung und die Entstehung ihrer Pigmente bedeutungslos, modificirt werden muss.

---

[1] Nach Beobachtungen, die ich in der ersten Hälfte des Monats August zu Gaaden in Niederösterreich anstellte. Mitte September erfolgt das Aufblühen und Schliessen des Köpfchens später.

[2] Botan. Zeitung 1876, p. 1 ff.

Digitized by Google

Ich bemerke hier nur noch, dass, wie schon angedeutet wurde, die Bewegung von Blüthen und Inflorescenzen, welche mehrere Tage hindurch der Sonne folgen, durch den Geotropismus unterstützt wird. Die Abends nach West gerichteten Blumen richten sich Nachts negativ geotropisch auf und kommen so in eine neutrale Lage, aus welcher sie Morgens viel leichter in die nach Ost übergehen können, als wenn sie in der Abendstellung geblieben wären.

3. Wegwenden der Blüthen vom Lichte.

Wie aus den beiden letzten Paragraphen hervorgeht, ist das Bestreben der Blüthen, das Licht aufzusuchen und auf der Höhe ihrer Entwickelung sich diesem in ähnlicher Weise, wie das grüne Laubblatt, entgegenzustellen, eine ganz gewöhnliche Erscheinung. Bei dem emsigsten Fahnden nach gegentheiligen Fällen kommt man zu dem Resultate, dass diese letzteren nicht nur Ausnahmsfälle, sondern geradezu seltene Ausnahmsfälle repräsentiren.

Die Tendenz der Blüthen, der Norm entgegen, das Licht zu fliehen, zeigt sich in drei Typen. Entweder entwickelt sich die Blüthe fast ohne alles Licht, wie z. B. die versteckten Blüthen von *Asarum europaeum*, oder sie kehrt sich kurz vor oder während ihrer Vollentwickelung vom Lichte ab, oder erst dann, nachdem die Befruchtung eingetreten ist.

Der erste Fall kann hier nicht weiter in Betracht kommen, da er ausser Bezug zum Heliotropismus steht.

Der zweite Fall ist, wenn man von dem Nicken der Blüthe zur Zeit der Anthese absieht, in der Natur vielleicht gar nicht realisirt.

Das Nicken vollentwickelter Blüthen ist, wie bekannt, ausserordentlich häufig verbreitet und hat, wie die eingehenden Untersuchungen Kerner's[1] lehrten, den Zweck, den Pollen vor vorzeitiger Befeuchtung zu schützen. Diese biologische Bedeutung tritt an jenen Pflanzen am klarsten hervor, deren Blüthen nur während der Zeit der Anthese hängen, so nach Kerner bei *Geranium makrorrhizon* und *phaeum*, *Moneses*, *Fritillaria*, *Digitalis*, *Silene nutans*, *Pulsatilla pratensis*, *Lilium Martagon;* am überraschendsten aber zeigt sich der Zweck des Hängens der Blüthe nach demselben Forscher bei *Oxalis Acetosella.*[2] Die Blüthen der letzteren hängen bei Regen, bei feuchtem, trübem Wetter und während der Nacht nach abwärts, während bei gutem Wetter die Apertur des Perianthes dieser Blüthen nach aufwärts gewendet ist.

Das Nicken hat wohl mit Heliotropismus nichts zu thun. Ich habe mich bei *Geranium phaeum*, *Pulsatilla pratensis* u. v. a. vollkommen davon überzeugt, dass hier negativer Heliotropismus absolut gar nicht im Spiele ist, sondern, wie schon Kerner aussprach, dass Belastungsverhältnisse die Abwärtskrümmung herbeiführen oder selbe doch wenigstens induciren. Die Aufwärtskrümmung der *Oxalis*-Blüthen bei günstigem Lichte ist möglicherweise auf positiven Heliotropismus zurückzuführen; doch habe ich hierüber keine eingehenden Untersuchungen angestellt.

Beim Nicken oder Abwärtshängen der Blüthen wird die Apertur der Blüthe allmälig nach abwärts gekehrt, desshalb wird aber das Perianth doch nicht vom Lichte weggewendet; es kommt dasselbe vielmehr in sehr günstige Beleuchtungsverhältnisse, namentlich, wenn es nicht von einer grünen Hülle bedeckt ist, wie besonders schön bei der nickenden Blüthe von *Anemone* und *Pulsatilla* zu sehen ist. Das Nicken kann mithin nicht als ein Wegwenden des Perianths vom Lichte angesehen werden.

Was nun die Fälle wahren Wegwendens einer in voller Entwicklung begriffenen Blüthe vom Lichte anlangt, so kann ich da nur einen einzigen und dazu noch zweifelhaften Fall anführen, nämlich *Salvia verticillata.* Während die einer Inflorescenz angehörigen Blüthen von *Salvia pratensis* sich nach allen Seiten wenden, selbst wenn sie einseitiger Beleuchtung ausgesetzt sind, zeigen die Blüthen von *S. glutinosa* die ausgesprochene

---

[1] A. Kerner, Die Schutzmittel des Pollens gegen die Nachtheile vorzeitiger Dislocation etc. Innsbruck 1873.

[2] L. c. p. 33. De Candolle, Pflanzenphysiologie, Bd. II, p. 32, gibt an, dass die Köpfchen mehrerer Compositen und die Blüthen einiger Malvaceen Nachts nicken und Tags sich nach aufwärts kehren. Nach Link (Anatomie und Physiologie, p. 252) hängen die Blüthen von *Ranunculus polyanthemos* und die Köpfe mehrerer Compositen des Nachts nach abwärts und richten sich des Morgens auf.

Digitized by Google

Tendenz, sich dem Lichte, namentlich einseitigem, zuzukehren, wie man namentlich an Exemplaren, die an Waldrändern stehen, sehr schön sehen kann. Ein durchaus abweichendes Verhalten zeigt *Salvia verticillata.* Die Blüthensprosse dieser Pflanze haben bekanntlich einen schiefen Wuchs. Die jungen Sprossenden sind passiv nach abwärts gekrümmt und werden später allerdings negativ geotropisch gehoben, aber nicht bis zur Aufrichtung. Negativer Heliotropismus unterstützt den plagiotropen Wuchs dieser Sprosse. Die in Scheinquirlen stehenden Blüthen kommen zur ungleichen Entwicklung, indem — abgesehen von der natürlichen Entwicklungsfolge — die minder gut beleuchteten sich besser ausbilden, als die an der am meisten beleuchteten Kante des Sprosses stehenden, welche häufig verkümmern und die Tendenz zu haben scheinen, sich negativ heliotropisch vom Lichte wegzuwenden. Der Nachweis des negativen Heliotropismus ist hier schwer zu führen, da beim Abwärtsneigen der Blüthen, wie man namentlich an den seitlich stehenden wahrnehmen kann, auch Belastungsverhältnisse im Spiele sind.

Befruchtete Blüthen wenden sich häufig vom Lichte weg, was oft, z. B. bei *Campanula*-Arten, seinen Grund in Belastungsverhältnissen hat. Doch gibt es auch Fälle, wo negativer Heliotropismus die Ursache hievon ist. So hatte Hofmeister constatirt, dass die Blüthenstiele von *Linaria Cymbalaria* anfangs positiv heliotropisch sind, später aber, nämlich nachdem die Befruchtung der von ihnen getragenen Blüthen eingetreten ist, negativ werden.[1] Ich habe die Stiele der befruchteten Blüthen von *Helianthemum vulgare* negativ heliotropisch gefunden; in Folge dieses Verhaltens krümmt sich die Blüthe im genannten Entwicklungsstadium scharf vom Lichte weg.

4. Blüthen, welche keine heliotropische Lage annehmen.

Die Zahl der Pflanzen, deren Blüthen oder Inflorescenzen sich weder dem Lichte zuneigen, noch von demselben abwenden, ist keine kleine. Einige einschlägige Beispiele wurden schon oben angeführt.

Es gehören hieher zunächst selbstverständlich solche Blüthen, welche im Blüthenstande eine unverrückbare Lage einnehmen. Die Blüthen vieler *Verbascum*-, sämmtlicher *Dipsacus*-Arten können in den Inflorescenzen, denen sie eingefügt sind, sich nicht bewegen. Blüthenstände, welche in solch dichter Weise gefügt sind, stehen stets an stark geotropischen, nicht heliotropischen Axen. Nicht nur die Hauptsprosse, sondern auch die Seitensprosse der Inflorescenzen der gedachten *Verbascum*- und der *Dipsacus*-Arten sind so stark negativ geotropisch, dass auch sie gleich dem Hauptspross sich völlig vertical zu stellen vermögen. Für derartige Blüthenstände bietet die quere Lage der Einzelnblüthen (Verticalstellung der Apertur) die günstigste Lichtstellung dar. Jede Neigung der Inflorescenzaxe würde für die Hälfte der Blüthen die Lichtverhältnisse ungünstig gestalten. Stellt man derartige Pflanzen horizontal, so richten sie sich sehr schnell und stark, nämlich im rechten Winkel geotropisch auf, so dass die Blüthenstände wieder in die passendste Lage kommen; hingegen sind solche Stengel — nach Versuchen und Beobachtungen, die sich auf *Verbascum phlomoides*, *Dipsacus laciniatus* und *silvestris* beziehen —, unter den gewöhnlichen in der Natur herrschenden Beleuchtungsverhältnissen gar nicht heliotropisch.[2] An Waldrändern stehende, blüthentragende *Dipsacus* neigen sich gar nicht gegen das Licht, selbst an Stellen nicht, wo die heliotropisch so trägen Stengel von *Centaurea Scabiosa* die positive Lichtbeugung deutlich darbieten.

Stengellose Inflorescenzen, wie die der typischen *Carlina acaulis*, können selbstverständlich ihre Lage gegen das Licht nicht ändern. Die fixe Lichtlage, welche sie ihrem Baue nach haben und die sie gleich den Wurzelblättern in erster Linie auf das vom Zenith fallende Licht anweist, ist aber eine sehr günstige. Die im Schatten an Waldrändern vorkommende *Carlina acaulis caulescens* wendet die Blüthenköpfe nach der Lichtseite hin.

---

[1] Vergl. den ersten Theil dieser Monographie, p. 164.

[2] Etiolirte Stengel von *Dipsacus* sind schwach positiv heliotropisch. Bei *Verbascum phlomoides* kann der Heliotropismus desshalb nicht zur Geltung kommen, weil die filzhaarigen mit Blüthen dicht besetzten Blüthensprosse gar nicht die für das Zustandekommen des Heliotropismus nöthigen Beleuchtungsverhältnisse zulassen.

Digitized by Google

Es gibt aber auch viele Pflanzen, deren Blüthen im Gegensatze zu den eben besprochenen, auf dünnen beweglichen Stengeln stehen, aber sich doch gar nicht oder nur sehr wenig dem Lichte zuneigen. Zu dieser Kategorie gehören sowohl Pflanzen mit einzelnen Blüthen, als auch mit reich blühenden Inflorescenzen. *Gentiana ciliata* und manche andere *Gentiana*-Arten stehen fast stets ganz aufrecht und ihre meist einzelnen Blüthen sind selbst dort, wo sie einseitiger Beleuchtung ausgesetzt sind, zenithwärts gerichtet. Der Grund hievon liegt in dem starken, negativen Geotropismus des Stengels und namentlich des Blüthenstieles. Selbst während der Blüthezeit horizontal gelegte Pflanzen richten sich rasch und stark im rechten Winkel auf. Hingegen ist unter den gewöhnlichen Beleuchtungsverhältnissen der Stengel dieser Pflanze nicht heliotropisch, und man muss sie zum Etiolement bringen, um eine (schwache) Neigung der Stengel zum Lichte hin zu ermöglichen.

Das Streben der *Aconitum*-Blüthen, sich aufzurichten und die Öffnung der Blüthe vertical zu stellen, ist bekannt. Dieses Aufrechtstellen der Blüthe erfolgt bei *A. Napellus* durch den negativen Geotropismus der Blüthenstiele; bei *A. Lycoctonum* hilft noch der Geotropismus der Inflorescenzaxen hiebei mit. Die genannten Stengelgebilde sind unter gewöhnlichen Beleuchtungsverhältnissen gar nicht heliotropisch; Heliotropismus würde auch hier nur störend wirken.

