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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 Temperaturgrenzen, 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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 diffusen Lichte, 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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 kam auf diesen Gegen-

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

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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	32^{mm}
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)	61·5^{mm}
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)	55·8^{mm}
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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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*.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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	5·4	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

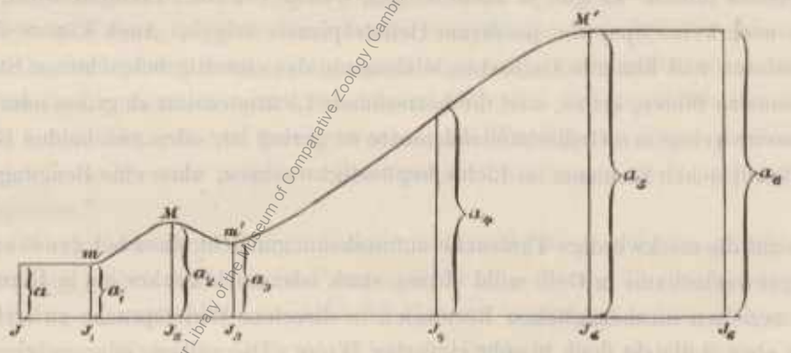
Ein strenger Vergleich der Keimlinge unter einander ist durch diese Reduction wohl auch nicht möglich, weil die nächtlichen Zuwächse durch die während der Beleuchtung gewonnenen, höchst wahrscheinlich beeinflusst werden dürften. Ein genauerer, als der hier angestrebte Ausschluss der Individualität der 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

Digitised by Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 Schattenhälfte 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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 Zellmembranen 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

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 Zellmembran 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.

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-

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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-

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

enden 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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 Stranches 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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.)

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

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.

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at
Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Das augenfälligste Beispiel, welches mir hierfür bekannt geworden ist, sind die Primordialblätter von *Phaseolus multiflorus*, welche im intensiven Sonnenlichte sich parallel zu den Lichtstrahlen zustellen 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).

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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	

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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	

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 vornehcrein 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.

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

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

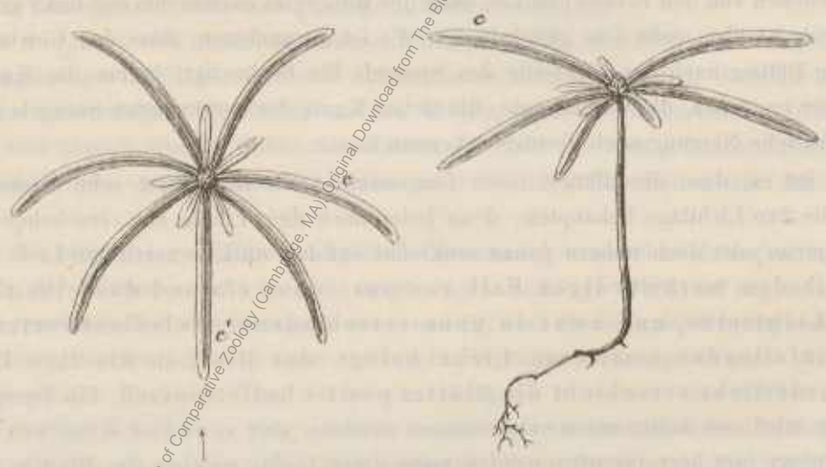
An schiefen Sprossen dieser beiden Sträucher kommen positiv heliotropische Bewegungen der Blätter vor, welche bei der Herstellung der fixen Lichtlage der Blätter thätig sind. Hiebei sind aber wie bei den oben besprochenen *Campanula*-Arten Torsionen der Stengelglieder im Spiele. Die ursprüngliche Blattstellung 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

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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,

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

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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*).

Digitised by Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

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, dss 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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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

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.

Digitised by Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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-

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 Blattsticles 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.

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).

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 Öffnen 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 Infloreseenzen 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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 augenfälliger. 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

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 Koptknospe nach der Lichtseite vorangeht, welche auch hier auf dem Heliotropismus der älteren Sprosstheile, auf der Weichheit des die unentwickelte Infloreseenz 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 Infloreseenz 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 Infloreseenzen 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.

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

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 Infloreseenzen 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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 Einzelblüthen (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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 anheliotrop 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 anheliotrope 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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 Bushcanus* 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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 diese Frage 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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

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

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

im Widerspruche, da sie die Fähigkeit einer und derselben Zelle, unter verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen positiv oder negativ heliotropisch[1] zu sein, voraussetzt. Nach Banke[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 einem 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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 aufgestellt, 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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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-

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Denkschriften der Akademie der Wissenschaften.Math.Natw.Kl. Frueher: Denkschr.der Kaiserlichen Akad. der Wissenschaften. Fortgesetzt: Denkschr.oest.Akad.Wiss.Mathem.Naturw.Klasse.

Jahr/Year: 1882

Band/Volume: 43_1

Autor(en)/Author(s): Wiesner Julius Ritter

Artikel/Article: Die Heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. II. Theil. (Mit 2 Holzschnitten.) 1-92