Auch bei *Antirrhinum majus* finden wir ähnliche Verhältnisse vor. Auch hier sind die Blüthenstiele geotropisch, und es wird dadurch jeder Blüthe eine Stellung gegeben, welche für den Eintritt der Hummeln und anderer, diese Blüthen besuchenden Insecten eine möglichst günstige ist. Es sind sowohl die Blüthenstiele, als die Inflorescenzaxen dieser Pflanze geotropisch, hingegen fast gar nicht heliotropisch, wesshalb die Blüthestände derselben nur selten und dann nur schwach einseitswendig werden (vergl. oben p. 68). Das Einseitswenden des Blüthenstandes wirkt hier keineswegs störend, ist im Gegentheile für Individuen, welche dicht an Mauern u. dgl. stehen, nur günstig. Hingegen sagt keine andere, als die natürliche Blüthenlage der Pflanze zu. Fixirt man einen Blüthenspross horizontal, so richten sich die einzelnen Blüthen in passender Weise auf. Ein Vorneigen der Inflorescenz zum Lichte, welches für die Pflanze ungünstig wäre, weil nicht alle Blüthen eine gleich passende Neigung annehmen würden, kommt bei dieser Pflanze nicht vor, da die Axe des Blüthenstandes unter den gegebenen Vegetationsbedingungen keinen Heliotropismus darbietet.

Blüthenstände von unauffälliger, grünlicher Farbe wenden sich wohl in der Regel nicht gegen das Licht. Ich fand auf einem freiliegenden Brachacker die Blüthenstände von *Chenopodium album* und *Amaranthus retroflexus* völlig aneliotrop, während die Blüthe von *Papaver Rhoeas* und *Ranunculus arvensis* stark dem Lichte zugewendet war. Die Blüthenköpfchen von *Erigeron canadense*, die wohl auch grünlich sind, aber doch mehr in die Augen fallen, als die Inflorescenzen der beiden erstgenannten Pflanzen, neigten schwach nach der Seite stärkster Beleuchtung hin. — Die Inflorescenzen von *Conyza squarrosa* mit ihren unansehnlichen, schwach tingirten Köpfchen fand ich auf Hügeln, auf welchen *Scabiosa ochroleuca* und zahlreiche andere Pflanzen mit bunten Blüthen stark heliotropisch gewendet waren, fast aufrecht stehen.

Die biologische Bedeutung des Heliotropismus für das Blüthenleben tritt wohl auch in den negativen Fällen klar hervor; denn es geht aus den angeführten Beispielen hervor, dass dort, wo der Heliotropismus der Blüthen zwecklos oder gar schädlich wäre, die Eignung zu Lichtkrümmungen an den betreffenden Organen in der Regel gar nicht vorhanden ist.

Schliesslich möchte ich hier noch einen zweifelhaften Fall kurz besprechen, nämlich die Richtung der Blüthenköpfchen von *Cuscuta*-Arten. Ich habe mehrfach an *Cuscuta*-Arten die Bemerkung gemacht, dass die Blüthenköpfchen der auf *Trifolium pratense* und *Daucus Carota* vorkommenden *C. trifolii* vorzugsweise an der Lichtseite des Stengels der Wirthpflanze stehen, und bei horizontaler Lage der letzteren vorwiegend an der Oberseite anzutreffen sind. Die *Cuscuta*-Fäden sind, soweit die bis jetzt angestellten Beobachtungen reichen,[1] dem Lichte gegenüber völlig neutral befunden worden; auch sind die Blüthenköpfchen so gut wie stiellos, so dass sich die Lichtstellung derselben nicht wohl leicht auf positiven Heliotropismus zurückführen lässt. Es werden weitere Untersuchungen festzustellen haben, ob hier nicht doch ein Fall von positivem Heliotropismus

[1] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 148.

Digitized by Google

beziehungsweise negativem Geotropismus, vorliegt, oder ob nicht eine anderweitige Abhängigkeit der angegebenen Blüthenlage vom Lichte zur Ursache dieser Blüthenanordnung wird.

5. Heliotropismus der Blüthentheile.

Die heliotropischen Bewegungen der Blüthen werden, wie oben eingehend dargelegt wurde, in der Regel durch die Blüthenstiele vollzogen. Das Gleiche gilt für blüthenförmige Inflorescenzen, welche heliotropisch durch die tragende Axe gekrümmt werden. Nur selten ist die heliotropische Beugung der Blüthe auf Krümmung des Perianthes zurückzuführen, worüber ich schon früher (p. 63) ein Beispiel anführte, nämlich *Colchicum autumnale*, deren Perigonröhre deutlich positiv heliotropisch ist. Ein Gleiches gilt für das Perigon von *Crocus vernus*, welches 1^m von der Normalflamme aufgestellt, nach einigen Stunden, selbst im absolut feuchten Raume, sich stark der Lichtquelle zuneigt. Auch bei *Melampyrum nemorosum* ist die Blumenkrone erkennbar positiv heliotropisch (s. oben p. 68). Dass bei manchen Pflanzen, deren Blüthen sich im Lichte öffnen und im Dunkeln schliessen, die zum Öffnen führende Bewegung der Perianththeile durch Zusammenwirken von positivem und negativem Heliotropismus, die zum Schliessen führende, durch negativen Geotropismus dieser Blüthentheile hervorgebracht werden dürfte, ist aber schon an einem Beispiele (*Colchicum*, s. p. 63—67) gezeigt worden.

Andere heliotropische Bewegungen von Perianthien und deren Theilen sind mir nicht bekannt geworden. Die Angaben von Dutrochet,[1] denen zufolge die Corolle von *Phaseolus*-Arten sich dem Lichte entgegenkrümmen und die Flügel der Blüthe von *Melilotus officinalis* sich vom Lichte wegkrümmen sollen, habe ich nicht bestätigt gefunden. Für die letztere Angabe habe ich keine Erklärung gefunden, was aber die erstere anlangt, so dürfte sie möglicherweise auf eine andere Krümmungsweise der Blumenkronen zurückzuführen sein, die, obgleich vom Lichte völlig unabhängig zu Stande kommend, hier doch kurz angeführt werden möge, weil, so viel mir bekannt, auf dieselbe bis jetzt noch nicht aufmerksam gemacht wurde. Das Schiffchen von *Phaseolus multiflorus* ist gedreht, gewöhnlich $1\frac{1}{2}$—$2\frac{1}{2}$mal, und zwar nach meiner linken Hand hin, wenn ich die aufrechte Blüthe mir gegenüberhalte. Ich habe in den Sommern 1878 und 1879 etwa 200 Blüthen geprüft und keine einzige gefunden, deren Schiffchen nicht in der angegebenen Richtung hin gekrümmt gewesen wäre. Auch die Blüthen von *Phaseolus vulgaris* zeigen das gleiche Verhalten. Doch habe ich nicht genügend viele Beobachtungen angestellt, um über die Richtung der Krümmung eine bestimmte Aussage machen zu können. In den von mir untersuchten Blüthen waren allerdings alle Schiffchen gleichfalls nach links gekrümmt.

Andere Blüthentheile sind bekanntlich ausserordentlich häufig gekrümmt, doch scheint nur in seltenen Fällen Heliotropismus die Ursache hievon zu sein. So erfolgt, um nur einige Beispiele hier zu nennen, die Krümmung der Staubfädenenden von *Tropaeolum majus*, die Aufwärtskrümmung der Griffel von *Verbascum*-Arten, die Abwärtskrümmung der Griffel von *Epilobium roseum*, wie ich mich überzeugte, ganz unabhängig vom Lichte.

Die Staubfäden sind in der Regel nicht heliotropisch. Eine Ausnahme machen die verhältnissmässig langen, weit aus der Blüthe herausragenden Stamina von *Plantago media*. Wendet man die Blüthenähre um, so krümmen sich alle Staubfäden nach einigen Stunden geotropisch aufwärts. Macht man den Versuch in der Weise, dass die Ähre einseitig beleuchtet ist, so stellen sich die lichtwärts gekehrten Staubfäden alsbald in die Richtung des einfallenden Lichtes, dem Stande der Sonne folgend. Diese heliotropische Stellung darf wohl als eine günstige angesehen werden, denn die nunmehr in die Richtung der einfallenden Sonnenstrahlen gestellten, leicht verwelklichen Staubfäden werden nicht so leicht durch Wasserabgabe einschrumpfen, als wenn sie von den Sonnenstrahlen unter sogenannten guten Winkeln getroffen werden würden. Während die Staubfäden sich nach wenigen Stunden schon in die Richtung der Lichtstrahlen stellen, dauert es viel längere Zeit, oft über 24 Stunden, bis die ganze Blüthenspindel aus ihrer Zwangslage sich befreit. Dieselbe richtet sich in Folge Zusammenwirkens von Heliotropismus und Geotropismus nach der Lichtseite empor.

---

[1] De la tendance des végétaux à se diriger vers la lumière etc. Mém. Paris 1837, p. 101.

Digitized by Google

Die Fruchtknoten mehrerer Epilobien, z. B. von *E. roseum* sind zur Blüthezeit positiv heliotropisch. Der langgestreckte Fruchtknoten übernimmt hier eine Aufgabe, die sonst dem Blüthenstiele zufällt, er wendet die Krone, indem er sich krümmt, zum Lichte. Nach dem Verblühen richten sich die Fruchtknoten geotropisch aufwärts. Die Fruchtknoten von *Arabis Turrita* sind gleichfalls positiv heliotropisch. Sämmtliche Schoten einer Pflanze richten sich in Folge dessen bei einseitiger Beleuchtung nach der Lichtquelle. Die kurzen Fruchtstiele sind, wie man sich leicht überzeugen kann, beim Zustandekommen der Lage der Schoten zum Lichte fast gar nicht betheiligt.

Viertes Capitel.

Wurzeln.

Die physiologische Literatur umschliesst eine nicht geringe Zahl von Angaben über den Heliotropismus der Wurzeln.[1] Bei genauer vergleichender Durchsicht derselben fällt aber zweierlei auf: die grosse Übereinstimmung in der Aussage über die Art und Stärke des Heliotropismus der Luftwurzeln und das vielfach Widersprechende in den Beobachtungen über die im Lichte gezogenen Bodenwurzeln. Erstere werden, sofern eine Lichtbeugung an denselben beobachtet wurde, als negativ, letztere theils als positiv, theils als negativ heliotropisch bezeichnet, wobei zur näheren Erklärung noch hinzugefügt werden muss, dass häufig die Wurzel einer und derselben Pflanzenart von einem Autor als positiv, von einem andern als negativ angesprochen wird.

Schon bei flüchtiger Betrachtung von im einseitigen Lichte wachsenden Luft- und Bodenwurzeln tritt die meist sehr scharfe Lichtbeugung der ersteren, und die schwache oder zweifelhafte der letzteren dem Beobachter sehr eindringlich entgegen. Und dies erklärt sich sehr leicht, wenn man die heliotropischen Stellungen der Pflanzentheile als Anpassungserscheinungen auffasst. Die Luftwurzeln entwickeln sich gleich den anderen oberirdischen Pflanzentheilen unter dem Einflusse des Lichtes und reagiren in Folge der Erwerbung von Organisationseigenthümlichkeit wie jene auf das Licht; die Bodenwurzeln hingegen wachsen nur während des Experimentes oder nur zufällig im Lichte; sie erwarben diese Eigenthümlichkeiten nicht. Freilich schliesst die normal im Dunkeln vor sich gehende Entwickelung eines Organes, die Fähigkeit zu heliotropischer Krümmung von vornherein nicht aus, doch ist für einen, den äusseren Bedingungen sich anpassenden Organismus a priori zu erwarten, dass die angeborne Fähigkeit, auf das Licht zu reagiren, erst unter dem Einflusse des Lichtes sich ausbilden und sich als Glied in die Kette der Lebensfunctionen einfügen wird. Die nachfolgenden, auf eine grosse Zahl genauer Beobachtungen gestützten Mittheilungen werden auch lehren, dass der Heliotropismus der Luftwurzeln in der Regel scharf ausgesprochen auftritt, während die Bodenwurzeln meist nicht mehr als eine Neigung zur Lichtbeugung kundgeben, die sich mit Schärfe gewöhnlich nur bei Ausschluss des positiven Geotropismus demonstriren lässt. Man darf somit ungezwungen den Heliotropismus als eine Anpassungserscheinung auslegen.

Schon diese Betrachtungsweise macht es wünschenswerth, Luft- und Bodenwurzeln in ihrem Verhalten zum Lichte getrennt durchzunehmen.

Ehe ich nun zur Darlegung meiner auf die ersteren bezugnehmenden Untersuchungen schreite, wird es nöthig sein, die Methode der Bestimmung des Heliotropismus in schwierigen oder zweifelhaften Fällen kurz auseinanderzusetzen.

Zeigt eine Wurzel nicht direct bei einseitiger Beleuchtung im Lichte passender Intensität und unter sonst günstigen Vegetationsbedingungen ein entschiedenes Zuwenden zum, oder Abkehren vom Lichte, so folgt daraus noch nicht, dass dieselbe aneliotrop sei, denn es könnte ja hier der in der Regel stark ausgeprägte positive Geotropismus, den etwa vorhandenen heliotropischen Effect vollkommen verdecken. Schon im ersten Theile dieser Monographie[2] habe ich gezeigt, wie man durch Rotationsversuche, die mit in Wasser wurzelnden Keim-

---

[1] Vergl. den ersten Theil dieser Monographie, p. 147, 151—158, 161—164, 167 und 168.

[2] L. c. p. 198.

Digitized by Google

lingen vorgenommen werden, den Einfluss der Schwere zu eliminiren im Stande ist. Ich will hier noch einen anderen, viel einfacheren Weg angeben, der zu dem gleichen Resultate führt, und der, wenn es sich um Prüfung einer grösseren Zahl von Wurzeln handelt, besonders empfehlenswerth ist. — Denke ich mir eine im Wasser sich entwickelnde, genau vertical nach abwärts gerichtete Wurzel von vorne durch horizontal einfallendes Licht bestrahlt, so leuchtet ein, dass, wenn dieselbe heliotropisch — gleichgiltig ob positiv oder negativ — und gleichzeitig auch positiv geotropisch ist, der jedesmalige factische, äusserlich sichtbare Effect beider Krümmungsformen sich als Differenz der Wirkung des Heliotropismus und positiven Geotropismus darstellen wird. Stelle ich aber diese Wurzel umgekehrt, also vertical aufwärts gerichtet auf, so werden sich diese beiden Kräfte bis zur Erreichung der horizontalen Richtung addiren; selbst bei sehr schwachem positiven Heliotropismus wird sich die Wurzel nach vorne, und bei schwachem negativen nach rückwärts krümmen müssen. Verhält sich bei diesen Versuchen die Wurzel indifferent, oder zeigt sie eine vom Lichte unabhängige Neigung, so gibt sie sich auch mit Bestimmtheit als aneliotrop zu erkennen. Wurzeln im feuchten Raume auf diese Weise zu prüfen, geht natürlich spielend leicht; es macht aber auch keine besonderen Schwierigkeiten, dieselben in Wasser nach dieser Methode auf Heliotropismus zu untersuchen. Die Wurzel der Versuchspflanze wird in eine möglichst weite, beiderseits offene, rückwärts (innen) schwarz und matt emaillirte Glasröhre eingeführt und an einem Ende der Röhre wasserdicht eingepasst; hierauf wird die Röhre umgekehrt und mit Wasser so weit als nöthig gefüllt.

I. Luftwurzeln.

Die erste Angabe über negativen Heliotropismus von Luftwurzeln rührt von Dutrochet[1] her, welcher (1833) für *Pothos digitata* dieses Verhalten constatirte. Später (1867) hat Hofmeister[2] den ausgezeichneten negativen Heliotropismus von *Hartwegia comosa* Nees (*Cordyline vivipara* Hort.) bekannt gegeben und auch für die Luftwurzeln von *Stanhopea insignis* und *Cattleya crispa* Lindley Lichtscheue constatirt.

Ich habe in den Gewächshäusern des hiesigen botanischen Universitätsgartens und des kais. Hofgartens zu Schönbrunn eine grosse Zahl von Luftwurzeln bezüglich ihres Verhaltens zum Lichte geprüft, auch manche der weiter unten zu nennenden Gewächse durch lange Zeit cultivirt und auf Heliotropismus untersucht, und bin zu dem Resultate gelangt, dass die Mehrzahl der Luftwurzeln von Pflanzen aus den verschiedensten Familien scharf ausgesprochenen negativen Heliotropismus zeigt, nur wenige denselben schwach oder undeutlich darbieten, und nur eine verschwindend kleine Zahl sich dem Lichte gegenüber indifferent erweist.

Es zeigt sich also klar, dass die Luftwurzeln sich nicht anders als die im Lichte vegetirenden Stengel und Blüthen verhalten, für die der Heliotropismus die Regel, das aneliotrope Verhalten die Ausnahme bildet, wie oben dargelegt wurde. Diese Thatsachen begründen neuerdings die Ansicht, dass der Heliotropismus als eine Anpassungserscheinung aufgefasst werden müsse.

Ich gebe in der nachfolgenden Zusammenstellung meine Beobachtungen über das Verhalten der Luftwurzeln nebst etwaigen Wahrnehmungen über das Aufwärtsstreben der Wurzeln, das wohl bis auf Weiteres als eine negativ geotropische Erscheinung aufzufassen sein dürfte.

a) Stark ausgesprochener negativer Heliotropismus wurde beobachtet bei:

Orchideen.

1. *Acropera cornuta* Klotzsch. Central-Asien.
2. *Gongora galeata* Reichenbach fil. Mexiko. Deutlicher negativer Geotropismus der Seitenwurzeln.
3. *Cattleya crispa* Lindley. Brasilien.
4. „ *Mossiae* Parker. La Guayra.

---

[1] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 147.
[2] Pflanzenzelle, p. 292.

Digitized by Google

5. *Saccolobium mikranthum* Lindley. Manila.
6. *Aërides Brookii* Batem. Malabar.
7. „ *odoratum* Lour. Cochinchina.
8. *Schomburgkia undulata* Lindley. Neu-Granada.
9. *Oncidium sphacelatum* Lindley. Guatemala.
10. „ *Papilio* Lindley. Trinidad.
11. *Rodriguezia Barkerii* Hook. Brasilien.
12. *Dendrobium Gibsonii* Lindley. Tenasserim. Sehr deutlicher negativer Geotropismus der Seitenwurzeln.
13. *Dendrobium nobile* Lindley. Ausgezeichnetster negativer Heliotropismus der Wurzeln und sehr deutlicher negativer Geotropismus der Seitenwurzeln.
14. *Dendrocolla Cotes* Lindley. Ausgezeichnetster negativer Geotropismus der Seitenwurzeln.
15. *Stanhopea grandiflora* Lindley. Central-Amerika.
16. „ *occulata* L. Mexiko. Sehr deutlicher negativer Geotropismus der Seitenwurzeln.
17. „ *ecornuta* Charles Lemair. Central-Amerika. Ausgezeichnetster negativer Geotropismus der Seitenwurzeln. Die Wurzeln waren nach der Richtung des Lichteinfalles etwa 45° gegen den Horizont geneigt, während die aus denselben hervorgedrungenen Seitenwurzeln, und zwar sowohl die unteren als die oberen vertical aufwärts strebten.
18. *Laelia purpurea* Lindley. Brasilien.
19. *Megaclinium falcatum* Lindley. Die Wurzeln pressen sich, indem sie das Licht fliehen, dicht dem Substrate an, eine Eigenthümlichkeit, die ich mehrfach beobachtete, und die wohl bei allen negativ heliotropischen Luftwurzeln vorkommen dürfte.
20. *Maxillaria aromatica* Graham.
21. *Phajus* sp. Ausgezeichnetster negativer Heliotropismus.

Liliaceen.

22. *Hartwegia comosa* Nees. Sehr starker negativer Heliotropismus; auch bei Cultur der Wurzeln in Wasser, wie schon Hofmeister fand.

Aroideen.

23. *Philodendron giganteum* Schott. Tropisches Amerika. Ausgezeichneter negativer Heliotropismus.
24. *Anthurium carthilagineum* Desf. Venezuela.
25. „ *crassinervium* Schott. Panama. Ausgezeichneter negativer Heliotropismus.
26. *Pothos argyraea* Hort. = *Scindapsus argyrea* Engl. Philippinen.

Selaginellen.

27. *Selaginella densa* Hort. Südamerika.

b) Deutlicher negativer Heliotropismus bei:

Ampelideen.

28. *Cissus discolor* Blume. Java.

Bignoniaceen.

29. *Bignonia violacea* Lindley. Südamerika.
30. „ *argyraea* Lindley. Südamerika.

Orchideen.

31. *Vanda tricolor* Lindley. Java.
32. *Burlingtonia candida* Lindley. Brasilien. Die Wurzeln wenden sich in starken und reichlichen Undulationen vom Lichte ab.

Digitized by Google

33. *Angraecum ornatum.*
34. *Vanilla aromatica* Sw. Tropisches Amerika. Die oft meterlangen Wurzeln hängen fast vertical hinab, die Wurzelenden fand ich aber deutlich vom Lichte weggewendet. Auf horizontalem Substrate wachsend, von oben oder unten beleuchtet, pressen sich die Wurzeln demselben an.

Bromeliaceen.

35. *Aeschinanthus Busheanus* Hort.
36. „ *pulcher* Stew. Java.
37. *Hohenbergia strobilacea* Schott.

Aroideen.

38. *Philodendron subovatum* Schott. Mexiko.
39. „ *Sellowianum* Kunth. Brasilien.
40. „ *eximium* Schott. Brasilien. Wurzeln deutlich negativ geotropisch.
41. „ *cuspidatum* C. Koch. Mexiko.
42. „ *Karstenianum* Schott. Venezuela. Junge Wurzeln deutlich negativ geotropisch; später in Folge des eigenen Gewichtes vertical hinabhängend.
43. „ *Ghiesbrechtii* Linden = *Ph. sagittaefolium* Liebmann. Mexiko. Die Wurzeln wuchsen, bei horizontalem Lichteinfall, an eine Wand angepresst wagrecht weiter.
44. „ *Hügelii* Schott. Wurzeln deutlich negativ geotropisch.
45. „ *Warszewiczii* C. Koch. Guatemala.
46. *Monstera deliciosa* Liebmann = *Philodendron pertusum* Kunth et Bouché. Mexiko. Die Wurzeln wuchsen in der Richtung des Lichteinfalles, an eine Wand angepresst, fort.
47. „ *surinamensis* Schott. Brasilien.
48. „ sp. Wurzeln deutlich negativ geotropisch.
49. *Anthurium Olfersianum* Schott. Brasilien.

Selaginellen.

50. *Selaginella sulcata* Spring. Guyana.
51. „ *caesia* Hort.

c) Schwacher negativer Heliotropismus bei:

Ampelideen.

52. *Cissus sicyoides* L. Jamaika.

Comelinaceen.

53. *Comelina Zanonia* L. = *Campelia Zanonia* Rich. Grosse prachtvolle Luftwurzeln.

Orchideen.

54. *Rhenanthera coccinea* Lour. Cochinchina.
55. *Angraecum pelucidum.* ? Sierra Leone.
56. *Vanda unicolor* Roxb. Japan.
57. „ *tricolor* Lindley. Java.

d) Keine Spur von Heliotropismus wurde bei folgenden Pflanzen beobachtet:

Rubiaceen.

58. *Coccocypselum repens* Sw. Jamaika.

Digitized by Google

Pandaneen.

59. *Pandanus latifolius* Rumph. Amboïna.
60. „ *odoratissimus* L. fil. Südasien.

Palmen.

61. *Caryota Rumphiana* Mart. Molukken.

Es scheint mir der Erwähnung werth, dass das als negativer Geotropismus hier angenommene Aufstreben nur an solchen Wurzeln beobachtet wurde, welche starken oder deutlichen negativen Heliotropismus darbieten, und in schönster Weise wieder nur dort, wo auch der negative Heliotropismus am schärfsten ausgeprägt ist. Unter der — wohl berechtigten Annahme, — dass hier wirklich negativer Geotropismus vorliegt, gewinnt die Erscheinung biologisches Interesse und ist auch in rein physiologischer Beziehung der Beachtung werth. Der den Wurzeln sonst eigenthümliche starke positive Geotropismus ist der vom Lichte wegstrebenden Wurzel unter den in der Natur herrschenden Verhältnissen [1] nur hinderlich, um somehr, als beim negativen Heliotropismus auch das Eigengewicht der Wurzel zu überwinden ist. Je vollkommener die Anpassung an die neue Function erfolgen soll, desto mehr muss die Eignung des Organs zum positiven Geotropismus vernichtet werden. Dass aber der negative Geotropismus für eine das Licht fliehende Wurzel kein Hinderniss ist, ergibt sich daraus, dass eine verticale und als negativ geotropisch angenommene Wurzel unter dem Einfluss des Lichtes und der Schwere, bis zu einer bestimmten Grenze die Richtung der einfallenden Strahlen leichter erreichen wird, als wenn die Schwere auf sie gar nicht reagirte. Die dem Lichte sich anpassende Wurzel gewinnt die Eigenthümlichkeit negativ heliotropischer Sprosse, welche ja auch in der Regel negativ geotropisch sind.

Vom physiologischen Standpunkte aus würde aber das Auftreten des negativen Geotropismus an Luftwurzeln lehren, dass die Beleuchtung Organisationseigenthümlichkeiten in diesen Organen hervorruft, welche die Eignung zum positiven Geotropismus verringern oder gar ausschliessen, hingegen die zum negativen begünstigen. Welcher Art diese durch das Licht hervorgerufenen Änderungen in der Organisation der Luftwurzeln sein mögen, soll hier nicht erörtert werden, da, abgesehen von der Schwierigkeit, oder derzeitigen Unmöglichkeit dieseFrage zu lösen, die Ursache des Aufstrebens der Luftwurzeln vorerst noch einer genaueren Untersuchung unterzogen werden müsste.

II. Bodenwurzeln.

Dass dieselben häufig negativ heliotropisch sind, habe ich im ersten Theile dieser Monographie [2] durch Rotationsversuche gezeigt, und zwar für *Sinapis alba, Helianthus annuus* und *Lepidium sativum.* Ich habe an anderen Wurzeln, die ich in dieser Weise prüfte (*Mirabilis Jalappa, Zea Mays, Trifolium pratense, Vicia Faba, Raphanus sativus* u. v. a.) die gleiche Wahrnehmung gemacht, fand aber, dass selbst, wenn im Experimente sich ein sehr deutlicher Heliotropismus zeigte, derselbe unter gewöhnlichen Verhältnissen, nämlich bei gleichzeitiger Wirksamkeit des Geotropismus, gewöhnlich nicht oder nur undeutlich zum Vorschein kam, so dass hier höchstens von einer Tendenz der Wurzeln, sich vom Lichte abzukehren, die Rede sein kann. Manche dieser Pflanzen, z. B. die Kresse, verhält sich unter diesen Verhältnissen dem Lichte gegenüber fast völlig passiv. Senfwurzeln, die auch von anderen Botanikern als negativ heliotropisch bezeichnet werden, [3] machen hierin eine Ausnahme.

---

[1] Nämlich bei der Beleuchtung durch einseitig einfallendes Licht, welche bei epidendrischen Wurzeln wohl als Regel angenommen werden muss; bei constantem Oberlicht wäre der positive Geotropismus für die das Licht fliehenden Wurzel nicht nur günstig, er würde den negativen Heliotropismus geradezu entbehrlich machen. Diese Beleuchtungsweise kommt aber weder den Luftwurzeln der in unseren Gewächshäusern cultivirten Gewächsen, noch den unter völlig natürlichen Verhältnissen vorkommenden als Regel zu.

[2] L. c. p. 198.

[3] Z. B. von Hofmeister (Pflanzenzelle, p. 292), welcher diese Pflanze zu Versuchen über den negativen Heliotropismus besonders empfiehlt.

Digitized by Google

Ausser mit den genannten Pflanzenarten habe ich Rotationsversuche nur noch mit der Erbse gemacht, die aber doch nur ein zweifelhaftes Resultat ergaben, indem nicht die Wurzeln aller Versuchspflänzchen, sondern blos einige (8 unter 12) sich entschieden vom Lichte wegkrümmten, so dass der negative Heliotropismus dieser Wurzeln mir noch nicht sichergestellt erscheint.

Die genannten Pflanzen habe ich auch bei umgekehrter Aufstellung im einseitigen Lichte geprüft, wobei ich im Wesentlichen das gleiche Resultat erhielt.

Nach diesen Beobachtungen ist also nicht zu bezweifeln, dass Bodenwurzeln existiren, welche negativ heliotropisch sind.

Ich wende mich nun zu jenem Theile meiner Untersuchungen, welcher die Frage, ob auch positiv heliotropische Wurzeln existiren, beantworten soll. In der Literatur finden sich sehr zahlreiche Angaben über positiv heliotropische Wurzeln, und ich habe die wichtigste derselben im historischen Theile dieser meiner Arbeit bereits namhaft gemacht. Viele dieser Angaben lauten sehr bestimmt; so sollen nach Dutrochet[1] die Wurzeln von *Allium sativum* ausgezeichneten positiven Heliotropismus zeigen, nach Sachs[2] die Wurzeln von in Gläsern cultivirter *Lemna* immer deutlich positiv heliotropisch sein und nach Hofmeister[3] sind die Wurzeln von *Allium Cepa* zuverlässig positiv.

Ich muss nun hier gleich, bevor ich zur Mittheilung genauer Versuche übergehe, bemerken, dass ich an Wurzeln von in gewöhnlicher Weise in Gläsern cultivirten Pflanzen wohl oft ein schwaches Wenden zum Lichte, niemals aber einen prägnanten Fall von positivem Heliotropismus gesehen habe. Und doch konnte ich im Laufe der letzten drei Jahre wohl Hunderte von Individuen, sehr verschiedenen Pflanzenarten zugehörig, beobachten, da ich selbst mich mit der Sache vielfach beschäftigte und auch von mehreren Eleven des pflanzenphysiologischen Institutes, namentlich von Herrn Dr. Carl Richter, Monate hindurch Pflanzen auf den Heliotropismus ihrer Wurzeln geprüft wurden.[4] Und diese unsere, allerdings ohne Ausschluss der einseitigen Wirkung der Schwere angestellten Beobachtungen, sind doch insoferne etwas genauer als die gewöhnlichen, da zu den Versuchen Gläser genommen wurden, die bis auf einen schmalen, zum Eintritt des Lichtes freigelassenen Streifen, innen und aussen schwarz und matt emaillirt waren und auch für den Ausschluss von Oberlicht Sorge getragen wurde, so dass die Wurzeln in diesen Versuchen thatsächlich nur von einer Seite her Licht erhielten, was von in gewöhnlichen Gläsern cultivirten Wurzeln nicht gesagt werden kann.

Genaue Versuche stellte ich zunächst mit *Allium sativum* an. Ich wählte gerade diese Pflanze, weil ihre Wurzeln nach Dutrochet's Angabe (l. c.) noch stärker heliotropisch sein sollen, als die von *A. Cepa*, die indess auch als Muster stark positiv heliotropischer Wurzeln (von Durand, Dutrochet und Hofmeister) hingestellt werden. Cultivirt man eine gewöhnliche, zusammengesetzte Zwiebel von *Allium sativum* im Wasser bei Einwirkung von einseitiger Beleuchtung (in den schwarz emaillirten Gefässen), so wird man sehr häufig den Eindruck bekommen, als wären die Wurzeln positiv oder negativ heliotropisch. Es kommt nämlich sehr oft vor, dass die Wurzeln einer der peripher angeordneten Axillarzwiebeln früher als alle übrigen sich entwickeln. Da nun alle Wurzeln dieser Zwiebel nach aussen streben, und zwar unabhängig von Licht oder Schwere, so scheint es, dass, wenn zufällig die dem Lichte zugewendeten Axillarzwiebeln ihre Wurzeln zuerst entwickeln, letztere positiv, hingegen, wenn die rückwärtigen zuerst hervortreten, diese Organe negativ heliotropisch seien.

Dieses eigenthümliche Streben der Wurzeln, nach aussen zu wachsen, hat vielleicht zu der Täuschung, hier starken Heliotropismus anzunehmen, Veranlassung gegeben. Cultivirt man *Allium sativum* im Wasser bei völligem Ausschluss von Licht, so stellen sich alle Wurzeln gleichfalls nach aussen. Schneidet man alle gebildeten Wurzeln ab, so nehmen die neu hervortretenden die gleiche Stellung an. Dieses Ausbreitungsstreben der Knoblauchwurzeln wird durch Hyponastie hervorgerufen, welche dem positiven Geotropismus entgegenwirkt.

---

[1] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 157.

[2] Experimentalphysiologie, p. 41.

[3] Pflanzenzelle, p. 293.

[4] S. dessen Arbeit: Untersuchung über den Einfluss der Beleuchtung auf das Eindringen von Keimwurzeln in den Boden Sitzungsber. der k. Akad. der Wiss. Bd. LXXX, I. Abth., Juni 1879.

Digitized by Google

Dass hier wirklich ein relativ verstärktes Wachsthum an den Unterseiten der Wurzeln stattfindet, geht aus dem concaven Aufwärtsstreben von durch längere Zeit in Wasser cultivirten Wurzeln hervor. Bis zu einem gewissen Grade ist die Hyponastie den Wurzeln günstig, unterstützt nämlich ihre Ausbreitung im Wasser. Es begreift sich ja leicht, dass, wenn diese Organe nur ihren positiven Geotropismus geltend machen würden, die Wurzeln einer Zwiebel eine dicht zusammengefügte parallelfaserige Masse bilden würden. Im Boden cultivirte Zwiebel von *Allium sativum* breiten ihre Wurzeln gleichfalls aus, wachsen dabei aber schief nach abwärts, und, so viel ich gesehen habe, stets undulirend, so dass das Gleichgewicht von Hyponastie und positivem Geotropismus periodisch gestört zu werden scheint. Die im Wasser wachsenden Wurzeln sind also relativ stärker hyponastisch, als die im Boden zur Entwicklung kommenden. Man ersieht aus dem Vergleiche der Wasserwurzeln und der Bodenwurzeln, dass die letzteren dem Medium viel vollkommener angepasst erscheinen, als die ersteren.

Zur Entscheidung der Frage, ob die Wurzeln dieser Pflanze heliotropisch sind, führte ich eine Axillarzwiebel mit dem Wurzelende in eine Glasröhre ein, stellte an der Einführungsstelle einen wasserdichten Verschluss durch Baumwolle her, richtete die Röhre in der Weise vertical, dass die Wurzeln nach oben zu liegen kamen und brachte so viel Wasser in den Raum, dass es etwa 3^{cm} über die Wurzelenden reichte.

Bei diesem Versuche ist auf die Intensität des Lichtes zu achten, weil je nach dem Grade derselben das Resultat ein verschiedenes ist. Benützt man Gaslicht (Normalflamme), so richten sich die anfänglich aufrechten Wurzeln nach aussen (wenden sich also nach der äusseren convexen Seite der Zwiebel), wie immer auch die Richtung des Lichteinfalles sein mag und wachsen in Folge positiven Geotropismus vertical nach abwärts. Dasselbe Resultat erhält man im schwachen diffusen Tageslichte (an trüben Tagen im November und December), nur mit der in einzelnen Versuchen wahrnehmbaren Abänderung, dass einige wenige Wurzeln sich schwach gegen das Licht kehren. Im Finstern ist das Verhalten genau so wie im Gaslichte. Man sieht also, dass bei der Helligkeit, welche die Normalflamme spendet, die Wurzeln von *Allium sativum* gar nicht heliotropisch sind, im schwachen diffusen Tageslichte aber im günstigsten Falle nur eine geringe Neigung zu positiv heliotropischen Krümmungen wahrnehmen lassen. An hellen sonnigen Tagen ist aber bei dieser Versuchsanstellung stets deutlicher positiver Heliotropismus erkennbar. Zur Hervorrufung des positiven Heliotropismus an den Wurzeln des Knoblauchs ist also starkes Licht nöthig. Auf diese Thatsache hat zuerst Sachs (l. c.) hingewiesen. Er machte seine Versuche ohne Ausschluss des Geotropismus und, wie es scheint, auch nicht in Gefässen mit geschwärzter Innenwand. Unter solchen Verhältnissen bekommt man aber, wie ich mich vielfach überzeugte, selbst bei intensivem Lichte, keine stark ausgesprochen heliotropischen Krümmungen, und oft auch nur unsichere Resultate, während bei der hier angegebenen Versuchsanstellung jedes Experiment ein unzweifelhaftes Ergebniss liefert.

Bemerkenswerth scheint mir die Thatsache, dass die heliotropische Krümmung der Knoblauchwurzeln sehr lange auf sich warten lässt. Sehr häufig stellt sie sich erst am zweiten oder dritten Tage ein, während selbst wenig empfindliche Stengel sich schon nach einigen Stunden dem Lichte zu krümmen. Vertical nach abwärts gekehrte Wurzeln bedürfen zur Lichtbeugung oft noch längerer Zeiträume.

Mit den Wurzeln von *Allium Cepa* habe ich keine so genauen Versuche angestellt. Die Zwiebeln dieser Pflanze sind zu den Versuchen mit der Umkehrung auch weniger geeignet. Ich begnügte mich, die Zwiebeln im Wasser bei streng einseitigem Lichte zu cultiviren und fand, dass deren Wurzeln im Gaslichte und schwachem diffusem Lichte gar nicht, in starkem Lichte nur schwachen oder gar nur zweifelhaften positiven Heliotropismus darbieten. Die Tendenz der Wurzeln, sich nach aussen zu stellen, tritt hier lange nicht mit jener Schärfe wie bei *Allium sativum* hervor. Mehrfach habe ich die Bemerkung gemacht, dass, wenn die sich sehr rasch entwickelnden und zu einer beträchtlichen Länge heranwachsenden Wurzeln dieser Pflanze die Wand des Gefässes erreichten, sie von hier aus in entgegengesetzter Richtung wuchsen, was in manchen Fällen zu der Täuschung, als läge hier Heliotropismus vor, Veranlassung geben kann.

Ferner wählte ich zu meinen Versuchen *Hyacinthus orientalis*, weil N. J. C. Müller[1] von den Wurzeln dieser Pflanze aussagt, sie seien heliotropisch, und zwar sollen sie im schwachen Lichte positiv, im starken

[1] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 167.

Digitized by Google

negativ sein. Ich cultivirte die Hyacinthenzwiebeln theils in den mehrfach erwähnten geschwärzten mit Wasser gefüllten Gläsern, in welchen die Wurzeln nur Vorderlicht und gar kein Oberlicht erhielten, theils führte ich diese Wassercultur bei völligem Ausschluss von Licht aus. In Bezug auf die Lage der Wurzeln erhielt ich in beiden Fällen das gleiche Resultat. Die Wurzeln strebten anfänglich fast geradlinig schief nach aussen und unten, später wuchsen sie ziemlich genau vertical nach abwärts. Das Bestreben der Wurzeln, sich radiär nach aussen zu stellen, ist bei dieser Pflanze ein höchst charakteristisches und der Winkel, unter welchem die nach aussen strebende Wurzel von der Verticalen abweicht, ein sehr beträchtlicher, der nicht selten 30—40° austrägt. Ich habe meine Versuche unter den verschiedensten Beleuchtungsverhältnissen, auch im directen Sonnenlichte ausgeführt, niemals aber einen scharf ausgesprochenen Heliotropismus wahrgenommen, vielmehr verhielten sich die Wurzeln so wie die von *Allium Cepa*. Im starken Lichte zeigt sich also oft schwacher positiver Heliotropismus. Der von N. J. C. Müller behauptete negative Heliotropismus wurde nie beobachtet.

Die Wasserculturversuche, die ich mit *Tulipa Gesneriana* und *Crocus sativus* anstellte, lieferten kein positives Resultat. Die Wurzeln dieser Pflanze erscheinen dem Lichte gegenüber indifferent.

Diesen Beobachtungen habe ich noch einige andere (an den Wurzeln von *Myosotis palustris*, *Cannabis sativa*, *Cucurbita*, *Phaseolus* u. s. w. angestellte) beizufügen. Wenn ich in der zuletzt angegebenen Weise vorging, nämlich ohne Ausschluss des Geotropismus experimentirte, so zeigten sich diese Wurzeln dem Lichte gegenüber indifferent. Bei Umkehrung war meist schwacher negativer Heliotropismus wahrnehmbar.

Alles zusammengenommen, ergibt sich also aus meinen Untersuchungen, dass in Wasser cultivirte Bodenwurzeln unter gewöhnlichen Verhältnissen, also bei gleichzeitiger Wirkung des positiven Geotropismus, meist gar nicht heliotropisch erscheinen; nur in verhältnissmässig wenigen Fällen gibt sich direct negativer (*Sinapis alba*) oder positiver Heliotropismus (*Allium sativum*) und dann auch nur in intensiverem Lichte zu erkennen. Schliesst man den Geotropismus im Versuche aus, oder zwingt man durch Umkehrung der Wurzeln die Schwere, einen etwa vorhandenen Heliotropismus verstärkt zur Anschauung zu bringen, so findet man diese Organe in der Regel schwach negativ, und nur in Ausnahmsfällen (*Allium sativum*) positiv heliotropisch.

Diese Tendenz der Bodenwurzeln zu negativ heliotropischen Krümmungen macht es unter dem Gesichtspunkte der Anpassung verständlich, warum die Luftwurzeln in der Regel in so ausgeprägtem Masse negativ heliotropisch sind. Es tritt dies wohl am klarsten an solchen Pflanzen hervor, deren Wurzeln, wie die der *Hartwegia comosa*, sowohl als Boden-, wie als Luftwurzeln fungiren können. Cultivirt man eine aus dem Boden herausgenommene *Hartwegia* im Wasser, so sieht man, wie die Wurzeln derselben bei einseitiger Beleuchtung in der ausgezeichnetsten Weise negativ heliotropisch werden.

Der negative Heliotropismus der Luftwurzeln hat offenbar den Zweck, die Wurzeln der allzu starken Wirkung des Lichtes zu entziehen, was theilweise schon dadurch erreicht wird, dass die Wurzeln sich in die Richtung des einfallenden Lichtes zu stellen streben und dieser Lage, bei welcher das Licht unwirksam ist, mehr oder weniger nahe kommen, ferner dadurch, dass sie sich vom Lichte wegwenden und in beschattete Regionen eintreten.

Die im Ganzen doch nur schwache Tendenz der Bodenwurzeln zum negativen Heliotropismus ist direct in biologischer Beziehung wohl als bedeutungslos anzusehen. Doch geht man wohl nicht zu weit, wenn man hierin eine Anlage erblickt, welche der Pflanze zu statten kommt, wenn sich ihre Wurzeln zu Luftwurzeln umbilden, denn es ist wohl unzweifelhaft, dass bei der Umwandlung einer Boden- in eine Luftwurzel unter dem Einflusse des Lichtes die Anlage zu negativem Heliotropismus zur Ausbildung gelangt.

Schliesslich möchte ich hier noch auf eine Thatsache aufmerksam machen, die ich zuerst auffand, und die man leicht geneigt sein könnte, auf negativen Heliotropismus zurückzuführen, der aber hier thatsächlich gar nicht im Spiele ist. Wenn man auf der Erde liegende Samen bei über dem unteren Nullpunkt der Keimungstemperatur nicht zu hoch gelegenen Wärmegraden (für Weizen eignet sich hierfür am besten eine Temperatur von 8—12° C.), zum Keimen bringt, so dringen die Wurzeln viel leichter in den Boden ein, wenn die Samen im

Digitized by Google

Lichte stehen, als wenn sie, unter übrigens völlig gleichen Vegetationsbedingungen, im Finstern gehalten werden. Es liegt hier sehr nahe, das leichtere Eindringen der beleuchteten Wurzeln auf Rechnung des negativen Heliotropismus derselben zu stellen. Ich habe Herrn Dr. Carl Richter mit der Lösung dieses auch in biologischer Beziehung sehr interessanten Problems betraut, und er hat die hierüber im pflanzenphysiologischen Institute ausgeführten Untersuchungen in einer oben bereits genannten Abhandlung niedergelegt. Diese Untersuchungen haben zunächst die Abhängigkeit des im Lichte stattfindenden Eindringens der Wurzeln von der Temperatur gelehrt und nachgewiesen, dass in der Nähe des Maximums der Temperatur für das Wachsthum der betreffenden Wurzeln dieselben im Lichte viel schwieriger in den Boden eindringen, als im Dunkeln. Die Versuche zeigten, dass bei Wurzeln, welche nur sehr schwachen oder kaum erkennbaren negativen Heliotropismus, aber starken positiven Geotropismus darbieten, das Eindringen in den Boden bei passender Temperatur ebenso gut erfolgt, wie bei stark negativ heliotropischem, und dass die ganze Erscheinung auf einem durch Umsatz von Licht in Wärme erzielten Wärmegewinn beruht, welcher dem Wachsthum überhaupt und speciell dem positiven Geotropismus der Wurzel zu gute kommt. Der in dieser Weise indirect durch das Licht begünstigte positive Geotropismus ist es, welcher das Eindringen der beleuchteten Wurzeln in den Boden begünstigt.

Fünftes Capitel.

Heliotropismus der Pilze, Flechten, Algen und der thallösen Organe von Muscineen und Gefässkryptogamen.

Die heliotropischen Verhältnisse der Lagerpflanzen, der thallösen Vegetationsorgane der Lebermoose und der Farnprothallien sind in neuester Zeit Gegenstand vielfacher, zum Theile sehr eingehender Untersuchungen gewesen, die in erster Linie von Sachs, ferner von Brefeld, Leitgeb, Prantl u. A. ausgeführt wurden. Die von den genannten Forschern hiebei erzielten Resultate überheben mich der Mühe, diese schwierige und ausgedehnte Partie des Heliotropismus im Einzelnen selbst zu bearbeiten.

Ich begnüge mich, im Nachfolgenden die von den genannten Forschern erzielten Ergebnisse in aller Kürze im Anschlusse an den betreffenden Theil der historischen Einleitung dieser Abhandlung zusammenzufassen, einige zweifelhafte Fragen zu erledigen und endlich die heliotropischen Verhältnisse von zwei Pilzen *Pilobolus crystallinus* Tode und *Coprinus niveus* Fries in eingehender Weise zu schildern, um den Beweis zu liefern, dass sowohl vielzellige als einzellige Theile von Pilzen sich in dieser Beziehung genau so wie die Organe der Phanerogamen verhalten, und um zu zeigen, dass gar kein Grund mehr vorhanden ist, die Beugung einzelliger, positiv heliotropischer Organe zum Lichte als besonderen Fall von positivem Heliotropismus zu unterscheiden.[1]

Bezüglich der Pilze ist die Entdeckung Brefelds,[2] dass auch diese Organismen die Erscheinung des Etiolements darbieten, von grosser Wichtigkeit. Der Nachweis, dass heliotropische Pilze (z. B. *Pilobolus, Coprinus* etc.) etioliren, zeigt, dass sich die heliotropischen Organe derselben (also auch die einzelligen Fruchtträger des ersteren) nicht anders als andere positiv heliotropische Organe, z. B. Stengel verhalten. Hieher gehört auch die von Vines[3] constatirte Thatsache, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit der Sporangienträger von *Phycomyces nitens* schon durch eine kurz andauernde (blos $^1/_2$—1 Stunde währende) Lichtwirkung deutlich herabgesetzt wird. Es sei auch hier daran erinnert, dass durch die genauen Untersuchungen von Brefeld (l. c.) die Nichtexistenz des früher behaupteten negativen Heliotropismus wachsender Rhizomorpha-Stränge dargethan wurde. Für die Auffassung der biologischen Bedeutung des Heliotropismus der Pilze ist die neuerdings und zwar zum Theile an neuen Objecten constatirte Thatsache, dass das Reifen und Abschleudern von Sporangien heliotropischer Pilze durch das Licht beschleunigt wird, von grossem Interesse. Es ist nach den vorhandenen Thatsachen erlaubt, die biologische Bedeutung des Heliotropismus, z. B. der Sporangienträger von *Pilobolus*

---

[1] Vergl. oben, p. 19 und 21.

[2] Sitzungsber. der Ges. naturf. Freunde zu Berlin. April 1877.

[3] The Influence of Light upon the Growth etc. Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg, Bd. II, p. 133.

Digitized by Google

in folgender Weise zu präcisiren. Die Erscheinung des Etiolements der Pilze lehrt, dass das Wachsthum derselben durch das Licht gehemmt wird. Einer allzu starken Hemmung des Längenwachsthums wirkt der Heliotropismus entgegen, indem durch Neigung der sich krümmenden Theile gegen das Licht, die wachsthumsretardirende Wirkung des letzteren abgeschwächt wird. Durch die Krümmung der Fruchtträger gegen das Licht gelangen die Sporangien in die günstigsten Beleuchtungsverhältnisse, unter denen das Abschleudern der Frucht am raschesten vor sich geht.

Deutlicher, wenn auch nur schwacher, positiver Heliotropismus ist von Stahl[1] bei Flechten beobachtet worden. Hyphen von *Endocarpon pusillum* wachsen nach seinen Untersuchungen bei einseitiger Beleuchtung der Lichtquelle zu; die Thallusoberfläche dieser Flechte richtet sich hingegen senkrecht auf das auffallende Licht.[2]

Über die Lichtstellung des Thallus von *Marchantia* und anderen thallösen Organen ist eine eingehende und höchst wichtige Untersuchung von Sachs[3] angestellt worden, aus der sich ergibt, „dass der Plagiotropismus der *Marchantia*-Sprosse als eine aus dem (negativen) Geotropismus, dem positiven Heliotropismus der (Unterseite) und der Epinastie der Oberseite (Lichtseite) resultirende Richtung zu bezeichnen sei".[4]

Wie früher über das heliotropische Verhalten der Keimschläuche und der Keimscheibe der Lebermoose,[5] hat Leitgeb[6] in neuester Zeit über die Abhängigkeit des Wachsthums der aus Farnsporen hervorgehenden Keimschläuche und Prothallien vom Lichte Studien angestellt. Die Versuche wurden mit *Ceratopteris thalictroïdes* Brogn., *Struthiopteris germanica* Willd. und *Osmunda* vorgenommen und gezeigt, dass deren Prothallien anfänglich positiv heliotropisch sind, und zwar sowohl in schwach- als starkbrechbarem Lichte[7] später sich senkrecht auf das einfallende Licht stellen[8] und dass die meist aus den Seitenkanten der Prothallien hervorbrechenden Rhizoiden negativ heliotropisch sind.

Über dasselbe Thema liegt eine Arbeit von Prantl[9] vor. Seine Versuche wurden mit *Osmunda regalis* L., *Polypodium vulgare* L., *Aneimia Phyllitidis* Sw., *Aspidium filix mas* Sw. und anderen unbestimmten, wahrscheinlich *Asplenium filix femina* Bernh. zugehörigen Prothallien ausgeführt. Ohne Leitgeb's damals noch nicht erschienene Arbeit zu kennen, fand auch er die Rhizoiden und zwar sämmtlicher untersuchter Prothallien negativ heliotropisch. Die aus den Sporen austretenden Keimfäden sind positiv heliotropisch und negativ geotropisch. Die hervorwachsenden Prothallien stellen sich senkrecht auf das auffallende Licht und sind nach Prantl's Untersuchungen in demselben Sinne plagiotrop, wie *Marchantia*-Sprosse. Da die Prothallien negativ geotropisch gefunden wurden, so wäre anzunehmen, dass die zur fixen Lichtlage (senkrecht zu den auffallenden Strahlen) führende Mechanik mit der bei *Marchantia*-Sprossen und Laubblättern stattfindenden, übereinstimmt. Um dies aber festzustellen, wäre es um so nöthiger, directe Versuche anzustellen, als nach Prantl selbst junge, nur aus einer einzigen Zellfläche bestehende Prothallien schon den plagiotropen Charakter an sich tragen. Diese Beobachtung stände aber mit allen bisher sichergestellten, den Heliotropismus betreffenden Thatsachen

---

[1] Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten 1877, II, p. 18.

[2] In Betreff der Erklärung dieser Thatsache s. das Original und die hierauf bezüglichen kritischen Bemerkungen von Sachs in der weiter unten citirten Abhandlung dieses Forschers, p. 254, wo auch noch über andere an Flechten beobachtete heliotropische Verhältnisse nachzusehen ist.

[3] Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arbeiten des botan. Instituts zu Würzburg, Bd. II, p. 226.

[4] Es ist schon oben (p. 55) bemerkt worden, dass die Form der Epinastie, welche Sachs hier im Auge hat, gewiss ohne Anstand als negativer Heliotropismus aufzufassen ist.

[5] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 171.

[6] Studien über die Entwicklung der Farne. Sitzungsber. der k. Akademie d. Wiss. Bd. LXXX, 17. Juli 1879.

[7] L. c. p. 6 des Separat-Abdr. Über die Stärke des herrschenden Lichtes wird keine Angabe gemacht.

[8] Auch hier fehlt eine Angabe über die Intensität; es ist aber zu vermuthen, dass die Farnprothallien sich ähnlich so wie *Marchantia*-Sprosse verhalten, welche nach den Untersuchungen von Sachs (l. c. p. 238) im schwachen Lichte positiv heliotropisch, im starken Lichte unterseits positiv, oberseits epinastisch (oder nach meiner Auffassung negativ heliotropisch) sind. Diese Vermuthung ist um so berechtigter, als nach Leitgeb's Angaben (l. c. p. 6) die Unterseiten der Farnprothallien positiv heliotropisch zu sein scheinen.

[9] Bot. Zeitung 1879 (October) p. 697.

Digitized by Google

im Widerspruche, da sie die Fähigkeit einer und derselben Zelle, unter verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen positiv oder negativ heliotropisch[1] zu sein, voraussetzt. Nach Bauke[2] soll aber nicht ein noch im Flächenstadium, sondern erst ein zu einem mehrflächigen Gewebspolster herangewachsenes Prothallium plagiotrop werden. Sollte dies — was aber von Prantl entschieden in Abrede gestellt wird — thatsächlich der Fall sein, so wäre das Factum mit Rücksicht auf die bisher bekannten, genau studirten, analogen Fälle leicht verständlich. Leider konnte ich mir nicht mehr die Zeit gönnen, das Zustandekommen des Plagiotropismus der Farnprothallien genau zu studiren, da ich die vorliegende Arbeit, die mich ohnehin jahrelang beschäftigt hat, doch einmal zum Abschluss bringen wollte.

Die biologische Bedeutung der Lichtlage der Prothallien, des Marchantia-Thallus und ähnlicher Gebilde ist wohl völlig klar. Sowie das Laubblatt, dessen Hauptfunction in der Assimilation besteht, und welches desshalb darauf angewiesen ist, sich dem Lichte entgegenzustellen, um so dessen assimilatorische Kraft am besten ausnützen zu können, so richten sich auch die genannten thallösen Organe, denen ja bekanntlich keine Reservestoffe zufliessen, und die also die zum Aufbaue neuer Zellen erforderliche organische Substanz selbstständig produciren müssen, senkrecht auf das auffallende Licht.

Ich gehe nun zur Darlegung der Versuche über das heliotropische Verhalten von *Pilobolus* und *Coprinus* über. Die Versuche wurden genau nach der im ersten Theile dieser Arbeit mitgetheilten, früher blos auf Organe von Phanerogamen angewendeten Methode durchgeführt. Den grössten Theil dieser Untersuchungen besorgte Herr Cand. phil. Heinrich Wichmann, einige Versuchsreihen wurden von Dr. Solla, einige andere von mir ausgeführt.

Sämmtliche Versuche gaben klare, unzweideutige Resultate, und lassen sich in folgender Weise zusammenfassen:

1. Mit fallender Lichtintensität steigen die heliotropischen Effecte von Null bis zu einem Maximum und fallen dann auf Null.

2. Sowohl in stark- als in schwachbrechbarem Lichte, selbst im Ultraroth, erfolgt bei passender Intensität heliotropische Krümmung. Auch hier ist, wie bei allen früher untersuchten Organen, die Wirkung der starkbrechbaren Strahlen eine energischere, als die der schwachbrechbaren. Auch bei Anwendung der genannten Pilze erhält man eine, die heliotropische Kraft der Lichtfarben kennzeichnende Curve, welche von der früher gefundenen nicht verschieden ist.

3. Nachwirkung des Lichtes und photomechanische Induction überhaupt lässt sich mit Sicherheit constatiren.

Diese Sätze, deren Begründung in den beiden nachstehenden Paragraphen folgt, zeigen, dass die Beziehung des Lichtes zum Heliotropismus und die Form, in welcher letztere bei Pilzen und selbst bei einzelligen Organen derselben (Fruchtträger von *Pilobolus*) auftritt, die gleichen sind, wie bei heliotropischen Organen der Phanerogamen.

Versuche mit *Pilobolus crystallinus.*

Dieser Pilz wurde auf Pferdemist im feuchten Raume gezogen. Da die Fruchtträger erst nach Wochen erschienen, wurde versucht, ihre Entwickelung nach einer von Brefeld[3] angegebenen Methode zu beschleunigen. Der genannte Forscher zeigte, dass nach einen Tag anwährender Erwärmung der Aussaaten von *P. microsporus* bei 25° C. die Fruchtanlagen schon nach einigen Tagen erschienen. Dieses Verfahren liess sich auch auf *P. crystallinus* anwenden. Frischer Pferdekoth wurde auf eine mit Wasser benetzte Keimschale gelegt, mit einer Glasglocke bedeckt und durch zweimal 12 Stunden in einem geräumigen Luftbad einer Temperatur von 23—25° C.

---

[1] Und auch negativ geotropisch. Vergl. oben, p. 50 ff.

[2] Sitzungsber. des bot. Vereines der Provinz Brandenburg, 1878, 27. December.

[3] L. c. p. 3.

Digitized by Google

ausgesetzt. Die Fruchtträger waren, 8 Tage nach Beginn des Versuches schon in einem, für das Experiment völlig geeigneten Zustand. Es hat sich als zweckmässig herausgestellt, die Cultur in schwachem, einseitigem Lichte, bei einer Temperatur von 15—18° C. vorzunehmen. Die Fruchtträger wurden dabei stark heliotropisch, und wuchsen genau in der Richtung des einfallenden Lichtes. Im Versuche wurden sie nun so aufgestellt, dass das horizontal einfallende Licht senkrecht auf die horizontal und quer gestellten Fruchtträger auffiel. Auf diese Weise liess sich der Eintritt des Heliotropismus auf das Schärfste beobachten.

Verhalten bei verschiedener Intensität des Lichtes. Als Lichtquelle diente Gaslicht und zwar die Normalflamme. Da der Pilz nur im feuchten Raume gedeiht, so musste auch die Aufstellung vor der Gasflamme im feuchten Raume erfolgen. Die mit dem Pilze besetzten Substrate wurden auf Thontassen, in denen sich etwas Wasser befand, gebracht, mit den schwarz und matt emaillirten Glascylindern überdeckt und so aufgetsellt, dass der durchsichtige Glasstreifen der Gefässe der Flamme zugewendet war. Die mechanische Intensität der Strahlung war bei dieser Versuchsanstellung, wegen Absorption von etwas dunkler Wärme seitens des hellen Glasstreifens geringer als in den früher durchgeführten correspondirenden Versuchen.[1] Doch darf die Verminderung der Intensität wohl nur als eine geringe angesehen werden, da bloss die ultrarothen Strahlen eine Absorption erfuhren und auch diese nur unerheblich sein konnte, weil die Wände der Gefässe nicht einmal millimeterdick waren. Da es auf absolut genaue Intensitätswerthe in den Versuchen ohnehin nicht ankam, sondern bloss wünschenswerth war, die heliotropische Empfindlichkeit mit den anderen schon bekannten Objecten annähernd vergleichen zu können, so wurde in der Intensitätsangabe keinerlei Correctur angebracht und in den nachfolgenden Tabellen der Werth ohne Rücksicht auf das Glas-Diaphragma eingestellt.

Die Gefässe wurden in Entfernungen von 0·25—3^{m} vor der Normalflamme postirt, selbstverständlich in dem früher genau beschriebenen, für die heliotropischen Versuche besonders adaptirten Raume, der, obwohl 5^{m} lang, bei genauen Experimenten doch nur erlaubte, die Pilze 3^{m} weit von der Flamme zu entfernen.

In der nachfolgenden Zusammenstellung bedeutet *E* Entfernung des Pilzes von der Flamme, *J* Intensität des wirksamen Lichtes, *Z* Eintritt der heliotropischen Krümmung vom Beginne des Versuches an gerechnet. Die Beobachtungen wurden in Intervallen von 15 Minuten angestellt. Die Temperatur schwankte bei je einer Versuchsreihe um etwa 2—3° C. und zwar zeigte sich eine Abnahme der Temperatur mit der Entfernung von der Lichtquelle, die indess in einer Entfernung von 1·5—3^{m} nur mehr einige Zehntelgrade betrug. Auf das Endergebniss hatten diese Temperaturdifferenzen keinen Einfluss.

E	*J*	*Z*
0·50^{m}	4·00	1^{h} 30^{m}
0·75	1·77	1 15
1·00	1·00	1 —
1·25	0·64	1 15
2·00	0·25	4 30
3·00	0·11	6 30

Die heliotropische Empfindlichkeit verschiedener Aussaaten wurde nicht völlig constant gefunden, doch verhielten sich die Pilze einer Aussaat ziemlich gleich.

Ausser den mitgetheilten, wurden noch 10 andere Versuchsreihen ausgeführt, darunter 4 Vorversuche, welche zur Bestimmung der Intensitätsgrenzen dienten und 6 genaue Reihen; alle lieferten dasselbe Endergebniss dass nämlich die heliotropischen Effecte mit fallender Intensität zuerst steigen und nach Erreichung eines bestimmten Optimums, welches stets der Intensität 1 entsprach, abnahm. Die Zeit, in welcher die erste Krümmung im Optimum erfolgte, war nicht in allen Versuchsreihen die gleiche, sondern schwankte zwischen 1 und 1$^{3}/_{4}$ Stunde, betrug sogar in einem Falle 2 Stunden. Dementsprechend trat in jeder Reihe bei den übrigen Entfernungen der Pilze von der Flamme eine proportionale Verzögerung des Eintrittes der Krümmung ein.

---

[1] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 173 ff.

Digitized by Google

Die untere Intensitätsgrenze für den Heliotropismus wurde nicht erreicht, weil die Dimensionen des Versuchsraumes dies nicht zuliessen; die obere konnte aber nicht genau ermittelt werden, da die zarten Pilzfäden in der Nähe der Flamme offenbar in Folge der überaus starken, dunklen Strahlung des Gaslichtes selbst im feuchten Raume ihren Turgor verlieren.

Das abnorme Verhalten der im feuchten Raume in der Nähe der Flamme stehenden Pilze könnte zu der von vorne herein wohl sehr unwahrscheinlichen, aber nicht geradezu unberechtigten Folgerung führen, dass die Verzögerung im Eintritte des Heliotropismus bei Lichtintensitäten, welche grösser als 1 sind, als rein pathologischer Vorgang aufzufassen sei und unter normalen Verhältnissen mit sinkender Lichtstärke die heliotropischen Effecte sinken. Freilich wäre dies nach unseren dermaligen Kenntnissen ein unerklärbares Factum, während die aufgefundene Beziehung zwischen Lichtstärke und dem Eintritt des Heliotropismus sich völlig befriedigend und zwar in der für die Stengel geltenden Weise erklären liesse.

Um indess auch diesem Einwande zu begegnen, wurde zwischen die Normalflamme und die Pilze ein mit Wasser gefülltes mit planparallelen Wänden versehenes Glasgefäss gebracht. Die Wasserschichte hatte eine Dicke von 15^{cm}. Die an den Versuchspunkten herrschende Temperatur war bei jeder Beobachtung constant und variirte während des ganzen Versuches nur um Zehntelgrade. Bei dieser Art der Versuchsanstellung wurde das gleiche Resultat wie in den übrigen 10 Versuchen erhalten. Das Optimum der Lichtintensität erschien nicht verschoben und vor und hinter demselben trat eine Verspätung im Eintritte der Krümmung der Versuchsobjecte ein. Der oben ausgesprochene Satz 1 hat mithin seine volle Richtigkeit.

Induction. Zunächst wurde geprüft, ob *Pilobolus* heliotropische Nachwirkung zu erkennen gebe oder nicht. Die mit Fruchtträgern mittlerer Grösse besetzten Substrate wurden in oben angegebener Weise aufgestellt, und zwar im Optimum der Lichtintensität, also in der Entfernung eines Meters von der Normalflamme. Nach Ablauf einer Stunde war noch kein einziger der Fruchtträger gekrümmt. Nun wurde die Aussaat von der Flamme entfernt, mit zwei undurchsichtigen Recipienten überdeckt, gegen die in einer Entfernung von 4^{m} stehende Flamme um 180° gewendet und von Viertel- zu Viertelstunde beobachtet. Anderthalb Stunden nach Beginn des Versuches war eine deutliche Krümmung im Sinne der ersten Aufstellung zu bemerken. Bei mehrmaliger Wiederholung wurde bis auf kleine Zeitunterschiede das gleiche Resultat gefunden.

Um nun zu constatiren, ob auch hier, wie bei den heliotropischen Organen der Phanerogamen, photomechanische Induction sich geltend mache, wurden in derselben Weise und mit Anwendung desselben Apparates Versuche mit intermittirender Lichtwirkung vorgenommen und wie bei jenen Untersuchungen [1] vorgegangen. Die Versuchsobjecte standen im Optimum der Lichtintensität. Eine Aussaat blieb durch $^3/_4$ Stunden fortwährender Beleuchtung ausgesetzt. Eine zweite gleichen Alters wurde eben so lange intermittirend beleuchtet, in der Weise, dass je eine Secunde Licht auf die Objecte fiel und eine Secunde Dunkelheit herrschte. Dann wurden beide Aussaaten von der Flamme entfernt, um 180° gedreht und dunkel gehalten. Nach $1^1/_2$ Stunden erfolgte in beiden Fällen eine positiv heliotropische Krümmung. Der Versuch wurde mehrmals mit im Wesentlichen gleichem Erfolge wiederholt.

Einfluss der Lichtfarbe. Über den Einfluss der Lichtfarbe auf den Heliotropismus von *Pilobolus crystallinus* liegen bereits einige Angaben vor.[2] Nach N. Sorokin sollen die Fruchtträger im blauen (durch Kupferoxydammoniak hindurchgezogenen) Lichte positiv, im gelbrothen (durch eine Lösung von doppeltchromsaurem Kali gegangenem Lichte) hingegen negativ heliotropisch sein. Letzteres Factum erscheint nach allen bisherigen Erfahrungen über Heliotropismus ganz unerklärlich. Nach Fischer v. Waldheim zeigt der Pilz im blauen Lichte positiven, im gelben Lichte keinen Heliotropismus. Auch bei diesen Versuchen wurden die beiden genannten Flüssigkeiten benützt. Bestätigte sich letztere Beobachtung, so wäre zu schliessen, dass die Fruchtträger von *Pilobolus* nur schwach heliotropisch seien, etwa so wie etiolirte Triebe von Weiden, welche dem

[1] S. oben p. 23—27.
[2] S. den ersten Theil dieser Monographie, p. 172.

Digitized by Google

schwach brechbaren Lichte gegenüber gar nicht mehr reagiren. Nach den Versuchen über die Beziehung zwischen Lichtstärke und Heliotropismus bei diesem Pilze ist diese Annahme aber sehr unwahrscheinlich.

Die mit noch stark wachsenden Fruchtträgern besetzten Substrate wurden in zwei Senebier'schen Glocken aufgestellt, von denen die eine mit schwefelsaurem Kupferoxydammoniak,[1] die andere mit einer Lösung von doppeltchromsaurem Kali gefüllt war. Der Kürze halber nenne ich die erstere die blaue, die letztere die gelbe Glocke. Zur Abhaltung schädlicher Lichtreflexe wurden schwarze, nur gegen die Lichtquelle hin offene Cylinderschirme in den Glocken angebracht. In der blauen Glocke krümmten sich die Fruchtträger schon nach 3 bis 4 Stunden deutlich, während in der gelben Glocke erst nach 6—7 Stunden unzweifelhafter Heliotropismus nachgewiesen werden konnte. Es zeigt sich also, dass selbst die schwächer brechenden Strahlen des Spectrums an diesem Objecte Heliotropismus hervorrufen, diese Fruchtträger also heliotropisch empfindlich sind, wie indess auch die Versuche in verschieden intensivem Lichte lehrten.[2]

Die Krümmung war in beiden Fällen eine positiv heliotropische. Eine negative Beugung, wie Sorokin behauptet, wurde nie gesehen, auch nicht bei Cultur im weissen oder einem anderen Lichte.

Eine andere, mehrfach mit dem gleichen Erfolge wiederholte Versuchsreihe, lehrte das Verhalten des *Pilobolus* in grünem, hellrothem, dunkelrothem, ultrarothem Lichte im Vergleiche zu dem in gemischtem blauen und gemischtem gelbrothem Lichte kennen. Die grüne Glocke enthielt ein Lösungsgemisch von doppeltchromsaurem Kali und schwefelsaurem Kupferoxydammoniak, die hellrothe, welche Licht der Brechbarkeit *B—C* durchliess, Aescorcein, die dunkelrothe (*A—B*) ein Lösungsgemenge von übermangansaurem und doppeltchromsaurem Kali, die ultrarothe eine Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff. Als blaue und gelbrothe Schirme dienten die im vorhergehenden Versuche benützten Glocken.

Die Krümmung trat ein in:

Blau	nach 3 Stunden,
Grün	„ $4^1/_4$ „
Roth *B—C* . . .	„ $4^3/_4$ „
Roth *A—B*	„ $4^1/_2$ „
Ultraroth	die Fäden gingen zu Grunde,
Gelbroth	nach $6^1/_2$ Stunden.

Wenn man von dem misslungenen Versuche, der hinter Jod-Schwefelkohlenstoff sich ergab, und dessen Fehlschlagen schon nach den oben geschilderten Versuchen mit Licht verschiedener Intensität zu erwarten war,[3] absieht, so erkennt man, dass hier genau dieselbe Beziehung zwischen Brechbarkeit des Lichtes und Heliotropismus, wie bei anderen positiv heliotropischen Organen, z. B. Stengeln besteht. Stark brechbares Licht wirkt kräftiger, als schwach brechbares, im letzteren steigt die heliotropische Kraft mit Abnahme der Brechbarkeit.

Wie die Stengel, so krümmen sich auch die Fruchtfäden von *Pilobolus* in Gelbroth, obgleich hier Roth von *A—C* und Grün durchgeht, doch später als im Grün, Hell- und Dunkelroth;[4] zum Beweise, dass diese einzelligen Fruchtträger dieses Pilzes dem Lichte gegenüber sich nicht anders als irgend ein anderes positiv heliotropisches Organ verhalten.

---

[1] Auch im Tageslichte krümmt sich *Pilobolus* sowohl in der blauen als in der gelben Glocke. An stark wachsenden Fäden tritt in ersterer nach 3—4, in letzterer nach 7—9 Stunden deutlicher positiver Heliotropismus auf. Nur an fast ausgewachsenen Fruchtträgern, welche im Blau sich nur schwach beugen, unterbleibt im Gelb die Krümmung. Wahrscheinlich hatte Fischer von Waldheim mit solchem ungenügenden Materiale seine Versuche angestellt.

[2] Über die im Versuche herrschende Lichtabsorption dieser beiden und der später noch zu nennenden Flüssigkeiten s. den ersten Theil dieser Monographie p. 187 ff.

[3] Dass die ultrarothen Strahlen aber doch wirksam sind, lässt sich zeigen, wenn man mit der Glocke sich so weit von der Normalflamme entfernt, dass eine Temperaturerhöhung von nur einigen Zehntelgraden am geschwärzten Thermometer statthat. Es tritt hier nach 5—6 Stunden deutliche Krümmung ein. Doch sind diese Versuche mit den früheren nicht mehr vergleichbar.

[4] Vergl. den ersten Theil dieser Monographie, p. 189; ferner oben, p. 12.

Digitized by Google

Versuche mit *Coprinus niveus.*

Dieser Pilz entwickelte sich mit *Pilobolus* auf Pferdemist. Wenn die Fruchtträger in kräftigster Entwickelung standen, wurden die Aussaaten zum Versuche genommen. Die Versuchsanstellung war genau dieselbe wie bei *Pilobolus.*

Verhalten in verschieden intensivem Lichte. *Coprinus niveus* ist insoferne ein ungünstiges Untersuchungsobject, als der Querschnitt selbst der gleich alten und derselben Aussaat entnommenen Fruchtträger nicht unerheblich variirt, was auf die heliotropische Empfindlichkeit begreiflicherweise starken Einfluss ausübt. Nimmt man indess zum Versuche Individuen von gleicher Aussaat und gleichen Dimensionen, so kann man stets darthun, dass dieser Pilz sich dem Lichte verschiedener Intensität gegenüber so wie jedes andere positiv heliotropische Organ[1] verhält.

Es wurden sechs Versuchsreihen durchgeführt, von denen jede einzelne lehrte, dass mit abnehmender Lichtstärke die heliotropischen Effecte zuerst zunehmen, und nach Erreichung eines Maximums wieder abnehmen.

Ich hebe hier eine Versuchsreihe heraus.

E	*J*	*Z*	
$0 \cdot 5^m$	4	4·25	Stunden.
1·0	1	2·25	„
1·5	0·44	3·45	„
2·5	0·16	5·00	„

Die anderen Versuche ergaben gleichsinnige Resultate. Das Optimum der Lichtstärke entsprach stets der Lichtstärke = 1, aber die Zeitwerthe fielen anders aus.

Wegen der geringen heliotropischen Empfindlichkeit dieses Pilzes wurde er bezüglich der photomechanischen Induction nicht geprüft.

Einfluss der Lichtfarbe. Die nachfolgenden Zahlen beziehen sich auf im Gaslichte vorgenommene Versuche.

Lichtfarbe	Eintritt der ersten Krümmung nach	
Blau	3·5	Stunden.
Grün	5·0	
Roth *B—C*	7·0	
Roth *A—B*	6·25	
Ultraroth	5·25	
Gelbroth	18·0	

Der Versuch wurde mehrmals mit dem gleichen Erfolge wiederholt. Die absoluten Zeitwerthe erschienen im Vergleiche zu den angeführten mit einer Constanten multiplicirt. Wie man sieht, erfolgt auch bei *Coprinus* hinter Gelbroth die Krümmung später als hinter einzelnen Componenten desselben: Grün, Hellroth und Dunkelroth. In einigen Fällen stellte sich hinter Gelbroth gar keine sichtliche Krümmung mehr ein, die hinter Blau aufgestellten Vergleichspflänzchen krümmten sich erst nach 12—14 Stunden.

Im Tageslichte wurde nur ein Versuch mit der blauen und gelben Glocke gemacht. In der ersteren erfolgte nach 3, in der letzteren nach $12^1/_4$ Stunden Krümmung.

---

[1] Sorokin's Angabe, dass *Coprinus* im gelben Lichte negativ heliotropisch werde, können wir nicht bestätigen. An diesem Pilze wurde, trotz zahlreicher Beobachtungen, überhaupt niemals negativer Heliotropismus beobachtet.

Digitized by Google

Schlussbemerkungen.

Ich schliesse hiermit eine Arbeit ab, welche mich einige Jahre hindurch beschäftigt hat. Ich glaube das vorliegende Problem, so weit es heute eben möglich ist, im Wesentlichen gelöst zu haben. In welcher Weise ich an die Beantwortung der gestellten Fragen herantrat, ist im Titel meiner Abhandlung angedeutet. Es handelte sich hier nicht um Aufstellung einer Theorie des Heliotropismus, sondern um eine möglichst vielseitige Prüfung der heliotropischen Erscheinungen, um Sicherstellung unvollkommen bekannter, um Auffindung neuer Thatsachen.

Wer mit Aufmerksamkeit die Entwicklung unserer Wissenschaft bis auf den heutigen Tag verfolgt, wird wohl erkennen, in welchem Stadium der Forschung wir uns befinden. Der Schatz an feststehenden Thatsachen ist noch so gering, dass wir eine tiefer zu fundirende Theorie der Erscheinungen kaum auf einem Gebiete zu begründen vermögen. Alle sogenannten Theorieen, die man bis jetzt aufzustellen versuchte, zerfielen über kurz oder lang in Nichts. So sind wir also gegenwärtig und vielleicht noch für lange Zeit hinaus darauf angewiesen, neue Thatsachen zu sammeln, und können in dem gegenwärtigen Entwicklungszustande unserer Disciplin nichts Besseres thun, als dieselben mit allen uns zu Gebote stehenden Methoden auf das Sicherste festzustellen. Von diesem Gesichtspunkte liess ich mich bei meiner Arbeit leiten, und wünsche nur so meine Untersuchung beurtheilt zu sehen. Dass man Vieles später wird viel besser und sicherer ausführen können, und dass bei der Verschiedenartigkeit der angewendeten Methoden Manches unter den Händen eines anderen Forschers vollendeter, ausgefallen wäre, davon bin ich selbst vollkommen überzeugt.

Indem ich in dieser Arbeit das Hauptgewicht auf die möglichst sichere Begründung von Thatsachen lege bin ich weit entfernt, einer planlosen Herbeischaffung derselben das Wort reden zu wollen. Es ist ja selbstverständlich, dass jeder denkende Naturforscher jede neu aufgefundene Thatsache so viel als möglich mit den übrigen festgestellten Facten in Verbindung zu bringen bestrebt sein wird. Ich glaube auch in der ganzen Arbeit diesen Standpunkt festgehalten zu haben. Eine solche verstandesmässige Verknüpfung der Thatsachen ist aber noch keine Theorie, sondern führt blos zu Anschauungen, die für heute genügen und vielleicht nach Aufdeckung einer neuen Thatsache wieder fallen gelassen werden müssen. Solche Anschauungen erscheinen gewöhnlich dem Begründer plausibler und haltbarer als sie thatsächlich sind, da er eben nur mit den bekannten Thatsachen rechnet. Sehr lehrreich ist in dieser Beziehung die von Dutrochet begründete Theorie des Heliotropismus, die selbst einen H. v. Mohl irreführte, und solcher abgethanen Anschauungen, um nicht zu sagen Theorien, begegnet man in der Pflanzenphysiologie auf Schritt und Tritt. Sie fielen, während die sicher gestellten Thatsachen blieben, und in Verbindung mit neuen in der Regel zu besser fundirten, wenn auch desshalb noch nicht zu vollkommen richtigen, den Werth theoretischer Auffassungen besitzenden führten.

Ich führe dies an, weil ich vollkommen von dem ephemeren Charakter unserer sogenannten Theorieen überzeugt bin und weil ich fühle, dass, so sicher mir die hier vorgetragenen Erklärungen der heliotropischen Erscheinungen vorkommen, doch Manches oder Vieles später einer anderen Auffassung wird Platz machen müssen. Ich lege desshalb auf alles das, was ich hier als Interpretation der Erscheinungen aussprach, nicht den Werth wie auf die hier mitgetheilten neuen Thatsachen und die Art ihrer Begründung, wenngleich ich gerne eingestehe, dass der Versuch einer causalen Zusammenfassung von Thatsachen mir oft eine viel höhere Befriedigung als die Entdeckung eines neuen Factums gewährte.

Die Abhängigkeit der heliotropischen Erscheinungen von äusseren Erscheinungen ist, wie ich glaube, im Vorstehenden so ziemlich sicher gestellt worden. Es ergaben sich bei der Untersuchung über die Zusammen-

Digitized by Google

gehörigkeit zwischen Lichtbrechung und Lichtintensität einerseits und Heliotropismus andererseits zahlreiche, das Längenwachsthum der Organe betreffende neue Thatsachen.

Von Bedeutung dürfte die von mir aufgefundene Thatsache sein, dass der Heliotropismus in einer eigenthümlichen gesetzmässigen Abhängigkeit von Licht und Zeit steht, für welche ich den Namen „photomechanische Induction" vorgeschlagen habe. Ich wählte diesen Ausdruck, um auf die Ähnlichkeit der Erscheinung mit der von Bunsen und Roscoe entdeckten (für die im Lichte erfolgende Verbindung von Chlor und Wasserstoff festgestellte) „photochemischen Induction" hinzuweisen, welche in einem Falle, nämlich bei der Entstehung des Chlorophylls in der lebenden Pflanze von mir[1] früher schon nachgewiesen wurde. Ich vermuthe, dass noch andere analoge Inductionsvorgänge in der Pflanze stattfinden. Die oben genau beschriebene Methode der intermittirenden Lichtwirkung gibt ein verhältnissmässig einfaches Mittel an die Hand, solche Phänomene, sofern sie vom Lichte ausgehen, aufzudecken.

Die Mechanik der heliotropischen Erscheinungen anlangend, wurde für positiv heliotropische Organe constatirt, dass die Herabsetzung der Dehnbarkeit der an der Lichtseite des Organs gelegenen Zellmembran den Heliotropismus ermöglicht, und dass die Turgorkraft denselben vollzieht. Es wurde gezeigt, dass eine Begünstigung des Heliotropismus in der thatsächlich stattfindenden Turgordifferenz an Licht- und Schattenseite des Organs zu suchen sei.

Durch welche mechanischen Vorgänge das Licht die Dehnbarkeit der an der Lichtseite des Organs gelegenen Zellmembran herabsetzt und welcher Art die Veränderungen sind, welche den neuen Zustand der Zellwände herbeiführen, liess sich eben so wenig constatiren, als in welcher Weise das Licht thätig ist, um die Turgordifferenz möglich zu machen.

Bezüglich des ersten Fragepunktes ist heute wohl kaum an eine Lösung zu denken. Was die letztere Frage betrifft, so habe ich vielfach versucht, meine Vermuthung, ob nicht durch das Licht die Durchlässigkeit des Protoplasmas gefördert und so eine Herabsetzung des Turgors an der Lichtseite herbeigeführt werde, zu prüfen. Es gelang nicht. Meine Versuche, durch Beleuchtung Plasmolyse hervorzurufen, gaben durchwegs ein negatives Resultat. Sollte also thatsächlich durch das Licht die Durchlässigkeit des Plasmas für Zellsaft erhöht werden, so scheint selbe doch nicht so weit zu gehen, um zur Plasmolyse zu führen. Doch scheint es mir passend, den hier ausgesprochenen Gedanken erst dann fallen zu lassen, bis er durch Thatsachen widerlegt ist; denn gegenwärtig lässt sich wohl die durch das Licht hervorgerufene Turgordifferenz nicht einfacher als in der hier angedeuteten Weise verständlich machen.

Ausser der hier berührten Betheiligung des Protoplasmas beim Heliotropismus muss dasselbe wohl noch in anderer Weise an diesem Processe betheiligt sein, zweifellos bei der Fixirung der heliotropischen Turgorausdehnung durch Intussusception. Doch liess sich in dieser Richtung gar nichts thatsächlich feststellen.

In Betreff des negativen Heliotropismus wurde constatirt, dass er gleich dem positiven eine Wachsthumserscheinung ist. Über die Mechanik dieses Vorganges liess sich experimentell nichts constatiren. Wegen des trägen Verlaufes dieser Erscheinungen konnte nicht einmal durch plasmolytische Versuche ermittelt werden, ob hier Turgorausdehnung stattfindet oder nicht.

Man kannte bisher nur vereinzelte Fälle von negativem Heliotropismus. Durch meine Beobachtungen wurde gezeigt, dass diese Erscheinung viel verbreiteter ist, als bisher angenommen wurde, und wahrscheinlich gemacht, dass dieselbe fast ebenso häufig wie der positive Heliotropismus vorkommt.

So sicher der Heliotropismus auf bestimmten, durch das Licht hervorgerufenen mechanischen Veränderungen in den Zellen der betreffenden Organe beruht, so sicher konnte, namentlich durch das Studium des Verhaltens der Wurzeln constatirt werden, dass er eine Anpassungserscheinung ist. Nur an Organen, welche auf das Licht angewiesen sind, kommt er zur deutlichen Ausbildung und wird zu biologischen Leistungen herangezogen; an im Finstern wachsenden Organen (Bodenwurzeln), kann er häufig wohl auch künstlich hervorgerufen werden; die Fähigkeit zum Heliotropismus ist hier aber fast stets nur schwach ausgebildet, nur der

[1] Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze. Wien 1877, p. 82 ff.

Digitized by Google

Anlage nach vorhanden, und erst wenn das Organ dem Lichte sich anbequemte (wie z. B. bei Luftwurzeln) kann diese Anlage zur gehörigen Ausbildung gelangen und dann der Heliotropismus in deutlichen, functionirenden Formen auftreten.

Es wurde versucht, die Lichtlage der Organe mechanisch zu erklären und die biologische Bedeutung dieser Orientirungen zum Lichte aufzudecken. Dabei ergab sich eine überraschende Mannigfaltigkeit der diesbezüglichen Leistungen, auf welche ich an dieser Stelle nur zurückverweisen kann. Nur auf eine fundamentale Thatsache sei hier noch hingewiesen, weil ich dieselbe in der hier gegebenen Form oben noch nicht ausgesprochen habe. Unter dem Einflusse von Licht und Schwere nehmen die Organe bestimmte Lagen an, die in der Regel auch die für sie passendsten sind, und diese beiden Kräfte dirigiren die Pflanzentheile während des weiteren Wachsthums so, dass die gewonnenen Lagen auch möglichst erhalten bleiben. Es wirken, um ein Organ aus einer unnatürlichen umgekehrten Lage in die normale zu bringen, Licht- und Schwerkraft, durch Beeinflussung des Wachsthums, in gleichem Sinne auf ein solches Organ; dieselben Kräfte wirken aber bei einseitigem Angriff einander entgegen, wenn das Organ in normaler Lage sich befindet, so dass es aus dieser Lage nicht oder nur wenig herausgebracht werden kann, wie oben in eingehender Weise gezeigt wurde.

Digitized by Google